

第5章 潜水行動データを用いた体脂肪率の推定

5-1: 背景と目的

海生哺乳類の多くの種は、生息環境の悪化等の理由により近年個体数を減少させている。有効な保護政策を立案するためには、その種の生態、環境に対する適応戦略、個体数の変動などを把握するとともに、彼らの健康状態を知ることが重要である。そして、健康状態の有用な指標となるのが、動物の体脂肪率である。しかし、野生動物の体脂肪率を推定することは容易でない。鰭脚類に関していうと、これまで、体長、胴回り等の形態計測値 (Ryg et al. 1990; Beck et al. 1993; Gales and Rnouv 1994)、超音波による脂肪厚の測定値 (Gales and Burton 1987; Slip et al. 1992)、断面 X 線撮影法 (Nordoy and Blix 1985)、同位体を用いた体内水分量の推定値 (Costa et al. 1986; Slip et al. 1992; Worthy et al. 1992)、およびそれらの組み合わせ (Arnould 1995) から、体脂肪率を推定する手法が試されてきた。

近年になり、Biuw et al. (2003) は、人工衛星でデータを地上に送るタイプの記録計をミナミゾウアザラシ *Mirounga leonina* に取り付け、その潜水行動から体脂肪率を推定した。その原理は次の通りである。ゾウアザラシは、脚鰭によるストロークを止めて水中を漂う「ドリフト潜水」と呼ばれるタイプの潜水を日常的に行う。ドリフト潜水中の深度変化を自然沈降の物理モデルに当てはめることで、アザラシの体密度が計算できる。ところで、脂肪は他の体組織に比べ密度が低いため、動物の体密度は主に体脂肪率によって決まる。従って、算出した体密度から体脂肪率が推定できる。この手法のメリットは、ある時点の体脂肪率を推定するにとどまらず、潜水データが得られる限り、時間を追ってその変化を見られる点である。Biuw et al. (2003) は、何ヶ月にもわたる摂餌ト

リップ中の、ゾウアザラシの体脂肪率の変化を報告した。

本章では、重りを取り付けたバイカルアザラシ（アザラシ4）から得られたデータを用い、**Biuw et al. (2003)** の手法を発展させる。すなわち、アザラシがグライディングしているときのパラメータを解析し、自然沈降の物理モデルにあてはめることで、体脂肪を推定する。**Biuw et al. (2003)** がゾウアザラシから測定したパラメータは深度のみであり、しかも、一回の潜水につき4回のサンプリングという低頻度のデータである。粗いデータを補うため、潜水中の動物の姿勢、抵抗係数などについて種々の仮定が置かれている。一方、本研究では、毎秒サンプリングの深度データのほか、遊泳速度、脚鰭によるストローク頻度、体軸角度など、より詳細なデータが得られている。抵抗係数は、第4章で水平グライディングの減速率から計算した値を用いることができる。さらに、重り有りとしの二つの状態のデータが同一個体から得られているため、両者での体密度推定値を比較することで、手法の信頼性を評価できる。

5-2： 材料と方法

5-2-1： 実験動物

本章では、バイカルアザラシ一頭（アザラシ4）の潜水行動データを用いた。アザラシ4（体重 45.2 kg）には、行動を測定するデータロガー（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）の他、1.45 kg の鉛の重りを取り付けた。重りは24時間後、データロガーは72時間後に動物の体から切り離され、重り有りの状態の潜水データが24時間、重り無しの状態の潜水データが48時間得られた。

5-2-2: 物理モデル

負の浮力で沈んでいく物体は、始め速度を上げるもののやがて一定の末端速度 (terminal speed) に到達する。末端速度とは、負の浮力と抗力とが釣り合った状態の速度であり、物体の密度に依存する。本章では、潜行時にグライディングするアザラシが末端速度に達しているか否かを調べた。もし末端速度に達していることが分かれば、アザラシの遊泳速度から体密度を見積もることが可能であろう。

体軸角度 θ (degree) で潜行していくアザラシを考える (Fig. 5-1)。末端速度 U_{ter} (m s^{-1}) では、浮力に $\sin\theta$ をかけたものが抗力と等しくなる。

$$0.5 \cdot C_d \cdot \rho_{\text{water}} \cdot A_f \cdot U_{ter}^2 = (1 - \rho_{\text{water}} / \rho_{\text{animal}}) \cdot m \cdot g \cdot \sin\theta, \quad (5-1)$$

C_d は前面投影面積を基準としたアザラシの抗力係数であり、前章において等式 4-3 から計算された 0.11 の値を用いた。 ρ_{water} は水の密度 (1000 kg m^{-3})、 A_f はアザラシの前面投影面積 (0.0911 m^2)、 ρ_{animal} はアザラシの体密度、 m はアザラシの体重 (45.2 kg)、 g は重力加速度 (9.8 m s^{-2}) である。変数である U_{ter} 、 ρ_{animal} 、 θ は斜体で示す。 θ は加速度のデータから毎秒計算されるため、等式 5-1 における未知数は U_{ter} と ρ_{animal} である。 ρ_{animal} を現実的に可能な範囲 ($1000\text{--}1050 \text{ kg m}^{-3}$) で動かし、それぞれの ρ_{animal} について U_{ter} を計算し、実測の遊泳速度と比較した。もし、適当な ρ_{animal} に対して計算された U_{ter} がグライディング中の実測遊泳速度と一致すれば、アザラシが末端速度に達していたといえる。末端速度に達していたことを示した後、今度は実測遊泳速度を等式 5-1 の U_{ter} に代入し、グライディングごとに ρ_{animal} を計算した。

ρ_{animal} および体脂肪率の推定には、肺の空気量という未知の量が影響する。し

かし、深度の増加とともに空気は圧縮されるため、深い深度で測定された速度データのみを用いることにより、その影響を最小限に抑えることができる。Biuw et al. (2003) によるモデルによれば、アザラシが深度 10 m にいる時、体脂肪率の推定値は、肺の空気量を考慮に入れた場合と入れなかった場合で 13% も異なる。しかし、その差は、深度 50 m で 4% に減り、深度 100 m ではさらに 2% まで減少する。以上の理由により、本研究では、深度 100 m 以深で測定された遊泳速度のみを ρ_{animal} の計算に使用した。

グライディング中のアザラシは、体軸角度 θ を保つために揚力を発生させているはずである。従って、厳密に言えば、揚力の発生にともなって生じる誘導抵抗 (Vogel 1994) を等式 5-1 の左辺に入れる必要がある。しかし、アザラシが揚力を発生させるメカニズムは現在のところ分かっておらず、本研究では誘導抵抗の項を加えることができなかった。この単純化の影響については 5-4 で考察する。

各パラメータの推定値は、特に断りがない場合、平均値 \pm 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。

5-3 : 結果

グライディング中の遊泳速度と、等式 5-1 から計算した理論上の末端速度との関係を Fig. 5-2 に示す。重り有りの状態でも無しの状態でも、アザラシがグライディングを始めると遊泳速度が上昇し始め、やがてピークに達した。適当な体密度の値を用いたとき、等式 5-1 から求めた末端速度は、測定された遊泳速度とピーク以降の部分で一致した。これは、ピークのあたりでアザラシの速度が末端速度に達していたことを示し、それ以降の速度の変化は、体軸角度の変化から説明できた。Fig. 5-2 の例では、重り有りの状態での体密度を 1043 kg m^{-3}

としたとき、重り無しの状態での体密度を 1015 kg m^{-3} としたときに、理論上の末端速度と計測された遊泳速度とが一致した。

深度 100 m 以深で計測されたグライディング中の最高速度と、その速度が測定された瞬間の体軸角度との関係を Fig. 5-3 に示す。また、いろいろな体密度に対する理論上の末端速度を色つきの曲線で示す。計測されたグライディング中の最高速度は、あらゆる体軸角度において、重り有りの状態のほうが無しの状態より大きかった。最高速度と体軸角度との間には、重り有りの状態でも無しの状態でも、有意な負の相関があった（重り有りの状態、Spearman $R=-0.965$, $N=28$, $P<0.0001$ 、重り無しの状態、Spearman $R=-0.782$, $N=25$, $P<0.0005$ ）。潜行時の体軸角度が負の値で表されることに注意すると、これは、体軸角度が深いほど最大速度が大きいことを示す。最高速度と体軸角度から、等式 5-1 を用いて計算した体密度の範囲は、重り有りの状態で $1027-1046 \text{ kg m}^{-3}$ ($N=28$)、重り無しの状態で $1014-1022 \text{ kg m}^{-3}$ ($N=25$) であった。

5-4 : 考察

本章では、グライディング中の速度と体軸角度から、体密度の推定が可能であることが示された。4-4-3 で示した通り、重り有りの状態と無しの状態における体密度の差は 30 kg m^{-3} であるはずである。推定した体密度は、潜水ごとにばらつきがあった（重り有りの状態, $1027-1046 \text{ kg m}^{-3}$, $N=28$; 重り無しの状態, $1014-1022 \text{ kg m}^{-3}$, $N=25$ ）。しかし、両グループの差は理論値である 30 kg m^{-3} と一致していた。等式 4-9 を用いて、推定した体密度を体脂肪率に変換すると、重り有りの状態で 32-41%、無しの状態で 43-47% であった。ここで、推定値のばらつきが大きい原因を考察する。Fig. 5-3 をよく見ると、体軸角度が浅くなるにつれて体密度の推定値が小さくなる傾向があることが分かる。これは、

