HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	ケイマフリ(Cepphus carbo)の形態的特性およびその機能
Author(s)	南, 浩史; 塩見, 浩二; 小城, 春雄
Citation	北海道大學水産學部研究彙報, 42(4), 160-181
Issue Date	1991-11
Doc URL	http://hdl.handle.net/2115/24087
Type	bulletin (article)
File Information	42(4)_P160-181.pdf

Instructions for use

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

北 大 水 産 彙 報
42(4), 160-181. 1991.

ケイマフリ (*Cepphus carbo*) の形態的特性およびその機能*

南　浩史**・塩見　浩二**・小城　春雄**

Morphological Characteristics and Functions of the Spectacled Guillemot, *Cepphus carbo**

Hiroshi MINAMI**, Kouzi SHIOMI** and Haruo OGI**

Abstract

The external and internal morphological characters of the Spectacled Guillemot (*Cepphus carbo*) were examined based on the measurement data of external features, skeletons, muscles and organs.

Of the external features, the body weight ranged from 576 to 760 g with an average of 680 g (n=5), indicating the bird to be the largest size among *Cepphus* spp. The buoyancy index (Hartman, 1961) of the bird was large in comparison with closely related species, puffins. In the skeleton, relative length of the sternum to standard length was longer than that of the other Alcidae. In the muscle, the Musculus Pectoralis Major (PM) was heavier proportionally to body weight and the Musculus Supracoracoideus (SPC) was smaller. In comparison with murres and puffins, the Spectacled Guillemot which is characterized by having a long sternum and developed PM, is rather highly adapted to underwater locomotion. On the other hand, the developed PM and the large buoyancy index suggest a high ability to fly in the air.

In conclusion, the morphological characteristics of this species, which is adapted to aquatic and aerial life, would closely comply with a variety of environmental and ecological factors such as variable coastal or inshore habitat environment by season, two-egg clutches in breeding season and competition with other seabirds.

緒　　言

ケイマフリ (*Cepphus carbo*) は，チドリ目，ウミスズメ科に属する海鳥種である。分布域は，サハリン，カムチャッカ半島，千島列島，日本北部の北海道沿岸域および朝鮮半島北東部等の北太平洋亜寒帯域の北西部だけに限定されている (Storer, 1952；清棲，1978；高野，1981；Harrison, 1983；Vermeer et al., 1987)。また，Golovkin (1984) および Hasegawa (1984) の報告から，地球上における全生息個体数は 10,000 羽以下と推測され，他のウミスズメ科海鳥類に比べ著しく少ない。同属種であるハジロウミバト (*Cepphus grylle*) およびウミバト (*Cepphus columba*) は，北太平洋および北大西洋の亜寒帯北部から北極圏までの沿岸域に広く分布している (Storer, 1952；Harrison, 1983)。これら 2 同属種の形態学，生態学等の研究は数多く報告されている (Winn, 1950；

* 北海道大学水産学部北洋水産研究施設業績第 243 号
(*Contribution No. 243 of the Research Institute of North Pacific Fisheries, Faculty of Fisheries, Hokkaido University*)
** 北海道大学水産学部北洋水産研究施設
(*Research Institute of North Pacific Fisheries, Faculty of Fisheries, Hokkaido University*)

Storer, 1952 ; Drent, 1965 ; Hudson et al., 1969 ; Asbirk, 1979 ; Cairns, 1980, 1981 ; Strauch, 1985)。しかしながら，ケイマフリについての詳細な形態，生態，系統分類等の研究は極めて少なく断片的である (Thoresen, 1984 ; Strauch, 1985)。そこで本研究は，ケイマフリの外部形態，骨格，筋肉，臓器の形態的特性およびその機能を明らかにすることを目的とした。

材料と方法

形態的解析のための標本は 1989 年 4 月 21 日と 7 月 12 日に，天売島周辺海域の漁網に混獲し死亡した繁殖中のケイマフリ成体，合計 5 個体を使用した。天売島は，北海道北西部の羽幌町の西方約 28 km 沖合に位置し (44°25′N, 141°19′E)，周囲約 12 km，面積約 543 ha の島である。

外部形態

外部形態の計測は，Baldwin et al. (1931) および黒田 (1986) に従い，標本 5 個体を羽毛乾燥後，体重，翼面積，翼部羽重量，体幹部羽重量の 4 箇所，および体各部 13 箇所で行なった。計測部位は以下に示した。

(1) 全長，(2) 体重 (胃内容物を除く)，(3) 嘴峰長，(4) 会合線長，(5) 翼開長，(6) 翼長，(7) 翼幅，(8) 自然翼長，(9) 平圧翼長，(10) 翼面積，(11) 翼部羽重量，(12) 体幹部羽重量，(13) 尾長，(14) 跗蹠長，(15) 爪を除く第三指骨長，(16) 第三指骨長，(17) 爪長

計測器具として (1), (5), (9) には 1 mm 目盛物差，(6), (7) には 1/10 mm 副尺付ノギス，(3), (4), (8), (13), (14), (15), (16), (17) には 1/100 mm ダイヤルキャリパーを用いた。なお，翼面積はケント紙を用いて，面積と重量の比から求めた。羽重量は 12 時間以上乾燥させ，電子天秤を用いて 0.01 g まで秤量した。

骨 格

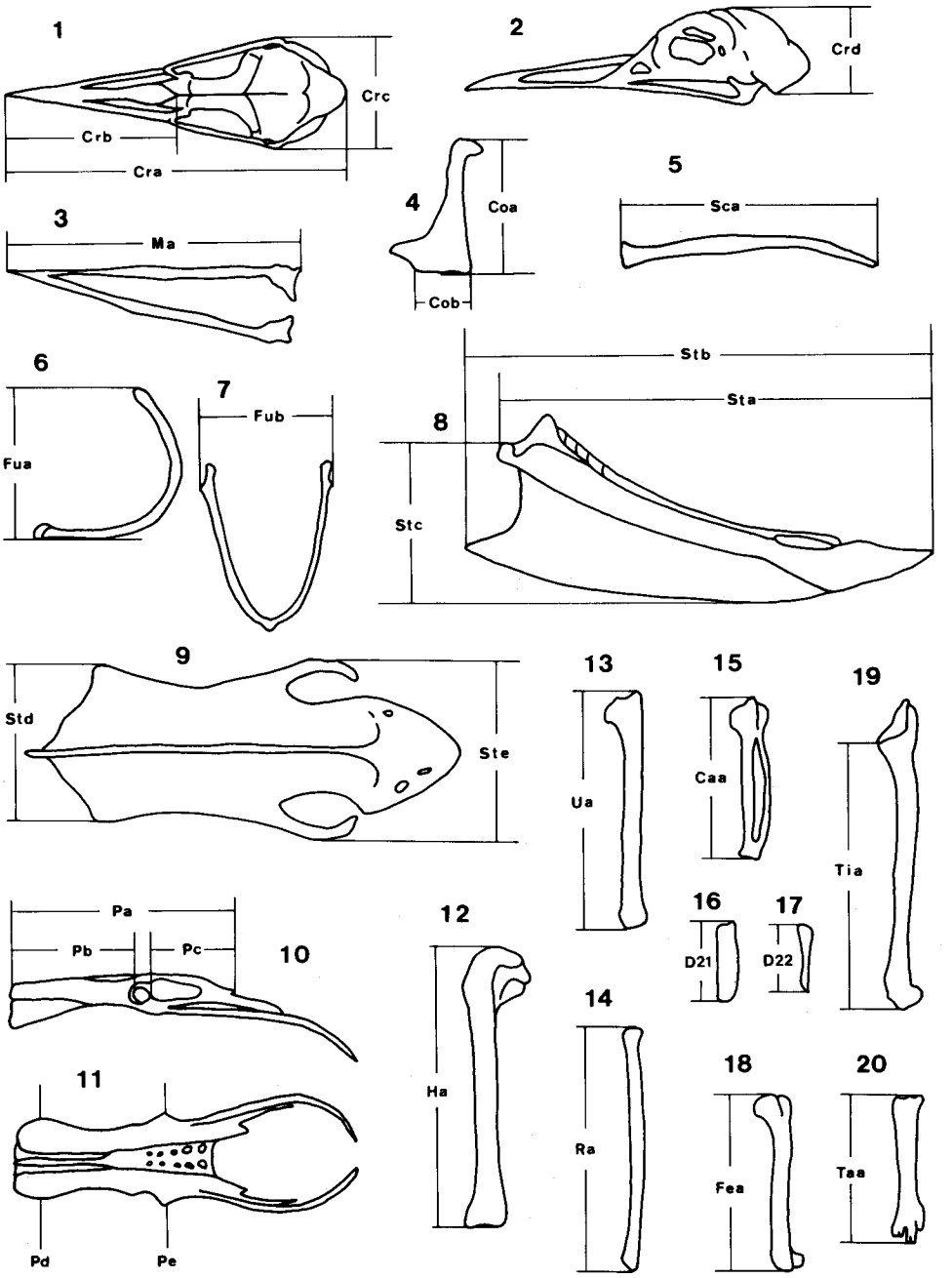
骨格は標本 1 個体を使用して，付着する筋肉をすべて除去し，電子天秤を用いて 0.01 g まで秤量した。秤量した骨は以下に示した。

