

定着氷域におけるアデリーペンギンの
採餌・繁殖生態に関する研究

高橋 晃周

博士（理学）

総合研究大学院大学

数物科学研究科

極域科学専攻

平成12年度

(2000)

甲526

定着水域におけるアデリーペンギンの採餌・繁殖生態に関する研究

目次

第1章 序論

1-1 海洋環境変動と高次捕食者の採餌・繁殖生態.....	1
1-2 南極海洋生態系とアデリーペンギン.....	3
1-3 採餌行動と繁殖の関係.....	5
1-4 本研究の目的と内容構成.....	7

第2章 アデリーペンギンの採餌・繁殖生態の年・季節変動

2-1 はじめに.....	11
2-2 方法.....	12
調査時期と調査場所	
データセット	
モニタリング個体における調査	
トリップ個体における調査	
採餌場所の調査	
器具装着の影響の評価	
2-3 結果.....	20
海水・気象状況	
採餌場所	
親の採餌行動と繁殖成績: モニタリング個体	
親の採餌行動と餌構成・胃内容物重量: トリップ個体	
器具装着の影響	
2-4 考察.....	30
器具装着の影響	
海水による採餌場所の物理環境の変化と採餌行動	
餌の利用可能性の変化と採餌行動	
採餌行動と雛への繁殖投資の関係	
繁殖成績の年・季節変化	
2-5 第2章のまとめ.....	38

第3章 親の採餌行動の個体変異とその繁殖成績への影響

3-1 はじめに.....	81
3-2 方法.....	82
3-3 結果.....	82
親の採餌・給餌行動の各年内の個体変異	
親の採餌行動・給餌行動と雛の成長速度との関係	
親のボディ・コンディション、体重減少速度と雛の成長速度との関係	
3-4 考察.....	85
親の採餌行動の個体変異とそれをもたらす要因	
採餌行動の個体変異と繁殖成績	
採餌行動と繁殖成績の关系到及ぼす環境変動の影響	
親の体重変化と繁殖投資量の調節	
3-5 第3章のまとめ.....	89
第4章 総合考察	
4-1 定着氷域におけるアデリーペンギンの採餌・繁殖生態の特徴.....	95
4-2 海洋環境変動と高次捕食者の反応: 種間比較.....	98
4-3 今後の課題.....	100
謝辞.....	102
引用文献.....	104
要旨.....	115

第1章 序論

1-1 海洋環境変動と高次捕食者の採餌・繁殖生態

動物は環境変動に柔軟に対応することによって、その個体にとって有利な環境を選び、また生存可能性を高めていると考えられる(Begon et al. 1996)。この環境変動への対応は、動物の種や個体群、あるいは個体によって異なる生理的・生態的制約の下でおこなわれている(Spicer & Gaston 1999)。それゆえ、このような生理・生態的制約の下で動物がいかに環境変動に対応しているのか分析することは、動物の採餌戦略・生活史戦略の進化を考えるうえで有効なテーマである(Stearns 1992, Bautista et al. 1998)。

海鳥類は、時間的にも空間的にも変動の大きい海洋の餌資源を利用している(Croxall 1987, Furness & Monaghan 1987)。また、繁殖地と採餌場所が一般に大きく離れているという制約を受けている(Lack 1968)。このため、このような餌を発見し、獲得し、繁殖地へ持ち帰ることの難しさに対して、彼らは特異な生活史戦略を発達させてきたと考えられている(Lack 1968, Ashmole 1971, Ricklefs 1990)。たとえば、海鳥類が一回の繁殖で育てる雛数は一般に他の鳥類（例えばスズメ目鳥類）よりも少なく、成鳥は長寿である。海洋環境は年毎に変動が大きいいため、親は一回の繁殖における繁殖投資量を抑え、自らの生存を優先させて繁殖機会を増やすことが有利であり、ゆえにこのような生活史特性を進化させたと理論的研究から指摘されている(Stearns 1992, Erikstad et al. 1998)。しかし、海洋環境の特徴と彼らの生活史戦略との関係を理解するには、海洋での餌獲得と陸での繁殖への投資をリンクさせている彼らの採餌戦略について知る必要がある(Weimerskirch et al. 1997)。繁殖地での調査の容易さに比べ、一旦海洋に出たあとの海鳥類の採餌戦略については長い間、断片的な観察による情報しか得られていなかった。海上での海洋環境観測や餌生物の分布観測と船上からの海鳥の観察を組み合わせた調査(例えば Hunt et al. 1998)は、ある局面での海鳥と海洋環境との関係について詳細な情報をもたらしてくれる。しかし、海洋環境が採餌行動へ与える影響を陸での繁殖成績と結びつけるためには、個体の採餌行動を連続的に追跡する手法が不可欠である。特に、採餌行動が水中で行われる潜水動物については、船上からの直接観察では行動についての情報は非常に限られるため、新しい手法が求

められる。

近年さまざまなマイクロテクノロジーの発達により、海鳥類の外洋での採餌生態を詳細に測定することが可能となってきた。その例として潜水行動を記録するマイクロデータロガーや衛星による動物の位置の追跡が挙げられる(Naito 1997, LeMaho 1994)。このような手法から、例えば一回の海上での採餌でワタリアホウドリ *Diomedea exulans* が 3600km から 15000km までの広範囲の海域を利用していること(Jouventin & Weimerskirch 1990)、エンペラーペンギン *Aptenodytes forsteri* が 534m の深さまで潜水して採餌をおこなっていること(Kooyman & Kooyman 1995)など、これまでに予想されなかった海鳥類の採餌行動が明らかとなってきた。このような手法の特徴の一つは、動物の採餌行動についての記録が時系列的に詳細に得られ、様々な時間スケールでの行動の解析を可能にする点である。動物がどのような時間スケールで採餌行動を組織立てているか把握することによって、その動物が餌獲得効率を最大化する時間スケールを明らかにし、どのような行動により成功率を上げているか理解することができる(Gass & Roberts 1992, Boyd 1996)。したがってマイクロデータロガーをもちいる手法は環境変動に対する海鳥類の採餌行動における対応を研究するのに非常に有効である。

海洋環境と海鳥類の採餌・繁殖生態の結びつきについての研究は、海洋生態系における高次捕食者の保全や海洋環境の変動の指標種としての評価といった応用的側面からも注目を集めている(Cairns 1987, Montevocchi 1993, Furness & Camphuysen 1997)。海鳥類は海洋生態系の高次捕食者として、様々な海域において外洋での生物生産の 5-29% を消費すると推定されている (Montevocchi 1993)。また彼らは同じく海洋生態系の高次捕食者として重要な海産哺乳類と共に、捕食-被捕食の共進化システムを通じて餌生物の生活史特性・行動に影響を与え、時として餌生物の地域的な現存量を大きく減少させるなど、海洋生物群集に大きなインパクトを与えているという考えもある(Birt et al. 1987, Bowen 1997)。一方で、海鳥類、海産哺乳類の採餌・繁殖行動は、自然状態での、あるいは人間による漁業活動や海洋汚染などによる人為起源の海洋環境の変化にも敏感に反応する(Montevocchi 1993, Nettleship et al. 1994, Furness & Tasker 2000)。したがって高次捕食者を維持できるような環境を整えることは、海洋生態系全体の保全にもつながる。このような海洋環境の

指標種として、あるいは彼ら自身の保護の指針として用いるためにも、海洋環境を彼らがいかに利用しているか、環境変動にどのように対応しているか理解することが必要である。

以上のことから、海洋環境変動に対する高次捕食者の採餌および繁殖における対応を様々な時間スケールで捉えることは興味深い研究テーマである。

1-2 南極海洋生態系とアデリーペンギン

ペンギン類は南極海洋生態系の主要な高次捕食者の1グループである。南極海で繁殖する7種のペンギン類の年間の餌の消費量は魚類366万トン、甲殻類1390万トン、イカ類53万9千トンに及ぶとの推定がある(Woehler 1995)。彼らは南極海表層にいるオキアミ類、魚類、イカ類、中・深層に生息している魚類までさまざまな餌を利用している(Croxall & Lishman 1987)。したがって、南極の海洋環境をペンギンがいかに利用しているか、また海洋環境の変動が彼らの繁殖や個体数変動にどのように影響を与えるかという問題は、彼らの繁殖や個体数変動から南極海洋生態系の変動を捉えるという視点から大きな注目を集めている(Agnew 1997, Smith et al. 1999)。

南極海に生息するペンギンの中でも、アデリーペンギン *Pygoscelis adeliae* はエンペラーペンギンとならんで、南極海の最も高緯度まで、かつ周極的に分布するペンギンであり(Williams 1995:図 1-1)、海水域における広域的な環境変動の指標種として各地で繁殖成績・個体数変化のモニタリングがおこなわれている(Agnew 1997)。分布個体数が多い地域は南極半島域、ロス海、プリッツ湾の3地域で、それぞれ72万7千、100万、32万5千ペアが繁殖している(Williams 1995)。南極半島では、アデリーペンギンの繁殖数は1976年からの20年で長期トレンドとしてはほぼ一定もしくは多少の減少傾向にあるが、冬の南極海氷の張り出しが大きかった翌夏には個体数が増加している(Fraser et al. 1992, Smith et al. 1999)。この地域では冬季に南極海氷の張り出し強度が大きかった冬にはナンキョクオキアミ *Euphausia superba* の幼生の生残率が高まり、翌夏には1才のオキアミの個体数が増加する(Loeb et al. 1997)。南極半島域ではアデリーペンギンはオキアミ幼生も捕食し(Coria et al. 1995)、オキアミの個体数の増加は餌の利用可能性を高め、アデリーペンギンの採餌トリップ長を短くさせる(Fraser & Trivelpiece 1995, 1996)。そこで冬の南極海氷の

張り出しが大きかった年にはアデリーペンギンの冬の生存率が高くなる、あるいは翌夏の繁殖に参加する個体数の割合が増えるという過程で繁殖数の年毎の変化が生じたと推定されている(Fraser et al. 1992, Fraser & Trivelpiece 1996)。また、気温の温暖化傾向に伴う冬の海氷の張り出しの強度が弱まってきていることが、南極半島域でのアデリーペンギンの個体数の一定もしくは減少傾向を説明するのではないかと考えられている(Loeb et al. 1997)。

一方、ロス海では同じ期間にアデリーペンギンの個体数は200%近くに増加した(Smith et al. 1999)。通常、ロス海ではペンギンの繁殖期間の途中まで採餌域を海氷が覆い、採餌場所までの移動を妨げる(Ainley & LeResche 1973)。すなわち、海氷が存在するとペンギンは海氷の上を歩行して採餌場所まで移動しなければならず、移動に要する時間が増し、その結果繁殖成功へ悪影響を与えると推測されている(Ainley & LeResche 1973)。近年の温暖化傾向は、ロス海においてはペンギンの採餌行動へのこのような物理的な制約を取り除くことで雛の生産性を高め、個体数の増加をもたらしたのではないかと考えられている(Smith et al. 1999)。つまり、温暖化に伴う海氷状況の変化によって、ロス海においてはペンギンの採餌行動に伴う物理的条件が良好になったが、南極半島域においてはオキアミの利用可能性という生物的条件を悪化させたという仮説が立てられている。そこでこの海氷状況の変化に伴う物理的条件と生物的条件の変化がそれぞれどのようにペンギンの採餌行動や繁殖成績に影響するのか調べるのが重要である。しかしこれまでこのような研究は行われていない。

南極半島やロス海のアデリーペンギンの繁殖地では、採餌域を冬の間覆っていた海氷が夏の繁殖期間に流出する。一方、分布個体数は少ないが、夏も基本的に氷が流出しない定着氷域にも彼らの繁殖地が見られる。その一例として、南極リュツォ・ホルム湾に点在するアデリーペンギンの繁殖地が上げられる。ここでは日本南極観測隊による個体数カウントのデータが蓄積されてきている。リュツォ・ホルム湾の繁殖地では、長期的には個体数は一定しているが年毎の変化は大きい(図 1-2、図 1-3: 加藤 未発表データ)。個体群サイズの小ささは定着氷域での繁殖・生存の厳しさを想定させる。リュツォ・ホルム湾の定着氷域では年によって海氷の分布状態は大きく変化し、定着氷が流出する年も見られる

(Yamanouchi & Seko 1992)。アデリーペンギンが定着氷域での大きな海氷状態の変動に対してどのような反応をしめすのか知ることは、興味深い。定着氷というアデリーペンギンの生息地としてはもっとも厳しい海氷状態の中で繁殖を成功させるため、環境変動に対して様々な採餌行動上の調節を行っていることが期待される。

日本南極観測隊では SIPENS (Sea Ice and Penguin Study) という研究プログラムの下、1995/96-1999/2000 年の 5 繁殖シーズンにわたり南極リュツォ・ホルム湾において定着氷域の環境変動とアデリーペンギンの採餌行動・繁殖成績との関係についての調査をおこなってきた。本論文はその成果の一部である。

1-3 採餌行動と繁殖の関係

生活史戦略理論によれば、動物の親は生涯繁殖成功度を最大化するため、繁殖への投資と自らの生存への投資を、変動する環境の中で調節している(Stearns1992)。生活史戦略理論の基本的前提は親の繁殖への投資と親自身の生存への投資の間にトレードオフが存在することである(Stearns1992)。ところが、個体の繁殖や生存についての履歴を生涯にわたって追跡することが可能な鳥類・哺乳類を中心に、自らの生存を犠牲にすることなく、他の個体よりも高い繁殖成績を維持する個体が存在することが明らかとなってきた(Clutton-Brock 1988, Newton 1989)。このような個体が存在することは繁殖と生存とのあいだにトレードオフがあるという仮定に一見矛盾する例である。しかし、トレードオフの存在の下でも、個体毎に配分できる資源量に変異がある場合、自らの生存を維持し同時に高い繁殖成績を維持する個体が生じるとの仮説が立てられている(van Noordwijk & de Jong 1986)。したがって、餌の獲得の過程（採餌行動）と繁殖への投資を多数の個体について同時に測定することは、動物の生活史戦略を理解する上で重要である(Reznik et al. 2000)。とくに餌獲得にかかる努力量(時間・エネルギー)が繁殖成功度を高めるかどうか知ること、繁殖と生存のトレードオフがどのような形で生じるか明らかにできる。しかし、これまで、採餌行動と繁殖成績との関係を個体レベルでリンクさせた研究はほとんどない。またこの採餌行動と繁殖成績との関係は、繁殖がどのような餌環境のもとでおこなわれるかによっても異なると考えられるが、様々な餌環境の下で餌獲得の過程（採餌行動）とその

生態的帰結（繁殖成績）との関係を調べた研究はほとんどない(Reznick et al. 2000)。

海鳥類においては、海上での採餌行動の選択が、繁殖への投資量と自らの生存の維持への投資の調節を行うメカニズムとして重要であることが近年明らかになりつつある(Weimerskirch et al. 1997)。亜南極域に生息する外洋性のミズナギドリ目鳥類では、それほど生産性の高くない繁殖地近海への短い採餌トリップと生産性の高い極前線や氷縁域への長い採餌トリップを交互に行うというパターンをもつ。短い採餌トリップでは親は体重を減少させて雛への高い給餌頻度を維持するが、長い採餌トリップ中に体重を回復させる(Weimerskirch et al 1994a)。このような採餌トリップ長の調節によって雛への給餌と自らのコンディション維持とのバランスがとられている。同様にして、個体毎にコンディションや採餌効率が異なったとき、親は個体毎に採餌行動を変化させて繁殖への投資量も変化させることが考えられる(McNamara & Houston 1996)。

最近の研究から、採餌においてなわばりなどをもたず、基本的にすべての個体が同じ環境を利用できるであろう海鳥類においても潜水深度や採餌場所といった採餌行動に安定した個体変異があることが次第に明らかとなってきた(Irons 1998, Grémillet et al. 1999, Kato et al. 2000)。一方で、個体を長期的に追跡した研究から、海鳥類においては親の繁殖成績にも個体変異が大きいことが報告されている(Thomas & Coulson 1988, Wooller et al. 1992)。それゆえ、親の繁殖において見られる個体の成績のちがいは、採餌行動の違いと関係している可能性がある。しかし、採餌行動の個体変異が給餌行動や繁殖成績とどう結びついているかについては、観察ができない場所で採餌を行う海鳥類においては行動を記録するための手法上の困難から研究されてこなかった。また、採餌行動の個体変異と繁殖成績との関係は、繁殖がおこなわれる年々の環境によって変化することが予想される。例えば個体毎に餌環境を効率よく利用できる採餌能力に差がある場合、餌の利用可能性が高い年には繁殖成績の個体変異の程度は小さくなるが、餌の利用可能性が低い年には採餌能力が高い個体と低い個体の差は大きくなる、といったことが予想される。しかし環境の異なった複数シーズンにわたってその関係を調べた研究はなかった。

1-4 本研究の目的と内容構成

以上の背景から、本研究は定着氷域の環境変動に対してアデリーペンギンがどのように採餌行動を変化させるのか、その結果として繁殖成績がどのように影響を受けるのか明らかにすることを目的とした。とくに、マイクロデータロガーを用いて詳細な行動データを時系列的に得ることで、彼らが示す採餌行動上の対応を様々な時間スケールで捉えることを特徴とする。この目的のために、1)採餌行動と繁殖成績との年変化を調べる、2)採餌行動と繁殖成績との個体レベルでの関係を明らかにし、その関係が環境変動の中でどのように変化するか調べる、という2つのアプローチで研究した。

第2章においては、南極リュツォ・ホルム湾のアデリーペンギン繁殖地で行った採餌行動と繁殖成績の5年間の調査から、定着氷域の環境変動に対してペンギンが採餌においてどのような行動的対応をしめすのか、またその生態的帰結について明らかにする。次に第3章において、採餌行動における年内の個体変異とその繁殖成績への影響について、また、採餌行動と繁殖との関係へ及ぼす環境変動の影響について5年間の調査から明らかにする。第4章では総合考察として、定着氷域でのアデリーペンギンの採餌・繁殖生態の特徴を、他地域での研究結果と比較することによって明確にする。また、これまで行われた他種の海鳥での研究との比較から、環境変動に対する採餌・繁殖上のアデリーペンギンの対応について、行動的対応の共通な点・異なる点について議論する。

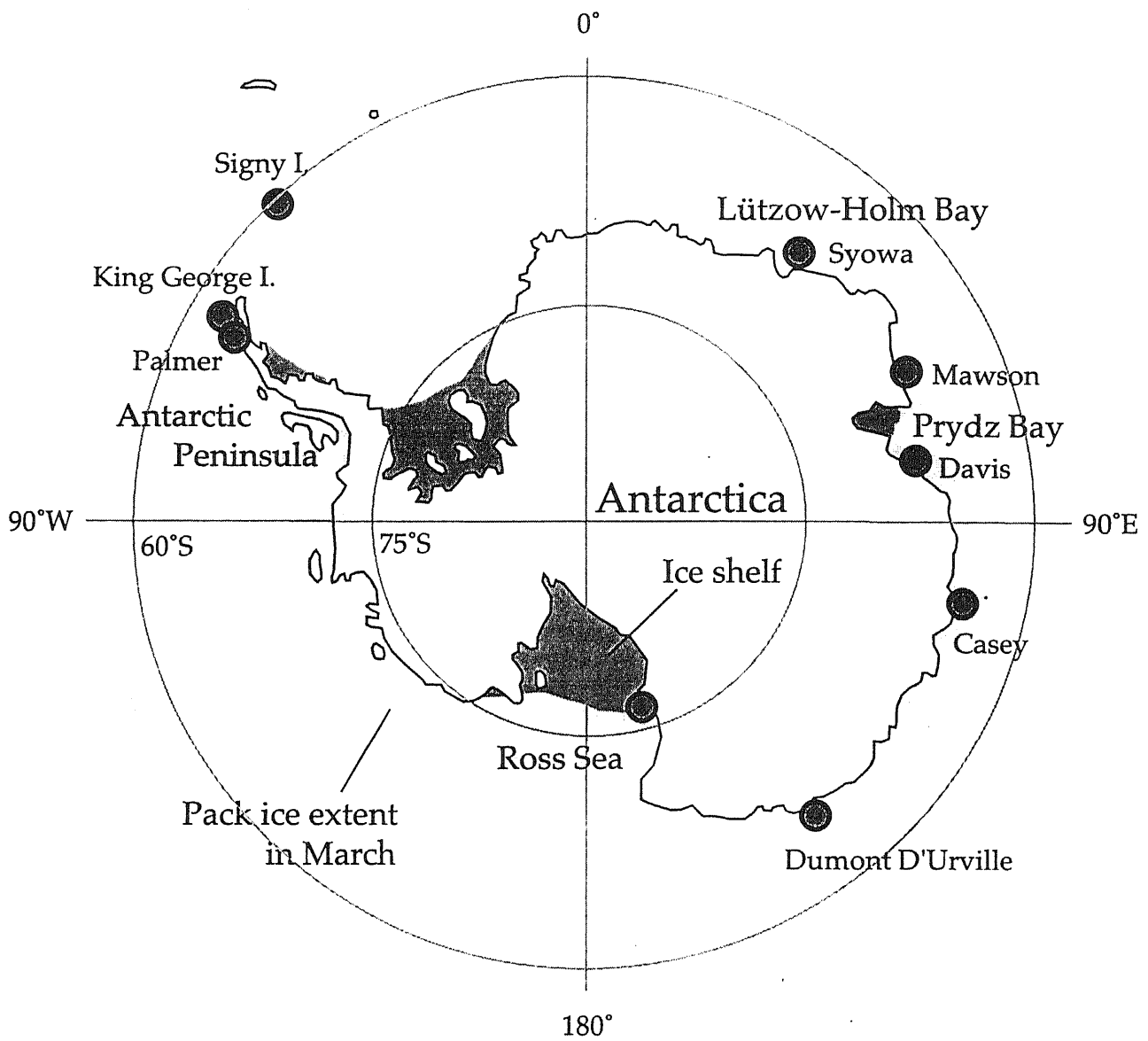


図1-1.
 本論文において言及したアデリーペンギンの主要調査地。
 夏期間のパックアイス域も示す(Knox 1994より引用)。

Fig. 1-1.
 Major study sites of Adelie Penguins mentioned in the thesis.
 Pack ice extent in March was also shown (after Knox 1994).

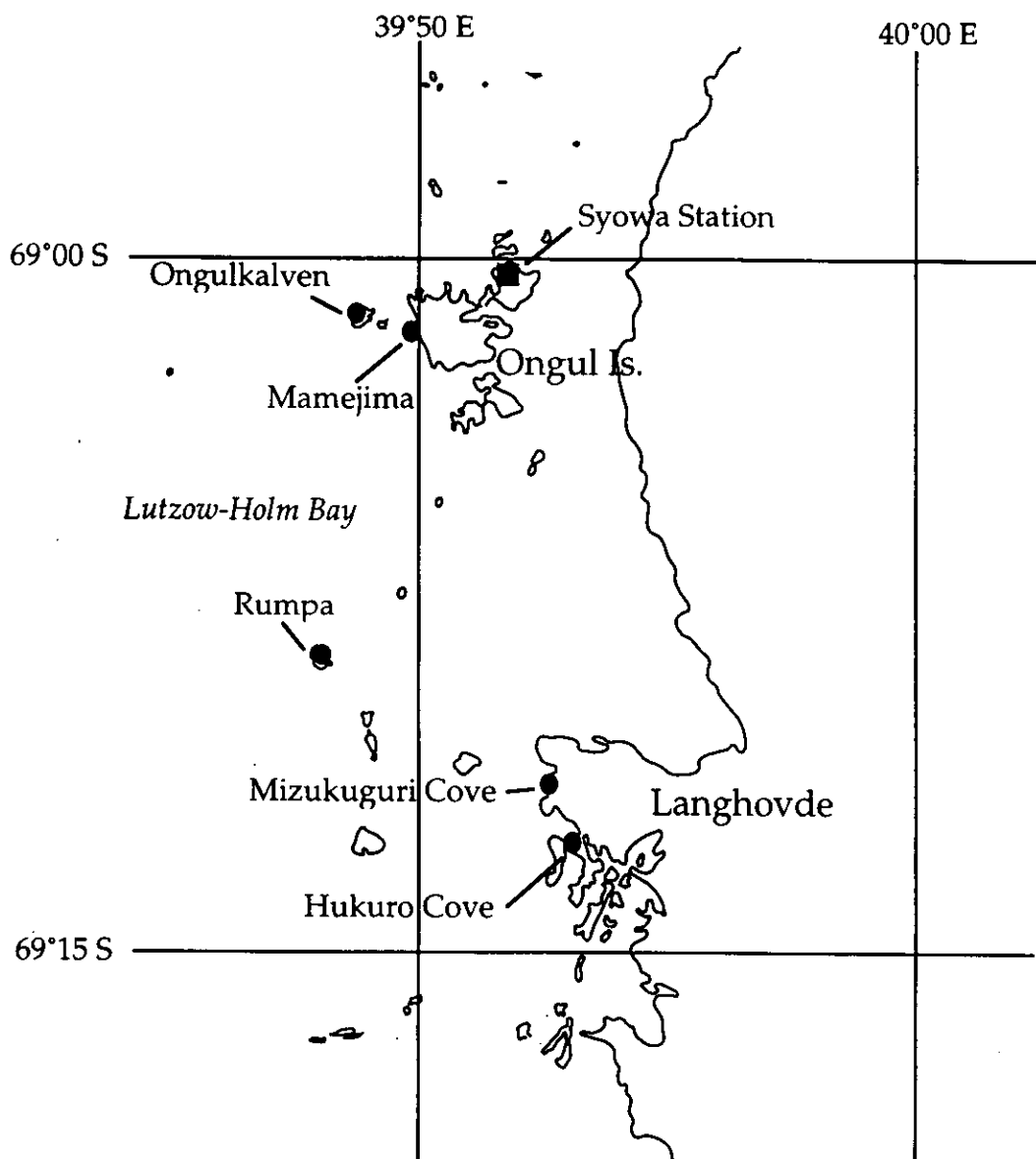


図1-2.
リュツォ・ホルム湾におけるアデリーペンギンの主要繁殖地

Fig. 1-2.
Major breeding sites of Adelie penguins in Lutzow-Holm Bay.

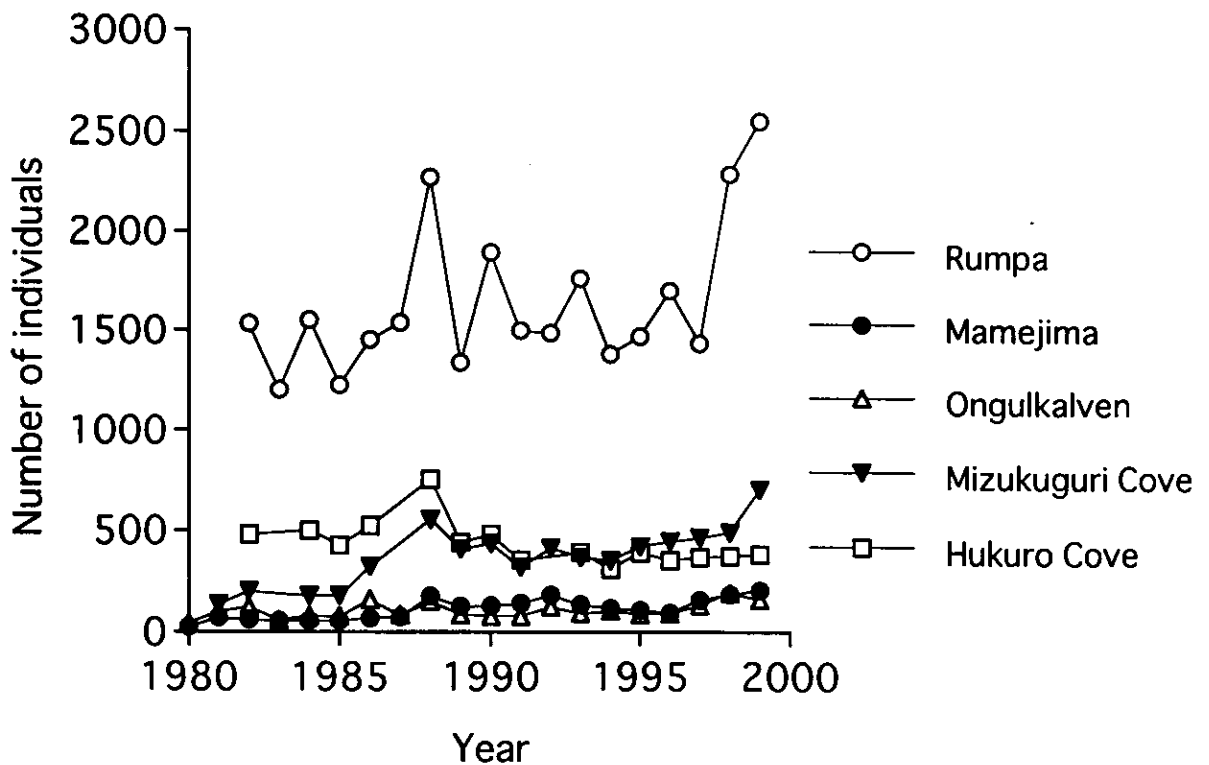


図1-3.
南極リュッツホルム湾内の主要5箇所のアデリーペンギン繁殖地における個体数変動.11月中旬に繁殖地にいたすべての個体の数をカウントした(加藤 未発表).個体数は長期的には一定している傾向があるが、年毎の変動は大きい.

Fig. 1-3.
Population size of Adelie penguins breeding on five colonies in Lutzow-Holm Bay, Antarctica. Number of individuals at each colony was counted in mid-November for each year.

第2章 アデリーペンギンの採餌・繁殖生態の年・季節変動

2-1 はじめに

アデリーペンギンの採餌や繁殖において、海氷との関係は重要であると考えられている。海氷が繁殖地近くに長くとどまると、繁殖のタイミングが遅れる、繁殖地にシーズン初めに来たときの体重が低くなる、一腹卵数が低下する、繁殖成績が低下するといった影響をもたらすことが知られている(Lishman 1985, Croxall et al. 1988, Whitehead et al. 1990)。これは海氷がペンギンにとってエネルギーコストが大きく、また移動速度も遅い歩行という移動様式を取らせるためと考えられている(Ainley & LeResche 1973)。

その一方で、海氷はオキアミなどの動物プランクトンにアイスアルジーなどの餌を供給する、捕食者からの隠れ場所を提供するなどの過程で、ペンギンの餌生物の分布や利用可能性に影響を与える(Smetacek et al. 1990, Eicken 1992)。餌生物の利用可能性の増加はペンギンの採餌トリップ長を短縮させ、繁殖成績を増加させる(Trivelpiece et al. 1990, Fraser & Trivelpiece 1996)。しかし、これまで海氷がもたらす生物的条件の変化と物理的条件の変化に対して、アデリーペンギンがどのように対応しているか、採餌行動を様々な時間スケールで詳細に明らかにした研究はほとんどない。

南極の海氷域に広く分布するアデリーペンギンにとって、夏の繁殖シーズンも海氷が採餌域を覆う定着氷域は、採餌行動における海氷の物理的制約が最も大きいと予想される。定着氷域では採餌場所までの距離、採餌可能な場所の分布密度の違いがペンギンの採餌行動に影響を与えると考えられている(Watanuki et al. 1993)。このため、海氷の物理的制約に対するペンギンの反応を知る上で有効な調査域であると考えられる。

そこで本章では、南極リュツォ・ホルム湾の定着氷域で繁殖するアデリーペンギンについて、定着氷の分布状態や餌環境の変動に対する彼らの採餌行動における反応とその生態的帰結を明らかにするため、1995/96-1999/2000 の5シーズンに渡って採餌行動と繁殖の調査をおこなった。

2-2 方法

2-2-1 調査時期と調査場所

調査は南極リュツォ・ホルム湾、昭和基地の約 25km 南に位置するラングホブデ袋浦で実施した(図 1-2)。この 5 年間で雛がふ化した繁殖ペア数は 119-214 ペアであった(表 2-11)。調査はペンギンのふ化時期からクレイシ期後期にあたる 12 月中旬から 2 月上旬までおこなった。繁殖地に滞在して調査をおこなった期間は運営上の理由から年によって異なり、1995/96 年は 1995 年 12 月 17 日から 1996 年 2 月 8 日まで、1996/97 年は 1996 年 12 月 21 日から 1997 年 2 月 8 日まで、1997/98 年は 1997 年 12 月 19 日から 1998 年 1 月 7 日までと 1998 年 1 月 27 日から 2 月 8 日まで、1998/99 年は 1998 年 12 月 26 日から 1999 年 1 月 18 日までと 1999 年 1 月 25 日から 2 月 16 日まで、1999/2000 年は 1999 年 12 月 20 日から 2000 年 2 月 11 日まで、であった。すなわち、1997/98 年については 1998 年 1 月 8 日から 26 日まで、1998/99 年については 1999 年 1 月 19 日から 24 日までの期間はルッカリーに滞在して調査をおこなうことはできなかった。

繁殖地周辺の海水状況を、繁殖地からの観察および写真撮影によって記録した。補助的にヘリコプターからも観察・写真撮影をおこなった。氷がほとんど隙間なく海面を覆っている場合を定着氷、氷が薄く定着氷の表面に所々亀裂の入った状態を定着氷の中でも特に薄氷とし、浮氷が漂っている状態をパックアイスとした(Knox 1994)。また、調査年ごとの気象状況については、気象庁によって昭和基地でおこなわれた観測データを Japan Meteorological Agency (1996-2001)から引用した。

2-2-2 データセット

本研究では大きく 3 タイプのデータセットを用いた(表 2-1)。第 1 に、雛のふ化時期からクレイシ期初期までの約 2~3 週間にわたって親の採餌行動・繁殖成績を調査するため、16-20 ペアのオスメス両方にデータロガーを装着し、およそ 3 週間ほど後に回収するデータセットを作った。これを「モニタリング個体」と呼ぶ。第 2 に、親の一回の採餌トリップ中の採餌行動と餌構成、餌重量、親の体重変化について明らかにするため、一回の採餌トリップ中のみデータロガーを装着し、採餌トリップ終了時にデータロガーを回収するデ

ータセットを作った。これを「トリップ個体」と呼ぶ。第 3 に、VHF トランスミッターを装着し、ラジオトラッキングによって採餌場所を調査するデータセットを作った。これを「トラッキング個体」と呼ぶ。トラッキング個体は年により、「モニタリング個体」あるいは「トリップ個体」と重複している。

2-2-3 モニタリング個体における調査

親の行動観察・潜水行動調査の概要

ふ化後 5 日以上生存した雛をもつ親を捕獲し、体重・外部形態の測定を行った。空胃体重を測定するため、ペアのもう片方が巣に戻り、次に採餌トリップに出かける直前の親を捕獲した。体重は Pesola ばねばかりを用いて、50 g 単位まで測定した。また、嘴高(Bill depth)、嘴長(Bill length)、頭長(Head length)を 0.1 mm 単位まで、フリッパー幅(Flipper width)を 1 mm 単位まで、ノギスを用いて計測した。これらに加え、1999/2000 年にはフリッパー長も 1 mm 単位まで定規を用いて計測した。計測の後、ステンレス製の番号つきフリッパーバンドの装着、トランスポンダ（直径 3 mm、長さ 23 mm、TIRIS、Texas Instrument 社）の首の後ろの位置への埋め込み(Clarke & Kerry 1998) と毛染めによる胸へのマーキングによって個体識別をおこなった。個体の性別を Kerry et al. (1992)にしたがって判別した。個体毎に判別スコア D を、判別式 ($D=0.582*BL+1.12*BD+0.219*FW$)によって、嘴高(BD)、嘴長(BL)、フリッパー幅(FW)から求め、判別スコアが 55.39 より大きかったものをオス、小さかったものをメスとした(Kerry et al. 1992)。性判別を試みた 91 ペアのうち、65 ペアのメンバーはオスとメスに判別されたが、他の 26 ペアではメンバーの両方が一つの性（オスのみ、もしくはメスのみ）に判別された。アデリーペンギンは平均的にオスの方が体サイズが大きいことが知られているので、この 26 ペアについては外部形態値から求められる判別スコアが大きい方の個体をオスとした。

外部形態の計測値と親の体重から親のボディ・コンディションを以下のように求めた。まず、4 つの外部計測値を主成分分析にかけ、第一主成分得点を求め、これを親の体サイズの指標とした。この体サイズの指標と親の体重との直線回帰分析を行い、回帰直線からの残差を親のコンディションの指標として用いた(Chastel et al. 1995, Lorentsen 1996)。

潜水深度データロガー（表 2-2）を速乾性のエポキシ接着剤とプラスチック製のケーブルタイを用いて(1995/96-1998/99 年)、またはテサテープ、マスティックテープ（粘着テープ）、プラスチックケーブルタイを用いて(1999/2000 年)、ペンギンの背中に装着した。データロガー装着による遊泳抵抗の増加を小さく抑えるため、データロガーの下端がペンギンの尾の付け根の少し上の位置にくるように装着した(Bannasch et al. 1994)。約 3 週間の装着期間の後、親を再捕獲し、データロガーを回収した後、体重を計測した。再捕獲時の空胃体重を測定するため、親の捕獲は親が雛への給餌を終えて再度海へ出ようとする直前におこなうか、もしくは給餌前の親を捕獲した場合は胃内容物を胃洗浄法（トリップ個体の方法を参照）によって吐き出させた後の体重を測定した。データロガー装着期間中、7-10 日ごとに 3-5 日間連続で、親の繁殖地への出入りを観察し、親の採餌トリップ長・巣の滞巣時間を調べた。ここから親の採餌トリップ長・雛のガード時間を以下のように計算した。まず、1 回の連続観察期間中に個体が 2 回以上の採餌トリップ・雛のガードを行った場合、個体毎にその期間中の平均値を求めた。その後、分析の対象とする期間ごとの平均値の平均をとり、個体の採餌トリップ長・ガード時間の代表値とした(CCAMLR 1991)。

データロガーによる潜水行動の記録・解析方法

調査にもちいたデータロガーの仕様、サンプリング間隔を表 2-2 に、それぞれの年に装着したデータロガーのタイプ、装着数、回収数、データが得られた個体数を表 2-3 に示す。

記録されたデータはロガーからコンピュータへダウンロードし、各潜水について潜水時間・最大潜水深度・水面滞在時間を求めた（図 2-1）。データロガーの潜水深度記録の精度を考慮し、深度 1m 以深になった点を潜水開始と定義し、1m 以深に至った場合を潜水したものと定義した。