本章で考えた物理モデル（等式 5-1）において、揚力および誘導抵抗が考慮されていないことに起因すると考えられる。グライディング中、体軸角度が浅くなるほど、その角度を保つために大きな揚力が必要となり、従って大きな誘導抵抗が加わるはずである。本章で考えた物理モデルでは、等式 5-1 の左辺に加えるべき誘導抵抗の項が欠けていたため、浅い体軸角度において体密度を過小評価していたと考えられる。アザラシがどのように揚力を生みだしているのかは明らかでない。グライド中、前脚を横に広げて翼として使っている可能性もあるし、体全体で揚力を生み出している可能性もある。今後、画像ロガーでグライディング中の前脚の動きをモニタリングし、アザラシの揚力発生メカニズムを明らかにしたい。揚力および誘導抵抗をモデルに組み込むことにより、浅い角度での体密度の推定値がより正確になることが期待される。

Biuw et al. (2003) は、ドリフト潜水（ストロークを止めて水中を漂うタイプの潜水）中の深度の変化率からミナミゾウアザラシの体密度を推定した。しかし、ドリフト潜水は、ゾウアザラシ（Crocker et al. 1997）と一部のオットセイ（Page et al. 2005）についてのみ報告されている限られた現象であるため、その手法の応用範囲は限られている。本章では、グライディング中の末端速度とそのときの体軸角度を計測することにより、体密度および体脂肪率が推定できることを示した。グライディングは、いろいろな種のアザラシ類や鯨類に見られる一般的な行動である（Williams et al. 2000）。本章の手法が、幅広い種の海生哺乳類に応用されることを期待している。

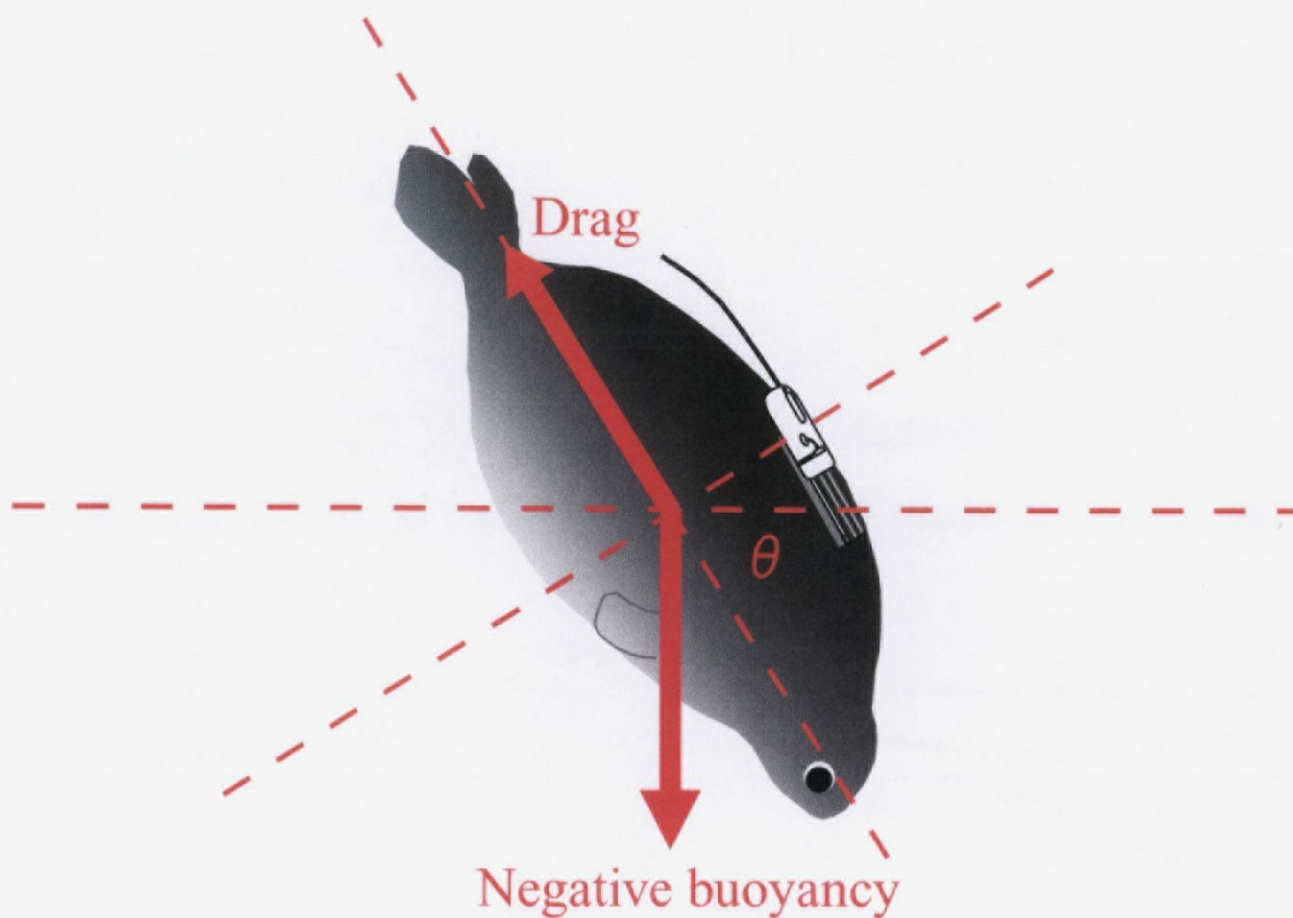


Fig. 5-1 Geometry of movement and forces acting on a gliding Baikal seal. Here the seal is oriented at a body angle of θ . Drag on the seal acts directly in line against the movement of the seal through the water. Buoyancy acts vertically so the effect of buoyancy on speed through water are weighted by $\sin |\theta|$.

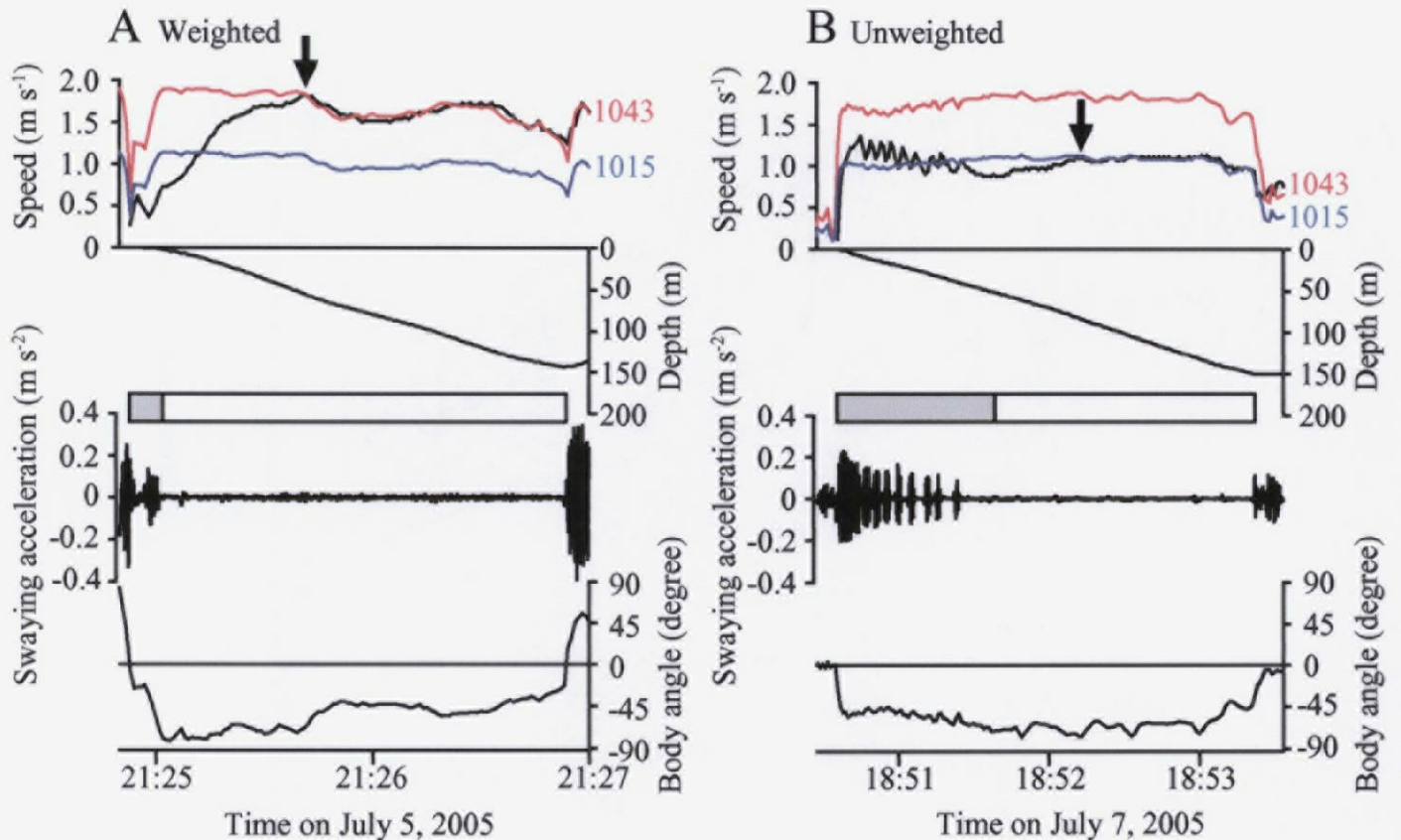


Fig. 5-2 Relationship between measured speed (black line) and theoretical terminal speeds, assuming a total body density of 1043 kg m⁻³ (red line) and 1015 kg m⁻³ (blue line), during descent phases of dives for (A) weighted (July 5, 2005) and (B) unweighted (July 7, 2005) conditions. Depth, swaying acceleration and body angle (i.e. angle between long axis of seal's body and water surface, with positive values indicating ascent and negative descent) are also shown. Swimming behavior is categorized as prolonged glide (white horizontal bar) and stroke-and-glide swimming (grey horizontal bar) (see 'Results' for categorization). Arrows indicate the first peaks of measured speed during prolonged glides.