(1) 頭骨 (＋脳)，(2) 下顎骨，(3) 舌骨，(4) 頸椎と胸椎，(5) 胸骨，(6) 肋骨，(7) 烏喙骨，(8) 肩胛骨，(9) 鎖骨，(10) 複合仙骨と骨盤，(11) 上腕骨，(12) 尺骨，(13) 橈骨，(14) 中手骨と前肢指骨，(15) 大腿骨，(16) 脛骨，(17) 跗蹠骨，(18) 後肢指骨，(19) 尾椎と尾端骨

骨重量秤量後，骨格標本作成のため各骨はまとめて短時間煮沸し，蛋白分解酵素を骨重量の約 2-5% 加え，56°C に水温を保ち 24 時間放置した。その後水洗し，過酸化水素水に数日間浸して漂白し，さらに有機溶媒に数日間浸して脂肪を除去した。骨格長は Kuroda (1967), Spring (1971), 吉田 (1987) および塩見 (1989) に従い，合計 35 部位を 1/100 mm ダイヤルキャリパーを用いて計測した (図 1)。計測部位および省略語は付表 1 に示した。

筋 肉

筋肉は標本 1 個体を George and Berger (1966), Hudson et al. (1969), 黒田 (1971), 吉田 (1987) および塩見 (1989) に従い，10% ホルマリンで固定した後，35% イソプロピルアルコールに 24 時間保存して前肢筋および後肢筋を同定，作図した。筋肉重量は，筋肉表面の神経，脂肪，血管などを取り除き前肢 37 部位 (前腕先端に付着する筋肉および微量筋肉は除く)，後肢 29 部位 (跗蹠骨に付着する筋肉および微量筋肉は除く) を電子天秤を用いて 0.01 g まで秤量した。その後，50-60°C で 72 時間以上乾燥させ筋肉乾重量を求めた。計測部位および省略語は付表 2, 3 に示した。


1
Crc
Crb
Cra
2
Crd
3
Ma
4
Coa
Cob
5
Sca
6
Fua
7
Fub
8
Stb
Sta
Stc
9
Std
Ste
10
Pa
Pb
Pc
11
Pd
Pe
12
Ha
13
Ua
14
Ra
15
Caa
16
D21
17
D22
18
Fea
19
Tia
20
Taa

臓 器

臓器は田中 (1989) と塩見 (1989) に従って，(1) 左右の眼球，(2) 皮膚＋皮下脂肪，(3) 腹腔内脂肪，(4) 尾腺，(5) 心臓，(6) 左右の肺，(7) 肝臓，(8) 胆嚢，(9) 左右の腎臓，(10) 脾臓，(11) 胃，(12) 腸，(13) 左右の精巣について血液，または内容物などを十分に取り除き電子天秤を用いて 0.01 g まで秤量した。その後，50-60°C で 72 時間以上乾燥させ臓器乾重量を求めた。

結　　果

外部形態

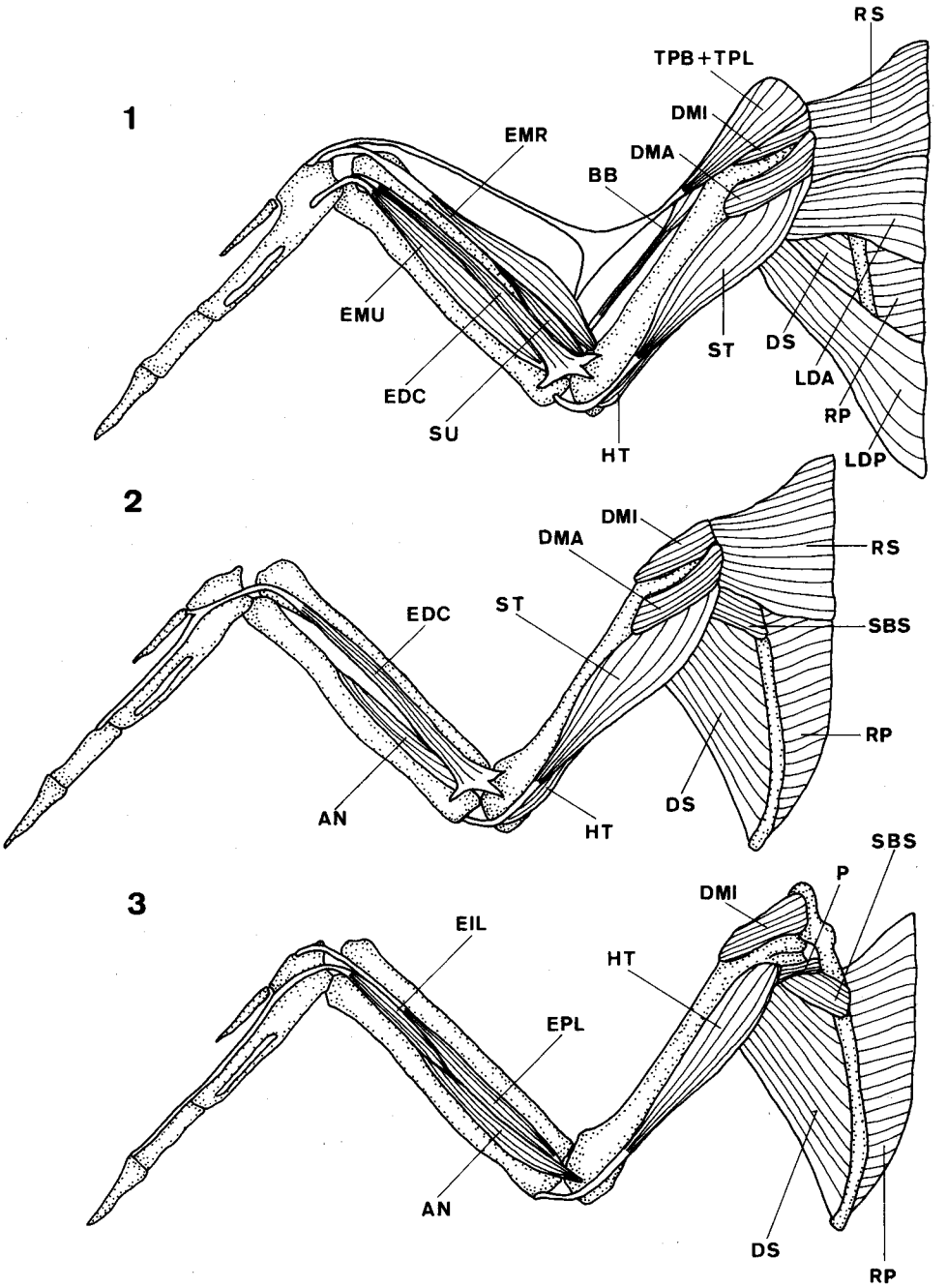
ケイマフリの 17 箇所の外部形態計測値を表 1 に示した。本研究による外部形態計測値は，清棲 (1978) によるケイマフリの外部形態の記載値 (嘴峰長 39-42 mm，翼長 181-202 mm，跗蹠長 34-

Table 1. Measurements of body for the Spectacled Guillemots.

Measurement	N	Mean	SD	Range
Total length with feather (mm)	5	398	7.36	389-408
Body weight without stomach contents (g)	5	680	67.73	576-760
Length of exposed culmen (mm)	5	42.17	2.78	39.24-46.05
Length of bill from gape (mm)	5	57.37	2.61	53.98-60.10
Extent of wing with feathers (mm)	5	689	16.00	671-708
Length of open wing (mm)	5	313	3.50	309-318
Breadth of wing at outermost secondary (mm)	5	105	4.12	100-104
Length of natural wing (mm)	4	194.38	2.57	191.80-197.60
Length of pressed wing (mm)	5	204	6.60	198-215
Wing area (cm^2)	5	545	8.02	533-551
Plumage weight (wing) (g)	2	11.73	—	11.51-11.94
Plumage weight (body) (g)	2	22.65	—	21.38-23.91
Length of tail (mm)	4	52.29	2.10	50.39-54.52
Length of tarsus (mm)	5	37.41	1.57	35.50-39.12
Length of middle toe (mm)	5	46.26	1.62	44.22-48.38
Length of middle toe and claw (mm)	5	57.15	2.24	54.10-59.45
Length of claw (mm)	5	12.02	0.73	11.34-13.22
Buoyancy index[1]	5	2.66	0.09	2.55-2.81

1 : $\sqrt{\text{wing area}}/\sqrt[3]{\text{body weight without stomach contents}}$ (Hartman, 1961).