潜水は時間的に連続したまとまりとして起こっている（図 2-1）。このようなまとまりを潜水バウトと呼ぶ。潜水バウトの終了を決定するための基準 (Bout Ending Criteria: 以下 BEC) を、表面滞在時間の対数頻度分析(log-frequency analysis) から求めた(Sibly et al. 1990, Watanuki et al. 1993)。まず表面滞在時間の 1 分ごとの対数頻度分布を作成し、2 つのランダムプロセスモデルを含んだ式(Sibly et al. 1990)をソフトウェア Kaleida Graph を用い

て対数頻度分布に回帰させ、式の屈曲点を Sibly et al. (1990)に示された計算式からもとめた。この屈曲点を BEC とした。表面滞在時間の対数生存曲線を描き、屈曲点を BEC とする手法もバウトの決定に用いられることがあり(例えば Kato et al. 2000)、とくに屈曲点があはつきりしている場合には有効であるが(議論の詳細は Martin & Bateson 1990 を参照)、屈曲点の決定を客観的に行えない点で欠点がある(Sibly et al. 1990) 。そこで本研究では上述の対数頻度分析の手法を採用した。

モニタリング個体については BEC を個体毎に求めた。年毎の BEC の平均値(±SD(N)(range))は 1995/96 年: 5.8±1.1 min. (25) (3.4-8.0)、1996/97 年: 4.1±1.0 min. (27) (2.9-6.9)、1997/98 年: 4.7±1.8 min. (26) (2.5-9.1)、1998/99 年: 4.4±0.9 min. (17) (3.2-6.3)、1999/2000 年: 4.5±1.0 min. (39) (3.1-6.9)だった。

採餌トリップ中の行動時間配分の解析

採餌トリップ中の親の行動の時間配分について、潜水行動と直接観察のデータから解析した。行動は以下にのべるように、歩行・潜水・水面での休息・氷上での休息の 4 つに分けた。ペンギンは採餌トリップ開始後、最初の潜水場所までと、最後の潜水場所からトリップ終了までは、定着氷上または陸上を歩いて移動すると考えられる(Watanuki et al. 1997)。そこで、トリップ開始から最初の潜水までの時間と、最後の潜水からトリップ終了までの時間を歩行時間と定義した(Watanuki et al. 1997)。潜水バウト内でペンギンが表面に滞在している場合(潜水深度記録が<1m の場合)には水面で休息していると仮定した。また、潜水バウト外の BEC より長い表面滞在時間にはペンギンは氷上で休んでいると仮定した。

雛の成長速度・生存率

データロガーを装着した親が育てている雛について、プラスチック製のタグをプラスチックケーブルタイを用いてフリッパーに装着することで個体識別した。識別した雛の体重を 4-6 日間隔で測定した。プラスチック製のタグは最後に体重計測をおこなった際に取り外した。1997/98 年を除く 4 年では、雛の成長速度を 12 月下旬から 1 月 16 日ごろまでの体重と日付の単純回帰直線の傾きとして計算した。1 月 16 日までに死亡した雛について

は成長速度の年間の比較からは除外した。これにより、雛の生存率に大きな年変化がある場合、死亡率の高い年には成長速度の良い雛にサンプルが偏る可能性があり、比較には注意が必要である(Williams & Croxall 1990)。本研究の場合、モニタリング個体の雛の1月16日までの生存率はそれぞれの年で85.7% - 100% (表 2-10)であり、成長速度の年比較に大きなバイアスはないと考えられる(Watanuki et al. 1993 も参照)。1997/98年については1月中旬時期の体重データが得られなかったため、12月22-24日から1月5日までの計測値を用いた。また、巣内に雛が2羽いる場合には、2羽の雛の成長速度を足し合わせ、ブルードの成長速度を計算した。

袋浦コロニー全体での雛の生存率について調査するため、ふ化雛数、およそ雛がクレイシに入る直前の1月12-15日での生残雛数、1月30-31日での生残雛数について、コロニーにおいてカウントした。また、11月下旬の抱卵ペア数と雛がふ化した巣の総数についてもカウントした。

2-2-4 トリップ個体における調査

親の行動観察・潜水行動調査の概要

採餌トリップに出かける直前の親を巣で捕獲し、モニタリング個体と同様に体重・外部形態を計測した。採餌トリップに出かける際には、親は胃の中にほとんど餌を持っていないため(綿貫 未発表データ)、空胃体重を測定していることになる。親を捕獲した際、巣にいる雛も捕獲して同時に体重測定をおこなった。個体識別のため、毛染めもしくは油性スプレーで胸にマークを付けた。性判別は行わなかった。モニタリング個体と異なり、ペアで計測値が得られないため、Kerry et al. (1992)にしたがって性判別を行った場合、エラーが大きいことが予想されるためである。データロガー(表 2-2)を速乾性のエポキシ接着剤とプラスチック製のケーブルタイを用いて、あるいはテサテープを用いて(Wilson et al. 1997)、ペンギンの背中に装着した。モニタリング個体と同様にデータロガー装着によるペンギンの遊泳抵抗の増加を小さく抑えるため、データロガーの下端がペンギンの尾の付け根の少し上の位置に装着した(Bannasch et al. 1994)。ペンギンが採餌トリップに出かけ、帰ってくるまで、コロニーを連続観察してトリップの開始、終了時刻を調べた。採餌トリ

ップからもどった親を、雛に餌を与える前に再捕獲し、データロガーを回収した後、体重を計測した。胃内容物は胃洗浄法により以下のように吐き出させた(Wilson 1984, CCAMLR 1991)。ペンギンの口から胃へ挿入した直径 18 mm 長さ 70 cm のホースとその上端の漏斗を通じて、20 度ほどに温めた海水約 1 l ほどをペンギンに飲ませ、胃内容物を吐き出させた。海水が胃内容物を含まなくなると透明で出てくるまで、このプロセスを 3-5 回繰り返した。胃内容物は 4 mm と 1 mm のふるいで濾し、約 1 時間そのままにして重力によって水を切った後(1998/99 年)、または手で押しつけて水を切った後(1998/99 年以外の 4 年)、湿重量を 0.1 g 単位で測定した。1999/2000 年に両方の方法で水切りをおこなったところ、若干重力による水切りの方が重くなった(0.8% (SD 0.9) n=7)が、その差は非常に小さく無視できる。4 mm のふるい上に残った餌をできる限りソーティングしてホルマリン固定し、後日、分類群に同定した。同定はサンプリング後 1-4 週間以内に(1998/99 年以外の 4 年)、あるいは 4 ヶ月以降に(1998/99 年)おこない、それぞれ湿重量を測定した。分類群は、まずオキアミ、ヨコエビ、魚類に分け、オキアミはナンキョクオキアミ *Euphausia superba* とクリスタルオキアミ *E. crystallorophias*、魚類はコオリイワシ *Pleuragramma antarcticum* とそれ以外のノトセニア科の魚に分けた。

トリップ終了時の親の空胃体重として、胃洗浄前の体重から胃内容物重量を引いた値を用いた。胃洗浄後の親の体重には、飲ませた水が若干含まれると考えられるためである。

潜水行動の記録・解析

調査をおこなった各年・季節(ターム)の個体数を表 2-3 に示す。得られた潜水行動データはモニタリング個体と同様に潜水時間・最大潜水深度・表面滞在時間を計算した。また、モニタリング個体と同様の手法により潜水バウトを決定した。トリップ個体については記録が短く、表面滞在時間のデータ数が少ないため、年毎に個体をプールして BEC を求めた。BEC は 1995/96-1999/2000 年の順でそれぞれ、5.5、4.0、4.0、4.0、4.4 分だった。

潜水行動中のエネルギー獲得速度の推定

潜水中の餌獲得速度を推定するため、トリップ個体について、1)胃内容物のエネルギー

価、2)採餌トリップ前後での親の体重変化のエネルギー価、3)採餌トリップ中のアクティビティによるエネルギー消費量から、まず、トリップ中の総獲得餌量を推定した。

1) 胃内容物のエネルギー価については、各餌タイプの湿重量とエネルギー価から計算した。ナンキョクオキアミのエネルギー価を 4.35 KJ/g wet (Croxall et al. 1985)、他のノトセニア科の魚よりも脂肪量が高い(Hagen et al. 2000)ことで知られるコオリイワシのエネルギー価を 6.35 KJ/g wet (綿貫 未発表データ)、コオリイワシ以外のノトセニア科魚類のエネルギー価を 4.00 KJ/g wet (Crawford 1979, Croxall et al. 1985)、クリスタルオキアミとヨコエビはナンキョクオキアミと同じエネルギー価と仮定した。

2) 親の体重変化のエネルギー価は、体重が減少したときは 13.8KJ/g、体重が増加したときは生合成に要するエネルギーコストを考慮し 18.4KJ/g とした (13.8KJ/g \times 1.33(生合成コストのファクター: Ricklefs 1974, Weimerskirch et al. 1997))。体重減少時のエネルギー価 13.8KJ/g は、ペンギンの体組成 (59.1% 水分、30.1% 脂肪、10.8%タンパク質; Cherel et al. 1993) と、脂肪とタンパク質のエネルギー価 (それぞれ 39.3KJ/g と 17.8KJ/g; Schmidt-Nielsen 1990)から計算した。

3) トリップ中のアクティビティによるエネルギー消費量は、各行動におけるエネルギー消費量を二重ラベル水法または酸素消費速度の測定によって調査した文献の値より以下のようにあてた。ペンギンの体重 1kg あたりにつき、潜水: 15.7 W/kg、バウト内の水面滞在: 9.9 W/kg、氷上での休息: 3.8 W/kg、歩行: 13.5 W/kg (Culik et al. 1991, Le Maho & Dewasmes 1984, Chappell & Souza 1988)。

上記 2)と 3)のエネルギー量を足しあわせた値を、消化率 0.74 (Davis et al. 1989) で割った値に、1)を足した値が採餌トリップ中に親が獲得したエネルギー量と等しいはずである (Martins & Wright 1993, Weimerskirch et al. 1997, Culik et al. 2000)。この総獲得エネルギー量を採餌トリップ中の総潜水時間で割ることで、潜水時間あたりのエネルギー獲得速度を推定した。

3)のトリップ中のアクティビティによるエネルギー消費量は、とくに推定値に誤差が大きいことが予想される(Wilson & Culik 1993)ので、1)胃内容物と 2)親の体重変化のエネルギー価を足した値を潜水時間で割り、潜水中の純エネルギー獲得速度として計算した。

2-2-5 採餌場所（トラッキング個体）の調査

トラッキング個体について、ラジオトラッキング法により採餌場所を調査した。ペンギンに VHF トランスミッター (146-148 MHz、直径 10 mm、長径 45 mm、アンテナ 200 mm、アンテナ角 30°、重量 9.5 g、Advanced Telemetry System 社製) を速乾性のエポキシ接着剤とプラスチック製のケーブルタイを用いて、あるいはテサテープを用いて (Wilson et al. 1997)、ペンギンの背中中央部に装着した。ラジオトラッキングの期間、個体数を表 2-3 に示す。1995/96 年は 3 期間別個体を調査した (Watanuki et al. 1999) が、1996/97 年は 3 期間同一個体を調査した。1997/98 年は採餌場所についての調査は行えなかった。1998/99 は 3 期間別個体を調査した。1999/2000 年は個体を連続して調査した。ラジオトランスミッターと一緒にデータロガーも装着した。

トランスミッターからの電波は、地上 2ヶ所に設置した 2 スタックの 7 エレメント、もしくは 10 エレメントアンテナにより受信し、電波の方向を角度として 5 度の精度で記録した。2 つのアンテナより同時に得られた電波の方角の交点をペンギンの位置とした。2 つのアンテナは袋浦ルッカリーの背後の丘 (海拔約 25m) と小指岬 (海拔約 40m) に設置した。受信機は 1995/96、1996/97 年には FT290 MkII 受信機 (ヤエス無線、東京) を、1998/99、1999/2000 年には Rx-900 受信機 (TELEVILT International AB, Sweden) を用いた。ペンギンが潜水を繰り返しているときには電波が一時的に受信できなくなり、1~2 分後再び電波が受信できるようになるというパターンが見られる。これを利用してペンギンがその場所で潜水していたかどうか判別し、潜水している位置のみを採餌場所とした。1995/96、1996/97、1998/99 年については調査日の 9:00-21:00 まで、30 分おきに位置決定をおこない、1999/2000 年は 12 月 27 日-1 月 29 日まで基本的に毎日 12:00-14:00 の間に巣から離れている個体について一ヶ所の採餌場所を決定した。

ラジオトラッキングで決定した位置の精度については、ペンギンとアンテナの相対的位置によって変化するが、通常 100-200m、極端な場合では 500m 程度とされている (Watanuki et al. 1999)。1999/2000 年において、ラジオトラッキングによる位置の決定と目視によるペンギンの位置の確認が同時にできた場合では、その精度は 0.17 ± 0.16 (SD) km (0.0-0.5 km, $n=21$) で、81% が 0.2km 以内であった。

2-2-6 器具装着の影響の評価

器具装着の影響について、以下の項目について評価を行った。1) モニタリング個体(小型ロガー装着)とロガー非装着個体での採餌トリップ長、雛のガード時間、給餌頻度、雛の生存率、親の体重減少速度を比較した(1999/2000年のみ)。モニタリング個体とは別に、5巣についてコントロール個体として親と雛のマーキングのみをおこない、これら5巣についてモニタリング個体と同時期に採餌トリップ長、滞巣時間、給餌頻度の直接観察と親の体重計測をおこなった。2) モニタリング個体(小型ロガー装着)とトリップ個体(より大型のロガー装着)でトリップ長を比較した(5年分)。モニタリング個体におけるトリップ長の直接観察と同時期にトリップ個体のデータロガーの装着回収をおこなっており、両者を比較することで、ロガーのサイズの違いや、直前の捕獲作業の有無のペンギンへの影響を評価した。3) トリップ個体とロガー非装着個体での雛の生存率を比較した(1999/2000年)。

2-3 結果

2-3-1 海氷・気象状況

繁殖地周辺の海氷状況は年毎に異なり、また季節が進むにつれて変化した(図 2-2)。1995/96年には育雛期を通して繁殖地周辺の海全体を厚氷(厚さ約 1-2m)が覆っており、開水面は岸沿いのタイドラック、岸から 2-4km 沖合の氷山の周辺に限られていた。1996年 12 月下旬には沿岸域は薄氷(厚さ約 1m)に、沖合は厚氷に覆われていた。氷は季節が進むにつれて薄くなり、2 月上旬には沿岸域の薄氷だった部分は大きく流れて開水面となった。1997/98年には 12 月下旬には 1996/97年と同様の海氷状況だったが、その後湾内の氷がパックアイス化して流出し、1 月下旬には開水面が大きく広がっていた。昭和基地での日平均気温を旬別に見ると、1998年の 1 月初旬の気温は他の年よりも高く、0 度を上回っており(表 2-4)、高い気温がこの時期の氷の融解を促進した可能性がある。1998/99、1999/2000年には再び繁殖地周辺の海全体を厚い氷が覆った。この 2 年では開水面はタイドクラックと、沖合の島のまわり、氷の切れ目の小さな水面にみられた。全般に海氷状況は 1995/96年と近かったが、1995/96年に見られた沖合の氷山はなく、氷山周りの水面という場所はペンギンにとって利用可能ではなかった。1998/99年の 1 月下旬には岸沿いのタイドクラ

ックが結氷するのが頻繁に観察された。風も他の年に比べて強く(表 2-4)、他の年では見られなかった一日平均 20m/s 以上の風が吹いた日が 2 日(1999 年 1 月 28、29 日)見られた。

2-3-2 採餌場所

ラジオトラッキングによって調べたペンギンの採餌場所は、年・季節によって変化した(図 2-3、表 2-5)。1995/96 年には、1 月上旬から 1 月中旬にはほとんどのペンギンは繁殖地から 1km 以内の岸沿いのタイドクラックで採餌していた。1 月下旬には採餌域を広げ、沖合の小さな島の周りのクラック、氷山の周りに開いた小さな水面でも採餌していた(Watanuki et al. 1999)。1996/97 年には 12 月下旬から 1 月上旬は岸沿いのタイドクラックで採餌していたが、1 月中旬には繁殖地の前に広がった薄氷の所々に開いた水面で採餌していた。1 月下旬には電波の届かない範囲まで遠く(>4km)で採餌していることもあった。1997/98 年には調査運営上の理由から採餌場所のデータは得られなかった。1998/99 年には 1 月中旬まではほとんどの個体が岸沿いのタイドクラックで採餌していたが、1 月下旬にはタイドクラックで採餌する個体は減少し、電波の届く範囲を越えて行動するペンギンが出現した。1999/2000 年には主要な採餌場所は 12 月下旬から 1 月上旬までは繁殖地近くの岸沿いのタイドクラックだった。1 月中旬、下旬もやはり岸沿いのタイドクラックを利用していることが多いが、コロニーから採餌場所までの距離は遠くなった(表 2-5)。しかし、1 月下旬の他の年に比べ、1999/2000 年は近い場所で採餌していた(表 2-5)。

2-3-3 親の採餌行動と繁殖成績: モニタリング個体

潜水行動の年変化

まず潜水行動の年変化について調べた。潜水データのデータ長が個体によって異なるため、モニタリング個体については比較的データの揃った 12 月 31 日から 1 月 15 日までの 16 日間のデータを用いた。潜水深度は 1995/96 年、1998/99 年、が他の年に比べて深かった(図 2-4)。潜水深度が深い年には潜水時間が長い傾向が見られた(図 2-5)。1995/96、1996/97、1998/99、1999/2000 の 4 年では潜水時間は 2 山型のパターンを示した。一方、1997/98 年には潜水時間に顕著な 2 山型のパターンは見られなかった。

潜水深度と潜水時間について、個体毎の平均値を用いて年間差・性差を調べた。有意な年間差が見られたが、性差は見られなかった(表 2-6)。一方、一回の潜水での平均潜水時間が長かった年は、潜水間の表面滞在時間も長かった(表 2-6)。平均潜水時間と平均表面滞在時間から典型的な一回の潜水サイクルを計算し、その潜水サイクル中の潜水時間の割合を見ると、どの年も 66-68%で年間差は見られなかった。

個体の平均潜水深度と平均潜水時間との関係を年間で比べた(図 2-6)。どの年にも平均潜水深度の深い個体の平均潜水時間が長いという関係があった($r^2=0.42-0.79$, どの年も $P<0.01$)。潜水時間と潜水深度の回帰式の切片には有意な年毎の違いがみられ(ANCOVA: $df=4,126$, $F=28.7$, $P < 0.01$)、同じ深度に潜っていても、潜水時間には年間の違いがあることが明らかになった。1997/98 年は他の年に比べ、任意の深度での潜水時間が短かった。

また、1 日あたりの総潜水時間についても、個体毎の平均値を用いて年間差・性差を調べた。一日あたりの総潜水時間は 1995/96 年で最も長く、1998/99 年で短かった。また、メスはオスよりも一日あたりの総潜水時間が有意に長かった(表 2-7)。

潜水行動の季節変化

モニタリング個体について一日ごとの各個体の平均潜水深度・一日の中での最大潜水深度をもとめ、それを個体間で平均した値を使って潜水深度の季節変化を調べた(図 2-7)。平均潜水深度は季節的に変化した。1995/96 年では 12 月 23 日から 12 月 31 日の間に深くなった。1996/97、1997/98 年には深度は季節的に浅くなった。1998/99 年には 1 月 10 日頃までは季節的に浅くなる傾向があったが、以後季節的に深くなった。1999/2000 年には平均潜水深度に季節的な変化は見られなかった。最大潜水深度には年によって大きな季節変化が見られた。とくに 1998/99 年には 1 月 9 日ごろ 40m くらいと浅かった最大潜水深度は季節の後半になって 60m と深くなった。

一日あたりの総潜水時間についても、個体毎の平均値を用いてオス、メスそれぞれについて季節変化を調べた(図 2-8)。どの年にも一日あたりの総潜水時間は増加する傾向が見られた。1999/2000 年については 1 月 10 日ごろまで、メスの一日あたり潜水時間がオスよりも長い傾向が見られた。

潜水行動の日周変化

モニタリング個体の潜水行動の日周パターンの年変動について調べた。1997/98 年には潜水頻度には日周変化は見られなかったが、その他の4年では夜に比べ昼の時間帯の潜水頻度が高いという有意な日周性が見られた(図 2-9: One-way ANOVA, Scheffe's multiple comparisons test, $P < 0.01$ but NS for 1997/98: 1時間毎の値を比較)。一方、平均潜水深度についてはどの年も一日の時刻の中で有意な違いは見られなかった(図 2-10: One-way ANOVA, Scheffe's multiple comparisons test, NS)。

採餌トリップ長の年・季節変化

モニタリング個体について、採餌トリップ長の年・季節変化を調べた。直接観察による調査が一度しか行えなかった1997/98年を除き、どの年も季節が進むにつれて採餌トリップ長は長くなっていく傾向があった(図 2-11)。12月下旬から1月中旬までのトリップについて採餌トリップ長の年変化・性差を調べた。トリップ長はメスの方がオスよりも長く、1995/96、1996/97の2年が他の3年よりも長い傾向があった(表 2-8)。

採餌トリップ中の行動時間配分

潜水頻度の日周性がみられたので、行動時間配分については、採餌トリップを次の2つのタイプに分けた。0時から5時の時間帯に潜水頻度の低下がみられた(図 2-9)ことを考慮し、この潜水頻度の低下がみられる前に終了した採餌トリップ(トリップが始まった日の24時までに終了したトリップ)を Day trip、トリップ終了が24時以降、次の日までかかったトリップを Night trip として分けた。採餌トリップ開始から最初の潜水までの時間と最後の潜水から採餌トリップ終了までの時間は採餌場所までの移動に要する歩行時間と考えられるので、トリップ中の最初の潜水開始から最後の潜水終了までの時間を採餌場所にいた時間として、この間の潜水時間の割合を調べた。採餌トリップ中の採餌場所での潜水時間の割合は、1997/98年以外の4年では Day trip において Night trip よりも高かったが(図 2-12: One-way ANOVA, 1995/96: $F=7.4$, 1996/97: $F=7.4$, 1998/99: $F=14.6$, 1999/2000: $F=6.8$; $P < 0.01$ or < 0.05), 1997/98年にはこのような差は見られなかった ($F=0.82$, $P=0.37$)。1997/98

年以外の4年には、夜間、採餌場所である小さな開水面が結氷するため、潜水可能な時間が昼間に限定されたと考えられる。この限定された昼間の採餌時間にペンギンが潜水努力を上げている可能性について検討するため、Day tripの採餌トリップ中の採餌場所での潜水時間の割合について年間で比較した。この潜水時間割合には有意な年間差が見られ、1997/98年がもっとも低かった(図 2-12)。一方、Night tripの採餌場所での潜水時間割合には年間差は見られず、これは採餌トリップ中の昼の時間帯に潜水時間割合が高くなったためだと考えられる(図 2-13)。結果的にすべてのトリップを含めると採餌場所での潜水時間割合には年間差はなかった(36.2-42.2%, $df=4,222$, $F=1.19$, $P=0.32$)。ペンギンは、氷が張った年には、氷の下の餌へのアクセスが可能な昼の限られた時間をより潜水に割り当てていたと考えられる。

採餌トリップと雛のガードのサイクルの性差・年変化

どの年においてもメスはオスよりも雛のガード時間が短かった(表 2-8)。採餌トリップ長が長かった1995/96、1996/97年には、他の3年に比べ、早い時期から親の滞巣時間割合は低下した(図 2-14)。直接観察を行った期間の雛の体重は年間で大きく変わらなかったため、同じ体重の雛をガードするか巣に置き去りにして採餌トリップに出かけるかの意志決定に年変化があったと考えられる。

給餌頻度と雛の成長速度

まず雛数が1の巣と2の巣の間で、親の給餌頻度、雛の成長速度を比較した。雛数が1の巣のサンプル数が比較的多かった1995/96年、1998/99年についてのみ、この解析を行った。観察期間の最初から雛数が1だったものと、観察期間のはじめから終了まで雛数が2だった巣のみを用いた。雛数が1の巣では、2の巣に比べ、親の給餌頻度は少なかった(表 2-9)。オスメス別に見ると、オスでは給餌頻度に統計的な違いは検出されなかったが、メスでは雛数が1の巣で給餌頻度が有意に低かった。雛の成長速度には巣内の雛数による違いは見られなかった。

同じ年の中で雛を1羽育てている親の給餌頻度が2羽の雛の親よりも低かったため(上

記)、雛数が2のものに限って、給餌頻度の年変化について調べた。12月中旬から1月中旬までの期間、ペアの一日あたりの給餌頻度には年変化は見られなかった(図 2-15: One-way ANOVA: $df=4,64$, $F=2.07$, $P=0.09$)。

12月下旬から1月16、17日まで(1997/98年は1/5まで)の雛の成長速度、雛数が2の巣のブルードの成長速度には年変化がみられた(表 2-10)。多重比較の結果から、雛の成長速度は1998/99年で1995/96、1996/97年よりも、1997/98年で1996/97年よりも高かった。しかし、雛数が2の巣のブルードの成長速度にはどの年間にも有意な差はなかった。年ごとの平均値を用いて給餌頻度とブルードの成長速度との関係を見ると、統計的に有意な関係は見られなかったが(Spearman's rank correlation, $\rho=0.8$, $P=0.11$, $n=5$ years)、 ρ 値は高く、サンプル数が少ないためと考えられる。

一方、一月中旬以降の雛の成長速度には大きな年変化が見られた(図 2-16)。とくに、1998/99年には雛の体重はふ化後増え続け、1月25日にピークに達したが、その後急速に減少するという顕著な季節変化が見られた。

袋浦コロニー全体での繁殖成績

袋浦コロニー全体の雛数のカウントの結果を表 2-11 に示す。1997/98年には1月12-15日でのカウントは行えなかったが、1月31日の時点までで101.7% (カウント誤差を含むため)の生存率であり、1月12-15日時点でもほぼ100%の生存率だったと推測される。ふ化雛の1月12-15日までの生存率には大きな年変化が見られた(表 2-11)。生存率は1997/98年が最も高く、次いで1998/99年、1999/2000年、1996/97年、1995/96年の順に低くなった。一方、どの年も1月12-15日以降1月30-31日までに死亡した雛数は少なかった。

特筆すべきこととして、1998/99年には1月31日以降、2月15日までの間に82羽という多数の巣立ち前の雛の死亡を確認した。体重が減少していることから、雛はすべて餓死によるものと考えられる。他の年では1999/2000年しかこの期間のデータはないが、2月9日時点で巣立ちが確認されていることから、このような多数の雛の死亡はなかったと推測される。

親のボディ・コンディション・育雛中の体重変化

モニタリング個体の親の体重と体サイズから求めた親のボディ・コンディションには年間差が見られた(表 2-12)。オスメス共に 1997/98 年の育雛期初期のボディ・コンディションが高かった。一方、育雛期後期に親を再捕獲したときの親のボディ・コンディションには年間差は見られなかった。

親の体重変化と 2 回の捕獲間の時間から、親の育雛期間中の体重減少速度を計算し、年間で比較した(表 2-12)。体重減少速度はオスでメスよりも大きく、また年間で異なり、1997/98 年には他の年よりも大きかった。

2-3-4 親の採餌行動と餌構成・胃内容物重量: トリップ個体

潜水深度・潜水時間の年変化

トリップ個体も、モニタリング個体と同様の傾向を示し、1995/96 年には深く、長い潜水を行っていた(図 2-17)。トリップ個体について潜水バウト中の潜水時間の割合を見ると、どの年も 65.1-67.8%で年間差は見られなかった(One-way ANOVA, $df=4,155$, $F=1.63$, $P=0.17$)。

餌構成と胃内容物重量

胃内容物サンプリングから示された餌構成には年変化が見られた(表 2-13)。1995/96、1996/97、1997/98、の 3 年には比較的多く魚も優占し、どの季節にも 23.2-63.3% (湿重量比) の割合で出現したが、1998/99、1999/2000 年には少なく、0.4-3.2%しか出現しなかった。1998/99、1999/2000 年には 2 種のオキアミ類、ナンキョクオキアミ・クリスタルオキアミが優占していた。

餌構成には年内の季節変化もみられた。1995/96 年には 1 月下旬にナンキョクオキアミの割合が増えた。一方、他の 4 年では 1 月下旬にはナンキョクオキアミの割合が低下し、クリスタルオキアミの割合が増えた。

すべての年でデータが得られたターム 1 において、胃内容物重量に年変化はみられなかった(表 2-13: One-way ANOVA, $df=4,56$, $F=2.423$, $P=0.06$)。

餌の違いと潜水行動

トリップ個体について、オキアミ(*E. superba* と *E. crystallophias* 両方を含む)と魚を捕食するときで潜水行動・給餌行動が異なるかどうか調べた。胃内容物中の湿重量比で 70% 以上を魚もしくはオキアミが占めた場合、それぞれ魚を捕食していた個体・オキアミを捕食していた個体として分けた。そしてオキアミ・魚それぞれの餌タイプを捕食していた個体間で潜水行動を比較した。

魚が胃内容物中の湿重比の 70% 以上を占めた個体があったのは 1995/96、1996/97、1997/98 の 3 年のみであった(図 2-18)。1995/96 年にはオキアミを捕食していた個体は魚を捕食していた個体よりも深く潜っていた(表 2-14; Endo et al. 2000)。また、潜水時間もオキアミを捕食していた個体の方が長かった。一方、1996/97、1997/98 年の 2 年では、潜水深度・潜水時間ともに餌タイプによる違いはみられなかった(表 2-14)。

餌タイプがオキアミの個体と魚の個体にかぎって潜水深度と潜水時間の関係を、餌タイプ間および年間で比較した(図 2-19)。1995/96 年には、餌タイプ間で潜水深度と潜水時間の回帰式の傾きに差はなかったが、魚を捕食していた個体の方が回帰式の切片が有意に高く、任意の深度でより長く潜水していた(ANCOVA, $df=1,28$, $F=9.5$, $P<0.01$)。一方、1996/97 年には潜水深度と潜水時間の回帰式の切片・傾きともに餌タイプによる違いは見られなかった。一方、オキアミ類を捕食していた個体に限って平均潜水深度を年間で比較すると、有意な違いが見られ、1995/96 年で他の年よりも深度が深かった(表 2-14: One-way ANOVA: $F=42.3$, $P<0.01$)。

採餌トリップ長・雛への給餌量の年変化・季節変化

トリップ個体について採餌トリップ長と雛への給餌量の季節変化を調べた(1 タームしか調査できなかった 1997/98 年を除く)。トリップ長は 1999/2000 年についてのみ有意な季節間の差が見られた(図 2-20: ANOVA: 1995/96: $df=2,32$, $F=2.8$, NS; 1996/97: $df=2,17$, $F=0.9$, NS; 1998/99: $df=2,32$, $F=2.2$, NS; 1999/2000: $df=3,56$, $F=12.4$, $P<0.01$)。1999/2000 年にはトリップ長はターム 3 でターム 1 と 4 よりも短く、ターム 2 でターム 4 より短かった(Scheffe's multiple comparisons test; $P<0.01$)。胃内容物重量はどの年も季節的に変化しな

かった(ANOVA: NS for 1995/96: $F=0.7$, 1996/97: $F=0.8$, 1998/99: $F=0.8$, 1999/2000: $F=2.0$)。餌構成、餌タイプ毎のエネルギー価とトリップ長から計算したトリップ時間あたりの雛へのエネルギー運搬速度は、1995/96、1996/97、1998/99の3年間では季節的に変化しなかったが、1999/2000年には1月中旬まで季節的に増加し、一月下旬に減少するという傾向が見られた(図 2-20)。

また、同じ年内の餌タイプ間で雛への給餌量、トリップ時間あたりの雛へのエネルギー運搬速度に違いはなかった(表 2-14)。

採餌トリップ長と雛への給餌量・親の体重変化との関係

トリップ個体について、個々のトリップを単位として、採餌トリップ長と繁殖地に親が持ち帰った胃内容物重量との関係を調べた(図 2-21)。調査をおこなったどの年にも親の採餌トリップ長と胃内容物重量の間に関係は見られなかった。結果的に、どの年においても採餌トリップが長かった親はトリップ時間あたりの雛へのエネルギー供給速度を減少させる傾向があった(図 2-22)。

次に採餌トリップ中の潜水時間と胃内容物重量との関係を調べた(図 2-23)。1998/99、1999/2000の2年ではトリップ中の潜水時間が長かった個体がより多くの餌を持ち帰るという関係が見られた。しかし、決定係数の値は低く、同じ潜水時間でも親の持ち帰り餌量には大きなばらつきが見られた。他の3年ではこのような関係は見られなかった。このことは親の潜水時間あたりの餌獲得量に大きな個体間のばらつきがあったことを示唆する。

次に、採餌トリップ長とトリップ前後での親の体重変化との関係を調べた。採餌トリップ長と親の体重変化との間に関係はなかった(図 2-24)。親の体重変化を蓄積されたエネルギー価として換算し、トリップ中のエネルギー蓄積速度とトリップ長との関係を調べた(図 2-25)。1996/97年ではトリップ長が長くなるとエネルギー蓄積速度は小さくなったが、それ以外の4年ではそのような関係は見られなかった。

以上の結果から、採餌トリップ長が長くなると親は結果的に雛への給餌速度を減少させるが、自らの体重は変化させていないことが明らかとなった。

潜水行動中のエネルギー獲得速度の推定

トリップ個体について親のエネルギー獲得速度を推定し、まず、1995/96、1996/97、1997/98 の 3 年について、餌タイプによる違いをしらべた(表 2-14)。3 年とも、餌タイプ間で潜水時間あたりのエネルギー獲得速度に餌タイプによる違いはなかった。

次にエネルギー獲得速度の年変化・季節変化について調べた。調査がターム 1 についてしか行えなかった 1997/98 年以外の 4 年では、潜水時間あたりのエネルギー獲得速度に季節変化はなかった(表 2-15)。また、すべての年のデータが揃っているターム 1 についてエネルギー獲得速度に年変化はなかった (One-way ANOVA: $df=4,56$, $F=1.59$, $P=0.18$)。

また、胃内容物・親の体重変化のエネルギー価と潜水時間から計算した親の純エネルギー獲得速度 (上述のエネルギー獲得速度からアクティビティ分のエネルギー価を除いたもの) にも季節変化はみられず (表 2-15)、ターム 1 において年変化も見られなかった(One-way ANOVA: $df=4,56$, $F=1.14$, $P=0.35$)。

2-3-5 器具装着の影響

1999/2000 年において、12 月 27 日-1 月 29 日までの期間のモニタリング個体(95%, 40 雛中 38 雛生存)とコントロール個体(90%, 10 雛中 9 雛生存)の間で雛の生存率には差はなかった。また、親の体重減少速度にもモニタリング個体(-12.4 ± 9.2 (SD)g/day, $n=39$)とコントロール個体(-13.9 ± 10.2 (SD)g/day, $n=10$)の間で差はなかった(NS, ANOVA)。採餌トリップ長・雛のガード時間については統計的に有意な差は見られなかった(表 2-16)が、給餌頻度はモニタリング個体の方が小さかった(表 2-16)。

各年についてモニタリング個体とトリップ個体を比較した場合、採餌トリップ長はトリップ個体でモニタリング個体よりも長かった(表 2-17)。データロガーのサイズ、もしくはトリップ開始直前の捕獲、データロガー装着の作業はトリップ長に影響したと考えられる。

1999/2000 年について、トリップ個体として親にデータロガーを装着した雛と繁殖地内のデータロガー装着を行っていない親の雛との間で生存率を比較した。12 月 29 日にすべての卵がふ化していた巣について 1 月 9 日までの雛の生存率には違いはなかった(トリップ個体 35 巣: 90.2% (生存雛/ふ化雛: 55/61)、ロガー非装着個体 58 巣: 93% (138/148))。

2-4 考察

2-4-1 器具装着の影響

行動記録などのために器具を装着することで、動物の行動や繁殖がその影響をうけ変化することが広く認識されている(Wilson et al. 1986, Watanuki et al. 1992)。本研究においては、1999/2000 年にはコントロール個体とモニタリング個体において、採餌トリップ長・雛のガード時間・雛の生存率・親の体重減少率に差は見られなかった。この年のこれらのパラメータについては器具装着の影響は無視できると考えられる。しかし、給餌頻度についてはコントロール個体でモニタリング個体より高かった。器具装着の影響が見られたと考えられる。器具装着の影響は調査を行った年の餌条件にも依存すると予想される。1999/2000 年は雛の成長速度が比較的高かった年であり、この結果が他の年の器具装着の影響の評価に適用できるかどうかは不明である。

一方、トリップ個体については、5 年間のうちいくつかの期間でモニタリング個体に比べ採餌トリップ長が有意に長くなった。器具装着の影響は無視できないと考えられる。しかし、モニタリング個体とトリップ個体の採餌トリップ長のレンジは大きく重なっており、親の採餌行動を全く別のものに変化させたわけではないと考えられる。

2-4-2 海氷による採餌場所の物理環境の変化と採餌行動

海氷の分布と採餌場所

袋浦で繁殖するアデリーペンギンの採餌場所は、調査を行うことのできた 4 年間では岸沿いのタイド・クラックが中心だったが、年・季節ごとに変化が見られた。沖合に氷山のまわりの水面という採餌可能な場所があった 1995/96、1996/97 年には季節が進むにつれて採餌場所が拡大する傾向があった。しかし沖合に氷山がなかった 1999/2000 年では採餌場所までの距離は季節的に遠くなる傾向があったものの、ペンギンは最後まで岸沿いのタイドクラックで採餌していた。採餌場所は海氷の年・季節変化にともなう開水面の分布に影響されていたと考えられる。

このような採餌レンジの季節的な拡大について、育雛期初期のペンギンのオキアミへの採食圧によって、繁殖地近くの採餌場所でオキアミが減少するためではないか、という仮

説が立てられている(Watanuki et al. 1999)。繁殖中の海鳥類は繁殖地から近い場所により高い採食圧をかけるので、繁殖地に近づくにつれ餌生物の現存量が低下しているという例が底魚を捕食するウ類で報告されている(Birt et al. 1987)。袋浦で繁殖するペンギンでこの仮説が成り立つなら、採餌レンジ拡大が顕著に見られた 1995/96、1996/97 年で、1998/99 年、1999/2000 年に比べ、ペンギンの採餌効率の季節的な低下が顕著に見られることが予想される。しかし、本研究において、トリップ個体を用いて推定したエネルギー獲得速度には、どの年にも季節変化は見られなかった(表 2-15)。したがってこの仮説を支持する結果は得られなかった。本研究で用いたエネルギー獲得速度の推定法では、ペンギンが一回の採餌トリップで複数の採餌場所を利用した場合には、採餌場所毎の餌獲得速度を推定することはできないという手法上の問題があり、この仮説をより厳密に検証するためにはペンギンの採餌場所間の移動をモニターしつつ、採餌場所毎の餌獲得速度を測定する調査が必要である。

