

バイカルアザラシの潜水行動に関する研究

2007

東京大学大学院農学生命科学研究科水圏生物科学専攻

渡辺佑基

目次

第1章 緒言	1
第2章 自動切り離しデータロガー回収システムの開発	5
表	11
図	12
第3章 摂餌行動	14
3-1: 背景と目的	14
3-2: 材料と方法	15
3-2-1: データロガーの詳細	15
3-2-2: 深度データの解析	15
3-2-3: 加速度データの解析	16
3-2-4: 遊泳速度データの解析	17
3-3: 結果	18
3-4: 考察	21
表	25
図	26
第4章 浮力への対応	33
4-1: 背景と目的	33
4-2: 材料と方法	36

4-2-1 :	データロガーの詳細	36
4-2-2 :	深度、遊泳速度データの解析	37
4-2-3 :	加速度データの解析	38
4-2-4 :	ストロークパターンの解析のためのデータ選択	39
4-2-5 :	抗力係数の計算	40
4-3 :	結果	42
4-4 :	考察	45
4-4-1 :	潜水深度と潜水時間	45
4-4-2 :	ストロークパターンに対する重りの影響	47
4-4-3 :	体密度に対する重りの影響	49
4-4-4 :	抗力係数の計算	51
表		53
図		57
第5章	潜水行動データを用いた体脂肪率の推定	67
5-1 :	背景と目的	67
5-2 :	材料と方法	68
5-2-1 :	実験動物	68
5-2-2 :	物理モデル	69
5-3 :	結果	70
5-4 :	考察	71
図		73
第6章	総合考察	76

6-1 : 潜水時間と潜水深度の種間比較	76
6-2 : ストロークパターンの種間比較	78
表	82
図	84

要約	86
謝辞	91
文献	93

第1章 緒言

バイカル湖は、ロシアのシベリア連邦管区南部に位置する淡水湖である。世界中の淡水湖の中で、最大水深は 1637 m と最も深く、容積は 23000 km³ と最も大きい。また、2500 万年前に形成された非常に古い湖でもある。バイカル湖に生息する約 2000 種の生物のうち、3分の2以上が固有種であり、食物連鎖で最高位を占めるバイカルアザラシ *Phoca sibirica* もバイカル湖の固有種である。

バイカルアザラシは、3科 18属 34種の鰭脚類のうち、淡水に生息する唯一の種である。ワモンアザラシ *Phoca hispida*、カスピカイアザラシ *Phoca caspica* の近縁種であり、それら3種をまとめて亜属 *Pusa* (Bonner 1989) もしくは独立した属 *Pusa* (Rice 1998) としている研究者もいる。ミトコンドリア DNA を用いた研究によると、バイカルアザラシはカスピカイアザラシよりもワモンアザラシに近縁である。彼らの祖先は、約 40 万年前にエニセイ川をたどって北極圏から南下してきたと考えられている (Sasaki et al. 2003)。

バイカルアザラシの生活史は、主にロシア人研究者によって調べられてきた。Pastukhov (1993) によれば、性成熟した雌は、2月から3月にかけて、一頭の子供を氷上で出産する。この時期、バイカル湖は全面結氷しており、氷に囲まれたシェルターの中で母から子へ授乳が行われる。授乳期間は約2ヶ月と考えられている。授乳期の後半に子供は換毛し、体色が白から濃い灰色に変わる。交尾は、子供が離乳する4月から5月の間に、水中で行われているようである。離乳したアザラシは3年から6年で性成熟する。成体のサイズは幅が広く、体長で 110-142 cm、体重で 50-130 kg ほどである。

バイカル湖全域における、一歳以下の子供を除いたバイカルアザラシの個体数は 75800 と推定されている (Petrov 2000)。IUCN のレッドリストでは、2006

年の段階で **Lower Risk** (低リスク) に分類されている。バイカル湖の周辺に住む人々は、長年、バイカルアザラシを捕獲し、その毛皮、脂肪、肉を利用してきた。現在でも、主に毛皮を目的とし、年間約 3000 頭のアザラシが捕獲されている。

バイカルアザラシの行動生態、とりわけ、彼らの生活の大部分を占める潜水行動についてはほとんど分かっていない。過去の研究例は、**Stewart et al. (1996)** があるのみである。**Stewart et al. (1996)** は、バイカルアザラシの亜成体 4 個体に、人工衛星を使ってデータを転送するタイプの記録計をとりつけ、潜水深度と潜水時間の頻度分布を得た。それにより、潜水時間は 2-6 分が多く、時々 40 分を超えること、また、潜水深度は 10-50 m が多く、時々 300 m を超えることが明らかになった。しかしながら、人工衛星を使うタイプの記録計から得られるデータは質、量ともに非常に限られていることから、新しいシステムを利用してより詳細な行動データを得ることが求められてきた。

本研究では、回収してデータを読み取るタイプの記録計 (データロガー) を使い、バイカルアザラシの潜水行動を詳細に調べた。このデータロガーは、深度、遊泳速度、経験水温を 1 秒ごと、二軸の加速度を 1/32 秒ごとというように、多種のパラメータを高頻度で記録できる。得られるデータからは、動物の潜水深度や潜水時間がわかるだけでなく、例えば、生態学の視点から解析することにより、バイカル湖という生態系の中でバイカルアザラシが果たす役割を考えることができる。また、生理学の視点から解析することにより、他の鰭脚類や鯨類、海鳥も含めた潜水動物全体に当てはまる生理的知見を得ることも可能である。ここでは、次の 3 つの視点からバイカルアザラシの潜水行動を解明することを目的とした。

(1) バイカルアザラシの摂餌行動を明らかにすること。

バイカル湖の食物網は、植物プランクトン (*Aulacoseira baicalensis*)、中型動物プランクトン (*Epischura baicalensis*)、大型動物プランクトン (*Macrohectopus branickii*)、魚 (*Coregonus autumnalis migratorius* と4種のカジカ)、アザラシ (*Phoca sibirica*) という主に5つグループで構成されている (Yoshii et al. 1999)。各グループ内の多様性は低く、太平洋などの開放系水域に比べて食物網は単純である。このことから、バイカル湖を理想的な水域生態系モデルと捉えることができる。本研究では、バイカル湖の生態系で高次捕食者として重要な役割を果たすバイカルアザラシに注目し、その摂餌行動を明らかにすることを目的とした。

(2) 潜水深度、潜水時間など、バイカルアザラシの潜水能力を示す基礎的な情報を得ること。

バイカルアザラシは、34種の鰭脚類のうち、その潜水行動がほとんど分かっていない種である。鰭脚類という、水中生活に適応した特異な哺乳類の生理を理解するには、基本的な情報として、その潜水時間、潜水深度を正確に測定する必要がある。

(3) バイカルアザラシが潜水中に受ける浮力の影響を明らかにすること。

鰭脚類、鯨類、海鳥などの潜水動物は、水中で浮力の影響を受ける。彼らがどのように浮力に対応しているかは、エネルギー収支に関わる重要な問題にも関わらず、よく分かっていない。バイカルアザラシは、淡水に生息する珍しい種であることから、この問題に関して興味深いモデル種である。淡水と海水では密度が異なるため、潜水中の動物にはたらく浮力の大きさが異なる。淡水に

すむバイカルアザラシの行動を調べ、海水にすむ他種と比較することにより、潜水動物全体の浮力への対応の仕方が見えてくることが期待される。

第2章では、バイカルアザラシから潜水行動データを得るための手法開発について述べる。バイカルアザラシは警戒心が強く、機器を装着した個体を再捕獲することが困難である。そこで、本研究では、データロガーを動物からタイマーで切り離し、VHF電波で探して回収するという独自のシステムを開発した。第3章では、バイカルアザラシの一日の潜水パターンおよびその摂餌行動について報告する。本種の潜水行動は昼夜で大きく異なるが、これは、異なる感覚器官を頼りに異なる餌生物を追いかける、昼夜の捕食行動の違いだと解釈される。第4章、第5章では、加速度のデータからバイカルアザラシの遊泳様式を読み取り、バイオメカニクスの視点から考察する。アザラシは潜水中、脚鰭を左右に打ち振るって推進力を発生させるが、そのような羽ばたき動作のことを、本研究では、ストローク (stroke) と呼ぶことにする。また、潜行時には、ストロークを停止し、重力を利用して沈んでいく動作を見せるが、これをグライディング (gliding) と呼ぶことにする。第4章では、潜水中に受ける浮力に応じてアザラシはストロークの頻度を調整していることを示す。第5章では、グライディングするアザラシを、自然沈降する物体とみなし、その速度変化から体密度を推定する。動物の体密度は主に体脂肪率によって決まることを利用し、算出した体密度から、健康状態の重要な指標である体脂肪率を推定する。最後に、総合考察として、本研究で明らかになったバイカルアザラシの潜水行動を他のアザラシ類と比較する。バイカルアザラシの潜水行動の特徴を示し、その要因を生理、生態、物理環境といった観点から考察する。

第2章 自動切り離しデータロガー回収システムの開発

データロガーを用いた海洋動物の行動調査は、1960年代、南極のウェッデルアザラシを対象として始まった (Kooyman 1965)。それは、ウェッデルアザラシが、(1) 成獣で300-400 kg程度と、機器装着に耐えられるほど大きい、(2) 人を警戒しないで氷上で休息するため、機器回収のための再捕獲が容易である、という2つの理由による。

近年、デジタル技術の進歩によりデータロガーの小型化が進み、大型のアザラシだけでなく、ペンギンなどの鳥類、ウミガメなどの爬虫類、サケなどの魚類にもデータロガーが応用されるようになった (Naito 2004)。一方、機器回収の技術はいまだ不十分で、それが、研究の対象となり得る生物種を限定している。海鳥のように定期的に巣に戻るもの、サケのように回遊経路を予測できるものは研究対象になり得るが、例えばバイカルアザラシのように、行動の予測がつかないものは、研究対象には従来ならなかった。

人工衛星を使ってデータを転送するアルゴスシステム (Argos 1989) を利用し、海洋動物の行動を調べた研究例は数多く存在する。しかし、この手法には多額のコストがかかる上、データの転送速度が遅く、得られるデータは通常、潜水深度と潜水時間の頻度分布に限られる (e.g. Stewart et al. 1996)。最新のアルゴス送信機 Satellite Relayed Data Loggers (SRDLs; Sea Mammal Research Unit, St Andrews, UK) なら、時系列の潜水データの転送が可能である。しかし、やはりデータの転送速度の問題から、得られるデータは、3~4分に一回のサンプリングという低頻度のものに限られている (e.g. Biuw et al. 2003)。秒単位の詳細な行動データを得るには、現在のところ、データロガーを回収するほかない。

バイカルアザラシは、ウェッデルアザラシとは違い、警戒心が非常に強く、決まった上陸場をもたない。データロガーを取り付けた個体を再捕獲するのはほぼ不可能であり、機器を回収するには、何かしら工夫が必要である。

Baranov (1996) は、独自のアザラシ回収装置を提案した。この装置には、二酸化炭素の入ったガスボンベと空のエアバックが入っている。アザラシの背中に装置を取り付けて、バイカル湖に放すと、一定時間後、エアバックに二酸化炭素が送り込まれる。大きく膨らんだエアバックによる過剰な浮力で、アザラシを潜れなくさせ、水面にとどまっているアザラシを探して回収しようというシステムである。しかし、その装置はいまだ信頼性が低く、実用には至らなかった。

そこで、東京大学海洋研究所、国立極地研究所、リトルレオナルド社は合同で、自動切り離しデータロガー回収システムを開発した (Fig. 2-1)。これは、動物の体から一定時間でデータロガーを切り離し、回収するシステムである。このシステムの要は切り離し装置 (リトルレオナルド社製、直径 16 mm、長さ 25 mm、空中重量 10 g) である。これはタイマー、電池、ケーブルの三要素からなり、ある時間が経過すると、電気が流れてケーブルが断ち切られる仕組みになっている。このケーブルを用いてデータロガーを動物の体に固定すれば、一定時間後にデータロガーを切り離すことができる。データロガーには浮力体と VHF 電波発信器を取り付けておく。切り離された機器は、水面に浮かんで電波を発信するので、探し出して回収することが可能である。

浮力体には、日油技研工業社の高分子樹脂フォームを用いた。この素材は、吸水率が低い、加工が容易であるといった特徴を持ち、密度は約 400 kg m^{-3} 、最大使用深度は 600 m であった。切削加工には東京大学海洋研究所の金工室を利用した。浮力体は、目視で探しやすいように、釣具用の塗料 (サンコー商会)

を用いて蛍光の橙色に塗装した。もしも探し出せなかった場合でも、誰かが見つけて届けてくれる可能性が残るよう、浮力体には共同研究者バラノフ博士の連絡先と、謝礼として 5000 ルーブル (約 2 万円) 差し上げる由を油性ペンで記入しておいた。VHF 電波発信器は、Advanced Telemetry Systems 社のモデル MM130B (直径 15 mm、長さ 52 mm、アンテナの長さ 350 mm、空中重量 16 g、周波数 144-145 MHz) を用いた。電波の受信には、ハムセンター札幌社の受信機および四素子八木アンテナを用いた。以上の発信器と受信機、アンテナの組み合わせを用いて探索距離をテストしてみると、平地で約 8 km であった。高いところへ上がれば探索距離は飛躍的に増え、例えば、バイカル湖の湖面より約 200 m 高い山の上からは、40 km 程度の探索が可能であった。

フィールド調査は、2002 年から 2005 年にかけて実施された。計 4 頭のバイカルアザラシ (アザラシ 1~4) を捕獲し、それぞれにデータロガーを装着し、放流して潜水データを得た。それぞれの個体の基礎情報を Table 2-1 に、捕獲および放流場所を Fig. 2-2 に示す。アザラシ 1~3 は、バイカル湖が凍る前の 10 月から 11 月に、刺し網で捕らえた。アザラシ 4 は、バイカル湖が凍っている 4 月に、呼吸穴に網をかぶせて捕らえた。アザラシ 1、2、4 は捕獲後リストビャンカ村にあるロシア湖沼学研究所の飼育施設に運び、次の夏までの 3~6 ヶ月間飼育した。飼育期間中には、一日一回、バイカル湖で捕られた魚 2-3 kg をビタミン剤とともに与えた。餌の魚種は、ゴロミャンカと呼ばれる中層性のカジカ (*Comephorus baicalensis*、*C. dybowskii*)、底棲性のカジカ (*Cottocomephorus grewingki*、*C. comephoroides*)、オームリと呼ばれるサケの仲間 (*Coregonus autumnalis migratorius*) のいずれかであった。

機器装着の際、麻酔は用いなかった。縦 120 cm、横 50 cm、高さ 50 cm の木箱にアザラシを入れ、頭の上に毛布を被せて作業を行った。アザラシの毛につ

いた水分をタオルでよく拭き取り、アセトンで脂分を拭き取った後、機器を取り付ける位置を決め、油性ペンで印をつけた。印は、青色の油性ペンを使うと、灰色のアザラシの毛の上でも目立った。機器は、アザラシの背中の中に、まっすぐ配置されるよう注意した。急速硬化型のエポキシ樹脂（5－ミニッツエポキシ、デブコン社製）で土台となるアルミの板をアザラシの背中に貼り付け、その上に、機器をケーブルで固定した。このケーブルはやがてタイマーで断ち切られ、機器が切り離される。機器が切り離された後も、土台となるアルミの板は動物の背中に残る。しかし、5月から6月にかけての換毛の時期に剥がれ落ちるはずである。

動物放流から機器回収までの過程は、常に試行錯誤であり毎回異なっていた。大まかな流れを以下に記述する。

（アザラシ1）2003年6月19日午前11時54分、リストビャンカ村から放流した。タイマーは24時間のものを使用した。直ちに船外機付き小型ボートに乗り込み、VHF電波を頼りに追跡を試みたが、数時間で電波を失った。陸に戻り、リストビャンカ村内の山に登ってみたところ、電波を再び受信することができた。受信地点とバイカル湖水面との標高差は200mほどであった。その場所で、切り離し装置が作動するまで受信を続けた。その後、下山して遊覧船をチャーターし、電波が聞こえた方角に向って一直線に進んでもらった。6月20日午後4時頃、放流地点から南へ35km離れた対岸近くで機器を発見した。

（アザラシ2）2003年6月22日午前10時30分、リストビャンカ村から放流した。タイマーは24時間のものを使用した。小型ボートとVHF電波によるアザラシの追跡は極めて困難であることが前回の実験で分かった。従って今回は、追跡を試みず、放流後直ちに山に登った。切り離し装置の作動予定時刻まで受信を続け、前回と同様に、遊覧船をチャーターして搜索した。6月23日午後1

時 15 分、放流地点から南東へ 25 km 離れた沖で機器を発見した。

(アザラシ 3) 2005 年 10 月 31 日午後 1 時、Chivirkuy 湾口付近の岸辺から放流した。タイマーは 24 時間のものを使用した。この周辺は人気の全くない原生山林地帯で、登山道がないため、山に登ると往復で 6 時間以上はかかると予想された。アザラシの放流が昼過ぎであったため、その日の登山は諦め、調査基地に戻った。翌 11 月 1 日、朝から山に登ったところ、電波を受信でき、機器の方角を推定することができた。しかし、下山した頃には既に日が暮れかかっていた。すぐに小型ボートに乗り込んで機器の搜索を始めたものの、探し出せないまま真っ暗になってしまい、諦めて調査基地へ戻るほかなかった。翌 11 月 2 日、早朝より小型ボートによる搜索を再開し、11 時 20 分、放流地点から東へ 2 km 離れた湾口付近にて機器を発見した。

(アザラシ 4) 2005 年 7 月 5 日午前 9 時 38 分、リストビャンカ村から放流した。タイマーは 72 時間のものを使用した。アザラシ 2 のときと同じく、放流後直ちに近くの山へ登り、電波の受信を開始した。しかし、放流から約 4 時間後に電波が途絶えた。その後一週間かけ、バイカル湖南部に広がる山々に登って電波を探しまわったがついに見つからず、諦めて 7 月 16 日に帰国した。帰国から 2 週間後、幸運にも、共同研究者バラノフ博士のところに、観光客が見つけたデータロガーが届いた。電波が途絶えた原因は不明である。

このように、データロガー切り離し回収システムを用いることにより、バイカルアザラシの詳細な潜水行動データを初めて得ることができた (Watanabe et al. 2004; 2006a)。

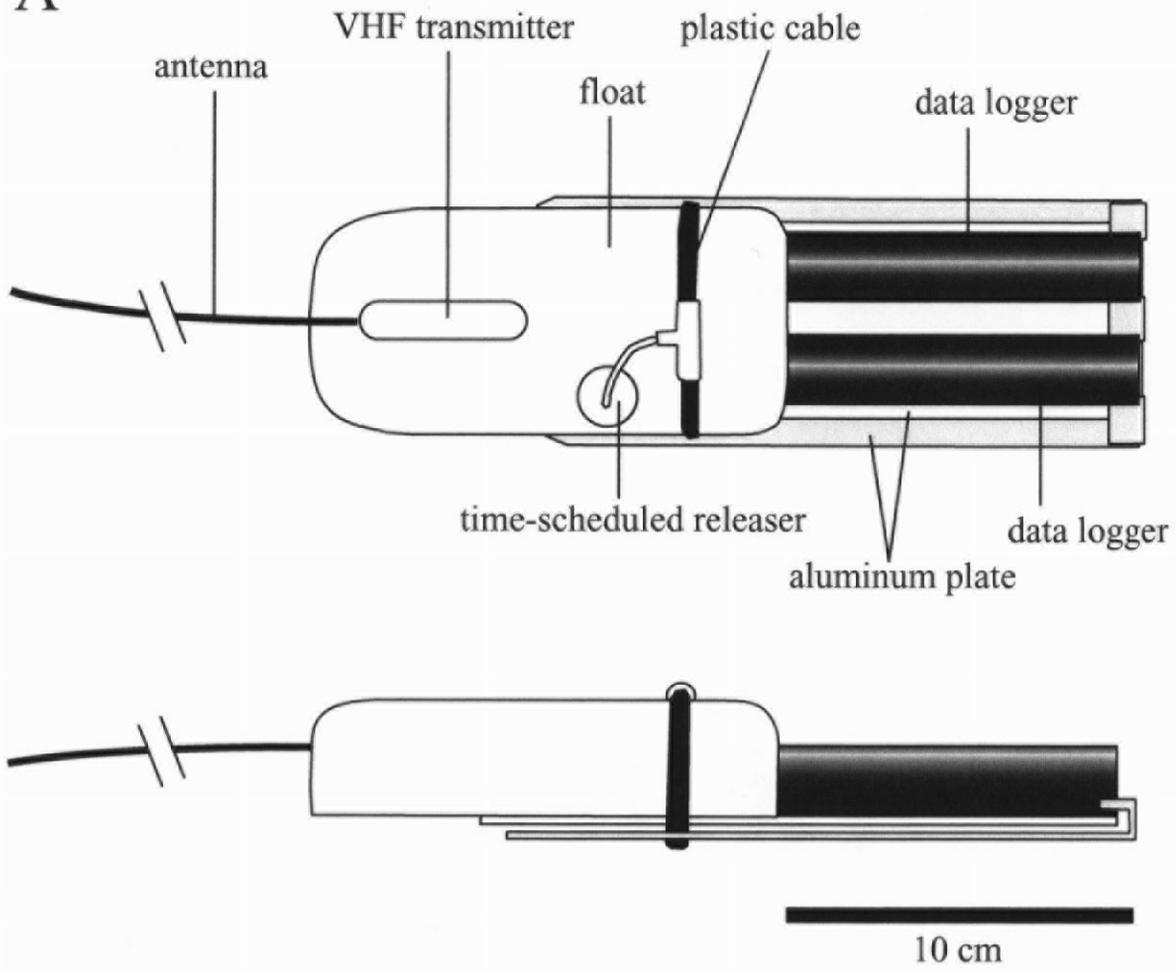
このシステムは、バイカルアザラシに限らず、幅広い海洋動物に応用が可能である。例えば、魚類への応用が期待される。Kawabe et al. (2004) によるヒラメの調査および Tanaka et al. (2000)、Tanaka et al. (2001)、Tanaka et al.