Fig. 1. Skeletal measurements of the Spectacled Guillemot. See Appendix 1 for abbreviations. 1 : Skull in dorsal view. 2 : Skull in left lateral view. 3 : Mandible. 4 : Left coracoid. 5 : Left scapula. 6 : Furcula in left lateral view. 7 : Furcula in cranial view. 8 : Sternum in left lateral view. 9 : Sternum in ventral view. 10 : Pelvis in left lateral view. 11 : Pelvis in dorsal view. 12 : Left humerus. 13 : Left ulna. 14 : Left radius. 15 : Left carpometacarpus. 16 : Left phalanx 1 of digit 2 in dorsal view. 17 : Left phalanx 2 of digit 2 in dorsal view. 18 : Left femur. 19 : Left tibiotarsus. 20 : Left tarsometatarsus.


1
RS
TPB+TPL
DMI
EMR
DMA
BB
EMU
ST
DS
LDA
EDC
RP
SU
HT
LDP
2
DMI
DMA
RS
EDC
ST
SBS
RP
AN
HT
DS
3
SBS
P
DMI
EIL
HT
EPL
AN
DS
RP

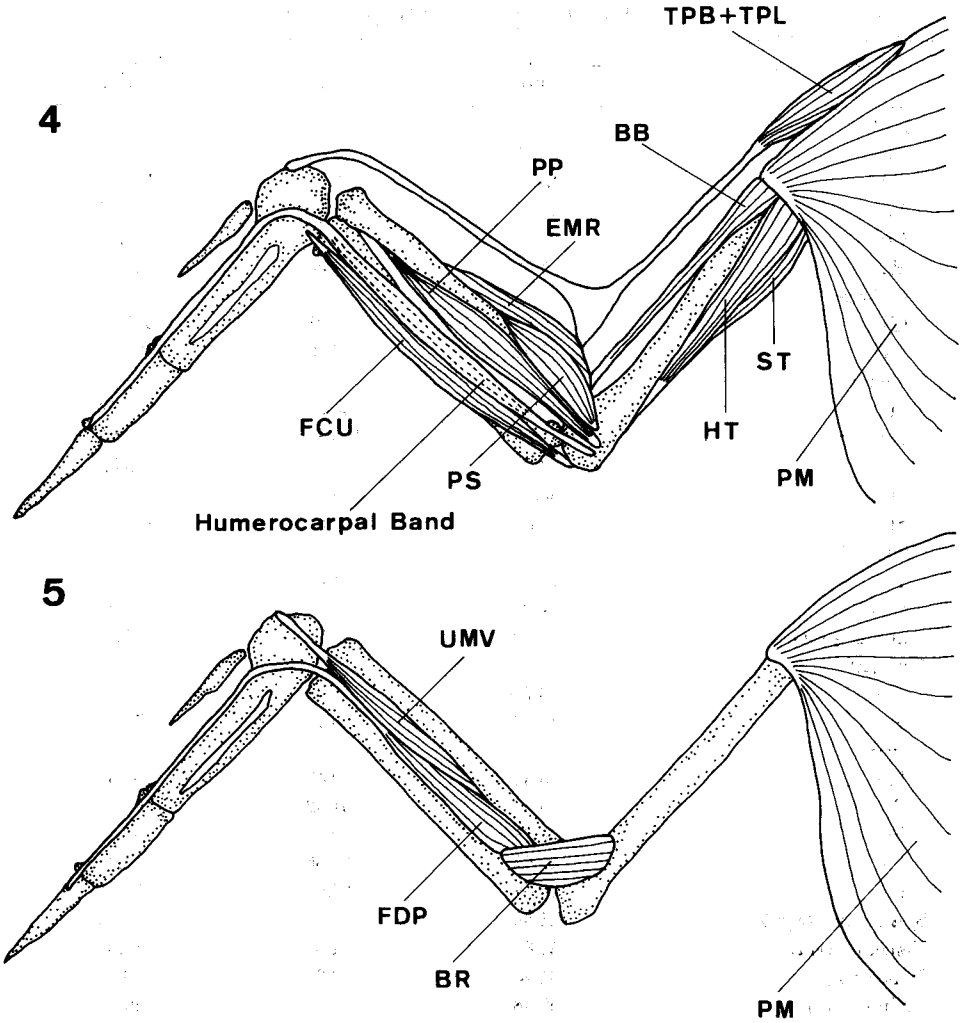


Fig. 2. Wing mucles of the Spectacled Guillemot. See Appendix 2 for abbreviations.
1: Dorsal view of the left wing showing the superficial layer of muscles. 2: Dorsal view of the left wing showing the second layer of muscles. The following muscles were removed: LDA, LDP, TPB+TPL, BB, EMR, SU, and EMU. 3: Dorsal view of the left wing showing the third layer of muscles. The following muscles were removed: RS, DMA, EDC, and ST. 4: Ventral view of the right wing showing the superficial layer of muscles. 5: Ventral view of the right wing showing the second layer of muscles. The following muscles were removed: HT, ST, TPB+TPL, BB, PS, PP, EMR, and FCU.

39 mm, 尾長 43.5-57 mm) とほぼ一致した。ただし，翼長に関しては，本研究では自然翼長（湾曲している翼をそのまま平にせず翼角から最長初列風切の翼端までの弦を計測）と平圧翼長（翼を平面に押しつけ平に伸ばして計測）の2通りの計測方法を採用したが，清棲 (1978) の記載値は，本研究の自然翼長計測値と一致した。ケイマフリの体重は 680±67.73 (SD) g であった。ウミスズメ科海鳥類を体重による体サイズによって類別すると，ケイマフリはウミガラス類等の 600 g 以

Table 2. Skeletal dimensions for the Spectacled Guillemot.

Dimension	Skeletal length (mm)	Proportion (%)	Proportion (%) 〔/ABL〕
Skull[2]			
Cra[1]	85.15	27.92	191.87
Crb	45.27	53.17	102.01
Crc	28.10	33.00	63.32
Crd	21.21	24.91	47.79
Ma	73.72	86.58	166.11
Vertebrae[1]			
CV	109.81	36.01	247.43
TV	58.54	19.20	131.91
Sternum[3]			
Sta[1]	112.63	36.93	253.79
Stb	122.58	108.83	276.21
Stc	32.63	28.97	73.52
Std	33.56	29.80	75.62
Ste	44.84	39.81	101.04
Coracoid[4]			
Coa	34.68	31.58	78.14
Cob	14.00	12.75	31.55
Scapula[4] (Sca)	64.00	58.28	144.21
Furcula[4]			
Fua	38.79	35.32	87.40
Fub	33.76	30.74	76.07
Pelvis[5]			
Pa[1]	59.32	19.45	133.66
Pb	30.56	51.52	68.86
Pc	24.21	40.81	54.55
Pd	19.97	33.66	45.00
Pe	23.08	38.91	52.01
Synsacrum[1] (Syn)	51.46	16.87	115.95
Hemerus[6] (Ha)	71.84	34.37	161.87
Ulna[6] (Ua)	61.40	29.37	138.35
Radius[6] (Ra)	57.98	27.74	130.64
Capomatacarpus[6] (Caa)	40.72	19.48	91.75
Digits[6]			
D1	19.50	—	—
D21+D22	35.08	16.78	79.04
D3	7.90	—	—
Femur[7] (Fea)	43.50	21.15	98.02
Tibiotarsus[7] (Tia)	71.85	34.93	161.90
Tarsometatarsus[7] (Taa)	36.25	17.62	81.68
Standard (SL)	304.96	—	687.16
Anterior back (ABL)	44.38	—	—
Wing[1] (WL)	209.04	68.55	471.02
Leg[1] (LL)	205.70	67.45	463.50

Proportion: 1: (each length/Standard length)×100. 2: (each length/Cra)×100. 3: (each length/Sta)×100. 4: (each length/CV)×100. 5: (each length/Pa)×100. 6: (each length/wing length)×100. 7: (each length/leg length)×100.

