



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	カモメ属における食性の種間、個体群間および個体群内変異と繁殖
Author(s)	綿貫, 豊
Degree Grantor	北海道大学
Degree Name	博士(農学)
Dissertation Number	甲第2414号
Issue Date	1987-09-30
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/32766
Type	doctoral thesis
File Information	2414.pdf



カモメ属における食性の種間、個体群間および個体群内変異と繁殖

**北海道大学大学院農学研究科
農業生物学専攻 博士課程**

綿貫豊

カモメ属における食性の種間、個体群間および個体群内変異と繁殖

北海道大学大学院農学研究科博士課程

農業生物学専攻

綿貫豊

要旨

動物の食性変異の研究は、種と個体群のレベルで広くおこなわれてきており、特に種間の比較研究は、群集構造における食性ニッチの分割の理論と関連して盛んにおこなわれている。ところが、研究が進むにつれて、食性の幅がひろく”何でも屋”であるとみられた種が実はそれぞれ特定の異なる餌を利用する幾つかの地域個体群からなっている場合があることや、何でも屋であるとみられた地域個体群がそれぞれ異なる特定の餌を利用する特殊化した個体からなる場合があることが指摘され始めた。このような状況にあって、生態学的な視点からは”種”のみを研究対象のレベルとするのではなく幾つかのレベルでの食性変異、食性変異の要因及び食性変異が各レベルでもたらす影響を研究することが重要である。

この研究では、北海道周辺で繁殖するカモメ属の2種、オオセグロカモメ Larus schistisagus とウミネコ L. crassirostris における食性変異、食性変異に関わる要因および食性と繁殖の関係を、種、個体群（コロニー）、性、個体のレベルで研究した。

調査は主に羽幌町天売島（44°25'N, 141°19'E）で1980, 1984, 1985年に、厚岸町大黒島（42°56'N, 144°52'E）で1982年に、根室市ユルリ島（43°13'N, 145°36'E）で1983年におこなった。食性の調査はベリットと食い残し、糞あるいは親鳥が吐き戻した餌の分析、および採食行動の観察によって、繁殖行動はマークした個体の直接観察によって、繁殖成功はマークした巣の産卵、糞の生存、糞の成長速度の測定によって調査した。

天売島ではウミネコは浮魚に強く依存し、海面採食、ウトウからの餌略奪を頻繁に行うのに比べ、オオセグロカモメは浮魚のほか底魚、海鳥の糞、生ごみも食べ、漁師が投棄した底魚に群がっての採食、塵捨て場での採食、海鳥の糞の捕食をよくしていた。オオセグ

ロカモメはウミネコに比べ大形でずんぐりしており、投棄魚の採食場面において優位でありまた攻撃力があるので海鳥の雛を殺すことができるが多分滑空性能に劣ると推定され、こういった形態的な差が主に食性の差に関連していると考えられた。また繁殖時期、雛の成長速度、巣立ち率の年変動はウミネコのほうがオオセグロカモメよりも顕著であり、これは多分ウミネコの主たる餌資源である浮魚資源量の年変動が大きいためと推察された。

オオセグロカモメの食性をコロニー間で比較すると、大黒島、ユルリ島では主に浮魚と生ごみを食っているのに対し天売島では浮魚、底魚、生ごみ、海鳥の雛など多様な餌を食っており、こういった食性の差は餌の利用可能性の差と関連していた。しかし、海鳥の捕食に着目すると、各コロニーの獲物の構成は一般的には獲物の捕獲しやすさと利用可能性に関連していたが、これらだけでは説明がつかない部分もあり、とくに天売島で同種の雛の捕食が頻繁におこなわれるのに他のコロニーでほとんど見られないことはコロニー間に採食テクニックの”文化的な”差があることを示唆する。このことに対応して天売島では種内捕食による雛の死亡が多かった。ユルリ島では種内攻撃による雛の死亡が頻繁に見られたが大黒島ではどちらの要因による死亡も稀であり雛の生存率は高かった。コロニー間の巣立ち率の差は主に営巣環境と種内捕食の差と関連していると示唆された。

オオセグロカモメの食性の天売島個体群内変異を見ると、メスは主に浮魚を食っているのに対してオスは浮魚のほか底魚、海鳥の雛も捕食していた。オスの個体間にも大きな食性変異があり海鳥の雛を専門的に給餌する個体から浮魚を主に給餌する個体まで様々であって、個体間の食性変異は時には種間の食性変異よりも大きかった。海鳥を頻繁に給餌するオスを含むペア（ハンターペア）とそれ以外のペア（フィッシャーペア）の両親によるケアを比べると抱卵、抱雛、縄張り内にいる時間比、給餌頻度いずれにおいても差は無く、また縄張り面積、ふか時期にも差は無かった。ハンターペアのほうがフィッシャーペアよりも雛の成長速度が大きく、巣立ち率が高かったが一腹卵数、ふか率においては差は無かった。これらのことから食性自体も繁殖成功に関連していると推定された。雛の成長速度と1巣あたり巣立ち数を目的変数とし食性、ケア、縄張り面積、ふか時期を説明変数として重回帰分析をおこなっても、縄張り面積、ふか時期のほか餌中の鳥の比率も繁殖成功に関わる重要な要因であり、多く鳥を給餌したペアの方が繁殖成功率が高かった。これは鳥を給餌したほうが1回に給餌するエネルギー量が高くなるためであると推定された。

以上の結果から総合的に考察すると、まず第一に餌の類似性からみると浮魚を比較的良く食べる大黒島、ユルリ島のオオセグロカモメ、天売島のオオセグロカモメのメスは浮魚

の専門家であるウミネコと同じグループにはいり、天売島のオオセグロカモメのオスのうち海鳥の雛の専門家、底魚の専門家はそれぞれ別のグループにはいるといったように餌の類似性からみたグループと形態からみたグループは異なっており、”分類学的”集団と食物連鎖における”機能的”集団を同一視するのは危険であると示唆された。つまり、たとえばニッチ利用から群集構造を論じようとする場合種のレベルでのみ研究するだけでなく様々なレベルを考慮する必要があると思われた。次に、食性変異に関連すると考えられる要因、また食性変異と繁殖成功の関連性は観察するレベルによって異なっており、統一的な関連性は無かったし、入れ子式に関連しあっているわけでもないと考えられた。3番目として、オオセグロカモメの捕食習性は、種や個体群の特性と考えるよりも個体の特性としてとらえるほうがより理解しやすく、また捕食習性は個体あるいはペアの繁殖成功率を上昇させていたが、その個体群の雛の生存率を他の個体群のよりも低くしていたことから、食性がどのレベルの特性なのか明らかにすることの重要性と個体の特性としての捕食習性が個体の繁殖行動、ペアの繁殖成功、個体群の繁殖成功にそれぞれことなった関連性をもつことが示唆された。

以上の研究は、食性変異およびその要因と影響を明らかにする際、種、地域個体群および個体といった様々なレベルで研究することが実り多い結果をもたらすことを示していると考えられる。

目次

第1章 序論

1-1 食性変異のレベル	1
1-2 食性変異に関わる要因	2
1-3 食性変異の影響	5
1-4 カモメ属における食性変異の影響	6
1-5 カモメ属の繁殖成功に関わる要因	9
1-6 比較法の問題点	12

第2章 オオセグロカモメとウミネコの種間比較

2-1 はじめに	15
2-2 方法	16
2-3 結果	21
2-4 論議	40

第3章 オオセグロカモメのコロニー間の比較

3-1 はじめに	47
3-2 方法	48
3-3 結果	50
3-4 論議	72

第4章 オオセグロカモメのコロニー内変異

4-1 はじめに	79
4-2 方法	81
4-3 結果	84
4-4 論議	129

第5章 総合論議

5-1 食性変異の構造	137
5-2 食性変異の要因	141
5-3 食性変異と繁殖成功	144
5-4 食性変異の単位	148
5-5 結論	149
引用文献	150
付録	170

第1章 序論

1-1 食性変異のレベル

動物の食性変異の研究は、種と地域個体群のレベルで広くおこなわれてきており、種間の食性変異の研究は、群集構造のなかでの食性ニッチの分割に関する理論と関連して行われてきた（マッカーサー、1982; Pianka, 1973; Shoener, 1974）。例えば、一般に、利用可能な餌資源が減少すると種のニッチ幅は拡張するだろうと予想されている（ピアンカ、1978）。

ところが、研究が進むにつれて、何でも屋である種が実はそれぞれ特定の異なる餌を利用する幾つかの地域個体群から成っている場合があること（Fox & Morrow, 1981）や、何でも屋である地域個体群のニッチ幅は、各個体が属する表現型内の成分と表現型間の成分とに分割されること、つまり個体群内の食性変異が大きい場合があること（Roughgarden, 1974）が指摘された。Roughgarden が言うように各レベルに働く環境圧は質的に異なる可能性があり食性変異の構造を明らかにすることは重要である。例えば、地域個体群としては何でも屋である二つの個体群において、Aは何でも屋の多数の個体から成り、Bは異なるニッチを占める多数の専門家からなっているとすると、環境変化がおこり利用できる餌のスペクトラムがずれた場合や餌の利用が一部重複する他の種が侵入した場合、Aでは各個体の餌利用に差は生じないがBでは一部の個体は餌を利用できなくなり淘汰されるかもしれない。この現象は個体群レベルで食性を研究してもとらえることができない。

食性の種内変異の研究はFox & Morrow(1981), Partridge & Green(1985) によってレビューされており、変異が観察されたレベルとして地域個体群（Pianka, 1973 など多数）、地域個体群内では性・年齢クラス（Schoener, 1967; Storer, 1966; Selander, 1966; Clutton-Brock, 1973 など）、個体（Heinrich, 1976, 1979; Roughgarden, 1974; Herrera, 1978; Partridge, 1976; Norton-Griffiths, 1967, Goss-Custard et al., 1983 など）が報告されている。これらの研究をふまえて最近の生態学の教科書では種を唯一の単位として生態学的パラメーターを測定したりモデルをつくったりすることが危険であり個体群や個体などの様々なレベルで研究する必要があると指摘されている（O'Neil et al., 1986; Begon et al., 1986）。

1-2 食性変異に関わる要因

このような食性の種内変異を引き起こす要因はいくつか上げられている。Fox & Morrow (1981)は葉食性昆虫の地域個体群の食性の特殊化は表1-1にあげた要因によるとしている。彼らは主要因を餌の利用可能性の地域的変異と餌の選好性の地域的変異に大別し、後者には、学習による場合を含む行動的な変異、遺伝的変異、他種との競争の地域的変異、他の利用できない餌の存在、餌の特性の地域的変異、捕食者、寄生イドなどの存在をあげている。

餌の利用可能性の地域変異については餌の現存量自体もそうだが、チンパンジーの捕食習性の地域差の要因として Teleki (1981) が指摘したように環境構造の変化と関連した獲物の捕らえやすさなども重要であろう。餌の選好性の地域差の要因として、行動的変異については、霊長類では学習によって餌の地域差が維持されているだろうと推察され (Kawai, 1965)、直接的な証拠はまだないがこのような地域差は文化であると言われる (西田, 1980; 杉山, 1986)。ヘビの一種では食性の地域変異は遺伝的変異に基づくことが知られている (Arnold, 1977)。他種との競争が食性の地域差をもたらしているとされる例は、生態的置換と関連して研究されている (ラック, 1974; Brown & Wilson, 1956; ピアンカ, 1978)。ある餌動物の逃避行動の地域差はグッピーで指摘されている (Seghers, 1974) が捕食者の食性がこれに対応して地域的に変化するのかは明らかではない。

一方地域個体群内の食性変異を引き起こす要因としては Partridge & Green (1985) がレビューしており次の幾つかの要因を上げている (表1-2)。彼らはまず餌の分布がパッチ状であって、ある個体が生涯ひとつのパッチで生活する場合は当然のことながら食性の個体差がおこるだろうとしている。つぎに表現型に食性が依存する場合として、形態 (とくに体と嘴のサイズ) が性-年齢、個体によって異なっており最適な餌が異なる (Selander, 1966; Schoener, 1967)、性-年齢によって、エネルギー、蛋白質、微量栄養素の要求量に差があり、この差が採食行動の特殊化を引き起こす (Clutton-Brock, 1977; Clutton-Brock et al., 1982)、性-年齢、あるいは個体によって種内競争能力が異なりそれによって採食行動の変異が存在する (Goss-Custard et al., 1982; Ens & Goss-Custard, 1984; Barnard & Sibly, 1981; Peter & Grubb, 1983; Ekman & Askenmo, 1984; Post et al., 1980)、年齢の上昇、経験の積み重ねに伴いある餌の採食テクニックが向上する

表1-1 地域個体群の食性の特殊化をひきおこす要因 (Fox & Morrow, 1981)。

Table 1-1. Factors influencing local specialization in food habits
(Fox & Morrow, 1981).

Number of usable foods restricted locally.

In space.

In time.

Several potentially acceptable foods available; animals do not
use all of them.

Preference fixed.

Preference changes locally.

Behavioral variation.

Genetic variation.

Competition between species and within species.

Changes in abundances of acceptable foods and unpalatable
foods.

Changes in food quality.

Others.

表1-2 種内の食性の特殊化をひきおこす要因 (Partridge & Green, 1985)。

Table 1-2. Factors influencing intraspecific feeding specialization
(Partridge & Green, 1985).

Patchy food supply.	
Differences in phenotype	
Age-----	Energy and nutritional requirements
	Feeding skills
	Competitive ability
	Predation risk
Sex-----	Nutritional requirements
	Size and behaviors
	Competitive ability
Individual-----	Genetic variation
	Ontogeny
	Competitive ability
	Experience
Frequency dependent selection	

(Greig et al., 1983; Burger & Gochfeld, 1983)、個体間に餌を取り扱うテクニックの差が存在し各個体は扱いやすい餌にスペシャライズする(Partridge, 1976; Heinrich, 1976, 1979)、学習による伝達によって親と同じ餌選好性を持つ(Norton-Griffiths, 1967; Montgomery & Sunkist, 1978, ただしこれは変異の維持に関連し、必ずしも変異の存在要因ではないだろう)、捕食リスクが年齢によって異なり2次的に採食行動が変化する(Werner, 1984)、といった要因をあげている。また遺伝子型に個体の食性変異が依存していることがやはりヘビの一種でたしかめられている(Arnold, 1981)。もうひとつ彼らは表現型が同じであっても頻度依存的な選択が働いて食性が多形的になる可能性を指摘している。食性変異を構造的にとらえると、これらの要因は各レベルの要素間に働く拘束としてとらえられる要素間の競争と要素自身の特性の2つに分けられる。

このように変異の要因は各々のケースで異なるだろうし、また変異が観察されるレベルによっても異なるだろう。食性変異の構造を明らかにし、どのレベルでこういった要因が重要なのか解析しようとした研究は Roughgarden(1974), Cords(1986) などを除いて少ない。

1-3 食性変異の影響

このような幾つかのレベルで観察される食性の変異は生態学的な時間尺においては、餌の利用可能性の変化、種間、種内の競争のありかたの変化にともなって個体毎、性・年齢クラス毎、地域毎に異なった影響を与え、繁殖成功度に差をもたらすことによって個体群動態に関わってくるだろう(Partridge & Green, 1985)。

進化的時間尺では種間あるいは種内の食性変異は種間あるいは種内の競争の緩和をもたらしていると解釈されることがある(マッカーサー, 1982; Clutton-Brock, 1977 など)。これを個体(あるいは表現型)レベルで考えると個体間の食性の変異が環境との関わりの中かで個体の繁殖成功度に差をもたらす、もし食性の変異が遺伝的であるか学習等によって子孫に伝達されるならばある特定の食性をもった個体の比率があがりその集団の食性に変化するという予想も成り立つし、このとき表現型間の競争が激しく頻度依存的な選択が働くならば進化的に安定な表現型の頻度が維持されるかもしれない。Dawkins は頻度依存的な選択が働いているとき進化的に安定な戦略(E S S)は各個体が混合戦略をとってもよいし、純粋戦略をとる個体の比率が安定点にあってもどちらでもよく、どちらである

のかあるいは両者の中間なのかはESSの研究にとっては重要ではないと言っている(Dawkins, 1982, 第7章)。しかしながら急速な餌資源の変化が起こった時には混合戦略をとっているほうが素早い対応が期待され、どちらであるのかははっきりさせることは重要であろう。食性の変異が生態学的時間尺においてどのような結果をもたらすのかに関する研究は少ない(Partridge & Green, 1985)。

一方かつてさかんに行われた生態系における物質流の研究は、種を単位としてある種がどの栄養段階に属するか、また生態系の中でどのような機能を果たしているのかを明らかにしようとするものであった。しかしながら食性の個体変異が大きいならばある種のある地域個体群が異なる栄養段階に属する2つ以上のグループを含むこともありうるので”種”を単位としていたのでは十分な理解は得られないことになる。このように食性変異の実態を幾つかのレベルで明らかにすることは生態学のなかで重要なテーマのひとつである。