(2005) によるシロサケの調査では、漁業者による再捕獲を待つという方法でデータが集められが、この方法では、データロガーを失う危険性が高い。回収システムを使用することで、データロガーの回収率向上が期待される。また、ウミガメ類への応用も考えられる。回収するタイプの記録計を用いたウミガメ類の潜水行動調査では、従来、産卵期のメスのみが対象となってきた(e.g. Minamikawa et al. 2000)。これは、定期的に浜辺に戻ってくる産卵期のメス以外からは、機器を回収する手段がなかったためである。この時期のメスは摂餌をしないと考えられており (Tanaka et al. 1995; Wallace et al. 2005)、ウミガメ類の摂餌行動はほとんど分かっていない。回収システムを使用することで、産卵期以外の時期のウミガメから潜水データが得られ、その摂餌生態が明らかになることを期待している。

Table 2-1. *Descriptive information for study animals*

Individual No.	Sex	Body mass (kg)	Capture (month/year and location)	Release (month/year and location)	Duration of captivity (mo.)
1	f	54.6	12/2002 Selenga River Delta 52.5°N, 106.9°E	6/2003 Listvyanka 51.9°N, 104.9°E	6
2	f	72.8	12/2002 Selenga River Delta 52.5°N, 106.9°E	6/2003 Listvyanka 51.9°N, 104.9°E	6
3	m	83.0	10/2004 Chivirkuy Bay 53.9°N, 109.1°E	10/2004 Chivirkuy Bay 53.9°N, 109.0°E	0
4	f	45.2	4/2005 Offshore in Middle Baikal 52.7°N, 106.9°E	7/2005 Listvyanka 51.9°N, 104.9°E	3

A



B

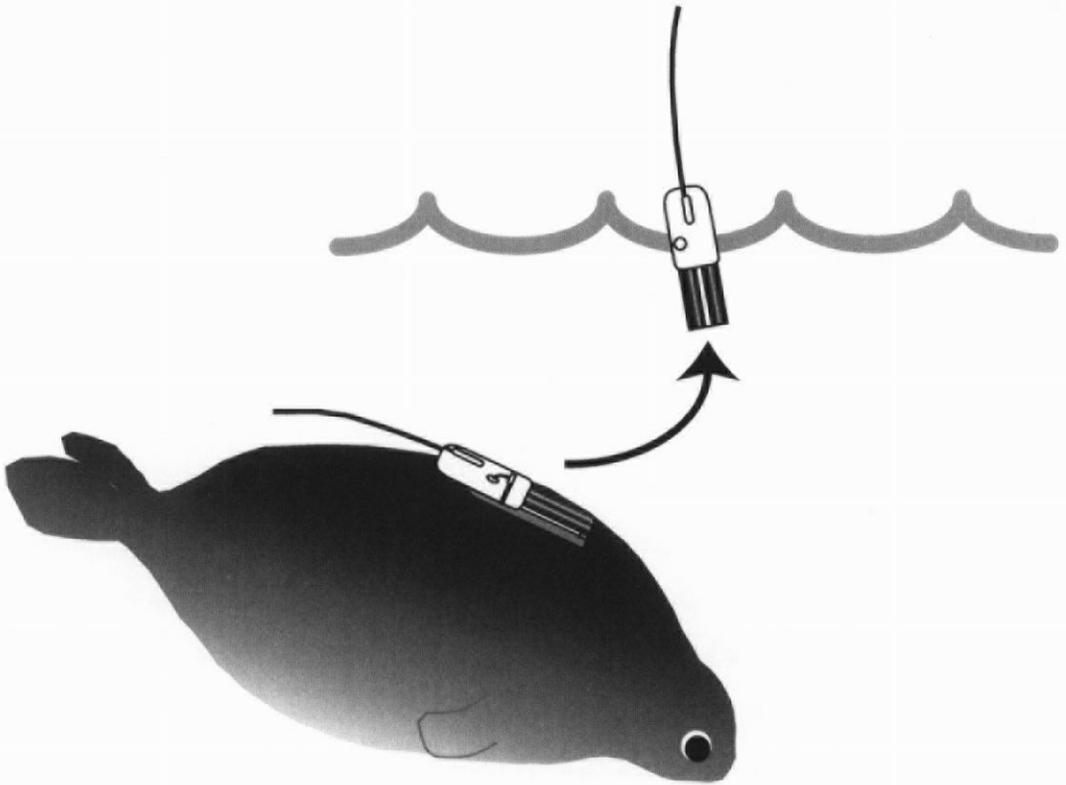


Fig. 2-1 Top and side views of micro-data logger system (A) and an illustration of the system recovery (B).

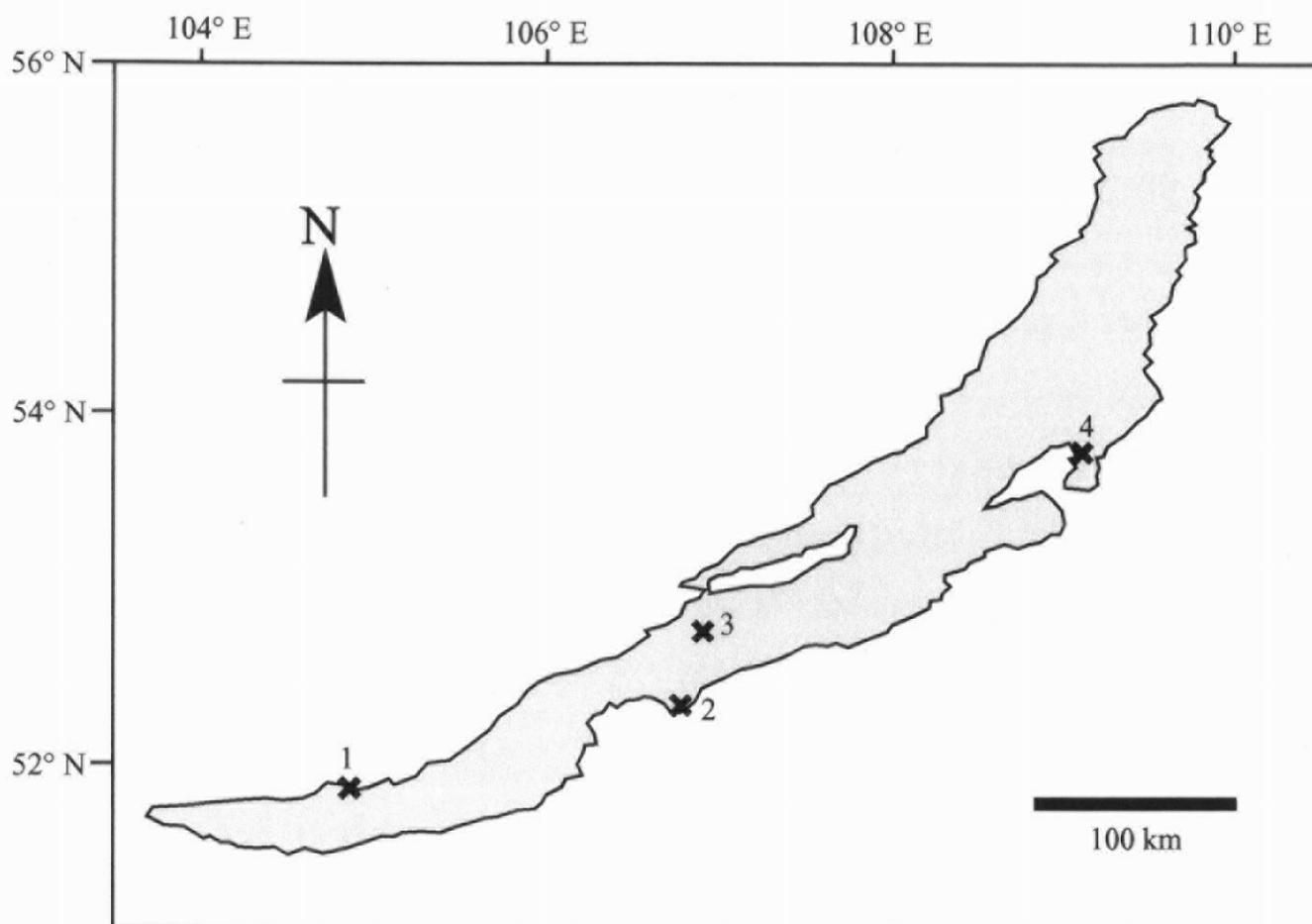


Fig. 2-2 Map of Lake Baikal, showing the locations where the seals were captured and released.

1. Listvyanka, where Individuals 1, 2 and 4 were released.
2. Selenga River Delta, where Individuals 1 and 2 were captured.
3. Off shore in Middle Baikal, where Individual 4 were captured.
4. Chivirkuy Bay, where Individual 3 was captured and released.

第3章 摂餌行動

3-1: 背景と目的

陸上に生息する多くの哺乳類、鳥類と同様、アザラシ、ペンギン等の潜水動物においても、その摂餌行動には昼夜の違いが見られる。例えば、ペンギンは主に昼間に摂餌をし (Wilson et al. 1993; Pütz and Bost 1994; Pütz et al. 1998; Bost et al. 2002)、オットセイは夜間に潜って餌を獲る (Croxall et al. 1985; Boyd and Croxall 1992)。一方、鰭脚類の中には、ウェッデルアザラシ (Kooyman 1975)、キタゾウアザラシ (Le Boeuf et al. 1988; 2000)、ゼニガタアザラシ (Coltman et al. 1997)、カリフォルニアアシカ (Feldkamp et al. 1989) 等、昼夜を問わず摂餌をされると考えられている種がいる。昼と夜とでは、視覚、聴覚、触覚等、感覚器官の有効性が異なるであろう。また、鰭脚類の餌となる多くの生物は、日周鉛直移動を行う (e.g. Stich and Lampert 1981; Wurtsbaugh and Neverman 1988; Scheuerell and Schindler 2003)。従って、昼夜ともに摂餌をする鰭脚類は、昼と夜とで異なる摂餌戦略を用いていると予想される。しかし、鰭脚類が、昼夜でどのように摂餌戦略を変えているか、いまだ明らかになっていない。

この点において、バイカルアザラシは興味深いモデルである。彼らは、昼も夜も摂餌をされると考えられており (Stewart et al. 1996)、また、カジカやヨコエビなどのバイカルアザラシの餌生物は、顕著な日周鉛直移動をする (Melnik et al. 1993; Pankhurst et al. 1994)。従って、バイカルアザラシは、昼夜で異なる摂餌戦略を用いている可能性が高い。

潜水動物の摂餌行動を明らかにするには、データロガーを用いて深度、遊泳速度等の行動データを得るとともに、画像ロガーを用いて動物が見ているものを直接観察する手法が有効である (Davis et al. 1999; 2003; Ponganis et al.

2000; Fuiman et al. 2002; Hooker et al. 2002; Sato et al. 2002; Watanabe et al. 2003; 2006b; Mitani et al. 2004; Takahashi et al. 2004)。本章では、データロガーと画像ロガーを併用し、バイカルアザラシの摂餌行動を調べた。本種における昼夜の摂餌戦略の違いを明らかにすることを目的とする。

3-2 : 材料と方法

3-2-1 : データロガーの詳細

本章では、2個体のアザラシ（アザラシ1と2、Table 2-1）それぞれに、データロガーと画像ロガーをセットにして取り付けた。

(1) 加速度データロガー（UWE1000-PD2GT: 直径 22 mm、長さ 124 mm、空中重量 92 g、リトルレオナルド社製）は、遊泳速度、深度、経験水温を1秒ごと、2軸の加速度を 1/16 秒ごとに記録した。深度は、0.24 m の分解能で、最大 1000 m まで計測可能であった。メモリーは 32 Mbit であった。

(2) デジタル静止画像ロガー（DSL-380DTV: 直径 22 mm、長さ 138 mm、空中重量 73 g、リトルレオナルド社製）は、深度と経験水温を1秒ごと、カラーの静止画像（370×296 ピクセル）を 30 秒ごとに記録した。スタートタイマー機能を使用し、アザラシの放流から2時間後に記録が開始されるようにした。このデジタル静止画像ロガーは光源を備えていない。そのため、搭載された 2 Gbit のメモリーが明るい昼間のうちに使い切られるよう、サンプリング頻度とスタートタイマーを設定した。2 Gbit のメモリーで、約 1300 枚の画像が記録可能である。

3-2-2 : 深度データの解析

アザラシが 2 m 以深まで潜ってから水面に戻ってきたとき、その行動を一回

の潜水と定義した。それぞれの潜水を、潜行 (descent)、ボトム (bottom)、浮上 (ascent) の3つのフェイズに分けた (Fig. 3-1)。潜行フェイズは、潜水の始まりから、深度が初めて僅かでも減少する瞬間までとした。浮上フェイズは、深度が最後に増加する瞬間から、潜水の終わりまでとした。ボトムフェイズは、潜行、浮上フェイズの間とした。

3-2-3 : 加速度データの解析

加速度データロガーによって得られる加速度データには、動的な加速度 (脚鰭の羽ばたき動作による体の推進など) と静的な加速度 (重力加速度など) が混在している。フィルターを使って両者を分けることにより、体軸方向の加速度 (surge) から体軸角度 (body angle) θ を計算した。ここでいう体軸角度とは、アザラシの体軸と水平面とがなす角度、すなわち体軸の頭方向の上下の度合いを示す角度のことである。水平より上を向いている場合を正、下を向いている場合を負の値で表現した (Fig.3-2)。

アザラシが静止しているかもしくは一定速度で動いているとき、体軸方向加速度には重力加速度ベクトルの体軸方向成分が記録される。これを利用して、体軸方向加速度から体軸角度を計算することができる。実際には、遊泳時のアザラシは頻繁に加速、減速を繰り返しており、とりわけ、脚鰭による羽ばたき動作の影響が体軸方向加速度に現れる (Tanaka et al. 2001; Yoda et al. 2001)。しかし、このようなノイズは、体軸角度に起因する加速度に比べて素早く変化し、体軸方向加速度の高周波成分として記録されることから、ハイパスフィルターを使って取り除くことが可能である。フィルター後の体軸方向加速度が、重力加速度ベクトルの体軸方向成分であるとし、アザラシの体軸角度を計算した。

3-2-4: 遊泳速度データの解析

加速度データロガーはプロペラを備えており、動物の遊泳速度を毎秒のプロペラ回転数として記録する。プロペラ回転数という相対的な遊泳速度を、以下に述べる方法で、実際の遊泳速度 (m s^{-1}) に変換した。

アザラシの鉛直移動速度 (= 深度の変化率の絶対値) U_{ver} とその時の体軸角度 θ から求めた計算上の遊泳速度を U_{cal} とする (Fig. 3-3)。

$$U_{ver} = |D_{t+1} - D_t|, \quad (3-1)$$

ただし、 D_{t+1} 、 D_t はそれぞれ時間 $t+1$ 、 t における深度 (m) である。

$$U_{cal} = U_{ver} / \sin|\theta|, \quad (3-2)$$

すなわち、 U_{cal} は、プロペラ回転数とは独立して算出される値である。時々刻々の U_{cal} をデータ全体に渡って計算した。ただし、等式 3-2 において $\sin|\theta|$ が分母にあることから推察されるように、 θ が小さなときは、非現実的なほど大きな U_{cal} が算出されてしまう。従って、 $\sin|\theta| < 0.9$ の条件に当てはまるデータを除外した。 U_{cal} とプロペラ回転数 N との関係を示す散布図を Fig. 3-4 に示す。一つのプロットは、データ全体におけるある瞬間の U_{cal} と、その瞬間に記録されたプロペラ回転数 N との関係を示している。 U_{cal} の値が非連続的なのは、深度センサーの分解能が 0.24 m に限られることに起因している。最少二乗法を用いて両者を線形に回帰した。

アザラシ 1 についての回帰式 :

$$U_{cal} = 0.059123 + 0.069429 * N \quad (R^2 = 0.96), \quad (3-3)$$

アザラシ2 についての回帰式：

$$U_{cal} = 0.101040 + 0.066433 * N \quad (R^2 = 0.96), \quad (3-4)$$

これらの等式を用いてプロペラ回転数を実際の速度 (m s^{-1}) に変換した。遊泳速度の分解能は、プロペラ一回転分に相当する速度の増加分であり、回帰式の傾きで表される。すなわち、アザラシ1 で 0.069 m s^{-1} (等式 3-3)、アザラシ2 で 0.066 m s^{-1} (等式 3-4) である。なお、除外するデータの条件を、 $\sin|\theta| < 0.9$ から、 $\sin|\theta| < 0.8$ 、 $\sin|\theta| < 0.7$ 、 $\sin|\theta| < 0.6$ 、 $\sin|\theta| < 0.5$ へと変化させてみたところ、回帰式の当てはまりはいずれの場合も悪くなった。