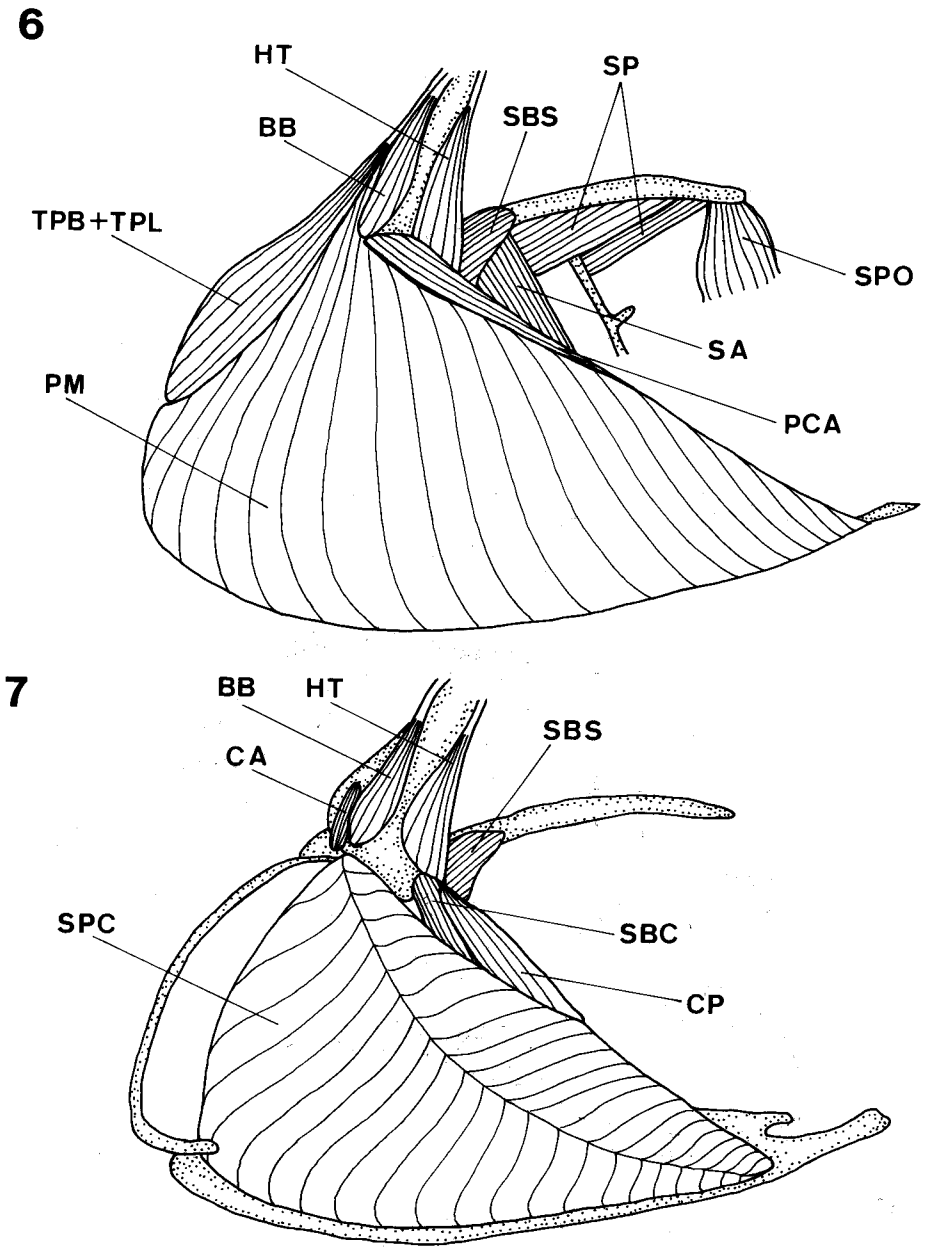
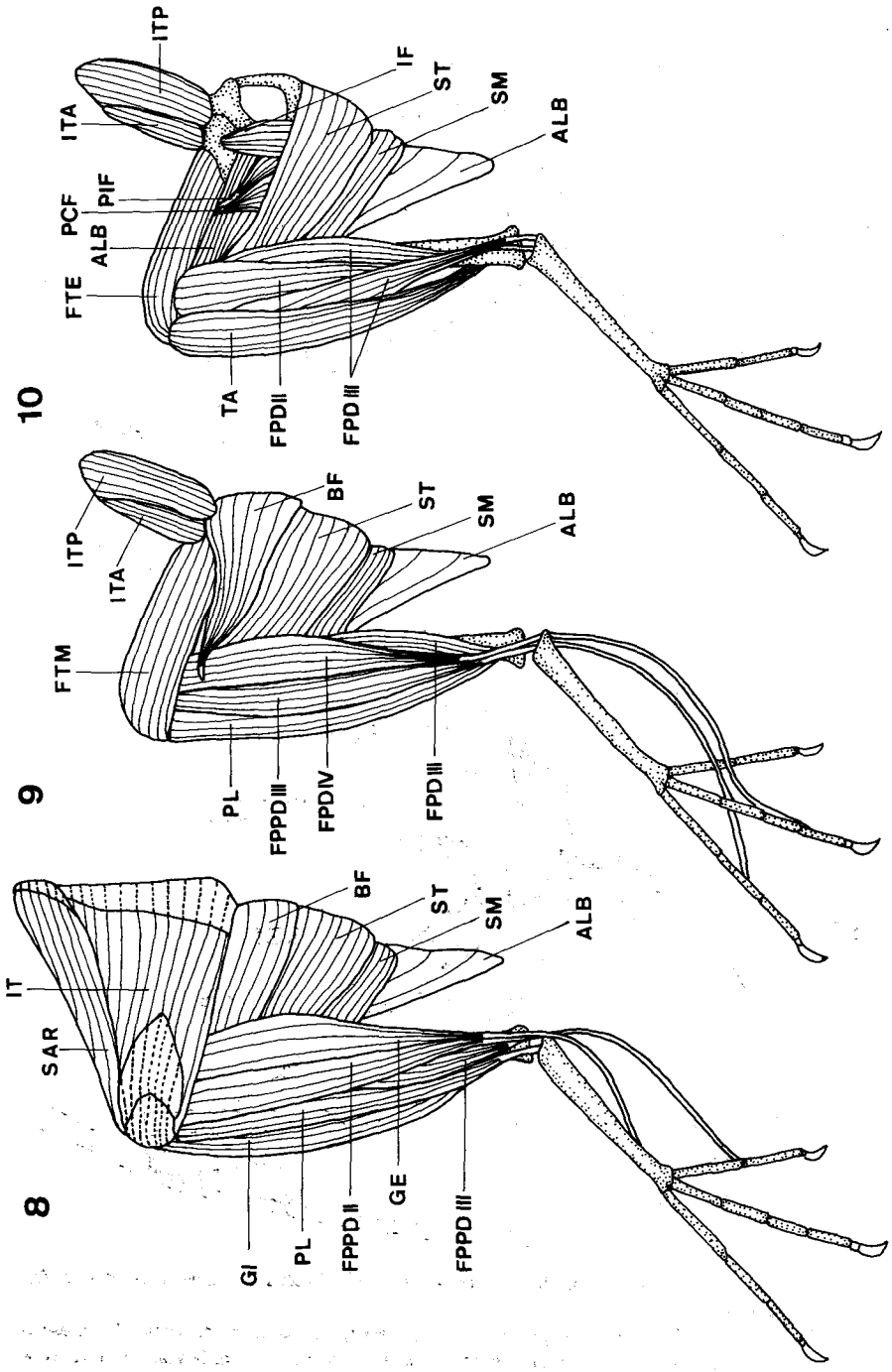
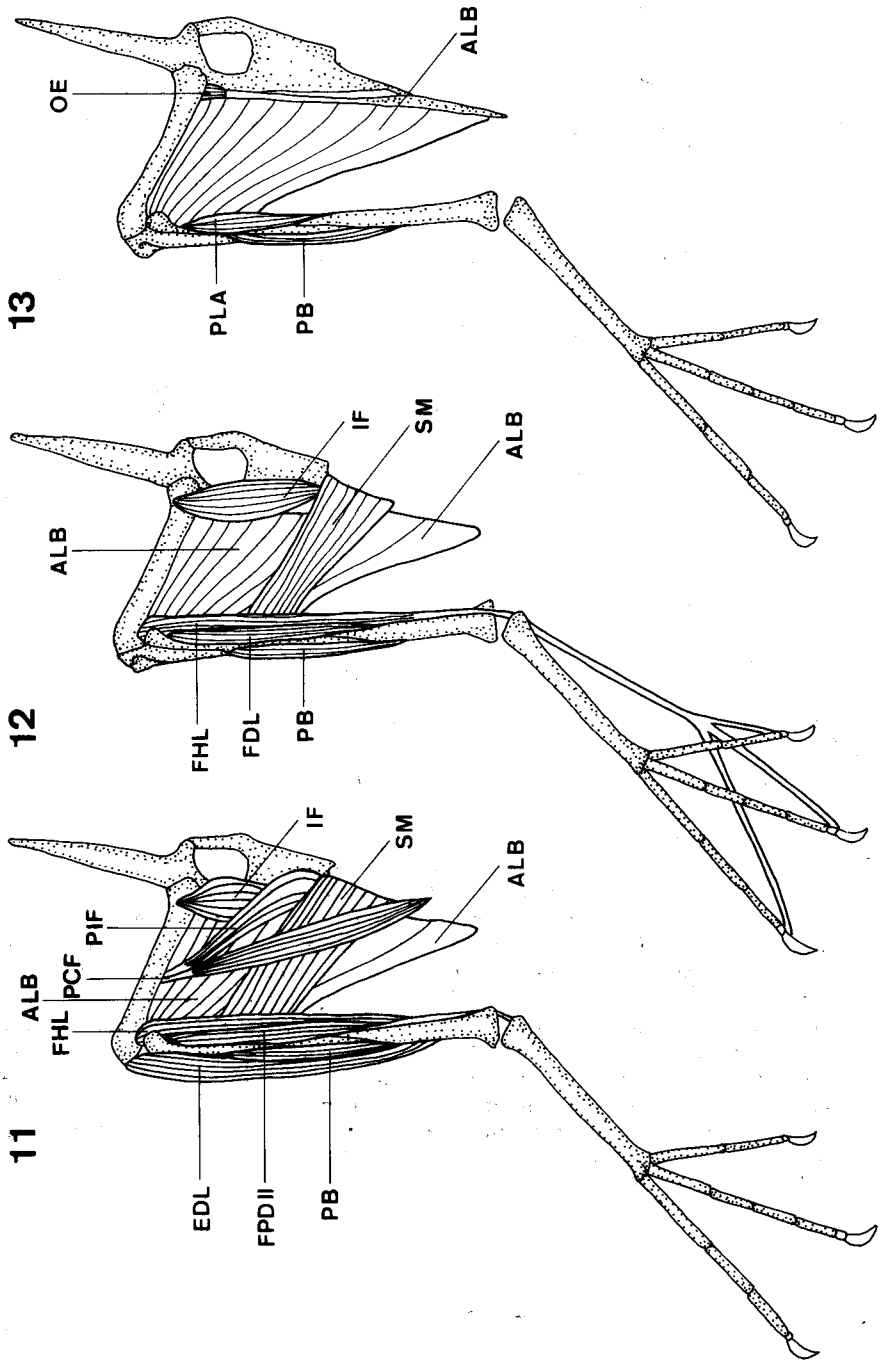