海氷の存在下での潜水行動

同じ深度に潜っていても、潜水時間には年間の違いがあり、1997/98 年は他の年に比べ、任意の深度での潜水時間が短かった (図 2-6)。海氷の存在はペンギンが海水下の餌へとアクセスできる地点を氷の穴に制限する。このため、ペンギンは氷の下の餌パッチの真上から潜水することができず、水中で水平方向への移動をする必要が生じる。同じ深度で潜水時間が長い潜水は横方向への動きの大きい潜水であると考えられる。それゆえ、氷がパックアイス化していた 1997/98 年において、その他の年よりも任意の深度での潜水時間が短かったという結果は、海氷が存在するかどうかの違いによって生じたと考えられる。

一方、一回の潜水での平均潜水時間が長かった年は潜水間の表面滞在時間も長く、一回の潜水サイクル中の潜水時間の割合には年間差はなかった。このことから、親は一回の潜水サイクルでの潜水時間の割合には何らかの生理的制約(長い潜水をおこなうためには表面滞在時間を延ばしてより酸素を保持しなくては成らない、など)が働いて、親はこれを高めることはできないが、親は時間の長い潜水を低頻度でおこなうか、時間の短い潜水を高頻度でおこなうかを調節したのではないかと考えられる。

採餌場所の利用可能性の日周変化と採餌行動

ペンギンの一日の中での採餌可能な時間にも海水の分布が影響を与えていたと考えられる。潜水頻度の日周性を見ると、開水面が調査期間中に開いた 1997/98 年では夜間 0 時から 5 時頃までの潜水時間の低下は見られなかったが、その他の年には顕著な頻度の低下が見られた。これまでも、Watanuki et al. (1993)、Watanuki et al. (1997)が袋浦での 1989/90、1990/91 年の 2 年について、夜間の潜水頻度の低下を報告している。Watanuki et al. (1997)は夜間にペンギンが採餌しているタイドクラックなどの小さな開水面が凍結するため、潜水頻度が下がったと考察している。海水が開いた年に夜間の頻度低下が見られなかったという今回の結果から、海水の分布状態がペンギンにとっての採餌可能な時刻帯に影響していることが明確となったと考えられる。

潜水して採餌できる一日の中の時間は年によって異なり、海水がパックスアイス化した 1997/98 年にはペンギンは夜間も潜水できたが、定着氷が採餌域を覆っていた他の 4 年では、夜間、採餌場所である小さな開水面に薄い氷が張るため潜水可能な時間が昼間に限定されていた。このような制限に対してペンギンは 1) Day trip において、昼の採餌場所が利用可能な時間帯に採餌トリップ中の潜水時間の割合を増やす、2) Night trip においても、夜間以外の時間帯での潜水時間割合を増やす、という反応を見せた。その結果、すべての採餌トリップを含めたときのトリップ中の潜水時間には年間差はなく、親は潜水可能時間の制限の下でも一定の採餌時間を確保するよう、昼の時間帯の潜水時間割合を増やすことで補償していたと考えられる。

2-4-3 餌の利用可能性の変化と採餌行動

餌の利用可能性の変化

ペンギンの胃内容物中の餌構成から、海水下での餌生物群集の年・季節変動について考えてみたい。南極海においては海水の存在の有無が、オキアミや魚などの餌生物の現存量および分布状態に影響を与えていることが知られている (Smetacek et al. 1990, Eicken 1992)。例えば、南極半島域では冬季の南極海水の張り出しが大きかった冬の翌夏にはナ

ンキョクオキアミの個体数が増加するとの報告がある(Loeb et al. 1997)。またロス海では氷がより開いた年にはコオリイワシが、閉じた年にはクリスタルオキアミが、ペンギンの胃内容物中に多く出現する。このため、氷の状態がオキアミやコオリイワシの分布に影響を与えたと推定されている(Ainley et al. 1998)。一方、定着氷域においては海氷下にオキアミやボウズハゲギス *Pagothenia borchgrevinki* が分布しているという報告はあるが(Naito et al. 1986, Gon & Heemstra 1990)、その変動性についての知見は乏しい。

本研究においてペンギンの餌構成には大きな年変化が見られた。とくに顕著であったのは1995-1997年の3年では魚が重要な構成要素となっていたのに、後の2年ではほとんど見られなかったことである。海氷状況は1995/96年と1998/99、1999/2000の2年ではそれほど違いがなかったため、この餌構成の年変動を海氷状況から考えることは難しい。また、1995/96年以外の4年では、季節が進むにつれ、オキアミ類の中に占めるナンキョクオキアミの割合が低下し、クリスタルオキアミの割合が増加する傾向が見られた。東南極の南極海においては、クリスタルオキアミは沿岸域に、ナンキョクオキアミは沖合域に分布するのが通常である(Hosie & Cochran 1994)。しかし、リュツォ・ホルム湾では沿岸地域でもナンキョクオキアミが優先することが、過去のこの地域でのアデリーペンギンの餌構成の調査から示唆されている(Watanuki et al. 1994)。したがって、餌の季節変化を採餌場所の変化から考えることは難しい。Ridoux & Offredo (1989)はAdélie Landにおいて、1982年の1-2月にかけてアデリーペンギンの餌を調査し、2月にはいるとクリスタルオキアミがナンキョクオキアミに代わって餌中に優先することを報告している。彼らは、同じ地域で繁殖しているマダラフルマカモメ *Daption capense* でもクリスタルオキアミへの餌の変化が同時期に見られたことから、オキアミ類2種の利用可能性が季節的に変化したのだろうと考察している。しかし、利用可能性の季節変化自体がどのようなメカニズムでもたらされたのかについては述べてられていない。本研究の結果、ペンギンの餌構成から定着氷域での海氷下の生物群集に大きな年・季節変動があることが示唆されたが、この変動をもたらす要因について今後の研究が必要である。

餌タイプと潜水行動

1995/96 年にはペンギンの潜水行動は餌タイプによって異なり、オキアミよりも魚を捕食していた個体の方が、浅い深度で長く潜水していた。1995/96 年に出現した魚はボウズハゲギスの幼魚が中心であり、これらは海氷の下面に分布していることがロス海では知られている (Eastman & De Fries 1982, Gon & Heemstra 1990, Ponganis et al. 2000)。したがって、海氷直下のこれらの魚を探索するため、オキアミを捕食した個体よりも浅く長い潜水をおこなっていたのかもしれない。

一方、オキアミ類をとっている個体にかぎっても潜水深度には年変化が見られた。これは海氷下でのオキアミの分布深度の年変動を反映している可能性がある。

また、1995/96 年のサンプルでは、ペンギンの採餌トリップ中の平均潜水深度が深くなるほど、胃内容物中のナンキョクオキアミのサイズが大きくなるという関係がみられている (Endo et al. 2000)。冬季の南極海サウスジョージア周辺海域でも、日本のオキアミ漁船の昼間の曳網深度と漁獲されたオキアミのサイズとの関係から、サイズの大きいオキアミほど日中深い深度に分布すると考えられている (Ichii, in press)。サウスジョージアではナンキョクオットセイやマカロニペンギンなどの高次捕食者によるオキアミ捕食圧が大きいいため、遊泳力のある大型のオキアミほど深く潜って捕食者から逃れようとするのがこの関係の一因となっているかもしれない (一井 私信)。定着氷域のアデリーペンギンはごく限られた小さな開水面から潜水するので、袋浦においても、ペンギンによるオキアミへの捕食圧は局所的には大きいと考えられる (Watanuki et al. 1999) ので、同様のメカニズムが働いている可能性がある。

2-4-4 採餌行動と雛への繁殖投資の関係

採餌トリップ長と雛への給餌・雛のガード

採餌トリップ長が長くなると、トリップ時間あたりの雛へのエネルギー運搬速度は低下したが、親の体重の変化にはトリップ長に依存した変化はなかった。採餌トリップ長が長くなると親は結果的に雛への投資よりも自らのコンディション維持を優先することになると考えられる。

採餌トリップが長くなった年 (1995/96、1996/97 年) には、他の年に比べ親の雛のガード

時間割合は早くから低下し、ペアのもう片方が戻る前に採餌トリップを開始していた。このことにより、トリップ長が年間で異なったにも関わらず、ペアを合わせた親の給餌頻度に年変化は見られなかった。親はおそらく餌条件が悪く、トリップ長が長くなってしまう年には、早い時期に雛のガードをあきらめ、海での採餌時間を増やして給餌頻度を維持していると考えられた。

繁殖における役割のオスメスでの分担

採餌トリップ長はオスよりもメスで長く、結果的に雛のガード時間はオスの方がメスよりも長かった。すなわち、あるペアの採餌トリップと雛のガードというサイクルにおいて、メスの方がオスよりも長く海上で採餌を行っていることになる。

Clarke et al. (1998)もアデリーペンギンの採餌トリップ長が、オスよりもメスで長いと報告している。彼らはその理由をオスの方がメスより巣での捕食者や他個体などの侵入者に対して攻撃的であり、効率的に防衛できるのでオスが巣にいようとする傾向があるのだろうと述べている。近縁種のアゴヒゲペンギンにおいては、抱卵期にオスの方がメスより巣の防衛において攻撃的であり、また、より多くの石を巣材として集めて巣の維持にも貢献している (Moreno et al. 1995)。本研究は陸上での親の巣の防衛行動などについての観察を行っていないが、同様の理由でオスメスの繁殖における役割分担を説明できるかもしれない。

親のコンディション

育雛期初期の親のコンディションは1997/98年でのみ、オス・メス共に他の年よりも高かった。この時期の親のコンディションは産卵期・抱卵期の餌環境条件に依存すると考えられる。本研究では、産卵期・抱卵期の餌環境や海水を中心とした海洋環境についての情報は残念ながら得られていない。1997/98年は産卵期・育雛開始時の繁殖ペア数が5年間のうちで最も高かった年でもあり、おそらく産卵期・抱卵期の環境条件が他の年に比べ好適であったと考えられる。

一方、育雛期後半の親のボディ・コンディションには年変化はみられず、雛の体重の急

激な低下がみられた 1998/99 年の育雛期後期においても他の年と同じであった。雛の成長速度の低下は餌条件が低下していたことを示すだろう。このような条件でも親のボディ・コンディション低下がみられなかったことは、親が繁殖への投資よりも育雛終了時の自らのコンディション維持を優先していることを示すと考えられる。

2-4-5 繁殖成績の年・季節変化

育雛期初期の雛の成長速度

ガード期からクレイシ初期の雛の成長速度の年間の違いは小さかった。親が一回の潜水から採餌トリップ・雛のガードのサイクルまで、様々な時間スケールで行動を変化させたことの結果として、大きな海水条件の変動の下でも初期の雛の成長速度への影響をすくなくしていたと考えられた。

育雛期後期の雛の成長速度

一方、育雛期後期、1 月下旬の雛の成長速度には大きな年変化が見られた。1998/99 年には雛の体重が急速に減少したが、このことの直接的な原因は親の採餌トリップ長が 10 日目の 14.3 時間から 78 時間と極端に長くなったためである。

1998/99 年は 1 月下旬には、1 月中旬までの採餌場所であった岸沿いのタイドクラックに凍っている部分が多く見られた。また、1995/96 年のような沖合の氷山がなかったため、親はかなり遠くまで採餌場所のレンジを広げる必要があったのかもしれない。この採餌場所の変化が、親の採餌トリップ長が長くなったことと関係していると考えられる。

1995/96、1998/99、1999/2000 年のように氷が閉じている年には、ペンギンの採餌場所である小さな開水面が結氷し、薄氷に覆われやすい状況になると考えられる。薄氷が小さな開水面も覆ってしまったとき、ペンギンは潜水可能な開水面を見つけられなくなり、採餌トリップ長は急速に長くなる可能性がある。本研究においては、ペンギンが採餌を行っている小さな開水面の分布や、そこに潜水を妨げる薄氷があったかどうかなどの情報が不足しているが、1998/99 年にはこのようなプロセスによって後半の繁殖成績の急速な低下が生じたのかもしれない。

袋浦コロニー全体での雛の生存率

まず、1997/98 年では他の 4 年に比べ、育雛期前半の雛の生存率が高かった。ふ化後 5 日齢以降の雛を用いたモニタリング個体ではその後の雛の初期生存率は高く、雛の死亡はふ化から 5 日までに多いと考えられる。5 年間のモニタリング雛の死亡例から、雛の死亡の主要な原因は餓死である。アデリー属のペンギンの雛は孵化直後は自ら体温調節できないため(Taylor 1985)、偶発的な親による抱雛の失敗や、給餌間隔の長期化による餌の欠乏に弱いと考えられる。また、抱卵期の採餌トリップは抱雛期のトリップよりも長く、雛のふ化に合わせてトリップを終え、給餌できるかが孵化直後の雛の生残に重要である(Watanuki 1993, Gauthier-Clerc et al. 2000)。親の育雛初期の体重が高かったことから示唆されるように、1997/98 年は抱卵期の餌条件が好適で採餌トリップが短く、ふ化直後の雛への給餌がうまく行えたのかもしれない。また、1997/98 年は抱雛期のトリップ長が他の年に比べ短く(表 2-8)、抱雛期にも偶発的な餌の欠乏は生じにくかったのではないかと考えられる。また、1997/98 年は他の年に比べ、雛の孵化直後の 12 月下旬、1 月上旬の気温が高く(表 2-4)、このことも雛の体温維持に有利に働いた可能性がある。1997/98 年以外の 4 年では育雛期前半、一月中旬までの雛の死亡率が高かった。この時期の死亡率が高いのは他の繁殖地での報告と同様の傾向である。ロス海や南極半島キングジョージ島でも雛の死亡率はふ化後 10 日までで高い(Davis & McCaffrey 1986, Trivelpiece et al. 1987)。一方、育雛期後半(1 月 15 日以降)に多数の雛が死亡する年も見られ、これは他地域の繁殖地では見られない現象である(Ainley et al. 1983, Davis & McCaffrey 1986, Trivelpiece et al. 1987)。一方、袋浦ルッカリーにおいては、本研究以前に 3 シーズン(1988/99-1990/91)行われた調査でも 1990/91 年に育雛期後半に雛の体重および生存率の低下が見られている(Watanuki et al. 1992, 1993)。このため、育雛期後半に雛の成長速度・生存率の年毎の変化が大きいことは、定着氷域に特徴的な現象であると考えられる。定着氷が採餌域を覆い、ペンギンの採餌場所である小さな水面が季節の後半に凍結し利用できなくなる、ということが年によって繁殖シーズン後半に雛の生存率・成長速度の急速な低下が生じる原因であると考えられる。

2-5 第2章のまとめ

定着氷域の海氷状況の変動は、ペンギンの採餌場所の物理環境の変化、生物的環境の変化を通じてペンギンの採餌行動・繁殖成績に影響を与えられられる。海氷状況の年変化に、ペンギンが採餌行動においてどのように対応しているか、様々な時間スケールで明らかにした。まず、1)海氷条件によってペンギンの潜水深度に対する潜水時間の関係は変化し、氷が比較的開いた年には、同じ深度に潜っていても潜水時間は短かった。海氷が存在するとペンギンの採餌場所は岸沿いや冰山周りにできる小さな開水面に限られるため、一回の潜水中の水平方向の移動が増加し、深度に比して長い潜水となったと考えられる。また、オキアミを捕食したときと魚を捕食したときで潜水パターンは異なり、潜水行動を柔軟に変化させ様々な餌を捕食したと考えられる。次に2)氷が閉じた年には、夜間の潜水が薄氷によって妨げられるにもかかわらず、採餌トリップ中の潜水時間の割合に年変化はなかった。ペンギンは、昼の潜水可能な時間に潜水努力を高めることで、夜間の潜水時間の低下を補っていたと考えられる。さらに3)採餌トリップ長が長い年には、親は雛のガード時間を短くし、採餌トリップの頻度を高めていた。その結果、ペアの給餌頻度に年変化は見られず、ガード期からクレイシ初期の雛の成長速度の年間の違いも小さかった。親は採餌行動を変化させることで海氷条件の変動の下でも初期の雛の成長速度への影響を緩和していたのだと考えられた。しかし育雛期後半には、雛の成長速度が低下し、大量の雛の死亡が見られる年もあった。通常の採餌レンジ内の採餌場所がほとんど氷で閉ざされる状態となったときには、ペンギンはこれに対応しきれず採餌レンジを広げた結果採餌トリップ長が長くなり、繁殖成績が下がったと考えられた。

本章で明らかとなった定着氷域での採餌・繁殖生態の特徴については他地域でのこれまでの報告と比較しつつ、第4章（総合考察）でさらに検討する。

Table 2-1 Three data sets used in this study.

表2-1. 本研究で用いた3つのデータセット

Data set	Parameters obtained	Methods
'Monitoring Birds'	Diving behavior (1-3 weeks)	Data loggers
	Foraging trip duration	Observation
	Chick guarding duration	Observation
	Meal delivery rate	Observation
	Chick growth rate / Brood growth rate	Weight measurements
	Parental mass change over chick-rearing period	Weight measurements
'Trip Birds'	Diving behavior (one foraging trip)	Data loggers
	Foraging trip duration	Observation
	Mass of stomach content / diet composition	Stomach flushing
	Parental mass change during trip	Weight measurements
'Tracking Birds'	Foraging site	Radio-tracking
	Diving behavior	Data loggers

Table 2-2. Information of data loggers used in this study and its programmed sampling interval.

表2-2. 本研究で用いたデータロガーの仕様と潜水深度の測定間隔

Data loggers	Parameter data type*	Size(mm) diameter	length	Weight (g)	Depth accuracy(m)	Depth resolution(m)	Sampling interval for depth (s)
NIPR-DT	Depth Temperature	14	85	27	1	0.5	5(1995 Monit), 3(1996,1997 Monit) or1(1996Trip)
UME-DT	Depth Temperature	15	50	14	1	0.05	3
KS-DT	Depth Temperature	19	75	36	1	0.1	2
KS-DC	Depth Conductivity	19	75	36	1	0.1	2
KS-DCL	Depth Conductivity Light	19	75	36	1	0.1	2
UWE-DCL	Depth Conductivity Light	20	107	66	1	0.05	1
UWE-PDT	Depth Temperature Speed	20	102	50	1	0.05	1
UWE-PD2G	Depth Speed Acceleration	20	122	60	1	0.05	1
UWE-PD2GT	Depth Speed Acceleration Temperature	21	117	60	1	0.05	1

*Only depth data was used in this study

*本研究では潜水深度データのみを使用した

Table 2-3. Information of deployment and retrieval of data loggers, and number of reliable data obtained for study birds in each year.

表 2-3. 各年についてのデータロガー・トランスミッターの装着数、装着時期、回収数とデータが得られた個体数

a) Monitoring birds

Year	Data loggers	No. nests	Date of deployment	Date of retrieval	No. birds deployed	No. birds with radio-transmitters	No. loggers retrieved	No. reliable data
1995/96	NIPR-DT	20	Dec 23-26	Jan 16-22	40	0	39	24
1996/97	NIPR-DT	17	Dec 23-30	Jan 20-Feb 7	34	10	29	27
1997/98	NIPR-DT / UME-DT	16	Dec 21-27	Jan 27-Feb 3	31	0	29	25
1998/99	UME-DT	16	Dec 28-Jan 5	Jan 25-Feb 10	32	10	19	17
1999/2000	UME-DT	20	Dec 25-29	Jan 25-Feb 1	40	40	39	39

b) Trip birds

Year	Type of data loggers used for the year	Term	Date of deployments	Date of retrieval	No. birds deployed	No. birds with radio-transmitters	No. loggers retrieved	No. reliable data*
1995/96	KS-DT/KS-DCL	1	Dec 28	Dec 28-30	10	0	9	9
		2	Jan 6	Jan 6-8	20	0	20	19
		3	Jan 16	Jan 17-19	10	0	9	7
1996/97	UWE-DCL / UWE-PDT / NIPR-DT	1	Dec 30-Jan 1	Dec 31-Jan 1	10	0	10	9
		2	Jan 9-10	Jan 9-10	10	0	10	9
		3	Jan 19-20	Jan 20-24	9	0	6	2
1997/98	UWE-DCL / UWE-PDT / UWE-PD2G	1	Dec 28-Jan 5	Dec 28-Jan 5	21	0	21	10
1998/99	UWE-PDT / UWE-PD2G / UME-DT	1	Dec 31-Jan 3	Dec 31-Jan 4	24	9	24	18
		2	Jan 9-10	Jan 9-11	14	10	14	10
		3	Jan 14-15	Jan 14-17	17	0	16	7
		4	Jan 17, 26	Jan 25-31	13	5	7	1
1999/2000	UWE-PDT / UWE-PD2GT	1	Dec 28-31	Dec 31-Jan 1	20	10	16	15
		2	Jan 4-7	Jan 5-8	25	15	20	20
		3	Jan 14-18	Jan 15-19	21	12	15	15
		4	Jan 25-27	Jan 27-29	13	10	11	10

*No. birds with dive data covering full foraging trip and with stomach contents data.

*探餌トリップ全体をカバーする潜水データと、胃内容物の両方が得られた個体数

c) Radio-tracking birds

Year	Data logger deployed together with a radio-transmitter	No. birds with data	Period of radio-tracking
1995/96	KS-DC	8	Jan 2-4
		8	Jan 12-14
		7	Jan 23-25
1996/97*	NIPR-DT	7	Dec 26-27
		8	Jan 5-7
		6	Jan 15-17
		2	Jan 26-27
1997/98	No deployments	No data	-
1998/99#	UWE-PDT/UME-DT	8	Dec 31- Jan 1
		10	Jan 10-11
		8	Jan 26, 31
1999/2000*	UME-DT	39	Dec 27- Jan 3
		39	Jan 4-10
		40	Jan 11-18
		40	Jan 19-27

*Same birds were radio-tracked throughout the periods. Monitoring birds were used.

#Trip birds were used for Dec 31- Jan 1 and Jan 10-11. Monitoring birds were used for Jan 26 and 31.

*季節を通じて同一個体からデータを得た年。モニタリング個体を使用。

#12月31日-1月1日、1月10-11日についてはトリップ個体、1月26、31日についてはモニタリング個体を使用。

Table 2-4. Mean air temperature and wind speed at Syowa station
 (Modified from Japan Meteorological Agency 1996-2001).

表2-4. 昭和基地における旬別の平均気温と平均風速 (Japan Meteorological Agency 1996-2001より改変)

		1995/96	1996/97	1997/98	1998/99	1999/2000
Mean air temperature (°C)	Late Dec.	-2.3	-0.5	-0.3	-2.4	-4.0
	Early Jan.	-0.9	-1.7	1.3	-0.2	-2.2
	Middle Jan.	-3.1	-1.1	-0.6	-0.6	-0.3
	Late Jan.	-0.3	-0.6	-1.2	-2.6	-4.2
	Early Feb.	0.4	-0.7	-1.2	-4.3	No Data
Mean wind speed (m/s)	Late Dec.	3.97	4.52	4.88	4.77	4.14
	Early Jan.	5.40	3.90	4.03	7.59	5.83
	Middle Jan.	2.33	2.78	6.23	5.85	5.70
	Late Jan.	3.92	3.55	4.83	9.56	2.60
	Early Feb.	5.23	7.58	5.76	7.05	No Data

Table 2-5. Mean distance of foraging sites from breeding colony.

表2-5. 各年・各季節の採餌場所までの距離.

Year	Period	No. sites (No. birds)	Mean distance from colony (km)	SD	ANOVA*
1995/96	Jan 2-4	27 (8)	1.49	1.01	df=2,84
	Jan 12-14	33 (8)	1.03	0.55	F=14.8
	Jan 23-25	27 (7)	2.36	1.23	P<0.01
1996/97	Dec 26-27	15 (7)	0.52	0.52	df=3,75
	Jan 5-7	32 (8)	0.94	0.45	F=29.9
	Jan 15-17	26 (6)	2.45	1.13	P<0.01
	Jan 26-27	6 (2)	2.78	1.12	
1998/99	Dec 31- Jan 1	24 (8)	0.77	0.66	df=2,62
	Jan 10-11	25 (10)	0.69	0.48	F=16.1
	Jan 26, 31	16 (8)	2.91	2.53	P<0.01
1999/2000	Dec 27- Jan 3	139 (39)	0.82	0.62	df=3,578
	Jan 4-10	96 (39)	0.87	0.74	F=9.3
	Jan 11-18	174 (40)	1.20	0.78	P<0.01
	Jan 19-27	173 (40)	1.10	0.71	

*One-way ANOVA for seasonal changes in foraging site distances in each year.

*各年における採餌場所までの距離の季節変化についての一元配置分散分析

Table 2-6. Between-year and sex differences in dive parameters for monitoring birds.
All dives recorded during Dec 31- Jan 15 were used for each year.

表2-6. モニタリング個体における個体毎の潜水パラメータの年変化および性差.
各シーズン12月31日-1月15日までのデータを使用.

Year	Sex	No. birds	Mean dive depth (m)	sd	Mean dive duration (s)	sd	Mean surface time (s)*	sd
1995/96	Female	11	22.8	3.8	96.9	10.2	50.3	11.2
	Male	13	20.2	10.6	89.0	23.2	41.9	13.6
1996/97	Female	13	14.7	6.7	56.2	12.6	27.1	7.6
	Male	14	12.4	6.2	53.5	9.7	25.0	9.2
1997/98	Female	12	14.3	9.3	45.6	14.7	22.4	6.2
	Male	13	16.2	6.1	55.1	30.4	29.6	19.9
1998/99	Female	8	19.2	3.9	74.1	7.9	38.8	8.3
	Male	9	18.3	5.6	72.9	13.1	35.3	8.0
1999/2000	Female	20	13.2	4.0	64.7	10.0	30.4	7.0
	Male	19	12.6	3.9	63.9	11.3	32.5	7.0
Two-way ANOVA								
Factors	Year	F-value	8.74		28.2		16.1	
		P	<0.01		<0.01		<0.01	
	Sex	F-value	0.61		0.05		0.24	
		P	0.44		0.83		0.62	
	Year*Sex	F-value	0.52		0.98		1.97	
		P	0.72		0.42		0.1	

*Surface time within dive bouts were used.

*表面滞在時間は潜水バウト内のものに限って用いた

Table 2-7. Between-year and sex differences in time spent diving per day for monitoring birds. All days with dive data during Dec 31-Jan 15 were used for each year.

表2-7. モニタリング個体における一日あたりの潜水時間の年変化・性差. 各個体について12月31日から1月15日までのデータを使用.

	Year	Time spent diving per day (h)				
		Mean	SD	No. birds/nests	Min.	Max.
Female	1995/96	5.05	1.38	12	2.71	7.05
	1996/97	5.09	1.81	13	2.88	8.77
	1997/98	4.66	0.92	12	3.2	6.59
	1998/99	3.84	0.96	8	2.51	5.33
	1999/2000	4.74	1.15	20	3.06	7.18
Male	1995/96	4.75	1.37	13	2.81	7.38
	1996/97	4.55	1.07	14	2.84	6.48
	1997/98	3.88	0.8	13	2.25	5.18
	1998/99	3.68	0.72	9	2.99	5.45
	1999/2000	3.51	0.61	19	2.56	4.7
Pair (Female+Male)	1995/96	10.17	2.82	8	6.4	13.8
	1996/97	9.96	2.58	10	5.55	14.43
	1997/98	8.56	1.46	10	6.61	10.58
	1998/99	7.47	0.84	5	6.37	8.56
	1999/2000	8.01	1.53	18	5.58	10.86
Two-way ANOVA (Male , Female)						
Factors	Year	F-value	4.19			
		P	<0.01			
	Sex	F-value	8.87			
		P	<0.01			
	Year*Sex	F-value	1.03			
		P	0.4			
One-way ANOVA (Pair)						
Factor	Year	F-value	3.17			
		P	<0.05			

Min.: Minimum value for the year.

Max.: Maximum value for the year.

Min.:その年の中での最小値

Max.:その年の中での最大値

Table 2-8. Between-year and sex differences in foraging trip and chick-guard durations during late Dec - mid Jan.

表2-8. 12月下旬から1月中旬にかけての採餌トリップ長と雛のガード時間の年変化と性差

Year	sex	No. birds	Mean foraging trip duration (h)	sd	Mean guard duration (h)	sd
1995/96	Female	20	19	4.1	15.3	6.5
	Male	20	17.5	4.5	15.5	4.5
1996/97	Female	17*	20.8	8.6	11.7	3.5
	Male	17	16.9	7.7	13.5	5.9
1997/98	Female	15	14.5	4.0	14.2	4.4
	Male	15	12.2	3.5	17.3	4.0
1998/99	Female	16	14.8	4.7	14.6	4.9
	Male	16	13.9	4.1	16.6	4.6
1999/2000	Female	20	16.3	3.8	14.9	3.9
	Male	20	13.6	3.6	17.3	2.7

Two-way ANOVA						
Factors	Year	F-value	7.8		3.2	
		P	<0.01		<0.05	
	Sex	F-value	8.3		7.2	
		P	<0.05		<0.01	
	Year*Sex	F-value	0.16		0.5	
		P	0.96		0.73	

*Sample size for foraging trip duration was 16.

*採餌トリップ長についてのサンプル数は16.

Table 2-9. Meal delivery rate and chick growth rates in relation to brood size.

表 2-9. 雛数が1の巣と、2の巣の間での給餌頻度、雛の成長速度の比較 (Mean±SD)

Year	Variables	Brood size		Mann-Whitney U-test	
		1	2	z	P
1995/96	Number of nests	4	16		
	Meal delivery rate by pair (n/day)	1.00±0.34	1.43±0.24	-1.89	0.059
	Meal delivery rate by female (n/day)	0.50±0.00	0.74±0.19	-2.65	<0.01
	Meal delivery rate by Male (n/day)	0.50±0.34	0.69±0.13	-1.56	0.12
	Chick growth rate (g/day)	83.0±23.4	86.0±21.3	-0.38	0.71
1998/99	Number of nests	8	8		
	Meal delivery rate by pair (n/day)	1.31±0.33	1.67±0.22	-2.04	<0.05
	Meal delivery rate by female (n/day)	0.63±0.17	0.90±0.22	-2.31	<0.05
	Meal delivery rate by Male (n/day)	0.69±0.21	0.77±0.15	-0.68	0.49
	Chick growth rate (g/day)	106.2±11.5	101.6±12.6	-0.67	0.5

Table 2-10. Number of chicks, chick survival rates, chick and brood growth rates for monitoring birds during 5 years.

表2-10. モニタリング個体における生存雛数、生存率、雛の成長速度、ブルードの成長速度の年変化

Variables		1995/96	1996/97	1997/98	1998/99	1999/2000
Number of study nests		20	17	16	16	20
Number of chicks	At start of study	36	34	32	28	40
	On Jan 15-17	36	30	29*	24	38
	On Jan 31	34	25	29	24	38
Chick survival rate (%)	Until Jan 15-17	100	88.2	90.6*	85.7	95
	Until Jan 31	94.4	73.5	90.6	85.7	95
Chick growth rates (g/day) until Jan 15-17.	Mean	85.7	82.1	99.7	103.1	94.7
	SD	21.2	22.2	25.5	12.2	14.2
	N	36	30	29*	24	38
Brood growth rates (g/day) until Jan 15-17.#	Mean	172	159	197.2*	203.2	187.3
	SD	38	39.3	45.7	22.6	18.8
	N	16	13	14	8	18
	CV	22.1	24.7	23.1	11.1	10
	Min.	89	68.2	133.7	166.1	162
	Max.	216	206.8	290.9	232.3	218.8
Brood growth rates (g/day) until Jan 31.#	Mean	139.9	145	173.9	141.9	158.4
	SD	33.4	36.6	18.9	20.6	16.8
	N	16	8	14	8	18
	CV	23.9	25.2	10.9	14.5	10.6
	Min.	72.5	77.2	142.4	109	114.4
	Max.	188.6	189.8	205.8	170.6	185.1

One-way ANOVA for between-year comparison

Chick growth rates until Jan 15-17.: $F=6.00$, $P<0.01$.

Post-hoc analysis with Scheffe's multiple comparisons test; $P<0.05$: 1995/96 vs 1998/99, 1996/97 vs 1997/98
 $P<0.01$: 1996/97 vs 1998/99

Brood growth rates until Jan 15-17.: $F=3.29$, $P<0.05$.

Post-hoc analysis with Scheffe's multiple comparisons test; Not significant for all combinations.

Brood growth rates until Jan 31.: $F=4.07$, $P<0.01$.

Post-hoc analysis with Scheffe's multiple comparisons test; $P<0.05$: 1995/96 vs 1997/98.

*Data on or until Jan 5 for 1997/98.

#Only nests with two chicks were included.

*1997/98年に限り1月5日までのデータを使用

#雛数が2羽の巣に限り解析.

Min.: Minimum value for the year.

Max.: Maximum value for the year.

Min.:その年の中での最小値

Max.:その年の中での最大値

Table 2-11. Number of breeding pairs, number of chicks and chick survival at Hukuro Cove colony during 5 years.

表2-11. 袋浦コロニー全体でのアデリーペンギンの繁殖ペア数、ふ化雛数、生残数、生存率の年変化

	1995/96	1996/97	1997/98	1998/99	1999/2000
Number of breeding pairs in late Nov.	182	203	242	190	182
Number of pairs with chicks hatched	136	172	214	119	173
Number of chicks hatched	253	308	350	182	300
Number of chicks 12-15 Jan.	128	198	No data	156	220
Chick survival rate until 12-15 Jan. (%)	50.6	64.3	No data	85.7	73.3
Number of chicks on 30-31 Jan.	120	178	356	154	215
Chick survival rate until 30-31 Jan. (%)	47.4	57.8	101.7 ^b	84.6	71.7
Number of chicks on 9 Feb.	No data ^a	No data	No data	114	200 ^d
Number of chicks on 15 Feb.	No data	No data	No data	49 ^c	No data

^a121 chicks on 5.Feb, no chick carcass was found afterward until 8. Feb.

^bIncluding chick count error.

^cDecrease of chick number from death due to starvation.

At least 82 chick carcasses were recorded from 31. Jan to 15. Feb.

^dAt least 10 chicks were fledged on 9. Feb.

^a2月5日:121個体、2月6日以降8日まで1羽の死体も見つかっていない。

^bカウント誤差を含む

^c雛数が減った主な原因は雛の餓死にある。1月31日から2月15日の間に少なくとも82羽の雛の死体を確認した。

^d少なくとも10羽の雛が2月9日に巣立ちするのが確認された。

Table 2-12. Between-year and sex differences in body condition, body mass and rates of body mass decrease of parents.

表2-12. モニタリング個体における親の育雛初期・後期のボディコンディション、体重減少速度の年変化と性差

Year	Sex	No. birds for initial period	Initial body mass (kg)	sd	Initial body condition index	sd	No. birds for later period*	Rates of body mass change (g/day)	sd	Final body condition index	sd
1995/96	Female	20	4.33	0.32	-0.045	0.357	19	-11.51	13.32	0.057	0.307
	Male	20	4.71	0.36	-0.073	0.329	20	-17.58	12.99	-0.005	0.238
1996/97	Female	17	4.11	0.34	-0.224	0.343	14	-13.41	8.58	-0.215	0.216
	Male	17	4.59	0.35	-0.116	0.307	15	-13.27	7.12	-0.026	0.315
1997/98	Female	15	4.6	0.32	0.213	0.349	15	-19.57	7.5	-0.127	0.226
	Male	16	5.41	0.47	0.619	0.444	14	-24.17	9.48	0.17	0.368
1998/99	Female	17	4.34	0.41	-0.05	0.42	12	-8.05	6.05	0.132	0.275
	Male	17	4.67	0.54	-0.14	0.488	11	-8.46	10.62	0.019	0.449
1999/2000	Female	20	4.2	0.39	-0.126	0.302	20	-8.82	8.29	-0.042	0.302
	Male	20	4.76	0.44	0.041	0.366	19	-16.19	8.64	0.052	0.286
Two-way ANOVA											
Factors	Year	F-value	12.7		12.4		6.5		1.7		
		P	<0.01		<0.01		<0.01		0.16		
	Sex	F-value	73.4		4.04		5.02		2.8		
		P	<0.01		<0.05		<0.05		0.1		
	Year*Sex	F-value	1.8		2.2		0.88		2.4		
		P	0.13		0.07		0.48		0.06		

*Sample size decreased from initial chick rearing period, because some birds could not be recaptured.

*再捕獲できなかった個体がいるため、体重減少速度、育雛後期のコンディションについてのサンプル数は少なくなっている。

Table 2-13. Mass of stomach contents and wet mass composition of each prey item obtained from trip birds.

表 2-13. トリップ個体から得られた胃内容物重量、餌の湿重量比の年変化・季節変化

Year	Period	N	Wet mass of stomach contents (g)	sd	%Euphausia superba	%Euphausia crystallorophias	%Amphipods	%Antarctic silver fish	%Other fish
1995/96	28-30 Dec.	9	294.8	157.8	36.2	0.0	0.5	0.0	63.3
	6-8 Jan.	20	364.5	171.0	36.2	16.0	0.2	0.0	47.7
	17-19 Jan.	8	385.9	304.7	27.0	14.6	0.1	0.0	58.4
	31 Jan.	5 ^a	480.0	100.3	71.0	5.8	0.1	0.0	23.2
1996/97	31 Dec. - 1 Jan.	9	320.3	184.5	46.4	1.1	3.2	0.0	49.3
	9-11 Jan.	9	224.2	151.9	40.9	11.8	11.0	0.0	36.4
	20-24 Jan.	12 ^b	346.5	201.7	17.5	24.3	2.3	0.0	55.9
1997/98	27 Dec.-5 Jan.	10	251.7	112.0	53.4	22.4	0.1	0.0	26.0
	27-29 Jan.	12 ^b	487.1	182.2	27.8	39.6	0.3	0.0	32.3
1998/99	31 Dec. - 4 Jan.	18	477.2	239.4		95.6 ^d	4.0	0.0	0.4
	9-11 Jan.	10	396.3	219.5		99.1 ^d	0.0	0.9	0.0
	15-17 Jan.	7	362.5	233.0		99.6 ^d	0.3	0.0	0.4
	25-31 Jan.	11 ^c	273.1	231.0		84.8 ^d	12.0	0.0	3.2
1999/2000	29 Dec.- 1 Jan.	15	380.2	246.3	96.5	1.0	0.1	0.0	2.5
	5-8 Jan.	20	456.0	147.4	99.0	0.5	0.0	0.0	0.5
	15-19 Jan.	15	457.5	211.6	85.5	13.8	0.0	0.0	0.7
	27-29 Jan.	10	594.6	275.7	36.5	62.0	0.0	0.0	1.5

^a Samples obtained from birds without data loggers.