1-4 カモメ属における食性変異の研究

カモメ属の採食行動と食性は、時間的変異を除けば、種間(Gotmark, 1984のレビュー)、コロニー間(Harris, 1965; Spaans, 1971; Trapp, 1979; Gotmark, 1984)、性(Pierotti, 1981; Neibuhr, 1983)、年齢間(Davis, 1975a; Monaghan, 1980; Burger, 1981a)、及び個体間(Harris, 1965; McCleery & Sibly, 1986)において変異が見られる。各々の変異をもたらす要因として上述の著者らは、種間および性による差に対しては形態と直接攻撃能力、コロニー間の差に於いては餌の利用可能性と文化的な変異、年齢クラスに於いては採食テクニックと直接攻撃能力を上げている。このように、いくつかのレベルでの食性の変異の実態については明かにされてきているが、すべてのレベルを扱った研究は僅かで、その要因については仮説の域を出ないものが多い。また、このような変異が繁殖行動と繁殖成功にどのような影響を与えているのかについての研究も少ない。

この研究で扱うカモメ属2種はオオセグロカモメ, Larus schistisagusとウミネコ, L. crassirostris である。この2種は極東アジアのみに分布し、オオセグロカモメは主に北海道、千島、サハリン、カムチャッカで4-9月に繁殖し、日本列島各地の海岸で越冬する。ウミネコはオオセグロカモメよりふたまわり小さいカモメで、日本列島各地の海岸、南千島、サハリン、ウスリー沿岸、朝鮮半島沿岸で4-9月に繁殖し、日本列島各地の海岸、中国沿岸、朝鮮半島沿岸などで越冬する。図1-1に北海道周辺における両種の繁殖

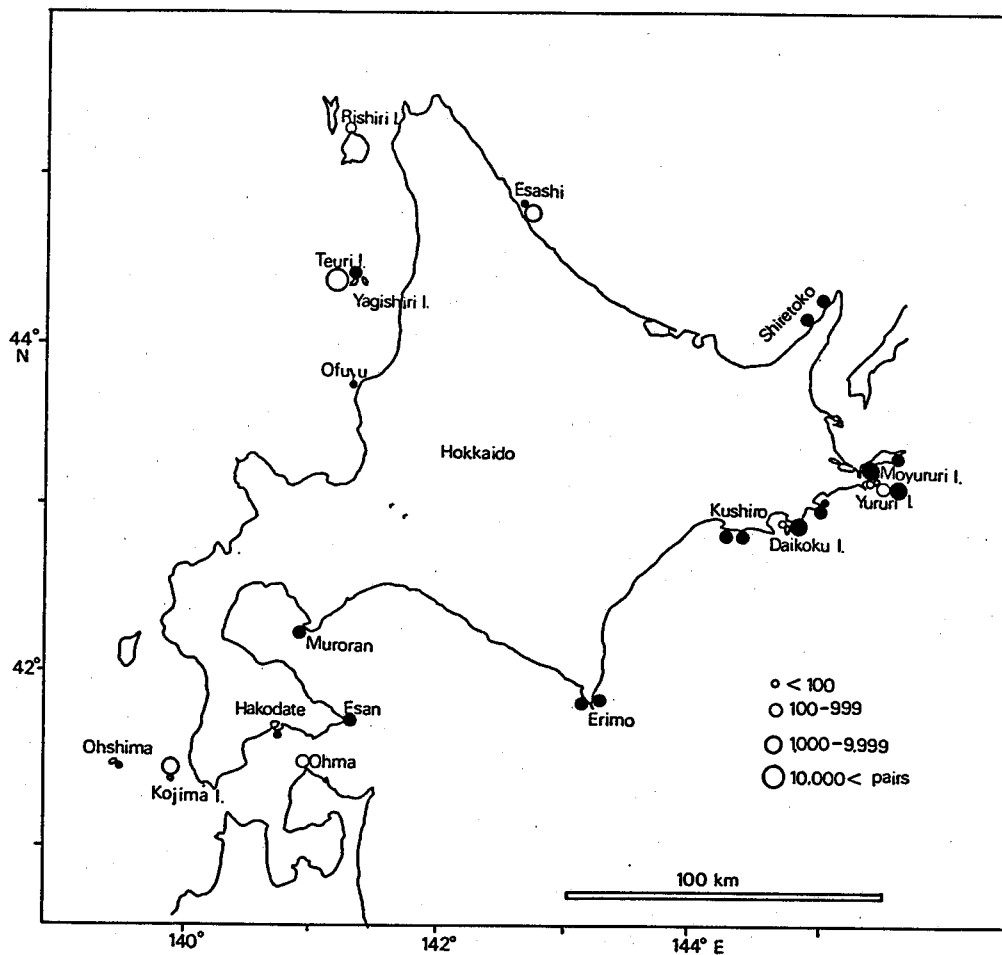


Fig. 1-1. Map of Hokkaido showing the positions of the main colonies of Slaty-backed Gulls(closed circles) and Black-tailed Gulls(open circles). Sizes of circles indicate order of magnitude of numbers of pairs.

図1-1 北海道におけるオオセグロカモメ（黒丸）とウミネコ（白丸）の主な繁殖コロニーの分布。丸の大きさはコロニーの繁殖ペア数を示す。

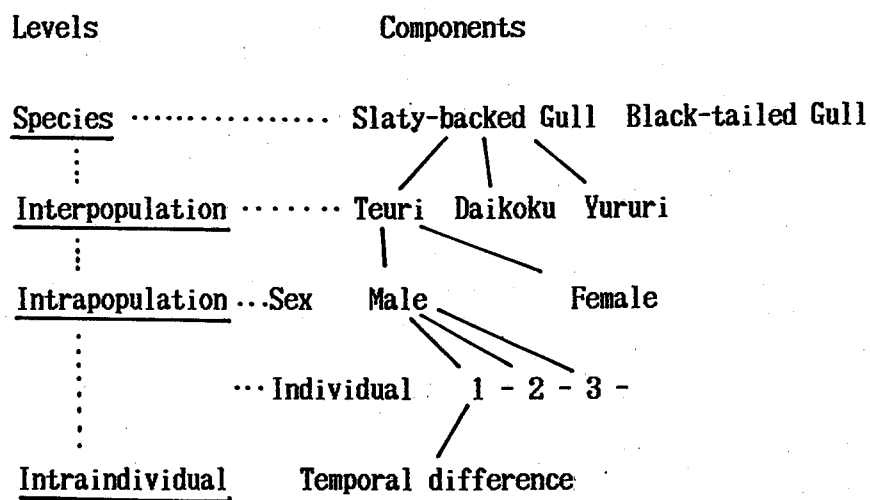


Fig. 1-2. Levels and components of comparison in the food habits of gulls.

図1-2 この論文で想定した北海道周辺でのカモメ属の食性変異の構造。この研究では比較法によって食性と形態、繁殖の関連性を調べるので、比較のレベルとして食性変異の構造をとらえる。

コロニーの分布をしめす。北海道では1980年代前半にはオオセグロカモメ、1万ペア弱、ウミネコ3万5千ペアほどが繁殖し、これらの2種は沿岸海洋生態系の中で重要な位置を占めていると推察されるが幾つかの研究（成田、1985； 橋本、1979）を除き、食性と繁殖生態の研究は僅かである。

この研究の目的のひとつは、北海道で繁殖するこれらカモメ属2種の食性の変異を図1-2に示したように、種、地域個体群（コロニー）、性、個体のレベル（図1-2）で調査して変異の実態を明らかにし、各レベルで比較研究によって変異をもたらす要因を推定することである。食性の時間的な変化は食性変異の重要な側面であり、一般に”なんでも屋”であるカモメ属、トウゾクカモメ科においても個体群レベルでの食性は季節的に大きく変化する（Andersson, 1970; Spaans, 1971; Furness & Hislop, 1981）が、ここでは給餌期に限って話を進め、時間的な変化には触れない。もうひとつは、食性の変異が結果的に各々のレベルでの繁殖行動、繁殖成功にどう関わってくるかを比較研究によって推定することである。

この論文では特に、種内の食性変異が種間の変異と同じくらい大きい場合があるので、従来行われてきた”種”を単位とした食性の研究は生態学的時間尺における研究としては変異の実態を十分捕らえきれないかもしれないこと、レベル毎に変異の要因が異なっており、すべてのレベルでの食性の変異を統一的な要因によって説明するのは困難であることを強調したいと思う。また、各々のレベルでの食性変異と繁殖成功の関連性についても論議したい。

1-5 カモメ属の繁殖成功に関わる要因

カモメ属の繁殖成功には食性以外にもさまざまな要因が関わってくる。この研究では食性とこれらの要因との関連性と食性と繁殖成功との関連性をはっきりさせたいと考えている。いままでに報告されている仮説として提出された主な要因について、繁殖成功との関連性を図1-3にまとめて示す。カモメ属では、卵、雛の保護に関わる直接的ケア（”直接投資”）と卵、雛の死亡が起こる前に決まってしまう特性（卵体積、繁殖時期、縄張り面積）と関連した”先行投資”が、餌資源、天候、捕食者、といった環境要因と関わることによって、ケア、投資の変異による繁殖成功の差がもたらされと考えられる。

重要とおもわれる仮説について幾つか述べる（図1-3も参照）。一腹卵数と卵体積は

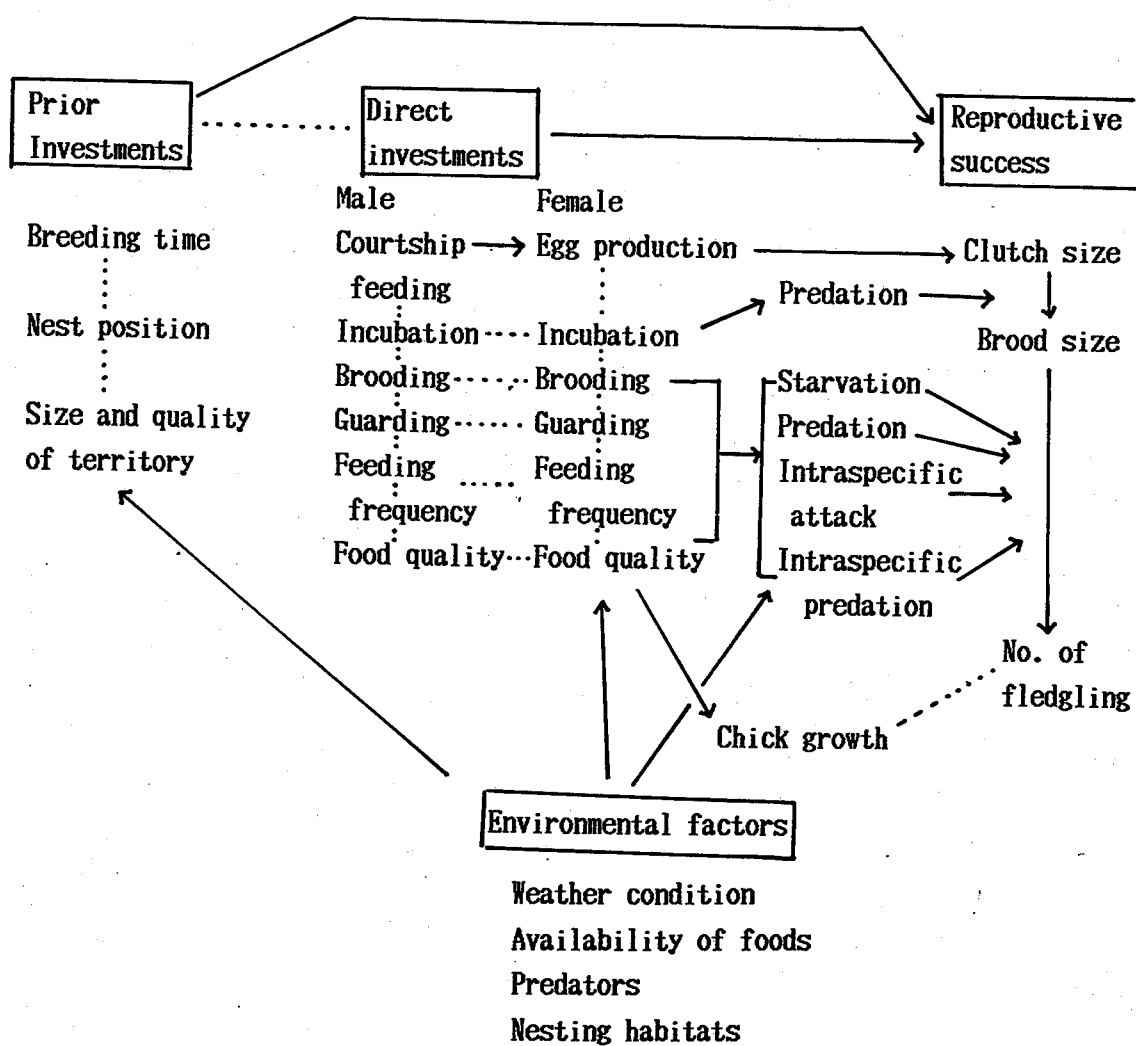


Fig. 1-3. Relationships between environmental factors, reproductive activities and reproductive success.

図1-3 カモメ属の繁殖成功に関わる環境要因（餌資源、天候、捕食）と繁殖行動（先行投資、直接投資）の関連性。予想される因果関係は太い実線で、予想される関連性は破線で示す。

餌の利用可能性(Winkler, 1985; Pierotti & Bellrose, 1986)とメスの卵へのエネルギー配分(Davis, 1975b; Pierotti & Bellrose, 1986)によって決まるという仮説が出されている。産卵前のオスによる求愛給餌がメスのエネルギー蓄積を増加させ卵体積、一腹卵数を大きくすると考えられるかもしれないが、オスの求愛給餌量はその後のオスによる抱卵、給餌などのケアと関連しておりメスがオスを配偶者として選ぶ時のオスの指標になっているとする報告(Niebuhr, 1981)もある。卵のふ化成功率には環境要因として捕食、ペアの性質として抱卵行動が関わっている(Drent, 1975; Davis & Dunn, 1976)。

雛の死亡は多くは種内攻撃と捕食によるとされ(Harris, 1964; Brown, 1967)、餌不足などによって雛のガード時間が短くなる、雛の成長速度が小さく縄張り周辺で活動することが多くなる、縄張り面積が小さい、逃避場所が少なく捕食されやすい環境に営巣、繁殖時期が遅いか極端に早い、といった両親による投資と関連した特性、および営巣密度が高いといった個体あるいは個体群の特性が種内攻撃と捕食による死亡率を大きくする、と考えられている(Patterson, 1965; Parsons, 1971, 1975a, 1976; Hunt, 1972; Hunt & McLoon, 1975; Hunt & Hunt, 1976; Davis & Dunn, 1976; Burger, 1979; Pierotti, 1982)。ただし、Fetterolf(1983)は種内攻撃による死亡はおおくは人間によってコロニーが攪乱された時におこるのだらうとして Hunt & Hunt(1976)の説を批判している。これらの餌不足、種内攻撃、捕食といった環境要因の他に、悪天候も繁殖時期や卵、雛の死亡に関わっているとされている(Harris & Plumb, 1965; Vermeer, 1970; Bongiorno, 1970; Morris & Chardine, 1985; Becker et al., 1985)。

この論文では巣立ち成功までしか考慮しなかったが、巣立ち後の生存率には巣立ち体重に関連していることがミツユビカモメで報告されており(Coulson & Porter, 1985)、巣立ち体重に関連しているとされる雛の成長速度は繁殖成功のパラメーターとしても重要である。

以上のように形質の差が原因となって環境要因の作用のもとで繁殖成功の差がもたらされるのであるが、もちろんこれらの形質が総合的に繁殖成功に寄与していると考えられ、形質同士の関連性も興味を持たれるところであり、カモメ属では繁殖時期と縄張りの大きさ、卵体積(MacRoberts & MacRoberts, 1972; Hnt & Hunt, 1976; Parsons, 1972, 1975b)、オスの求愛給餌とその後のケア(Niebuhr, 1981)の関連性 (図1-3)が指摘されている。この論文では特に、観察されるレベルによって食性と他の形質との関連性及び繁殖成功との関連性のとらえかたが変わってくることを示したい。

1-6 比較法の問題点

この論文では、例えば形態と食性、食性と繁殖成功の関連性を、種、個体群、個体の各レベルで比較することによって研究する。近縁種間での比較は Lack(1968), Crook(1965)によって採食生態、生息環境と繁殖システムの関連性を調べるために使われた。このような比較法は多分に帰納的なところがあり、関連性の信頼性は比較するグループ、扱う形質の数を増やすことで増加すると思われるが、Lack 自身も指摘しているように比較法には限界がある(Lack, 1968; Krebs & Davies, 1981; Clutton-Brock & Harvey, 1979, 1984; 綿貫 1986)。