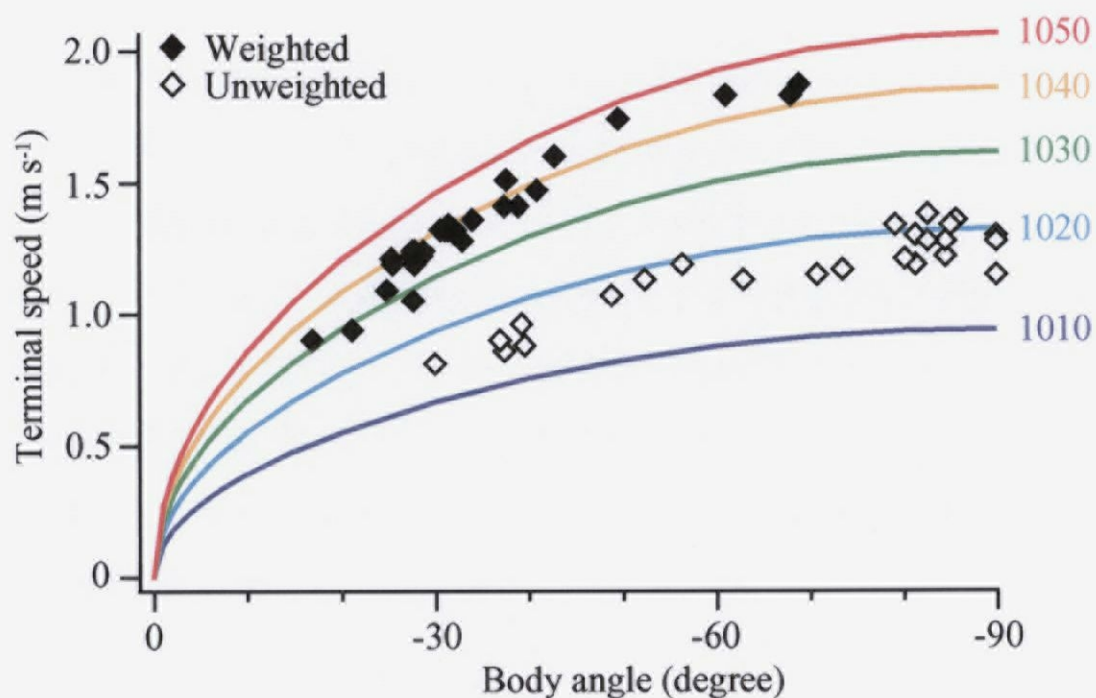


Fig. 5-3 Relationship between maximum speed in each prolonged glide measured at the depth of >100 m, and body angle at the moment when the speed was recorded, for weighted (solid diamonds) and unweighted (open diamonds) conditions. Body angle represents the angle between the long axis of the seal's body and the water surface, with negative values indicating descent. Theoretical terminal speeds for several body densities are shown as colored lines, with the density values in kg m^{-3} indicated by the numbers beside the lines. Strictly speaking, the theoretical lines are different between the conditions because of the different mass of the object (seal + weight = 46.65 kg for the weighted condition; seal = 45.2 kg for the unweighted condition; see Eqn 5-1) and should be shown separately. However, the difference in mass corresponds to a difference in theoretical terminal speed of only 1.6%. For clarity, we show the theoretical lines common to both conditions, based on the mean mass (45.9 kg).

第6章 総合考察

バイカルアザラシの潜水行動に関して、人工衛星を使ってデータを転送するタイプの記録計により、潜水深度と潜水時間の頻度分布が得られた例は過去にあるものの (Stewart et al. 1996)、時系列のデータは今まで得られていなかった。本研究によって初めて、本種の潜水行動に関する詳細な議論が可能になったといえる。そこで、本章では、バイカルアザラシの潜水行動を今までに知られている他のアザラシ類と比較する。(1) 潜水時間と潜水深度、(2) ストロークパターン、という2つの視点からバイカルアザラシの潜水行動の特徴を示し、その要因を考察する。

6-1: 潜水時間と潜水深度の種間比較

本研究では、4個体のバイカルアザラシから潜水データを得た。個体ごとに得られた平均潜水時間、最大潜水時間、平均潜水深度、最大潜水深度を個体間で平均し、4個体の平均潜水時間 (6.9 分)、平均最大潜水時間 (13.6 分)、平均潜水深度 (68.5 m)、平均最大潜水深度 (232.9 m) を得た。平均体重は 57.5 kg であった。これらを、Halsey et al. (2006) に記載されている他のアザラシ類のデータと比較した (Fig. 6-1)。比較する他のアザラシ類は、アゴヒゲアザラシ *Erignathus barbatus*、カニクイアザラシ *Lobodon carcinophagus*、ハイイロアザラシ *Halichoerus grypus*、ゼニガタアザラシ *Phoca vitulina*、ズキンアザラシ *Cystophora cristata*、キタゾウアザラシ *Mirounga angustirostris*、ワモンアザラシ *Phoca hispida*、ロスアザラシ *Ommatophoca rossii*、サイマーワモンアザラシ *Phoca hispida saimensis*、ミナミゾウアザラシ *Mirounga leonina*、ゴマフアザラシ *Phoca largha*、ウェッデルアザラシ *Leptonychotes weddellii* の 12 種類で

ある。

全体として、大きな動物ほど長く、深く潜る傾向がある。Schreer and Kovacs (1997) は、この現象を次のように説明している。動物のサイズが増すにつれ、体内に保持できる酸素の量は、体の体積に比例して増加する。一方、酸素消費速度はそれほど急速には増加しない。従って、大きな動物ほど、保持酸素量を使い果たすまでの時間（＝酸素保持量／酸素消費速度）が大きくなり、長く深い潜水が可能になる。

バイカルアザラシは、他のアザラシ類と比較すると、その小さなサイズの割に長く深い潜水をすることが Fig. 6-1 から分かる。これには、生理的および生態的要因が寄与していると考えられ、それについて以下に述べる。

まず、生理的要因について述べる。バイカルアザラシの血液中のヘモグロビン濃度 ($27.4 \text{ g } 100 \text{ ml}^{-1}$; Ponganis et al. 1997) は、他のアザラシ類で報告されている値よりも高い (Table 6-1)。また、筋肉中のミオグロビン濃度 ($6.9 \text{ g } 100 \text{ g}^{-1}$; Petrov et al. 1984) も、他のアザラシ類と比べて高い水準にある (Table 6-2)。これらのことから、バイカルアザラシは、アザラシ類の中でも特に潜水に適した生理的特徴をもち、それが長く深い潜水行動にあらわれていると考えられる。

次に、生態的要因について述べる。第3章で示した通り、バイカルアザラシは、夜明けと夕暮れ時に深く潜る傾向がある。昼間にはアザラシの到達できない深さにいるヨコエビが、夕暮れ時にアザラシの潜水深度の範囲に入り、朝方にまた潜水深度の外に出ていくのだらうと第3章で述べた。この仮説が正しいとすれば、深く潜れるアザラシほど、夕暮れの早い時間帯からヨコエビの捕食を開始でき、また朝方遅くまでそれを続けられることになる。従って、バイカルアザラシには、潜水が深く、しかも長くなるような淘汰圧がはたらいてきた可能性が否定できない。他のアザラシ類で、このような、餌の日周鉛直移動に

合わせた潜水深度の変化が報告されている種は、キタゾウアザラシ (Le Boeuf et al. 1988) のみである。また、アザラシ各種の潜水深度には、それぞれの生息域における水深が影響する。例えば、アゴヒゲアザラシ (Gjertz et al. 2000)、ウェッデルアザラシ (Watanabe et al. 2006b)、ワモンアザラシ (Kelly and Wartzok et al. 1996) などは、潜水中に海底に到達することが知られている。一方、バイカル湖の平均水深は 730 m もあり、本研究で得られたバイカルアザラシの潜水深度より十分深い。このことから、バイカルアザラシは、湖底に制限されることなく、餌生物の滞在深度に合わせた潜水を繰り返し、朝夕にはとりわけ深く潜ると考えられる。

6-2: ストロークパターンの種間比較

アザラシ類の潜水中のストロークパターンは、これまで、ウェッデルアザラシとキタゾウアザラシについて報告されている (Williams et al. 2000; Davis et al. 2001; Sato et al. 2003)。本研究のバイカルアザラシも含めたこれら 3 種のストロークパターンには共通点がある。潜行開始時に連続的にストロークした後、ある深度で鰭の動きを止めてグライディングに移行し、そのままボトムフェイズに至り、浮上時には再び連続的にストロークする、というものである。Skrovan et al. (1999) および Williams et al. (2000) によると、このパターンは、浮力という観点から次のように説明することができる。潜行開始時には、肺の中の空気に起因する正の浮力に逆らうためにストロークをする。その後、深度が増すにつれ、水压により肺の空気が圧縮され、体全体の体積が減って負の浮力が得られ、グライディングが可能になる。浮上時には、負の浮力に逆らうためにストロークをする。

ストロークパターンには個体差があり、それが体密度 (= 体脂肪率) による

ことを第4章で示した。では、野生のバイカルアザラシが示す最も一般的なストロークパターンはどのようなものであろうか。本研究では、4個体のバイカルアザラシからデータを得たが、そのうちの3個体（アザラシ1、2、4）は、捕獲後3～6ヶ月間飼育し、それからバイカル湖に放したものである（Table 2-1）。飼育期間中に体脂肪率は変化し得るため、彼らが示したストロークパターンは、野生の状態のそれとは異なる可能性がある。一方、アザラシ3は、捕獲直後に湖に放した個体であるため、そのストロークパターンは自然状態を反映していると考えられる。