^b Samples obtained from monitoring birds when data loggers were retrieved

^c Including 5 samples obtained from birds without data loggers.

^d Both *E. superba* and *E. crystallorophias* were included because the analysis is not yet completed.

^a データロガーなしの個体から得られたサンプル

^b モニタリング個体のデータロガー回収時に得られたサンプル

^c データロガーなしの個体から得られた5サンプルを含む

^d 解析途中のため *E. superba* と *E. crystallorophias* 両方を含む。予備的解析ではオキアミ中の *E. superba* と *E. crystallorophias* の比率は、31Dec.-4 Jan.: 91.7%と 8.3%(n=4); 10-17 Jan.: 94%と 6%(n=4); 26-31 Jan.: 37.7%と 62.3%(n=2).

Table 2-14. Mean dive depth and duration, stomach contents mass, energy delivery rate to chicks and energy intake rate per underwater time in relation to prey type (Krill or Fish) in stomach contents.

表2-14. 平均潜水深度、潜水時間、雛への給餌量、雛へのエネルギー運搬速度、潜水時間あたりのエネルギー獲得速度の餌タイプによる違い。

	Year	Krill			Fish			One-way ANOVA	
		Mean	SD	No.birds	Mean	SD	No.birds	F	P
Mean dive depth (m)	1995/96	39.1	15.9	14	16.5	4.6	17	31.5	<0.01
	1996/97	14.4	7.2	9	10	7.1	8	1.6	0.22
	1997/98	17.8	7.4	7	10.4	4.3	2	1.7	0.23
	1998/99	17.1	7.2	34			0		
	1999/2000	10.9	3.5	60			0		
Mean dive duration (s)	1995/96	106.8	30.1	14	88.1	18.8	17	16.3	<0.01
	1996/97	52.2	14.1	9	42.6	19.7	8	1.3	0.26
	1997/98	42.8	11.0	7	45.3	8	2	0.6	0.48
	1998/99	66.5	16.8	34			0		
	1999/2000	49.7	12.1	60			0		
Mass of stomach contents (g)	1995/96	392.1	249.1	14	319.4	176.9	17	0.9	0.35
	1996/97	292.2	169.5	9	284.2	171.5	8	0.0	0.92
	1997/98	263.0	109.2	7	221.1	195.3	2	0.17	0.69
	1998/99	443.2	223.3	34			0		
	1999/2000	460.5	219.8	60			0		
Energy delivery rate to chicks (KJ/trip hour)	1995/96	99.5	61.4	14	61.7	49.5	17	3.6	0.07
	1996/97	97.2	71.7	9	64.6	38.4	8	1.3	0.27
	1997/98	77.1	30.6	7	135	154.1	2	1.2	0.3
	1998/99	125.6	78.1	34			0		
	1999/2000	131.3	87.7	60			0		
Energy intake rate per underwater time (KJ/min.)	1995/96	16.8	4.2	14	21.4	9.7	17	2.7	0.11
	1996/97	31.3	14.5	9	30.1	13.7	8	0.03	0.86
	1997/98	18.1	7.2	7	26.5	5	2	2.3	0.18
	1998/99	22.7	14.1	34			0		
	1999/2000	23.4	12.1	60			0		

Table 2-15. Energy intake rate per underwater time (estimated from energy value of stomach contents, parental mass change and behavioral time budget during trip) and NET energy intake rate per underwater time (estimated from energy value of stomach contents and parental mass change) obtained from trip birds.

表2-15. トリップ個体から得られた 潜水時間あたりのエネルギー獲得速度(胃内容物、親の体重変化、トリップ中の親の行動時間配分のエネルギー価から推定)と潜水時間あたりの純エネルギー獲得速度(胃内容物、親の体重変化のエネルギー価から推定)の年変化・季節変化。

Year	Term	No. birds	Energy intake rate per underwater time (KJ/min.)		NET energy intake rate per underwater time (KJ/min.)	
			Mean	SD	Mean	SD
1995/96	1	9	18.8	7.2	7.2	6.3
	2	19	19.4	5.9	8.7	4.9
	3	7	19.1	12	6.4	12.7
1996/97	1	9	31.9	12.6	17.7	10.2
	2	9	30.7	13.8	17.3	11.3
	3	2	15	1.4	4.9	1.5
1997/98	1	10	22	9.5	10.2	11.4
1998/99	1	18	23.5	10.5	9.8	11.9
	2	10	23.7	21.5	13.1	21.1
	3	7	19.3	8.2	8.2	7.5
1999/2000	1	15	26.4	16.3	8.9	14.2
	2	20	22.8	9.3	11.7	9.0
	3	15	24	12.6	12.7	11.2
	4	10	19.4	9	6.6	8.6

One-way ANOVA for comparison among study terms each year

Year	df	Energy intake rate per underwater time (KJ/min.)		NET energy intake rate per underwater time (KJ/min.)	
		F	P	F	P
1995/96	2,32	0.02	0.98	0.32	0.73
1996/97	2,17	0.98	0.26	1.32	0.29
1998/99	2,32	1.47	0.78	0.28	0.76
1999/2000	3,56	0.26	0.56	0.80	0.50

Table 2-16. Effect of data loggers on foraging behavior. Comparison of foraging trip duration, chick-guard duration and meal frequency between control birds (only marking) and monitoring birds (data logger + radio-transmitter) in 1999/2000.

表2-16. データロガー装着の影響の評価. コントロール個体（マーキングのみ）とモニタリング個体（小型ロガー+トランスミッター装着）での探餌トリップ長、雛のガード時間、給餌頻度の比較（1999/2000年のみ）.

Variables	Period	Control birds					Monitoring birds				
		Mean	SD	N	Min.	Max.	Mean	SD	N	Min.	Max.
Trip duration (h)	Dec 28-30	15.8	4.7	10	9	24	17.4	4.9	40	6.5	27.5
	Jan 5-7	10.4	3.5	10	7	18	12.5	4.7	40	6	28
	Jan 15-17	12.5	3.7	10	8.2	20	14.9	6.9	39	5	38.5
	Jan 25-29	19.6	9.9	10	8.5	45	26.9	17	36	11.7	98
Chick-guard duration (h)	Dec 28-30	18.8	5.1	10	12	27	18.6	4.8	39	7	27.5
	Jan 5-7	13.3	3.6	10	7.8	19	13.6	4.3	40	5.7	23
	Jan 15-17	10.6	3.3	10	5.2	15	9.8	6.2	40	0.7	32.5
	Jan 25-29	4.7	2.1	10	0.6	7.8	3	2.9	37	0.5	15
Meal frequency (n/day)	Dec 28-30	0.73	0.21	10	0.3	1	0.64	0.16	40	0.33	1
	Jan 5-7	1.07	0.26	10	0.7	1.7	0.92	0.22	40	0.67	1.33
	Jan 15-17	1.03	0.1	10	1	1.3	1	0.27	40	0.33	1.67
	Jan 25-29	1.08	0.23	10	0.6	1.4	0.84	0.41	40	0	1.8

Two way-repeated measure ANOVA

Trip duration (h)	Factors	F	P
	Group	2.4	0.13
	Period	13.2	<0.01
	Group*Period	0.9	0.45
Chick-guard duration (h)	Factors	F	P
	Group	0.21	0.65
	Period	71.7	<0.01
	Group*Period	0.38	0.77
Meal frequency (n/day)	Factors	F	P
	Group	4.52	<0.05
	Period	12.8	<0.01
	Group*Period	1	0.39

Table 2-17. Effect of data loggers and handling procedure on foraging behavior. Comparison of foraging trip duration between monitoring (small loggers without handling before start of foraging trip) and trip birds (larger loggers with handling before start of foraging trip).

表2-17. データロガー装着・トリップ開始直前のハンドリングの影響の評価. モニタリング個体 (小型ロガー+直前のハンドリングなし) とトリップ個体 (比較的大型のロガー+直前のハンドリング) での採餌トリップ長の比較.

Year	Term	Trip duration (h): Monitoring birds					Trip duration (h): Trip birds					Mann-Whitney U-test		% Trip duration difference
		Mean	SD	N	Min.	Max.	Mean	SD	N	Min.	Max.	z	P	
1995/96	1	18.3	5.3	39	9.3	29	27.3	6	9	18.4	38.4	-3.5	<0.01	149
	2	18.1	6.8	38	9	40.5	19.2	8.4	19	5.9	35.2	-0.34	0.73	106
	3	29.5	10.3	36	12	52.5	22.3	11	7	10.2	40.9	-2	<0.05	76
1996/97	1	14.9	4.4	32	8.4	22.4	18.3	5.3	9	10	27.8	-1.7	0.09	123
	2	22.9	15.5	29	6.5	64.7	14.3	6.4	9	4.8	27.9	-1.3	0.19	62
1997/98	1	13.4	3.9	30	6.7	22.5	13.9	4.9	10	5.9	22.7	-0.34	0.73	104
1998/99	1	13.9	4.4	32	7.9	24.2	19.9	6.9	18	9.1	31.1	-3.15	<0.01	143
	3	14.4	6.2	30	2.1	28.5	18.7	11.1	7	7.7	32.6	-0.43	0.67	130
1999/2000	1	17.4	4.9	40	6.5	27.5	21.2	5.9	15	7.6	28.9	-2.5	<0.05	122
	2	12.5	4.7	40	6	28	17.2	6.3	20	5.5	26.1	-2.85	<0.01	138
	3	14.9	6.9	39	5	38.5	11.9	4.8	15	5.5	22.5	-1.68	0.09	80
	4	26.9	17	36	11.7	98	28.1	10.6	10	13.5	48.1	-0.91	0.37	104

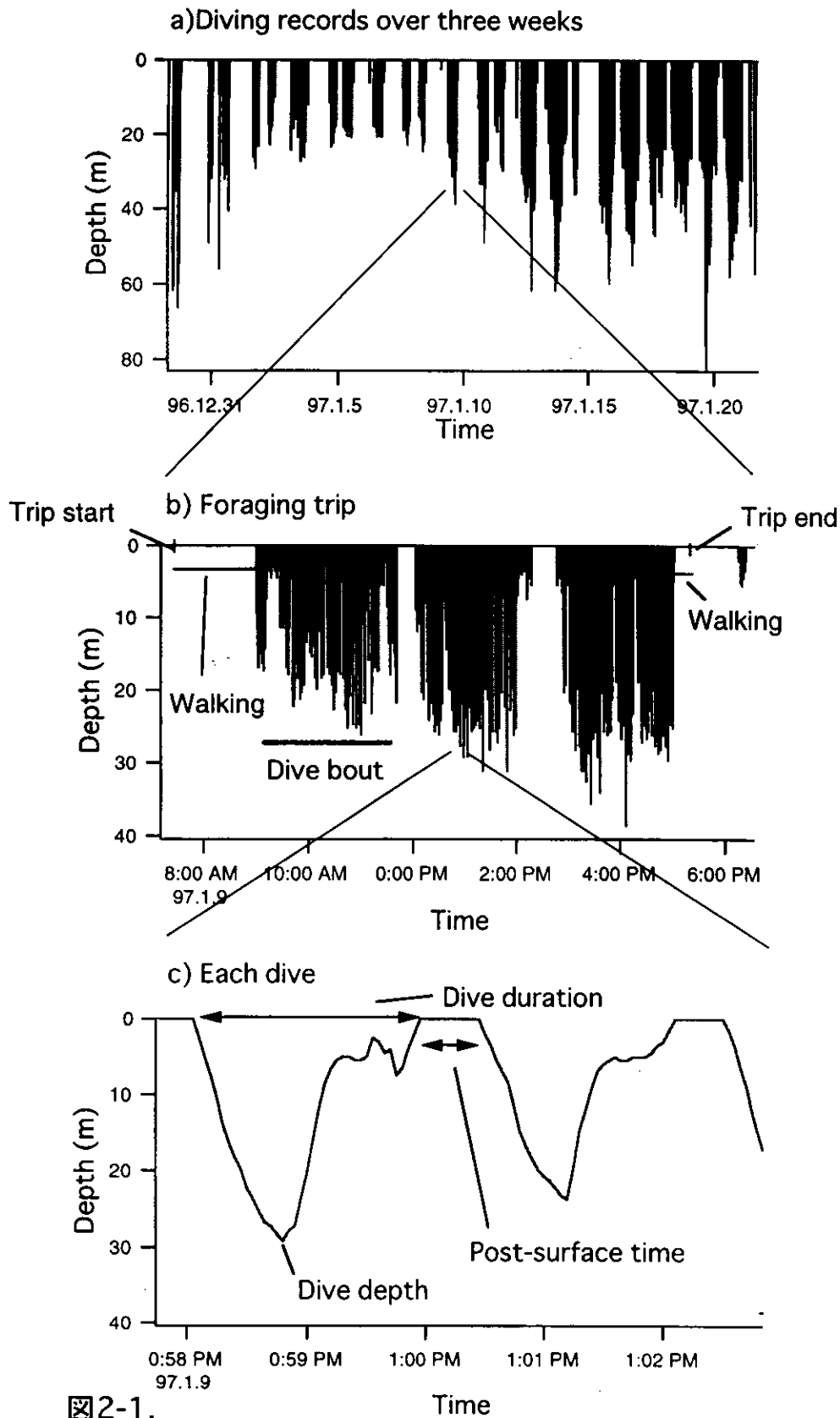


図2-1.

潜水行動の記録例と各潜水パラメーター

Fig. 2-1.

Example of dive records and diving parameters

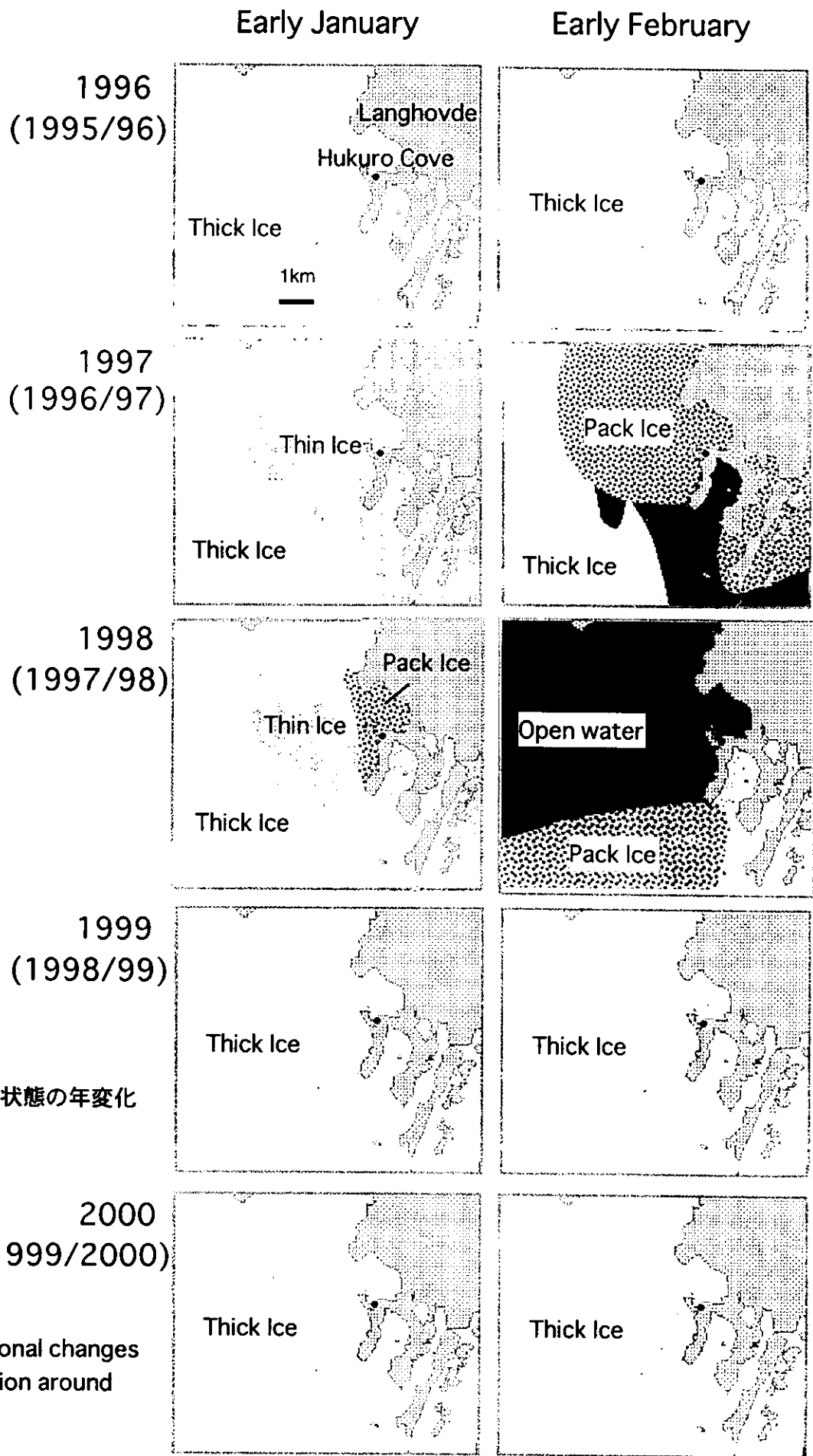
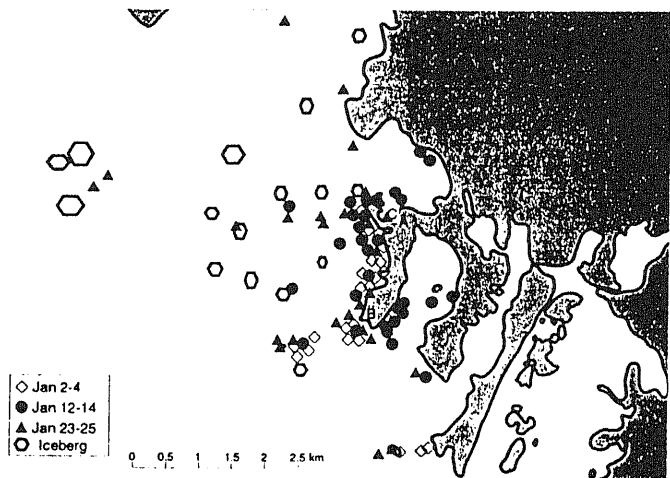
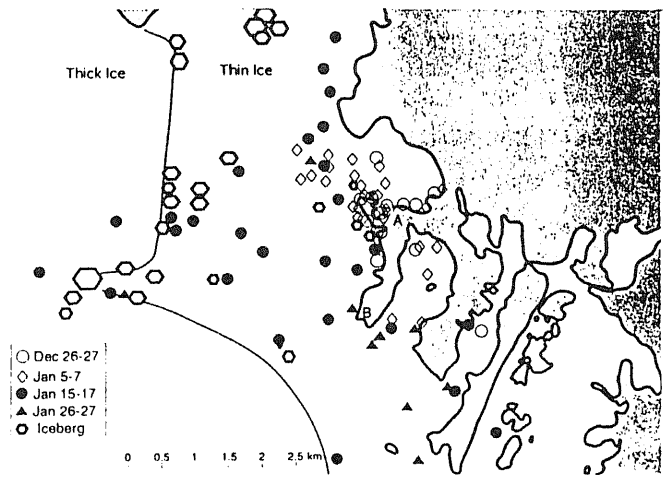


図2-2.
袋浦周辺の海水の状態の年変化
・季節変化

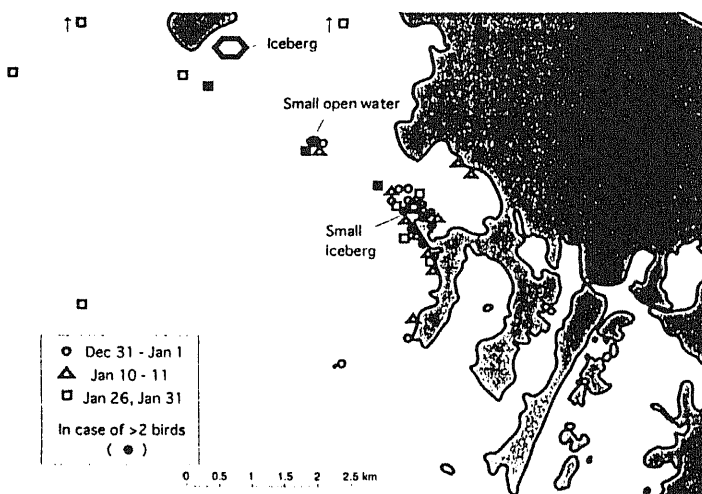
Fig. 2-2.
Annual and seasonal changes
in sea-ice condition around
Hukuro Cove.



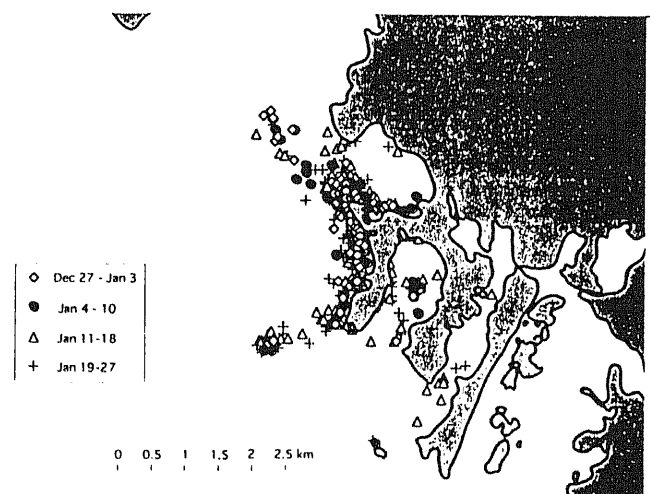
a) 1995/96 年



b) 1996/97 年



c) 1998/99 年



d) 1999/2000 年

図 2-3. a) - d)

ラジオトラッキングによって調査したアデリーペンギンの採餌場所の年毎の季節変化。1997 年は調査を行えなかった。

Fig. 2-3. a) - d)

Annual and seasonal variations in foraging sites of Adélie penguins. We could not obtain data for 1997/98.

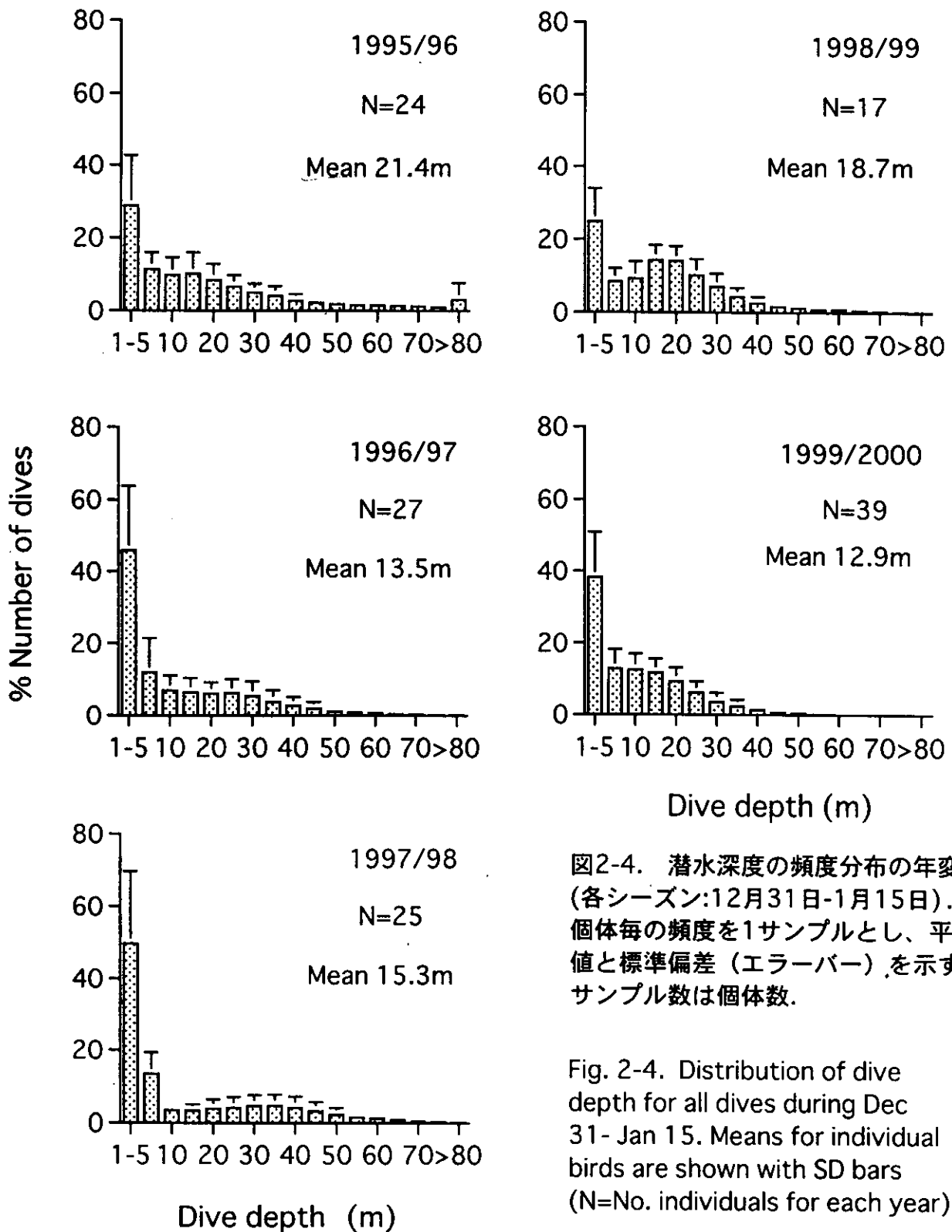


図2-4. 潜水深度の頻度分布の年変化 (各シーズン:12月31日-1月15日). 個体毎の頻度を1サンプルとし、平均値と標準偏差 (エラーバー) を示す. サンプル数は個体数.

Fig. 2-4. Distribution of dive depth for all dives during Dec 31- Jan 15. Means for individual birds are shown with SD bars (N=No. individuals for each year).

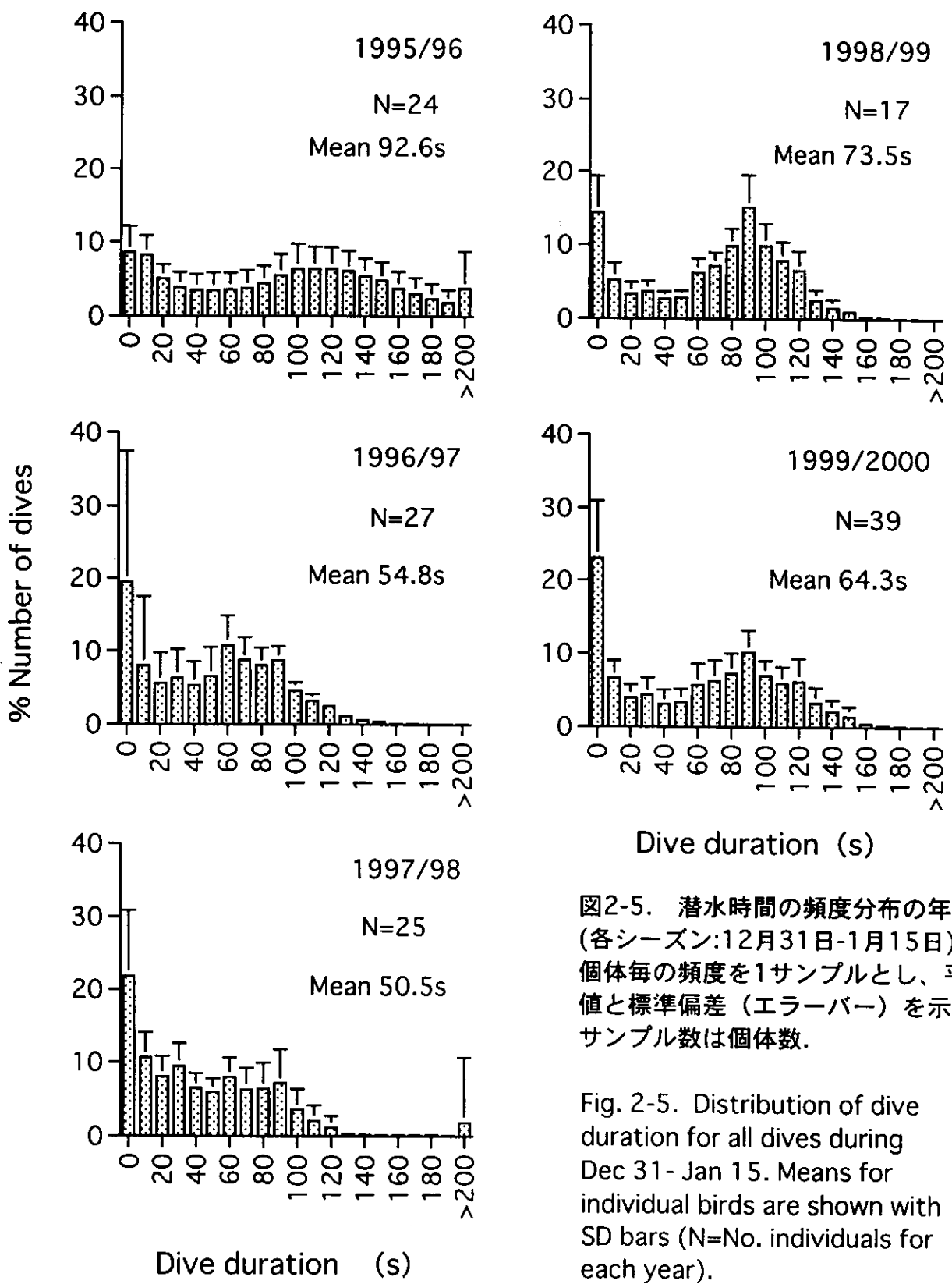


図2-5. 潜水時間の頻度分布の年変化 (各シーズン:12月31日-1月15日). 個体毎の頻度を1サンプルとし、平均値と標準偏差 (エラーバー) を示す. サンプル数は個体数.

Fig. 2-5. Distribution of dive duration for all dives during Dec 31- Jan 15. Means for individual birds are shown with SD bars (N=No. individuals for each year).

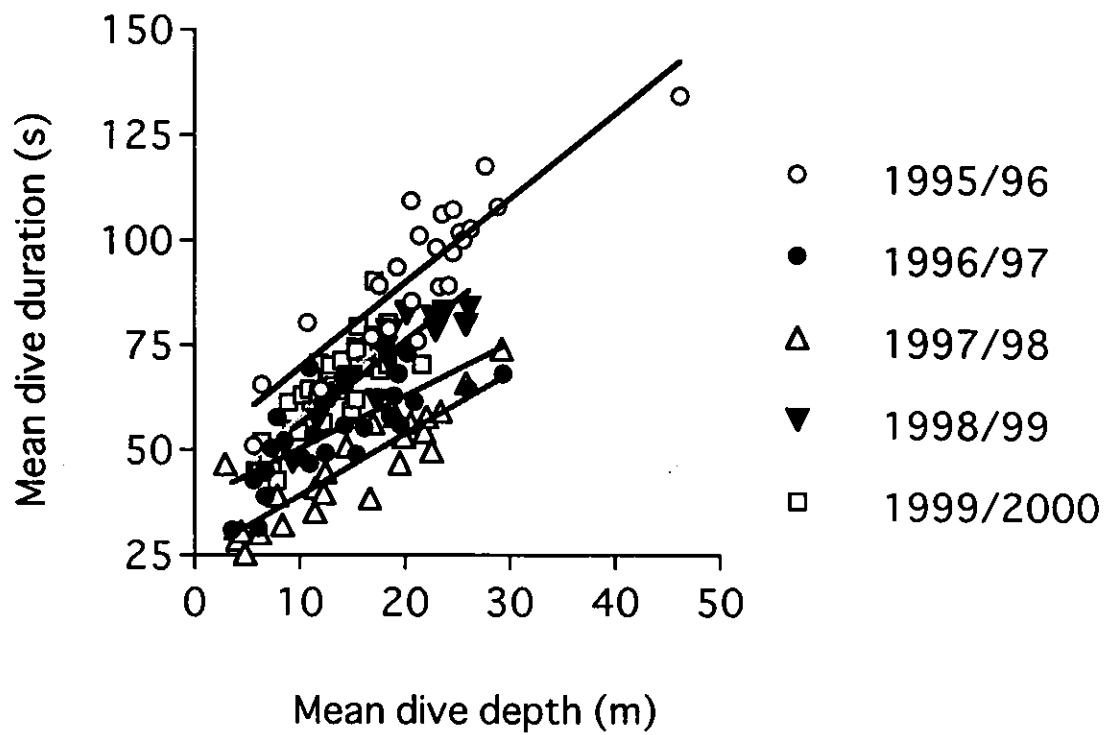


図2-6.
モニタリング個体における個体毎の平均潜水深度と
平均潜水時間の関係の年変化

Fig. 2-6.
Relationship between mean dive depth and mean
dive duration for each year (Monitoring birds).

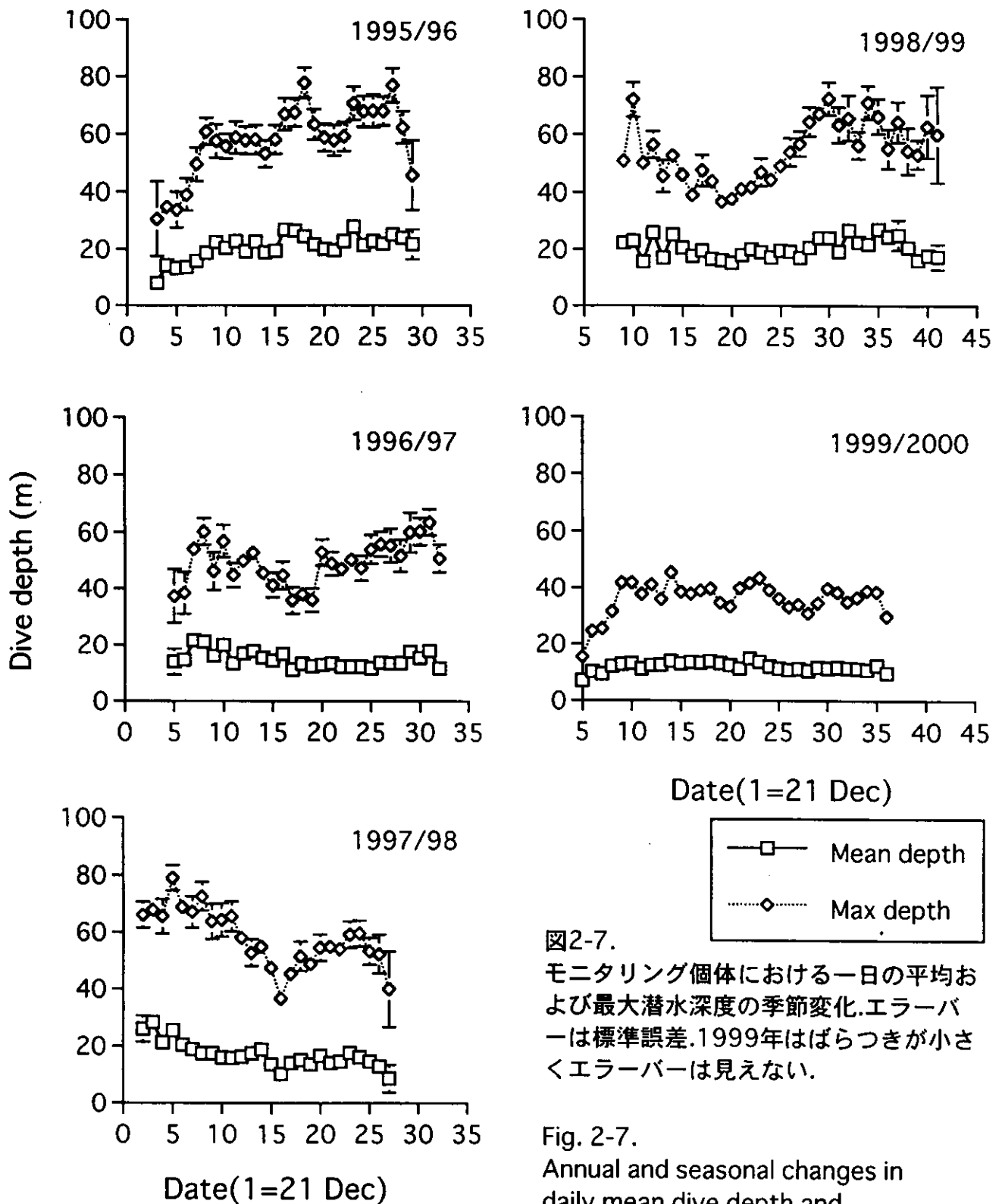


図2-7.
 モニタリング個体における一日の平均および最大潜水深度の季節変化.エラーバーは標準誤差.1999年はばらつきが小さくエラーバーは見えない.

Fig. 2-7.
 Annual and seasonal changes in daily mean dive depth and maximum dive depth in Monitoring birds. Mean and SE were shown.