Fig 3. Muscles of the pectoral girdle of the Spectacled Guillemot. See Appendix 2 for abbreviations.
6 : Lateral view of the pectoral girdle showing the superficial layer muscles. 7 : Lateral view of the pectoral girdle showing the deeper layer muscles. The following muscles were removed : PM, SA, SP, SPO, TPB+TPL, and PCA.


10
ITP
ITA
PCF
PIF
ALB
FTE
IF
ST
SM
ALB
TA
FPDII
FPD III
9
ITP
ITA
FTM
BF
ST
SM
ALB
PL
FPPD III
FPDIV
FPD III
8
IT
SAR
BF
ST
SM
ALB
GI
PL
FPPD II
GE
FPPD III


11
EDL
FPDII
PB
FHL
ALB
PCF
PIF
IF
SM
ALB
12
FHL
FDL
PB
ALB
IF
SM
ALB
13
PLA
PB
OE
ALB

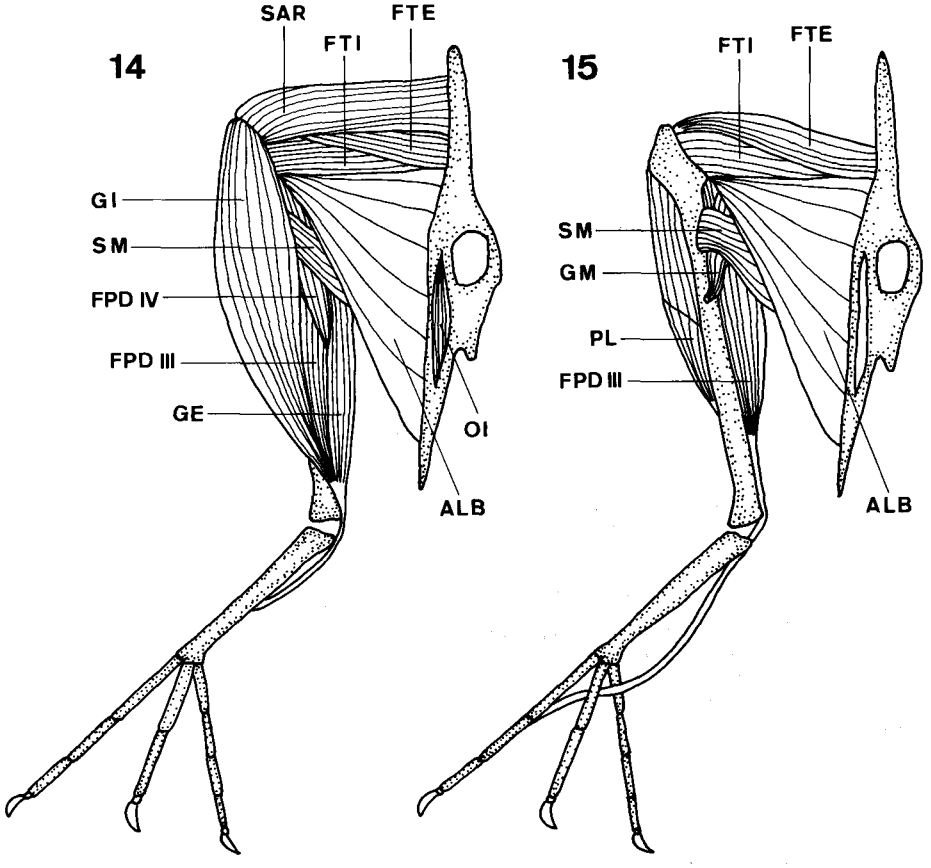


Fig. 4. Leg muscles of the Spectacled Guillemot. See Appendix 3 for abbreviations.
8: External view of the left leg showing the superficicial layer of muscles. 9: External view of the left leg showing the second layer of muscles. The following muscles were removed: SAR, IT, FPPD II, GE, and GI. 10: External view of the left leg showing the third layer of muscles. The following muscles were removed: FTM, BF, PL, FPPD III, and FPD IV. 11: External view of the left leg showing the fourth layer of muscles. The following muscles were removed: ST, ITA, ITP, ETE, TA, and FPD III. 12: External view of the left leg showing the fifth layer of muscles. The following muscles were removed: PIF, PCF, EDL, and FPD II. 13: External view of the left leg showing the sixth layer of muscles. The following muscles were removed: SM, FHL, FDL, and IF. 14: Medial view of the right leg showing the superficial layer of muscles. 15: Medial view of the right leg showing the second layer of muscles. The following muscles were removed: SAR, OI, GI, and GE.

上の大型種に属した。また，ケイマフリ，ハジロウミバト (*Cepphus grylle*, 386 g) およびウミバト (*Cepphus columba*, 450 g) が属するウミバト属の中ではケイマフリが最も大型であった。

骨 格

ケイマフリの頭骨長 (Cra), 胸骨長 (Sta), 骨盤長 (Pa), 標準体長 (SL) 〔頭骨長 (Cra)＋頸椎

Table 3. Weight of left wing muscles for the Spectacled Guillemot.

Muscle	Fresh Weight (g)	Dry Weight (g)	Composition (%)
LDP	0.86	0.23	0.96
LDA	0.16	0.05	0.21
RS+RP	1.07	0.28	1.17
SP	0.35	0.08	0.34
SA	0.21	0.05	0.21
SPO	0.29	0.07	0.29
P	0.03	0.01	0.04
DS	2.64	0.68	2.85
SBS+SBC	1.51	0.38	1.59
PM	57.57	16.58	69.43
PCA	0.24	0.08	0.34
SPC	12.83	3.46	14.49
CA	0.12	0.03	0.13
CP	0.84	0.22	0.92
STC	0.02	0.00	—
TPB+TPL	0.81	0.21	0.88
DMA	0.53	0.15	0.63
DMI	0.16	0.05	0.21
BB	0.25	0.07	0.29
ST	1.21	0.32	1.34
HT	1.35	0.25	1.47
BR	0.08	0.02	0.08
PS	0.13	0.03	0.13
PP	0.29	0.08	0.34
FDP	0.12	0.03	0.13
FCU	0.19	0.05	0.21
UMV	0.10	0.02	0.08
EMR	0.38	0.11	0.46
EMU	0.26	0.07	0.29
EDC	0.07	0.02	0.08
AN	0.15	0.04	0.17
SU	0.05	0.02	0.08
EIL	0.06	0.02	0.08
EPL	0.05	0.02	0.08
Total	84.98	23.88	

Composition : (each dry weight/total dry weights) × 100

長 (CV)+胸椎長 (TV)+複合仙骨長 (Syn)〕, 前肢骨長 (WL)〔上腕骨長 (Ha)+尺骨長 (Ua)+中手骨長 (Caa)+第2指骨長 (D21+D22)〕, 後肢骨長 (LL)〔大腿骨 (Fea)+脛骨長 (Tia)+跗蹠骨長 (Taa)+第3指骨長〕, Anterior back length (ABL, 第2胸椎骨前部～第7胸椎骨後部)の骨格長および標準体長 (SL), ABL に対する各骨格の割合, さらに各骨格間の部分的な相対長を頭骨, 胸骨, 骨盤, 前肢, 後肢に分け, 表2に示した。ケイマフリの骨格の形態的特性は, 他のウミスズメ科海鳥類 (Spring, 1971; 塩見, 1989) より, 胸骨の相対長が長いという特徴を示した。

筋 肉

前肢筋および後肢筋の同定と作図

ケイマフリの前肢筋37部位 (前腕先端に付着する筋肉および微量筋肉は除く), 後肢筋29部位

Table 4. Weight of left leg muscles for the Spectacled Guillemot.