アザラシ3は、顕著な負の浮力の傾向を示し、潜行時に長いグライディングをした（Fig. 4-5）。潜行の途中、深度 23 ± 12 m ($N=75$ dives) でグライディングを開始したが、これは、キタゾウアザラシとウェッデルアザラシについて報告されている深度 86 m (Williams et al. 2000) よりも浅い。それに対応し、潜行時間に対するグライディング時間の割合（percentage glide time、潜行時間の何パーセントをグライドで過ごしたか）は、キタゾウアザラシやウェッデルアザラシよりも大きかった（Fig. 6-2）。バイカルアザラシのこのような長いグライディングには、バイカル湖という淡水の物理的特性が影響しているのではないだろうか。この点について以下に考察する。

淡水と海水とでは、物体にはたらく浮力が異なる。アルキメデスの原理により、水中では、物体がおしのけた水の重さと等しい上向きの力を受ける。水の密度は海水で約 1026 kg m^{-3} 、淡水で 1000 kg m^{-3} であるから、 1 m^3 の物体にはたらく上向きの力は、海水において淡水よりも 26 kg 大きくなる。体重 60 kg のバイカルアザラシの体積は約 0.06 m^3 (60 l) であり、海水と淡水とでは、 $26 \times 0.06 = 1.56 \text{ kg}$ の浮力差が生じる。つまり、バイカルアザラシが淡水に潜ることは、同サイズの海生アザラシが 1.6 kg の鉛の重りをつけて潜ることに等しく、

バイカルアザラシは海生アザラシに比べて沈みやすいといえる。

以上の議論では、バイカルアザラシと海生アザラシの体脂肪率が等しいことを前提としてきた。しかし、実際にはそうではない可能性がある。すなわち、もしバイカルアザラシが海生アザラシよりも体脂肪を十分多くもつのなら、両者が受ける浮力の差は上で議論した値よりも小さくなり、その場合、バイカルアザラシに見られた長いグライディングには、別の要因を考える必要がある。そこで、Miyazaki (unpublished) による形態計測のデータを用い、バイカルアザラシと、近縁の海生種であるワモンアザラシとで、脂皮 (blubber) の量を比較した。体重に占める脂皮の割合は、バイカルアザラシで $47.5 \pm 3.5\%$ ($N=15$)、ワモンアザラシで $41.6 \pm 5.4\%$ ($N=40$) であり、前者の方が後者より有意に大きかった (Mann-Whitney U-test, $P < 0.0005$)。すなわち、バイカルアザラシは、ワモンアザラシよりも多くの脂皮をもっていた。

では、淡水にいるアザラシがどれだけ多くの脂肪をもてば、海水にいるアザラシと同じだけの浮力が得られるのであろうか。それを調べるには、4-4-3に記述した等式 4-10 において、海水と淡水との密度差にあたる $26 \text{ (kg m}^{-3}\text{)}$ を $\Delta\rho$ に代入すればよい。既に考察した通り、 $\rho_{\text{lipid-free}}$ には $1115 \text{ (kg m}^{-3}\text{)}$ 、 ρ_{lipid} には $901 \text{ (kg m}^{-3}\text{)}$ の値を用いると、 ΔP_{lipid} は -0.12 と計算される。すなわち、淡水にいるバイカルアザラシが、海水にいるアザラシとの浮力の差を脂肪で補うには、体脂肪率にして 12% だけ多くの脂肪を蓄える必要があることが示された。しかし、Miyazaki (unpublished) により計測された平均値の差は 5.9% であり、 12% には遥かに及ばなかった。バイカルアザラシは、近縁の海生種であるワモンアザラシに比べて確かに多くの脂肪をもつが、その脂肪量は、淡水と海水との浮力の差を補うには不十分であるといえる。脂肪量の差を考慮に入れても、バイカルアザラシは海生のアザラシに比べて沈みやすく、そのことが、潜行時

の長いグライディングにあらわれていると考えられる。厳密に言えば、Miyazaki (unpublished) が計測した、体重に占める脂皮の割合と、本段落で考察した、体重に占める脂肪の割合とは別の量である。しかし、アザラシの場合、体の脂肪の 90%以上は脂皮に存在することが知られており (Gales et al. 1993)、両者を同じものと考えても、本章の議論には差し支えないであろう。

今後、バイカルアザラシの潜水行動が淡水という物理環境に起因するというこの仮説を検証するためには、バイカルアザラシに浮きを取り付け、模擬的な海水環境で潜水行動データを得る必要がある。本研究の第4章で重りを切り離したように、浮きをタイマーで切り離すようにする。もし仮説が正しいければ、浮きの切り離し前は海生アザラシと同程度の長さのグライディングを行い、切り離した後、バイカルアザラシに特有の長いグライディングが見られるようになるはずである。

また、エネルギーの問題も重要である。グライディングはエネルギー節約によい移動方法であることが知られており (Williams et al. 2000)、仮説が正しいとすれば、少なくとも潜行に関しては、淡水という環境がバイカルアザラシに有利にはたらいっていると考えられる。しかし、潜行時に楽をすれば、浮上時には逆にハードワークを強いられるはずである。潜行、浮上を含めた潜水サイクルにおいて、どのような浮力、どのようなストロークパターンが最も効率的であるのか、さらなる調査が必要である。

Table 6-1. Hemoglobin concentration (Hb) (g 100 ml⁻¹) in seals

| Species | Hb | References |
|---|------|------------------------|
| Baikal seal <i>Phoca sibirica</i> | 27.4 | Ponganis et al. (1997) |
| Harbor seal <i>Phoca vitulina</i> | 21.1 | Kooyman (1989) |
| Ribbon seal <i>Phoca fasciata</i> | 24.5 | Kooyman (1989) |
| Southern elephant seal <i>Mirounga leonina</i> | 23.3 | Kooyman (1989) |
| Weddell seal <i>Leptonychotes weddellii</i> | 20.7 | Ponganis et al. (1993) |

Table 6-2. *Myoglobin concentration (Mb) (g 100 g⁻¹) in seals*

| Species | Mb | References |
|--|-----|------------------------|
| Baikal seal <i>Phoca sibirica</i> | 6.9 | Petrov et al. (1984) |
| Grey seal <i>Halichoerus grypus</i> | 5.4 | Reed et al. (1994) |
| Harbor seal <i>Phoca vitulina</i> | 4.1 | Reed et al. (1994) |
| Northern elephant seal <i>Mirounga angustirostris</i> | 5.1 | Kooyman (1989) |
| Ribbon seal <i>Phoca fasciata</i> | 8.1 | Kooyman (1989) |
| Weddell seal <i>Leptonychotes weddellii</i> | 5.4 | Ponganis et al. (1993) |