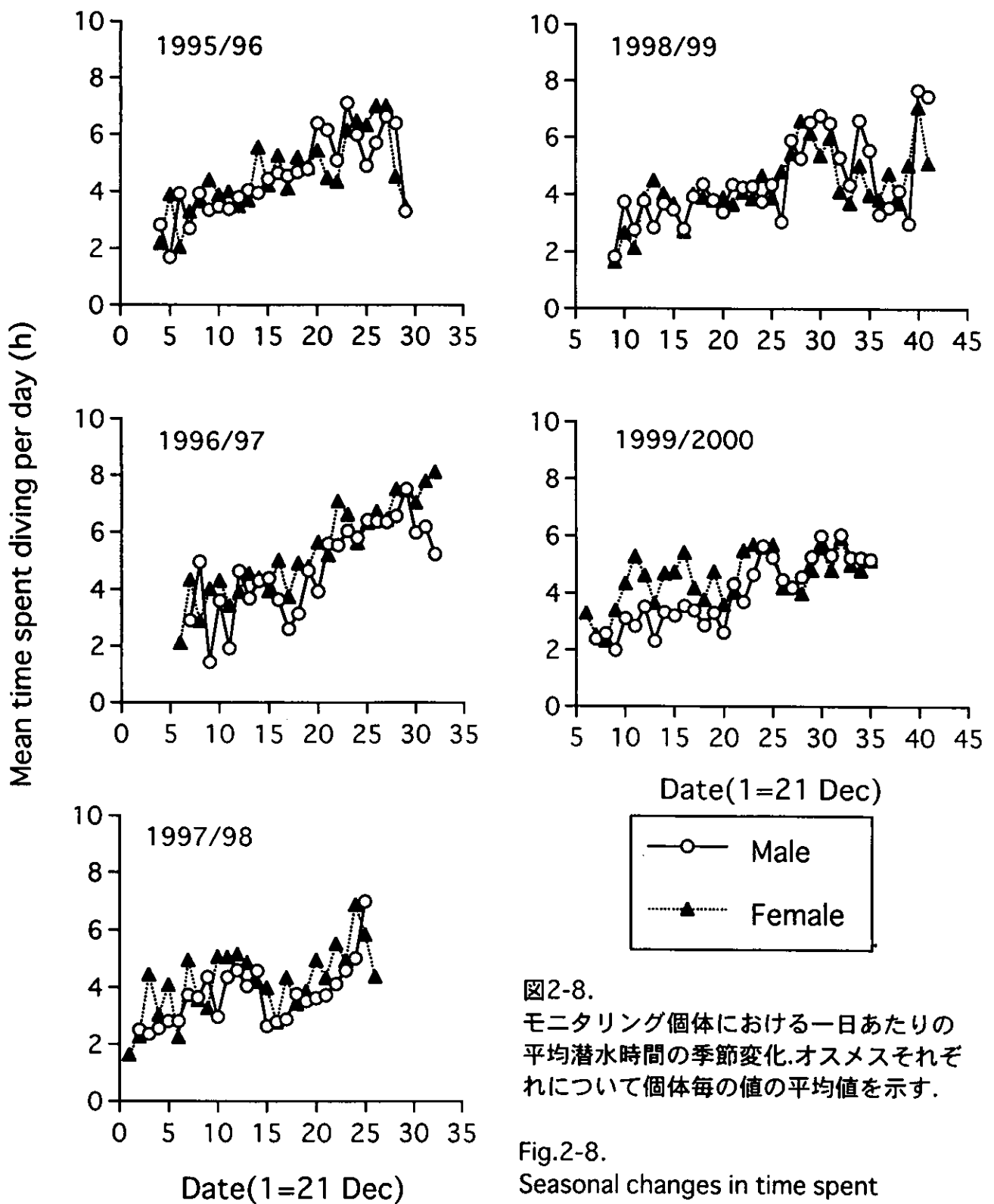
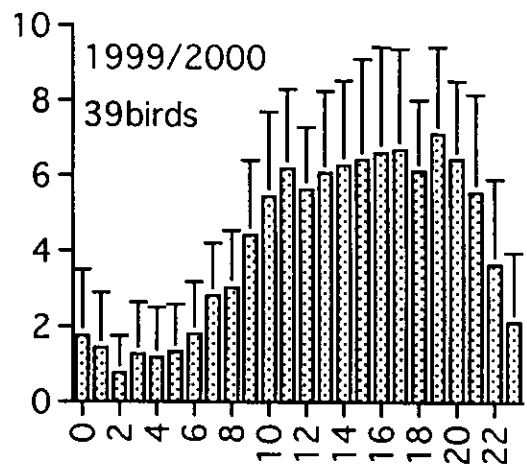
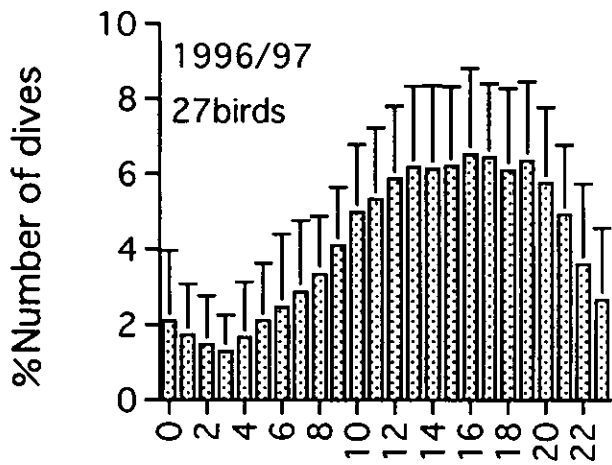
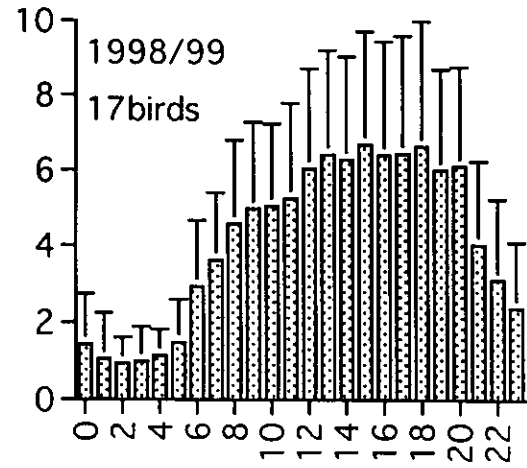
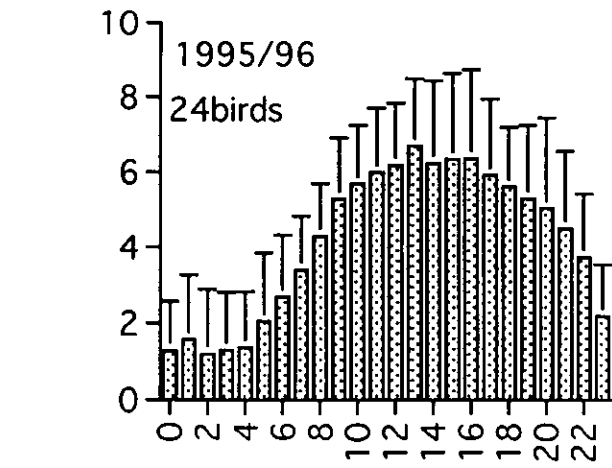
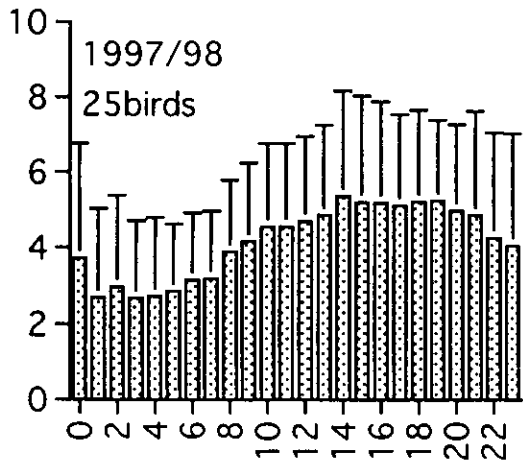


図2-8.
モニタリング個体における一日あたりの平均潜水時間の季節変化.オスメスそれぞれについて個体毎の値の平均値を示す.

Fig.2-8.
Seasonal changes in time spent diving per day in male and female monitoring birds. Means for individuals for each day were shown.



Time of day



Time of day

図2-9.
モニタリング個体における潜水頻度の日周変化。各年、12月31日-1月15日までの個体ごとの値の平均値と標準偏差を示す。1997/98年以外の年には0時~5時の時刻に潜水頻度の統計的に有意な低下が見られたが、1997/98年には差は見られなかった。

Fig. 2-9.
Annual differences in daily pattern of dive frequency for dives during Dec 31-Jan 15 in monitoring birds. Means for individuals are shown with SD.

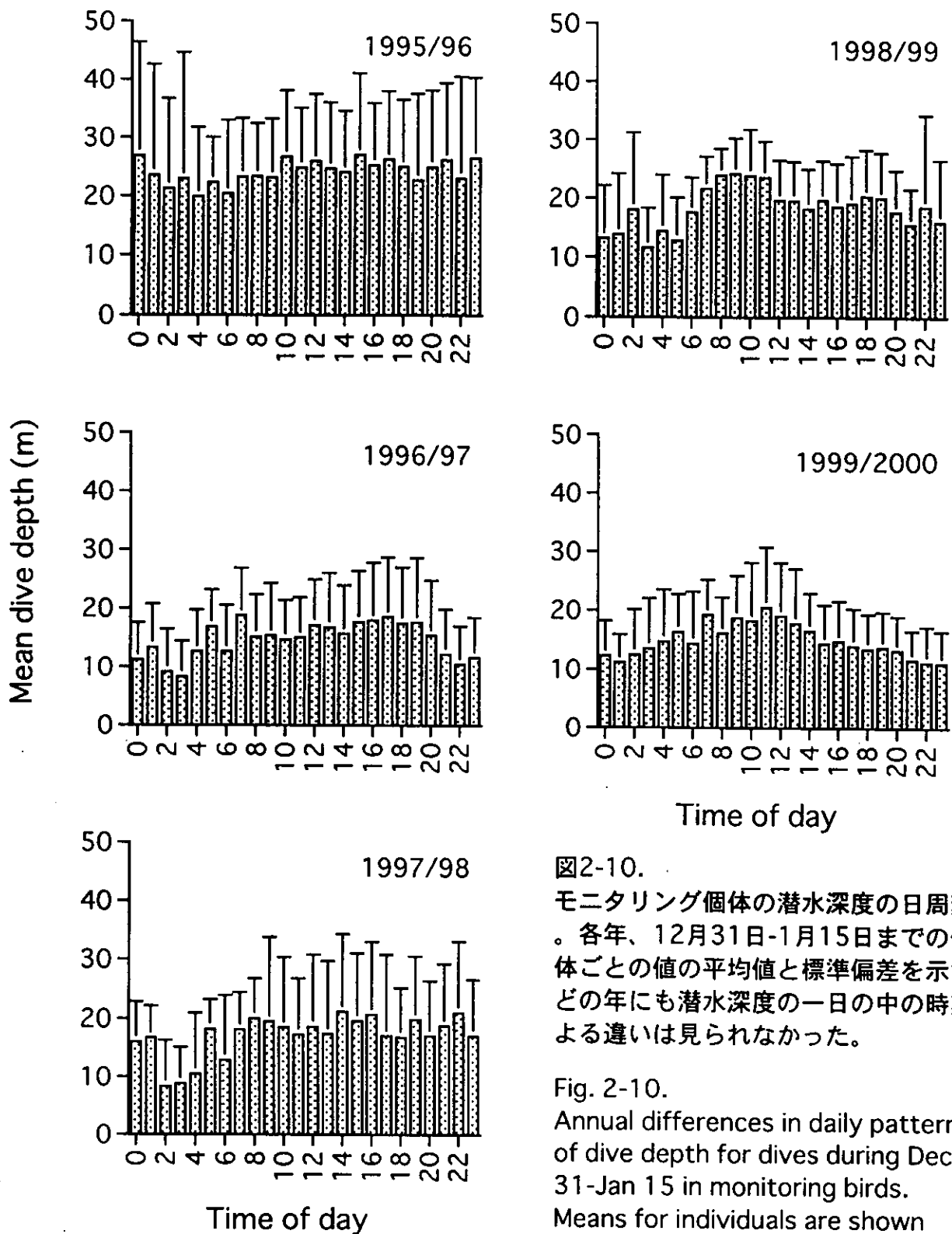


図2-10. モニタリング個体の潜水深度の日周変化。各年、12月31日-1月15日までの個体ごとの値の平均値と標準偏差を示す。どの年にも潜水深度の一日の中の時刻による違いは見られなかった。

Fig. 2-10. Annual differences in daily pattern of dive depth for dives during Dec 31-Jan 15 in monitoring birds. Means for individuals are shown with SD.

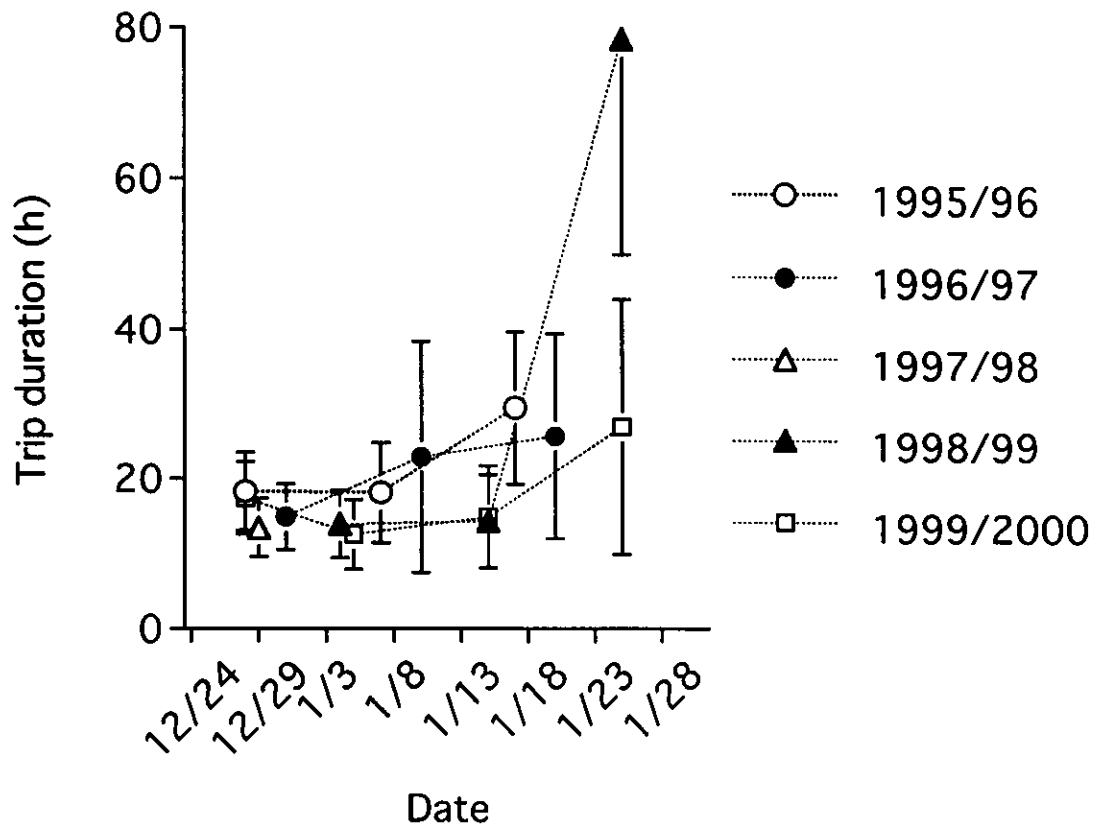


図2-11.
 モニタリング個体における採餌トリップ長の季節変化・年変化(平均±標準偏差)

Fig. 2-11.
 Annual and seasonal changes in foraging trip duration in Monitoring birds. Means for individuals were shown with SD.

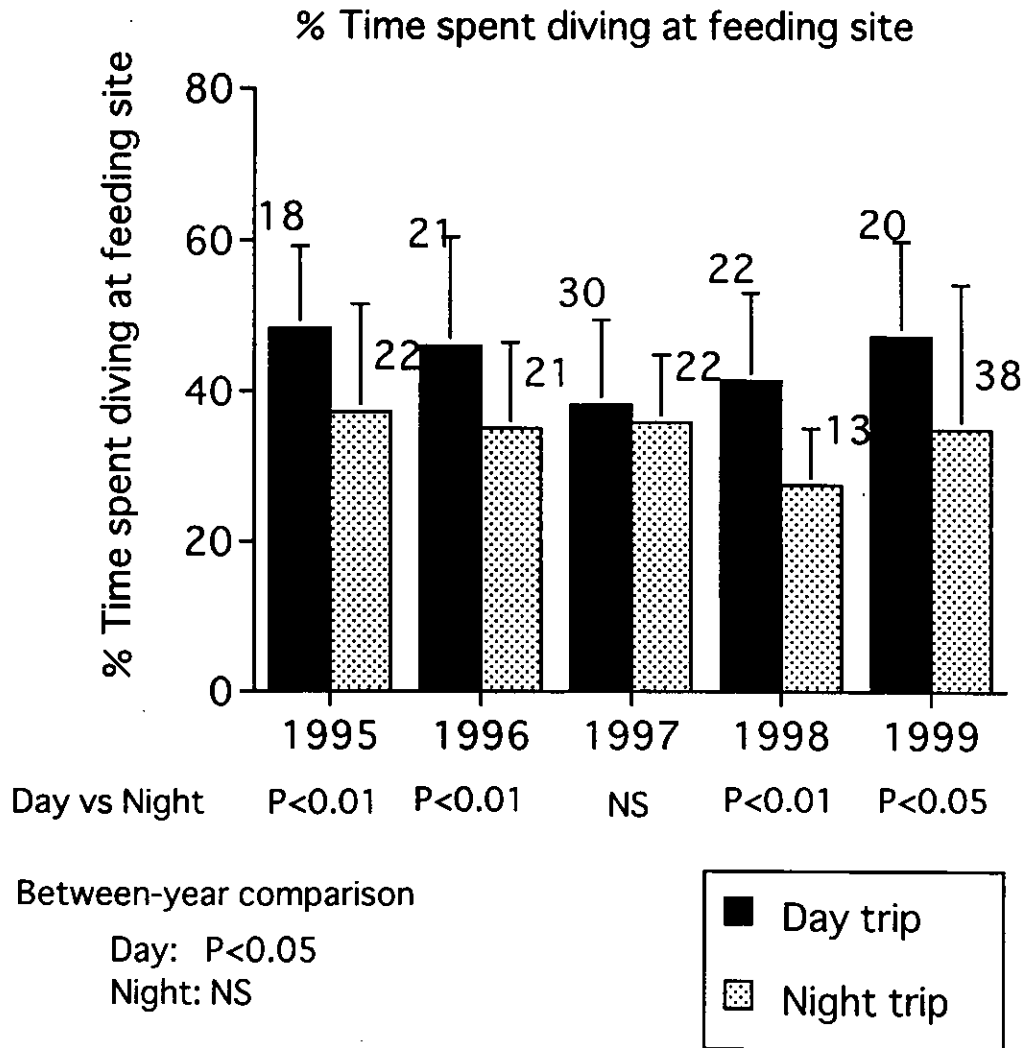


図2-12.

Day trip とNight trip における採餌場所での潜水時間割合の年変化(平均±標準偏差).採餌場所での潜水時間割合は採餌トリップ中、最初の潜水開始から最後の潜水終了までの時間に占める潜水時間の割合として計算した.

Fig. 2-12.

Annual differences in percent time spent diving at feeding site during day and night trip. Means were shown with SD. Percent time spent diving at feeding site was calculated as percent time diving between start of first dive and end of last dive during foraging trip.

Patterns of cummulative dive time during Day trip and Night trip

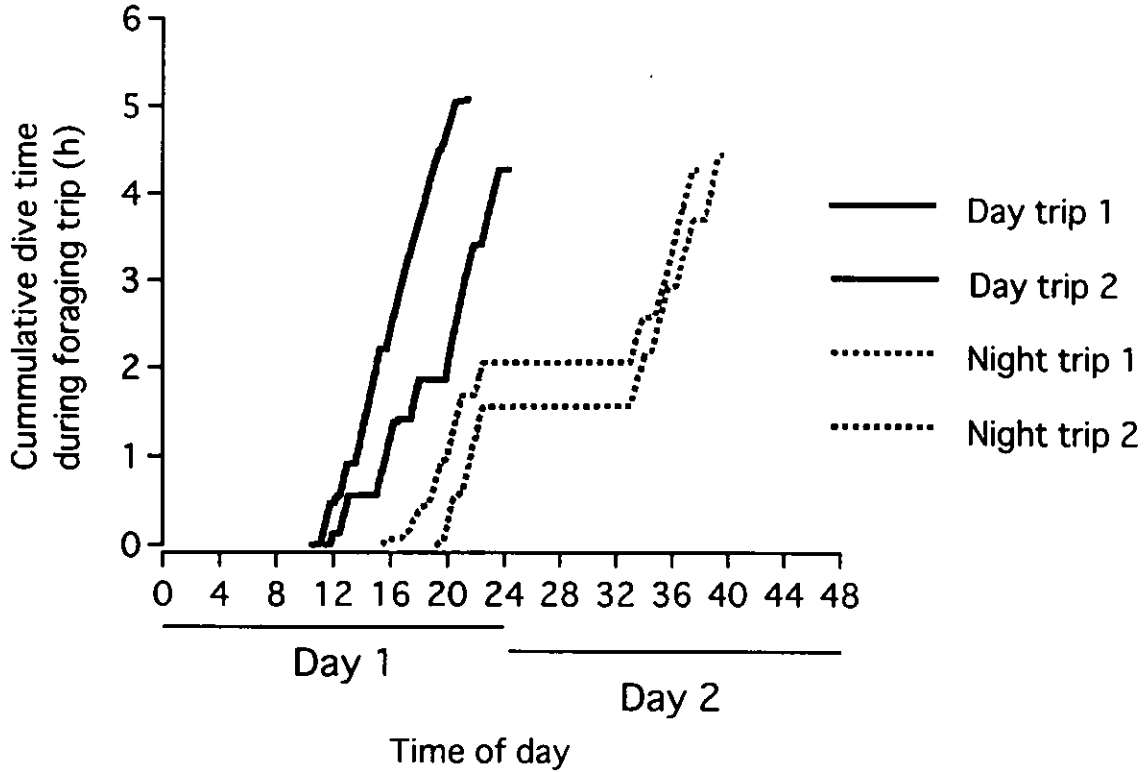


図2-13.
Day trip とNight tripにおけるトリップ開始から終了までの累積潜水時間の推移の例(1999/2000年). Day trip、Night tripそれぞれ2例を示す.

Fig. 2-13.
Patterns of cummulative dive time during Day and Night foraging trips (1999/2000). Two trips were shown as examples for Day trips and Night trips, respectively.

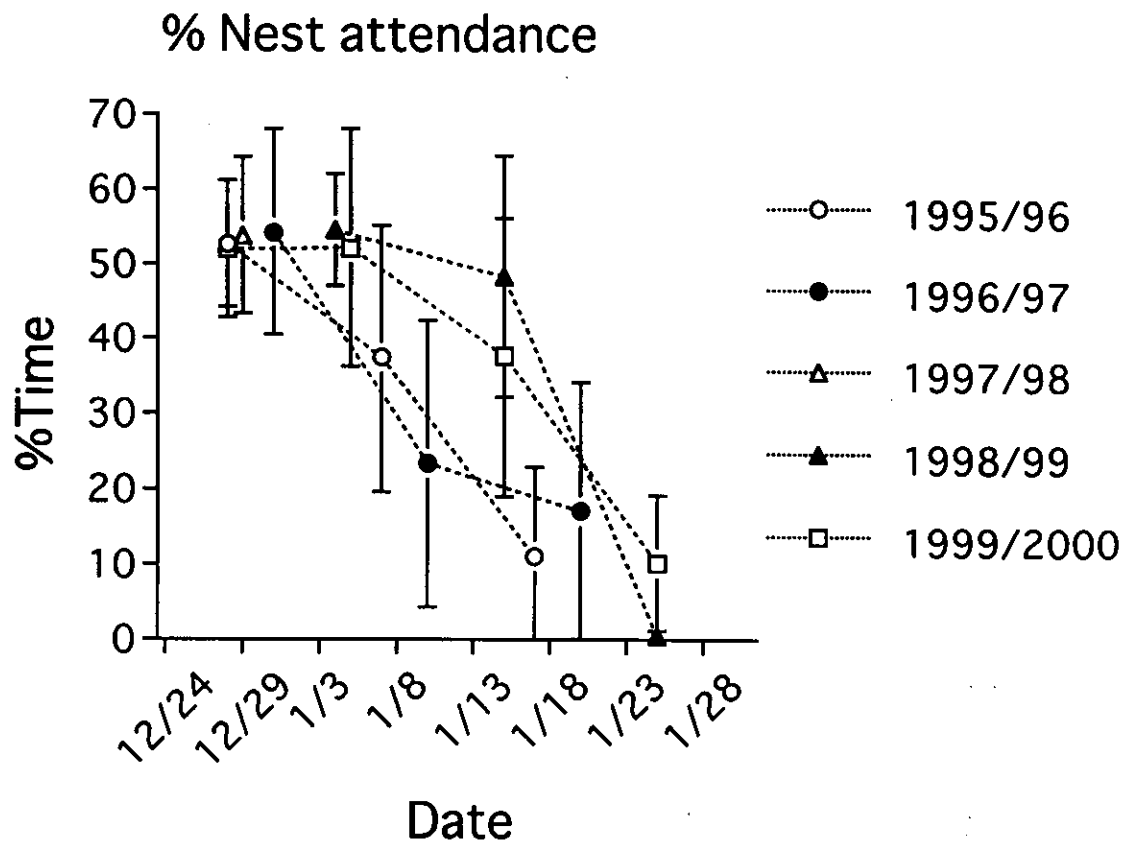


図2-14.
 モニタリング個体における滞巢時間割合の年変化・季節変化（平均値±標準偏差）。

Fig. 2-14.
 Annual and seasonal changes in % nest attendance time in Monitoring birds. Means for individuals were shown with SD.

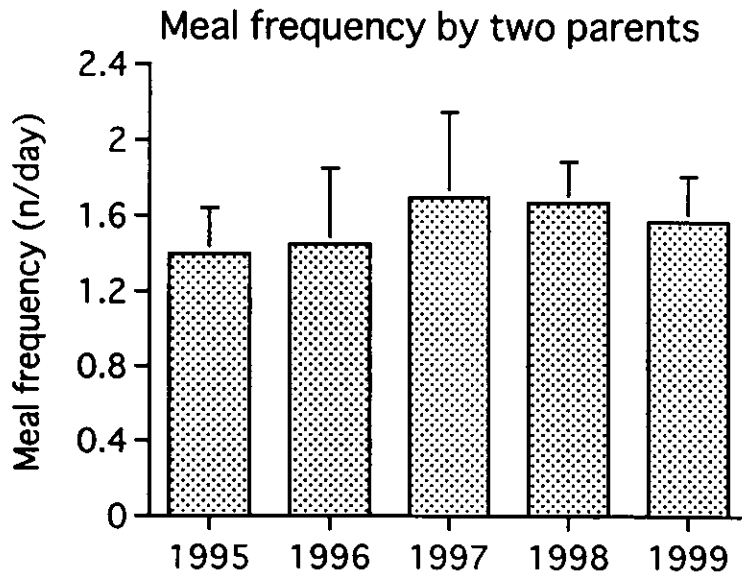


図2-15.
 モニタリングペアにおける2羽の親からの雛への給餌頻度。ガード期のデータ。ブロードサイズ2の巣のみで分析（平均値±標準偏差）。

Fig. 2-15.
 Annual differences in meal frequency by both member of monitoring pair during chick-guarding period. Only pairs rearing two-chick brood were included. Means of pairs were shown with SD.

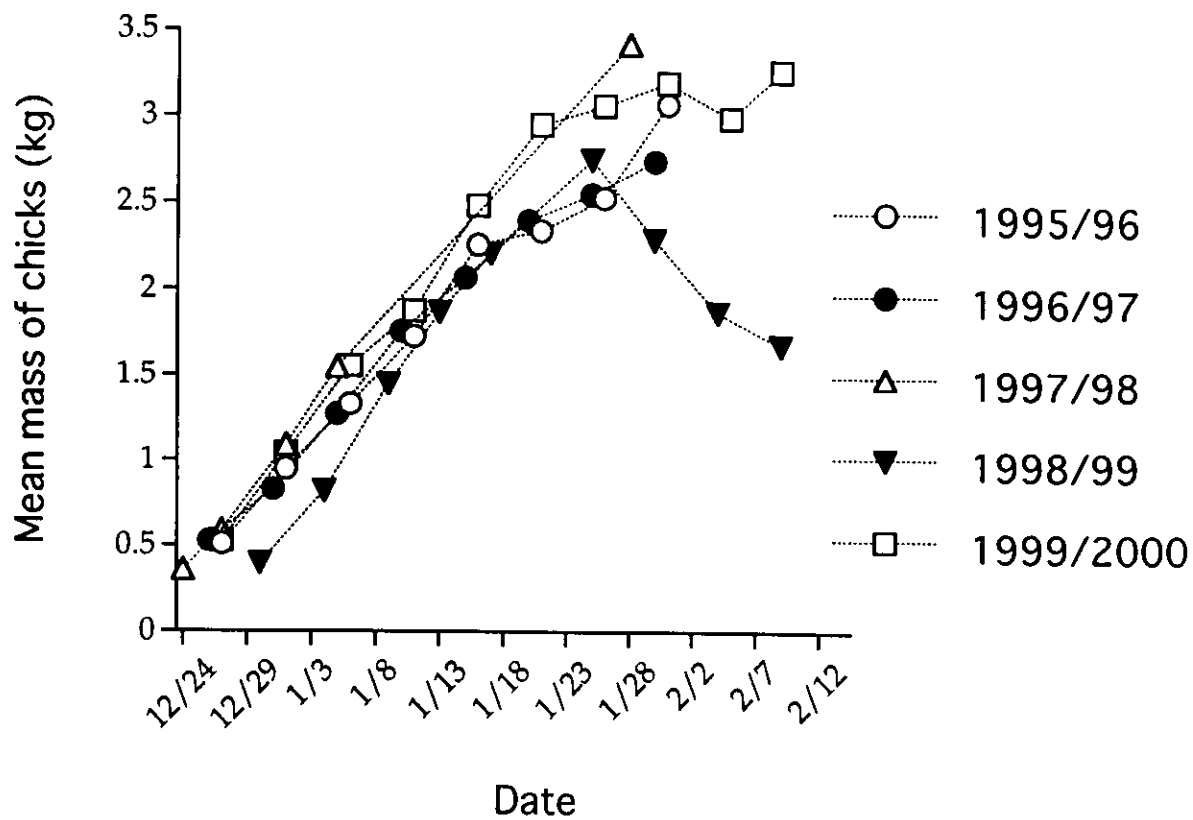


図2-16.
モニタリングペアの雛の平均体重の季節変化・年変化

Fig. 2-16.
Annual and seasonal changes in mean mass of
the chicks reared by monitoring pair.

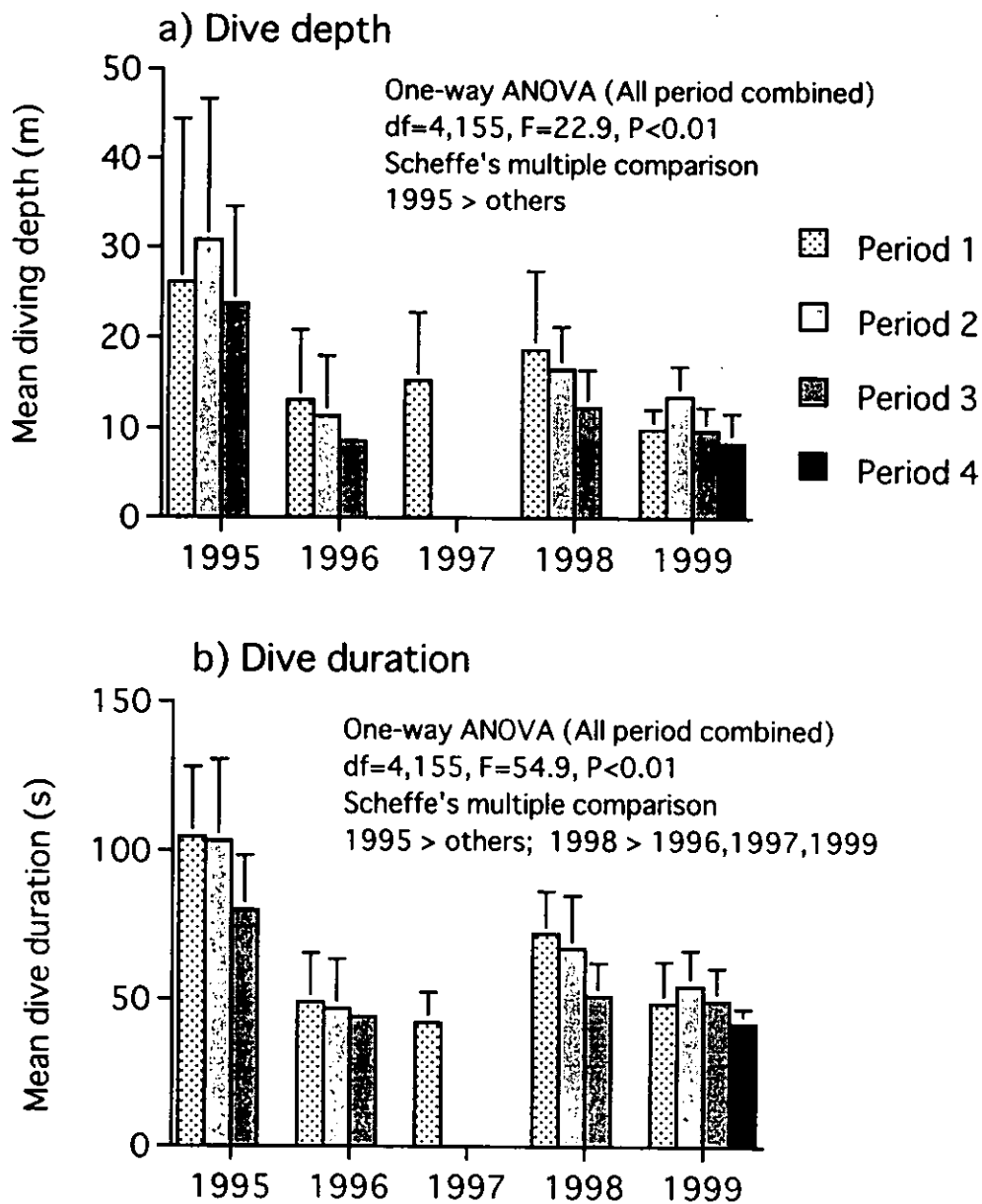


図2-17.
 トリップ個体の潜水深度・潜水時間の季節変化・年変化(平均±標準偏差)

Fig. 2-17.
 Annual and seasonal differences in mean dive depth and mean dive duration in trip birds.
 Means of individuals were shown with SD.

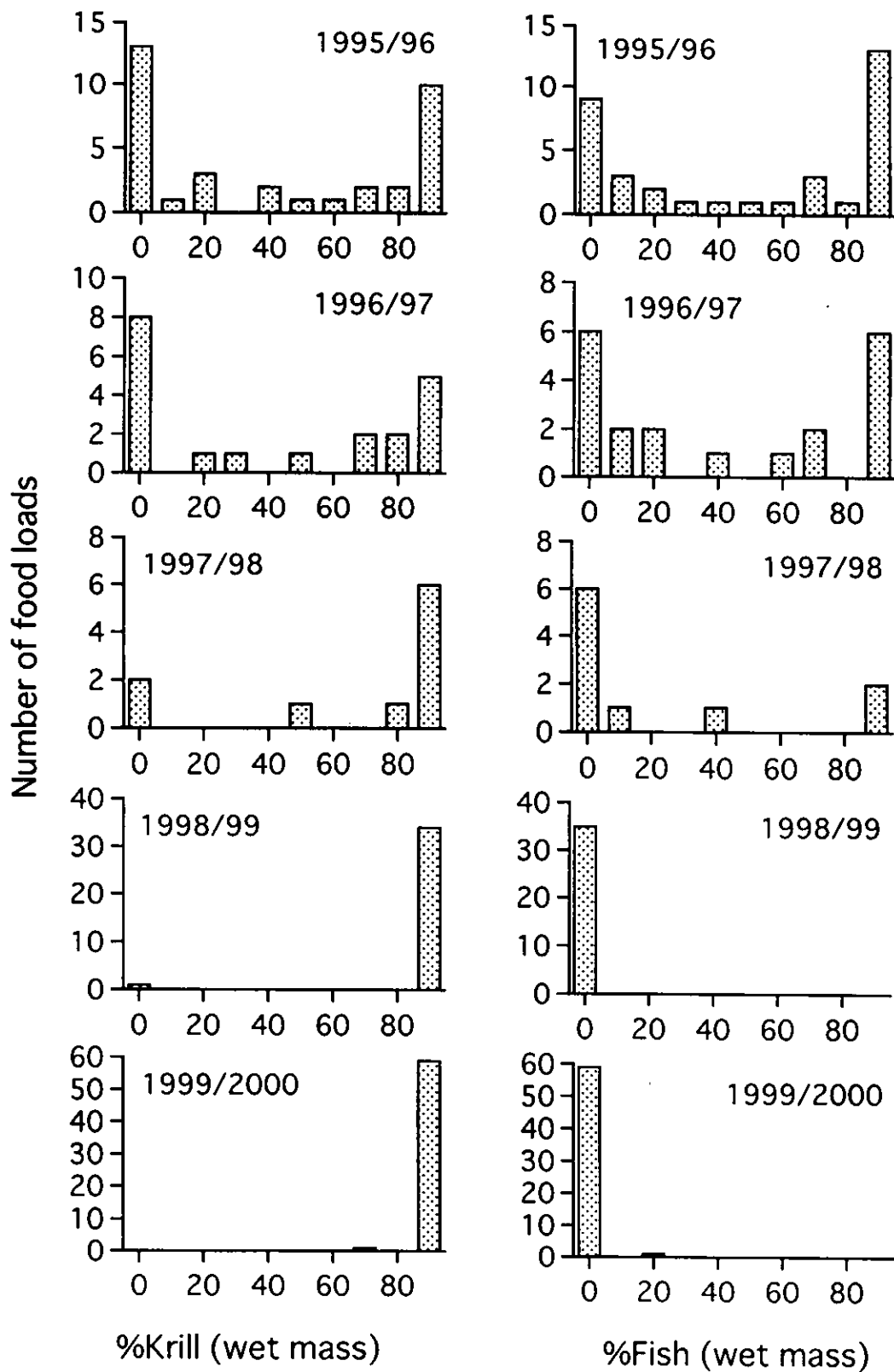


図2-18. 胃内容物中の餌構成割合の頻度分布.横軸は湿重量比を10%ごとに区切っている.オキアミと魚について各年のデータを示す.

Fig. 2-18
Frequency distribution of percent mass composition of Krill and Fish in stomach contents.