一つは取り扱う時間尺を変えることで全く因果関係の解釈が変わってしまう事である。Crook(1965), Lack(1968) は縄張りあるいは行動圏の分布様式、婚姻形態は生息環境と採食生態に対する適応であるととらえており(中村, 1986)、これは暗に繁殖特性は生息環境の選好性や採食生態に比べ変化しやすいことを仮定している。Andersson & Gotmark(1980) はクロトウゾクカモメ Stercorarius parasiticus において個体群間の変異の研究によって、繁殖巣の分布様式、すなわちコロニー繁殖、縄張り繁殖はそれぞれ、他の海鳥からの餌略奪、昆虫・ネズミ・果実食に対する適応であるとの説を出した。O'Donald(1983) は食性と繁殖巣の分布の変異が遺伝的であるかどうか不明であるし、巣の分布が食性の変異の結果として進化したのかそれとも食性が巣の分布様式の変異の結果として進化したのか比較法によっては判断できないとしてこの説を批判した。

ここではO'Donaldによる2番目の批判点が重要である。比較法によってわかるのは”関連性”であって因果関係ではなく、因果関係は解釈の段階で考える時間尺によって逆転し得る。生態学的時間尺では短い時間では変化しづらい形態が原因となって食性が決まっているといえるかもしれないが、進化的時間尺ではある食性に対する適応としてある形態が進化したと解釈されるかもしれない。この論文では特に断らぬ限り、生態学的時間範囲では食性に比べて変化しづらいと思われる形態、餌の利用可能性などが”原因”となって、潜在的には変化しやすいと思われる食性が”結果的”に決まると考えていくことにする。

もうひとつは、繁殖成功が食性に関連していたとしても、繁殖成功は別の形質、例えば繁殖時期によって決まっており、食性は繁殖時期との関連性を通じて繁殖成功に関与して

いるのかもしれない。これは、先にも触れたように、多くの形質同士の関連性、形質と繁殖成功の関連性を調べる事である程度解決できる。また食性変異と繁殖成功の関連性を他の形質の変異が少ないグループ間で比較する事で解決できる。オオセグロカモメとウミネコではからだのサイズの差は無視できないが、オオセグロカモメの個体群同士の比較ではサイズの差は殆ど無視できる。個体群間の比較では営巣環境、潜在的な餌の利用可能性の差は大きいが個体間の比較ではこれらの形質や特性の変異は小さいと予想される。こういった点でも多くのレベルで比較する事、比較のレベルをはっきりさせる事は重要である。

以下、第2章では天売島でのオオセグロカモメとウミネコの食性の種間の比較と繁殖成功の年変化、第3章ではオオセグロカモメの食性と繁殖行動、繁殖成功のコロニー間の比較、第4章では天売島のオオセグロカモメの食性のコロニー内の変異、特に性差と個体差と繁殖成功のペア間の差を扱う。これらの3つの章ではカモメ属、トウゾクカモメ科やアジサシ属のほかの種の研究とも比較する。第5章では、各々のレベル間の関係についてスベキュレーションをまじえて総合的に論ずる。

謝辞

この研究は以下の方々のご指導および精神的、物質的ご援助、ご協力を受けた。本論に先立ち謹んで感謝の意を表する。北海道大学農学部応用動物教室、森樊頌教授、阿部永助教授、井上聡助手、及び斎藤裕助手、同学部昆虫学教室、高木貞夫教授、北海道大学水産学部北洋研究施設、小城春雄助教授は研究上終始著者を励まし有益な御助言を下された。また北海道大学農学部応用動物学教室の大学院生、学生の皆さんはゼミなどをつうじて活発な論議をして下さった。現地調査においては、天売島では青塚松寿氏、野上正弘氏及びご家族の皆様、天売島小学校教員、寺沢孝毅氏をはじめとする島民の方々、北海道大学水産学部学生（当時）、松浦真一氏、大黒島では北海道大学理学部厚岸臨海実験場、緋田研爾教授、奥村浩助教授（当時）、佐藤富雄氏はじめ職員の方々、笠島俊男氏、京都大学理学部研究生（当時）新妻昭夫氏、北海道大学農学部大学大学院生、日野輝明氏、宇野裕之氏、同学部学生、浦野知氏、ユルリ島では根室市教育委員会、近藤憲久氏、根室市昆布盛、山崎登之助氏（故人）に大変お世話になった。また北海道大学ヒグマ研究グループ、帯広畜産大学ゼニガタアザラシ研究グループの方々には各地の現地調査においてお世話になった。釧路市博物館、橋本正雄氏、斜里町博物館、中川元氏ほかの方々には各地の海鳥の繁殖状況について貴重な情報を快く提供していただいた。栄養分析については林業試験場北海道支場の中津篤氏、北海道大学農学部大学院生、中山裕理嬢にお世話になり、また魚類の同定については北海道大学水産学部大学院生、陳四郎氏、同学部学生、前田圭可氏にご協力頂いた。統計検定に関しては北海道大学農学部大学院生、斎藤隆氏、河田雅圭氏ほかの皆様から助言をいただいた。道立中央水産試験場、小島守之博士、宮口喜一氏は天売島周辺の漁獲量に関する資料をご教示下さった。山階鳥類研究所、岡奈里子嬢、黒沢収氏、野性生物情報センター、小川巖氏には文献入手に際し大変お世話になった。羽幌町教育委員会、厚岸町教育委員会、根室市教育委員会、文化庁、環境庁他関係各庁には各地における調査許可を出して頂いた。以上の方々に心よりお礼申し上げます。本研究の一部は昭和61年度北海道大学農学部同窓会若手研究者奨学金による援助を受けた。

第2章 オオセグロカモメとウミネコの種間比較

2-1 はじめに

カモメ属の食性の種間の比較研究は数多くなされている(Harris, 1965; Hunt & Hunt, 1973; Mudge & Ferns, 1982)。Götmark(1984)はヨーロッパにおけるカモメ属5種の食性研究をレビューし、一般的に大型種は大きな餌、例えば、海鳥の雛、くず魚を、小型種は小さい餌、例えば、ミミズ、昆虫を食べる傾向があること報告した。

同一の繁殖場所に営巣する2種類のカモメ属の比較研究もかなり行われており、形態(特にからのサイズ)が採食出来る餌のサイズ、攻撃出来る獲物のサイズ、飛行能力、他種のカモメ属に対する直接攻撃能力などがある程度規定することによって、各種の採食行動のレパートリーひいては食性をきめていると考えられている(Verbeek, 1977a,b; Burger, 1981a; Witt et al., 1981)。

北海道には、2種のカモメ属(オオセグロカモメ、ウミネコ)が繁殖している。オオセグロカモメは主に北海道東部の太平洋側、ウミネコは北海道北部の日本海側からオホーツク海側にかけて繁殖するが幾つかのコロニーでは両種がいっしょに営巣している(綿貫、1984、図1-1)。オオセグロカモメはウミネコに比べ大型である。オオセグロカモメは北海道周辺では主に魚を食べているが、他種の高鳥の雛が利用出来るコロニーではこれも捕食する(綿貫、1984)。北海道におけるウミネコの食性についての詳しい報告はないが、成田(1984)によると青森県八戸市の蕪島ではウミネコはミズアブ幼虫、イサザアミなどを雛に与えている。

北海道、羽幌町の天売島では1985年にはオオセグロカモメ約400ペア、ウミネコ約30,000ペアが繁殖した(綿貫他、1986)。この章では天売島のオオセグロカモメとウミネコの形態、食性、繁殖について比較し、両種間で繁殖成功の年変動の大きさを比較し食性と繁殖成功の関連性をとらえる。カモメ属では、餌資源量が産卵時期、一腹卵数、卵体積、巣立ち成功率、雛の成長速度、に影響することが知られている(Hunt, 1972; Hunt & Hunt, 1976; Coulson & Thomas, 1985; Pierotti & Bellrose, 1986; Winkler, 1985)ので、これらの繁殖成功と関連した量を測定した。

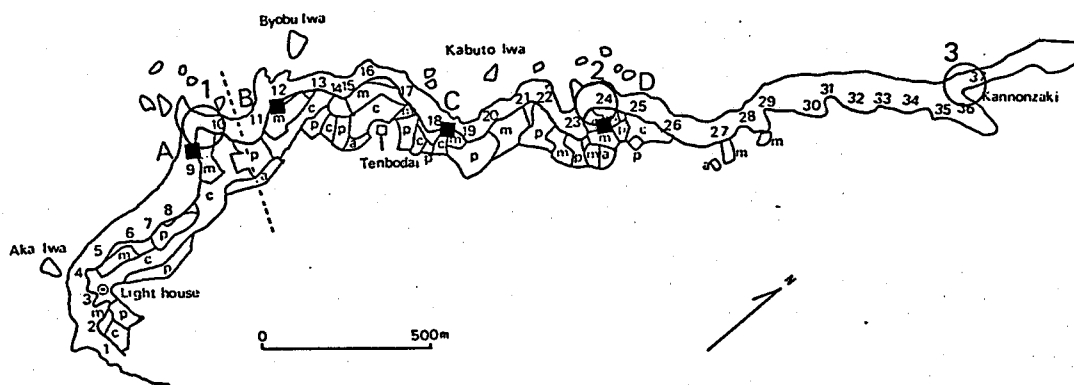
2-2 方法

2-2-1 調査地 調査は羽幌町、天売島 ($44^{\circ}25'N, 141^{\circ}19'E$) で 1980、1984、1985 年の繁殖期に行った。付加的資料は 1979、1981 年、及び大黒島で 1986 年に得たものを使った。この島では 1980-1985 年にはオオセグロカモメ約 200-400 ペア、ウミネコ約 22、000-30、000 ペアが繁殖した (Appendix 1)。天売島は焼尻島とともに、羽幌町沖約 28km に浮かぶ周囲約 12km の小島で、最高標高 184.3m で北西側は海面からの高さ 50-80m の切り立った断崖となっており、この断崖及びその周辺が海鳥の繁殖地となっている (図 2-1)。

ウミネコはこの断崖の上部のノガリヤス (*Calamagrostes langsдорffii*) が疎らにはえた斜面に主に営巣し、オオセグロカモメは、岩棚や岩石斜面、孤立岩上に営巣する。オオセグロカモメには比較的はっきりした 3 つのサブコロニーが認められ (図 2-1) そのうち最も大きい No 1 を調査区とした。調査地はノガリヤス、エゾヨモギ (*Artemisia montana*) が所々に生えた約 30x50m のゆるやかな岩石斜面である。ウミネコの調査区は 1980 年には A、B、C、D、の 4 箇所としたが、1984、1985 年にはそのうちの A と B、及びオオセグロカモメのコロニー内の数巣を調査した。調査区はそれぞれ約 20x15m でノガリヤスが疎らに生えた斜面であるが、A 区は比較的急な岩石斜面である。ここでは A、B 区とオオセグロカモメとの混生区での結果について報告する。

島にはイヌ、ネコがおり、かつては繁殖地に侵入してウトウ (*Cerorhinca monocerata*) などを食べていたが (阿部、1967)、野犬の駆除によってイヌやネコによる海鳥の捕食は見られなくなった。ハシブトガラス (*Corvus macrorhynchos*) 数十羽が生息し、海鳥の卵、雛を捕食した。気象資料は天売島の東約 10km の焼尻島の気象観測所の資料を北海道の気象 (日本気象協会北海道支部、1980-1985) より抜粋して使った。

2-2-2 形態 オオセグロカモメ成鳥 7 羽を 1985 年天売島で、2 羽を 1986 年大黒島で自動式箱わなあるいは手取りで捕獲、ウミネコ成鳥 5 羽 1985 年天売島でたも網で捕獲した。体重はばねばかりで 5g 単位で、翼長、尾長はものさしで mm 単位で、ふしよ長、嘴峰長、嘴峰高、頭+嘴峰長はノギスで 0.1 mm 単位で測定した (図 2-2)。外に、死体の計測も行い、オオセグロカモメは天売島で 1 サンプル、大黒島で 6 サンプル、ウミネコは天売島で 5 サンプルについて、体重を除いた上記の計測部位のほか、自然に延ばした時の翼開長、翼の付け根、付け根と翼角との中間点、翼角、翼角と翼端との中間点の



Breeding habitats of Rhinoceros Auklets at the south-western part of Teuri Island. Breeding habitats are: c, *Calamagrostis* area; p, *Polygonum* area; a, *Artemisia* area; m, gull-mixed area.

Fig. 2-1. Map of seabird breeding area on Teuri Island showing the main sub-colonies of Slaty-backed Gulls (large open circles) and study sites of Black-tailed Gulls (closed squares). Breeding habitats of Rhinoceros Auklets are shown also.

図2-1 天売島の海鳥繁殖地。1、2、3はオオセグロカモメの主なサブコロニー（1が調査地）、A、B、C、Dはウミネコの調査地を示す。

各点における翼弦長を測定した。図2-2のように翼の各部分を台形と三角形に近似して翼面積、アスペクト比（翼開長の二乗を翼面積で割った値、つまり翼の細長さ）をもとめた。翼面荷重は平均体重を平均翼面積で割ってもとめた。ほかに滑空飛行中のカモメを真下から写真にとって、上記の測定によって得られた平均翼開長にスケールをあわせて翼面積、アスペクト比、飛行時の体長をもとめ、参考資料とした。求愛行動や生殖腺に基づいて可能な限り性決定をした。

2-2-3 食性 繁殖コロニーに残されたペリットと餌の残骸の分析、給餌期に雛あるいは親鳥が吐き戻した餌の分析、採食行動の観察の3つの方法で食性を調べた。ペリットと餌の残骸はオオセグロカモメについては1980年は6月から8月、1984、1985年は4月から8月まで5日毎に調査巣からすべてのペリットと餌の残骸を採集、1979、1980年には6月から8月に幾つかの巣から採集し、30日以上風乾し餌タイプ毎に重量を計った。1回に1つの巣から集めたサンプル内に小量でも出現した餌タイプを1点とし（つまり1つのサンプルに鳥と魚が出現したらおなじタイプのペリットが幾つか含まれても鳥1点、魚1点で合計2点とする）、合計点数中の各餌の点数をパーセントで示した。ウミネコについても1984、1985年の6月から8月に幾つかの巣からペリットと餌の残骸を採集し、同様の方法で分析した。魚の残骸からなるペリットは鳥の残骸からなるペリットよりも崩れやすいが（Furness & Hislop, 1981）、ここでは全量採集をしたので崩れやすさによる差は補正しなかった。

調査区を見回る時に、雛や親鳥が吐き戻した餌を採集し、ホルマリンで固定し、持ち帰って種類を同定し湿重量を測定した。1つのサンプルは全て1種類の餌から成っており、各餌の出現率と重量比をもとめた。

採食行動については、系統的なサンプリングはせず、港や海岸で適宜観察し各タイプの採食場所にいた各種の個体数を記録した。よって、例えばオオセグロカモメが各々の採食行動に費やす時間比はわからないが、ある採食行動を行うカモメの構成比については論ずることが出来る。また港のドックの岸壁の上で、漁師が捨てる魚及び観光客が与えるスナック菓子（かっぱえびせん）に群がって採食しているカモメの集団の行動を観察した。漁師が捨てた魚の場合、ある個体を5分間観察し、1分毎にその漁師までの距離を目測で測定し、採食量と他のカモメとの攻撃的行動を記録した。スナック菓子の場合は攪乱が頻繁に起こったので、5分間に限らず観察した。攻撃的行動は、攻撃（peck）、追い払い

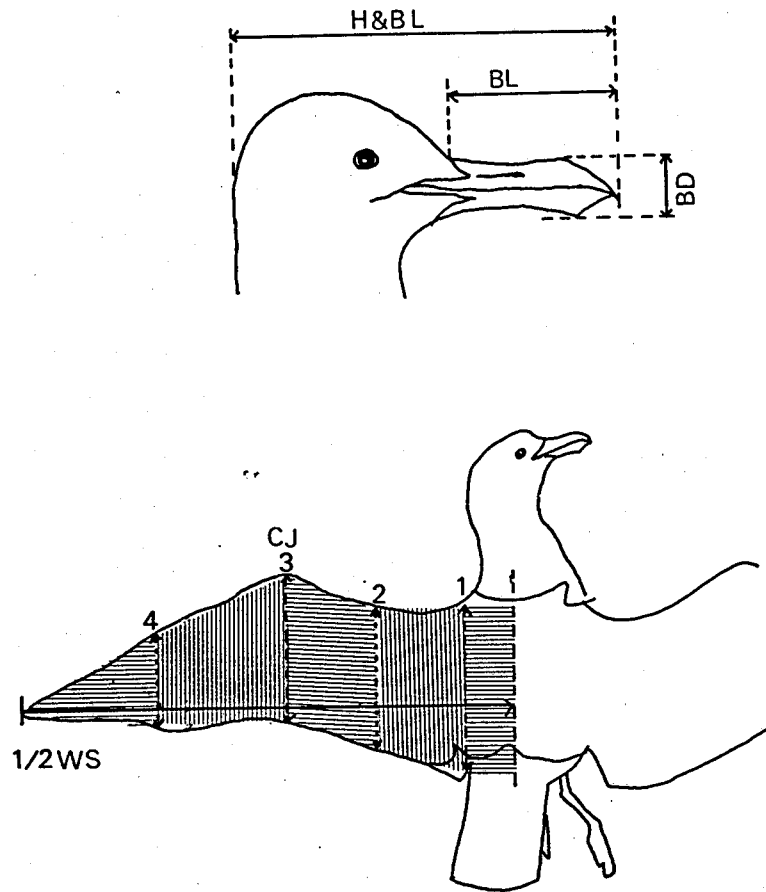


Fig. 2-2. The measurements of a head and bill(above) and a wing(below) of gulls: H&BL, head and bill length(Coulson et al., 1983); BL, bill length; BD, bill depth; CJ, carpal joint; WS, wing span. For measurement of wing area(hatched area), see the text.