Muscle	Fresh Weight (g)	Dry Weight (g)	Composition (%)
SAR	1.57	0.42	7.29
IT	0.58	0.17	2.95
ITP	1.22	0.32	5.56
ITA+ITM	0.30	0.08	1.39
ETE+FTM	1.53	0.42	7.29
FTI	0.24	0.06	1.04
BF	1.19	0.33	5.73
ST	0.90	0.25	4.34
PCF	0.33	0.08	1.39
PIF	0.10	0.02	0.35
IF	0.26	0.06	1.04
SM	0.40	0.10	1.74
ALB	2.39	0.65	11.28
OI	0.20	0.06	1.04
G	4.34	1.18	20.49
TA	1.33	0.37	6.42
EDL	0.51	0.14	2.43
PL	0.27	0.07	1.22
PB	0.07	0.02	0.35
FPPD III	0.48	0.12	2.08
FPPD II	0.51	0.14	2.43
FPD IV	1.11	0.30	5.21
FPD III	0.65	0.18	3.13
FPD II	0.17	0.04	0.70
PLA	0.10	0.03	0.52
FHL	0.33	0.09	1.56
FDL	0.22	0.06	1.04
Total	21.30	5.76	

Composition: (each dry weight/total dry weights)×100

(跗蹠骨に付着する筋肉および微量筋肉は除く) について同定し，図 2～4 に示した。ケイマフリの筋肉構成はパフィン類 (塩見，1989) に比べ，以下の 4 箇所で差異がみられた。

1. 濶背筋前部 (LDA) および濶背筋後部 (LDP) が 2 本に分離していた (図 2-1)。
2. 後鋸状筋 (SPO) が 3 本あり，1 本に癒着していた (図 3-6)。
3. 梨状筋 (PF) が，梨状筋尾骨部 (PCF) と梨状筋腸骨部 (PIF) の 2 本に分離していた (図 4-11)。
4. 宇回筋 (Muscle Ambiens) が存在しなかった (図 4-14)。

このことから，ウミスズメ科海鳥類においても属によって筋肉形態に違いがみられることを示す。Hudson et al. (1969) によるとウミガラス類には，宇回筋 (AM) は存在せず，梨状筋腸骨部 (PIF) は存在することから，ケイマフリはパフィン類よりもウミガラス類に，筋肉構成が類似していると考えられる。このことは，Watada et al. (1987) によるアイソザイム遺伝子座を利用した類縁関係から，ケイマフリはハシブトウミガラスおよびウミガラスと近縁であるという報告と一致する。ただし，後鋸状筋 (SPO) は，ウミスズメ科海鳥類においては種によって 3 本か 4 本と固定していないばかりでなく (Hudson et al., 1969)，個体によっても変異する (塩見，未発表データ)。

筋肉重量および組成

ケイマフリの前肢筋 37 部位 (前腕先端に付着する筋肉および微量筋肉は除く) について，体の左側の筋肉を用いて筋肉湿重量および乾重量 (乾重量が 0.10 g 以上の筋肉) を表 3 に示した。この左側筋肉湿重量の合計の 2 倍を総前肢筋湿重量として計算すると 169.86 g となった。また，胃内容物を除く体重に対する総前肢筋湿重量は 25.6% であった。

後肢筋 29 部位 (跗蹠骨に付着する筋肉を除く) について，体の左側の筋肉を用いて筋肉湿重量

Table 5. Weight of tissues and organs for the Spectacled Guillemot.

Tissue/Organ	Fresh Weight (g)	Composition (%)	Dry Weight (g)
Eye	2.66	0.40	0.66
Skin+sub. fat	80.40	12.13	55.39
Adipose tissue	3.89	0.59	1.96
Uropygial gland	1.66	0.25	0.80
Heart	8.28	1.25	2.76
Lung	8.70	1.31	2.10
Liver	32.53	4.91	11.03
Gall bladder	0.84	0.13	0.21
Kidney	9.08	1.37	2.66
Pancreas	2.29	0.35	0.61
Stomach	9.05	1.36	2.96
Intestine	7.26	1.09	2.28
Testis (L)	1.31	0.20	0.28
Testis (R)	0.93	0.14	0.19
Body weight	663.07		

Composition : (each fresh weight/body weight without stomach contents) × 100

および乾重量 (乾重量が 0.10 g 以上の筋肉) を表 4 に示した。この左側筋肉湿重量の合計の 2 倍を総後肢筋湿重量として計算すると 42.58 g となった。また，胃内容物を除く体重に対する総後肢筋湿重量は 6.4% であった。

ケイマフリの筋肉の形態的特性は，他のウミスズメ科海鳥類 (Spring, 1971 ; 塩見, 1989) よりも，大胸筋が大きく，小胸筋が小さいという特徴を示した。

臓 器

ケイマフリの組織および器官の湿重量，胃内容物を除く体重との比率，乾重量を表 5 に示した。ケイマフリの体重に対する胃の重量は 1.4%，腸の重量は 1.1%，また，体重に対する腸の長さは 21.0% であった。同じウミスズメ科であるエトピリカの同様の報告 (塩見, 1989) では，それぞれ 1.0%, 1.5%, 25.2% であった。以上より，ケイマフリはエトピリカよりも胃の重量が大きく，腸の重量が小さく，また，腸の長さが短いことから，体重に比して大型ないし大量の餌生物を摂餌することが考えられる。このことは，魚食性の強いことを示すとともに，餌生物の体内における滞留時間を可能な限り短くする内臓構造の発達が示唆された。

考 察

翼面積および体重から，浮揚指数 (buoyancy index) が以下の式で表わされる (Hartman, 1961)。

$$浮揚指数 = \sqrt{翼面積} / \sqrt[3]{体重}$$

この式により，ケイマフリの浮揚指数は 2.66±0.09 (SD) となった。Johnsgard (1987) の報告から他のウミスズメ科海鳥類の浮揚指数を計算し比較すると，大型種のウミガラス類は約 2.77-2.85, 中型種のウミバトは 2.18, マダラウミスズメは 2.77, 小型種のヒメウミスズメは 3.73, コウミスズメは 3.61 である。ケイマフリの浮揚指数は他の大型および中型種とそれほど差はないが，小型種よりも低いことが示唆された。ただし，他のウミスズメ科海鳥類の浮揚指数の値は平均値のみであること，また，ウミガラス類の翼面積は図表から見積られていることなど，厳密な比較が行えるほどの知見は得られていない。しかしながら，浮揚指数が同様の方法で計測された塩見 (1989) による大型種のエトピリカ〔2.36±0.08 (SD), $p<0.001$, $df=14$, t-test〕および中型種のツノメドリ〔2.35±0.05 (SD), $p<0.001$, $df=15$, t-test〕と比較すると，有意にケイマフリの方が高かった。以上のことから，ウミスズメ科海鳥類において，体サイズが小型化すると浮揚指数が高くなる傾向がみられたが，大型，中型種においては厳密な比較ができなかった。しかし，ケイマフリは，エトピリカおよびツノメドリよりも有意に高いことから，浮揚指数は体サイズに限らず属による違いもあることが考えられる。ケイマフリの浮揚指数が高いことから，飛翔能力に優れた形態を持つことが考えられる。以下，骨格および筋肉形態を Kuroda (1954a, 1954b, 1967) および Spring (1971) の機能形態的特性に従い考察する。

ケイマフリの骨格および筋肉の形態的特性をウミガラス (CM) およびハシブトウミガラス (TM) (Spring, 1971) と比較すると (以下，括弧内は平均値および 95% 信頼区間)，ケイマフリは，胸骨長が長い〔Sta/ABL, CM : 238.2 (235.8-240.6)%, TM : 246.2 (242.9-249.5)%〕という潜水行動に適応的な形態を持つ反面，上腕骨長が短い〔Ha/ABL, CM : 174.7 (173.1-176.3)%, TM : 187.5 (186.1-188.9)%〕という潜水行動には適さないが，飛翔行動に適した形態を持っていた。一方，ウミガラス類は胸骨幅が細く〔Ste/ABL, CM : 77.3 (75.9-78.7)%, TM : 89.7 (87.8-91.6)%〕，骨盤長，上腕骨長および脛骨長が長い〔Pa/ABL, CM : 142.7 (141.3-144.1)%, TM : 142.7 (141.3-

144.1)%；Tia/ABL, CM：173.3 (171.7-174.9)%, TM：171.0 (169.2-172.8)%〕という潜水行動適応に偏った形態を持ち合わせていた。また，ケイマフリの胸骨が太く長いのは，空中および水中での抵抗が大きい前肢を運動させることにおいて，強力な羽ばたき推進力を得るための大胸筋の発達〔PM/Total dry weight, CM：61.8% (n=8), TM：61.2% (n=13)〕によるものと考えられる。ウミスズメ科海鳥類は水中での高い水圧に抵抗して羽ばたくため，小胸筋が著しく発達する（黒田，1960)。このことから，ウミガラス類の小胸筋の発達〔SPC/Total dry weight, CM：16.9% (n=8), TM：16.4% (n=12)〕がより潜水行動に適応的であると考えられる。ケイマフリは高い水圧の中で前肢を上げるということにおいて，小胸筋が小さいのは矛盾するが，ケイマフリは，胸骨の胸筋が納まる一定空間中で，前肢を下げる機能に関する大胸筋を優先したとも考えられる。