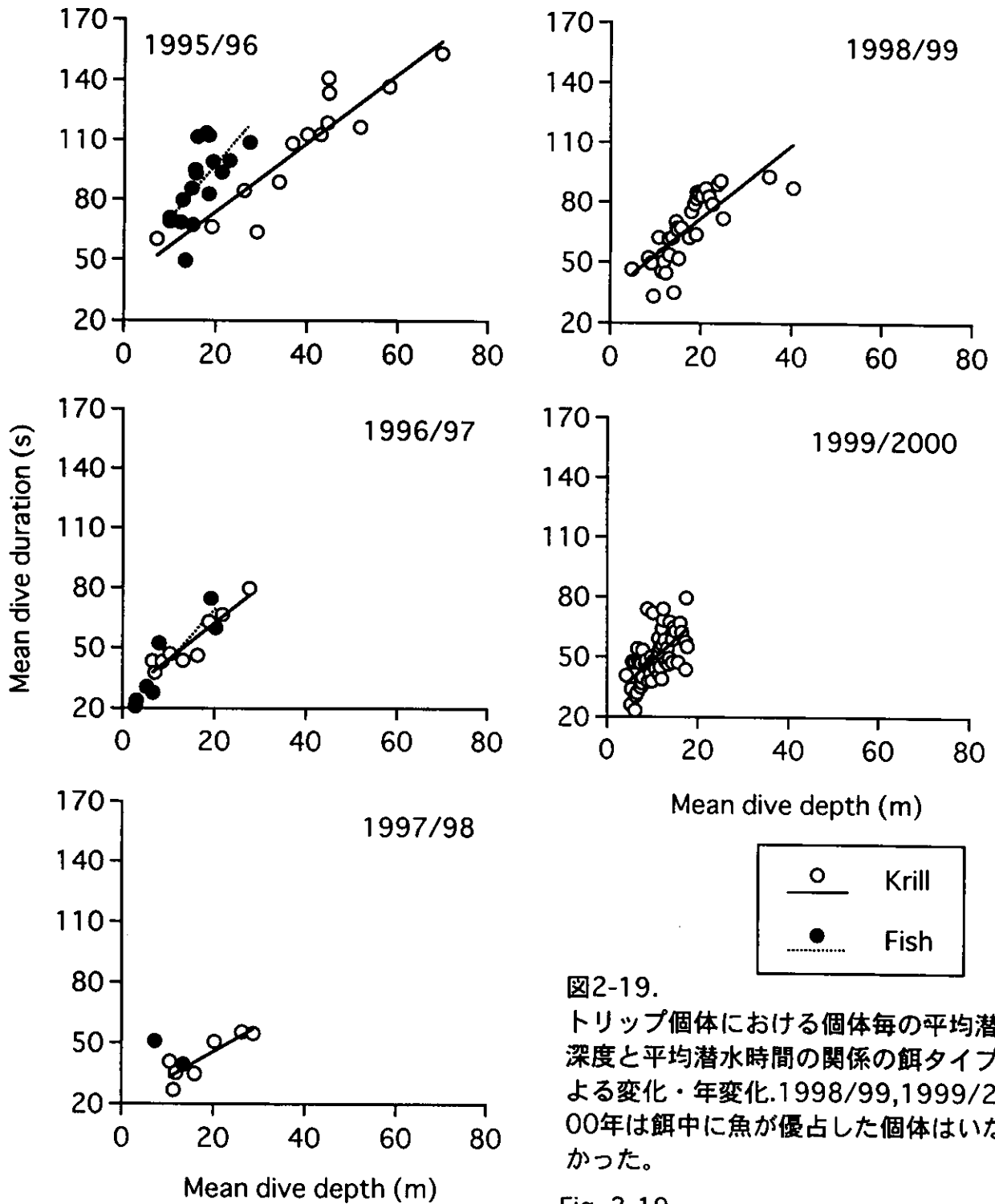


図2-19.

トリップ個体における個体毎の平均潜水深度と平均潜水時間の関係の餌タイプによる変化・年変化.1998/99,1999/2000年は餌中に魚が優占した個体はいなかった。

Fig. 2-19.

Annual and diet-related differences in the relationship between mean dive depth and mean dive duration for trip birds. No fish-diet bird was found in 1998/99, 1999/2000.

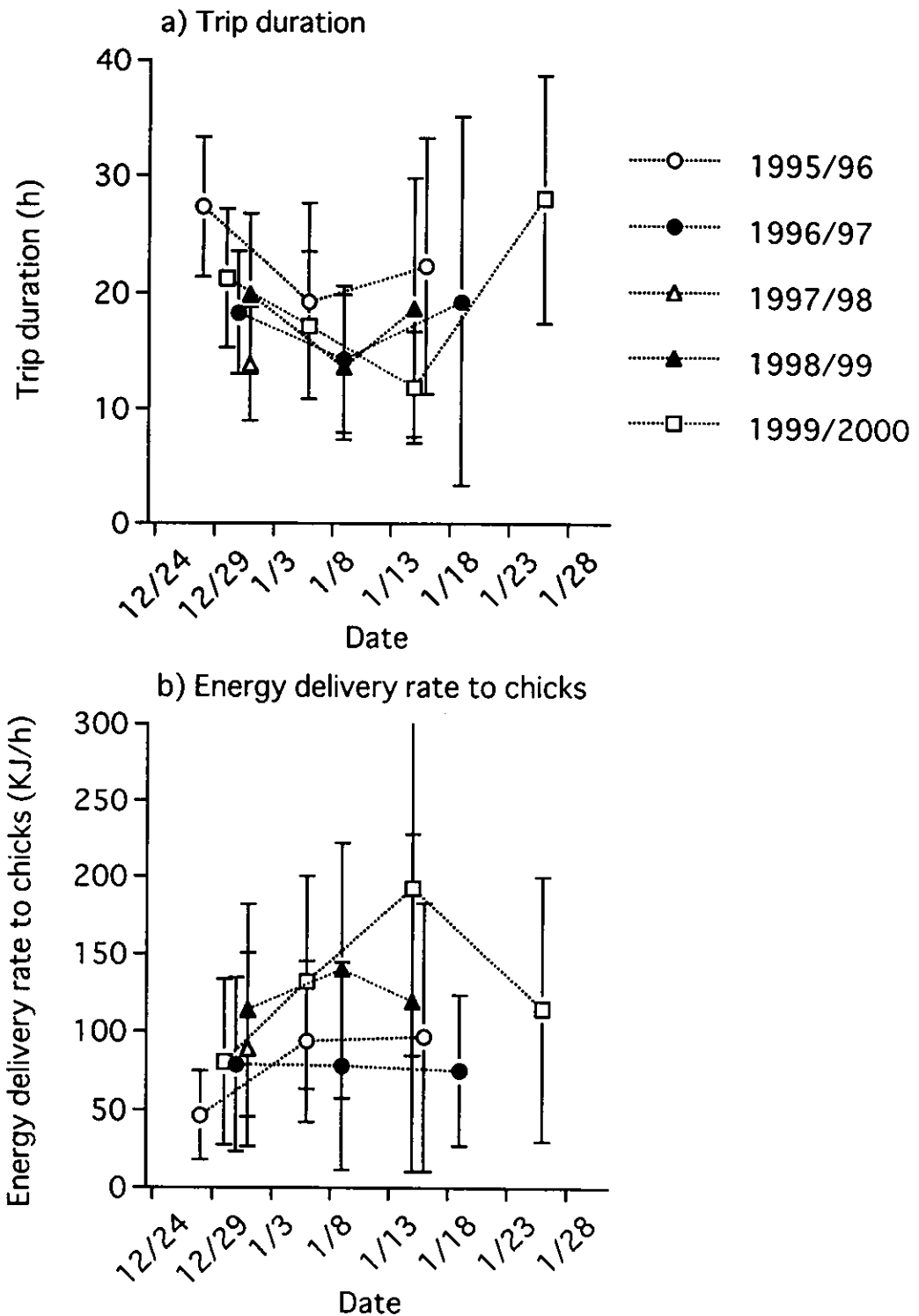


図2-20.
 トリップ個体における採餌トリップ長およびトリップ時間あたりの
 雛へのエネルギー運搬速度の季節変化・年変化（平均±標準偏差）。

Fig. 2-20.
 Annual and seasonal differences in foraging trip duration
 and energy delivery rate to chicks in trip birds (mean±SD)

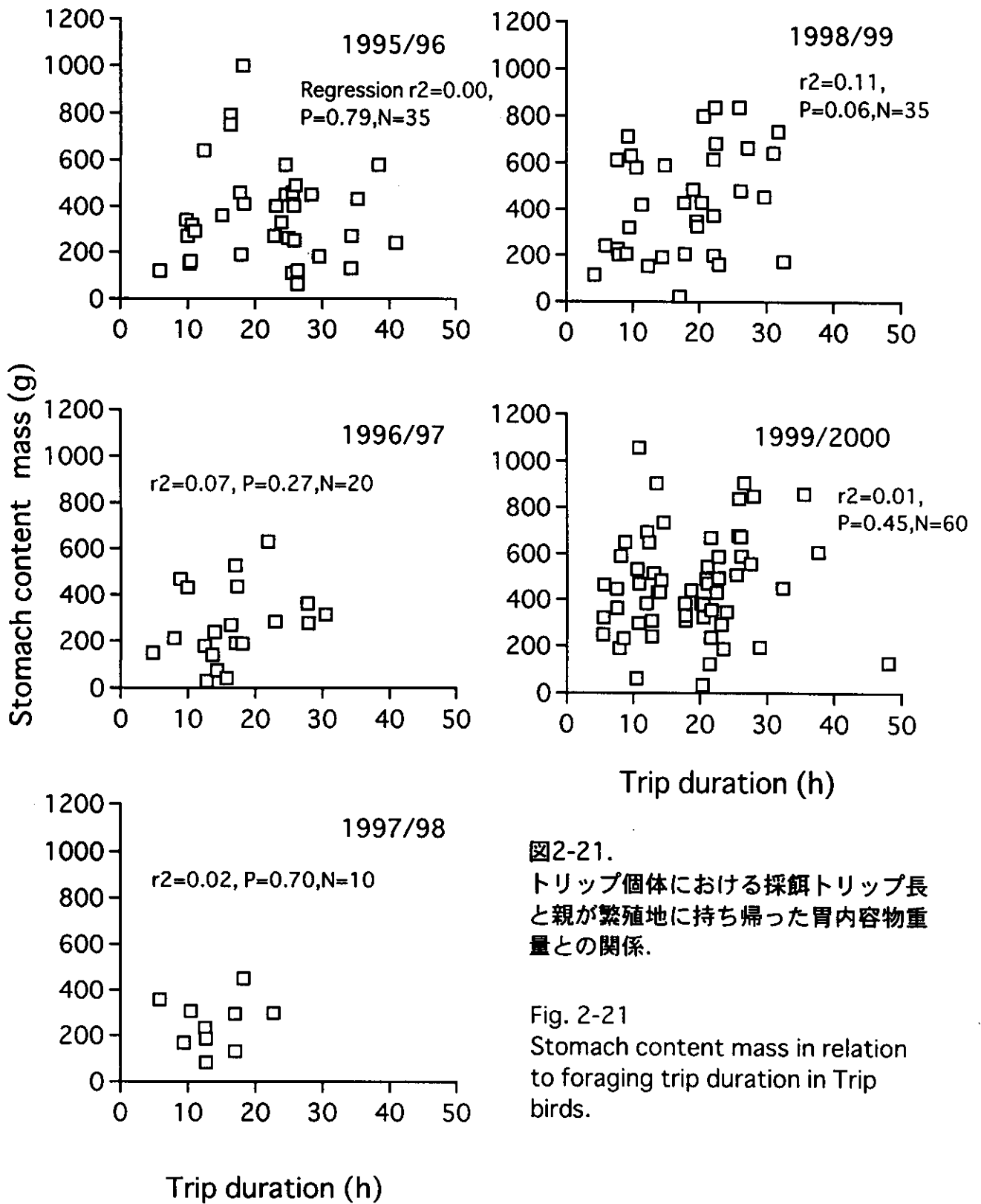


図2-21.

トリップ個体における採餌トリップ長と親が繁殖地に持ち帰った胃内容物重量との関係。

Fig. 2-21

Stomach content mass in relation to foraging trip duration in Trip birds.

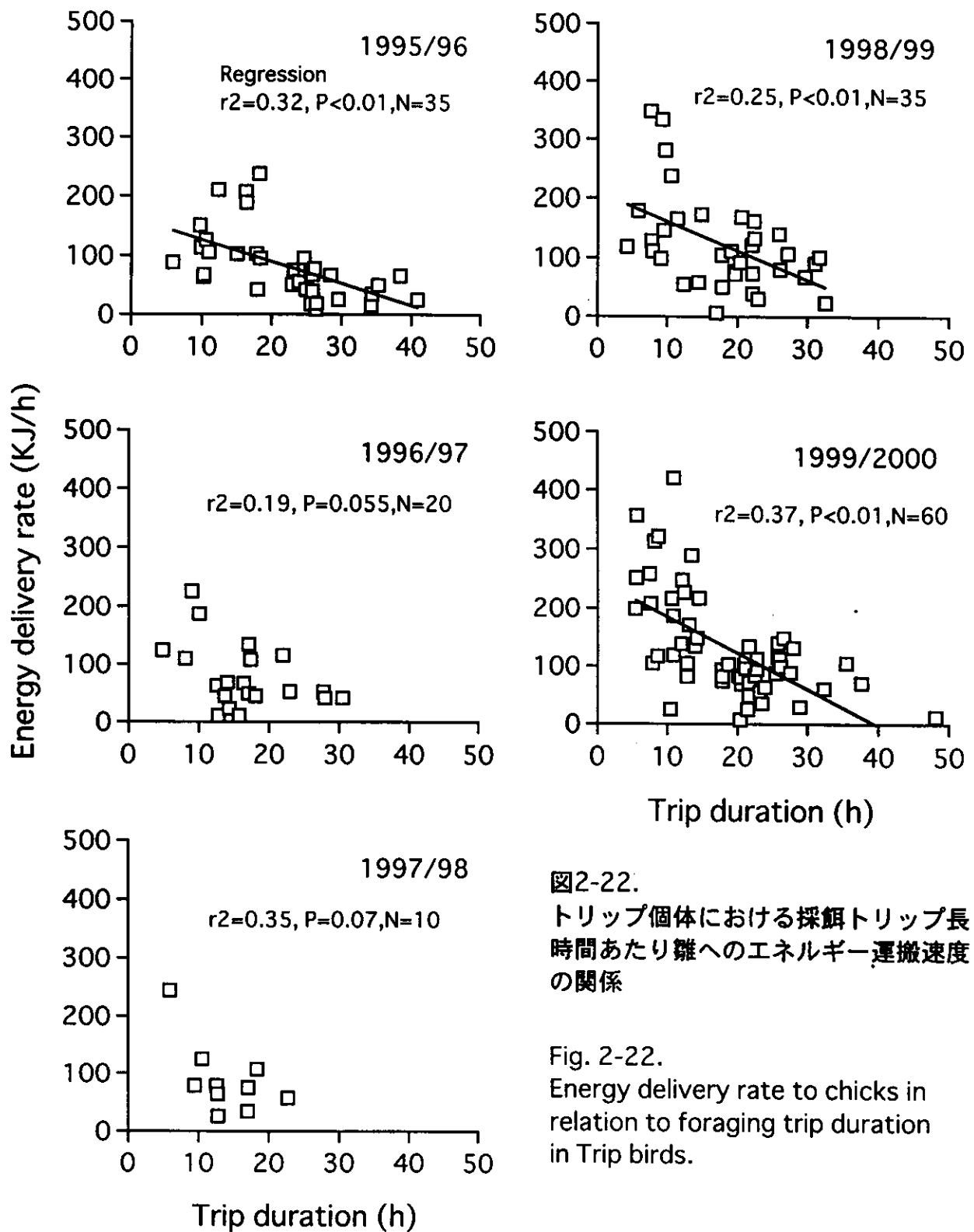


図2-22.
トリップ個体における探餌トリップ長と
時間あたり雛へのエネルギー運搬速度と
の関係

Fig. 2-22.
Energy delivery rate to chicks in
relation to foraging trip duration
in Trip birds.

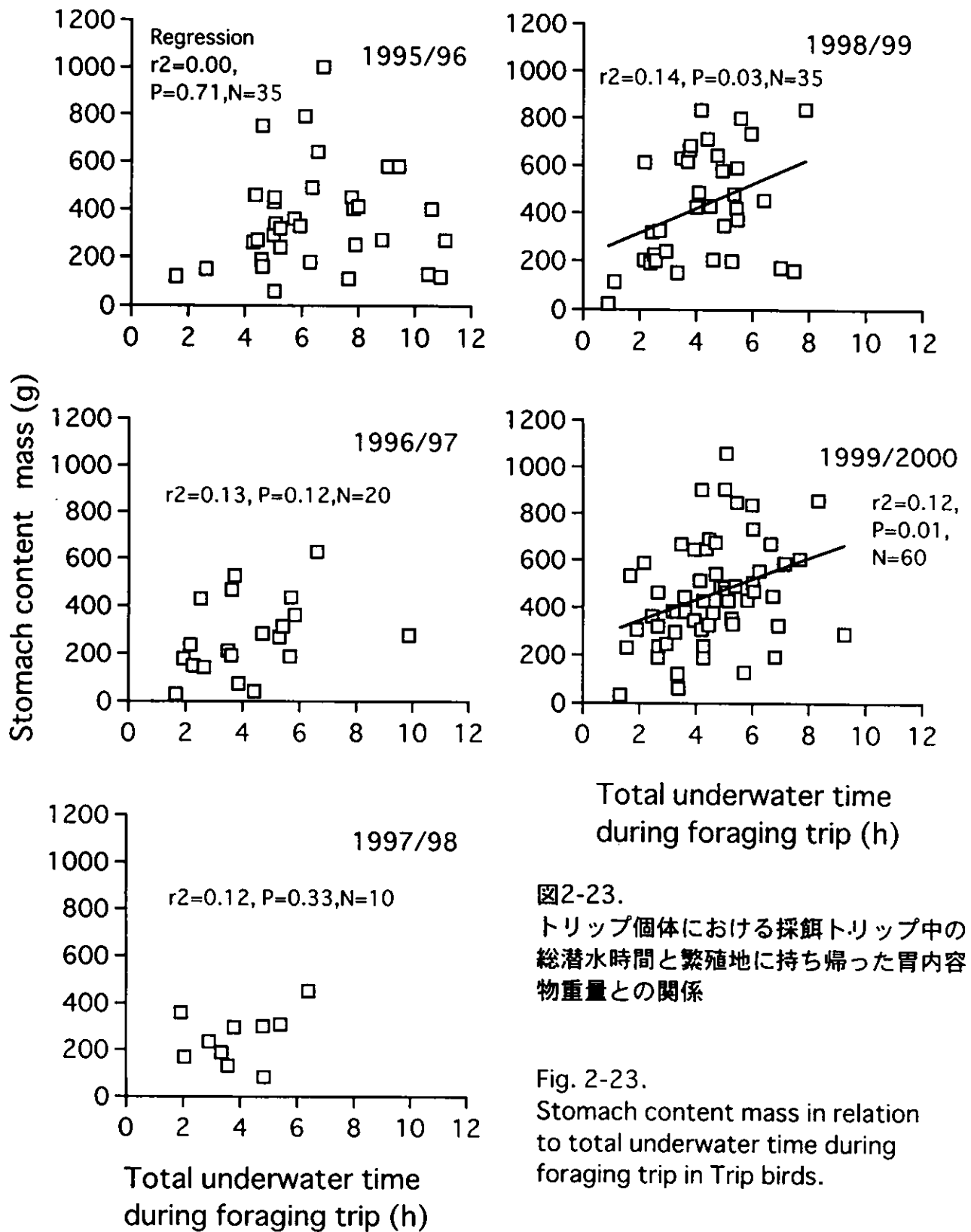


図2-23.
トリップ個体における採餌トリップ中の
総潜水時間と繁殖地に持ち帰った胃内容
物重量との関係

Fig. 2-23.
Stomach content mass in relation
to total underwater time during
foraging trip in Trip birds.

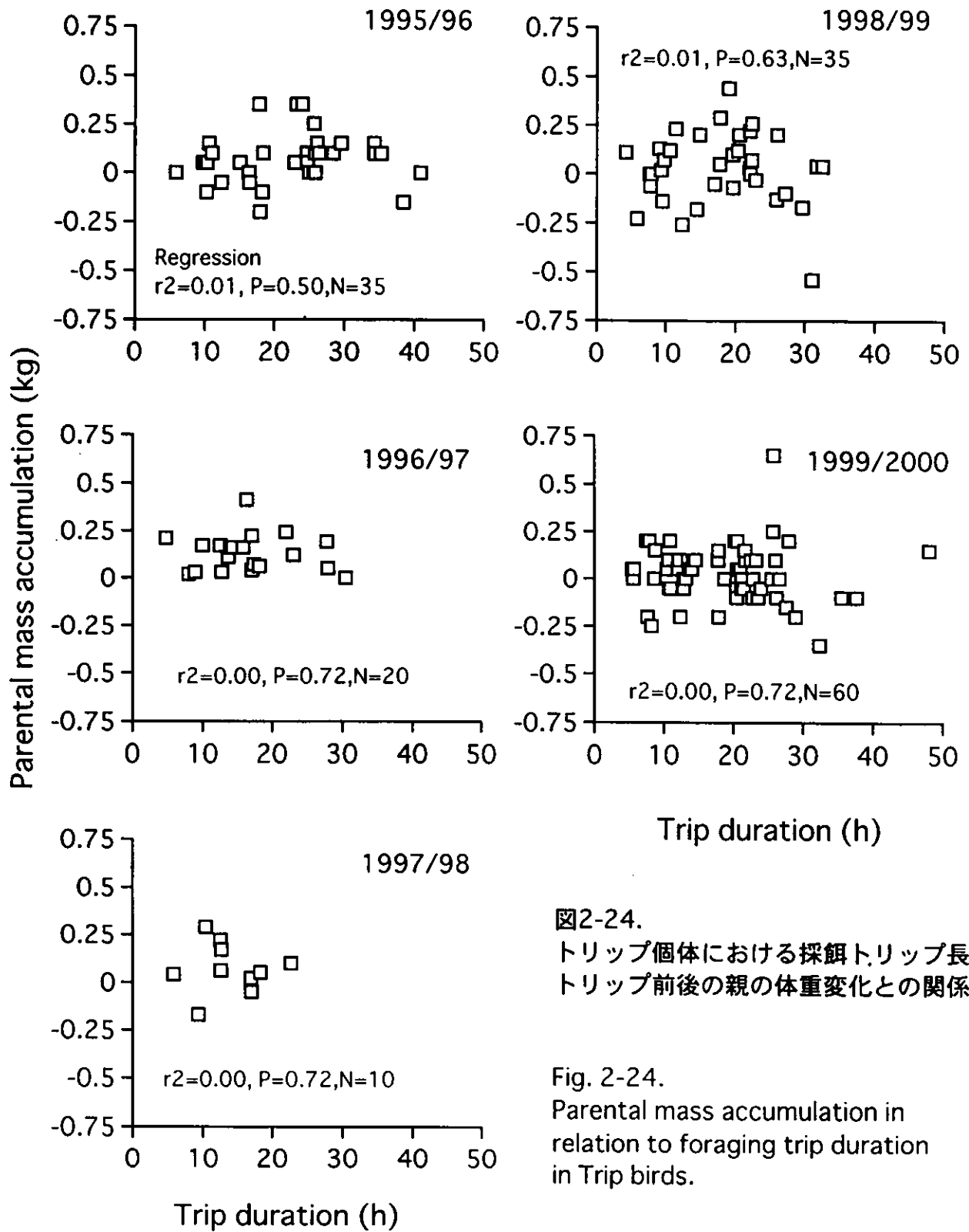


図2-24.
トリップ個体における探餌トリップ長と
トリップ前後の親の体重変化との関係

Fig. 2-24.
Parental mass accumulation in
relation to foraging trip duration
in Trip birds.

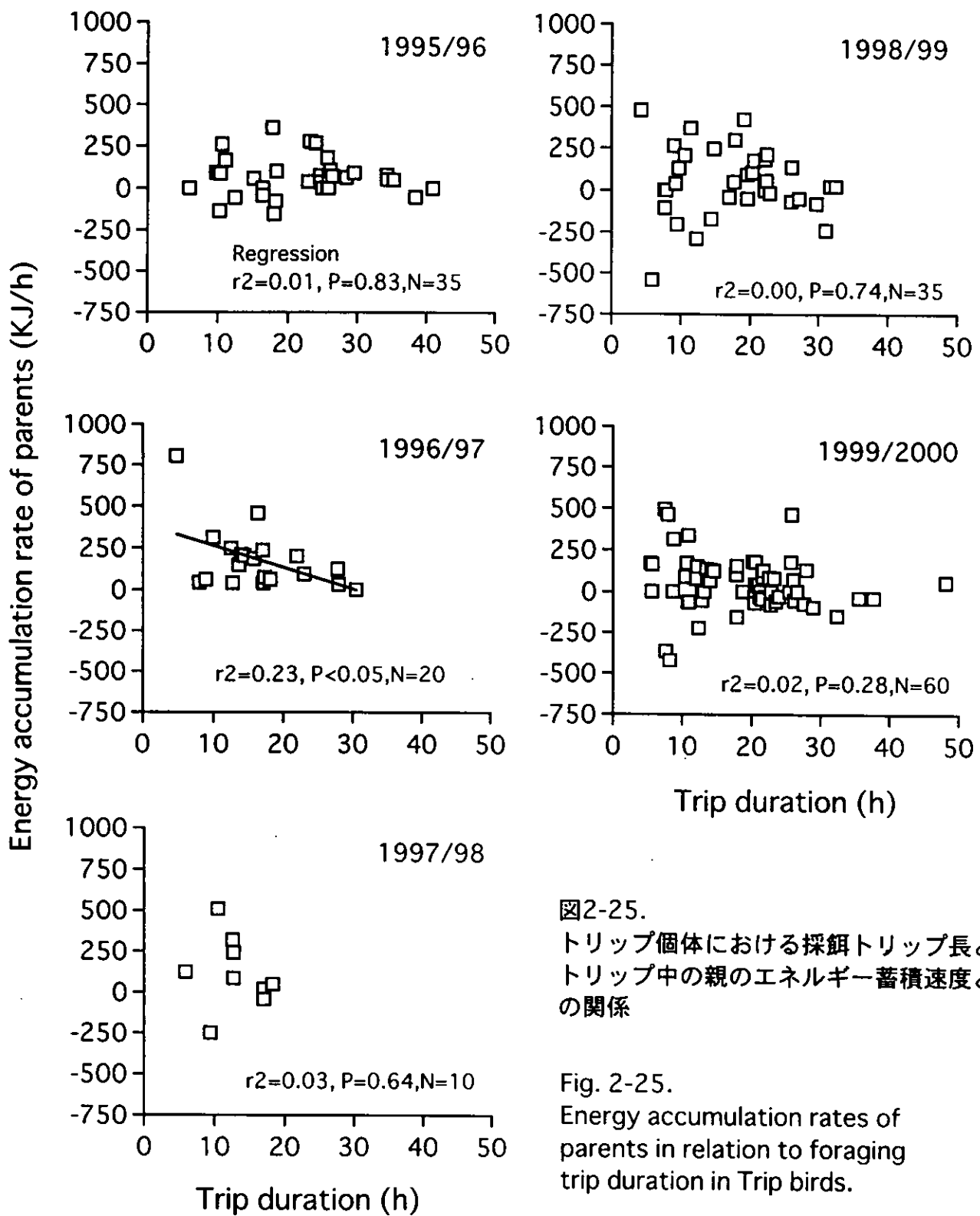


図2-25.
トリップ個体における採餌トリップ長と
トリップ中の親のエネルギー蓄積速度と
の関係

Fig. 2-25.
Energy accumulation rates of
parents in relation to foraging
trip duration in Trip birds.

第3章 親の採餌行動の個体変異とその繁殖成績への影響

3-1 はじめに

生活史戦略理論によれば、動物の親は生涯繁殖成功度を最大化するため、繁殖への投資と自らの生存への投資を、変動する環境の中で調節している(Stearns1992)。この理論は親の繁殖への投資と親自身の生存への投資の間にトレードオフが存在することを前提としている(Stearns1992, Reznick et al. 2000)。このようなトレードオフが生じるメカニズムとして、親が繁殖にエネルギーを投資すると自らのボディ・コンディションの低下をもたらす(Pugesek & Diem 1990, Jacobsen et al. 1995)、あるいは繁殖に関わるエネルギー消費の増加が免疫機能の低下を引き起こす(Moreno 1993)といった生理的過程が考えられている。また、繁殖のために採餌時間を増やすと捕食される割合が増加するといった生態的過程(Clark & Ydenberg 1990)も示唆されている。したがって繁殖のために費やす採餌時間が長いほど、親の生存率へのコストは大きいことが予想される。一方、親の採餌時間や採餌効率の個体間の違いが、繁殖成績の上昇に貢献するのかどうか調べた研究は少ない(Maurer 1996)。このため、採餌努力量と繁殖成績とがどのような関係にあるかは、親自身の生存率へのコストとの関連でいかに採餌努力量を調節すべきか、という観点から注目される。

最近の研究から、採餌においてなわばりなどをもたず、基本的にすべての個体が同じ環境を利用できるであろう海鳥類においても潜水深度や採餌場所といった採餌行動に安定した個体変異があることが次第に明らかとなってきた(Wilson et al. 1991, Irons 1998, Grémillet et al. 1999, Kato et al. 2000)。一方で、個体を長期的に追跡した研究から、海鳥類においては親の繁殖成績にも個体変異が大きいことが報告されている(Thomas & Coulson 1988, Wooller et al. 1992)。繁殖成績の高い個体は生存率も高く、これらは質の高い個体として表現されることがある。個体の質のちがいで、採餌行動の個体差が重要であると考えられてきたが(Pierotti & Annett 1991, Sydeman et al. 1991)、採餌行動の個体変異が給餌行動や繁殖成績とどう結びついているかについては、海鳥類においては行動を記録するための手法上の困難からあまり研究されてこなかった。カモメ類においては沿岸での採餌行動の観察などから、採餌効率の個体差が重要であるとする説(Pierotti & Annett

1991)と、採餌努力の個体差が重要であるという説(Pugesek 1995)が入り乱れており、統一的な結果は得られていない。また、採餌行動の個体変異と繁殖成績との関係は、繁殖がおこなわれる年々の環境によって変化することが予想されるが、環境の異なった複数シーズンにわたってその関係を調べた研究はなかった。

そこで、本研究では、親の採餌行動を潜水記録データロガーを用いて測定し、繁殖成績との個体ベースでの結びつきを調べることを目的に調査を行った。とくに繁殖投資量にかかわると考えられる一日あたり総潜水時間の個体変異に着目して解析を行った。

3-2 方法

本章で用いるデータセットは、第2章でもちいたデータのうち、モニタリング個体に関するものである。したがって、直接観察・データロガーを用いた潜水行動の調査・繁殖成績に関する調査の方法は第2章のモニタリング個体について書かれた部分の繰り返しとなるので、ここでは述べない。

3-3 結果

3-3-1 親の採餌・給餌行動の各年内の個体変異

親の採餌行動の個体変異について、まず親の一日あたりの総潜水時間を調べた。親の一日あたりの総潜水時間には大きな個体差があった。雛のガード期からクレイシ期初期にあたる12月31日から1月15日の約2週間での一日あたりの総潜水時間をしらべると、どの年も最も潜水時間が短かった個体と長かった個体の間にオスで1.8-2.6倍、メスで2-3倍の差があった(表2-7)。また、オスとメスを合わせたペアの一日あたりの総潜水時間にも1.3-2.6倍の差があった(表2-7)。ペア毎に一日の潜水時間を日付に沿って累積していくと、ペア間の潜水時間の違いは安定していることがわかった(図3-1)。

この一日あたりの総潜水時間の個体変異をもたらす要因について、親の育雛初期のボディコンディション・体サイズとの関係を調べた。どの年のオス・メスにおいても親のボディコンディションと一日あたりの総潜水時間との間に関係は見られなかった(オス $r^2=0.008-0.357$, $n=7-19$, NS; メス $r^2=0.000-0.044$, $n=7-20$, NS)。また、どの年のオス・メス

においても親の体サイズと一日あたりの総潜水時間との間に関係は見られなかった (オス $r^2=0.011-0.125$, $n=9-19$, NS; メス $r^2=0.000-0.115$, $n=8-20$, NS)。

また、親の潜水パターンが一日あたりの総潜水時間の個体変異をもたらしているかどうか明らかにするため、親の一回の潜水における平均潜水深度との関係をしらべた。親の平均潜水深度にはオスにおいても、メスにおいても大きな個体変異が見られている (第 2 章、表 2-6)。平均潜水深度と一日あたりの総潜水時間の間には、1997/98 年メス ($r^2=0.47$, $n=12$, $P<0.05$)、1999/2000 年メス ($r^2=0.31$, $n=20$, $P<0.05$) には、平均潜水深度が深い個体は一日あたりの総潜水時間が長いという統計的に有意な関係が見られた。同様の関係は 1995/96 年オス ($r^2=0.29$, $n=13$, $P=0.056$)、1999/2000 年オス ($r^2=0.19$, $n=19$, $P=0.059$) で、統計的に有意に近かった。他の年のオス・メスではこのような関係は見られなかった (オス $r^2=0.01-0.29$, $n=9-14$, NS; メス $r^2=0.02-0.09$, $n=8-13$, NS)。

また、ペアの中のオスとメスでの採餌パラメータの関係を調べた。ペアのオスとメスの間で一日あたりの総潜水時間に関係は見られなかった (図 3-2)。また、オスとメスのそれぞれの平均採餌トリップ長の間にも関係は見られなかった (各年 $r^2=0.00-0.01$, $n=15-20$, NS)。

ペアの中でのオスとメスの体サイズの関係調べたところ、1999/2000 年には体サイズの大きいオスとメスがつがいとなっている傾向が見られた ($r=0.53$, $P<0.05$) が、他の年にはそのような関係は見られなかった ($r=-0.214 - 0.31$, NS)。

3-3-2 親の採餌行動・給餌行動と雛の成長速度との関係

親の採餌行動・給餌行動の個体変異とブルードの成長速度 (巣内の 2 羽の雛の成長速度の総和) との関係を解析した。調査期間中の雛数が 2 羽の巣に限って解析を行った。まず観察から得られた親の給餌頻度とブルードの成長速度との関係を調べた (図 3-3)。1996/97 年、1999/2000 年には給餌頻度が高いペアのブルードの成長速度が高いという統計的に有意な関係が見られた。1997/98、1998/99 年ではこの関係は統計的に有意ではなかったが、決定係数の値が 1999/2000 年に比べても高かった。1997/98 年は給餌頻度の観察期間が 3 日と短かったため、また 1998/99 年はサンプル数が 8 ペアと少なかったため、1996/97、1999/2000 年と同様な関係はあったが、統計的に有意な関係とはならなかった可能性がある。

る。一方、1995/96年にはサンプル数は多かったが、給餌頻度とブルードの成長速度の間に関係は見られなかった。

次に、ペアの一日あたりの総潜水時間とブルードの成長速度を調べたところ、5年間どの年にも有意な関係は見られなかった(図 3-4)。ただし、1996/97年についてはサンプル数の問題で有意とならなかった可能性もある。また、オス・メス、それぞれ別に一日あたりの総潜水時間と成長速度を比べても、関係はなかった(オス $r^2=0.00-0.11$, $n=7-17$, NS; メス $r^2=0.00-0.26$, $n=5-18$, NS)。

ペアの一日あたりの総潜水時間とブルードの成長速度との関係には年による違いもみられた(図 3-4)。1995/96、1996/97、1999/2000年の3年について見てみると、1995/96、1996/97年には長時間(たとえば10時間以上)潜水していたペアにも成長速度が低いブルードがいるのに比べ、1999/2000年には長時間潜水していたペアにブルードの成長速度が低いペアはいなかった。

次に、ブルードの成長速度の年内の変異幅について、巢内の雛数が2の巣に限って年間で比較した(表 2-10)。5年間で、育雛初期、1月16日までのブルードの成長速度には年変化が見られたが、分散分析の多重比較(Scheffe's multiple comparisons test)からはどの年間にも違いは検出されず、年変化は比較的小さかったと考えられる(第2章)。成長速度の個体間のばらつきの程度を変動係数として表すと、1月15-17日までの成長速度の変動係数には1999/2000年の10%から1996/97年の24.7%まで年間の違いが見られた。1997/98年の変動係数は大きかったが、この年は調査運営上の理由から育雛初期は1月5日までの体重データしか用いることができず、成長速度の計算に用いることができた体重測定数が少なかった。このため親の給餌直後の体重を測定したなどの測定上の誤差を大きく含むであろうことが変動係数の大きいことに関係したかもしれない。そこで1月31日まで生存したブルードの成長速度を見ると、成長速度には有意な年間の違いが見られ、1995/96年は1997/98年よりも成長速度が低かった。一方、変動係数にも違いが見られ、平均成長速度が高かった1997/98、1999/2000年で10.6-10.9と変動係数は小さかったが、平均成長速度が低かった1995/96、1996/97年には23.9-25.5と変動係数は大きかった。ブルードの成長速度の最大値と最小値を見ると、最大値に比べて最小値において年間の違いが大きい。

1月31日までの成長速度のデータから、成長速度が平均的に高い年には、どの個体も比較的成長速度が高く、個体変異は小さいが、成長速度が平均的に低い年には、どの個体も一様に低下するのではなく、一部の親のブルードの成長速度が低下し、個体変異の幅が大きくなると考えられた。

3-3-3 親のボディコンディション・体重減少速度と雛の成長速度との関係

育雛初期の親のボディコンディションとブルードの成長速度との間の関係を調べた。1995/96年のオスにおいて、ボディコンディションの高い親のブルードの成長速度は高かった ($r^2=0.279$, $n=16$, $P<0.05$) が、他の年のオス、すべての年のメスにおいて関係がなかった (オス $r^2=0.003-0.126$, $n=6-18$, NS; メス $r^2=0.060-0.457$, $n=7-18$, NS)。また、親の育雛中の体重減少速度とブルードの成長速度との関係を調べた。1997/98年のオスにおいて体重減少速度の高い個体のブルードの成長速度が良いという関係が見られた ($r^2=0.460$, $n=13$, $P<0.05$) が、他の年のオス、すべての年のメスにおいて関係は見られなかった (オス $r^2=0.00-0.128$, $n=7-17$, NS; メス $r^2=0.120-0.467$, $n=8-18$, NS)。また親の一日あたりの総潜水時間と体重減少速度との関係についてみると、1996/97年のオスにおいて、一日あたりの総潜水時間の長い個体の体重減少速度は小さいという関係が得られた ($r^2=0.34$, $n=14$, $P<0.05$) が、1996/97年のメス、他の4年でのオス・メスでは関係がなかった。

3-4 考察

3-4-1 親の採餌行動の個体変異とそれをもたらす要因

親の一日あたりの総潜水時間に大きなペア間の変異があることが明らかになった。この変異は育雛の初期の期間中、安定した違いとなっていた。

親のボディコンディションや体サイズが採餌トリップ長や雛への給餌速度に影響することがいくつかの海鳥で報告されている。ユキドリ *Pagodroma nivea* においては体サイズが大きい親は平均的に採餌トリップ長が短く、したがって給餌速度も高い (Barbraud et al. 1999)。このことの原因として、小型の個体の方が飛行スピードが遅く採餌場所までの行き来に時間を要すること、小型の個体の方が採餌効率が悪く一定の餌量を捕食するための