図2-2 カモメの頭部(上)および翼(下)の計測部位。H&BL, 頭部+嘴峰長; BL, 嘴峰長; BD, 嘴峰高; CJ, 翼角; WS, 翼開長。翼面積の測定については本文参照。

(chase)、を含み、攻撃的行動をとった方を勝者、他方を敗者とした。

各々の方法にはそれぞれ欠点と利点があり（例えば、Spaans, 1971）、吐き戻した餌はある程度正確に餌内容を反映するが、罎に与えた餌についてのデータしかえられず、ペリットは多数のサンプリングが容易で餌の時間的な変化、場所的な変化を相対的に見ることが出来るが、餌によって消化率が異なり（Watanuki, 1984; Duffy & Laurenson, 1983）、ミミズやヨコエビなど消化され安い餌はペリットにでてこないといった欠点がある。採食行動の観察は、実際の採食テクニックがわかるが先に述べたように量的把握が困難であるし、何を食べたのか分からない時がある。

この3つの方法で欠点をカバーしつつ、比較が妥当と思われるやり方でオオセグロカモメとウミネコの食性を比較した。

2-2-4 繁殖 先に述べた調査区内を1980年には3日毎、1984、1985 年は5日毎に見回り、第1卵が産卵された巣を番号のついた木製の杭でマーク、卵はマジックインクで産卵順にマークし 1984 年、1985年には卵の短径(W) と長径(L) をノギスで 0.1mm 単位で測定した。罎はふ化順に番号のついたビニール製の足輪でマークし可能な限りばねばかりで5g 単位で体重を測定した。カモメ属では1卵毎の産卵及びふ化の間隔は1-2日であり（ティンバーゲン、1975; Pierotti & Bellrose, 1985）、5日間に2卵が産まれたりふ化することがあったが、この場合卵表面の汚れ、乾き方、罎の羽毛の濡れ方などから産卵順位、ふ化順位を決めた。罎が内側から卵殻に穴を開け鳴き出すのはふ化前1日くらいであり、これも記録してふ化順位の推定に役立てた。産卵順位（あるいはふ化順位）に従って、第1卵（あるいは第1罎）をa、第2、3をそれぞれb、cとした。1腹卵数が1、2、3の巣をそれぞれC/1、C/2、C/3とし、1巣のふ化罎数が1、2、3の巣をそれぞれB/1、B/2、B/3とした。

罎の死体を発見した場合は、頭と首に傷があるかどうか、その罎の巣の近く（2m以内）で発見したかどうかを記録した。頭や首に傷があるか巣から2m以上離れた所で発見された罎は隣接個体につつき殺されたと考えた。オオセグロカモメのペリットや餌の残骸からビニールリングが出てきた場合、または、内臓が喰われていた場合、その罎は捕食によって死んだものとした。自分の巣の近くで無傷で発見された罎の死亡要因は特定できないが、餓死か病気によって、あるいは雨に当たって死亡したものと思われる。

卵体積は Harris(1964) にしたがって、体積(cc) = $0.476 \times \text{長径}(\text{cm}) \times \text{短径}(\text{cm})$ で

もとめた。雛の体重はふ化後5日(約 100g)から20日(約 500g)くらいまでは直線的に増加する(Spaans, 1971; Hunt & Hunt, 1976)ので、個体毎に 100g から 500g までの体重を日齢に対し直線回帰させ、その傾きを以て成長速度($g/5days$)とした。ふ化してから巣立ちまでの日数はオオセグロカモメでは約45日(橋本, 1979)、ウミネコでは約35日(成田, 1985)とされているが、成長した雛はよく動きそのリングナンバーを確認するのが困難であったため、オオセグロカモメでは35日以上、ウミネコでは30日以上雛が生存した場合その雛は巣立ちしたと仮定した。ほとんどの雛が巣立ちした後に各巣とその巣に最も近い巣までの距離を 10cm 単位で測定した。

地上営巣するカモメ属の調査では調査者による攪乱が報告されている(Fetterolf, 1983; Gillett et al., 1975; Hand, 1980)。この調査では攪乱を出来るだけ小さくするように、3日あるいは5日と見回り間隔を他の研究より長めにし、調査者の侵入時には初めのパニックがおさまって親が抱卵に戻り、雛が隠れ場所に入るのを待って見回りをした。観察者による攪乱は無視できないが、相対的な比較をおこなうためにはこれらの方法で十分であると考えた。

2-2-5 統計検定 石居(1975)、Sokal & Rohlf(1981)にしたがい、雛の死亡要因、一腹卵数の分布、繁殖成功など頻度の検定は χ^2 検定、グループ間の値の違いはANOVAかU検定、産卵日などの分布の違いはKolmogorov-Smirnov の2試料検定か1試料検定でおこなった。

2-3 結果

2-3-1 形態 表2-1にオオセグロカモメとウミネコの計測値を示す。オオセグロカモメの体重はウミネコの 2.17 倍であった。形態的な差を見るためウミネコと相似形で体重が 2.17 倍である”カモメ”の各部分のサイズを推定し、ダイアグラムで図2-3に示した。長さのディメンジョンにそろえるため、体重をウミネコの $\sqrt{2.17}$ 倍とし他の翼長なども $\sqrt{2.17}$ 倍であると仮定して描いた。破線はこの”カモメ”であり内側の実線はウミネコ、外側の実線はオオセグロカモメである。オオセグロカモメはこの”カモメ”よりも翼長、尾長、ふしよ長、嘴峰長、体長、翼開長、翼面積が小さく、嘴峰高、翼面荷重が大きくアスペクト比が小さい。つまり、オオセグロカモメは形態的にウミネコに

表2-1 オオセグロカモメとウミネコの形態計測値。

Table 2-1, The body measurements of Slaty-backed Gulls and Black-tailed Gulls. A few samples of Slaty-backed Gulls were collected on Daikoku Island. All units are given as mean $\pm$ SD(sample size).

	Slaty-backed Gull	Black-tailed Gull
Body weight(g)	1265 $\pm$ 165(9)	583 $\pm$ 58(5)
Wing length(cm)	44.2 $\pm$ 1.4(12)	38.9 $\pm$ 0.9(7)
Tail length(cm)	19.0 $\pm$ 1.2(5)	14.9 $\pm$ 0.5(5)
Tarsus length(mm)	69.0 $\pm$ 3.8(13)	58.0 $\pm$ 2.0(5)
Bill length(mm)	56.0 $\pm$ 4.4(13)	46.9 $\pm$ 2.1(6)
Bill depth(mm)	21.0 $\pm$ 1.9(13)	15.5 $\pm$ 1.1(6)
Wing span(m)	1.35 $\pm$ 0.08(7)	1.18 $\pm$ 0.07(7)
Wing area(m ²)	0.203 $\pm$ 0.03(7)	0.131 $\pm$ 0.01(7)
Aspect ratio	9.01 $\pm$ 0.42(7)	10.6 $\pm$ 0.6(7)
Wing loading(kg/m ²)	6.23	4.45

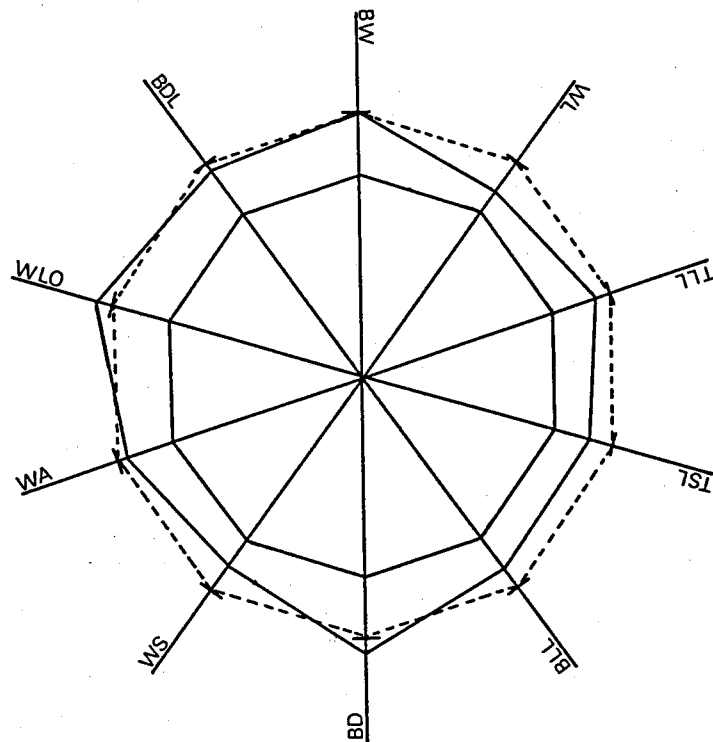


Fig. 2-3. Radar chart for external morphology of Black-tailed Gull(inner line), Slaty-backed Gull(outer line) and the equivalent of Black-tailed Gull with the same weight as Slaty-backed Gull(dotted line). All units are shown as dimension 1.

図2-3 ウミネコ（内側の実線）、オオセグロカモメ（外側の実線）及びウミネコと相似形でオオセグロカモメと同じ体重のカモメ（点線）の外部形態のレーダーチャート。すべて長さのデメンジョンにあわせてある。BW, 体重; WL, 翼長; TLL, 尾長; TSL, ふしよ長; BLL, 嘴峰長; BD, 嘴峰高; WS, 翼開長; WA, 翼面積; WLO, 翼面積荷重; BDL, 体長。

比べてずんぐりしている。

写真からは、オオセグロカモメとウミネコの翼面積はそれぞれ、 0.20 m^2 ($n=3$), 0.14 m^2 ($n=4$)、アスペクト比はそれぞれ 9.1 ($n=3$), 9.5 ($n=4$)、体長はそれぞれ 0.54m , 0.43m と推定され、実測値による値 (表2-1) より翼面積が大きくアスペクト比が小さかった。この差は滑空飛行時の翼の広げ方と死体計測時の翼の広げ方の差によると思われる。いずれにせよ、オオセグロカモメの方がウミネコに比べてアスペクト比は小さく翼面荷重は大きかった。

2-3-2 優劣関係と採食効率 表2-2に漁師が捨てた魚あるいは観光客がまくスナック菓子に群がって採食している時の攻撃的出会いにおける勝敗表を示す。これから見ると、順位はオオセグロカモメ成鳥>オオセグロカモメ亜成鳥>ウミネコ成鳥及びウミネコ巣立幼鳥の順である。体重の重いオオセグロカモメの方がウミネコより優位であり、2種間の比較からは体重が優劣関係に関与していると考えられる。

表2-3に餌を与える人までの距離と採食速度 (採食した餌の数/5分) を示す。人までの距離はオオセグロカモメ成鳥とウミネコ成鳥とでは何を食べているかに関わらずほぼ等しく $4.5\text{--}4.9\text{m}$ であった ($F=0.135$, $df=3-96$, N.S.)。一方、オオセグロカモメ亜成鳥は投棄魚を食うときには成鳥より人から離れて採食し ($F=13.442$, $df=1-53$, $p<0.001$)、ウミネコ巣立幼鳥はスナック菓子を食うときには成鳥より人に近ずいて採食した ($F=49.741$, $df=1-86$, $p<0.001$)。

投棄魚を採食する時、オオセグロカモメ成鳥は5分あたり0、6匹の魚を食うが亜成鳥とウミネコ成鳥は全く採食できなかった (表2-3)。実際にはオオセグロカモメ亜成鳥は1回、ウミネコ成鳥は2回魚をつつくかくわえたのだが、すべてオオセグロカモメ成鳥におきかわるか横取りされた。スナック菓子を採食する時はオオセグロカモメ成鳥はウミネコ成鳥の3.7倍、ウミネコ巣立幼鳥の約2倍の速度で採食し、ウミネコ巣立幼鳥はウミネコ成鳥の1.8倍の速度で採食した。ウミネコ巣立幼鳥の方が人を恐れず近くまで寄って来るため成鳥より採食速度が速いのであると推定される。

2-3-3 食性 ペリット分析の結果を表2-4に、給餌期に吐き戻した餌の分析結果を表2-5、2-6に、ある採食行動をとるカモメの種類構成を表2-7に示す。ペリットと餌の残骸の中の各餌の出現率からみるとウミネコはほとんど魚に依存していたがオ

表2-2 投棄魚、スナック菓子（かっぱえびせん）の採食時の攻撃的行動。

Table 2-2 . No. of aggressive interactions observed in feeding groups on fish offal and bait snack.

Winner	Loser			
	SbGadult	SbGjuv.	BtGadult	BtGjuv.
SbGadult	22	15	12	6
SbGjuv.	0	0	3	0
BtGadult	0	0	21	13
BtGjuv.	0	0	13	6

Note: SbGadult, Slaty-backed Gull adults; SbGjuv., Slaty-backed Gull subadults and fledglings; BtGadult, Black-tailed Gull adults; BtG juv., Black-tailed Gull fledglings.

表2-3 採食速度と餌を与える人間までの距離。

Table 2-3. Food intake rate shown as no. of items taken per 5 min. and mean distance between a target gull and a food provider at a dock. Sample size is in parenthesis.

	SbGadult	SbGjuv.	BtGadult	BtGjuv.
Distance(m)				
Feeding fish offal	4.9(34)	9.4(21)	4.5 (18)	-
Feeding bait snack	4.5(22)	-	4.7 (26)	2.6(60)
Intake rate(n/5min.)				
Feeding fish offal	0.6(7)	0.0(4)	0.0(3)	-
Feeding bait snack	16.6(3)	-	4.5(5)	8.0(12)

Note:SbGadult, Slaty-backed Gull adults; SbGjuv., Slaty-backed Gull subadults and fledglings; BtGadult, Black-tailed Gull adults; BtGjuv., Black-tailed Gull fledglings.

表2-4 オオセグロカモメとウミネコのペリット、食い残し中の各餌タイプの出現率。

Table 2-4. Percentage occurrence of food items in pellets and food remains of Slaty-backed Gulls and Black-tailed Gulls found on their territories.

	Slaty-backed Gull	Black-tailed Gull
Fish	51.1	77.8
Seashell	4.2	11.4
Crab	9.5	6.3
Cephalopods	0.6	1.9
Echinoderms	1.8	-
Seabird eggs	1.4	-
Seabird adults and chicks	28.6	-
Rodents	0.6	0.6
Insects	0.2	0.6
Meat bones	0.6	-
Paper	1.1	-
Seeds	0.4	0.6
Total no. of food items	3,625	158

表2-5 オオセグロカモメとウミネコの吐き戻し中の各餌タイプの出現率と湿重量比。

Table 2-5. Prey items found in regurgitations of Slaty-backed Gulls and Black-tailed Gulls.

	Slaty-backed Gull		Black-tailed Gull	
	%occ.	%wet wt.	%occ.	%wet wt.
<u>Sardinops</u>	17.1	10.2	40.5	50.1
<u>Ammodytes</u>	11.4	3.0	28.6	20.2
<u>Cololabis</u>	-	-	4.8	2.9
<u>Sebastes</u>	14.3	11.9	-	-
<u>Pleurogrammus</u>	2.9	1.2	-	-
Unknown fish	-	-	14.3	16.6
Squids	-	-	2.4	3.5
Octopus	2.9	0.8	-	-
Chiton	2.9	1.1	-	-
Seastars	5.7	1.8	-	-
Amphipods	-	-	7.1	5.6
Insects	-	-	2.4	1.1
Black-tailed Gull chick	11.4	16.0	-	-
Rhinoceros Auklet chick	28.6	52.1	-	-
Garbage	2.9	2.0	-	-
Total no. of samples	35		42	

表2-6 オオセグロカモメとウミネコの吐き戻しの平均重量

Table 2-6. Wet weight(g) of food loads for chicks shown as mean weight $\pm$ SD(sample size).

	Slaty-backed Gull	Black-tailed Gull
<u>Sardinops</u>	37.8 $\pm$ 20.0(6)	20.5 $\pm$ 10.5(17)
<u>Ammodytes</u>	16.7 $\pm$ 10.8(4)	11.7 $\pm$ 5.4(12)
<u>Sebastes</u>	52.8 $\pm$ 5.9(5)	-
Black-tailed Gull chicks	88.8 $\pm$ 33.8(4)	-
Rhinoceros Auklet chicks	127.2 $\pm$ 42.9(9)	-

表2-7 採食場所、採食行動毎のカモメの観察数。

Table 2-7. Percentage occurrence of gull species using each feeding method or feeding site.