各パラメータの推定値は、特に断りがない場合、平均値±標準偏差で示す。 $P < 0.05$ の場合に統計的に有意であるとした。

3-3 : 結果

回収されたデータロガーから、アザラシ1、2それぞれについて20時間のデータが得られた。アザラシ1については174回、アザラシ2については162回の潜水が記録されていた。アザラシ1による最初の10回の潜水、およびアザラシ2による最初の11回の潜水は、その到達深度が3-8 m と浅く、おそらく沿岸部の浅い湖底の影響を受けていた。これらの潜水は、バイカルアザラシの一般的な潜水行動を記述するのに不適當なため、解析から除外した。解析に用いた計315回の潜水で、平均の潜水深度は $68.9 \pm 53.3 \text{ m}$ 、最大の潜水深度は245 m であった。また、平均の潜水時間は 6.0 ± 2.8 分、最大の潜水時間は13.5分であった。

アザラシ1 に装着したデジタル静止画像ロガーには水が入り、メモリーの約

半分にあたる 700 枚の画像しか得られなかった。餌生物が写った画像は一枚もなかった。アザラシ 2 に装着した画像ロガーからは、メモリー一杯に相当する 1315 枚の画像が得られた。そのうちの一枚からカジカの仲間 *Comephorus* sp. が確認された (Fig. 3-5)。この魚は、バイカルアザラシの主要な餌生物であることが知られている (Thomas et al. 1982; Pastukhov 1993; Pankhurst et al. 1994)。

アザラシ 1 も 2 も、データが記録された 20 時間の間、ほとんど休みなく潜水を繰り返していた (Fig. 3-6)。全体の記録時間に占める潜水時間の割合は、アザラシ 1 で 78%、アザラシ 2 で 82%であった。アザラシ 1 も 2 も、昼間は 50 m 程度の浅い潜水を繰り返したが、夕暮れ時には 150 m 以上の深い潜水をした。潜水深度は、その後、夜が更けるにしたがって少しずつ浅くなり、夜中に最も浅くなった後、今度は少しずつ深くなっていった。夜明け頃には、夕暮れ時と同じく 150 m 以上の深い潜水が見られた。

アザラシ 1 と 2 の両個体において、潜水中に、速度を急に上げたり下げたりする動きが見られた (Fig. 3-7)。(平均速度+標準偏差速度×3) を上回る急な加速を「加速行動 (acceleration event)」と名づけた。(平均速度-標準偏差速度×3) を下回る急な減速を「減速行動 (deceleration event)」と名づけた。加速行動と減速行動の際には体軸角度が変化していた (Fig. 3-7)。アザラシ 1、2 において、それぞれ、78% (N=45) と 83% (N=105) の加速行動で、体軸角度が正であった (つまり、水面方向に向かって加速していた)。減速行動については、体軸角度が正である割合は、アザラシ 1 で 85% (N=252)、アザラシ 2 で 52% (N=172) であった。加速行動が見られた深度 (アザラシ 1: 37.2 ± 14.6 m, N=45; アザラシ 2: 32.2 ± 12.9 m, N=105) は、減速行動が見られた深度 (アザラシ 1: 60.2 ± 48.6 m, N=252; 76.2 ± 51.4 m, N=172) に比べ、有意に浅かった (Mann-Whitney U-test: アザラシ 1, $P < 0.01$; アザラシ 2, $P < 0.0001$)。また、

加速行動が見られた深度の範囲（アザラシ1：10-67 m, $N=45$; アザラシ2：3-58 m, $N=105$ ）は、減速行動が見られた深度の範囲（アザラシ1、3-205 m, $N=252$; アザラシ2、3-234 m, $N=172$ ）よりも狭かった。Fig. 3-5 に示した *Comephorus* sp.の画像は、加速行動の最中に撮影されたものであった。加速行動中に撮影された画像は計 26 枚あったが、残りの 25 枚には何も写っていなかった。

両個体の潜水行動パターンにおいて、昼と夜とでは、

(1) 潜水深度の連続的な変化の仕方

(2) 加速行動と減速行動の見られる頻度

という2つの観点から明確な違いが見られた (Fig. 3-6)。そこで、以下の解析では、日の入り (22:22) と日の出 (5:41) の時刻に基づき、記録された全ての潜水を「昼間の潜水 (day dive)」と「夜間の潜水 (night dive)」に分けた。昼間の潜水では、ときおり見られる加速行動を除いて速度がほぼ一定に保たれており、潜行、ボトム、浮上の3つのフェイズで遊泳速度に有意な差はなかった (1-way ANOVA: アザラシ1, $P=0.06$; アザラシ2, $P=0.25$, Table 3-1)。夜間の潜水では、3つのフェイズの遊泳速度が有意に異なり (1-way ANOVA: アザラシ1, 2, $P<0.0001$)、ボトムフェイズでの速度が、潜行フェイズ (Fisher's PLSD post hoc test: アザラシ1, 2, $P<0.0001$) や浮上フェイズ (Fisher's PLSD post hoc test: アザラシ1, 2, $P<0.0001$) に比べて有意に小さかった (Table 3-1)。潜水中の平均速度は、昼間の潜水のほうが、夜間の潜水よりも有意に大きかった (Mann-Whitney *U*-test: アザラシ1, 2, $P<0.0001$)。一回の潜水当たりの加速行動の回数は、昼間の潜水のほうが有意に多かった (Mann-Whitney *U*-test: アザラシ1, 2, $P<0.0001$)。一回の潜水当たりの減速行動の回数は、夜間の潜水のほうが有意に多かった (Mann-Whitney *U*-test: アザラシ1, 2, $P<0.0001$)。

3-4 : 考察

バイカルアザラシは、2個体とも昼夜で異なる潜水パターンを示した。これは、異なる餌生物を追いかける、昼夜の摂餌行動の違いを示していると考えられ、以下にその根拠を述べる。なお、バイカルアザラシの主要な餌生物は、ゴロミヤンカと呼ばれる中層性のカジカ (*Comephorus baicalensis*, *C. dybowskii*)、底棲性のカジカ (*Cottocomephorus grewingki*, *C. comephoroides*)、*Macrohectopus branickii* 等のヨコエビである (Thomas et al. 1982; Melnik et al. 1993; Pastukhov 1993; Pankhurst et al. 1994)。

昼間の潜水は、(1) 潜行、ボトム、浮上フェイズに関わらず速度が一定であること、(2) ボトムフェイズで加速行動が見られること、この2点に特徴があった。加速行動の最中に撮られた画像には、バイカルアザラシの餌生物であるカジカの仲間 *Comephorus sp.* が写っていた。これは、昼間の潜水中、アザラシがこれら中層性の魚を追いかけていたことを示す。*C. baicalensis* と *C. dybowskii* はバイカル湖で最も個体数の多い魚種であり、両種とも、表層から深度 1600 m の湖底近くまで、幅広い深度帯にわたって生息することが知られている (Starikov 1977)。アザラシ 1 も 2 も、加速行動の最中、体軸角度を正にして水面に向かって泳いでいた。これは、アザラシが視覚に頼って餌を追いかけていることを示唆している。動物装着型ビデオカメラを用いた調査により、ウェッデルアザラシ *Leptonychotes weddellii* は、暗い水中から明るい水面を見上げることで魚のシルエットを視覚的に捉えることが報告されており (Davis et al. 1999)、バイカルアザラシも同じ摂餌戦略を用いていると考えられる。また、*Comephorus sp.* の目は背中側によっており、下方向は見にくくなっている (Pankhurst et al. 1994) ことから、アザラシが下から追いかけるのは、餌生物

の形態的特徴に合わせた戦略かもしれない。加速行動は平均で 7 秒間継続し、その間にアザラシが泳いだ距離は平均 11 m であった。これは、この距離から、アザラシが餌を視覚的に捉えていたことを示唆している。加速行動中に撮影された画像 26 枚のうち、*Comephorus sp.* が写っていたのは僅かに一枚であった。このことから、アザラシは、加速行動の間中 *Comephorus sp.* を追いかけて回しているのではなく、ある距離から狙いをつけて獲物に近寄り、瞬間的に捕食するものと考えられる。*Comephorus sp.* は深度 1600 m の湖底近くまで分布するのに対し (Starikov 1977)、全ての加速行動は深度 67 m 以浅で記録された。67 m という深度は、アザラシが視覚でこの餌生物を捉えることのできる限界深度を示しているといえる。

夜間の潜水には、2つの顕著な特徴が見られた。一つは遊泳速度である。平均遊泳速度は昼間の潜水よりも遅く、また、それぞれの潜水のボトムフェイズにおいて減速行動が見られた。もう一つの特徴は、アーチを描く潜水深度の連続的な変化である (Fig. 3-6)。アザラシが泳いでいたバイカル湖の沖は水深が 1000 m 以上あり、アザラシの潜水深度よりもはるかに深いことから、記録された潜水深度の変化は湖底による影響とは考えられない。これら 2 つの特徴を合わせると、夜間の潜水は、*Macrohectopus branickii* 等のヨコエビを狙った摂餌行動だと考えられる。ペンギン各種の中で、群集団を形成する小さな甲殻類を捕食する種 (アデリーペンギン *Pygoscelis adeliae*) は、摂餌の際に遊泳速度を下げ、逆に、大きな魚を捕食する種 (キングペンギン *Aptenodytes patagonicus*) は、摂餌の際に速度を上げることが知られている (Wilson et al. 2002)。水中の生物の最大遊泳速度はそのサイズに強く依存し、大きな生物ほど速く泳ぐことができる (Peters 1983)。*M. branickii* は 30 mm 以下の小さな生物で、群集団を形成することが知られている (Melnik et al. 1993)。そのような小さな餌生物

の集団を捕食するために、バイカルアザラシはボトムフェイズで速度を下げるのではないだろうか。夜間の潜水で見られた減速行動は、ヨコエビを捕らえ、飲み込む行動に対応していると考えられる。加速行動が昼間、浅い深度帯で見られたのに対し、減速行動は、夜間、幅広い深度帯で記録された。これは、アザラシが夜間に摂餌をする際、視覚以外の感覚器官を使っていることを示唆している。Dehnhardt et al. (2001) は、目隠しをしたゼニガタアザラシ *Phoca vitulina* が、ヒゲで水流を感知し、プールの中でミニチュア潜水艦を追跡することができたと報告している。夜間の摂餌行動では、ヒゲによる触覚が重要な役割を果たしているだろう。バイカル湖のヨコエビは顕著な日周鉛直移動を示すことが知られている。Melnik et al. (1993) は、バイカル湖の Chivyrkuy 湾内における水深 200 m の地点において、プランクトンネットと音響機器による調査を行い、*M. branickii* の日周鉛直分布を明らかにした。それによると、サイズや雌雄によって滞在深度は異なるものの、*M. branickii* 全体としては、昼間は 150-190 m の深い深度帯に滞在し、夜間に 40-120 m まで上がってくる。このようなヨコエビの日周鉛直移動は、夜間に見られたバイカルアザラシの潜水深度の連続的な変化と一致する。アザラシ 1 も 2 も、日の入りの前後に 150 m 以上の深い潜水を行った。この時間帯に、ヨコエビが、アザラシが利用できる深度帯まで上がってくるのだろう。その後、アザラシの潜水深度は次第に浅くなり、夜中を境にして今度は深くなり始める。アザラシは夜間、ヨコエビの滞在深度に合わせて潜水深度を変えていると考えられる。このような潜水深度の連続的な変化は、ナンキョクオットセイ *Arctocephalus gazella* (Croxall et al. 1985) とキタゾウアザラシ *Mirounga angustirostris* (Le Boeuf et al. 1988) で報告されている。

Pastukov (1993) は、バイカルアザラシの消化管内容物の調査結果を報告し

ている。それによると、本種は確かにヨコエビ *M. branickii* を捕食するが、それらは餌生物の一部分に過ぎず、主要な餌は *Comephorus* 属のカジカの仲間であるという。一方、Yoshii et al. (1999) は、安定同位体を用いた調査から、バイカルアザラシの餌生物に占めるカジカの仲間とヨコエビの割合をそれぞれ 46% と 54% と計算し、バイカルアザラシにとってヨコエビは、カジカの仲間と同様に重要だと主張した。データロガーと画像ロガーを用いた本研究の結果は、バイカルアザラシは昼間にカジカの仲間を、夜間にヨコエビを捕食することを示唆し、従って Yoshii et al. (1999) の主張を支持するものである。

本章の結論を以下にまとめる。バイカルアザラシは、昼夜で異なる摂餌行動を示した。昼間、彼らは、カジカの仲間 *Comephorus* sp. など中層性の魚を捕食していた。おそらくは視覚を使い、下から獲物に近づいて加速して捕らえていた。一方、夜間には、*Macrohæctopus branickii* など日周鉛直移動するヨコエビ類を追いかけて連続的に潜水深度を変化させていた。ヨコエビ類の群集団に入ってから速度を落とし、ヒゲによる触覚で捕らえていたと考えられる。

Table 3-1. Values of dive variables for day and night dives for each individual. See Results' for definition of acceleration and deceleration events. Values are means \pm SD. Mann-Whitney U-test was used to test between day and night dives. To test between descent, bottom and ascent, 1-way ANOVA was used. * $P < 0.0001$. NS, not significant

		Day dives		Night dives
<i>N</i>		100		64
Individual 1	Dive depth (m)	89.6 \pm 60.9	*	45.4 \pm 38.6
	Dive duration (min)	5.7 \pm 2.6	NS	5.6 \pm 3.1
	Swim speed in dive ($m s^{-1}$)	1.1 \pm 0.1	*	0.8 \pm 0.1
	in descent ($m s^{-1}$)	1.1 \pm 0.1	} NS *	0.9 \pm 0.1
	in bottom ($m s^{-1}$)	1.1 \pm 0.2		0.8 \pm 0.1
	in ascent ($m s^{-1}$)	1.1 \pm 0.2		1.0 \pm 0.1
	Acceleration events per dive	0.46 \pm 0.82	*	0 \pm 0
Deceleration events per dive	0.36 \pm 0.95	*	3.36 \pm 3.76	
<i>N</i>		106		45
Individual 2	Dive depth (m)	60.3 \pm 49.5	NS	70.0 \pm 47.5
	Dive duration (min)	5.4 \pm 2.6	*	8.2 \pm 2.9
	Swim speed in dive ($m s^{-1}$)	1.2 \pm 0.3	*	0.9 \pm 0.1
	in descent ($m s^{-1}$)	1.2 \pm 0.2	} NS *	1.0 \pm 0.2
	in bottom ($m s^{-1}$)	1.2 \pm 0.3		0.8 \pm 0.1
	in ascent ($m s^{-1}$)	1.2 \pm 0.2		1.1 \pm 0.1
	Acceleration events per dive	0.98 \pm 1.35	*	0 \pm 0
Deceleration events per dive	0.21 \pm 0.79	*	3.33 \pm 2.82	

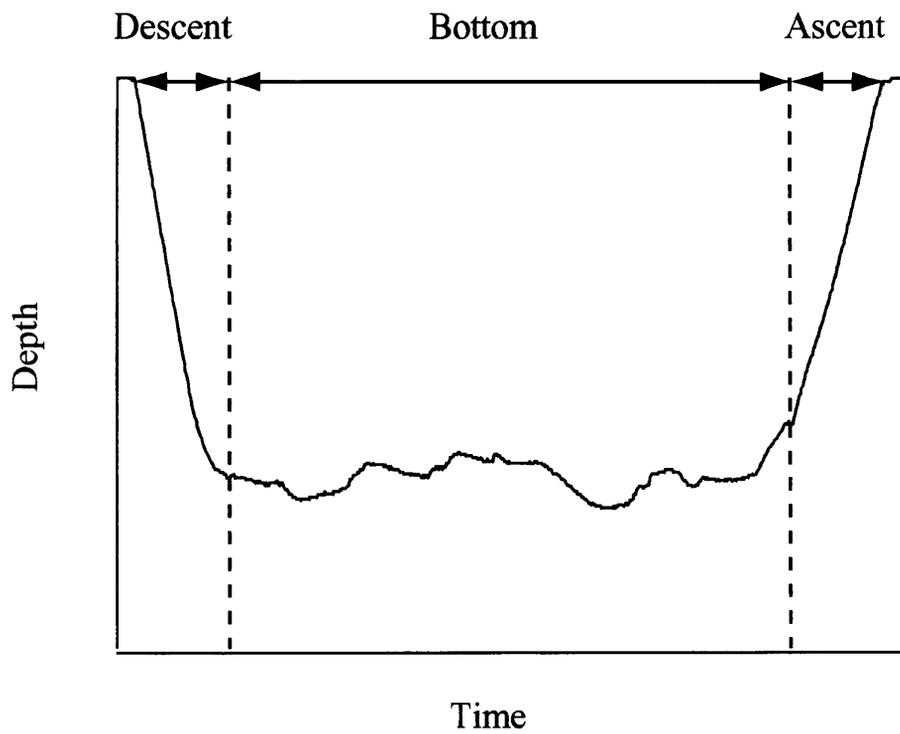


Fig. 3-1 Schematic representation showing how dives are subdivided into a descent phase (from the beginning of a dive to the time of the first ascent), an ascent phase (from the time of the last descent to the end of the dive), and a bottom phase (the time between the end of descent and beginning of ascent).

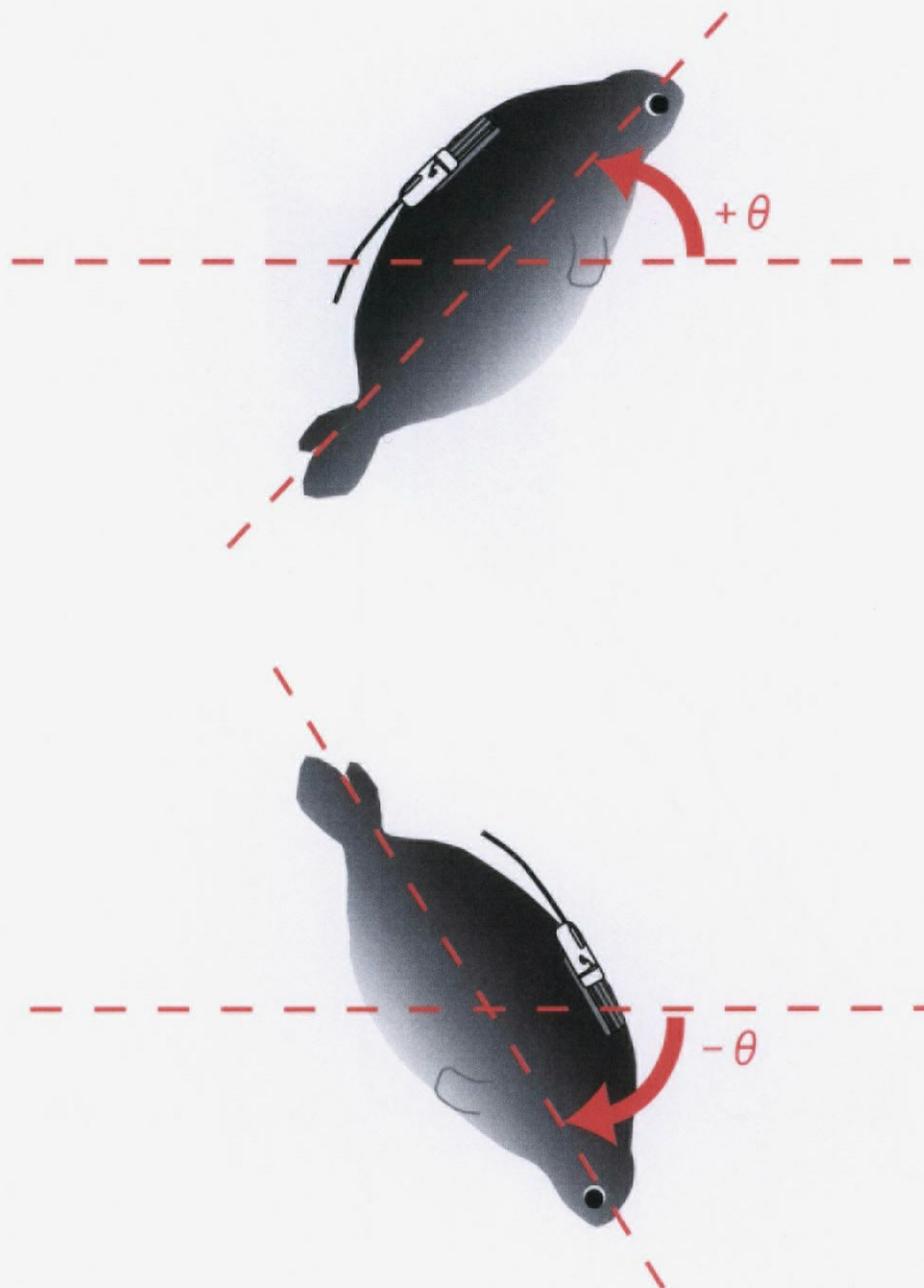


Fig. 3-2 Schematic representation showing how body angle is defined.