時間がかかることの2つの可能性が考えられている。しかし、本研究においては、親のボディコンディション・体サイズスコアと採餌トリップ長、一日あたりの総潜水時間との間には関係は見られなかった。採餌行動の個体変異は親の形態的特徴ではなく、行動的な変化に依存していると考えられる。

また、一般に両親が子への給餌をおこなう動物種ではペア内のオスとメスの給餌への努力量に負の相関が生じる（例えば、オスの努力量が高いとメスの努力量が低い）ことが多い（Clutton-Brock & Godfray 1991）が、本研究のアデリーペンギンについてはオスとメスの一日あたりの総潜水時間・採餌トリップ長には関係は見られなかった。どれだけの時間採餌トリップをおこなうか、一日にどれだけの時間潜水をおこなうかはオス・メスの各個体が互いに独立に決定していると考えられる。

3-4-2 採餌行動の個体変異と繁殖成績

親の一日あたりの総潜水時間には安定したペア間の違いが見られた。もし、時間あたりの採餌効率が個体間で大きく違わなければ、親が海上で獲得した総餌量は一日あたりの総潜水時間に比例するだろう。さらに獲得した餌を自らの体重維持と雛への給餌にどのように配分するか、という配分割合に個体間で違いがなければ、一日あたりの総潜水時間が長い親の雛の成長速度が高いと予想される。しかし本研究の結果では、潜水時間の長い個体が高いブルードの成長速度を持つわけではなかった。

潜水時間の長い親のブルードの成長速度が高くなかった第1の理由として考えられるのは、潜水時間そのものが採餌時間のよい指標となっていない可能性である。しかし袋浦のアデリーペンギンは主に海氷上を歩行して採餌場所と繁殖地の間を移動するため、潜水のほとんどは採餌のためにおこなわれていると考えられる(Watanuki et al. 1999)。

第2の理由として、親の潜水時間あたりの採餌効率が個体間の違いがあった可能性がある。採餌効率の違いがもたらされるメカニズムとしては、餌の違い(Pierotti & Annett 1991)、採餌のテクニックの違い(Greig et al. 1983)、採餌場所の違い(Irons 1998)などが考えられる。袋浦のアデリーペンギンの主要な餌はオキアミと魚であったが（第2章）、胃内容物をサンプリングしたほとんどの個体がオキアミを捕食していたシーズン（例えば 1999/2000年）

にも潜水時間とブルードの成長速度の間には関係はみられず、個体間の餌の違いがこの原因となっている可能性は低いだろう。潜水中の餌へのアタックの場面における採餌テクニックの個体差については不明である。潜水時間の長い親のブルードの成長速度が高くなかった第3の理由として、親自身の維持と雛への給餌との餌の配分割合の違いが考えられる。時間あたりの採餌効率に個体間で大きな差がなかったと想定すると、潜水時間の長かった親はより多くの餌を獲得したことになる。そこで、潜水時間の長かった親と短かった親でブルードの成長速度に差がなかった場合、潜水時間の長かった親がより自らの維持に餌を配分したと考えることができ、親の体重減少速度が小さくなることが予想される。しかし、本研究の結果においてそのような関係は1997/98年のオスについてのみ見られ、他の年には見られなかった。総獲得餌量は潜水時間に比例するが親の餌配分が個体間で異なる、と単純に説明することはできないと考えられる。

以上の考察から、ブルードの成長速度が単純に親の潜水時間の長短を反映するわけではなく、親の採餌効率の違いや親自身と雛との餌配分割合の違いが重要であると考えられた。

3-4-3 採餌行動と繁殖成績の関係に及ぼす環境変動の影響

本研究の結果から、ブルードの成長速度の年内の変異幅にも年間で違いが見られることがわかった。繁殖地全体のブルードの平均成長速度が低下するときには、すべての個体の成長速度が一様に低下するわけではなく、一部の個体は高い成長速度を維持しつつ、一部の個体が成長速度を下げ、結果としてそのような年には個体変異が大きくなることが示唆された。そこで、ブルードの成長速度の年内個体変異の大きい年と小さい年で、親の一日の潜水時間とブルードの成長速度の個体レベルでの関係を比較することで、採餌行動と繁殖成績の関係に年毎の環境の変化がどのように影響するか考察したい(図 3-4)。1995/96、1996/97、1999/2000年の3年についてみると、前の2年には一日あたりの総潜水時間が10時間以上と長いにもかかわらずブルードの成長速度が低いペアがいるのに対し、1999/2000年にはそのようなペアは見られなかった(図 3-4)。このことは、1999/2000年には、おそらく採餌効率の悪い親が潜水時間を長くすることで高いブルードの成長速度を維持できたが、1995/96、1996/97年には潜水時間を延ばしても成長速度を維持できな

ったペアがいたと解釈できるかもしれない。一方、1995/96、1996/97年にみられる潜水時間が短くブルードの成長速度の低いペアが、なぜ一日あたりの総潜水時間を長くし雛への給餌速度を上昇させなかったのかは不明である。

繁殖成績の個体群中の変異幅の程度が年によって異なるという報告は、沿岸性のカモメ類での研究でみられる(Sydeman et al. 1991, Murphy et al. 1992, Ratclife et al. 1998)。ニシセグロカモメでは、餌の利用可能性が高い年には年齢の高い親も低い親もともに繁殖成績が高いが、餌の利用可能性が低い年には、年齢の低い親の繁殖成績の低下は年齢の高い親よりも顕著である(Sydeman et al. 1991)。すなわち、親の特性と年毎の餌環境変動とのあいだに交互作用があり、その結果、餌の利用可能性が高い年では繁殖成績の個体変異の幅が小さく、餌の利用可能性が低い年では個体変異の幅が大きくなる訳である。本研究では個体についての年齢の情報は得られていないが、たとえば1995/96年に他の個体に比べ高いブルードの成長を維持している親は年齢の高い親なのかもしれない。しかし親の年齢が餌環境の変動の影響を緩和するプロセスは採餌行動・給餌行動の違いにあると考えられるので、親の採餌効率・採餌努力量と繁殖成績との関係を個体の年齢などの情報も考慮して研究をすることは興味深い今後の課題である。

3-4-4 親の体重変化と繁殖投資量の調節

これまで親の体重変化と繁殖成績の年変化についての解析から、海鳥類の親が環境の変動に応じて繁殖成績を下げてでも自らの体重を落とさない傾向があることが報告されている(Monaghan et al. 1989)。しかし、個体レベルで親の体重変化と繁殖成績との関係を調べた研究は少ない(Wendeln & Becker 1999)。

調査した5年のうち1997/98年以外の4年でのオス・すべての年のメスでは体重減少速度と雛の成長速度の間には関係が見られなかった。1997/98年においてオス親の体重減少速度が速い親の雛の成長速度は高かった。このことは親は自らの体重維持と雛への給餌を基本的には独立に調節しているが、年によってこの関係は変化することを示している。1997/98年には親のコンディションが高かったので、親はコンディションが良いときにはより多く雛へ餌を配分できるのかもしれない。いくつかの研究は繁殖初期の体重が高い親

は、育雛中の体重減少速度が大きく、より多く繁殖へ投資していると述べている(Hillström 1995, Merilä & Wiggins 1997)。しかし、このような解析には統計的なアーティファクトによって初期体重と体重減少速度の間に相関が生じるという問題が指摘されているので(Gebhardt-Henrich 2000)、ここではこのような解析は行わなかった。

1997/98 年のオスについてみると親の体重減少速度と給餌頻度の間には関係が見られなかった。親は体重を減少させて給餌頻度を上げるという以外の方法で、雛へと投資しているが、そのメカニズムについては今回の結果からは不明である。親が海上で得た餌のうち、一回毎の給餌で雛に与える餌量を増やしている可能性がある。

同じく南極で繁殖する海鳥であるナンキョクフルマカモメにおいて、同様の可能性が指摘されている(Lorentsen 1996)。この種では、育雛初期のボディコンディションの良い親は、悪い親に比べて、給餌頻度には差がないが、一回あたりの給餌量が大きく、給餌速度が高くなり、雛の成長速度も速くなることが報告されている。なぜボディコンディションのよい親の一回の給餌量が高いのかについては、同じ餌量をとってもコンディションが高いためより多くの餌を雛に配分できるのではないかと示唆されている。しかしボディコンディションの高い親は海上での採餌効率がよいという可能性もあり、これを検証するためには親のコンディションと海上での採餌効率との関係を直接測定する必要があるだろう。

3-5 第3章のまとめ

アデリーペンギンの親の一日あたりの総潜水時間には大きな個体変異が見られた。オス・メス両親をあわせたペアとしての一日あたりの総潜水時間にはどの年内でも 1.5-3 倍の幅があった。しかし、どの年においても一日あたりの総潜水時間の長いペアのブルードの成長速度が高いわけではなかった。このことは潜水時間の長いペアの潜水時間あたりの採餌効率が低かったか、もしくは親自身の体重維持に比べ雛への餌配分割合が小さかったことを示唆する。そして、このような親は潜水時間を長くすることで、時間あたりの餌獲得速度の低さ、もしくは雛への餌配分割合の小ささを補っていたと考えられる。また、ブルードの成長速度の年内の変異幅は年によって異なり、平均成長速度が高い年には変異幅は小さく、平均成長速度が低い年に変異幅は大きかった。平均成長速度が高い年には、親

は一日あたりの総潜水時間を上げることで一定のブルードの成長速度を維持できるが、平均成長速度が低い年には一日あたりの総潜水時間を上げてもブルードの成長速度を維持できない親がいるため、変異幅が大きくなった可能性が示唆された。

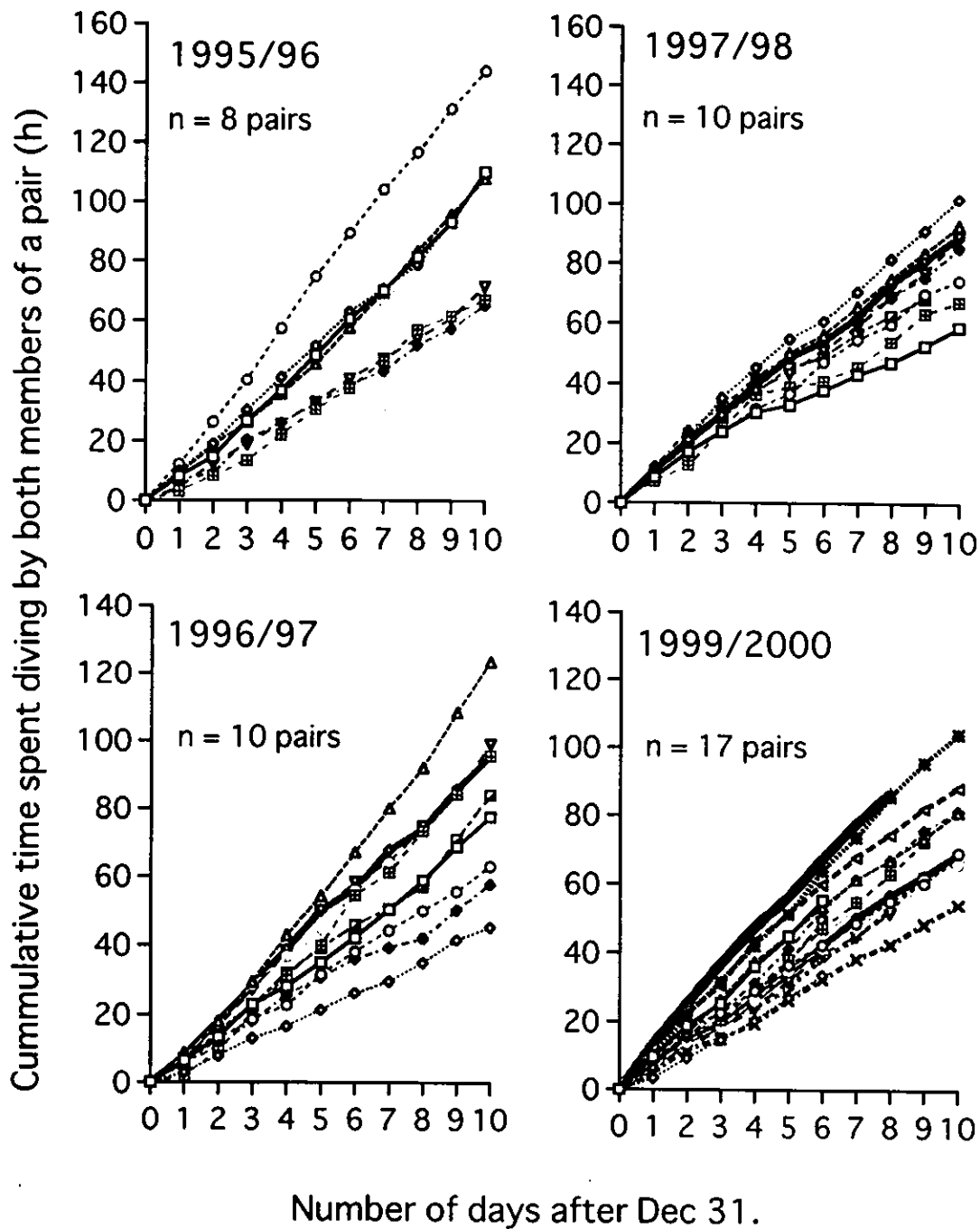


図3-1.

12月31日からの経過日数に対してプロットしたペアの潜水時間の累積値。それぞれのラインが年内の各ペアを示す。各年間は別個体。どの年内でもペア間の潜水時間には安定した違いがある。ペア数が少なかった1998/99年以外の4年についてのデータを示す。

Fig. 3-1.

Cummulative time spent diving in relation to cummulative number of days after Dec 31. Each line shows individual pair. Variation in time spent diving among pairs were consistent over 10 days. 1998/99 data is not shown because of small sample size.

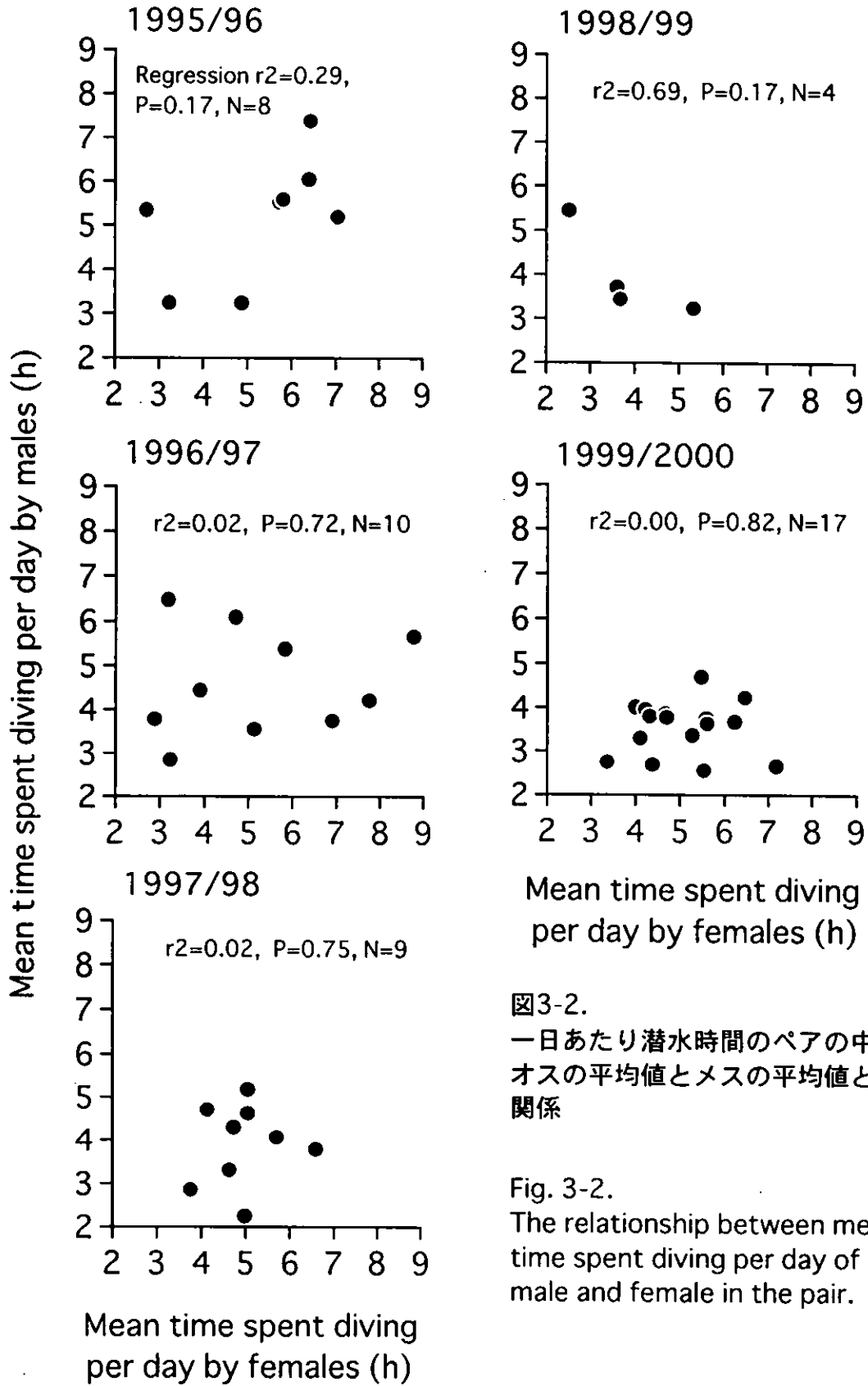
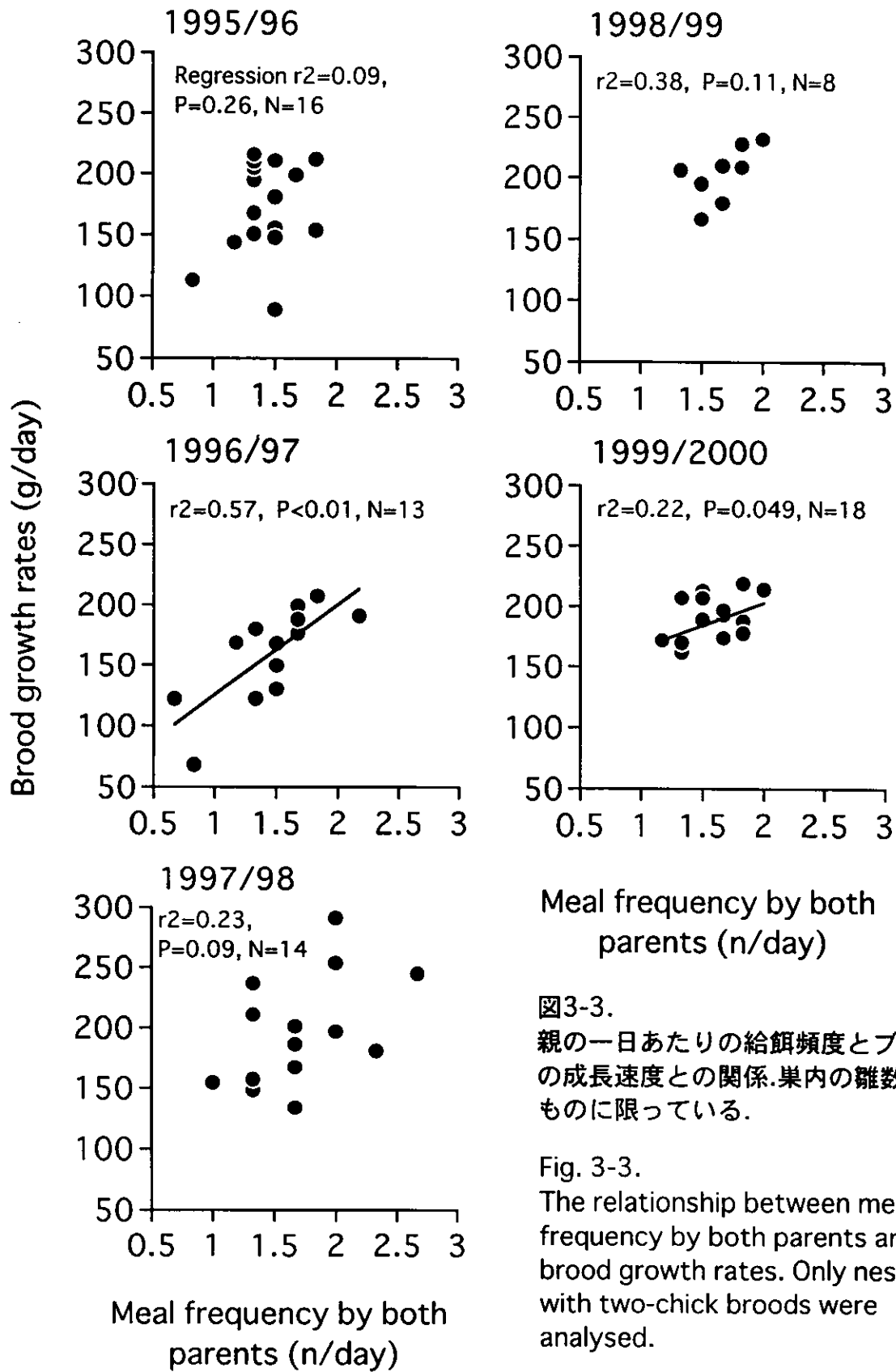


図3-2.
一日あたり潜水時間のペアの中のオスの平均値とメスの平均値との関係

Fig. 3-2.
The relationship between mean time spent diving per day of male and female in the pair.



Meal frequency by both parents (n/day)

図3-3.
親の一日あたりの給餌頻度とブルードの成長速度との関係. 巣内の雛数が2のものに限っている.

Fig. 3-3.
The relationship between meal frequency by both parents and brood growth rates. Only nests with two-chick broods were analysed.

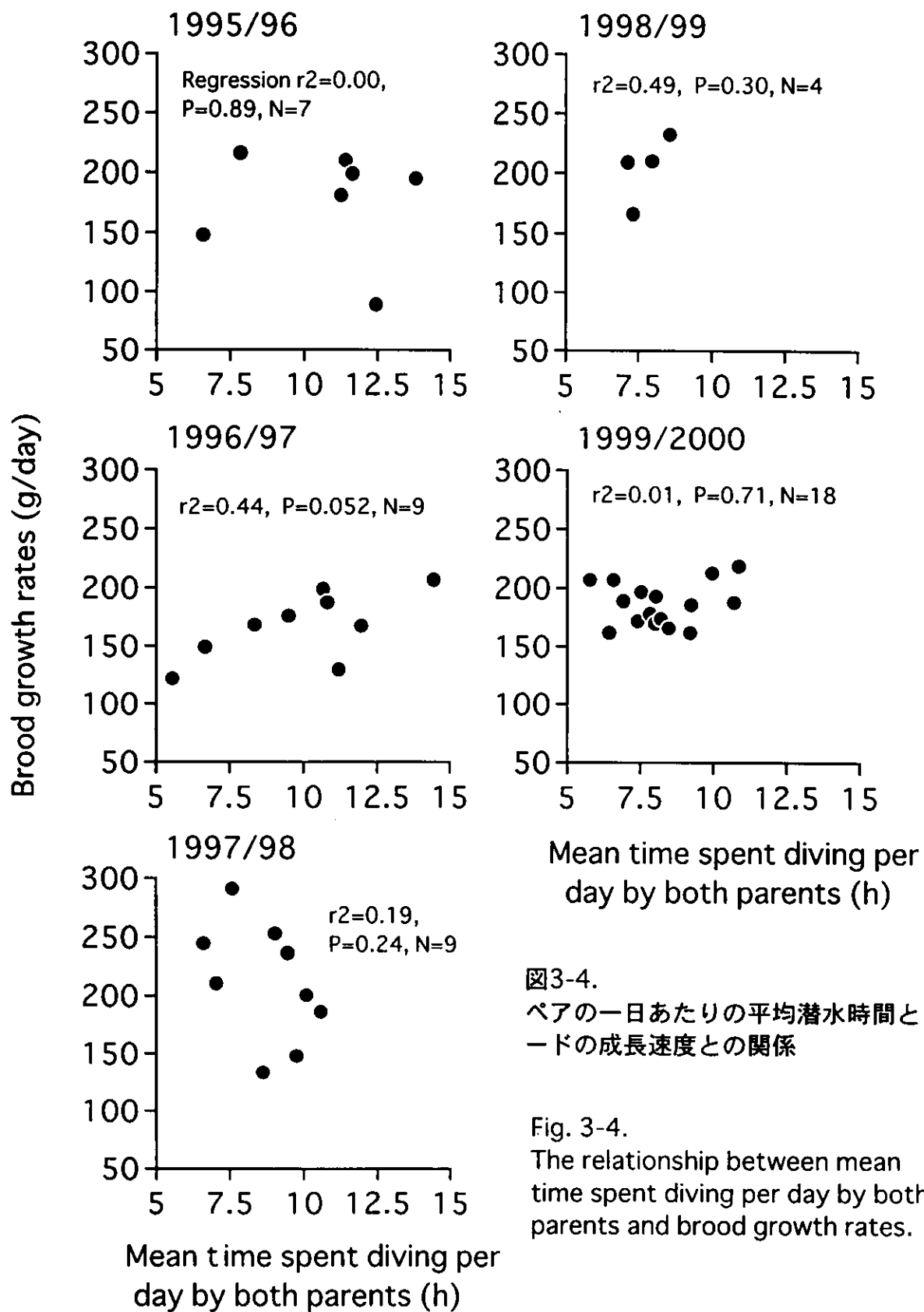


図3-4.
ペアの一日あたりの平均潜水時間とブルードの成長速度との関係

Fig. 3-4.
The relationship between mean time spent diving per day by both parents and brood growth rates.

第4章 総合考察

4-1 定着氷域におけるアデリーペンギンの採餌・繁殖生態の特徴

本研究は定着氷域におけるアデリーペンギンの採餌・繁殖生態について、5シーズンに渡って調査をおこなった。これまでリュツォ・ホルム湾のアデリーペンギンにおいては Watanuki et al. (1993)が潜水行動を中心とした採餌行動の年変化について論じている。しかし比較は2年間で、各年についての潜水行動データのサンプル数は5個体と10個体と少ない。本研究は定着氷域の環境変動を十分な時間スケールでカバーし、アデリーペンギンの採餌・繁殖生態について包括的に明らかにしたはじめての研究である。

本研究から明らかとなった定着氷域におけるアデリーペンギンの採餌・繁殖生態の特徴について、他地域との比較により明らかにする。

1) 採餌レンジ

定着氷域内にある袋浦のアデリーペンギンの採餌レンジは通常2-4kmの範囲だった。

これに対し、夏期に定着氷が流出し開水面が広がる地域でのアデリーペンギンの採餌場所の繁殖地からの最大距離の平均値は、フランス・デュモンドユルビル基地 Petrel Island で36-37km、オーストラリア・ケーシー基地近くの Shirley Island では68km（ガード期）から113km（クレイシ期）であったことが衛星追跡により明らかにされた（Wienecke et al. 2000）。オーストラリア・モーソン基地近くの Béchervaise Island でも、衛星追跡により採餌場所の位置が落とされている（Clarke et al. 1998）。採餌トリップ中のガード期のオスの90%の位置が繁殖地から20km以内、メスの60%の位置が80-120kmの範囲、クレイシ期のオスの67%、メスの50%が80-120kmの範囲に落ちた。

なぜ、他の繁殖地に比べ、袋浦のアデリーペンギンの採餌場所は非常に狭い範囲に限られているのか？第1の理由として、定着氷がペンギンの遊泳による移動を物理的に妨げ、歩行による移動を強いることが考えられる。ペンギンが単位距離を移動するのに最低必要なエネルギー量は遊泳にくらべ歩行で1.8倍高く、効率の悪い移動方法である（Fish & Baudinette 1999）。また、通常のスPEEDにおける単位時間あたりの移動速度も氷上の歩行1.9km/h（Watanuki et al.1999）に対して遊泳は7.9km/h（2.2m/s: Wilson et al. 1993）で

あり、速度自体も遅い。第2に、潜水をする開水面さえ確保されていれば、海氷はペンギンに一定の餌資源をもたらしている可能性がある。定着氷の海水下にもオキアミや魚類が生息していることが知られている(Naito et al. 1986, Gon & Heemstra 1990)。夏期に水面が開くロス海でも、アデリーペンギンはパックアイス域で採餌を行っており、氷の存在が餌生物の分布に影響していることを示唆している(Ainley et al. 1998)。定着氷域でペンギンの採餌レンジが狭いのは移動における制約と、定着氷が生物群集に安定した環境を提供し結果的にペンギンにとって好適な採餌環境となるという2つの側面が作用した結果ではないかと考えられる。ただし、定着氷域では採餌場所となる開水面が基本的に限定されているため、一ヶ所で採餌する個体数が増えると餌の枯渇が起こることも予想され(Watanuki et al. 1999)、密度依存的に繁殖成績の低下・個体数増加への制限が生じる可能性もある。

2) 潜水深度・潜水時間

調査をおこなった5年間の袋浦でのアデリーペンギンの年毎の平均潜水深度・平均潜水時間はそれぞれ12.9-21.4m、50.5-92.6sの間で変動していた。他の地域での平均潜水深度・平均潜水時間は、開水面のある南極半島パーマー基地で26m、73s (Chappell et al. 1993a,b)、同じく開水面のあるプリッツ湾 Magnetic Island で22.9m、62.1s(Watanuki et al. 1997)、デュモンデュルビル基地では年・季節変化があり海氷の存在下では20-24m、75-82s、開水面があった時期には35-43m、101-104sであった(Rodary et al. 2000)。これまでもWatanuki et al. (1997)、Rodary et al. (2000)らが指摘しているように海氷の存在する地域では潜水深度が浅く、それに比して潜水時間が長い。海氷の存在が潜水可能な場所を制限し、水平方向への移動を必要とさせる影響であると思われる。一方、ほぼ同じ様な海氷状況だった袋浦の1995/96、1998/99、1999/2000年の潜水深度・潜水時間に違いがあり、この場合は海氷による物理的な制約よりも餌の分布深度・利用可能性が潜水深度・時間を決める重要なファクターであろう。

3) 採餌トリップ中の潜水行動への時間配分

本研究において、海氷が閉じた状態になり、夜間の潜水が妨げられる状態になっても、採餌トリップ中の潜水時間の割合は海氷が夜間の潜水を妨げなかった年と同じだった。南極半島では、比較的低緯度に位置するため、夜間の光量が低下し、おそらくその影響で、

ペンギンの潜水頻度に夜間の潜水が少なく昼の潜水が多いという日周性が見られる (Wilson et al. 1993, Chappell et al. 1993a)。ペンギンがこのような潜水可能時間の制限に対して採餌トリップ中の行動の時間配分をどのように調節しているか、については報告されていない。しかし、他の季節などと比べた場合、本研究で見られたのと同様の、採餌可能な時間での潜水時間の割合を増やすという反応をしていることが考えられる。

4) 繁殖成績の年・季節変化

本研究において特徴的であったのは、育雛期前半の雛の成長速度の安定と、後半の雛の成長・生存の大きな年変動である。袋浦では本研究以前に3シーズン(1988/99-1990/91)行われた調査でも、1990/91年の育雛期後半に雛の体重および生存率の低下が見られている(Watanuki et al. 1992, 1993)。ロス海、南極半島キングジョージ島やモーション基地近くのBéchervaise Islandでは雛の死亡率はふ化後10-15日までで高いが、それ以降の雛の死亡率は低い(Davis & McCaffrey 1986, Trivelpiece et al. 1987, Irvine et al. 2000)。1994/95年、Béchervaise Islandでは、1800巣からふ化した雛が育雛後半まで死亡し続け、ついに1羽も巣立たなかったという報告がある(Kerry et al. 1996, Gardner et al. 1997)。しかしこれは親のトリップ長が長いという餌条件の悪さと、免疫系を冒す人為起源のウイルス感染の2つの要因が絡みあっており、一概に餌条件の悪さのためとは言えない。

このため、育雛期後半の雛の成長速度・生存率のばらつきの大きさは、定着氷域に特徴的な現象である。定着氷が採餌域を覆っている状態では、ペンギンの採餌場所である小さな水面が季節の後半に再度凍り、ペンギンにとって利用できなくなる、ということが関係しているのではないかと考えられる。

本研究の結果から、定着氷域のアデリーペンギンは、採餌域を小さく制限され、地域的な氷のコンディションの変動を避けることができないが、様々な氷のコンディションに対して採餌行動を変化させて対応し、繁殖への影響を小さくしていると考えられた。また、他地域での研究との比較から、異なる海域ではペンギンは大きく採餌行動を変化させていることも明らかとなった。このような様々な海水条件への行動的適応は、アデリーペンギンを、ペンギン類の中でも南極海の最も高緯度まで周極的に分布する種(Williams 1995)たらしめることに貢献していると考えられる。

4-2 海洋環境変動と高次捕食者の反応: 種間比較

本研究の結果から、定着氷域のアデリーペンギンは、1995/96年におそらくみられたオキアミの深度分布が深くなる、利用可能性が低下するといった餌環境の変化に対し、一回の潜水時間を長くする、昼の時間帯の潜水時間の割合を増加させる、滞巣時間を早い時期から低下させるという反応を示していた。生理的・生態的制約が異なると予想される海鳥類・海産哺乳類の種間で餌の利用可能性の低下に対する反応がどのように異なるのか明らかにするため、いくつかの種でこれまで報告された結果との比較を行った(表 4-1)。

まず、潜水性のペンギン類・ウ類・ウミスズメ類について、潜水パラメータにおける反応を比較した。ペンギン類・ウ類については、餌の利用可能性が低下すると一回の潜水時間が長くなっていた(フンボルトペンギンについては潜水深度しか得られていない)。しかし、潜水時間の長くなる程度は種によって異なり、ヨーロッパヒメウでは平均潜水時間は年間でわずかにしか異ならず(Monaghan 1996)、ウミウにおいては3年間のデータにおいてオスで31-41s、メスで22-27sの間で変化した(Kato 1998)。これに比して本研究のアデリーペンギンでの平均潜水時間の変化幅は51-93sと大きかった。これは定着氷が採餌域を覆った地域では、ペンギンが小さな開水面から探索できる水塊が潜水時間によって制限されることに関係があるかもしれない。すなわち、定着氷域では餌の利用可能性の低下に対して探索する水塊を広げようとした場合、小さな開水面からの一回の潜水の時間を増やさざるを得ない。一方、開水面が広がっている採餌場所では、水面を水平方向に移動することで水平的な探索域を増やすことができる。このため一旦潜水を始めた時にはそれほど一回の潜水時間を延ばす必要はないのかもしれないと推定されるが、研究例がなく不明である。海産哺乳類であるナンキョクオットセイでは餌条件が悪い年には潜水深度が深くなると共に潜水時間も増加していた(McCafferty et al. 1998)。

一方、3種のウミスズメ類(ウトウ・マダラウミスズメ・ウミガラス)では、餌の利用可能性の低下に対して潜水時間は変わらないが、潜水前後の表面滞在時間を短くするという反応が共通してみられた。ウミスズメ類の一回の潜水における反応はペンギン・ウ類と異なっているが、その理由については不明である。第1に考えられるのは生理的潜水能力の違いである。潜水時間について体サイズの効果を補正すると、ウミスズメ類はペンギン

類よりも2.5倍長い最大潜水時間の記録をもち、通常の潜水時間も長い(Watanuki & Burger 1999)。このため、ウミスズメ類は一回の潜水時間を延長することについて、ペンギンよりも制約が大きいのかもしれない。第2に考えられるのは、餌生物の生態の違いである。ウトウの餌となっていたニシンの幼魚(Davoren 2000)、ウミガラスの餌となっていたと推定されている中層魚(Monaghan 1996)は比較的移動速度の速い餌であると考えられる(Monaghan 1996)。このため、比較的移動速度が遅いと考えられる底魚を捕食するウ類やオキアミ類を捕食するペンギン類に比べ、餌が移動しないうちに早く餌のパッチに戻ることの採餌効率への寄与が大きいのかもしれない。

次に、採餌トリップのレベルにおける反応を比べたところ、海上にいる間の採餌時間をのばす、巣に滞在する時間を減らす、という共通の反応が見られた。特に飛翔性の高いアホウドリ類・カモメ類においては採餌レンジの拡大幅は大きい(Veit & Prince 1997, Monaghan 1996, Suryan et al. 2000)。本研究のアデリーペンギンにおいては採餌レンジの増加は、極端に通常の場合での採餌が制限された場合(1998/99年の育雛期後半)を除いては顕著ではなく、他の飛翔性鳥類にくらべて海水上の歩行における移動の時間的・エネルギー的成本が高いためと考えられた。

餌の変化に関しては、英国シェトランド諸島の海鳥での研究においては、餌であるイカナゴの利用可能性が低下してもイカナゴをとり続けていたが、他の海鳥では餌に変化が見られた。本研究が対象としたアデリーペンギンで1995/96年にみられたように、オキアミと魚という捕食した餌タイプの変化は、おそらくそれぞれの餌の深度分布にあわせた潜水深度・時間の柔軟な変化と関係していると考えられる。一方、ウ類においても年毎の潜水深度の変化と、表層の浮き魚から底魚へと餌タイプの変化は一致している(Kato 1998)。餌の変化は代替餌の存在に加え、採餌行動を変化させる柔軟性を要すると思われる。

このように潜水性海鳥類においては、潜水に対する生理的制約や環境の違いによる移動コストの違いが相互作用して環境変動への採餌行動における反応の違いをもたらしていると考えられる。

4-3 今後の課題

本研究では、定着氷域という海氷の条件が厳しい海域で、環境変動に対するアデリーペンギンの採餌行動・繁殖行動における反応を明らかにした。一回の潜水、採餌トリップ中の潜水時間の配分など、さまざまな時間スケールにおいて定着氷域ならではの環境変動に対して行動的反応を示していた。

今回の研究では環境の変化に対するペンギンの反応をとらえる最も細かい時間スケールとして一回の潜水を単位としているが、一回一回の潜水の最中にもペンギンは行動を調節しているだろう。例えば、潜水における遊泳速度と遊泳角度で決まる沈降速度、浮上速度をどうするかなど、ペンギンが反応を示していることが期待される。このような一回毎の潜水中の採餌戦略をとらえるためには、時々刻々の餌獲得効率のベネフィットを推定する手法（例えば食道温を測定する手法: Ancel et al. 1997, Ropert-Coudert et al. 2000）が有効であると考えられる。このような手法を用いれば、一回の採餌トリップ中で、潜水時間が伸びるにつれて餌獲得量が直線的に増えていくのか、あるいは頻度は低いが一度見つければ大きな餌獲得が得られるパッチに遭遇しているのか、といった情報が得られる（例えばワタリアホウドリにおける胃内温度を計測した Weimerskirch et al. 1994b）。ペンギンに装着した記録計からこのような餌環境の特性を明らかにできれば、そのような餌環境に応じて親が採餌努力量をどのように調節すべきか、という最適化の問題にもアプローチすることが可能となると考えられる。

一方、本研究は育雛期の採餌・繁殖生態について研究をおこなったが、彼らにとってより厳しいと思われる冬の生態についての情報はほとんど得られていない。繁殖による移動距離への制限のあった育雛期に比べ、広い範囲の移動が可能となる冬には環境の変化に対して繁殖期間とは異なる行動的適応を示すと予想される。冬の生存率の年毎のばらつきはアデリーペンギンの個体群動態にかかわる重要なパラメータと考えられており (Fraser et al. 1992)、彼らの冬期間の採餌生態はこの点でも興味深い将来の課題であろう。

Table 4-1. Responses in foraging behavior and reproduction of seabirds and marine mammals to poor food availability.