	SbGadult	SbGjuv.	BtGadult	BtGjuv.	No. gulls
Surface seizing	1.6	0.1	98.1	0.2	1541
Surface plunging	2.2	0.2	97.4	0.2	463
Bait snack	3.8	0.4	64.1	32.0	488
Fields	7.3	1.2	90.2	1.2	82
Dock(fish offal)	68.4	3.1	28.4	0.0	545
Dump	90.8	0.0	9.2	0.0	76
Kleptoparasitism	2.0	0.0	98.0	0.0	603
Predation on seabirds	100.0	0.0	0.0	0.0	19

Note: SbGadult, Slaty-backed Gull adults; SbGjuv., Slaty-backed Gull subadults and fledglings; BtGadult, Black-tailed Gull adults; BtGjuv., Black-tailed Gull fledglings.

オオセグロカモメは魚のほかに海鳥の雛、成鳥をよく捕食し、卵も稀に捕食した。またオオセグロカモメのペリットからは紙屑や食肉の骨などのごみ捨て場で得たと思われる餌の残骸もでてきた。

吐き戻された餌の分析によると、魚の種類が兩種で異なっており、ウミネコはマイワシ Sardinops melanosticta、イカナゴ Ammodytes personatus などの浮魚、ヨコエビ Amphipods にほとんど依存しているが、オオセグロカモメは浮魚の他エゾメバル Sebastes、ホッケ Pleurogrammus azonus などの底魚もよく食っていた。オオセグロカモメは海鳥の雛を良く食べ、ごみ（食肉の油身）も食べていた。

天売島でみられるカモメ属のうちオオセグロカモメは繁殖ペア数比では約 1.6%（表 3-2 参照）である。この比を考慮してある採食行動を行うカモメ類の種類構成をみると、海表面でのついでみ、飛び込み、畑での採食、ウトウ Cerorhinca monocerata からの餌略奪といった採食行動はウミネコ成鳥に良くみられ、投棄魚の採食、ごみあさり、海鳥の雛の捕食といった採食行動はオオセグロカモメ成鳥に良くみられた。かっぱえびせんはウミネコ成鳥の他巣立幼鳥も良く食っていた。海面でのついでみ、飛び込みでは海面に浮上したマイワシ、イカナゴ、ヨコエビが採食されていると考えられ、投棄魚の採食ではエゾメバル、ホッケ、餌略奪ではマイワシ、イカナゴが採食されていた。

以上をまとめると、3つの方法で得られた結果はよく一致し、ウミネコは海上で浮魚やヨコエビを捕食し、ウトウから浮魚を略奪し、オオセグロカモメは浮魚の捕食の他、港では漁師が捨てた魚、ごみ捨て場では残飯をあさり、海鳥の雛も頻繁に捕食する。このようにウミネコの方がオオセグロカモメよりも食性の幅が狭い。

餌のサイズは直接測定出来なかったが、吐き戻した餌の重量は表 2-6 によるとマイワシではオオセグロカモメの方がウミネコより重かった ($U=18$ $P<0.05$)。イカナゴでもオオセグロカモメの吐き戻した餌の方が重かったがその差は有意ではなかった ($U=15$ N.S.)。またオオセグロカモメが吐き戻したエゾメバルや海鳥の雛はすべてウミネコが吐き戻した餌の最大重量 (40g) より重かった。よって、オオセグロカモメの方がウミネコよりも大きな餌を食べていると言える。

2-3-4 繁殖成功 各巣毎の初卵産卵日の分布を累積相対度数で図 2-4 に示す。オオセグロカモメの初卵産卵日には年変動がなかった (Kolmogorov-Smirnov の 2 試料検定 : 1980 vs 1984, $D=0.116$, N.S.; 1980 vs 1985, $D=0.164$, N.S.; 1984 vs 1985, $D=0.12$,

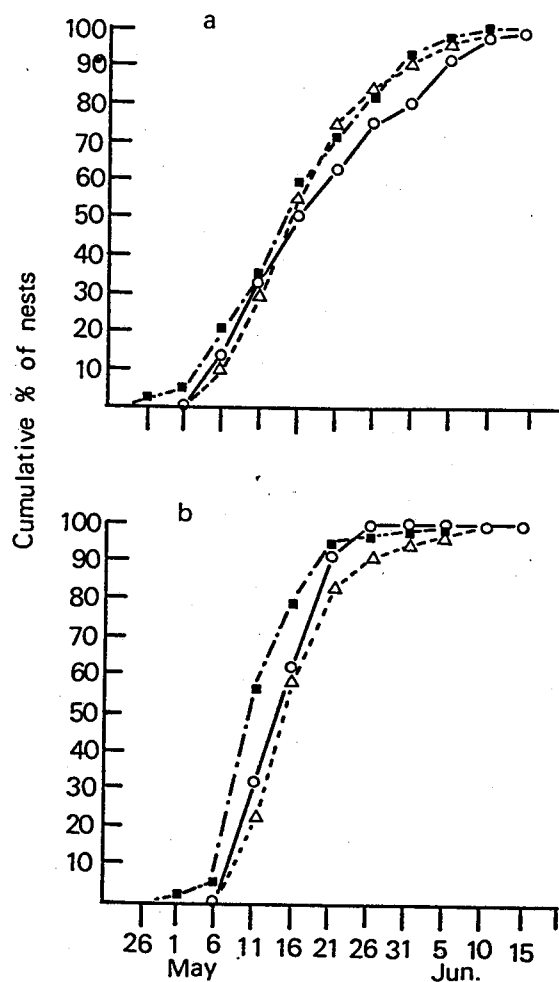


Fig. 2-4. Cumulative percentage of clutch initiation for (a)Slaty-backed Gulls and (b)Black-tailed Gulls. Open circles indicate data in 1980, open triangles those in 1984 and closed squares those in 1985.

図2-4 天売島のオオセグロカモメ (a) とウミネコ (b) の累積初卵産卵日。
白丸は80年、 白三角は84年、黒四角は85年のデータ。

N.S.)がウミネコの初卵産卵日は 1985 年は 1980 年 ($D=0.237$, $P<0.05$), 1984年($D=0.320$, $P<0.001$)より早く 1980 年の方が 1984 年より早かったが 1980 年と 1984 年の差は有意ではなかった ($D=0.083$, N.S.). 平均初卵産卵日を5月1日から計算すると、オオセグロカモメは 1980 年, 20.7 ± 11.3 日; 1984年, 19.1 ± 9.3 日; 1985年, 17.1 ± 10.0 日でありウミネコは 1980 年, 16.5 ± 4.8 日; 1984年, 18.1 ± 6.4 日; 1985年, 14.7 ± 6.6 日とウミネコの方がオオセグロカモメよりも標準偏差が小さく年変動は若干大きかった。最近接巣間距離はオオセグロカモメでも($F=1.600$, N.S.) ウミネコでも($F=0.283$, N.S.) 年変動はなかった(表2-8)。

一腹卵数を表2-9に示す。オオセグロカモメでは年変化しなかったが(C/1, C/2 をあわせて, $\chi^2=1.81$, $df=2$, N.S.) ウミネコでは 1984 年に小さく 1985 年に大きかった($\chi^2=8.368$, $df=4$, $P<0.1$)。卵体積は、1腹卵数と産卵順位によって変化するので(Parsons, 1975; Pierotti & Bellrose., 1986など) 同一一腹卵数で同じ産卵順位の卵どうしの卵体積の年変化をみた(表2-10)。オオセグロカモメでは年変化は顕著ではなかった(C/3-a, $F=2.203$, N.S.; C/3-b, $F=0.050$, N.S.; C/2-a, $F=0.002$, N.S.; C/2-b, $F=0.029$, N.S.)が C/3-cにおいては 1985 年の方が小さかった($F=4.401$, $P<0.05$)。ウミネコにおいても年変化は顕著ではなかった(C/2-a, $F=1.008$, N.S.; C/1-a, $F=0.834$, N.S.)がC/2-b ではオオセグロカモメと逆に 1985 年のほうが大きかった($F=4.402$, $P<0.05$)。

ふ化率(卵あたりのふ化雛数)、雛の10日齢における生存率(ふ化雛数あたりの生存雛数)及び巣立ち率(ふ化雛数あたりの巣立ち雛数)の年変化を表2-11に示した。カイ2乗検定で年変化を調べると、ふ化率はオオセグロカモメでは顕著な年変化は無かったが($\chi^2=5.486$, $df=2$, $P<0.1$)、ウミネコでは年変化が見られた($\chi^2=7.715$, $df=2$, $P<0.05$)。雛の10日齢における生存率はオオセグロカモメ($\chi^2=4.343$, $df=2$, N.S.)、ウミネコ($\chi^2=0.742$, $df=2$, N.S.)とも年変化がみられなかった。巣立ち率はオオセグロカモメでは年変化しなかったが($\chi^2=2.527$, $df=2$, N.S.)、ウミネコでは 1985 年に高く 1984 年に低かった($\chi^2=16.577$, $df=2$, $P<0.001$)。

表2-12に巣立ちした雛と死亡した雛に分けて、雛の成長速度を示した。ウミネコでは 1984 年に小さい傾向がみられ、とくに死亡した雛ではこの傾向が顕著であった。オオセグロカモメでは 1985 年に大きい傾向がみられた。しかしながら、雛の成長速度の年変化は、オオセグロカモメの巣立ちした雛($F=1.486$, N.S.)、死亡した雛($F=1.035$, N.S.)、

表2-8 オオセグロカモメとウミネコの同種内の最近接巣間距離。

Table 2-8. Intraspecific nearest neighbor nest distance(m) in Slaty-backed Gulls and Black-tailed Gulls shown as mean $\pm$ SD(sample size).

Year	Slaty-backed Gull	Black-tailed Gull
1980	2.58 $\pm$ 1.04(33)	0.98 $\pm$ 0.33(88)
1984	2.83 $\pm$ 1.06(64)	1.03 $\pm$ 0.40(80)
1985	2.52 $\pm$ 0.94(62)	0.99 $\pm$ 0.47(66)

表2-9 オオセグロカモメとウミネコの一腹卵数の年変化。

Table 2-9. No. of nests of each clutch size in Slaty-backed Gulls and Black-tailed Gulls.

Clutch size	Slaty-backed Gull			Black-tailed Gull		
	1980	1984	1985	1980	1984	1985
3	30	51	51	8	4	14
2	9	15	11	68	52	48
1	3	5	1	28	29	23
Mean	2.64	2.65	2.79	1.81	1.71	1.89

表2-10 第一(a)、第二(b)、第三(c)卵の卵体積。

Table 2-10. Egg volume(cc) of first(a), second(b) and third(c) eggs of each clutch size shown as mean $\pm$ SD(sample size). Egg volume = $0.476 \times \text{length} \times \text{width}^2$ (Harris, 1964).

		Slaty-backed Gull		Black-tailed Gull	
Clutch	Egg	1984	1985	1984	1985
C/1	a	-	-	56.3 $\pm$ 5.5(29)	57.7 $\pm$ 4.8(22)
C/2	a	90.2 $\pm$ 9.0(15)	90.4 $\pm$ 5.0(9)	58.7 $\pm$ 4.5(52)	60.2 $\pm$ 4.3(48)
	b	88.0 $\pm$ 8.7(15)	88.6 $\pm$ 7.1(9)	55.0 $\pm$ 4.9(52)	56.9 $\pm$ 4.1(48)
C/3	a	94.0 $\pm$ 8.1(50)	91.6 $\pm$ 7.6(51)	-	-
	b	93.0 $\pm$ 7.6(50)	92.6 $\pm$ 8.6(51)	-	-
	c	90.0 $\pm$ 7.3(50)	86.6 $\pm$ 8.4(51)	-	-

表2-11 オオセグロカモメとウミネコの産卵数、ふ化雛数、雛の10日齢生存数、および巣立ち雛数。括弧内は成功率(%)。

Table 2-11. Hatching success and chick survival(10 days) and fledging success. Fledging was assumed when a chick reached 30 days age for Black-tailed Gulls and 35 days age for Slaty-backed Gulls. Percentage success is in parenthesis.

Year	Slaty-backed Gull			Black-tailed Gull		
	1980	1984	1985	1980	1984	1985
No. eggs	111	188	176	188	123	161
No. hatched	79(71)	127(68)	138(79)	151(80)	87(71)	109(68)
No. chicks(10days)	55(70)	87(69)	80(58)	100(66)	62(71)	76(70)
No. fledged	31(39)	53(42)	68(50)	57(38)	16(18)	50(46)

表2-12 オオセグロカモメとウミネコの雛の成長速度の年変化。

Table 2-12. Chick growth(g/5days,100-500g) of Slaty-backed Gulls and Black-tailed Gulls shown as mean $\pm$ SD(sample size).

	Slaty-backed Gull		Black-tailed Gull	
	Fledged	Died	Fledged	Died
1980	158.1 $\pm$ 37.6(10)	-	115.2 $\pm$ 27.8(6)	-
1984	161.2 $\pm$ 36.8(51)	121.5 $\pm$ 33.4(26)	99.0 $\pm$ 21.9(15)	91.2 $\pm$ 31.9(40)
1985	173.7 $\pm$ 42.2(48)	133.7 $\pm$ 48.8(21)	110.8 $\pm$ 29.5(51)	106.1 $\pm$ 27.0(20)

表2-13 オオセグロカモメとウミネコの雛の死亡要因。

Table 2-13. Causes of death of chicks of Slaty-backed Gulls and Black-tailed Gulls. Chicks died out of their own territory frequently had scars on their head and were assumed to be killed by neighbor adults.

	Slaty-backed Gull				Black-tailed Gull			
	1980	1984	1985	Total	1980	1984	1985	Total
Accidents	6	0	0	6	2	0	0	2
Predation	3	14	7	24	1	2	9	12
Killed	2	4	3	9	9	7	1	17
Unknown	4	6	3	13	4	7	2	13
Disappeared	33	50	57	139	78	55	47	180

ウミネコの巣立ちした雛($F=1.201$, N.S.),死亡した雛($F=3.163$, N.S.)すべてにおいて有意ではなかった。オオセグロカモメでは巣立ちした雛の方が死亡した雛より成長速度が大きく(1984, $F=19.898$, $P<0.001$; 1985, $F=11.901$, $P<0.001$), ウミネコでも同様の傾向がみられたがその差は有意ではなかった(1984, $F=0.750$, N.S.; 1985, $F=0.388$, N.S.)。

消失した雛を除けば、雛の死亡要因としてはオオセグロカモメでは捕食(すべてが種内捕食による)、ウミネコでは隣接個体による殺害が多かった(表2-13、種間で頻度の差を検定、 $\chi^2=7.848$, $df=3$, $P<0.05$)。

以上まとめると、オオセグロカモメでは繁殖成功に関わる多くの変数において年変化は顕著ではなかったが、ウミネコでは一腹卵数と巣立ち率が1984年に小さく、産卵日は1985年に早い傾向があった。

2-4 論議

2-4-1 形態と食性 オオセグロカモメの体重はウミネコの2.17倍あり、オオセグロカモメの方が相対的にずんぐりしている(図2-5)。カモメ属に於いても他の多くの動物同様に体の大きさの種間差が餌の大きさの種間差をある程度決めていると示唆されている(Vermeer, 1967; Witt et al., 1981; Götmark, 1984)。本研究においても、より大型であるオオセグロカモメの方がウミネコよりも吐き戻した餌のサイズが大きい。また、オオセグロカモメは頻繁に海鳥の雛を捕食した。ウミネコが自分の縄張りに迷いこんだ同種の雛を殺すことは観察したが他の海鳥の雛を捕食することは確認出来なかった。よって、体の大きさが攻撃して殺すことが出来る獲物のサイズを決めていると推察される。

Götmark(1984)も大形種であるオオカモメ(*Larus marinus*)は他の種よりも頻繁に海鳥を捕食すると述べている。

狭い範囲で集団で採食する時にみられる攻撃的な出会いにおいてはオオセグロカモメが一方向的にウミネコを追い払う。体重の差がこの優劣関係の原因となっていると思われる。そして、この優劣関係の結果、漁師が捨てる魚やごみ捨て場の残飯などせまい範囲内(せいぜい10 m x 10 m)に大量の餌が集中している場所で採食する傾向はオオセグロカモメの方がウミネコよりはるかに高いのであると考えられる。このように、種間の直接的攻撃能力に差があるため採食場所が種間で異なっており、優位な種が”良い”採食場所を占めるという例はワライカモメ(*L. atricilla*)対セグロカモメ(*L. argentatus*)(Burger,

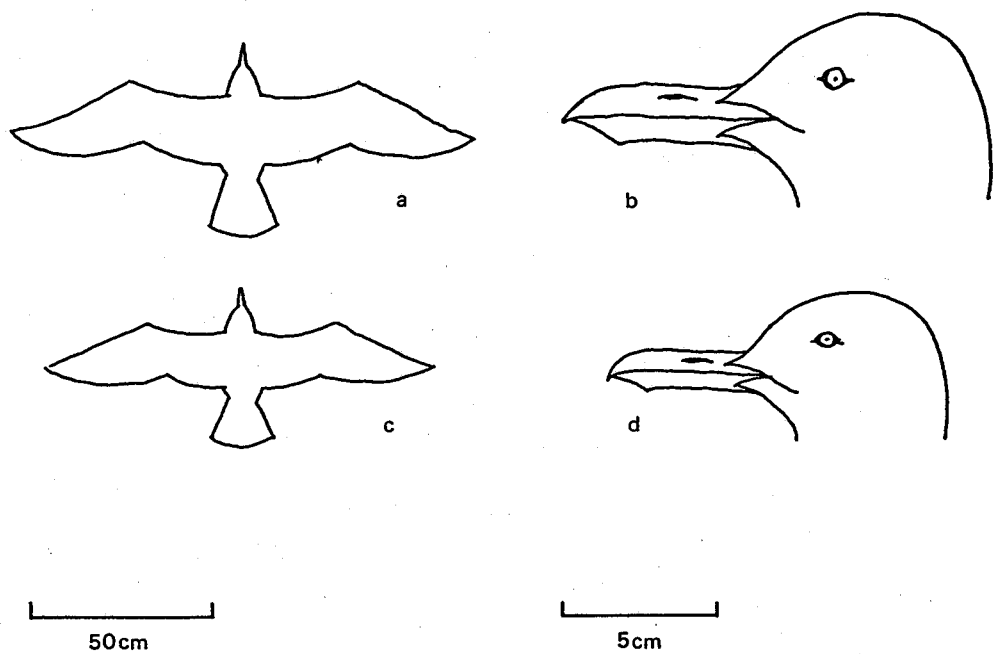


Fig. 2-5. Scale and shape of Slaty-backed Gulls(in flight(a), head(b)) and Black-tailed Gulls(in flight(c), head(d)).