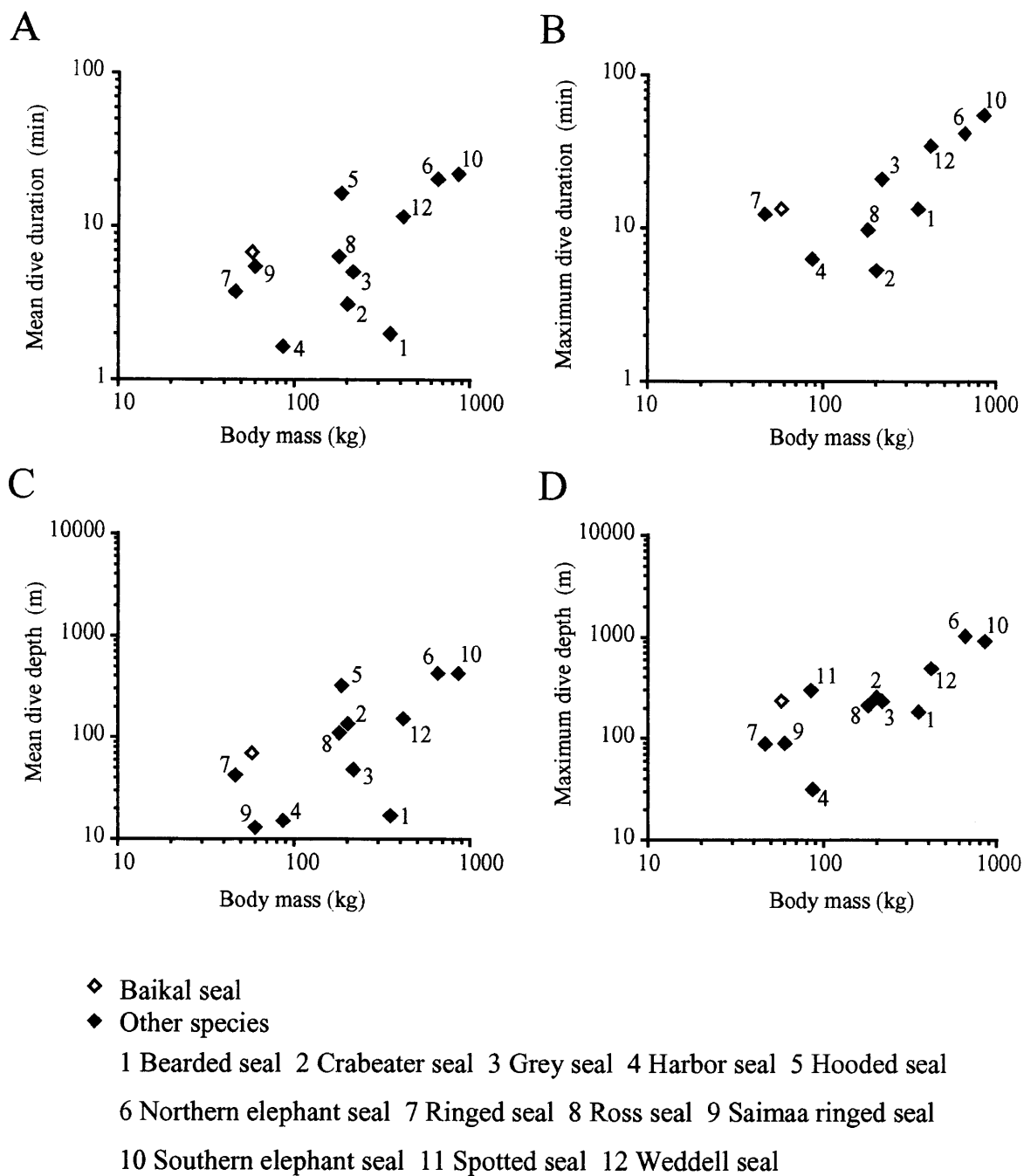
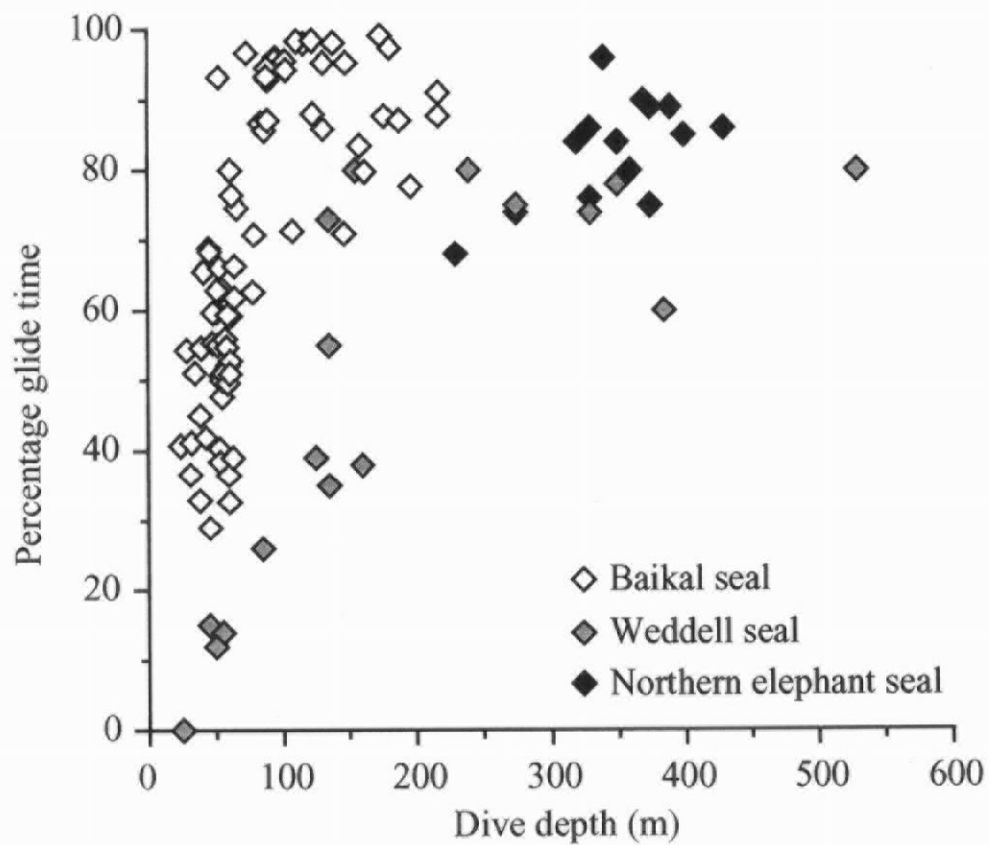


Fig. 6-1 Relationship between log mean body mass and (A) log mean dive duration, (B) log mean maximum dive duration, (C) log mean dive depth, and (D) log mean maximum dive depth. Open diamonds represent Baikal seal. Solid diamonds represent other phocid seals from Halsey et al. (2006).



要約

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。バイカル湖の固有種であるバイカルアザラシ *Phoca sibirica* は、食物連鎖の最高位を占め、バイカル湖という固有の生態系で重要な役割を果たしている。また、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。

性成熟年齢、出産時期、授乳期間等の生活史調査や個体数の推定など、バイカルアザラシについての基本的な生物学は、主にロシア人研究者によってなされてきた。しかし、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。過去の研究では、人工衛星を使ってデータを転送するタイプの記録計を用いて、潜水深度と潜水時間の頻度分布を得た例があるに過ぎない。

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）を用い、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、加速度など多種のパラメータを高頻度で記録することができる。従って、得られるデータは、生態学や生理学の視点から幅広い解釈が可能である。バイカル湖という生態系をバイカルアザラシがどう利用しているか、その摂餌行動を明らかにすることを本研究の目的の一つとした。また、海生哺乳類にとって特異な淡水という環境に注目し、アザラシが潜水中に受ける浮力の影響を調べた。浮力への対応という、他の海生哺乳類にも当てはまる生理学的知見を得ることをいま一つの目的とした。

1. 自動切り離しデータロガー回収システムの開発

バイカルアザラシは、決まった上陸場をもたず、また警戒心が非常に強い。そのため、機器を装着した個体を再捕獲することは困難である。そこで本研究では、動物の体からデータロガーをタイマーで切り離し、VHF 電波を用いて回収する独自のシステムを開発した。このシステムは、他の鰭脚類はもとより、魚類、ウミガメ類など幅広い海洋動物に応用が可能である。

2. 摂餌行動

データロガーとデジタル静止画像ロガーを併用することにより、バイカルアザラシの摂餌行動を明らかにした。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、50 m 程度の潜水を繰り返し、カジカの仲間である *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、*Macrohectopus branickii* など日周鉛直移動するヨコエビ類を追いかけて、210 m 以浅の広い範囲で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速度を落とし、ヒゲによる触覚で捕らえていたのではないかと考えられる。

3. 浮力への対応

海生哺乳類は、潜水中に浮力の影響を強く受ける。浮力の大きさは動物の体密度によって決まり、動物の体密度はおもに体脂肪率に依存することが知られている。海生哺乳類の体脂肪率は季節によって変動するため、浮力もそれに応じて変化しているはずである。しかし、浮力の変化に彼らがどう対応しているかは、エネルギー収支に関わる重要な問題にも関わらず、ほとんど分かっていない。

そこで本研究では、バイカルアザラシ一頭に、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（体密度が高い状態）と重り無しの状態（体密度が低い状態）の2つの状態の潜水行動データを得ることができた。

重り有りの状態と無しの状態では、脚鰭による羽ばたき動作（ストローク）のパターンが異なっていた。重り有りの状態では、アザラシは、脚鰭の動きを止めて重力を利用する「グライディング泳法」で潜行し、連続的にストロークして浮上した。一方、重り無しの状態では、潜行時も浮上時も、ストロークとグライドを交互に行う「ストローク&グライド泳法」を使うことが多かった。このように、アザラシは、浮力の変化に対し、泳法を変えることで対応することが明らかになった。本研究では、1.5 kg の鉛の重りを取り付けてアザラシの体密度を増やしたが、これは、体脂肪率が 14%減ったことに相当する。野生のアザラシは、換毛期や授乳期に絶食し、年間で 20%も体脂肪率を変化させることから、本研究で見られた泳法の変化は、自然状態でも起きていると考えられる。

4. 潜水行動データを用いた体脂肪率の推定

海生哺乳類の多くの種が、生息環境の悪化等の理由により近年個体数を減少させている。有効な保護政策を立案するためには、彼らの生態を理解し、個体数を把握するとともに、彼らの健康状態を知ることが重要である。そして、健康状態の有用な指標となるのが、動物の体脂肪率である。しかし、生きた野生動物の体脂肪率を推定することは容易でない。本研究では、潜水行動データからバイカルアザラシの体脂肪率を推定した。

アザラシは、潜り始めこそ脚鰭を左右に打ち振るって推進力を発生させるが、

潜行の途中で鰭の動きを止め、あとは重力に身を委ねて沈んでいく。そのグライディング区間の行動パラメータを、自然沈降の物理モデルに当てはめることで、動物の体密度を計算した。算出した体密度をもとに、本研究で用いたアザラシの体脂肪率を 45%と推定した。グライディングは、バイカルアザラシに限らず海生哺乳類に幅広く見られる行動である。本研究の手法が他種に応用されることが期待される。

5. 他のアザラシ類との比較

本研究で得られたバイカルアザラシの平均潜水時間 (6.9 分)、平均最大潜水時間 (13.6 分)、平均潜水深度 (68.5 m)、平均最大潜水深度 (232.9 m) を他のアザラシ類と比較した。バイカルアザラシは、平均 58 kg という小さな体の割に、長く深い潜水を行うことが明らかになった。バイカルアザラシの血液中のヘモグロビン濃度 ($27.4 \text{ g } 100 \text{ ml}^{-1}$) および筋肉中のミオグロビン濃度 ($6.9 \text{ g } 100 \text{ g}^{-1}$) は、他のアザラシ類に比べ高い水準にある。バイカルアザラシは、とりわけ潜水に適した生理的特徴をもち、それを生かして長く深い潜水を行っていることが示唆される。また、日周鉛直移動する餌を捕食しているという生態的な要因も関わっていると考えられる。