ケイマフリの骨格および筋肉の形態的特性をエトピリカ (TP) およびツノメドリ (HP) (塩見，1989) と比較すると，ケイマフリは，胸骨が細長く〔Std/Sta, TP：40.1 (39.4-40.8)%, HP：38.8 (37.7-39.9)%；Ste/Sta, TP：45.2 (44.5-46.0)%, HP：44.5 (43.1-45.9)%；Sta/SL, TP：34.5 (34.1-34.9)%, HP：33.3 (32.9-33.8)%〕，骨盤幅が前部から後部へ広がらず細い〔Pe/Pa, TP：42.8 (42.1- 43.5)%, HP：44.0 (43.2-44.8)%〕という潜水行動に適応的な形態を持つ反面，頸椎長が長い〔CV/SL, TP：33.9 (33.1-34.7)%, HP：33.4 (32.9-33.8)%〕という潜水行動に適応的ではない形態を持っていた。また，骨盤幅が細く，胸骨長が長いという陸上行動には適さない形態を持っていた。これは，営巣場所が天然の岩の裂け目や岩隙であり，自ら積極的に土中に巣穴を掘らないという繁殖特性にも反映されていると考えられる。ケイマフリは陸上行動に適した形態を犠牲にして，その補償として，潜水行動に適応的な形態を持ち合わせたと考えられる。ここでも，ケイマフリの大胸筋の発達〔PM/Total dry weight, TP：65.2 (64.5-65.9)%, HP：65.5 (65.1-65.9)%〕は空中および水中での強力な羽ばたき推進力を得るための機能と考えられる。

また，以上の考察の裏づけとして，最大潜水深度がケイマフリでは約 90 m (小城，1988) であるのに対して，Piatt and Nettleship (1985) の報告では，ウミガラスが約 180 m，ツノメドリでの報告はないが，同属種のニシツノメドリが約 60 m 潜水可能であり，エトピリカが約 60 m (Cody, 1973) であるように，パフィン類，ケイマフリ，ウミガラスの順に潜水深度が深くなるということが考えられる。外部，骨格および筋肉形態における系統分類上，ケイマフリを含むウミバト属はウミガラスとエトピリカの中間的位置にあること (Strauch, 1985；Johnsgard, 1987)，また，Johnsgard (1987) が示したように，ウミガラス類は Diving Specialist，ウミバト属は Swimming-diving-flying Generalist，パフィン類は Semiterrestrial Specialist と類別されたことも同様に考えられる。本研究においても，ウミガラス類は，胸骨幅が細く，骨盤長および上腕骨長が長いという潜水に適応した形態，ケイマフリは，浮揚指数が高く，胸骨長が長く，大胸筋が大きいという潜水あるいは飛翔に適応した形態，パフィン類は，前肢筋の大部分を占める大胸筋が小さく，胸骨が短い，骨盤幅が広いという体の安定性の確保に適応した形態を持つ。このウミスズメ科海鳥類の形態的特性からも，Johnsgard (1987) の類別と一致する。

分布域と食性の関係についてウミガラス類を例にとると，ウミガラスおよびハシブトウミガラスの分布から，ウミガラスは沿岸ないし沿海性海鳥類でありハシブトウミガラスは外洋性海鳥類である（小城・田中，1984)。ハシブトウミガラスは，ウミガラスよりも飛翔能力に優れているが，水中での餌生物への潜水追跡は機敏性を欠くため劣る (Spring, 1971)。そのため，小城・田中 (1984) によると，ハシブトウミガラスは生息する海域に豊富に存在する餌生物を無選択に捕食するという幅広い食性を有することで，外洋域での生存を可能にしたと示唆された。これに対し，ケイマフリの分布域は，主に日本北部およびオホーツク海沿岸であり，沿岸性の海鳥で，冬季もほとんど南下しない。同属種であるハジロウミバトの分布域は，主にソ連北部，カナダ北部，グリーンランド周辺海域であり，ウミバトの分布域は，主にカムチャッカ半島，アラスカ南西部，北ア

メリカ北西海域であるのに比べ，ケイマフリの分布域は狭い (Storer, 1952；清棲，1978；高野，1981；Harrison, 1983；Vermeer, 1987)。このように，沿岸性で分布域が狭いケイマフリは，外洋性であるエトピリカ，ツノメドリよりも飛翔能力は高いと考えられることから，ケイマフリの飛翔適応体構造は，単に，北半球亜寒帯域での索餌および非繁殖期の季節的移動のためではなく，繁殖期における2卵性（他のウミスズメ科海鳥類はほとんど1卵性である）といった繁殖生態に対する適応形態であるとも考えられる。また，ケイマフリの臓器形態特性からも，ケイマフリの魚食性の強さが，沿岸域での分布を限定していることも考えられる。さらに，ケイマフリの沿岸ないし沿海性分布を限定する一要因として，同属あるいは同族内における沿岸ないし沿海性海鳥類と外洋性海鳥類との間（例えば，ウミガラス-ハシブトウミガラス，ウトウ-エトピリカ，ウミバト属-ウミスズメ属）には，分類系統的に古い種ほど沿岸ないし沿海性の傾向が強い (Udvardy 1963)。このことから，Strauch (1985) および Johnsgard (1987) が示したような系統進化的側面も見逃せないと考えられる。

謝　　辞

ケイマフリ標本の提供に関しては，北海道保健環境部自然保護課，北海道留萌支庁経済部林務課，北海道羽幌町教育委員会の御好意と御配慮がありましたので深く感謝します。骨格及び筋肉の図は福本由利氏に作成して載きましたのでお礼申し上げます。

本研究は，文部省科学研究費補助金重点領域研究 (1)，先史モンゴロイド集団の拡散と適応，AO3班「拡散集団の食生態と時空分布（同位体による古栄養学，AMS法による年代測定)」の成果の一部である。

文　　献

Asbirk, S. (1979). The adaptive significance of the reproductive pattern of the Black Guillemot, *Cepphus grylle*. *Videnskabeleige Meddelelser fra Dansk Naturhistorisk Forening i Kobenhaven* **141**, 29-80.

Baldwin, S.P., H.C. Oberholser and L.C. Worley (1931). Measurements of birds. *Sci. Publ. Cleveland Mus. Natl. Hist.* **2**, 1-165.

Cairns, D. (1980). Nesting density, habitat structure and human disturbance as factors in Black Guillemot reproduction. *Wilson Bull.* **92**, 352-361.

Cairns, D. (1981). Breeding, feeding and chick growth of the Black Guillemot (*Cepphus grylle*) in southern Quebec. *Canadian Field-Naturalist* **95**, 312-318.

Cody, M.L. (1973) Coexistence, coevolution and convergent evolution in seabird communities. *Ecology* **54**, 31-44.

Drent, R.H. (1965). Breeding biology of the Pigeon Guillemot, *Cepphus columba*. *Ardea* **53**, 99-160.

George, J.C. and A.J. Berger (1966). *Avian myology*. 500 p. Academic Press, New York.

Golovkin, A.N. (1984). Seabirds nesting in the USSR: The status and protection of populations. p. 473-486. In Croxall, J.P., P.G.H. Evans and R.W. Schreiber (ed.), *Status and conservation of the world's seabirds* 778 p. ICBP Technical Publication No. 2, Cambridge.

Harrison, P. (1983). *Seabirds: an identification guide.* 448 p. Houghton Mifflin Co., Boston.

Hartman, F.A. (1961). Locomotor mechanisms of birds. *Smithsonian Miscellaneous Collections* **143**, 1-91.

Hasegawa, H. (1984). Status and conservation of seabirds in Japan, with special attention to the Short-tailed albatross. p. 487-500. In Croxall, J.P., P.G.H. Evans and R.W. Schreiber (ed.), *Status and conservation of the world's seabirds* 778 p. ICBP Technical Publication No. 2, Cambridge.

Hudson, G.E., K.M. Hoff, J.V. Berge and E.C. Trivette (1969). A numerical study of the wing and leg muscles of Lari and Alcae. *Ibis* **111**, 459-524.

Johnsgard, P.A. (1987). *Diving birds of north America.* 292 p. University of Nebraska Press, Lincoln & London.

清棲幸保 (1978). 日本鳥類大図鑑 II. 445-898. 講談社，東京.

Kuroda, N. (1954a). On the classification and phylogeny of the order Tubinares, particularly the Shearwaters (*Puffinus*), with special considerations on their osteology and habit differentiation (Aves). 136 p. Published by the author, Tokyo.

Kuroda, N. (1954b). On some osteological and anatomical characters of Japanese Alcidae (Aves). *Jap. J. Zool.* **11**, 311-327.

黒田長久 (1960). 鳥類の胸筋について. 山階鳥類研究所研究報告書 **2**, 50-59.