図2-5 オオセグロカモメ（飛行時（a），頭部（b））とウミネコ（飛行時（c），頭部（d））の大きさや形。

1981a)、ニシセグロカモメ(*L. fuscus*) 対セグロカモメ(Verbeek, 1977a,b), セグロカモメ、ユリカモメ *L. ridibundus*、オオカモメ(Greig et al., 1986)でも報告されている。

以上のように、体のサイズによって短時間に処理出来る餌のサイズ、殺せる獲物のサイズ、攻撃的出会いにおける優劣関係がある程度決まり、その結果その種の餌のレパートリーが決まるのだと考えられる。それならば何故優劣関係が強くててくと思われるかっぱえびせんの採食に優位種であるオオセグロカモメが参加しないのだろうか。オオセグロカモメにとってかっぱえびせんよりも投棄魚のほうが良い餌である、というのが予想される一つの答えである。投棄魚(エゾメバル、ホッケ)は一匹最低でも 100 g (120 kcal/100 g wet weight)、かっぱえびせんは一つ 0.43 g (500 kcal/100 g、科学技術庁調査会、1986より)であるとするオオセグロカモメがかっぱえびせんを食っている時は 36 kcal/5 min., 投棄魚を食っている時は 72 kcal/5min. (表2-3より)の採食効率であると推定され、エネルギー取り込み速度の点からは投棄魚の方が良い餌と言える。

ウミネコはオオセグロカモメに比べて翼面荷重が小さくアスペクト比が大きい(表2-1、図2-5)。滑空飛行においては、翼面荷重が小さいと沈下率が小さく、アスペクト比が大きいと誘導抵抗が小さくなり同じ高さから飛んでも遠くまで飛べる(東、1979, 1986)。よって、滑空飛行に於いてはウミネコの方が性能が高く、結果的に外洋性で浮魚に依存する割合がオオセグロカモメよりも高いのであると推定される。Verbeek(1977a)はニシセグロカモメのほうがセグロカモメよりも外洋性が高いのはニシセグロカモメのほうがアスペクト比が大きいことが一つの原因であろうと言っている。また、ウミネコが頻繁にウトウから餌略奪するのはオオセグロカモメよりも小型であって旋回性能が高い為である可能性がある。Furness(1978)もオオトウゾクカモメ(*Catharacta skua*)とクロトウゾクカモメ(*Stercorarius parasiticus*)の餌掠奪行動を比較し、旋回性能が高いクロトウゾクカモメは素早く飛行するキョクアジサシ(*Sterna paradisaea*)からも略奪することが出来ると述べている。

2-4-2 繁殖成功の年変化 オオセグロカモメにおいては産卵日、一腹卵数、雛の生存率、巣立ち率、成長速度の年変化は顕著でなく、卵体積もC/3のc卵で84年と85年の間に差が見られただけでありふ化率もそれほど大きな年変化はなかった。ところがウミネコにおいては、卵体積、雛の成長速度には大きな年変化は無かったが、産卵日、一腹卵数、雛の巣立ち率に年変化があり、84年に産卵日が遅く、一腹卵数が小さく、巣立ち

率が低かった。80年には産卵日は85年に比べて若干遅く80年の一腹卵数、巣立ち率は84年と85年の中間の値を示した。

カモメ属では産卵時期はおおまかには日長と内的リズム、細かくは気象条件(Vermeer, 1970; Burger & Shisler, 1978; 成田, 1984; Morris & Chardin, 1985)、餌条件(Perrins, 1970; Pierotti, 1982; Coulson & Thomas, 1985)と社会的刺激(Gochfeld, 1980のレビュー)によって決められる。先ず気象条件について考える。焼尻島で測定された4月から5月の各旬の平均気温をみると80年に低く85年に高い(図2-6)。よって85年のウミネコの産卵時期が早かったのはこの年の気温が高かった為かもしれない。しかし80年のウミネコの産卵は84年より早く行われており、この差は気温の年格差からは説明がつかない。積雪は84年に最も遅くまで残っており(図2-6)、積雪がこの年のウミネコの産卵を遅らせたように一見思われるが、実際の産卵は雪解け後10日ほどたってから始まっており積雪が直接産卵時期を遅らせたとは考えにくい。さらにオオセグロカモメの産卵時期に年変化が無いことを同じような論法で説明するのは困難である。

次に餌条件について考える。産卵時期にはオオセグロカモメ、ウミネコともに殆ど魚に依存している。ペリット分析ではまだ魚種まで十分同定できていないが、同定できたものや直接観察などの状況証拠によると、ウミネコはヨコエビ、イカナゴなど、オオセグロカモメは漁師が投棄したホッケなどの底魚を主に食っていたと考えられる。浮魚資源量に関する直接的な資料はないが、水産現勢漁獲資料(宮口喜一氏、私信)によると天売島、焼尻島周辺、羽幌沖で5月から6月にかけて行われるイカナゴ0才魚漁の漁獲量は85年に高く、84年は不漁、80年はやや不漁であった(表2-14)。84年にイカナゴの漁獲量が小さかったのはこの年の3月から5月にかけての海表面水温がやや低かった為かもしれない。よって84年に浮魚に依存するウミネコの産卵時期が遅く一腹卵数が小さかったのは(図2-6)この年の浮魚資源量が小さかった為であると思われる。いっぽう底魚の漁獲量は比較的安定していたので、底魚に依存していると考えられるオオセグロカモメの産卵時期、一腹卵数の年変化はウミネコに比べて顕著ではなかったのだと解釈される。Winkler(1985)はカリフォルニアカモメ(*L. californicus*)で、あるコロニーの一腹卵数が過去に比べて減少したのは産卵直前の餌資源量の制約と関連していると考えている。一方、産卵時期の餌資源量の制約は一腹卵数だけではなく卵体積に効いてくる可能性もある。実際 Shreiber らはワライカモメで卵体積の年変化を観察している(Shreiber et al., 1979, cited in Morris & Chardine, 1985)。ところがこの研究ではウミネコでもオオセグ

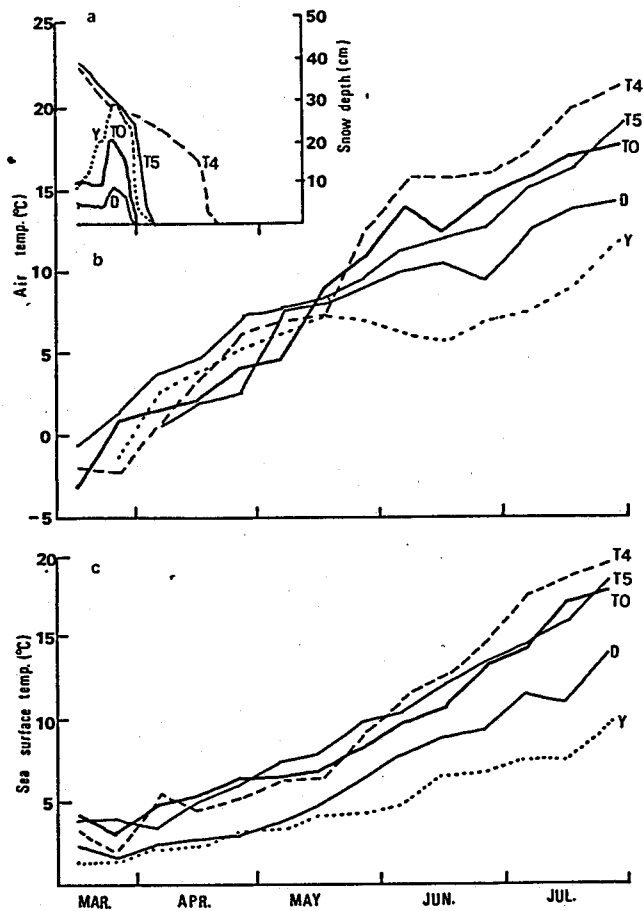


Fig. 2-6. Cumulative snow depth(a), ten days average of mean daily air temperature(b) and sea surface temperature(c). Colonies and years are: T0, Teuri 1980; T4, Teuri 1984; T5, Teuri 1985; D, Daikoku 1982; Y, Yururi 1983.

図2-6 各コロニーの調査年における積雪深 (a), 10日間の平均気温 (b) および海表面水温 (c)。T0、天売島80年; T4、天売島84年; T5、天売島85年; D、大黒島82年; Y、ユルリ島83年。

表2-14 イカナゴ、スケソウダラ、ホッケの羽幌沖における漁獲量の年変化。水産現勢漁獲資料による（宮口喜一氏、私信）。

Table 2-14. Harvest(ton) of sandlance, walleye pollock, and Japan sea greenling off Haboro.

Year	Sandlance	Walleye Pollock	Japan sea Greenling
1980	115	122	336
1981	1509(?)	95	238
1982	79	39	100
1983	205	74	119
1984	94	27	253
1985	166	?	?

ロカモメでも卵体積の年変化は殆どなかった。

もう

1点、ダーリングはコロニーサイズが大きいと各々のカモメはより強い社会的刺激を受けるので繁殖が早く始まりかつ同調性が強くなるという仮説を提出した (Darling, 1938 cited in Gochfeld, 1980)。ウミネコの繁殖番い数は84年から85年にかけて増加しており (Appendix 1) 85年に産卵が早く始まったのはこの仮説のように社会的刺激が強まったせいであると思われる。しかしながらGochfeld(1980)が指摘したように、実際に受ける社会的刺激量はコロニー全体ではなくてサブコロニーのサイズまたは営巣密度に依存すると考えたほうが妥当であり、そうするとウミネコについては最近接巣間距離の年変化は無く社会的刺激量の年変化も無かったのではないかと思われる。さらにオオセグロカモメの繁殖番い数は80年から85年にかけて急増しているが、最近接巣間距離の年変化はなくかつ産卵日の分布の年変化もなかった。このように社会的刺激量の仮説はこの場合あてはまらない。MacRoberts & MacRoberts(1972)のセグロカモメの研究においてもサブコロニーの個体間距離と繁殖の同調は関係がなかった。

餌資源量の年変化がカモメ属の雛の成長速度、生存率、巣立ち体重の年変化に影響していると示唆している研究は多い (Hunt & Hunt, 1976; Pierotti, 1981, 1982; Coulson & Thomas, 1985)。繰り返し述べているように天売島ではオオセグロカモメはマイワシ等の浮魚のほか底魚、海鳥の雛、塵くずも利用するがウミネコはほとんどマイワシとイカナゴに依存しているスペシャリストである。イカナゴ資源量は先に述べたように84年に小さく85年に大きかったと推定される。ウミネコにおいては雛の生存率が84年にとくに低かったがオオセグロカモメでは雛の生存率の年変化は顕著ではなかった。両種において雛の成長速度の年間の差は有意ではなかったがウミネコにおいては84年に小さい傾向があった。これらの推論及び事実から資源量の年変化の大きい浮魚に依存するウミネコのほうが比較的資源量が安定している餌に依存しているか食性の幅が広いため全体として餌供給が安定しているオオセグロカモメよりも雛の生存率、成長速度の年変化が大きいのだろうと考えられる。

ウトウはウミネコよりもさらに浮魚にスペシャライズしているが、ウトウの雛の生存率、成長速度はやはり85年に大きく84年に小さかった (Watanuki, submitted)。雛の成長速度、生存率を比較すると85年の値は84年に比べて、オオセグロカモメはそれぞれ1.08倍、1.08倍、ウミネコはそれぞれ1.12倍、2.56倍、ウトウはそれぞれ1.63倍、2.09倍であり浮魚に依存する種のほうが年変化率が大きかった。このように生活型が異なる種間

で一律に年変化率を比較するのは少々乱暴にも思えるが、ウトウを加えた種間比較によっても先の仮説、資源量の年変化の大きい浮魚に依存する海鳥では繁殖時期や繁殖成功の年変化が大きい、という仮説は支持される。

要約すると、種間比較からは、種間の食性の差には形態と攻撃力が関わっており、資源変動が大きい浮魚に依存するウミネコは食性の幅が広いオオセグロカモメよりも繁殖時期、繁殖成功の年変動が大きかった。

第3章 オオセグロカモメのコロニー間の比較

3-1 はじめに

カモメ属では食性の同種内コロニー間変異の研究は数多くあり、変異をもたらす最も重要な要因は餌の利用可能性の地域間の差であると考えられている (Harris, 1965; Andersson, 1970; Spaans, 1971; Trapp, 1979; Vermeer, 1982; 綿貫, 1984; Gotmark, 1984のレビュー)。特に、ワシカモメ (*L. glaucescens*)、オオカモメ、セグロカモメなど、大形で食性の幅が潜在的に広い種でこのような食性のコロニー間の変異が報告されている。

また、カモメ属、トウゾクカモメ科では餌の利用可能性の他にコロニー間の個体群密度の差 (ティンバーゲン, 1975) や、“文化的”な差 (Furness, 1979) が食性のコロニー間の差をもたらしているのだらうとされているが、どちらの研究も定性的研究に終わっている。これら以外に、競争種の在否によって食性の地域差が説明されることがあるが、カモメ属ではこれら要因を検討した研究はみうけられない。

カモメ属の研究では、餌の利用可能性の地域差がコロニーサイズ (Hunt et al., 1986)、一腹卵数 (Winkler, 1985)、卵体積 (Pierotti & Bellrose, 1986)、雛の成長速度 (Barret & Runde, 1980) の地域差に影響した、採食場所までの距離が雛をガードする時間の差をもたらした結果的に雛の生存率に影響する (Hunt, 1972) と考えられている。Andersson & Gotmark (1980) は餌の利用可能性の違いが営巣習性 (縄張り繁殖かコロニー繁殖か) の差をもたらしていると指摘している。ただし先に述べたように O'Donardo, 1983 は彼らが使った比較研究法の避けられない欠点について、この考えに批判的である。

この章ではまずオオセグロカモメのコロニー間の食性の変異を主に餌の利用可能性の地

域的变化によって説明してゆくことにする。つづいて、食性のコロニー間の差と産卵日、一腹卵数、最近接巣間距離、卵体積、雛の成長速度、ふ化率、雛の生存率、雛の死亡要因といった繁殖に関わる変数のコロニー間の差との関係も検討する。もちろんカモメ属あるいはトウゾクカモメ科では繁殖に関わる変数の地域差をもたらす要因は他にもいくつかあり、コロニーサイズ (Darling, 1938, cited in Gochfeld, 1980)、捕食者と営巣環境 (Furness, 1977; Burger & Lesser, 1978)、気候条件 (Young, 1977) があげられており、これらの要因も可能な限り検討した。

3-2 方法

3-2-1 調査地 調査は先に述べた天売島 ($44^{\circ}25'N, 141^{\circ}19'E$) で、1979、1980、1981、1984、1985 年に、厚岸郡、厚岸町、大黒島 ($42^{\circ}56'N, 144^{\circ}52'E$) で 1981、1982、1986 年に、根室市、昆布盛、ユルリ島 ($43^{\circ}13'N, 145^{\circ}36'E$) で 1983 年に行った (図 1-1 参照)。また、付加的なデータをユルリ島の隣にあるモユルリ島で 1981 年に、えりも町、庶野で 1981 年に得た。