バイカルアザラシの潜水中のストロークパターンを、これまでに知られている他のアザラシ類と比較した。バイカルアザラシは、顕著な負の浮力の傾向を示し、他のアザラシ類よりも長いグライディングを潜行時にすることが分かった。これは、バイカル湖という淡水の物理的特性によるものと考えられる。海水に比べて密度が低い淡水では、動物の体が沈みやすく、従って潜行時のグライディングがしやすいのであろう。グライディングはエネルギー節約によい移動方法であることが知られており、少なくとも潜行に関しては、淡水という環

境がバイカルアザラシに有利にはたらいっているようである。しかし、潜行時に楽をすれば、浮上時には逆にハードワークを強いられるはずである。潜行、浮上を含めた潜水サイクルにおいて、どのような浮力、どのようなストロークパターンが最も効率的であるのか、さらなる調査が必要である。

謝辞

本研究を行うにあたり、その機会を与えてくださるとともに、始終にわたり懇切丁寧な御指導をくださった東京大学海洋研究所の宮崎信之教授に心より御礼申し上げます。研究全般について始終御指導、御助言、激励をくださった国立極地研究所の内藤靖彦名誉教授、高橋晃周助教授に厚く御礼申し上げます。東京大学海洋研究所の寺崎誠教授、白木原国雄教授、佐藤克文助教授、また東京大学農学生命科学研究科の青木一郎教授からは、本論文の審査の課程で数多くの御助言を頂戴した。謹んで御礼申し上げます。

元ロシア科学アカデミー湖沼学研究所研究員、現在バイカルアザラシ水族館職員の **Eugene A. Baranov** 博士は、バイカル湖でのフィールド調査において、良いデータがとれるよう最大限の協力をしてくださり、また、フィールド調査の前には、実験に使うアザラシを飼育しておいてくださった。謹んで御礼申し上げます。**Pasya Anoshko** 氏と **Eugene Zemerov** 氏には、大変な肉体労働が多いフィールド調査で大いにご協力いただいた。深く御礼申し上げます。

英国セントアンドリュース大学の **Martin Biuw** 博士と **Patrick Miller** 博士、東京工業大学の三谷曜子博士、国立極研究所の **Yan Ropert-Coudert** 博士、米国カリフォルニア大学サンディエゴ校スクリプス海洋研究所の **Paul Panganis** 博士、ならびに東京大学海洋研究所の **Travis Johnson** 博士には、論文作成の段階で貴重な助言をいただいた。謹んで御礼申し上げます。

北海道大学の後藤晃助教授は、写真からバイカル湖のカジカ類の同定をしてくださった。茨城大学の森野浩教授には、バイカル湖のヨコエビに関して貴重な助言をいただいた。厚く御礼申し上げます。

本研究は、東京大学海洋研究所海洋科学国際共同研究センターの皆様の暖か

い御支援によって成し遂げられたものである。謹んで感謝の意を表する。

最後に、これまでの学生生活を温かく見守り、支援してくれた父と母に深く謝意を表する。

文献

- Anon.** (2004). *Rika Nenpyo* (in Japanese; ed. National Astronomical Observatory) Tokyo: Maruzen. 1015pp.
- Argos** (1989). *Guide to the Argos System*. Toulouse: Argos CLS.
- Arnould, J. P. Y.** (1995). Indices of body condition and body composition in female Antarctic fur seals (*Arctocephalus gazella*). *Mar. Mamm. Sci.* **11**, 301-313.
- Baranov, E. A.** (1996). A device for data retrieval and recapture of diving animals in open water. *Mar. Mamm. Sci.* **12**, 465–468.
- Baranov, E. A., Petrov, E. A., Baranov, V. I., and Shoshenko, K. A.** (1986). Oxygen consumption by the Baikal seal in free swimming in reservoir and diving of different duration. *Sechnenov Physiol. J. USSR.* **72**, 1113-1118 (in Russian).
- Beck, G. G., Smith, T. G. and Hammill, M. O.** (1993) Evaluation of body condition in the northwest Atlantic harp seal (*Phoca groenlandica*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **50**, 1372-1381.
- Beck, C. A., Bowen, W. D. and Iverson, S. J.** (2000). Seasonal changes in buoyancy and diving behaviour of adult grey seals. *J. Exp. Biol.* **203**, 2323-2330.
- Bilo, D. and Nachtigall, W.** (1980). A simple method to determine drag coefficients in aquatic animals. *J. Exp. Biol.* **87**, 357-359.
- Biuw, M., McConnell, B., Bradshaw, C. J. A., Burton, H. and Fedak, M.** (2003). Blubber and buoyancy: monitoring the body condition of free-ranging seals using simple dive characteristics. *J. Exp. Biol.* **206**, 3405-3423.
- Bonner, W. N.** (1989). *The natural history of seals*. Christopher Helm, London. 196pp.

Bost, C. A., Zorn, T., Le Maho, Y., and Duhamel, G. (2002). Feeding of diving predators and diel vertical migration of prey: King penguins' diet versus trawl sampling at Kerguelen Islands. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **227**, 51-61.

Boyd, I. L., and Croxall, J. P. (1992). Diving behaviour of lactating Antarctic fur seals. *Can. J. Zool.* **70**, 919-928.

Burns, J. M. and Castellini, M. A. (1996). Physiological and behavioral determinants of the aerobic dive limit in Weddell seal (*Leptonychotes weddellii*) pups. *J. Comp. Physiol. B* **166**, 473-483.

Butler, P. J. and Jones, D. R. (1997). Physiology of diving of birds and mammals. *Physiol. Rev.* **77**, 837-899.

Clark, B. D. and Bemis, W. (1979). Kinematics of swimming of penguins at the Detroit zoo. *J. Zool., Lond.* **188**, 411-428.

Coltman, D. W., Don Bowen, W., Boness, D. J. and Iverson, S. J. (1997). Balancing foraging and reproduction in the male harbour seal, an aquatically mating pinniped. *Anim. Behav.* **54**, 663-678.

Costa, D. P., Le Boeuf, B. J. Huntley, A. C. and Ortiz, C. L. (1986). The energetics of lactation in the Northern elephant seal, *Mirounga angustirostris*. *J. Zool. Lond.* **209**, 21-33.

Crocker, D. E., Le Boeuf, B. J. and Costa, D. P. (1997). Drift diving in female northern elephant seals: implications for food processing. *Can. J. Zool.* **75**, 27-39.

Croxall, J. P., Everson, I., Kooyman, G. L., Ricketts, C. and Davis, R. W. (1985). Fur seal diving behaviour in relation to vertical distribution of krill. *J. Anim. Ecol.* **54**, 1-8.

Davis, R. W., Fuiman, L. A., Williams, T. M. and Le Boeuf, B. J. (2001). Three-dimensional movements and swimming activity of a northern elephant seal. *Comp. Biochem. Physiol.* **129A**, 759-770.

Davis, R. W., Fuiman, L. A., Williams, T. M., Horning, M. and Hagey, W. (2003). Classification of Weddell seal dives based on 3-dimensional movements and video-recorded observations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **264**, 109–122.

Davis, R. W., Fuiman, L. A., Williams, T. M., Collier, S. O., Hagey, W. P., Kanatous, S. B., Kohin, S. and Horning, M. (1999). Hunting behavior of a marine mammal beneath the Antarctic fast ice. *Science* **283**, 993–996.

Dehnhardt, G., Mauck, B. and Bleckmann, H. (1998). Seal whiskers detect water movements. *Nature* **394**, 235–236.

Dehnhardt, G., Mauck, B., Hanke, W. and Bleckmann, H. (2001). Hydrodynamic trail-following in harbor seals (*Phoca vitulina*). *Science* **293**, 102–104.

Falke, K., Hill, R. D., Qvist, J., Schneider, R. C., Guppy, M., Liggins, G. C., Hochachka, P. W., Elliott R. E. and Zapol, W. M. (1985). Seal lungs collapse during free diving: evidence from arterial nitrogen tensions. *Science* **229**, 556–558.

Fedak, M., Lovell, P., McConnell, B. and Hunter, C. (2002). Overcoming the constraints of long range radio telemetry from animals: getting more useful data from smaller packages. *Integr. Comp. Biol.* **42**, 3–10.

Feldkamp, S. D. (1987). Swimming in the California sea lion: morphometrics, drag and energetics. *J. Exp. Biol.* **131**, 117–135.

Feldkamp, S. D., De Long, R. L. and Antonelis, G. A. (1989). Diving patterns of California sea lions, *Zalophus californianus*. *Can. J. Zool.* **67**, 872–883.

Fuiman, L. A., Davis, R. W. and Williams, T. M. (2002). Behavior of midwater fishes under the Antarctic ice: observations by a predator. *Mar. Biol.* **140**, 815–822.

Gales, N. J. and Burton, H. R. (1987). Ultrasonic measurement of blubber thickness of the southern elephant seal, *Mirounga leonina* (Linn). *Aust. J. Zool.* **35**, 207 – 217.

Gales, R. and Renouf, D. (1994). Assessment of body condition of harp seals. *Polar Biol.* **14**, 381-387.

Gjertz, I., Kovacs, K. M., Lydersen, C. and Wiig, Ø. (2000). Movements and diving of bearded seal (*Erignathus barbatus*) mothers and pups during lactation and post-weaning. *Polar Biol.* **23**, 559-566.

Gliwicz, M. Z. (1986). Predation and the evolution of vertical migration in zooplankton. *Nature* **320**, 746-748.

Goldbogen, J. A., Calambokidis, J., Shadwick, R. E., Oleson, E. M., McDonald, M. A., and Hildebrand, J. A. (2006). Kinematics of foraging dives and lunge-feeding in fin whales. *J. Exp. Biol.* **209**, 1231-1244.