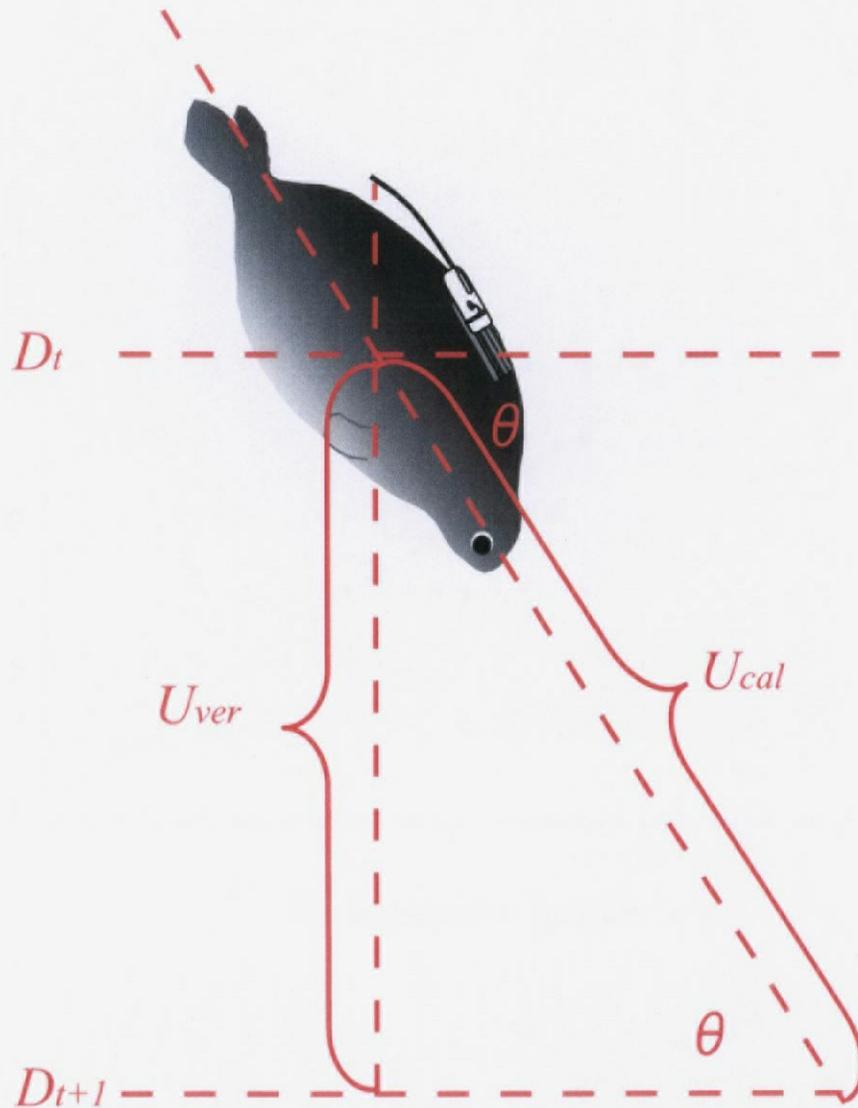


Fig. 3-3 Schematic representation showing how vertical speed (U_{ver}) and calculated speed (U_{cal}) are defined. D_t and D_{t+1} are depths (m) at t and $t+1$ (s), respectively. θ is the angle between long axis of seal's body and water surface.

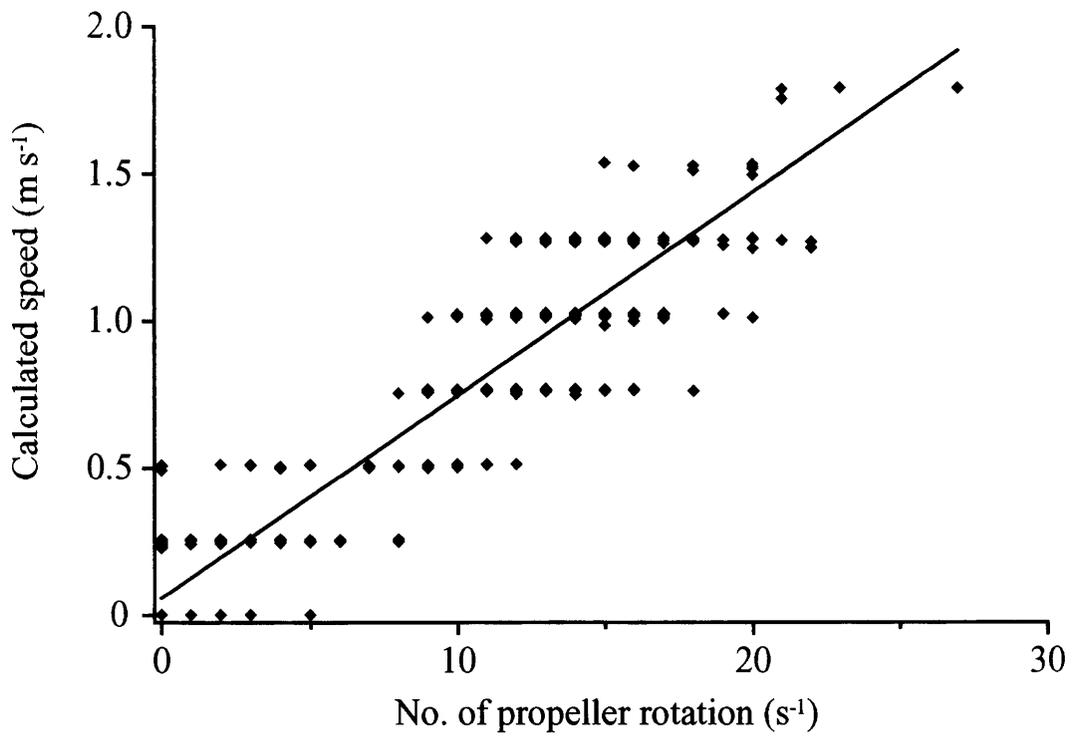


Fig. 3-4 Typical relationship between the number of propeller rotation of the logger and the speed calculated from depth change and body angle for Individual 1. Only the data with $\sin |\theta| > 0.9$ are used (see 'Materials and methods' for details). The linear regression line is also shown.

A



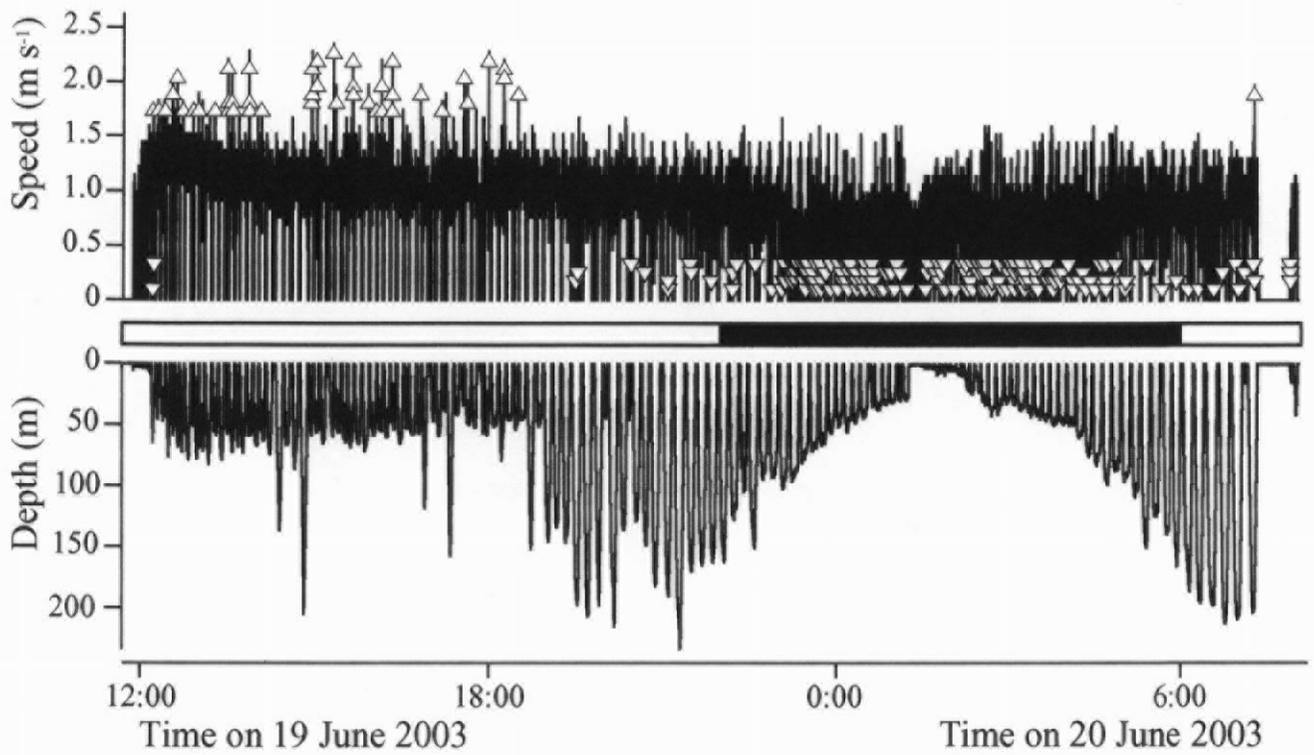
B



10 cm

Fig. 3-5 Pelagic sculpins *Comephorus* sp., the primary prey of *Phoca sibirica*. (A) *Comephorus* sp. (taken with digital stillpicture logger attached to Individual 2 at 14:32 h at 54 m depth, looking forward over the seal's back), (B) *C. baicalensis* caught by a trawl.

A Individual 1



B Individual 2

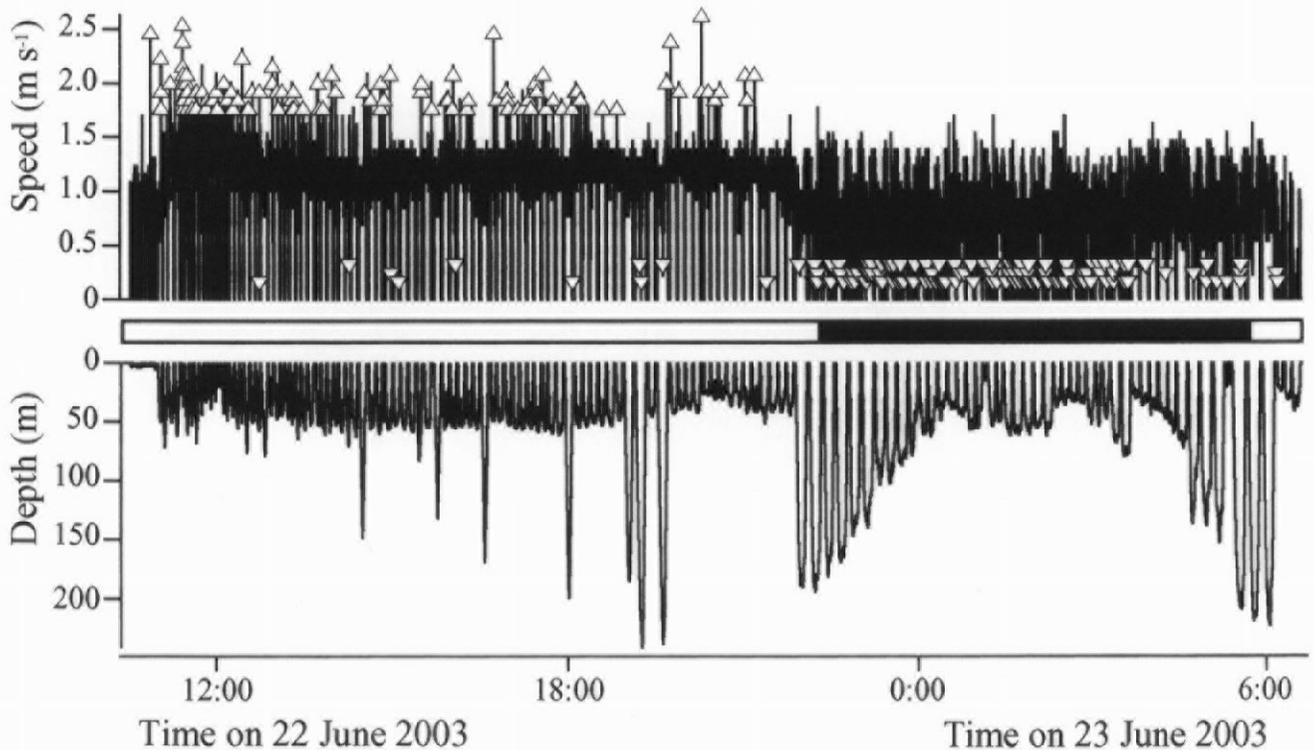
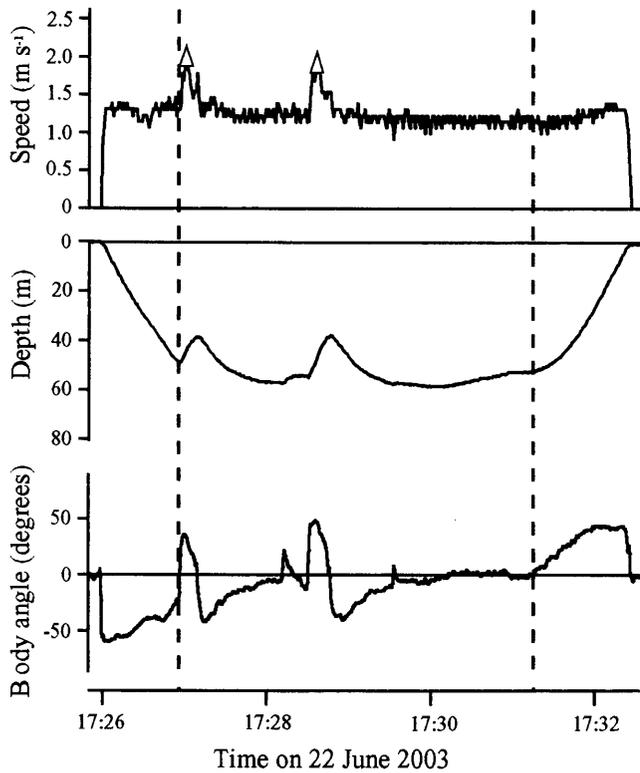


Fig. 3-6 Swimming speed (upper graphs) and dive profiles (lower graphs) in relation to time of day for (A) Individual 1 and (B) Individual 2. Symbols of Δ and ∇ show acceleration and deceleration events, respectively (see 'Results' for definition of events). Horizontal bars show daytime (white) and nighttime (black).

A Day dive



B Night dive

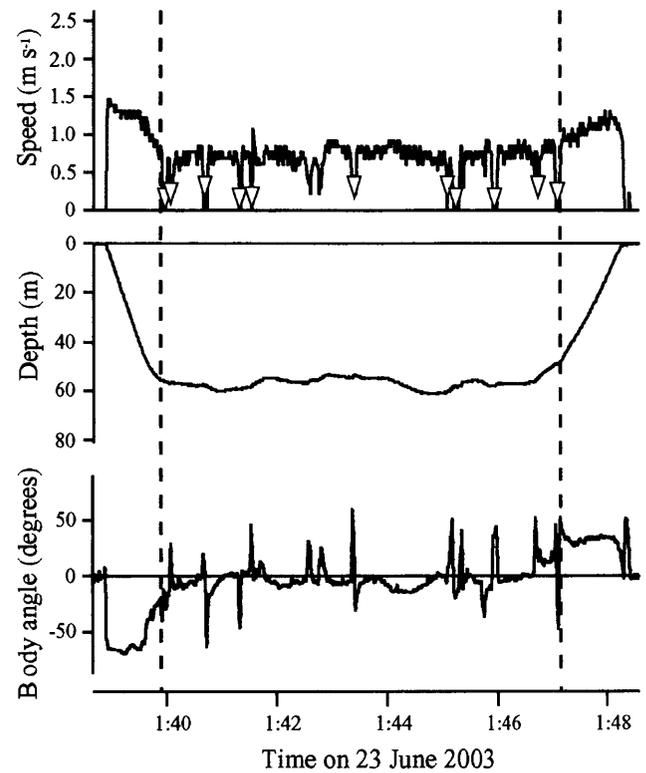


Fig. 3-7 (A) Typical day dive; (B) typical night dive, showing swimming speed, dive depth and body angle (i.e. angle between long axis of seal's body and water surface, with positive values indicating ascent and negative descent). Symbols of Δ and ∇ show acceleration and deceleration events, respectively (see 'Results' for definition of events). Vertical dashed lines separate dive into three phases: descent, bottom and ascent.