表4-1. 年間の餌の利用可能性の低下に対する海鳥類・海産哺乳類の採餌行動と繁殖における反応

Group	Species	Diving parameter			Foraging & provisioning behaviour					Diet	Reproduction		Reference
		Dive depth / Dive duration	Post-dive surface durations	Dive-surface ratio/%dive time in dive bout	%foraging time during at-sea period	Nest attendance (or Time ashore)	Foraging range	Foraging trip duration	Meal frequency per pair	Diet switching	Offspring growth	Offspring survival	
Albatrosses	Black-browed Albatross	ND	ND	ND	ND	ND	+	+	-	+	-	-	1, 2, 3
Penguins	Adelie penguin	+	+	0	+(day)/0(night)	-	0/+	+	0	+	0/-	-	4
	Humbolt penguin	0	ND	ND	+	ND	+	ND	ND	ND	ND	ND	5, 6
Cormorants	Shag	+	ND	+	+	ND	+	+	ND	0	ND	-	7
	Japanese cormorant	+	+	+	0(male)/+(female)	-	ND	+	-	+	0	-	8
Gulls	Black-legged Kittiwake	ND	ND	ND	+	-	+	+	ND	0	ND	-	7
	Black-legged Kittiwake	ND	ND	ND	+	ND	+	+	ND	+	ND	0/-	9
Terns	Arctic tern	ND	ND	ND	0	ND	ND	0	0	0	-	-	10, 11
Alcids	Rhinoceros auklet	0	-	+	+	ND	ND	ND	ND	ND	0	ND	12
	Marbled Murrelet	0	-	+	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	13
	Common Murre	0	-	+	+	-	+	+	-	0	ND	0	14, 15
Marine mammals	Antarctic fur seal	+	ND	ND	0	-	+	+	ND	0	-	-	16, 17

+: Increase or response +: 増加もしくは反応あり
 -: Decrease -: 低下
 0: No change or no response 0: 変化なしもしくは反応なし
 ND: No data ND: データなし

References

- 1) Veit & Prince 1997, 2) Croxall et al. 1999, 3) Huin et al. 2000, 4) This study, 5) Culik et al. 1998, 6) Culik et al. 2000, 7) Monaghan 1996, 8) Kato 1998, 9) Suryan et al. 2000, 10) Monaghan et al. 1989, 11) Monaghan et al. 1992, 12) Davoren 2000, 13) Jodice & Collopy 1999, 14) Monaghan et al. 1994, 15) Uttley et al. 1994, 16) McCafferty et al. 1998, 17) Boyd 1999.

謝辞

本研究の開始から論文をまとめるまでのすべての過程わたり、国立極地研究所教授内藤靖彦先生には、懇切な御指導と多くの助言・激励をいただきました。また、北海道大学農学研究科助教授綿貫豊博士には計画の立案、現地での調査の遂行から、本論文の校閲まで、終始本研究を支えていただきました。国立極地研究所助手佐藤克文博士には悪天候の中の南極での調査を共におこない、研究を進めるに当たって貴重なアドバイスをいただきました。国立極地研究所助手加藤明子博士には、本研究の様々な場面において多くの的確な助言をいただきました。国立極地研究所教授福地光男博士、国立極地研究所教授神田啓史博士、国立極地研究所助教授小達恒夫博士、遠洋水産研究所外洋いか研究室室長一井太郎博士には本論文を御校閲いただき、有益な助言をいただきました。本研究で用いたデータは日本南極地域観測隊第 37-41 次隊のペンギン研究チームの方々によって実施された調査から使用させていただきました。綿貫豊博士(37 次・41 次)、東京水産大学水産学部助手宮本佳則博士(37 次)、加藤明子博士(38 次)、北海道大学農学部附属博物館市川秀雄氏(38 次)、京都大学大学院情報学研究科助教授荒井修亮博士(39 次)、総合研究大学院大学博士課程黒木麻希氏(39 次)、東京大学海洋研究所助手西川淳博士(40 次)、佐藤克文博士(40 次・41 次)の皆様の現地調査での御尽力なしには本研究は成り立ちませんでした。私自身が参加した第 40 次隊での現地調査に当たっては、第 39 次南極観測隊医療隊員宮田敬博氏、同気水圏隊員鈴木啓助氏、第 40 次隊オブザーバー河野通治氏、第 40 次隊設営隊員大橋康弘氏、武井忠昭氏、針貝伸次氏、真木賢一氏に惜しめない御協力をいただきました。また日本南極地域観測隊第 37・38・39・40・41 次隊の皆様、各隊次での南極観測船「しらせ」乗員の皆様には、現地での調査の実施・運営について多大なるサポートしていただきました。ペンギンの胃内容物から出現したオキアミ類の同定に関しては東北大学農学研究科助教授遠藤宜成博士、東北大学大学院農学研究科修士課程浅利洋志氏、西川淳博士に、魚類の同定に関しては東京家政学院大学助教授岩見哲夫博士に、ヨコエビ類の同定に関しては東京家政学院大学助手沼波秀樹博士に御協力いただきました。本研究で用いたマイクロデータロガーおよびデータ解析ソフトの開発、作成にあたっては、リトルレオナルド社の鈴木道

彦氏、マリン・マイクロ・テクノロジー社の村元宏行氏の御尽力をいただきました。福田道雄氏をはじめとする東京都葛西臨海水族園のスタッフの皆様には、野外調査に使用した機器のテストにおいて大変お世話になりました。総合研究大学院大学博士課程 Yan Ropert-Coudert 氏には研究のまとめの過程で議論の相手となっただき、また度重なる英文のチェックも快く引き受けていただきました。「南極地域の環境の保護に関する法律」の施行に伴い、第 40・41 次南極地域観測隊での本研究の野外調査は、「南極地域活動計画についての確認」を環境庁から受けました。また本研究での動物の取り扱いに関しては、有識者の方に倫理的検討をしていただき、国立極地研究所生物医学専門委員会の了承を受けました。最後になりましたが、国立極地研究所生物研究グループの教官、事務補佐員ならびに学生諸氏には日常の研究活動から現地調査の準備まで、様々な点にわたって御支援、激励をいただきました。皆様に心より深く感謝の意を表します。

引用文献

- Agnew DJ (1997) The CCAMLR Ecosystem Monitoring Programme. *Antarct Sci* 9: 235-242.
- Ainley DG, LeResche RE (1973) The effects of weather and ice conditions on breeding in Adélie penguins. *Condor* 75: 235-255.
- Ainley DG, LeResche RE, Sladen WJL (1983) Breeding biology of the Adélie penguin. University of California Press, Los Angeles.
- Ainley DG, Wilson PR, Barton KJ, Ballard G, Nur N, Karl B (1998) Diet and foraging effort of Adélie penguins in relation to pack-ice conditions in the southern Ross Sea. *Polar Biol* 20:311-319.
- Ancel A, Horning M, Kooyman GL (1997) Prey ingestion revealed by oesophagus and stomach temperature recordings in cormorants. *J Exp Biol* 200: 149-154.
- Ashmole NP (1971) Seabird ecology and the marine environment. In: Farner DS, King JR (eds) *Avian Biology*, Vol. 1, Academic Press, New York, pp223-286.
- Barbraud C, Weimerskirch H, Robertson G, Jouventin P (1999) Size-related life history traits: insights from a study of snow petrels (*Pagodroma nivea*). *J Anim Ecol* 68: 1179-1192.
- Bannasch R, Wilson RP, Culik B (1994) Hydrodynamic aspects of design and attachment of a back-mounted device in penguins. *J Exp Biol* 194: 83-96.
- Bautista LM, Tinbergen J, Wiersma P, Kacelnik A (1998) Optimal foraging and beyond: How starlings cope with changes in food availability. *Am Nat* 152: 543-561.
- Begon M, Harper JL, Townsend CR (1996) *Ecology. Individuals, Populations and Communities*. 3rd. edn. Blackwell Science, Oxford.
- Birt VL, Birt TP, Goulet D, Cairns DK, Montevecchi WA (1987) Ashmole's halo: direct evidence for prey depletion by a seabird. *Mar Ecol Prog Ser* 40: 205-208.
- Bowen WD (1997) Role of marine mammals in aquatic ecosystems. *Mar Ecol Prog Ser* 158: 267-274.
- Boyd IL (1996) Temporal scales of foraging in a marine predator. *Ecology* 77: 426-434.
- Boyd IL (1999) Foraging and provisioning in Antarctic fur seals: interannual variability in time-energy budgets. *Behav Ecol* 10: 198-208.
- Cairns DK (1987) Seabirds as indicators of marine food supplies. *Biol Oceanogr* 5: 261-271.
- CCAMLR (1991) CCAMLR Ecosystem Monitoring Program: standard methods for

- monitoring studies. CCAMLR, Hobart.
- Chappell MA, Souza SL (1988) Thermoregulation, gas exchange, and ventilation in Adélie penguins (*Pygoscelis adeliae*). *J Comp Physiol B* 157: 783-790.
- Chappell MA, Shoemaker VH, Janes DN, Bucher TL, Maloney SK (1993a) Diving behavior during foraging in breeding Adélie penguins. *Ecology* 74: 1204-1215.
- Chappell MA, Shoemaker VH, Janes DN, Maloney SK, Bucher TL (1993b) Energetics of foraging in breeding Adélie penguins. *Ecology* 74: 2450-2461.
- Chastel O, Weimerskirch H, Jouventin P (1995) Body condition and seabird reproductive performance: a study of three petrel species. *Ecology* 76: 2240-2246.
- Cherel Y, Fréby F, Gilles J, Robin J-P (1993) Comparative fuel metabolism in Gentoo and King penguins: adaptation to brief versus prolonged fasting. *Polar Biol* 13: 263-269.
- Clark CW, Ydenberg RC (1990) The risks of parenthood. I. General theory and applications. *Evol Ecol* 4: 21-34.
- Clarke J, Kerry K (1998) Implanted transponders in penguins: implantation, reliability, and long-term effects. *J Field Ornithol* 69: 149-159.
- Clarke J, Manly B, Kerry K, Gardner H, Franchi E, Corsolini S, Focardi S (1998) Sex differences in Adélie penguin foraging strategies. *Polar Biol* 20: 248-258.
- Clutton-Brock T (1988) *Reproductive Success*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Clutton-Brock T, Godfray C (1991) Parental investment. In: Krebs JR, Davis NB (eds) *Behavioural Ecology, An Evolutionary Approach*. 3rd edn., Blackwell, Oxford, pp. 234-262.
- Coria NR, Spairani H, Vivequin S, Fontana R (1995) Diet of Adélie penguins *Pygoscelis adeliae* during the post-hatching period at Esperanza Bay, Antarctica, 1987/88. *Polar Biol* 15: 415-418.
- Crawford RE (1979) Effect of starvation and experimental feeding on the proximate composition and calorific content of an Antarctic teleost, *Notothenia corriceps neglecta*. *Comp Biochem Physiol* 62A: 351-326.
- Croxall JP (1987) *Seabirds. feeding biology and role in marine ecosystems*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Croxall JP, Lishman GS (1987) The food and feeding ecology of penguins. In: Croxall JP (ed.) *Seabirds. feeding biology and role in marine ecosystems*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, pp101-133.
- Croxall JP, Prince PA, Ricketts C (1985) Relationship between prey life-cycles and the extent, nature and timing of seal and seabird predation in the Scotia Sea. In:

- Siegfried WR, Condy PR, Laws RM (eds) Antarctic Nutrient Cycles and Food Webs. Springer-Verlag, Berlin, pp516-533.
- Croxall JP, Reid K, Prince PA (1999) Diet, provisioning and productivity responses of marine predators to differences in availability of Antarctic krill. *Mar Ecol Prog Ser* 177: 115-131.
- Croxall JP, McCann TS, Prince PA, Rothery P (1988) Reproductive performance of seabirds and seals at South Georgia and Signy Island, South Orkney Islands, 1976-1987. In: Siegfried WR, Condy PR, Laws RM (eds) Antarctic Nutrient Cycles and Food Webs. Springer-Verlag, Berlin, pp261-285.
- Culik B, Wilson RP (1991) Energetics of underwater swimming in Adelie penguins (*Pygoscelis adeliae*). *J Comp Physiol B* 161: 285-291.
- Culik B, Hennicke J, Martin T (2000) Humboldt penguin outmaneuvering El Niño. *J Exp Biol* 203: 2311-2322.
- Culik B, Luna-Jorquera G, Oyarzo H, Correa H (1998) Humboldt penguins monitored via VHF telemetry. *Mar Ecol Prog Ser* 162: 279-286.
- Davis LS, McCaffrey FT (1986) Survival analysis of eggs and chicks of Adélie penguins (*Pygoscelis adeliae*). *Auk* 103: 379-388.
- Davis RW, Croxall JP, O'Connell MJ (1989) The reproductive energetics of Gentoo (*Pygoscelis papua*) and Macaroni (*Eudyptes chrysolophus*) penguins at South Georgia. *J Anim Ecol* 58: 59-74.
- Davoren GK (2000) Variability in foraging in response to changing prey distributions in rhinoceros auklets. *Mar Ecol Prog Ser* 198: 283-291.
- Eastman JT, De Fries AL (1982) Buoyancy studies of Notothenioid fishes in McMurdo Sound, Antarctica. *Copeia* 1982: 385-393.
- Eicken H (1992) The role of sea ice in structuring Antarctic Ecosystems. *Polar Biol* 12: 3-13.
- Endo Y, Asari H, Watanuki Y (2000) Biological characteristics of euphausiids preyed upon by Adélie penguin, *Pygoscelis adeliae*, breeding at Hukuro Cove, Lützow-Holm Bay in 1995/96. *Polar Biosci* 13: 66-73.
- Erikstad KE, Fauchald P, Tveraa T, Steen H (1998) On the cost of reproduction in long-lived birds: the influence of environmental variability. *Ecology* 79: 1781-1788.
- Fish FE, Baudinette RV (1999) Energetics of locomotion by the Australian water rat (*Hydromys chrysogaster*): A comparison of swimming and running in a semi-aquatic mammal. *J Exp Biol* 202: 353-363.
- Fraser WR, Trivelpiece WZ (1995) Palmer LTER: Relationships between variability in sea-

- ice coverage, krill recruitment, and the foraging ecology of Adélie penguins. *Antarctic J US* 30: No.6 271-272.
- Fraser WR, Trivelpiece WZ (1996) Factors controlling the distribution of seabirds: winter-summer heterogeneity in the distribution of Adélie penguin populations. In: Ross RM, Hofman EE, Quetin LB (eds) *Foundations for Ecological Research West of the Antarctic Peninsula*. American Geophysical Union, Washington.
- Fraser WR, Trivelpiece WZ, Ainley DG, Trivelpiece SG (1992) Increase in Antarctic penguin populations: reduced competition with whales or a loss of sea ice due to environmental warming? *Polar Biol* 11: 525-531.
- Furness RW, Camphuysen K (1997) Seabirds as monitors of the marine environment. *ICES J Mar Sci* 54: 726-737.
- Furness RW, Monaghan P (1987) *Seabird Ecology*. Blackie, Glasgow and London.
- Furness RW, Tasker ML (2000) Seabird-fishery interactions: quantifying the sensitivity of seabirds to reductions in sandeel abundance, and identification of key areas for sensitive seabirds in the North Sea. *Mar Ecol Prog Ser* 202: 253-264.
- Gardner H, Kerry K, Riddle M, Brouwer S, Gleeson L (1997) Poultry virus infection in Antarctic penguins. *Nature* 387: 245.
- Gass CL, Roberts WM (1992) The problem of temporal scale in optimization: three contrasting views of Hummingbird visits to flowers. *Am Nat* 140: 829-853.
- Gauthier-Clerc M, Le Maho Y, Clerquin Y, Drault S, Handrich Y (2000) Penguin fathers preserve food for their chicks. *Nature* 408: 928-929.
- Gebhardt-Henrich SG (2000) When heavier birds lose more mass during breeding: statistical artefact or biologically meaningful? *J Avian Biol* 31: 245-246.
- Gon O, Heemstra PC (1990) *Fishes of the Southern Ocean*. J.L.B Smith Institute of Ichthyology, Grahamstown.
- Greig SA, Coulson JC, Monaghan P (1983) Age-related differences in foraging success in the herring gull (*Larus argentatus*). *Anim Behav* 31: 1237-1243.
- Grémillet D, Wilson RP, Storch S, Gary Y (1999) Three-dimensional space utilization by a marine predator. *Mar Ecol Prog Ser* 183: 263-273.
- Hagen W, Kattner G, Friedrich C (2000) The lipid compositions of high-Antarctic notothenioid fish species with different life strategies. *Polar Biol* 23: 785-791.
- Hillström L (1995) Body mass reduction during reproduction in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*: physiological stress or adaptation for lowered costs of locomotion? *Funct Ecol* 9: 807-817.

- Hosie GW, Cochran TG (1994) Mesoscale distribution patterns of macrozooplankton communities in Prydz Bay, Antarctica – January to February 1991. *Mar Ecol Prog Ser* 106: 21-39.
- Huin N, Prince PA, Briggs DR (2000) Chick provisioning rates and growth in Black-browed Albatross *Diomedea melanophris* and Grey-headed Albatross *D. chrysostoma* at Bird Island, South Georgia. *Ibis* 142: 550-565.
- Hunt GL Jr, Russell RW, Coyle KO, Weingartner T (1998) Comparative foraging ecology of planktivorous auklets in relation to ocean physics and prey availability. *Mar Ecol Prog Ser* 167: 241-259.
- Ichii T (in press) Krill Harvesting. In: Everson I (ed.) *Krill: Biology, Ecology and Fisheries*. Blackwell, Cambridge, pp.223-261.
- Irons DB (1998) Foraging area fidelity of individual seabirds in relation to tidal cycles and flock feeding. *Ecology* 79: 647-655.
- Irvine LG, Clarke JR, Kerry KR (2000) Low breeding success of the Adélie penguin at Béchervaise Island in 1998/99 breeding season. *CCAMLR Science* 7: 151-167.
- Japan Meteorological Agency (1996-2001) Antarctic Meteorological data. Vol. 36-40.
- Jacobsen K-O, Erikstad KE, Saether B-E (1995) An experimental study of the cost of reproduction in the Kittiwake *Rissa tridactyla*. *Ecology* 76: 1636-1642.
- Jodice PGR, Collopy MW (1999) Diving and foraging patterns of Marbled Murrelets (*Brachyramphus marmoratus*): testing predictions from optimal-breathing models. *Can J Zool* 77: 1409-1418.
- Jouventin P, Weimerskirch H (1990) Satellite tracking of Wandering albatrosses. *Nature* 343: 746-748.
- Kato A (1998) Ecological research on foraging and breeding behavior of cormorants. Unpublished Ph. D thesis. Hokkaido University.
- Kato A, Watanuki Y, Nishiumi I, Kuroki M, Shaughnessy P, Naito Y (2000) Variation in foraging and parental behavior of King cormorants. *Auk* 117: 718-730.
- Kerry KR, Gardner H, Clarke JR (1996) Penguin deaths: diet or disease? *Microbiology Australia* 17: 16.
- Kerry KR, Agnew DJ, Clarke JR, Else GD (1992) Use of morphometric parameters for the determination of sex of Adélie penguins. *Wildl Res* 19: 657-64.
- Knox GA (1994) *The biology of the Southern Ocean*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Kooyman GL, Kooyman TG (1995) Diving behavior of Emperor penguins nurturing chicks at Coulman Island, Antarctica. *Condor* 97: 536-549.

- Lack D (1968) Ecological adaptations for breeding in birds. Methuen, London.
- Le Maho Y (1994) New perspectives for research on antarctic birds and mammals. *Polar Biol* 14:315-318.
- Le Maho Y, Dewasmes G (1984) Energetics of walking in penguins. In: Whittow GC, Rahn H (eds) *Seabird energetics*, Plenum Press, New York, pp. 235-244.
- Lishman GS (1985) The comparative breeding biology of Adélie and Chinstrap penguins *Pygoscelis adeliae* and *P. antarctica* at Signy Island, South Orkney Islands. *Ibis* 127: 84-99.
- Loeb V, Siegel V, Holm-Hansen O, Hewitt R, Fraser W, Trivelpiece W, Trivelpiece S (1997) Effects of sea-ice extent and krill or salp dominance on the Antarctic food web. *Nature* 387: 897-900.
- Lorentsen S-H (1996) Regulation of food provisioning in the Antarctic petrel *Thalassoia antarctica*. *J Anim Ecol* 65: 381-388.
- Martin P, Bateson P (1990) *Measuring behavior*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Martins TLF, Wright J (1993) Cost of reproduction and the allocation of food between parent and the young in the common swift (*Apus apus*). *Behav Ecol* 4: 213-223.
- Maurer BA (1996) Energetics of Avian Foraging. In: Carey C (ed) *Avian energetics and nutritional ecology*. Chapman & Hall, New York, pp. 250-279.
- McCafferty DJ, Boyd IL, Walker TR, Taylor RI (1998) Foraging responses of Antarctic fur seals to changes in the marine environment. *Mar Ecol Prog Ser* 166: 285-299.
- McNamara JM, Houston AI (1996) State-dependent life histories. *Nature* 380: 215-221.
- Merilä J, Wiggins DA (1997) Mass loss in breeding blue tits: the role of energetic stress. *J Anim Ecol* 66: 452-460.
- Monaghan P (1996) Relevance of the behaviour of seabirds to the conservation of marine environment. *Oikos* 77: 227-237.
- Monaghan P, Uttley JD, Burns MD (1992) Effects of changes in food availability on reproductive effort in Arctic terns *Sterna paradisaea*. *Ardea* 80: 71-81.
- Monaghan P, Uttley JD, Burns MD, Thaine C, Blackwood J (1989) The relationship between food supply, reproductive effort and breeding success in Arctic terns *Sterna paradisaea*. *J Anim Ecol* 58: 261-274.
- Monaghan P, Walton P, Wanless S, Uttley JD, Burns MD (1994) Effects of prey abundance on the foraging behaviour, diving efficiency and time allocation of breeding Guillemots *Uria aalge*. *Ibis* 136: 214-222.
- Montevocchi WA (1993) Birds as indicators of change in marine prey stocks. In: Furness

- RW, Greenwood JD (eds) Birds as monitors of environmental change. Chapman and Hall, London, p217-266.
- Moreno J (1993) Physiological mechanisms underlying reproductive trade-offs. *Etologia* 3: 41-56.
- Moreno J, Bustamante J, Viñuela (1995) Nest maintenance and stone theft in the Chinstrap penguin (*Pygoscelis antarctica*): 1 Sex roles and effects on fitness. *Polar Biol* 15: 533-540.
- Murphy EC, Hoover-Miller AA, Day RH, Oakley KL (1992) Intracolony variability during periods of poor reproductive performance at a glaucous-winged gull colony. *Condor* 94: 598-607.
- Naito Y (1997) Development of micro data tag for study of free-ranging marine animals. *Mem Fac Fisheries Hokkaido Univ (Spec Edn)* 44: 31-34.
- Naito Y, Taniguchi A, Hamada E (1986) Some observations on swarms and mating behavior of Antarctic Krill (*Euphausia superba* DANA) *Mem Natl Inst Polar Res, Spec Issue* 40: 178-182.
- Nettleship DN, Burger J, Gochfeld M (1994) Seabirds on Islands: Threats, Case Studies, and Action Plans. BirdLife International, Cambridge.
- Newton I (1989) Lifetime reproduction in birds. Academic Press, London.
- van Noordwijk AJ, de Jong G (1986) Acquisition and allocation of resources: their influence on variation in life-history tactics. *Am Nat* 128: 137-142.
- Pugesek BH (1995) Offspring growth in the California gull: reproductive effort and parental experience hypotheses. *Anim Behav* 49: 641-647.
- Pugesek BH, Diem KL (1990) The relationship between reproduction and survival in known-aged California Gulls. *Ecology* 71: 811-817.
- Pierotti R, Annett CA (1991) Diet choice in the herring gull: constraints imposed by reproductive and ecological factors. *Ecology* 72: 319-328.
- Ponganis PJ, Van Dam RP, Marshall G, Knowler T, Levenson DH (2000) Sub-ice foraging behavior of emperor penguins. *J Exp Biol* 203: 3275-3278.
- Ratcliffe N, Furness RW, Hamer KC (1998) The interactive effects of age and food supply on the breeding ecology of great skuas. *J Anim Ecol* 67: 853-862.
- Reznick D, Nunney L, Tessier A (2000) Big houses, big cars, superfleas and the cost of reproduction. *TREE* 15: 421-425.
- Ricklefs RE (1974) Energetics of reproduction in birds. In: Paynter RA Jr (ed) Avian energetics. Publ Nuttall Ornithol Club No. 15, pp. 152-292.

- Ricklefs RE (1990) Seabird life histories and the marine environment: some speculations. *Colon Waterbirds* 13: 1-6.
- Ridoux V, Offredo C (1989) The diet of five summer breeding seabirds in Adélie Land, Antarctica. *Polar Biol* 9: 137-145.
- Rodary D, Wienecke BC, Bost C-A (2000) Diving behaviour of Adélie penguins (*Pygoscelis adeliae*) at Dumont D'Urville, Antarctica: nocturnal patterns of diving and rapid adaptations to changes in sea-ice condition. *Polar Biol* 23: 113-120.
- Ropert-Coudert Y, Baudat J, Kurita M, Bost C-A, Kato A, Le Maho Y, Naito Y (2000) Validation of oesophagus temperature recording for detection of prey ingestion on captive Adélie penguins. *Mar Biol* 137: 1105-1110.
- Schmidt-Nielsen K (1990) *Animal Physiology*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Sibly RM, Nott HMR, Fletcher DJ (1990) Splitting behaviour into bouts. *Anim Behav* 39: 63-69.
- Smetacek V, Scharek R, Nöthig E-M (1990) Seasonal and regional variation in the pelagial and its relationship to the life history cycle of krill. In: Kerry KR, Hempel G (eds) *Antarctic Ecosystems. Ecological Change and Conservation*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, 103-114.
- Smith RC, Ainley DG, Baker K, Domack E, Emslie S, Fraser B, Kennett J, Leventer A, Mosley-Thompson E, Stammerjohn S, Vernet M (1999) Marine ecosystem sensitivity to climate change. *Bioscience* 49: 393-404.
- Spicer JI, Gaston KJ (1999) *Physiological diversity and its ecological implications*. Blackwell Science, Oxford.
- Stearns SC (1992) *The Evolution of Life Histories*. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Suryan RM, Irons DB, Benson J (2000) Prey switching and variable foraging strategies of Black-legged Kittiwakes and the effect on reproductive success. *Condor* 102: 374-384.
- Sydeman WJ, Penniman JF, Penniman TM, Pyle P, Ainley DG (1991) Breeding performance in the western gull: effects of parental age, timing of breeding and year in relation to food availability. *J Anim Ecol* 60: 135-149.
- Taylor JRE (1985) Ontogeny of thermoregulation and energy metabolism in pygoscelid penguin chicks. *J Comp Physiol B* 155: 615-627.
- Thomas CS, Coulson JC (1988) Reproductive success of Kittiwake Gulls, *Rissa tridactyla*. In: Clutton-Brock TH (ed) *Reproductive Success*. The Univ. Chicago Press. Chicago.

- Trivelpiece WZ, Trivelpiece SG, Volkman NJ (1987) Ecological segregation of Adélie, Gentoo and Chinstrap penguins at King George Island, Antarctica. *Ecology* 68: 351-361.
- Trivelpiece WZ, Trivelpiece SG, Geupel GR, Kjelson J, Volkman NJ (1990) Adélie and Chinstrap penguins: their potentials as monitors of the Southern Ocean Marine Ecosystem. In: Kerry KR, Hempel G (eds) *Antarctic Ecosystems. Ecological Change and Conservation*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, 191-202.
- Uttley JD, Walton P, Monaghan P, Austin G (1994) The effects of food abundance on breeding performance and adult time budgets of Guillemots *Uria aalge*. *Ibis* 136: 205-213.
- Veit RR, Prince PA (1997) Individual and population level dispersal of black-browed albatrosses *Diomedea melanophris* and grey-headed albatrosses *D. chrysostoma* in response to Antarctic krill. *Ardea* 85: 129-134.
- Watanuki Y (1993) Mortality of eggs and nest attendance pattern in Adélie penguins in Lützow-Holm Bay. *Jpn J Ornith* 42: 1-8.
- Watanuki Y, Burger AE (1999) Body mass and dive duration in alcids and penguins. *Can J Zool* 77: 1-5.
- Watanuki Y, Miyamoto Y, Kato A (1999) Dive bouts and feeding sites of Adélie penguins rearing chicks in an area with fast sea ice. *Waterbirds* 22: 120-129.
- 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, Mori Y, Naito Y (1994) *Euphausia superba* dominates in the diet of Adélie penguins feeding under fast sea-ice in the shelf areas of Enderby Land in summer. *Polar Biol* 14: 429-432.
- 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.
- Weimerskirch H, Chastel O, Ackermann L, Chaurand T, Cuenot-Chaillet F, Hindermeier X, Judas J (1994a) Alternate long and short foraging trips in pelagic seabird parents. *Anim Behav* 47: 472-476.

- Weimerskirch H, Doncaster CP, Cuenot-Chaillet F (1994b) Pelagic seabirds and the marine environment: foraging pattern of wandering albatrosses in relation to prey availability and distribution. *Proc R Soc Lond B* 255: 91-97.
- Weimerskirch H, Cherel Y, Cuenot-Chaillet F, Ridoux V (1997) Alternate foraging strategies and resource allocation by male and female Wandering Albatrosses. *Ecology* 78: 2051-2063.
- Wendeln H, Becker PH (1999) Effects of parental quality and effort on the reproduction of common terns. *J Anim Ecol* 68: 205-214.
- Whitehead MD, Johnstone GW, Burton HR (1990) Annual fluctuations in productivity and breeding success of Adélie penguins and Flumarine Petrels in Prydz Bay, east Antarctica. In: Kerry KR, Hempel G (eds) *Antarctic Ecosystems. Ecological Change and Conservation*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, 214-223.
- Wienecke BC, Lawless R, Rodary D, Bost C-A, Thomson R, Pauly T, Robertson G, Kerry KR, LeMaho Y (2000) Adélie penguin foraging behaviour and krill abundance along the Wilkes and Adélie land coasts, Antarctica. *Deep-Sea Res II* 47: 2573-2587.
- Williams TD (1995) *The Penguins*. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Williams TD, Croxall JP (1990) Is chick fledging weight a good index of food availability in seabird populations? *Oikos* 59: 414-416.
- Wilson RP (1984) An improved stomach pump for penguins and other seabirds. *J Field Ornithol* 55: 109-112.
- Wilson RP, Culik BM (1993) Activity-specific metabolic rates from doubly labeled water studies: are activity costs underestimated? *Ecology* 74: 1285-1287.
- Wilson RP, Grant WS, Duffy DC (1986) Recording devices on free-ranging marine animals: does measurement affect foraging performance? *Ecology* 67: 1091-1093.
- Wilson RP, Culik BM, Adelung D, Spairani HJ, Coria NR (1991) Depth utilization by breeding Adélie penguins, *Pygoscelis adeliae*, at Esperanza Bay, Antarctica. *Mar Biol* 109: 181-189.
- Wilson RP, Pütz K, Bost CA, Culik B, Bannasch R, Reins T, Adelung D (1993) Diel dive depth in penguins in relation to diel vertical migration of prey: whose dinner by candlelight? *Mar Ecol Prog Ser* 94: 101-104.
- Wilson RP, Pütz K, Peters G, Culik B, Sclaro JA, 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.
- Woehler EJ (1995) Consumption of Southern Ocean marine resources by penguins. In:

- Dann P, Norman I, Reilly P (eds) *The Penguins*, Surrey Beatty & Sons, pp. 266-295.
- Wooller RD, Bradley JS, Croxall JP (1992) Long-term population studies of seabirds.
TREE 7: 111-114.
- Yamanouchi T, Seko K (1992) *Antarctica from NOAA Satellites – Clouds, Ice and Snow*.
National Institute of Polar Research, Tokyo.

定着水域におけるアデリーペンギンの採餌・繁殖生態に関する研究（要旨）

本研究は南極海洋生態系の高次捕食者であるアデリーペンギン(*Pygoscelis adeliae*)について、定着水域での環境変動に対する行動的適応を明らかにすることを目的として、1) 採餌・繁殖生態の年・季節変動、2) 採餌行動の個体間の相違と繁殖成績との関係の研究をおこなった。

定着氷の分布状態や餌環境の変動とアデリーペンギンの採餌行動との対応を様々な時間スケールで明らかにするため、1995/96-1999/2000 の5シーズンに渡り、ペンギンの育雛期にあたる12月から2月にかけて、南極リュツォ・ホルム湾袋浦の繁殖地で調査をおこなった。アデリーペンギンの主要な繁殖域であるロス海や南極半島域では夏期間に定着氷が流出し繁殖地周辺に開水面が広がるが、本研究の繁殖地はほぼ年間を通じて海水が存在することが特徴的である。年毎に繁殖地周辺の定着氷の分布状態は異なり、1995/96、1998/99、1999/2000 の3年は育雛期を通じて厚い海水氷がペンギンの採餌域を覆っていた。1996/97年は所々に薄氷が見られ、1997/98年には育雛期の途中から繁殖地近くの氷がバックアイス化し、1月下旬には定着氷が流出した。また、ペンギンの胃内容物中の餌構成も年によって変化し、定着氷下でのペンギンの餌環境が変動していることを示唆した。1995/96、1996/97、1997/98の3年にはオキアミ類(ナンキョクオキアミ *Euphausia superba* とクリスタルオキアミ *E. crystallorophias*)と魚類が共に胃内容物中に優占し、それぞれ36-76%、23-63%（湿重比）を占めた。1998/99、1999/2000年には餌の84.8-99.6%をオキアミ類が占め、魚類は0.4-3.2%と少なかった。

まず、ペンギンの採餌行動について、1回毎の潜水を解析すると、1995/96年には他の年に比べ、潜水深度は深く、潜水時間は長かった。しかし、潜水時間が長い年には潜水前後の表面滞在時間も長くなったため、一回の潜水サイクルに占める潜水時間の割合には年間差はなかった。親は、長い潜水を少ない頻度で行うか、短い潜水を高い頻度で行うかを年毎に調節したと考えられる。餌と潜水行動の関係を調べるため、オキアミ類・魚類それぞれが胃内容物の湿重の70%以上を占めていた場合、各々の個体をオキアミ類もしくは魚類を捕食した個体とし、これらの個体間で潜水行動を比較した。1995/96年には、同じ年の中でもオキアミ類を捕食した個体の方が魚類を捕食した個体よりも潜水深度が深かった。一方、1996/97年にはオキアミ類と魚類を捕食した個体間で潜水深度に違いは見られな

かった。また、オキアミ類を捕食した個体に限って潜水深度の年変化を調べると、1995/96年で他の年よりも深く潜水していた。餌生物の分布深度の年変化がペンギンの潜水行動に影響したと考えられる。

次に、ペンギンの採餌場所は、定着氷が採餌域を覆った年（1995/96、1996/97、1998/99、1999/2000年）には、岸沿いや氷山の周りの小さな開水面に限られており、海氷の分布状態がペンギンの採餌場所利用に影響していた。それに加え、これらの年には小さな開水面が夜間に結氷し潜水が妨げられるため、ペンギンの夜間の潜水頻度が低下していた。海氷は、夜間の結氷によって一日の中でのペンギンの採餌可能な時間帯にも影響していたと考えられる。しかし、日中に行われた採餌トリップにおける、採餌場所での潜水時間の割合は海氷が採餌域を覆った年で高かった。このような年には、親は採餌場所が利用可能な昼の時間帯に潜水努力を高くして、夜間の潜水時間の低下を補っていたと考えられる。さらに、採餌トリップと雛のガードとの時間配分を見ると、1995/96、1996/97年には親の採餌トリップ長は長かったが、ガード期からクレイシ期初期の雛のガード時間はトリップ長に比べて短く、親はペアのもう片方が巣に戻る前に採餌トリップを開始させていた。その結果、ガード期からクレイシ期初期の一日あたりのペアの給餌頻度に年変化はなかった。ガード期の親の一回の給餌量にも年変化は見られなかったため、1月中旬までの雛の成長速度の年変化は小さかった。

すなわち調査おこなった5年間で海氷状況が年毎に大きく変化したにもかかわらず、親は一回の潜水から採餌トリップと雛のガードのサイクルの変化に至る一連の行動的適応によって、一定の雛への給餌速度を維持していたと考えられる。

一方、採餌行動の個体間の相違と繁殖成績との関係を明らかにするために、親の一日あたりの総潜水時間の個体間の相違と雛の成長速度との関係について解析をおこなった。親の一日あたりの潜水時間には顕著な個体間の相違が見られた。オス・メス両親をあわせたペアとしての一日の潜水時間にはどの年内でも1.5-3倍のペア間の相違がみられた。潜水時間あたりの餌獲得速度の個体間の差が小さいならば、一日あたりの潜水時間が長い個体は総獲得餌量も大きく、雛へ与える餌量も大きくなることが予想される。しかし、どの年においても、一日のペアの総潜水時間と雛の成長速度との間に関係は見られなかった。このことは潜水時間の長い親は、潜水時間あたりの餌獲得速度が低かったか、もしくは親自身にくらべて雛への餌分配割合が小さかったことを示唆する。そして、このような親は潜

水時間を長くすることで、潜水時間あたりの餌獲得速度の低さ、もしくは雛への餌配分割合の小ささを補っていたと考えられる。

以上の結果は、海水状況や餌環境の変化に対しアデリーペンギンが柔軟に採餌行動を変化させ、繁殖への影響を緩和していたことを示している。このような行動的調節能力の高さが、海水条件の厳しい定着氷域での繁殖を成功させる鍵となっていると考えられる。