Halsey, L. G., Butler, P. J. and Blackburn, T. M. (2006). A phylogenetic analysis of the allometry of diving. *Am. Nat.* **167**, 276-287.

Hays, G. C., Metcalfe, J. D., Walne, A. W. and Wilson, R. P. (2004). First records of flipper beat frequency during sea turtle diving. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **303**, 243-260.

Hooker, S. K., Miller, P. J. O., Johnson, M. P., Cox, O. P. and Boyd, I. L. (2005). Ascent exhalations of Antarctic fur seals: a behavioural adaptation for breath-hold diving? *Proc. R. Soc. Lond. B* **272**, 355-363.

Hooker, S. K., Boyd, I. L., Jessopp, M., Cox, O., Blackwell, J., Boveng, P. L. and Bengtson, J. L. (2002). Monitoring the prey-field of marine predators: combining digital imaging with datalogging tags. *Mar. Mamm. Sci.* **18**, 680–697.

Kato, A., Ropert-Coudert, Y., Grémillet, D., Cannell, B. (2006). Locomotion and foraging strategy in foot-propelled and wing-propelled shallow-diving seabirds. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **308**, 293-301.

- Kawabe, R., Naito, Y., Sato, K., Miyashita, K. and Yamashita, N.** (2004). Direct measurement of the swimming speed, tailbeat, and body angle of Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*). *ICES J. Mar. Sci.* **61**, 1080-1087.
- Kelly, B. P. and Wartzok, D.** (1996). Ringed seal diving behavior in the breeding season. *Can. J. Zool.* **74**, 1547-1555.
- Kooyman, G. L.** (1965). Techniques used in measuring diving capacities of Weddell seals. *Polar Rec.* **26**, 389-395.
- Kooyman, G. L.** (1975). A comparison between day and night diving in the Weddell seal. *J. Mammal.* **56**, 563-574.
- Kooyman, G. L.** (1985). Physiology without restraint in diving mammals. *Mar. Mamm. Sci.* **1**, 166-178.
- Kooyman, G. L.** (1989). *Diverse Divers: Physiology and Behaviour*. Berlin: Springer-Verlag. 200pp.
- Kooyman, G. L. and Ponganis, P. J.** (1998). The physiological basis of diving to depth: birds and mammals. *Annu. Rev. Physiol.* **60**, 19-32.
- Kooyman, G. L., Castellini, M. A., Davis, R. W. and Maue, R. A.** (1983). Aerobic dive limits in immature Weddell seals. *J. Comp. Physiol.* **151**, 171-174.
- Kooyman, G. L., Wahrenbrock, E. A., Castellini, M. A., Davis, R. W. and Sinnett, E. E.** (1980). Aerobic and anaerobic metabolism during voluntary diving in Weddell seals: evidence for preferred pathways from blood chemistry and behavior. *J. Comp. Physiol.* **138**, 335-346.
- Le Boeuf, B. J., Costa, D. P., Huntley, A. C. and Feldkamp, S. D.** (1988). Continuous, deep diving in female northern elephant seals, *Mirounga angustirostris*. *Can. J. Zool.* **66**, 446-458.

Le Boeuf, B. J., Crocker, D. E., Costa, D. P., Blackwell, S. B., Webb, P. M. and Houser, D. S. (2000). Foraging ecology of northern elephant seals. *Ecol. Monog.* **70**, 353-382.

Lovvorn, J. R., Jones, D. R. and Blake, R. W. (1991). Mechanics of underwater locomotion in diving ducks: drag, buoyancy and acceleration in a size gradient of species. *J. Exp. Biol.* **159**, 89-108.

Lovvorn, J. R., Watanuki, Y., Kato, A., Naito, Y. and Liggins, G. A. (2004). Stroke patterns and regulation of swim speed and energy cost in free-ranging Brunnich's guillemots. *J. Exp. Biol.* **207**, 4679-4695.

Marchand, P. and Marmet, L. (1983). Binomial smoothing filter: A way to avoid some pitfalls of least-squares polynomial smoothing. *Rev. Sci. Instrument* **54**, 1034-1041.

Melnik, N. G., Timoshkin, O. A., Sideleva, V. G., Pushkin, S. V. and Mamylov, V. S. (1993). Hydroacoustic measurement of the density of the Baikal macrozooplankter *Macrohectopus branickii*. *Limnol. Oceanogr.* **38**, 425-434.

Mitani, Y., Watanabe, Y., Sato, K., Cameron, M. F. and Naito, Y. (2004). 3D diving behavior of Weddell seals with respect to prey accessibility and abundance. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **281**, 275-281.

Moore, F. D., Olsen, K. H., McMurray, J. D., Parker, H. V., Ball, M. R. and Boyden, C. M. (1963). *The Body Cell Mass and its Supporting Environment: Body Composition in Health and Disease*. Philadelphia: W. B. Saunders.

Miller, P. J. O., Johnson, M. P., Tyack, P. L. and Terray, E. A. (2004). Swimming gaits, passive drag and buoyancy of diving sperm whales *Physeter macrocephalus*. *J. Exp. Biol.* **207**, 1953-1967.

Minamikawa, S., Naito, Y., Sato, K., Matsuzawa, Y., Bando, T. and Sakamoto, W. (2000). Maintenance of neutral buoyancy by depth selection in the loggerhead turtle *Caretta caretta*. *J. Exp. Biol.* **203**, 2967-2975.

Naito, Y. (2004). Biologging Science. Memoires of the National Institute of Polar Research 58.

Nordoy, E. S. and Blix, A. S. (1985). Energy sources in fasting grey seal pups evaluated with computed tomography. *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.* **249**, R471-R476.

Nowacek, D. P., Johnson, M. P., Tyack, P. L., Shorter, K. A., McLellan, W. A. and Pabst, D. A. (2001). Buoyant balaenids: the ups and downs of buoyancy in right whales. *Proc. R. Soc. Lond. B* **268**, 1811-1816.

Page, B., McKenzie, J., Hindell, M. A. and Goldsworthy, S. D. (2005). Drift dives by male New Zealand fur seals (*Arctocephalus forsteri*). *Can. J. Zool.* **83**, 293–300.

Pankhurst, N. W., Sideleva, V. G., Pankhurst, P. M., Smirnova, O. and Janssen, J. (1994). Ocular morphology of the Baikal sculpin-oilfishes, *Comephorus baicalensis* and *C. dybowskii* (Comephoridae). *Environ. Biol. Fishes.* **39**, 51-58.

Pastukhov, V. D. (1993). *The Baikal seal*. Nauka, Moscow. 271pp (in Russian).

Peters, R. H. (1983). *The ecological implications of body size*. Cambridge: Cambridge University Press. 329pp.

Petrov, E. A. (2000). Sex–age structure, reproduction and number of the Baikal seals. In: Proc. Conf. Marine Mammals of the Holarctic. Marine Mammal Council, Arkhangelsk, p 314–317.

Petrov, E. A., Neshumova, T. V. and Cherepanova, V. A. (1984). Myoglobin in Baikal seal: season, age, sex. In: *Bioenergetics and thermodynamics in living systems*. p 49-53. Nauka, Novosibirsk (in Russian).

Pütz, K. and Bost, C. A. (1994) Feeding behavior of free-ranging king penguins (*Aptenodytes patagonicus*). *Ecology* **75**, 489-497.

Pütz, K., Wilson, R. P., Charrassin, J. -B., Raclet, T., Lage, J., Le Maho, Y., Kierspel, M. A. M., Culik, B. M. and Adelung, D. (1998) Foraging strategy of king penguins (*Aptenodytes patagonicus*) during summer at the Crozet Islands. *Ecology* **79**, 1905-1921.

Ponganis, P. J., Kooyman, G. L., Baronov, E. A., Thorson, P. H. and Stewart, B. S. (1997). The aerobic submersion limit of Baikal seals, *Phoca sibirica*. *Can. J. Zool.* **75**, 1323-1327.

Ponganis, P. J., van Dam, R. P., Marshall, G., Knower, T. and Levenson, D. H. (2000). Sub-ice foraging behavior of emperor penguins. *J. Exp. Biol.* **203**, 3275–3278.

Reed, J. Z., Butler, P. J. and Fedak, M. A. (1994). The metabolic characteristics of the locomotory muscles of grey seals (*Halichoerus grypus*), harbour seals (*Phoca vitulina*), and Antarctic fur seals (*Arctocephalus gazella*). *J. Exp. Biol.* **194**, 33-46.

Reilly, J. J. and Fedak, M. A. (1990). Measurement of the body-composition of living gray seals by hydrogen isotope-dilution. *J. Appl. Physiol.* **69**, 885-891.

Ribak, G., Weihs, D. and Arad, Z. (2005). Submerged swimming of the great cormorant *Phalacrocorax carbo sinensis* is a variant of the burst-and-glide gait. *J. Exp. Biol.* **208**, 3835-3849.

Ridgway, S. H., Scronce, B. L. and Kanwisher, J. (1969). Respiration and deep diving in the bottlenose porpoise. *Science* **166**, 1651–1654.

Rice, D. W. (1998). *Marine mammals of the world. Systematics and distribution*. Special publication number 4. The society for marine mammalogy, Lawrence. 231pp.

Ryg, M., Lydersen, C., Markussen, N. H., Smith, T. G. and Oeritsland, N. A. (1990). Estimating the blubber content of phocid seals. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **47**, 1223-1227.

Sasaki, H., Numachi, K. and Grachev, M. A. (2003). The origin and genetic relationships of the Baikal seal, *Phoca sibirica*, by restriction analysis of mitochondrial DNA. *Zoolog. Sci.* **20**, 1417-1422.