第4章 浮力への対応

4-1: 背景と目的

アザラシ、ペンギン、ウミガメ、クジラ等の潜水動物は、水中を泳ぐ際、抗力、揚力とともに浮力の影響を強く受ける。浮力は、以下の等式で表される通り、動物の体密度と水の密度との差で決まる。

$$B = (\rho_{water} - \rho_{animal}) \cdot V \cdot g, \quad (4-1)$$

ここで、 B は浮力 (N)、 ρ_{water} 、 ρ_{animal} はそれぞれ水と動物の密度 (kg m^{-3})、 V は動物の体積 (m^3)、 g は重力加速度 ($=9.8 \text{ m s}^{-2}$) を示す。変数である B 、 ρ_{water} 、 ρ_{animal} 、 V は斜体で示す。 ρ_{water} が ρ_{animal} より大きいとき、浮力は正の値をとり、鉛直上向きにはたらく。 ρ_{water} が ρ_{animal} より小さいときは、浮力は負の値をとり、鉛直下向きにはたらく。潜水動物の進行方向と浮力の方向が逆の場合、彼らは浮力に対抗するため、移動エネルギーを余分に消費することになる。一方、進行方向と浮力の方向が一致した場合は、移動エネルギーを節約することができる。浮力が潜水動物のエネルギー収支に深く影響することが、カモを使った実験で示されており (Stephenson et al. 1989; Lovvorn et al. 1991; Stephenson 1994)、おそらくカモ以外の潜水動物でも同様であろう。彼らは、その生活の大部分を占める潜水行動において、浮力にうまく対処しなければならない。

潜水中の動物は、アザラシなら脚蹼、クジラなら尾蹼、ペンギンなら翼など、翼状の器官を羽ばたかせて推進力を得る。彼らが浮力にどう対処しているのか、それを理解するためには、潜水中の羽ばたき動作 (ストローク) をモニタリングする必要がある。近年、動物装着型の加速度計 (Nowacek et al. 2001; Sato et

al. 2002; 2003; van Dam et al. 2002; Watanuki et al. 2003; 2005; 2006; Lovvorn et al. 2004; Miller et al. 2004; Goldbogen et al. 2006; Kato et al. 2006)、ビデオカメラ (Williams et al. 2000; 2004; Davis et al. 2001)、磁気センサー (Wilson and Liebsch, 2002; Hays et al. 2004) などが開発され、それが可能になった。これらの研究により、それぞれの潜水動物が、それぞれの浮力に応じたストロークパターンを示すことが分かってきた。例えば、アザラシの場合、潜行時には脚鰭の動きを止めて負の浮力を利用して進む、すなわちグライディングするが、浮上時には連続してストロークする傾向がある (Williams et al. 2000; Davis et al. 2001; Sato et al. 2003)。一方、鳥類 (Sato et al. 2002; Wilson and Liebsch 2002; Watanuki et al. 2003; 2005; 2006; Kato et al. 2006) や鯨類の一部 (Nowacek et al. 2001; Miller et al. 2004) は、正の浮力に対抗するため潜行時にストロークし、浮上時にはグライディングする。

アザラシなどの海生哺乳類は、厚い脂皮 (blubber) をもっており、その量によって浮力が変化する。脂肪は水より密度が低いのに対し、非脂肪組織は水より密度が高いため、脂肪を多くもつ動物ほど ρ_{animal} が低くなり、浮力が正に傾く (Webb et al. 1998; Beck et al. 2000; Biuw et al. 2003)。このように、海生哺乳類の ρ_{animal} は体脂肪率に依存し、同じ種でも個体によりまた季節により異なる。体内の空気量も ρ_{animal} に影響するが、アザラシは、オットセイ (Hooker et al. 2005) やハクジラ類 (Ridgway et al. 1969) と異なり、息を吐いてから潜水を始めることから (Falke et al. 1985)、その影響は小さいと考えられる。それに加え、体内の残気は深度とともに急激に圧縮されるので、潜水中にはその影響がさらに小さくなる (Biuw et al. 2003)。種内の ρ_{animal} の違いはストロークパターンに影響することが予想され、実際、ウェッデルアザラシ *Leptonychotes weddellii* (Sato et al. 2003) とマッコウクジラ *Physeter macrocephalus* (Miller

et al. 2004) において、種内個体間のストロークパターンの違いが報告されている。Sato et al. (2003) は、ウェッデルアザラシの（胴回り／標準体長）を太り具合の指標として用い、太った個体はストロークとグライディングを交互に行いながら潜行するのに対し、痩せた個体はもっぱらグライディングで潜行することを示した。しかし、Sato et al. (2003) の実験で用いられたアザラシの一部は、氷に開いた呼吸穴の位置や遠浅の海底地形による影響で、潜水中の体軸角度が 30 度以下に制限されていた。浮力ベクトルの遊泳方向成分の大きさは、動物の体軸角度を θ とすると、浮力の大きさに $\sin|\theta|$ をかけたものであり、体軸角度が浅くなればなるほど小さくなる。従って、Sato et al. (2003) の実験では、ストロークパターンに対する浮力の影響が、浅い体軸角度に覆い隠されていた可能性がある。種内個体間の ρ_{animal} の違いがストロークパターンに影響を与えるという仮説は未だ立証されていない。

本章では、この仮説を検証するために 2 つの実験を行った。まず、実験 1 において、加速度データロガーをバイカルアザラシ *Phoca sibirica* 3 個体（アザラシ 1～3、Table 2-1）に取り付け、種内個体間のストロークパターンの違いを調べた。実験は、バイカル湖が氷に覆われていない時期に、アザラシの潜水深度より水深が深い場所で実施された。従って、Sato et al. (2003) とは違い、アザラシの体軸角度が制限されることはない。実験 1 において個体間のストロークパターンの違いを確認した後、実験 2 を行った。実験 2 では、バイカルアザラシ 1 個体（アザラシ 4、Table 2-1）に加速度データロガーと鉛の重りを取り付けた。重りを一定時間で切り離すことにより、同一個体から重り有りの状態（ ρ_{animal} が高い状態、weighted condition）と重り無しの状態（ ρ_{animal} が低い状態、unweighted condition）の 2 つの状態の行動データを得た。 ρ_{animal} の違いがストロークパターンに影響を与えるという仮説が正しいとすれば、2 つの状態です

トロックパターンが異なるはずである。重り有りの状態では、無しの状態に比べ、潜行時にはより長いグライディングをし、浮上時にはより頻繁にストロークすることが予想される。

4-2: 材料と方法

4-2-1: データロガーの詳細

本章では2種類のデータロガーを用いた。UWE1000-PD2GT (直径 22 mm、長さ 124 mm、空中重量 92 g、リトルレオナルド社製) と W1000-3MPD3GT (直径 26 mm、長さ 175 mm、空中重量 135 g、リトルレオナルド社製) である。PD2GT はアザラシ 1 と 2 (ともに実験 1) に用い、3MPD3GT はアザラシ 3 (実験 1) とアザラシ 4 (実験 2) に用いた。PD2GT は、遊泳速度、深度、経験水温を 1 秒ごと、2 軸の加速度を 1/16 秒ごとに記録した。メモリーは 32 Mbit であった。3MPD3GT は、遊泳速度、深度、経験水温、3 軸の地磁気を 1 秒ごと、3 軸の加速度を 1/16 秒ごと (アザラシ 3) もしくは 1/32 秒ごと (アザラシ 4) に記録した。メモリーは 512 Mbit であった。PD2GT においても 3MPD3GT においても、計測できる最大深度は 1000 m であり、分解能は 0.24 m であった。PD2GT もしくは 3MPD3GT の他、それぞれのアザラシにデジタル静止画像ロガー (DSL-380DTV: 直径 22 mm、長さ 138 mm、空中重量 73 g、リトルレオナルド社製) を取り付けた。本研究では、アザラシのストロークパターンを調べるのが目的であったため、3MPD3GT から得られた地磁気データおよび DSL-380DTV から得られた静止画像は解析に用いなかった。

データロガー回収のための機器 (浮力材、VHF 発信器など、Fig. 2-1) も含めた装置全体の空中重量は、PD2GT システム (アザラシ 1、2) で 360 g、3MPD3GT システム (アザラシ 3、4) で 370 g であった。両システムとも正の浮力をも

ち、その水中重量は、PD2GT システム（アザラシ 1、2）で-110 g、3MPD3GT システム（アザラシ 3、4）で-85 g であった。これらの機器がアザラシの遊泳行動に与える影響については 4-4-4 で考察する。

実験 2 では、データロガーに加え、アザラシの背中に鉛の重り（長さ 10cm、幅 9 cm、高さ 1.5 cm、空中重量 1.45 kg）を取り付けた。余分な抗力がなるべくかからないよう、形が平らで角が丸い重りを用いた。それをデータロガーの後方に装着することで、重り有りの状態と無しの状態とで前面投影面積が変わらないようにした。重りは、タイマー式切り離し装置（リトルレオナルド社製）により、アザラシを放流した 24 時間後に動物の体から切り離された。一方、データロガーは 72 時間後に切り離されて回収された。

4-2-2： 深度、遊泳速度データの解析

深度データに関しては、3-2-2 で述べた方法で潜水を定義し、また 1 回の潜水を潜行 (descent)、ボトム (bottom)、浮上 (ascent) の 3 つのフェイズに分けた。

遊泳速度データに関しては、3-2-4 で述べた方法で、毎秒のプロペラ回転数を実際の遊泳速度 (m s^{-1}) に変換した。

アザラシ 1 についての回帰式：

$$U_{cal} = 0.059123 + 0.069429 * N \quad (R^2 = 0.96), \quad (4-2)$$

アザラシ 2 についての回帰式：

$$U_{cal} = 0.101040 + 0.066433 * N \quad (R^2 = 0.96), \quad (4-3)$$

アザラシ 3 についての回帰式：

$$U_{cal} = 0.078603 + 0.020201 * N \quad (R^2 = 0.89), \quad (4-4)$$

アザラシ4についての回帰式：

$$U_{cal} = 0.085606 + 0.018973 * N \quad (R^2 = 0.96), \quad (4-5)$$

遊泳速度の分解能は、プロペラ一回転分に相当する速度の増加分であり、回帰式の傾きで表される。すなわち、アザラシ1で 0.069 m s^{-1} (等式 4-2)、アザラシ2で 0.066 m s^{-1} (等式 4-3)、アザラシ3で 0.020 m s^{-1} (等式 4-4)、アザラシ4で 0.019 m s^{-1} (等式 4-5) であった。アザラシ3と4における分解能がアザラシ1と2におけるそれよりも高いのは、使用したデータロガーの違いに起因する。すなわち、前者で使用した **W1000-3MPD3GT** のプロペラが、後者で使用した **UWE1000-PD2GT** のそれよりもよく回転することを示している。このあと 4-2-6 で述べるような遊泳速度の解析を行うには、なるべく分解能の高いデータが望まれる。

4-2-3： 加速度データの解析

加速度データロガーによって得られる加速度データには、動的な加速度（脚鰭のストロークによる体の推進など）と静的な加速度（重力加速度など）が混在している。フィルターを使って両者を分けることにより、左右方向の加速度（sway）から脚鰭によるストロークを取り出し、また、体軸方向の加速度（surge）から体軸角度（アザラシの体軸と水平面とがなす角度）を計算した。体軸方向の加速度から体軸角度を計算する方法は 3-2-3 で述べた通りである。ここでは、左右方向の加速度からストロークを取り出す方法を記述する。

左右方向の加速度には、アザラシのローリング（rolling）に由来する低周波成分が含まれている。脚鰭によるストロークの情報を取り出すため、ハイパスフィルターを用いてこの低周波成分を取り除いた。高周波と低周波とをわける適

切なフィルター周波数を調べるため、まず、左右方向の加速度データを高速フーリエ変換し、パワースペクトル濃度を計算した。そして、脚鰭によるストロークに対応した周波数が山になって現れることを確認した (Fig. 4-1)。山の周波数は個体ごとに異なり、アザラシ 1～4 に対し、それぞれ 1.25, 1.19, 0.63, 1.25 Hz であった。山の周波数より低い周波数帯に明白な谷間が見られるため (Fig. 4-1)、その谷間の周波数を境にして高周波と低周波に分解した。谷間の周波数は、アザラシ 1～4 に対し、それぞれ 0.75, 0.69, 0.44, 0.75 Hz であった。左右方向の加速度にハイパスフィルターをかけた後、2項スムージング (Marchand and Marmet 1983) を 10 回適用し、ストローク周波数よりも高周波のノイズを取り除いた。以上の処理を施した後の波形から、振幅の絶対値がある閾値よりも大きい山と谷をストロークとして抽出した (Fig. 4-2)。閾値は、時系列グラフを目で見て適切な値を決定し、アザラシ 1～4 に対し、それぞれ 0.2, 0.4, 0.3, 0.5 m s^{-2} とした。アザラシは脚鰭を左右に打ち振るって推進力を発生させるが、加速度の山と谷の両方が、右から左もしくは左から右という一回のストロークに対応している。潜行、浮上時のストローク頻度は、ストロークの回数を潜行もしくは浮上の時間で割ったものとした。

4-2-4 : ストロークパターンの解析のためのデータ選択

本章では、バイカルアザラシの潜水深度、潜水時間、水面滞在時間を報告した後、浮力がストロークパターンに与える影響を調べる。後者の解析では、次の2つの条件を設けて使用する潜水データを絞り込んだ。

(条件 1) 潜行時および浮上時における体軸角度の平均は、30 度よりも深いこと。この条件を設けることにより、潜水中にはたらく浮力ベクトルの体軸方向

成分の大きさが、浮力の大きさに $\sin(30^\circ)=0.5$ をかけたものより大きくなる。従って、浮力がストロークパターンに与える影響がより明瞭になる。なお、この閾値 30 度を上に 15 度、あるいは下に 15 度ずらして同じ解析を試みたが、いずれの場合も、このあと 4-3 で述べる結果に変化は見られなかった。

(条件 2) 潜行フェイズ終了時の深度および浮上フェイズ開始時の深度は、ともに 15 m より深いこと。これは、潜行、浮上フェイズがあまりに短いと、ストローク頻度の値の信頼性が落ちるからである。

4-2-5 : 抗力係数の計算

実験 2 では、アザラシに重りを取り付け、人工的に浮力を変えてやることで、浮力がストロークパターンに与える影響を明らかにすることを試みた。しかし、潜水中のアザラシは、浮力のほか抗力の影響も受ける。重りによる余分な抗力がアザラシにかかったかどうかを調べるため、アザラシが水平にグライディングしているときの減速率から抗力係数を計算し (Clark and Bemis 1979; Bilo and Nachtigall 1980; Videler and Kamermans 1985; Williams and Kooyman 1985; Feldkamp 1987; Stelle et al. 2000; Ribak et al. 2005)、重り有りの状態と無しの状態とで比較した。

アザラシは、潜水のボトムフェイズで、ストロークとグライディングを交互に行う特徴的な泳法を用いることが多いことに注目した (Fig. 4-2)。この「ストローク & グライド泳法」で水平に進んでいる時の減速区間を、重り有りの状態と無しの状態それぞれから 100 区間ずつ無作為に抽出した。分解能 0.24 m の深度データに変化が見られないとき、アザラシは水平に泳いでいると見なした。抗力 D (N) を次の等式から計算した。

$$D = m \cdot m_e \cdot (U_t - U_{t+1}), \quad (4-6)$$

ここで、 m はアザラシ 4 の体重 (重り有りの状態で 46.65 kg、無しの状態では 45.2 kg) である。 m_e は、アザラシの体表面についての流体の付加重量を考慮するためのパラメータであり、 $m \cdot m_e$ がアザラシの体重と付加重量とを合わせた総重量になる。 U_t 、 U_{t+1} はそれぞれ時間 t 、 $t+1$ (s) のときの速度 (m s^{-1}) である。4-2-2 で述べた通り、アザラシ 4 における速度の分解能は 0.019 m s^{-1} であった。変数である D 、 U_t 、 U_{t+1} は斜体で示す。アザラシの体を長短比 (fineness ratio) 5.0 の回転楕円体と仮定し、 m_e には 1.06 を用いた (Skrovan et al. 1999; Miller et al. 2004)。

次に、前面投影面積を基準とした抗力係数 (C_d) を以下の等式から計算した。

$$C_d = 2 \cdot D / (\rho_{\text{water}} \cdot A_f \cdot U^2), \quad (4-7)$$

ここで、 ρ_{water} は水の密度 (1000 kg m^{-3})、 U は U_t と U_{t+1} の平均 (m s^{-1}) である。 A_f は、アザラシの横断面を円と仮定し、胴回りの計測値から計算したアザラシ 4 の前面投影面積 (0.0911 m^2) である。変数である C_d 、 D 、 U は斜体で示す。 C_d はレイノルズ数 ($Re = L \cdot U / \nu$) によって変化するため、アザラシの遊泳に対応するレイノルズ数とともに報告する。 L はアザラシの全長 (1.24 m)、 ν は水温 5 度 (データロガーにより測定されたアザラシの経験水温平均値) における淡水の動粘度 ($1.520 \times 10^{-6} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$; Anon. 2004) である。

Ribak et al. (2005) は、大型水槽を用いた実験により、ウが表層を水平に泳ぐとき、正の浮力に打ち勝つために下向きに体を傾けることを示した。彼らは

また、ウの体の傾きが大きいほど抗力係数が大きくなることを報告している。流れに対して物体が傾くとき、その角度を迎え角 (angle of attack) と呼び、物体の抵抗係数は迎え角によって変化することが知られている (Vogel 1994)。本研究では、アザラシはウと異なり、水平グライディングの際に迎え角をもたないと仮定した。厳密に言えばこの仮定は正しくないかもしれない。しかし、水平グライディングを抽出した深度 (重り有りの状態、 23.7 ± 6.3 m; 無しの状態、 36.1 ± 5.8 m) においてアザラシの体は中性浮力に近く、強い正の浮力をもつウとは異なり、迎え角の影響は小さいと考えられる。

各パラメータの推定値は、特に断りがない場合、平均値±標準偏差で示す。 $P<0.05$ の場合に統計的に有意であるとした。

4-3: 結果

アザラシ1~3 (実験1)、アザラシ4 (実験2) から、それぞれ 20、20、24、72 時間のデータが得られた。それぞれ 178、160、116、489 回の潜水行動が記録されていた。これらはバイカルアザラシから初めて得られた時系列潜水データである。従って、潜水深度、潜水時間、水面滞在時間を詳細に報告する (Table 4-1)。潜水時間と潜水深度との関係を Fig. 4-3 に示す。潜水時間と、その潜水の後の水面滞在時間との関係を Fig. 4-4 に示す。実験2における重り有りの状態を除いた全ての潜水 ($N=740$) で、平均の潜水深度は 66.1 ± 53.7 m、最大の潜水深度は 324 m、平均の潜水時間は 7.0 ± 2.6 分、最大の潜水時間は 15.4 分であった。

実験1において、ストロークパターンの解析に用いるための条件 (深度と体軸角度、4-2-4 参照) を満たした潜水の数は、アザラシ1、2、3についてそれぞれ 104、70、94 であった。それぞれの個体の典型的なストロークパタ

ーンを Fig. 4-5 に示す。潜行時のストローク頻度、浮上時のストローク頻度は個体により異なっていた。アザラシ 1、3 については、潜行時のストローク頻度が浮上時のストローク頻度よりも有意に低かった (Wilcoxon test: アザラシ 1, 3, $P < 0.0001$; Table 4-2, Fig. 4-6)。アザラシ 2 については、潜行時のストローク頻度が浮上時のストローク頻度よりも有意に高かった (Wilcoxon test, $P < 0.0001$)。アザラシ 3 は、潜行フェイズの大部分でグライディングをしたため、潜行時のストローク頻度がとりわけ低かった。

実験 2 において、アザラシ 4 は、最初の 24 時間が重り有りの状態、それに続く 48 時間が重り無しの状態であった。潜水深度には、重り有りの状態 (62.9 ± 49.0 m, $N=177$ dives) と無しの状態 (58.9 ± 54.6 m, $N=311$ dives) で有意な差がなかった (Mann-Whitney *U*-test, $P=0.95$)。潜水時間は、重り有りの状態 (5.8 ± 2.5 min, $N=177$ dives) において、無しの状態 (7.5 ± 2.0 min, $N=311$ dives) よりも有意に短かった (Mann-Whitney *U*-test, $P < 0.0001$)。