天売島については既に第 2 章で述べた。調査区 (図 2-1) は、約 $30 \times 50m$ のごくゆるい傾斜の岩石斜面で、直径十から数十 cm の石がごろごろしており、所々にノガリヤスやエゾヨモギ、*Artemisia montana* の小群落がある (詳しくは黒田, 1963)。海鳥の捕食者としてイヌ、ネコは現在は無視出来る。ハヤブサ (*Falco peregrinus*) 1 番が毎年繁殖したがベリットをみると主に小鳥類を食っており海鳥の捕食者としては重要ではない。ただし、1-2 月にウミスズメ科の海鳥 (多分ウミスズメ) を襲うのが 2 回観察されうち一回は成功した (青塚、私信)。島にはハシブトガラス十数番いがあり、海鳥の卵を捕食した。

大黒島は厚岸のピリカウダ沖 1.8 km にあり、周囲 6.1 km、最高標高 108 m で島の回りは高さ 50-80 m の断崖となっている。1982 年にはオオセグロカモメ約 3,500 ペアがこの断崖及び断崖上部のノガリヤス、ハマニンニク (*Elymus mollis*)、エゾヨモギの生えた斜面、孤立岩に営巣した。1982 年にはハシブトガラス 13 ペアが島の林内に営巣し、海鳥の卵を捕食した。ネコが 1 匹いたが主に番屋付近で活動しており調査地域内ではネコによる捕食の証拠は見つからなかった。調査区は 4 箇所もうけ、I 区は約 $15 \times 30m$ の傾斜 $20-30^{\circ}$ で、ノガリヤス、ハマニンニク、エゾヨモギが生えた斜面、II-1 区、II-2 区はそれぞれ約 $10 \times 20m$ で、これより傾斜がきつくエゾヨモギが密生した階段状の斜面、III 区

は約 15x20m でエゾヨモギが密生したやや平坦な所と岩だな状になった裸地からなる。大黒島の地形、植生などについては阿部他(1972)、釧路市立郷土博物館(1981)に詳しい。

ユルリ島はモユルリ島とともに昆布盛沖約 3km に位置し、周囲約 7.5km、最高標高 43m のテーブル状をした無人島で、周囲は高さ 20-40m の断崖となっている。島の中央部は泥炭湿地である。1983年にはオオセグロカモメ 約 800ペアがこの断崖の岩だなど断崖上部のハマニンニクの生えた斜面、崖の基部にある小さな浜、孤立岩に営巣した。モユルリ島にはハヤブサ一番いが営巣しオオセグロカモメの雛を襲う所が観察されている(近藤他、1986)。ハシブトガラスはユルリ、モユルリ両島には繁殖していないが、日中は昆布盛方面から数羽がやってきて滞在した。また、ドブネズミ (*Rattus norvegicus*) が生息しており海鳥の卵と雛を捕食していると考えられている。

調査区は3箇所もうけ、A、B区はそれぞれ約 10x25m でイシガラ浜の直径約 10cm 前後の石が敷き詰められ、所々にエゾヨモギが生え、廃屋や廃船の残骸が一部残っている、満潮時でも波が被らない浜の上部に設置した。C区は約 3x10m で小さな岬のハマニンニクが生えた斜面に設置した(詳しくは参考論文2)。イシガラハマのコロニーはコンブ乾し作業が行われなくなった1971年以降に形成された(近藤他1986)。ユルリーモユルリ両島の地形、植生については藤巻他(1976)、近藤他(1986)に詳しい。

気象資料は天売島は焼尻島、大黒島は知方学、ユルリ島は根室市で各々得られたデータによった(日本気象協会北海道支部、1980-1985)。

3-2-2 食性 ベリットと食い残し中の各餌の出現率と給餌期において吐き戻した餌の中の各餌の出現率と湿重量%を各コロニーで求めた。サンプリングと分析方法については第2章で述べた。ベリットと食い残しは天売島では1979、1980、1981、1984、1985年、大黒島では1981、1982年、ユルリ島では1983年、モユルリ島では1982年、えりもでは1981年に採集し時期を揃えて6-8月のデータのみを使った。吐き戻しは天売島では1984、1985年にユルリ島では1983年に採集した。大黒島では吐き戻しのサンプリングは行わず、1986年7月に直接観察によって給餌内容を調査して各餌の出現率を求めた。何年かにわたりデータがある場合、年変動はそうおおくはなかったので、合計したものを使った。

餌の可食部分の栄養価については体長約 20cm のマイワシ全量を、体重 100g のオオセグロカモメの雛のうち翼、足、羽毛を除いたものを粉碎しカロリー、タンパク、粗脂肪を

林業試験場北海道支場で測定した。その他は既存の文献によった。

3-2-3 繁殖 第2章で述べた方法にしたがって、各コロニーの調査区内で初卵産卵日、一腹卵数、卵体積（大黒島の資料はない）、ふ化成功率、雛の10日齢生存率、巣立ち率、雛の成長率、雛の死亡要因、最近巣間距離を調べた。調査は天売島では1980、1984、1985年に、大黒島では1982年に、ユルリ島では1983年に行った。ユルリ島ではいくつかの巣について、一腹卵数、一巣当たりふ化雛数的人為的な増加、フェンスでの囲い込み実験を行ったが、これらの巣のデータについては繁殖成功率、雛の成長、雛の死亡要因の分析資料から外した。この実験については別に報告する予定である。前章で述べたように調査者による攪乱が雛の生存率に与える影響を完全に無視することはできないがコロニー間の相対的な比較は意味があると考えられる。

3-2-4 繁殖行動 ユルリ島のC区において、3-4巣のペアについて頭の傷や羽の特長から個体識別し、求愛行動と体の大きさから性を判定し、おもに06:00から19:00の間直接観察をした。30分毎に各個体が縄張り内にいたかどうかを記録し、各個体が縄張り内にいた時間比を1日毎に、縄張りにいた観察回数/総観察回数でもとめオスとメスの値を合計してペアが縄張り内にいた時間比とした。また両親ともに縄張りにいなかった時間比も同様にして求めた。給餌期には給餌行動を記録した。オオセグロカモメは餌を吐き戻しても雛がこれを食べないと再び飲み込み、後でまた吐き戻すことがあるが、この繰り返し給餌（repeat feeding）は給餌回数に含めなかった。

天売島でも同様の方法で、縄張りにいた時間比、両親が縄張りを離れていた時間比、給餌頻度を求めた。天売島ではペアのうち一方にピクリン酸でマークして個体識別を容易にした。1984年と1985年、合計37巣について15分毎に各個体がいるかどうかを記録した。天売島の資料については後の第4章で詳しく述べる。天売島では1繁殖期1ペアの観察を1サンプルとしたがユルリ島では1日1巣の観察を1サンプルとしたので、これらの平均値の比較は正確には妥当ではないが一つの目安と考えた。

3-3 結果

3-3-1 形態

後で述べるようにオオセグロカモメでは体の大きさに性差があるので、天売島と大黒島のオオセグロカモメの嘴峰長、ふしよ長をオスとメスにわけて表3-1に示す。サンプル数少なく統計検定できなかったが、この表をみる限り両コロニーで体の大きさに差はないようである。

3-3-2 餌の利用可能性

潮間帯：5-8月の満潮時と干潮時の海水面の高さの差の最大値は、天売島の南南東約60 kmの留萌港では約30 cm、ユルリ島の北約7 kmの花咲港では約110 cm、大黒島の西約40 kmの釧路港では約160 cmである（各地の朝夕表、日本気象協会北海道支部）。天売島ではイガイ(*Mytilus*) 床が発達しているが干満の差が小さくオオセグロカモメは殆ど利用出来ない。大黒島、ユルリ島ではイガイ床は発達していない。オオバンヒザラガイ(*Cryptochiton stelleri*) は北海道東部の海岸には生息しているが北海道日本海側には生息していない（岡田、内田、及び内田、1960）。すべてのコロニーの海岸が岩石海岸でありオオセグロカモメが利用できるアサリなどの貝床はない。クリガニ(*Telmessus*) は太平洋側のみに分布し、ヨツハモガニ(*Pugettia quadridens*) は北海道東部でも天売島でも見られた。ウニ、ヒトデ、はどのコロニーでも良く見られるが比較的深い所に住んでおりオオセグロカモメにとって利用出来る時間帯は短いと考えられる（Sibly & McLeery, 1983も参照）。このように各コロニーの潮間帯の食物は貧弱であると思われる。

海鳥：表3-2に各コロニーで繁殖する海鳥の推定繁殖番い数を示す。天売島については1980、1981、1984、1985年の平均的な値を示した。各々の資料は、Watanuki, 1982; 釧路市博物館, 1981; 近藤他、1986; 綿貫他、1986及び未発表資料によった（Appendix 1）。繁殖番い数の推定方法はこれらの文献に詳しい。天売島では主にウトウ、ウミネコ、大黒島ではコシジロウミツバメ *Oceanodromaleucorhoa*、オオセグロカモメ、ウトウ、ユルリーモユルリ島ではオオセグロカモメ、ウトウ、ウミウ *Phalacrocorax capillatus* が繁殖している。ユルリ島では1983年にはウミネコが200ペア繁殖したが、1984年6月にはコロニーが放棄され、1985年には土砂くずれによって営巣地が消失した（近藤他、1986）。

3-3-3 食性

ベリット分析の結果を表3-3に示す。エリモを除くどのコロニーでも最も出現率が高

表3-1 天売島と大黒島のオオセグロカモメの嘴峰長、ふしょ長。

Table 3-1. Bill length and tarsus length of Slaty-backed Gulls on Teuri Island and Daikoku Island shown as mean $\pm$ SD(sample size).

		Bill length(mm)	Tarsus length(mm)
Teuri	Male	58.3 $\pm$ 4.6(5)	71.2 $\pm$ 3.5(5)
	Female	51.6 $\pm$ 2.8(2)	66.1 $\pm$ 3.5(2)
Daikoku	Male	58.4 $\pm$ 3.2(3)	71.1 $\pm$ 0.7(3)
	Female	52.6 $\pm$ 1.3(3)	65.2 $\pm$ 2.3(3)

いのは魚であり、エリモでは貝が多く出現した。天売島と大黒島では海鳥の糞と成鳥の出現率が比較的高かったが他のコロニーでは海鳥は殆ど出現しなかった。海産無脊椎動物の出現率は低かったが、天売島ではサルアワビ(*Tugalina gigas*)、カサガイ(*Cellana*)、ニシキウズガイ科、イガイ、ヨツハモガニ、オホーツクヤドカリ(*Pagurus ohotensis*)、大黒島、ユルリ、モユルリ島、エリモの北海道東部のコロニーではオオバンヒザガイ、クリガニ、が主に食われており海産無脊椎動物の利用可能性の地域差と一致していた。食肉の骨、紙屑、種子など残飯の食い残しはどのコロニーでも出現した。Spaans(1971), Sibly & McLeery (1983)はセグロカモメの食性の研究で、良く食べているのにペリットから全く出現しない餌としてミミズをあげている。オオセグロカモメにおいては、全てのコロニーでミミズの利用可能性が高いと思われる餌は殆ど無く、また吐き戻された餌からもミミズは出現していない。

表3-4に吐き戻された餌の出現率と重量比を示す。大黒島のデータは先に述べたように直接観察によるもので出現率しか示していない。天売島ではマイワシ、イカナゴ(浮魚)、とエゾメバル、ホッケ(底魚)がほぼ等量で出現率は合わせて全体の約50%をしめた。残りのほとんどがウトウとウミネコの糞であった。ユルリ島、大黒島ではマイワシが最も重要な餌であり、出現率はどちらのコロニーにおいてもほぼ50%を占める。大黒島で、ペリット中では30%と高い出現率を占めたコシジロウミツバメ成鳥は吐き戻し中では5%しか占めていない。これはウミネコでの給餌実験結果(Watanuki, 1984)から考えるとコシジロウミツバメの成鳥を食べた場合翼や羽毛などペリットとして吐き出される部分が非常に多いと思われる。よって実際の餌中でのコシジロウミツバメ成鳥の重要性はかなり低く、重量比でせいぜい数パーセントと考えられる(綿貫, 1986)。食肉や油身などの残飯はどのコロニーでも出現したが、大黒島ではやや多かった。

吐き戻した餌の重量は天売島とユルリ島を比較すると、マイワシ($U=56$, N.S.)でもイカナゴ($U=7$, N.S.)でも有意差は無かったが、イカナゴの吐き戻しの重量はユルリ島のほうがやや重かった(表3-5)。

以上まとめると、天売島では浮魚と漁師が捨てた底魚及び海鳥の糞、大黒島とユルリ島ではマイワシが主な餌であった。潮間帯での採食で得られる貝、カニ、ヒトデ、ウニはあまり重要ではなかった。

3-3-4 捕食習性

表3-2 各コロニーの海鳥の繁殖ペア数。

Table 3-2. Estimated no. of breeding pairs of seabirds on each colony. See appendix 1 also.

	Teuri	Daikoku	Yururi	Moyoruri
Year	1980-1985	1982	1983	1981
Slaty-backed Gull	300	3,500	800	1,200
Black-tailed Gull	25,000	10±	200	10
Rhinoceros Auklet	172,000	2,000	600	500 ±
Common Murre	250	-	-	-
Spectacled Guillemot	200	50±	20±	30±
Japanese Cormorant	500	350	90	260
Pelagic Cormorant	13	-	-	-
Red-faced Cormorant	-	-	-	5
Leach's Stom-Petrel	-	420,000	-	-

表3-3 オオセグロカモメのペリット、食い残し中の各餌の出現率の地域差。

Table 3-3. Inter-colonial difference of food items in pellets and food remains of Slaty-backed Gulls found on their territories between June and August shown as percentage occurrence.

Year	Teuri 1979-85	Daikoku 1981-82	Yururi 1983	Moyururi 1981	Erimo 1981
Fish	46.1	44.4	67.2	60.0	22.2
Seashell	3.8	7.2	16.0	14.5	50.0
Crab	9.2	7.8	10.4	11.8	19.4
Cephalopods	0.5	-	0.6	2.7	-
Echinoderms	1.9	0.3	0.2	-	5.6
Seabird eggs	0.5	0.1	0.2	-	-
Seabird adults and chicks	35.1	33.2	1.1	7.3	2.8
Rodents	0.5	0.1	0.8	-	-
Insects	0.5	0.7	1.2	-	-
Chicken meat bones	0.6	3.8	1.1	3.6	-
Papers	0.9	1.4	1.2	-	-
Seeds	0.5	1.1	-	-	-
No. of samples	2,828	1,011	644	110	36

表3-4 オオセグロカモメの吐き戻し中の各餌の出現率、湿重量比の地域差。

Table 3-4. Prey items found in regurgitations of Slaty-backed Gulls

	Teuri		Yururi		Daikoku
	%occ.	%wt.	%occ.	%wt.	%occ.
<u>Sardinops</u>	17.1	10.2	47.5	49.2	42.5
<u>Ammodytes</u>	11.4	3.0	15.0	11.8	-
<u>Sebastes</u>	14.3	11.9	-	-	-
<u>Pleurogrammus</u>	2.9	1.2	-	-	12.5
<u>Hexagrammos</u>	-	-	7.5	5.7	-
Unkown fish	-	-	10.0	7.1	27.5
Squids	-	-	2.5	4.2	-
Octopus	2.9	0.8	-	-	-
Snails and bivalves	2.9	1.1	7.5	18.3	-
Seastars	5.7	1.8	-	-	-
Annelids	-	-	2.5	0.8	-
Euphausiids	-	-	2.5	0.8	-
Black-tailed Gull chicks	11.4	16.0	-	-	-
Rhinoceros Auklet chicks	28.6	52.1	-	-	-
Leach's Storm-petrel adults	-	-	-	-	5.0
Garbage	2.9	2.0	5.0	2.2	12.5
Sample size	35		40		40

表3-5 吐き戻しの平均重量の天売島とユルリ島における比較。

Table 3-5. Weight of food loads(g) for chicks on Teuri I. and Yururi I. shown as mean $\pm$ SD(sample'size).