Sato, K., Mitani, Y., Cameron, M. F., Siniff, D. B. and Naito, Y. (2003). Factors affecting stroking patterns and body angle in diving Weddell seals under natural conditions. *J. Exp. Biol.* **206**, 1461-1470.

Sato, K., Mitani, Y., Cameron, M. F., Siniff, D. B., Watanabe, Y. and Naito, Y. (2002). Deep foraging dives in relation to the energy depletion of Weddell seal (*Leptonychotes weddellii*) mothers during lactation. *Polar Biol.* **25**, 696-702.

Sato, K., Naito, Y., Kato, A., Niizuma, Y., Watanuki, Y., Charrassin, J. B., Bost, C. A., Handrich, Y. and Le Maho, Y. (2002). Buoyancy and maximal diving depth in penguins: do they control inhaling air volume? *J. Exp. Biol.* **205**, 1189-1197.

Scheuerell, M. D. and Schindler, D. E. (2003). Diel vertical migration by juvenile sockeye salmon: empirical evidence for the antipredation window. *Ecology* **84**, 1713-1720.

Schreer, J. F. and Kovacs, K. M. (1997). Allometry of diving capacity in air-breathing vertebrates. *Can. J. Zool.* **75**, 339-358.

Skrovan, R. C., Williams, T. M., Berry, P. S., Moore, P. W. and Davis, R. W. (1999). The diving physiology of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) II. Biomechanics and changes in buoyancy at depth. *J. Exp. Biol.* **202**, 2479-2761.

Slip, D. J., Burton, H. R. and Gales, N. J. (1992). Determining blubber mass in the southern elephant seal, *Mirounga leonina*, by ultrasonic and isotopic techniques. *Aust. J. Zool.* **40**, 143-152.

Starikov, G.V. (1977). *Oilfishes of Baikal*. Nauka Press, Novosibirsk. 95pp (in Russian).

Stelle, L. L., Blake, R. W. and Trites, A. W. (2000). Hydrodynamic drag in stellar sea lions (*Eumetopias jubatus*). *J. Exp. Biol.* **203**, 1915-1923.

Stephenson, R. (1994). Diving energetics in Lesser Scaup (*Aythya affinis*, Eyton). *J. Exp. Biol.* **190**, 155-178.

Stephenson, R., Lovvorn, J. R., Heieis, M. R. A., Jones, D. R. and Blake, R. W. (1989). A hydromechanical estimate of the power requirements of diving and surface swimming in Lesser Scaup (*Aythya affinis*). *J. Exp. Biol.* **147**, 507-519.

Stewart, B. S., Petrov, E. A., Baranov, E. A., Timonin, A., and Ivanov, M. (1996). Seasonal movements and dive patterns of juvenile Baikal seals, *Phoca sibirica*. *Mar. Mamm. Sci.* **12**, 528-542.

Stich, H. -B. and Lampert, W. (1981). Predator evasion as an explanation of diurnal vertical migration by zooplankton. *Nature* **293**, 396-398.

Takahashi, A., Sato, K., Naito, Y., Dunn, M. J., Trathan, P. N. and Croxall, J. P. (2004). Penguin-mounted cameras glimpse underwater group behaviour. *Proc. R. Soc. Lond. B (Suppl.)* **271**, S281-S282.

Tanaka, H., Takagi, Y. and Naito, Y. (2000). Behavioural thermoregulation of chum salmon during homing migration in coastal waters. *J. Exp. Biol.* **203**, 1825-1833.

Tanaka, H., Takagi, Y. and Naito, Y. (2001). Swimming speeds and buoyancy compensation of migrating adult chum salmon *Oncorhynchus keta* revealed by speed/depth/acceleration data logger. *J. Exp. Biol.* **204**, 3895-3904.

Tanaka, H., Naito, Y., Davis, N.D., Urawa, S., Ueda, H. and Fukuwaka, M. (2005). First record of the at-sea swimming speed of a Pacific salmon during its oceanic migration. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **291**, 307-312.

- Tanaka, H., Sato, K., Matsuzawa, Y., Sakamoto, W., Naito, Y. and Kuroyanagi, K.** (1995). Analysis of possibility of feeding of loggerhead turtles during internesting periods based on stomach temperature measurements. *Nippon Suisan Gakkaishi* **61**, 339–345.
- Thomas, J., Pastukhov, V., Elsner, R. and Petrov, E.** (1982). *Phoca sibirica*. *Mammal. Spec.* **188**, 1-6.
- van Dam, R. P., Ponganis, P. J., Ponganis, K. V., Levenson, D. H. and Marshall, G.** (2002). Stroke frequencies of emperor penguins diving under sea ice. *J. Exp. Biol.* **205**, 3769-3774.
- Videler, J. and Kamermans, P.** (1985). Differences between upstroke and downstroke in swimming dolphins. *J. Exp. Biol.* **119**, 265-274.
- Vogel, S.** (1994). *Life in Moving Fluids: The Physical Biology of Flow*. 2nd edition. Princeton: Princeton University Press. 467pp.
- Wallace, B. P., Williams, C. L., Paladino, F. V., Morreale, S. J., Lindstrom, R. T. and Spotila, J. R.** (2005). Bioenergetics and diving activity of internesting leatherback turtles *Dermochelys coriacea* at Parque Nacional Marino Las Baulas, Costa Rica. *J. Exp. Biol.* **208**, 3873-3884.
- Watanabe, Y., Baranov, E. A., Sato, K., Naito, Y. and Miyazaki, N.** (2004). Foraging tactics of Baikal seals differ between day and night. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **279**, 283-289.
- Watanabe, Y., Baranov, E. A., Sato, K., Naito, Y. and Miyazaki, N.** (2006a). Body density affects stroke patterns in Baikal seals. *J. Exp. Biol.* **209**, 3269-3280.
- Watanabe, Y., Mitani, Y., Sato, K., Cameron, M. F. and Naito, Y.** (2003). Dive depths of Weddell seals in relation to vertical prey distribution as estimated by image data. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **252**, 283–288.

Watanabe, Y., Bornemann, H., Liebsch, N., Plotz, J., Sato, K., Naito, Y. and Miyazaki, N. (2006b). Seal-mounted cameras detect invertebrate fauna on the underside of an Antarctic ice shelf. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **309**, 297-300.

Watanuki, Y., Niizuma, Y., Gabrielsen, G. W., Sato, K. and Naito, Y. (2003). Stroke and glide of wing-propelled divers: deep diving seabirds adjust surge frequency to buoyancy change with depth. *Proc. R. Soc. Lond. B* **270**, 483-488.

Watanuki, Y., Takahashi, A., Daunt, F., Wanless, S., Harris, M., Sato, K. and Naito, Y. (2005). Regulation of stroke and glide in a foot-propelled avian diver. *J. Exp. Biol.* **208**, 2207-2216.

Watanuki, Y., Wanless, S., Harris, M., Lovvorn, J. R., Miyazaki, M., Tanaka, H. and Sato, K. (2006). Swim speeds and stroke patterns in wing-propelled divers: a comparison among alcids and a penguin. *J. Exp. Biol.* **209**, 1217-1230.

Webb, P. M., Crocker, D. E., Blackwell, S. B., Costa, D. P. and LeBeouf, B. J. (1998). Effects of buoyancy on the diving behaviour of northern elephant seals. *J. Exp. Biol.* **201**, 2349-2358.

Williams, T. M. and Kooyman, G. L. (1985). Swimming performance and hydrodynamic characteristics of harbor seals (*Phoca vitulina*). *Physiol. Zool.* **58**, 576-589.

Williams, T. M., Fuiman, L. A., Horning, M. and Davis, R. W. (2004). The cost of foraging by a marine predator, the Weddell seal *Leptonychotes weddellii*: pricing by the stroke. *J. Exp. Biol.* **207**, 973-982.

Williams, T., Davis, R. W., Fuiman, L. A. M., Francis, J., Le Boeuf, B. J., Horning, M., Calambokidis, J. and Croll, D. A. (2000). Sink or swim: strategies for cost-efficient diving by marine mammals. *Science* **288**, 133-136.

Wilson, R. P. and Liebsch, N. (2003). Up-beat motion in swinging limbs: new insights into assessing movement in free-living aquatic vertebrates. *Mar. Biol.* **142**, 537-547.

Wilson, R. P., Ropert-Coudert, Y. and Kato, A. (2002). Rush and grab strategies in foraging marine endotherms: the case for haste in penguins. *Anim. Behav.* **63**, 85-95.

Wilson, R. P., Puetz, K., Bost, C. A., Culik, B. M., Bannasch, R., Reins, T. and 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.

Worthy, G. A. J., Morris, P. A., Costa, D. P. and Le Boeuf, B. J. (1992). Moulting energetics of the northern elephant seal (*Mirounga angustirostris*). *J. Zool. Lond.* **227**, 257-265.

Wurtsbaugh, W. A. and Neverman, D. (1988). Post-feeding thermotaxis and daily vertical migration in a larval fish. *Nature* **333**, 846-848.

Yoda, K., Naito, Y., Sato, K., Takahashi, A., Nishikawa, J., Ropert-Coudert, Y., Kurita, M. and Le Maho, Y. (2001). A new technique for monitoring the behavior of free-ranging Adélie penguins. *J. Exp. Biol.* **204**, 685-690.

Yoshii, K., Melnik, N. G., Timoshkin, O. A., Bondarenko, N. A., Anoshko, P. N., Yoshioka, T. and Wada, E. (1999). Stable isotope analyses of the pelagic food web in Lake Baikal. *Limnol. Oceanogr.* **44**, 502-511.