水平グライディング時の減速率から計算した抗力と、そのときの平均速度との関係を Fig. 4-7 に示す。前面投影面積に基づいた抗力係数は、重り有りの状態 (0.11 ± 0.029 at Re of $8.7 \pm 1.3 \times 10^5$) と無しの状態 (0.11 ± 0.019 at Re of $8.8 \pm 1.0 \times 10^5$) で有意な差がなかった。

実験 2 において、ストロークパターンの解析に用いるための条件 (深度と体軸角度、4-2-6 参照) を満たした潜水の数は、重り有りの状態と無しの状態でそれぞれ、73 と 109 であった。それぞれの状態における典型的なストロークパターンの例を Fig. 4-8 に示す。潜行時のストローク頻度は、重り有りの状態において、無しの状態より有意に低かった (Mann-Whitney *U*-test, $P < 0.0001$; Table 4-3, Fig. 4-9)。浮上時のストローク頻度は、重り有りの状態において、無しの状態より有意に高かった (Mann-Whitney *U*-test, $P < 0.0001$)。

重り有りの状態と無しの状態における遊泳行動の差をより詳細に調べるため、潜行および浮上時の遊泳様式を、ストロークパターンと遊泳速度に基づいて3つのカテゴリーに分けた (Sato et al. 2003)。

- (1) グライディング (**prolonged glide**) : ストロークが休止した状態で、遊泳速度はしばらく上昇するがやがて頭打ちになる (Fig. 4-8 A,C,D)。
- (2) ストローク&グライド (**stroke-and-glide**) : ストロークが断続的に行われ、遊泳速度はそれに応じて上昇、下降する (Fig. 4-8 B,D)。
- (3) 連続ストローク (**continuous strokes**) : ストロークが連続的に行われ、遊泳速度は比較的一定している (Fig. 4-8 A,C)。

潜行時には2つのパターンが見られた。すなわち、潜行フェイズの間ずっとストローク&グライドをするパターンと、ストローク&グライドで潜行し始めた後グライディングに切り替わるパターンである。この段落では、後者のパターンを単にグライディングと呼ぶことにする。このグライディングの潜行パターンにおいて、ストローク&グライドからグライディングに切り替わる深度は、重り有りの状態 (9.9 ± 4.0 m, $N=70$ dives) において、無しの状態 (49.8 ± 17.0 m, $N=36$ dives) より有意に浅かった (Mann-Whitney *U*-test, $P<0.0001$)。解析に用いたすべての潜水を最大潜水深度に基づいて50 mごとに区切り、それぞれの深度帯におけるストローク&グライドとグライディングの出現頻度を Fig. 4-10 に示した。150 m 以浅の潜水において、重り有りの状態では、無しの状態よりも頻繁にグライディングが見られた (Chi-square test, $P<0.0001$ for 0-50 m and 50-100 m, $P<0.005$ for 100-150 m)。150-200 m の範囲では、重り有りの状態における全ての潜行、および重り無しの状態における6分の5の潜行がグライデ

イングであった。この深度帯では、グライディングの頻度に重り有りの状態と無しの状態では有意な差がなかった (Chi-square test, $P=0.095$)。200 m 以深の潜水では、重りの有無に関わらず、全ての潜行がグライディングであった。

浮上時には、ストローク&グライドもしくは連続ストロークが見られた。浮上の途中で遊泳様式が切り替わることはなかった。200-250 m と 300-350 m を除いた 50 m ごとのあらゆる深度帯で、連続ストロークが使われる頻度は、重り有りの状態において、無しの状態よりも有意に高かった。(Chi-square test: $P<0.0001$ for 0-50 m, 50-100 m and 100-150 m; $P<0.01$ for 250-300 m; Fig. 4-10)。200-250 m と 300-350 m の2つの深度帯では、重り有りの状態での潜水記録がなかったため比較ができなかった。

4-4 : 考察

4-4-1 : 潜水深度と潜水時間

3科18属34種の鰭脚類のうち、バイカルアザラシは、その潜水行動がほとんど分かっていない種である。過去の研究では、Stewart et al. (1996) が、人工衛星を使ってデータを転送するタイプの記録計をバイカルアザラシの亜成体4個体に取り付け、潜水深度 (m) と潜水時間 (分) の頻度分布を得た例があるのみである。それによると、最も頻度の高い潜水深度と潜水時間はそれぞれ、10-50 m と 2-6 分であった。本研究では、バイカルアザラシの時系列潜水データを始めて得、彼らの潜水能力を示す基本的なパラメータを報告した。本種は、平均で 7.0 分、最大で 15.4 分の潜水を繰り返し行った。水面滞在時間は平均で 1.2 分であった。潜水深度は平均で 66 m であったが、ばらつきが大きく、最大で 324 m の潜水が記録された。現在のところ、この 324 m が、バイカルアザラシによる潜水の最深記録である。

バイカルアザラシは、ウェッデルアザラシとともに、有酸素潜水限界 (aerobic dive limit: ADL) を直接測定された数少ないアザラシ類であることから、その潜水時間は、潜水動物の特殊な生理を理解する上でとりわけ重要である (バイカルアザラシ, Ponganis et al. 1997; ウェッデルアザラシ, Kooyman et al. 1980; 1983; Burns and Castellini 1996)。有酸素潜水限界とは、それを超える長い潜水を行うと、無酸素代謝が活発になり血中の乳酸濃度が上昇するという意味での、最大潜水時間のことである (Kooyman 1985)。ただし、この用語には議論の余地がある。Butler and Jones (1997) は、血中の乳酸濃度が上昇し始めることは、有酸素代謝が終わったことを必ずしも意味しない、すなわち、乳酸濃度が上昇し始めたときでも、体内に酸素はいくらか残っているはずであると指摘した。それゆえ、乳酸濃度が上昇し始める潜水時間を有酸素潜水限界 (aerobic dive limit: ADL) と呼ぶのはおかしいと Butler and Jones (1997) は主張し、代わりに、潜水乳酸閾値 (diving lactate threshold: DLT) の用語を提案した。しかし、現段階でこの用語はそれほど定着しておらず、潜水動物の生理に関する論文では、以前と変わらず有酸素潜水限界 (ADL) の用語が使われることが多い。本研究では、その傾向にならない、有酸素潜水限界 (ADL) の用語を使うこととする。

バイカルアザラシの有酸素潜水限界は 15 分であり (Ponganis et al. 1997)、本研究で記録された全 740 回の潜水のうち、それを超えるものは 2 回 (0.3%) しかなかった (Fig. 4-3)。従って、バイカルアザラシは、潜水中のエネルギー源を主に有酸素代謝に頼っていたことが示唆される。

ところで、Stewart et al. (1996) は、バイカル湖が氷に覆われている冬の時期に、40 分を超える長い潜水が稀に記録されたことを報告している。アザラシが氷の下を泳いで呼吸穴を探す必要がある場合、有酸素代謝に加えて無酸素代

謝を活発にすることで、長く水面下に滞在することがあるのだろうと Stewart et al. (1996) は推察している。そのような長い潜水が可能であることは、屋内の実験でも確かめられており、Baranov et al. (1986) は、バイカルアザラシが、1 時間以上水槽で潜っていられることを報告している。ウェッデルアザラシが有酸素潜水限界を超える長い潜水を行った場合、上昇した血中の乳酸濃度が通常の水準に戻るまで、水面に滞在して休むことが知られている (Kooyman et al. 1980)。例えば、潜水時間が 20 分以下と短い場合は、潜水後に要する回復時間は 10 分以下である。しかし、潜水時間が有酸素潜水限界である 20-26 分を超えると、回復に要する時間が急激に増加し、60 分間の潜水の後には 2 時間もの水面滞在時間が必要になる (Fig. 4-4 E)。バイカルアザラシについて、潜水時間と水面滞在時間との関係を見てみると、本研究で記録された潜水時間の範囲 (0-15 分) において、Kooyman et al. (1980) が報告したような水面滞在時間の急激な増加は見られなかった (Fig. 4-4 A-D)。このことから、バイカルアザラシが、潜水中のエネルギー源を主に有酸素代謝に頼っていたことが示唆される。

ウェッデルアザラシは、自然状態において有酸素潜水限界を超える長い潜水をめつたにしないことから、潜水中のエネルギー源を主に有酸素代謝に頼っていると考えられている (Kooyman and Ponganis 1998)。バイカルアザラシでも同様な結果が得られたことから、有酸素代謝に依存する潜水中のエネルギー産出が、ウェッデルアザラシに特有の現象ではなく、アザラシ類一般に当てはまる現象であることが示唆される。

4-4-2 : ストロークパターンに対する重りの影響

バイカルアザラシのストロークパターンは個体によって異なることが実験 1 で示された。アザラシ 1、3 では、潜行時のストローク頻度が浮上時のそれよ

りも低かったのに対し、アザラシ2では、潜行時のストローク頻度が浮上時のそれよりも高かった (Figs 4-5, 4-6)。このような種内個体間でのストロークパターンの違いは、マッコウクジラ (Miller et al. 2004) およびウェッデルアザラシ (Sato et al. 2003) で報告されている。マッコウクジラでは、浮上時よりも潜行時に多くストロークするパターンが一般的だが、個体によっては、潜行時よりも浮上時に多くストロークするパターンも見られる (Miller et al. 2004)。ウェッデルアザラシでは、痩せた個体は浮上時に多くストロークし、太った個体は潜行時に多くストロークする傾向があることが報告されている (Sato et al. 2003)。本研究の実験2では、アザラシに重りを取り付け、タイマーで切り離すことにより、体密度がストロークパターンに影響を与えることを示す直接的な証拠を得た。重りが切り離された瞬間から、アザラシは劇的にストロークパターンを変化させた。潜行時のストローク頻度は増加し、浮上時のストローク頻度は減少した (Figs 4-8, 4-9)。重りが切り離されることによってアザラシの体密度が減少するが、これは体脂肪が増加したことに相当する。従って、実験2で見られたストローク頻度の変化は、Sato et al. (2003) におけるアザラシの太り具合とストロークパターンの関係と一致する。Sato et al. (2003) は、複数の個体のストロークパターンとその太り具合を調べた。それに対し、本研究では、ある一個体の体密度を人工的に変えてそのストロークパターンの変化を調べた。そうすることにより、体サイズの違いなど、ストロークパターンに影響する可能性がある他の要素を除外し、体密度がストロークパターンに影響することを示す直接的な証拠を得ることができた。

重りの切り離しによるストローク頻度の変化は、主に遊泳様式の変化に起因していた。重り有りの状態では、アザラシはグライディングで潜行し連続ストロークで浮上した。一方、重り無しの状態では、潜行時も浮上時もストローク

&グライドを使うことが多かった。ただし、重り無しの状態でも、150 m を超える深い潜水では潜行時にグライディングが見られた (Figs 4-8, 4-10)。

グライディングが見られた潜行フェイズにおいて、重り有りの状態では、無しの状態に比べ、浅い深度でストローク&グライドからグライディングに遊泳様式が切り替わっていた (Fig. 4-8 C,D)。これは、アザラシがグライディングを開始する深度は、各々の体密度によることを示している。アザラシが潜行するにつれて肺の空気が圧縮され、ある深度でグライディングに十分な負の浮力が得られるのであろう (Skrovan et al. 1999; Williams et al. 2000)。

水平グライディング時の減速率から計算した抗力係数は、重り有りの状態と無しの状態で差がなかった。従って、重りによる余分な抗力がアザラシのストロークパターンに影響を与えた可能性は小さいと考えられる。

4-4-3 : 体密度に対する重りの影響

実験2で用いた 1.45 kg の重りはアザラシの体密度をどれだけ変えたのだろうか。重り有りの状態と無しの状態の体密度の差 ($\Delta\rho$) は、次の等式で表される。

$$\Delta\rho = \frac{m_{\text{seal}} + m_{\text{weight}}}{\frac{m_{\text{seal}}}{\rho_{\text{seal}}} + \frac{m_{\text{weight}}}{\rho_{\text{weight}}}} - \rho_{\text{seal}}, \quad (4-8)$$

ここで、 m_{seal} はアザラシの重さ (45.2 kg)、 m_{weight} は重りの重さ (1.45 kg)、 ρ_{seal} はアザラシの体密度、 ρ_{weight} は重りの密度 (11350 kg m⁻³) である。変数である $\Delta\rho$ と ρ_{seal} は斜体で示す。 ρ_{seal} が未知数であるため、等式 4-8 の右辺を計算することはできない。しかし、 ρ_{seal} が $\Delta\rho$ に与える影響は少ない。すなわち、

現実的にあり得る ρ_{seal} の範囲 (1000-1050 kg m⁻³) において、 $\Delta\rho$ は比較的狭い範囲 (29.2-30.5 kg m⁻³) に収まる。従って、実験 2 で用いた重りは、アザラシの体密度を約 30 kg m⁻³ 上昇させたといえる。

30 kg m⁻³ の体密度の違いを、体脂肪率の違いに換算するとどうなるか。以下のシナリオを考えてみる。アザラシの体密度 (ρ_{seal}) は次の等式で表される。

$$\rho_{seal} = \rho_{lipid} P_{lipid} + \rho_{lipid-free} (1 - P_{lipid}), \quad (4-9)$$

ここで、 ρ_{lipid} はアザラシの脂肪の密度、 $\rho_{lipid-free}$ はアザラシの体から脂肪を取り除いた部分の密度である。 P_{lipid} は体重に占める体脂肪の重さの割合である。変数である ρ_{seal} と P_{lipid} は斜体で示す。異なる P_{lipid} 、従って異なる ρ_{seal} をもった 2 頭のアザラシを考える。各々について等式 4-9 をたて、一方の両辺からもう一方の両辺を差し引くことにより、以下の等式を得る。

$$\Delta\rho = -\Delta P_{lipid} (\rho_{lipid-free} - \rho_{lipid}), \quad (4-10)$$

ここで、 ρ_{lipid} には、ヒトで計測された値 901 kg m⁻³ を用いた (Moore et al. 1963 cited by Biuw et al. 2003)。 $\rho_{lipid-free}$ は、ハイイロアザラシ *Halichoerus grypus* の体の除脂肪部分における各種成分の割合 (タンパク質 24.3%, 灰分 2.8%, 水分 72.9%; Reilly and Fedak 1990) と、ヒトで計測された、それらの成分の密度 (タンパク質 1340 kg m⁻³, 灰分 2300 kg m⁻³, 水分 994 kg m⁻³; Moore et al. 1963 cited by Biuw et al. 2003) から計算し、1115 kg m⁻³ とした。等式 4-10 において、 $\Delta\rho$ を 30 kg m⁻³ としたとき、 ΔP_{lipid} は -0.14 と算出される。つまり、重りによって体密度が 30 kg m⁻³ 引き上げられたが、これは、体脂肪率が 14% 減ったこ

とに相当するといえる。鰭脚類は一般に、換毛期や授乳期に絶食するため、年間の体脂肪率の変動幅が20%にもなる (Beck et al. 2000)。本章では、重りを取り付けて切り離すことにより、季節的な体脂肪率の変化をシミュレーションすることができた。重り有りの状態と無しの状態ではストロークパターンに大きな差が見られたことから、自然状態のアザラシは、体脂肪率の季節的な変化に対応してストロークパターンを変えていると考えられる。

4-4-4 : 抗力係数の計算

潜水動物が水平にグライディングしているときの減速率から抗力係数を計算する手法は、アザラシ、ペンギン、ウ等の飼育個体を使った水槽実験で数十年前から用いられてきた (Clark and Bemis 1979; Bilo and Nachtigall 1980; Videler and Kamermans 1985; Williams and Kooyman 1985; Feldkamp 1987; Stelle et al. 2000; Ribak et al. 2005)。本章では、この手法を、野生動物を用いたフィールド実験に応用した。

Miller et al. (2004) は、データロガーを用いたマッコウクジラの調査において、彼らが浮上時にグライディングすることを発見し、その際の滞在深度の変化率と体軸角度から抗力係数を計算した。浮上時のグライディング中、クジラの体軸は水面方向を向いているので、Miller et al. (2004) による抗力係数の計算では、浮力の影響を考慮する必要があった。浮力は、動物の体組織密度、体内の空気量などに依存するため、Miller et al. (2004) の手法では、これらのパラメータも推定しなければならず、推定に推定を重ねる結果になった。それに対し、本研究では、アザラシが水平にグライディングしている際のデータを用いることにより、浮力と独立して抗力係数を推定することができた。この手法が可能であったのは、本研究で用いたデータロガーが、Miller et al. (2004) の

ものとは異なり、遊泳速度センサーを備えていたためである。

データロガーや浮力体などの機器は、抗力を増やす原因となって動物の自然な行動を妨げている可能性がある。この点を考察するため、本研究で得られたバイカルアザラシの抗力係数を、今までに報告されている他の鰭脚類の値と比較した (Table 4-4)。他の実験は全て、動物の遊泳を水槽でビデオ撮影する手法で行われており、動物に機器を装着していない。本研究で測定された値 0.11 は、他の実験から得られた値の範囲の上限にあっていた。従って、本研究で用いたデータロガーや浮力体は、ある程度流れの剥離を促して抗力を増やした可能性があるが、アザラシの行動に深刻な影響を与えてはいないと考えられる。

Table 4-1. Summary of diving behavior of Baikal seals

	Individual 1	Individual 2	Individual 3	Individual 4 ^a	All data
Data length (h)	20	20	24	48	112
No. of dives	164	151	114	311	740
Dive depth (m)					
Mean	72.3	65.2	77.7	58.9	66.1
S.D.	57.4	48.4	49.4	54.6	53.7
Median	58.0	53.7	66.2	41.6	51.1
Maximum	234.2	242.1	222.3	324.0	324.0
Dive duration (min)					
Mean	5.7	6.4	8.1	7.5	7.0
S.D.	2.8	2.8	2.7	2.0	2.6
Median	5.7	6.4	7.9	7.4	7.2
Maximum	11.2	13.5	15.4	14.4	15.4
Surface duration (min) ^b					
Mean	1.3	1.4	1.3	1.1	1.2
S.D.	0.6	0.5	0.6	0.3	0.5
Median	1.3	1.3	1.2	1.0	1.2
Maximum	4.2	2.8	5.4	2.2	5.4

a Data in the unweighted condition was used.

b Surface duration between bouts (>14 min; 2, 3 and 3 surfacings for Individual 1, 3 and 4, respectively) were excluded.

Table 4-2. Stroke rate for the three Baikal seals in experiment 1

	Individual 1	Individual 2	Individual 3
No. of dives	104	70	94
Stroke rate in			
descent (s ⁻¹)	1.45±0.45 *	1.81±0.29 *	0.26±0.16 *
ascent (s ⁻¹)	1.82±0.18	1.20±0.28	1.03±0.28

Values are means ±S.D.

Wilcoxon test was used.

* $P < 0.0001$

Table 4-3. Stroke rate for the seal in experiment 2

	Weighted		Unweighted
No. of dives	73		109
Stroke rate in			
descent (s ⁻¹)	0.26±0.23	} * -----* }	0.93±0.36
ascent (s ⁻¹)	2.36±0.11	} * -----* }	1.53±0.19

Values are means ±S.D.

Wilcoxon test was used to test between descent and ascent.