Kuroda, N. (1967). Morpho-anatomical analysis of parallel evolution between Diving Petrel and Ancient Auk, with comparative osteological data of other species. *Miscellaneous Rep. Yamashina Inst. Ornithol. and Zool.* **5**, 111-137.

黒田長久 (1971). 鳩の筋肉分解図 (前，後肢と尾部). 山階鳥類研究所研究報告書 **6**, 321-355.

黒田長久 (1986). 鳥類の検測について. 鳥類と哺乳類の計測マニュアル (I) 11-47. 栃木県立博物館.

小城春雄・田中博之 (1984). 北太平洋亜寒帯域における主要海鳥類の分布と食性. 海洋科学 **16**, 205-211.

小城春雄 (1988). はるか沖合いの海鳥達. 私たちの自然 (日本鳥類保護連盟) **11**, 8-15.

Piatt, J.F. and D.N. Nettelship (1985). Diving depths of four Alcids. *Auk* **102**, 293-297.

塩見浩二 (1989). エトピリカ (*Lunda cirrhata*) およびツノメドリ (*Fratercula corniculata*) の機能形態的比較研究. 120 p. 北海道大学水産学部修士論文.

Spring, L. (1971). A comparison of functional and morphological adaptations in the Common Murre (*Uria aalge*) and Thick-billed Murre (*Uria lomvia*). *Condor* **73**, 1-27.

Storer, R.W. (1952). A comparison of variation, behavior and evolution in the sea bird genera *Uria* and *Cepphus*. *Univ. Calif. Publ. Zool.* **52**, 121-222.

Strauch, J.G., Jr. (1985). The phylogeny of the Alcidae. *Auk* **102**, 520-539.

高野伸二 (1981). 日本産鳥類図鑑. 474 p. 東海出版株式会社，東京.

田中博之 (1989). エトピリカ (*Lunda cirrhata*) における生態学的特性と，PCBs の蓄積・代謝に関する研究. 山階鳥類研究所研究報告書 **21**, 1-41.

Thoresen, A.C. (1984). Breeding phenology and mid-seasonal social behavior of the Sooty Guillemot on Teuri Island, Japan. *Western Birds* **15**, 145-160.

Udvardy, M.D.F. (1963). Zoogeographic study of the Pacific Alcidae. p. 85-111. In Gressit, J.L. (ed.), *Pacific Basin Biogeography*. A Symposium, Bishop Museum Press, Honolulu.

Vermeer, K., S.G. Sealy and G.A. Sanger (1987). Feeding ecology of Alcidae in the eastern North Pacific Ocean. p. 189-227. In Croxall, J.P. (ed.), *Seabirds, feeding ecology and role in marine ecosystems* 408 p. Cambridge University Press, Cambridge.

Watada, M., R. Kakizawa, N. Kuroda and S. Utida (1987). Genetic differentiation and phylogenetic relationships of an avian family, Alcidae (Auks). *J. Yamashina Inst. Ornith.* **19**, 79-88.

Winn, H.E. (1950). The Black Guillemots of Kent Island, Bay of Fundy. *Auk* **67**, 477-485.

吉田秀嗣 (1987). ハイイロミズナギドリ (*Puffinus griseus*) およびハシボソミズナギドリ (*P. tenuirostris*) の形態学的比較研究. 119 p. 北海道大学水産学部修士論文.

Appendix 1. Skeletal dimensions and its abbreviations.

	Dimension	Abbreviation
1.	Total skull length	Cra
2.	Upper mandible length	Crb
3.	Cranial width	Crc
4.	Cranial height	Crd
5.	Mandible length	Ma
6.	Coracoid length	Coa
7.	Width of coracoid base	Cob
8.	Scapula length	Sca
9.	Furcula height	Fua
10.	Furcula width	Fub
11.	Total sternal length	Sta
12.	Keel length	Stb
13.	Sternal height	Stc
14.	Anterior sternal width	Std
15.	Posterior sternal width	Ste
16.	Total pelvic length	Pa
17.	Anterior pelvic length	Pb
18.	Posterior pelvic length	Pc
19.	Anterior pelvic width	Pd
20.	Posterior pelvic width	Pe
21.	Humerus length	Ha
22.	Ulna length	Ua
23.	Radius length	Ra
24.	Carpometacarpus length	Caa
25.	Digit 1 length	D1
26.	Digit 2 length (phalanx 1)	D21
27.	Digit 2 length (phalanx 2)	D22
28.	Digit 3 length	D3
29.	Femur length	Fea
30.	Tibiotarsal length less cnemial crest	Tia
31.	Tarsometatarsal length	Taa
32.	Standard length	SL
33.	Anterior back length	ABL
34.	Total wing length	WL
35.	Total leg length	LL
36.	Cervical vertebrae	CV
37.	Thoracic vertebrae	TV
38.	Synsacral vertabrae	Syn

Appendix 2. List of wing muscles and its abbreviations.

Muscle name	Abbreviation
1. M. Latissimus Dorsi pars anterior	LDA
2. M. Latissimus Dorsi pars posterior	LDP
3. M. Rhomboideus Superficialis	RS
4. M. Rhomboideus Profundus	RP
5. M. Serratus Profundus	SP
6. M. Serratus Superficialis Anterior	SA
7. M. Serratus Superficialis Posterior	SPO
8. M. Proscapulohumeralis	P
9. M. Dorsalis Scapulae	DS
10. M. Subscapularis	SBS
11. M. Subcoracoideus	SBC
12. M. Pectoralis Major	PM
13. M. Pectoralis pars Abdominalis	PCA
14. M. Supracoracoideus	SPC
15. M. Coracobranchialis Anterior	CA
16. M. Coracobranchialis Posterior	CP
17. M. Sternocoracoideus	STC*
18. M. Tensor Patagii Longus	TPL
19. M. Tensor Patagii Brevis	TPB
20. M. Deltoideus Major	DMA
21. M. Deltoideus Minor	DMI
22. M. Biceps Brachii	BB
23. M. Triceps Brachii Scapularis	ST
24. M. Triceps Brachii Humeralis	HT
25. M. Brachialis	BR
26. M. Pronator superficialis	PS
27. M. Pronator Profundus	PP
28. M. Flexor Digitorum Superficialis	FDS*
29. M. Flexor Digitorum Profundus	FDP
30. M. Flexor Carpi Ulnalis	FCU
31. M. Ulnimetacarpalis Ventralis	UMV
32. M. Extensor Metacarpi Radialis	EMR
33. M. Extensor Metacarpi Ulnalis	EMU
34. M. Extensor Digitorum Communis	EDC
35. M. Anconaeus	AN
36. M. Supinator	SU
37. M. Extensor Indicis Longus	EIL
38. M. Extensor Pollicis Longus	EPL

*: Not shown in Fig. 2 due to thin and tendinous muscles.

Appendix 3. List of leg muscles and its abbreviations.

Muscle name	Abbreviation
1. M. Sartorius	SAR
2. M. Iliotibialis	IT
3. M. Iliotrochanterius Posterior	ITP
4. M. Iliotrochanterius Anterior	ITA
5. M. Iliotrochanterius Medius	ITM
6. M. Femorotibialis Externus	FTE
7. M. Femorotibialis Medius	FTM
8. M. Femorotibialis Internus	FTI
9. M. Biceps Femoris	BF
10. M. Semitendinosus	ST
11. M. Piriformis pars caudofemoralis	PCF
12. M. Piriformis pars iliofemoralis	PIF
13. M. Ischiofemoralis	IF
14. M. Semimembranosus	SM
15. M. Adductor Longus et Brevis	ALB
16. M. Obturator Internus	OI
17. M. Gastrocnemius pars Externa	GE
18. M. Gastrocnemius pars Media	GM
19. M. Gastrocnemius pars Interna	GI
20. M. Tibialis Anterior	TA
21. M. Extensor Digitorum Longus	EDL
22. M. Peroneus Longus	PL
23. M. Peroneus Brevis	PB
24. M. Flexor Perforans et Perforatus Digiti III	FPPD III
25. M. Flexor Perforans et Perforatus Digiti II	FPPD II
26. M. Flexor Perforans Digiti IV	FPD IV
27. M. Flexor Perforans Digiti III	FPD III
28. M. Flexor Perforans Digiti II	FPD II
29. M. Plantaris	PLA
30. M. Flexor Hallucis Longus	FHL
31. M. Flexor Digitorum Longus	FDL

Appendix 4. Weight of bones for the Spectacled Guillemot.

Dimension	bone weight (g)
Skull + Brain	9.92
Mandible	1.89
Hyoideum	0.10
Cervical, Thoracic Vertebrae	8.44
Sternum	5.69
Costae	5.03
Coracoid	1.19
Scapula	0.60
Furcula	1.11
Pelvis, Synsacrum	4.07
Humerus	3.70
Ulna	1.97
Radius	0.67
Manus	2.40
Femur	1.09
Tibiotarsus	1.86
Tarsometatarsus	0.87
Pedis	1.26
Caudal Vertebrae, Pygostylus	1.11