Mann-Whitney *U*-test was used to test between weighted and unweighted.

**P* < 0.0001.

Table 4-4. Drag coefficient (*Cd*), based on frontal area, and associated Reynolds number (*Re*) in pinnipeds

Species	<i>Cd</i>	<i>Re</i> ($\times 10^6$)	References
Baikal seal <i>Phoca sibirica</i>	0.11	0.87-0.88	This study
California sea lion <i>Zalophus californianus</i>	0.046-0.070	2.03-2.87	Feldkamp (1987)
Harbor seal <i>Phoca vitulina</i>	0.038-0.088	1.6	Williams and Kooyman (1985)
Steller sea lion <i>Eumetopias jubatus</i>	0.080-0.13	5.0-6.1	Stelle et al. (2000)

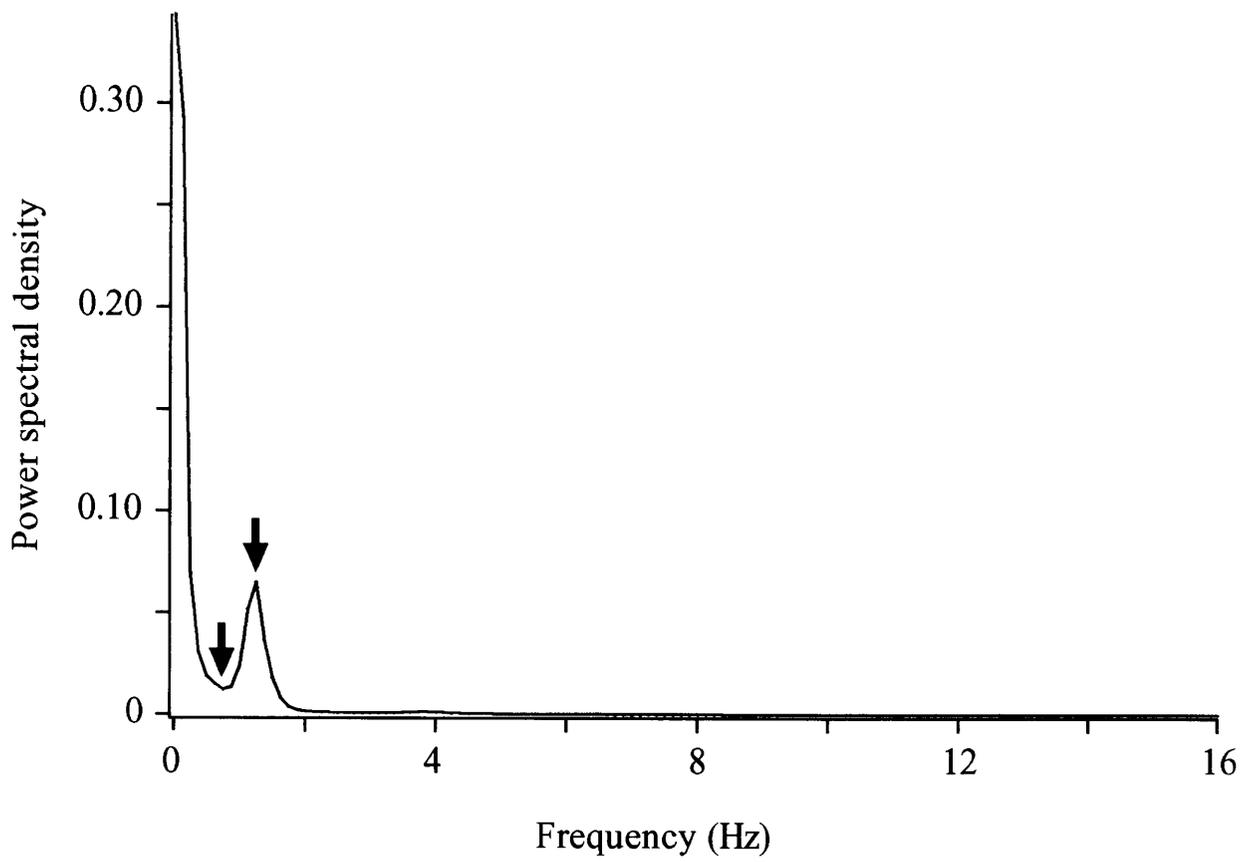


Fig. 4-1 Typical example of power spectral density, calculated from swaying accelerations for Individual 4. Arrows indicate the trough and the peak.

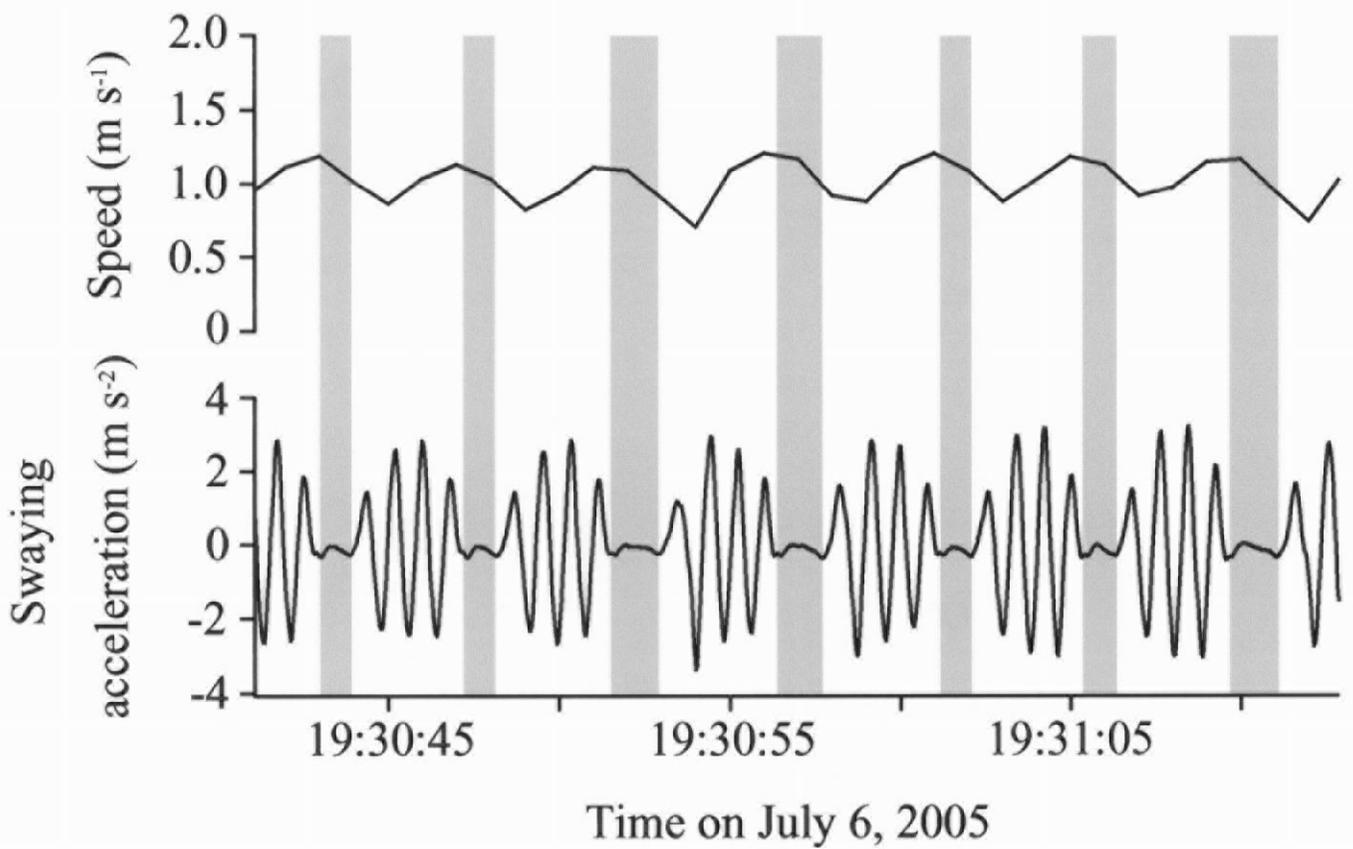
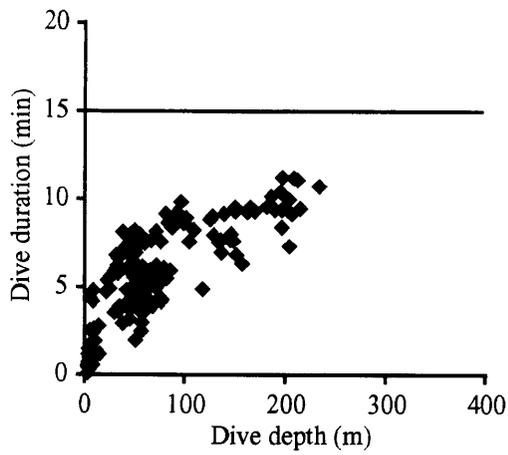
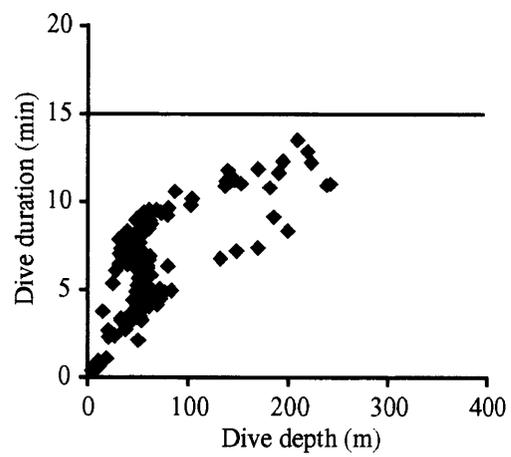


Fig. 4-2 Speed and swaying acceleration during stroke-and-glide swimming for Individual 4. Grey vertical bars denote periods of glide. Deceleration rates during glides were used to calculate drag. The experiment was conducted on July 6, 2005.

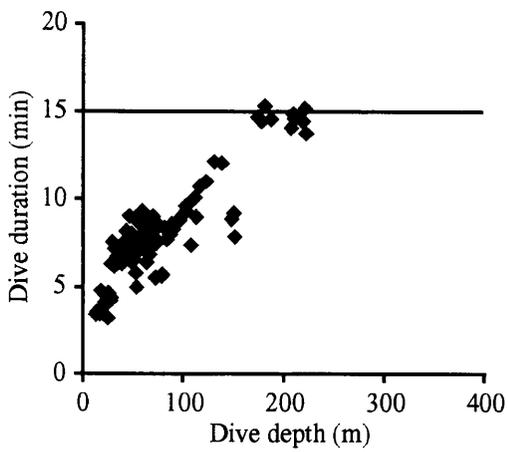
A Individual 1



B Individual 2



C Individual 3



D Individual 4

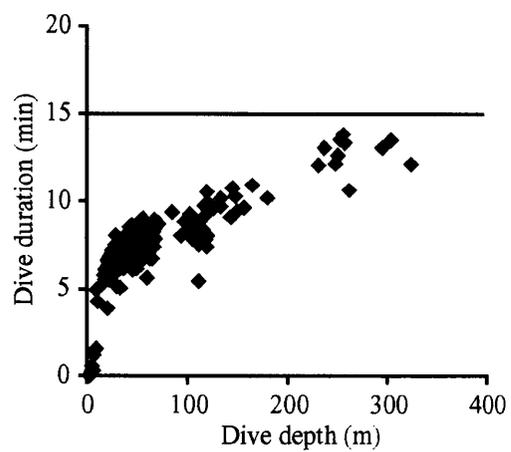
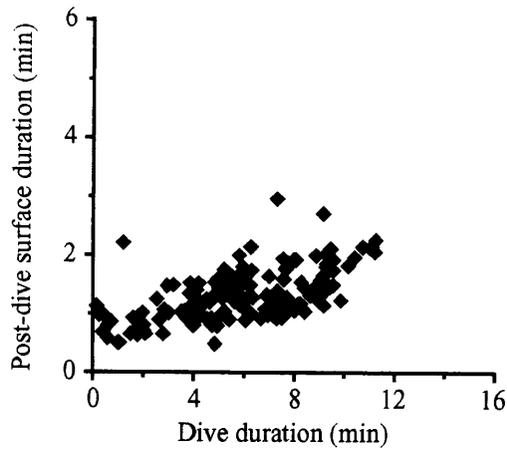
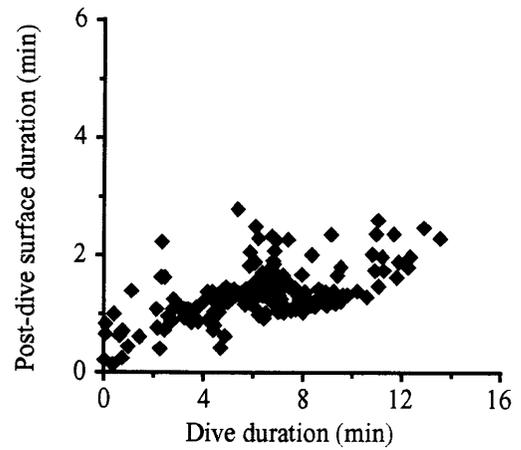


Fig. 4-3 Relationship between dive duration and depth for dives made by (A) Individual 1, (B) Individual 2, (C) Individual 3 and (D) Individual 4. Dives made by Individual 4 under the weighted condition were excluded. Horizontal line indicates aerobic dive limit (ADL) measured by Ponganis et al. (1997) (see 'Discussion' for details).

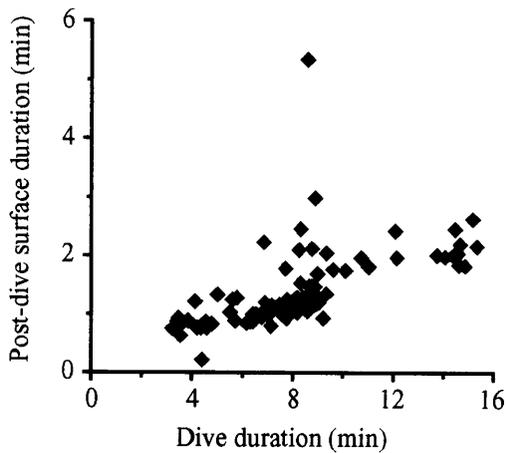
A Individual 1



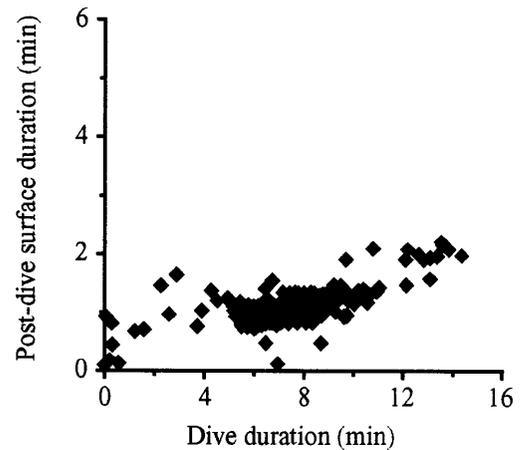
B Individual 2



C Individual 3



D Individual 4



E Weddell seals

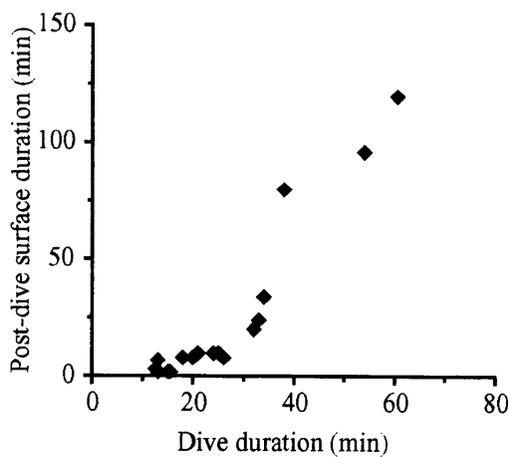


Fig. 4-4 Relationship between dive duration and post-dive surface duration for dives made by (A) Individual 1, (B) Individual 2, (C) Individual 3 and (D) Individual 4. Dives made by Individual 4 under the weighted condition were excluded. Surface durations between bouts (>14 min; 2, 3 and 3 surfacings for Individuals 1, 3 and 4, respectively) were also excluded. For comparison, data obtained by Kooyman et al. (1980) for Weddell seals are also shown (E). Note that scales on x- and y-axes differ between Baikal seals (A-D) and Weddell seals (E).

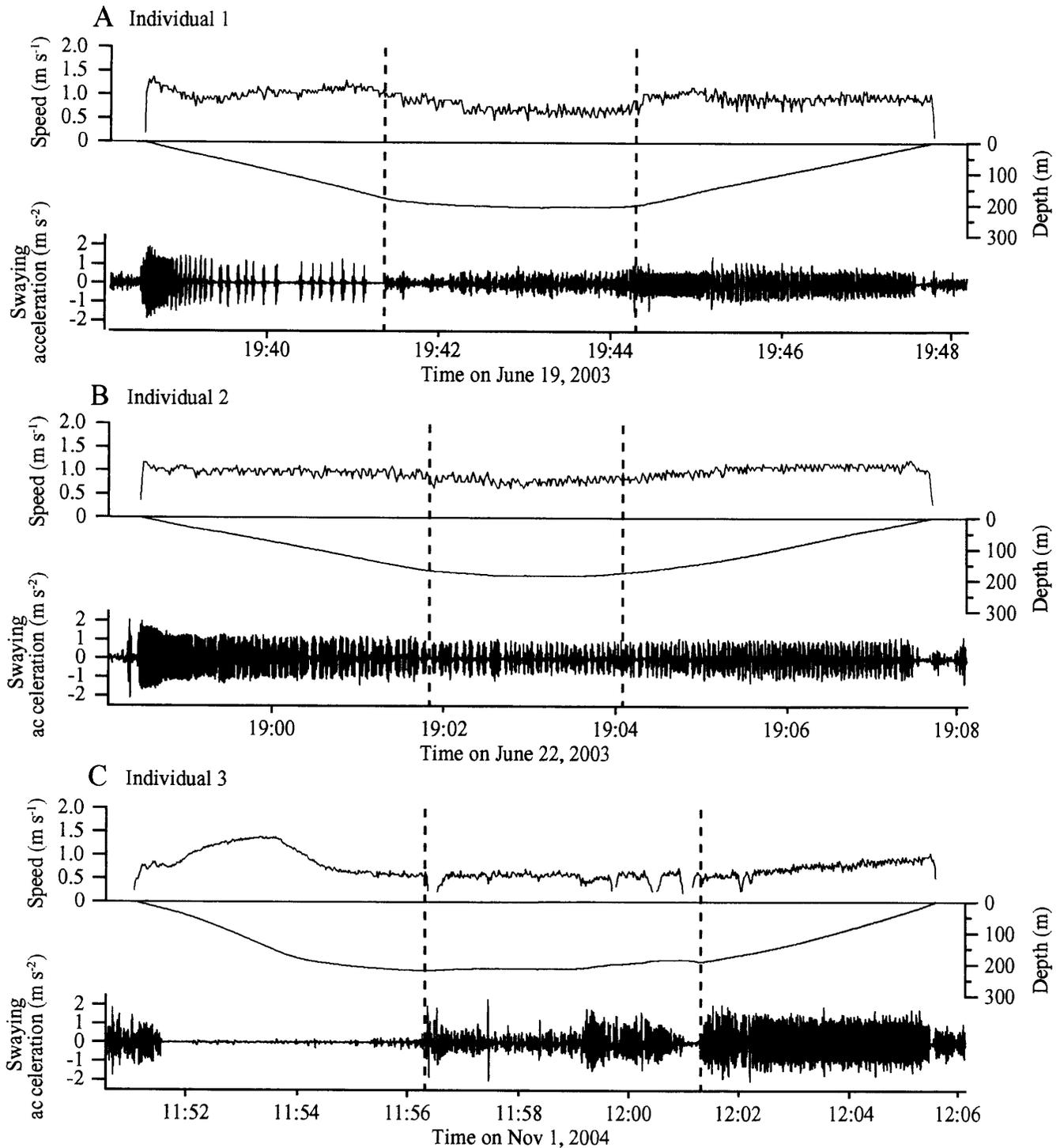


Fig. 4-5 Typical dives made by (A) Individual 1 (June 19, 2003), (B) Individual 2 (June 22, 2003) and (C) Individual 3 (November 1, 2004), showing swimming speed, depth and swaying acceleration. Vertical broken lines separate dives into three phases: descent, bottom and ascent. Note that stroke patterns in descent and ascent differ among the individuals.

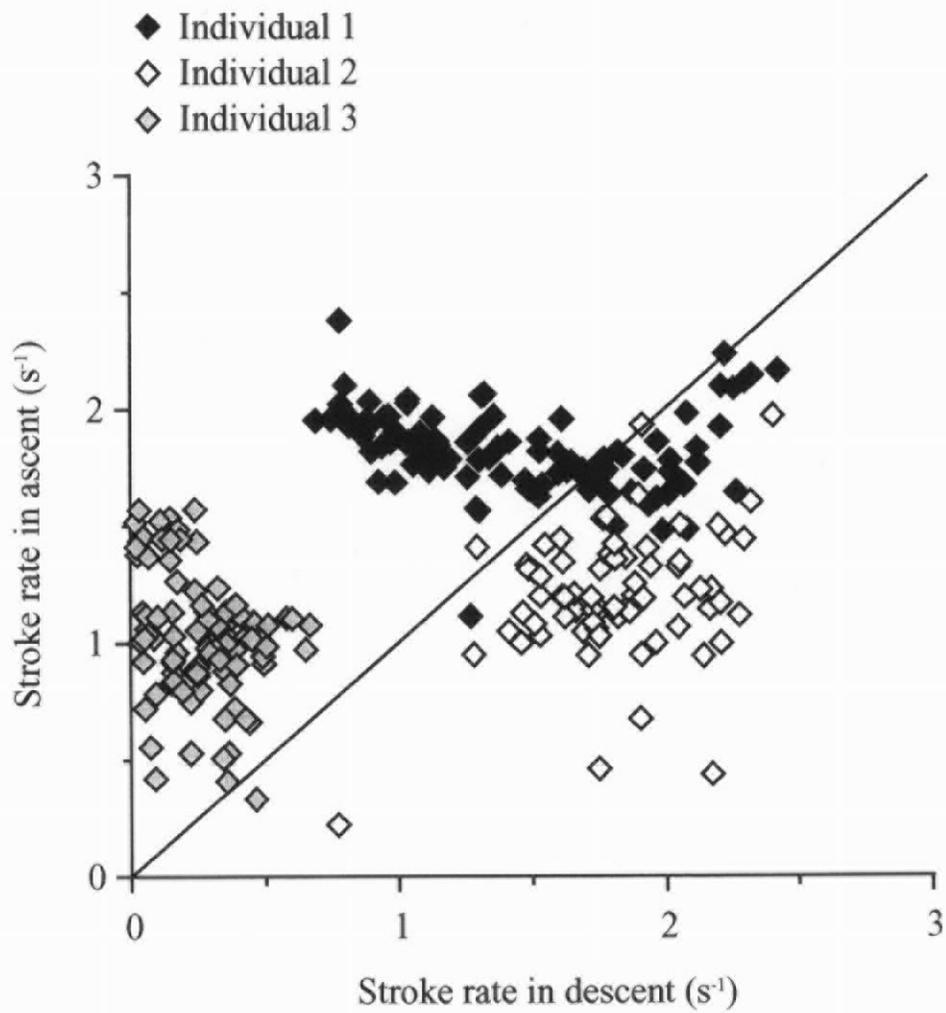


Fig. 4-6 Relationship between stroke rate in descent and ascent for Individuals 1–3 in experiment 1. The diagonal line represents identical stroke rate in both directions.

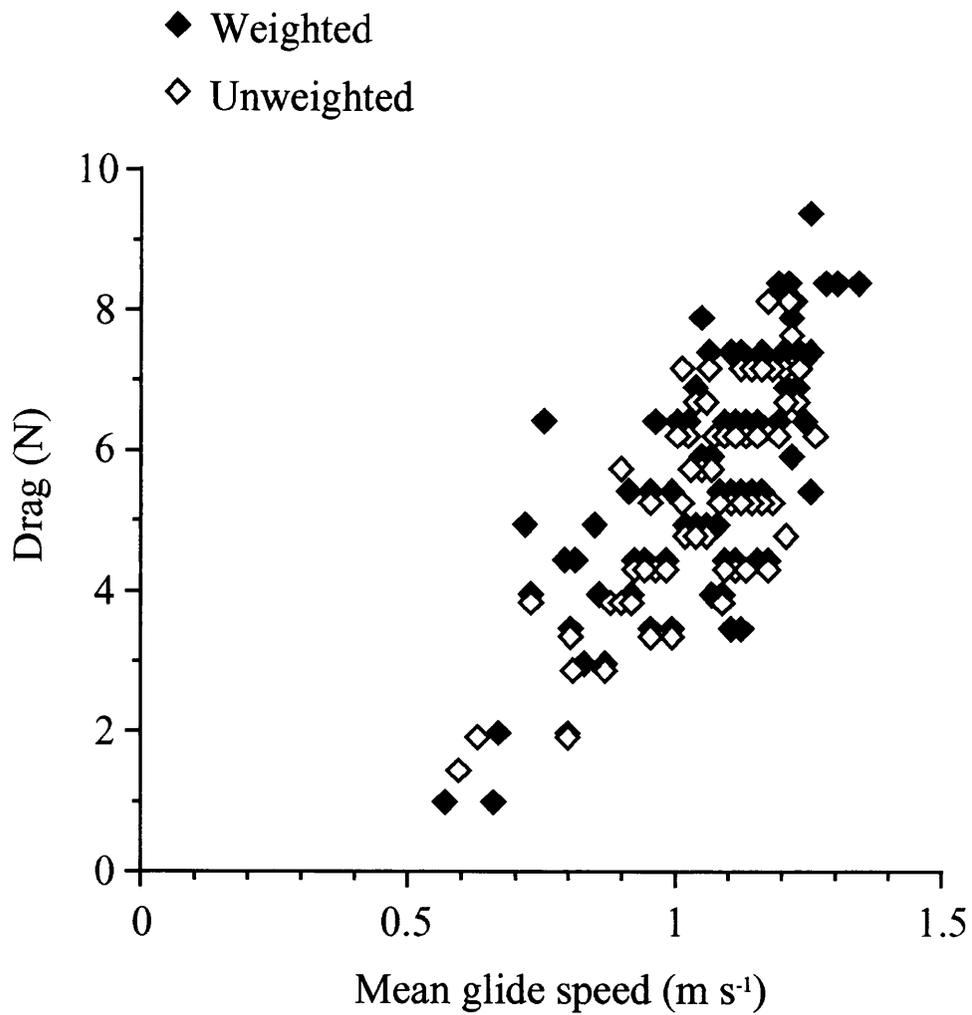


Fig. 4-7 Drag calculated from deceleration rates during horizontal glides, plotted as a function of mean speed of the glides. Weighted and unweighted condition are represented by solid and open diamonds, respectively.

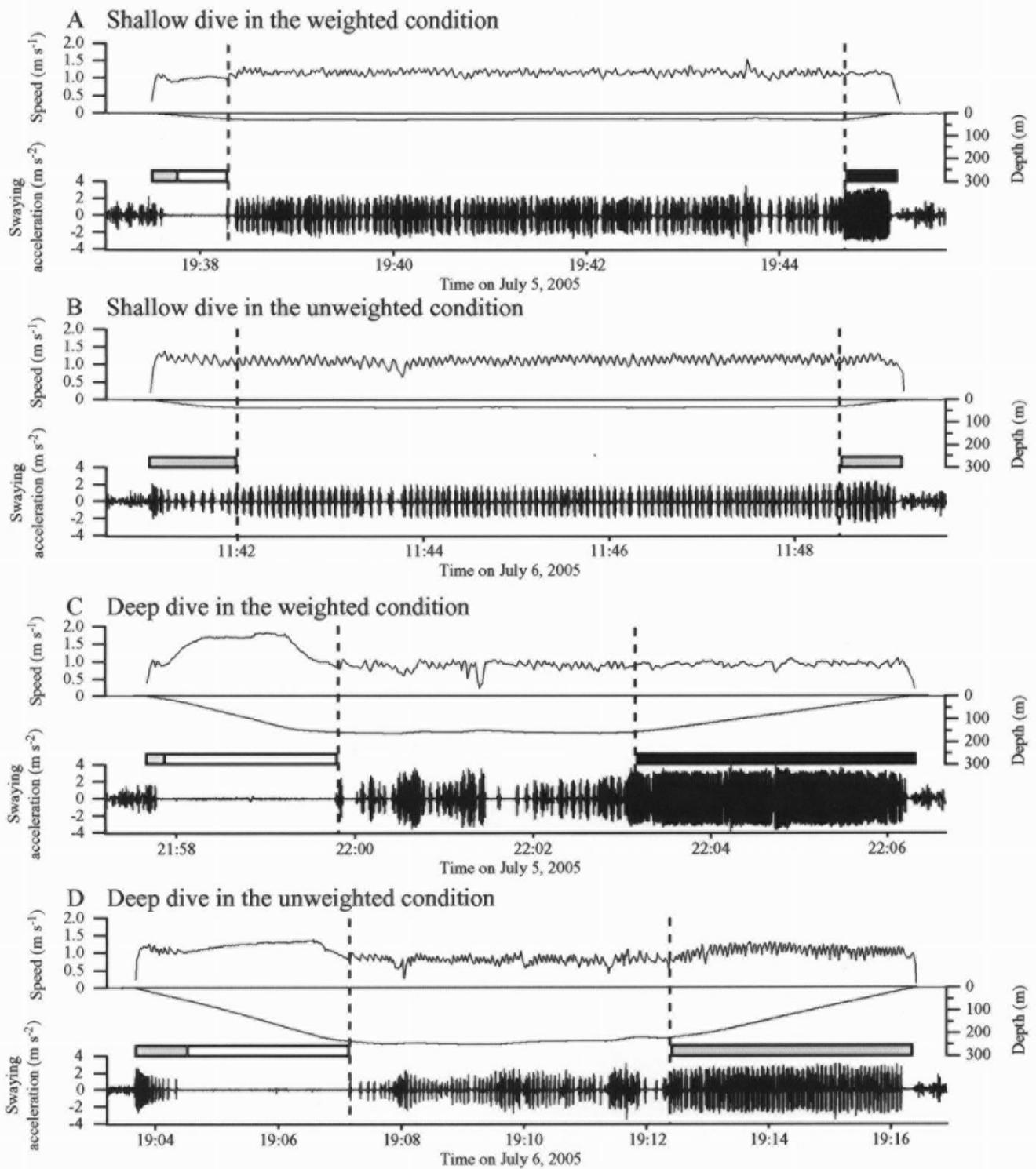


Fig. 4-8 Swimming speed, depth and swaying acceleration during typical shallow dives made by Individual 4 in (A) weighted and (B) unweighted conditions, and deep dives made in (C) weighted and (D) unweighted conditions on July 5, 2005 (A,C) and July 6, 2005 (B,D). Vertical broken lines separate dives into three phases: descent, bottom and ascent. Swimming behavior during descent and ascent is categorized as prolonged glide (white horizontal bar), stroke-and-glide swimming (grey horizontal bar) and continuous strokes (black horizontal bar) (see 'Results' for categorization).

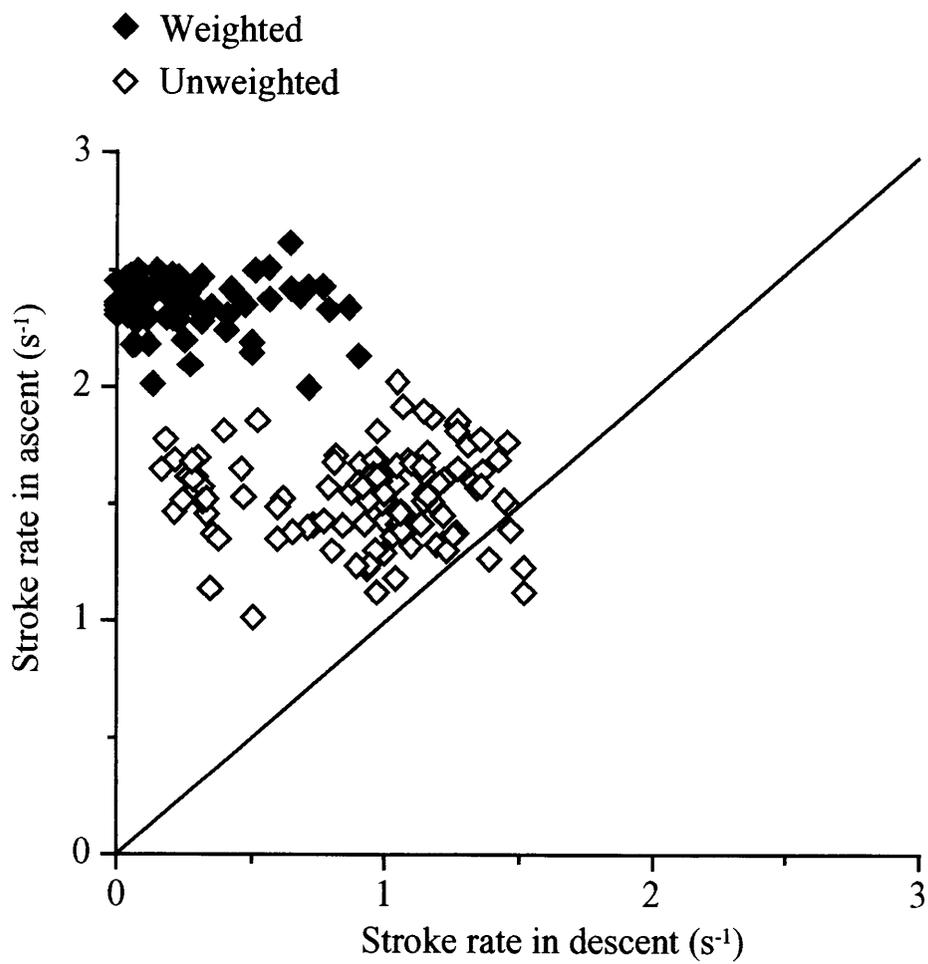


Fig. 4-9 Relationship between stroke rate in descent and ascent for Individual 4 in weighted (solid diamonds) and unweighted (open diamonds) condition. The diagonal line represents identical stroke rate in both directions.

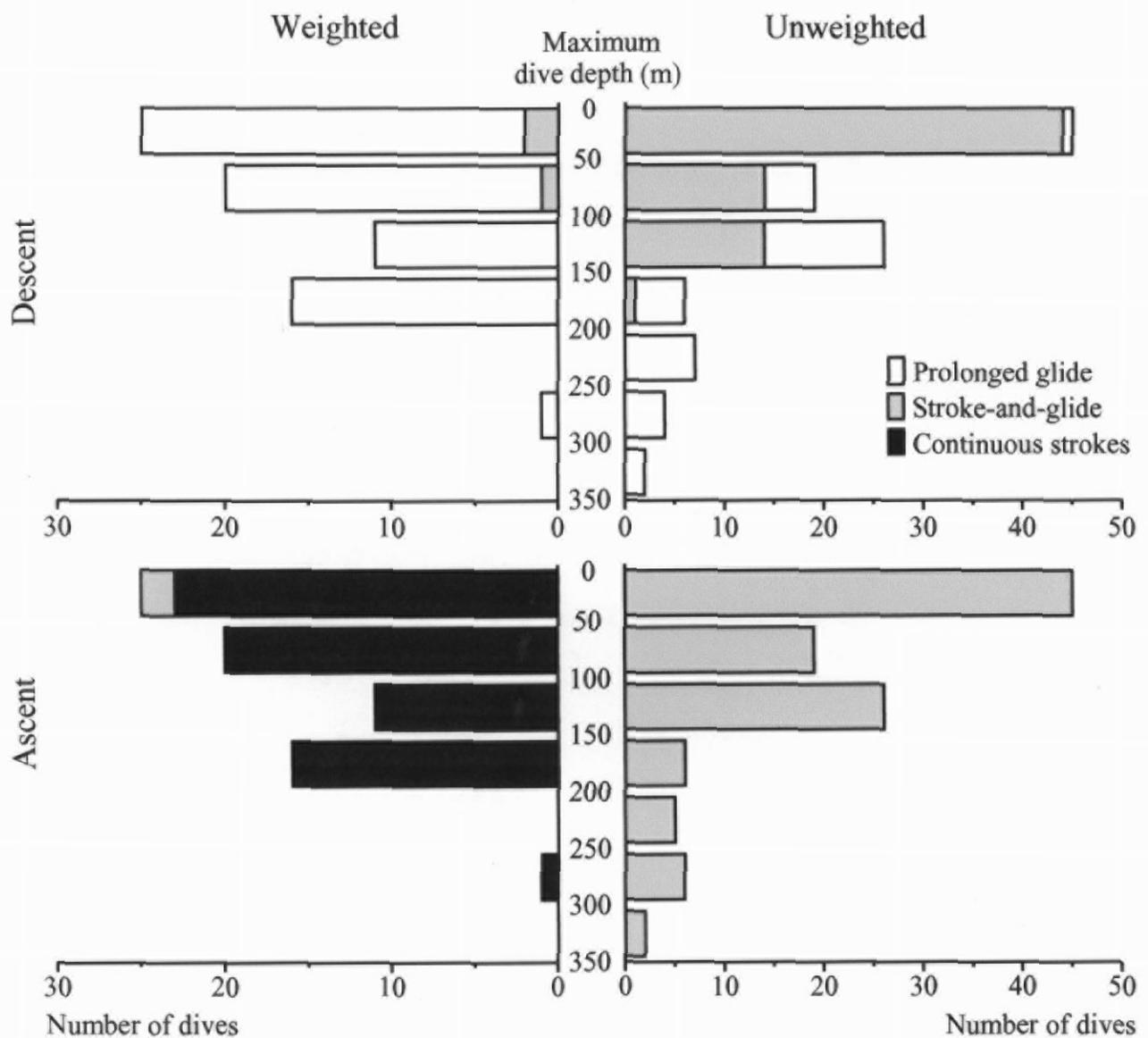


Fig. 4-10 Occurrence of swimming modes categorized as prolonged glide (white horizontal bar), stroke-and-glide swimming (grey horizontal bar) and continuous strokes (black horizontal bar) in relation to maximum dive depth grouped into each 50 m (see 'Results' for categorizing). Note that scales on x-axes differ between the weighted and unweighted conditions.