	Teuri	Yururi
<u>Sardinops</u>	37.8 $\pm$ 20.0(6)	34.5 $\pm$ 12.8(19)
<u>Ammodytes</u>	16.7 $\pm$ 10.8(4)	26.2 $\pm$ 15.5(6)

ペリットと食い残しから出現した海鳥の残骸のうち種類が判明したものの構成を表3-6に示す。ユルリ島とモユルリ島はサンプル数が少なかったので一緒にした。ペリットと食い残しのなかの残骸の出現率は捕食した獲物の重量比とは必ずしも一致しないだろう。コシジロウミツバメのように廃棄率が高い獲物では残骸の出現率は湿重量比に比べて相対的に高くなるだろう。Furness & Hislop(1981)はオオトウゾクカモメの食性の研究の中で、200g 以上の海鳥を食べた場合は3-4つに引き裂いて3-4羽が食べるので1羽を食うと3-4個のペリットが生ずるとし、ペリットの数から獲物の重量比を推定するときこの事を考慮している。オオセグロカモメでは直接観察によるとウミネコの成長した雛、ウトウ成鳥以外はほとんど丸呑みにしているので、ペリットと食い残し中での出現率は食べた獲物の個体数比は比較的良く反映していると考えられ、この補正はしなかった。

天売島では主にウミネコ雛、ウトウ雛、カモメ卵、オオセグロカモメ雛、大黒鳥、ユルリーモユルリ島では主にコシジロウミツバメ成鳥の出現率(表3-6)が高かった。ウミネコ雛およびウトウ雛として同定された残骸には以下に述べるように両種の巣立幼鳥が含まれる。

偶然のあるいは計画的な観察(Watanuki, 1983)によって見られた捕食行動を、成功した場合、獲物を攻撃したが失敗した場合、まだ新しい死体を食っており殺して食べた可能性がある場合にわけて表3-7に示した。獲物の構成はペリットと食い残しの分析結果(表3-6)とほぼ等しく、天売島ではカモメ属の雛、ウミネコの巣立幼鳥、ウトウの雛あるいは巣立幼鳥、大黒島ではコシジロウミツバメ成鳥を良く捕食した。ユルリ島ではオオセグロカモメがウミウの雛を捕食するのを1回観察した。

一方ハシブトガラスは卵捕食の専門家で、各種の卵を良く捕食し、ウトウの雛、コシジロウミツバメの成鳥、雛も食べるがカモメ属の雛は殆ど捕食しない(表3-7)。

オオセグロカモメがウミネコの雛を襲う場合の成功率は75%(35/47)で巣立幼鳥を襲う場合の成功率43%(3/7)より高い(表3-7)。また雛を襲う場合でも小さい雛を襲う時のほうが大きい雛を襲う時よりも成功率が高い(Watanuki, 1983)。ウトウの雛を捕食する場面は3回観察されたが、この時オオセグロカモメはウトウの巣穴を次々と覗いて歩き、巣穴の近くにいた雛を引きずり出して食べた。ウトウの雛の捕食(あるいは新しい死体を食っている場面)は早朝に限って観察され、Watanuki, (1983)はオオセグロカモメはウトウの活動性(給餌など)が高く雛が巣穴の入口近くまで出来ている夜明け前にこれを捕食するのであると考えたが、給餌はほとんど夜半前に行われており(Watanuki,

表3-6 ペリット、食い残し中獲物（海鳥）の種構成の地域差。

Table 3-6. No. of seabird remains in pellets and food remains of Slaty-Gulls on Teuri I.(1979-1985), Daikoku I.(1981-1982) and Yururi(1983) and Moyururi(1981) Is.

	Teuri	Daikoku	Yururi&Moyururi
Slaty-backed Gull chick	36	2	2
Black-tailed Gull chick ¹⁾	444	-	-
Gulls egg	38	-	1
Rhinoceros Auklet chick ¹⁾	366	-	1
Rhinoceros Auklet egg	11	-	-
Rhinoceros Auklet adult	25	-	-
Ancient Murrelet adult	4	-	-
Common Murre adult	-	1	-
Tufted Puffin adult	-	-	1
Japanese Cormorant chick ¹⁾	1	-	1
Leach's Storm-Petrel adult	-	539	14
Leach's Storm-Petrel egg	-	1	-
Eastern Water-Rail chick	-	1	-
Total no. of bird remains	925	544	20

1);including fledglings

表3-7 天売島と大黒島で観察された捕食行動の頻度。S b Gオオセグロカモメ；J C
ハシブトガラス。S成功、F失敗した捕食行動、括弧内は死体の採食。

Table 3-7. Frequency of successful(S), unsuccessful(F) predation
attempts and carcass feedings(in parenthesis) by Slaty-backed Gulls
(SbG) and Jungle Crows(JC) on Teuri I.(1979-1985) and Daikoku I.
(1981-1982)

	Teuri I.			Daikoku I.	
	SbG	JC		SbG	JC
	S	F	S	S	S
Slaty-backed Gull egg	1	-	2	-	2
Slaty-backed Gull chick	8	4	-	-	-
Black-tailed Gull egg	2	-	13	-	-
Black-tailed Gull chick	35	12	2	-	-
Black-tailed Gull fledgling	3	4	-	-	-
Rhinoceros Auklet egg	1	-	17	-	-
Rhinoceros Auklet chick	3(17)	1	1(19)	-	-
Rhinoceros Auklet adult	-(3)	?	-(2)	-	-
Common Murre egg	-	-	1 ¹⁾	-	-
Common Murre chick	2	-	-	-	-
Japanese Cormorant egg	-	-	1 ¹⁾	1	1
Leach's Storm-Petrel chick	-	-	-	-	-(5)
Leach's Storm-Petrel adult	-	-	-	6(1)	2(15)

1); M.Aotsuka personal communication.

表3-8 イブレフの選択係数で示す獲物の選好性の地域差。詳しくは本文参照。

Table 3-8. Inter-colonial difference in prey preference shown by Ivlev's Elective index. See text for detailed explanation.

	Teuri	Daikoku	Yururi&Moyururi
Slaty-backed Gull chick	0.928	-0.380	-0.481
Black-tailed Gull chick	0.711	-	-1.000
Gull egg	-0.458	-1.000	-0.721
Rhinoceros Auklet egg	-0.944	-1.000	-1.000
Rhinoceros Auklet chick	0.048	-1.000	-0.149
Japanese Cormorant chick	-0.589	-1.000	-0.267
Leach's Storm-Petrel adult	-	0.011	1.000

submitted 参考論文1)、夜明け前まで地上をうろうろしている巣立幼鳥が主に食われていると考えたほうがよい。ウトウの雛の巣立期にオオセグロカモメの餌の中に占めるウトウの雛の割合が増える(Watanuki, 1983, 及び未発表資料による)こともこれを支持する。

比較的頻繁にベリット、食い残しから出現しなおかつ捕食行動が観察された獲物(オオセグロカモメ雛、ウミネコ雛、カモメ属卵、ウトウ卵、ウトウ雛、ウミウ雛)について、各コロニー毎にIvlev の選択係数(E_i)をもとめた。

$$E_i = (r_i - N_i) / (r_i + N_i),$$

: r_i , ベリット、食い残し中の獲物 i の出現率; N_i , そのコロニーでの獲物 i の個体数比 (イヴレフ、1965)

E_i は-1から+1までの値をとり、大きいほど選択性が高い。 N_i は少なくとも 100ペア以上繁殖している種について表3-2より繁殖ペア数に一腹卵数、ふ化率を乗じて計算した。一腹卵数はオオセグロカモメでは 2.7、ウミネコは天売島では 1.8、(先述)ユルリ島では 2.0 (綿貫、未発表)、ウトウは 1.0、ウミウは 5.0とし、ふ化率はオオセグロカモメとウミネコでは 0.75 (先述)、ウトウは 0.87 (Vermeer, 1980)、ウミウは 0.7 (仮定) とした。

全体としてはコシジロウミツバメ成鳥、カモメ属雛の選択性が高く、各種の卵、ウトウの雛、ウミウの雛の選択性が低かった(表3-8)。コロニー間で選択性に若干の差があり、天売島ではオオセグロカモメ、ウミネコの雛の選択性が高いのに大黒島、ユルリ島では低かった。またウトウ雛は天売島ではやや選好されるのに大黒島では全く食われなかった。

3-3-5 繁殖

各巣の初卵産卵日の分布を累積相対度数で図3-1に示す。コロニー間で分布の差をKolmogorov-Smirnovの2試料検定で調べると、天売島では大黒島より早く($D=0.447$ $P<0.001$) またユルリ島より早かった($D=0.528$ $P<0.001$)。大黒島ではユルリ島より早かった($D=0.266$ $P<0.001$)。平均産卵日とその標準偏差は、5月1日を基準にとると、天売島、 22.8 ± 10.1 日、大黒島、 30.2 ± 7.1 日、ユルリ島、 38.0 ± 6.8 日であり産卵日のばらつきは天売島のほうが大黒島、ユルリ島よりも大きかった。

最近接巣間距離の分布を図3-2に示す。最近接巣間距離は天売島では大黒島より大き

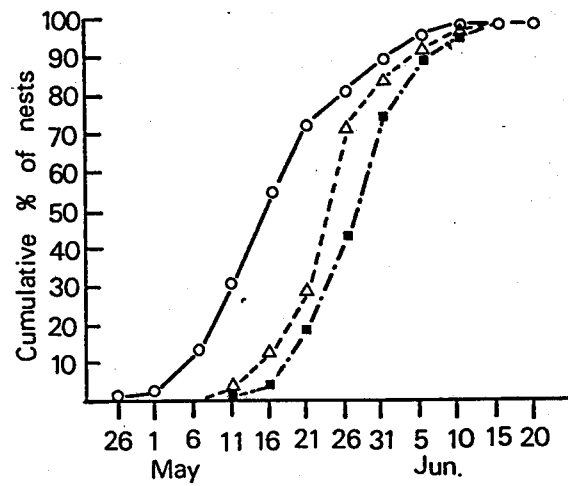


Fig. 3-1. Cumulative percentage of clutch initiation for Slaty-backed Gulls on Teuri Island (open circles, mean of three seasons, $n=175$), on Daikoku Island (open triangles, 1982, $n=114$) and on Yururi Island (closed square, 1983, $n=102$).

図3-1 オオセグロカモメの天売島 (白丸、3年間の合計、 $n=175$)、大黒島 (白三角、 $n=114$)、ユルリ島 (黒四角、 $n=102$)における累積初卵産卵日。

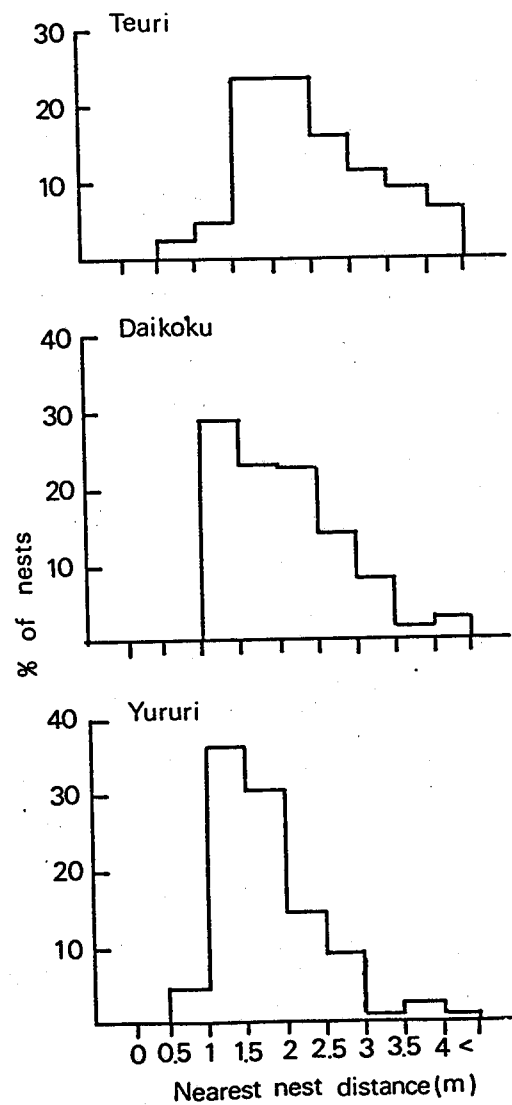


Fig. 3-2. Nearest neighbor nest distance of Slaty-backed Gulls on Teuri Island(n=159), on Daikoku Island(n=114) and on Yururi Island(n=102).

図3-2 天売島 (n=159)、大黒島 (n=114)、ユルリ島 (n=102)におけるオオセグロカモメの最近接巣間距離。

く($D=0.233$ $P<0.01$)またユルリ島より大きい($D=0.450$ $P<0.001$)。大黒島ではユルリ島より大きい($D=0.217$ $P<0.050$)。最近接巣間距離の平均値と標準偏差は天売島、 2.53 ± 0.87 m ($n=159$)、大黒島、 2.08 ± 0.76 m ($n=114$)、ユルリ島、 1.76 ± 0.66 ($n=102$)であった。

一腹卵数の分布と平均値を表3-9に示す。コロニー間で一腹卵数の頻度に差があるかどうかカイ2乗検定で調べるとコロニー間に差は無かった($\chi^2=2.855$, $df=4$, N.S.)。天売島とユルリ島の卵体積を各一腹卵数、各産卵順について表3-10に示す。両コロニー間で卵体積に差は無かった(C/3-a, $F=0.053$, $dfs=1-146$, N.S.; C/3-b, $F=0.453$, $dfs=1-148$, N.S.; C/3-c, $F=0.532$, $dfs=1-148$, N.S.; C/2-a, $F=0.006$, $dfs=1-39$, N.S.; C/2-b, $F=0.411$, $dfs=1-39$, N.S.)。

天売島とユルリ島での両親によるケアを表3-11に示す。抱卵中は必ずどちらかの親が抱卵し、雛の日齢が10日以下では両親が同時に縄張りを離れる事は無かった。天売島とユルリ島で抱卵中に両親が縄張りにいる時間比に差は無く($Z=0.347$, N.S.)、育雛中に両親が縄張りにいる時間比にも差は無かった($Z=0.633$, N.S.)。育雛中に両親が同時に縄張りを離れていた時間比は天売島のほうがやや大きく、給餌頻度はユルリ島のほうがやや高かったが両者のあいだに有意差は無かった(時間比、 $Z=1.568$ $0.05<P<0.1$; 給餌頻度、 $Z=1.120$ N.S.)。

繁殖成功率のコロニー間の差を表3-12に示す。ふ化率はコロニー間で差は無かったが($\chi^2=0.101$, $df=2$, N.S.)、雛の10日齢までの生存率は大黒島>ユルリ島=天売島($\chi^2=23.485$, $df=2$, $P<0.001$)で、巣立ち率は大黒島>天売島>ユルリ島の順($\chi^2=13.793$, $df=2$, $P<0.01$)でありコロニー間に差が見られた。10日齢から巣立ちまでの生存率は大黒島(63.9%)と天売島(68.9%)では差が無かったが、ユルリ島では(45.2%)低かった。

雛の死亡要因を各コロニーについて表3-13に示す。消失した雛を除き事故死(土砂崩れの下敷き、岩の下に入って出れなくなったなど)は少ないので捕食(すべてオオセグロカモメによる)と一緒にして頻度の差を検定すると、コロニー間で死亡要因に差があつて($\chi^2=50.341$, $df=4$, $P<0.001$)天売島では種内捕食、ユルリ島では隣接個体による殺害の頻度が高く、大黒島では縄張り内で無傷で発見された雛が多かった。

天売島で種内捕食による死亡が多く他の2つのコロニーでは種内捕食による死亡が全く見られないことは、食性分析の結果とも一致する。またユルリ島で隣接個体による殺害が

表3-9 オオセグロカモメの一腹卵数の地域差。

Table 3-9. No. of nests of each clutch size in Slaty-backed Gulls on Teuri I., Daikoku I. and Yururi I.

Clutch size	Teuri	Daikoku	Yururi
3	132	88	81
2	35	24	17
1	9	2	4
Mean	2.70	2.75	2.75

表3-10 オオセグロカモメの天売島とユルリ島における第一(a)第二(b)第三卵(c)の卵体積。

Table 3-10. Egg volum(cc) of first(a), second(b) and third(c) eggs of each clutch size shown as mean $\pm$ SD(sample size).

Clutch	Egg	Teuri	Yururi
C/3	a	92.8 $\pm$ 7.9(101)	93.4 $\pm$ 6.9(49)
	b	92.8 $\pm$ 8.0(101)	91.9 $\pm$ 6.1(49)
	c	88.3 $\pm$ 8.1(101)	89.4 $\pm$ 7.6(49)
C/2	a	90.3 $\pm$ 7.6(24)	90.5 $\pm$ 9.1(17)
	b	88.2 $\pm$ 8.0(24)	86.4 $\pm$ 10.4(17)

表3-11 両親によるケア（オスとメスの和）の地域差。

Table 3-11. Parental behaviors of Slaty-backed Gulls. Sum of male and female care is shown as mean $\pm$ SD(sample size). The data on Teuri I. are for single individual pair and those on Yururi I. are for nest days.

	Teuri	Yururi
Incubation period		
%Time on territory	119.9 $\pm$ 9.8(34)	119.1 $\pm$ 12.6(15)
Chick >10 day age		
%Time on territory	104.5 $\pm$ 13.5(36)	108.6 $\pm$ 13.1(18)
%Time both parents absent	5.7 $\pm$ 7.7(36)	3.1 $\pm$ 5.2(18)
Feeding frequency(n/hr)	0.21 $\pm$ 0.06(37)	0.23 $\pm$ 0.1(20)

表3-12 オオセグロカモメの繁殖成功の地域差。括弧内は成功率(%)。

Table 3-12. Inter-colonial differences in hatching success, chick survival(10 days) and fledging success. Percentage success is in parenthesis.

	Teuri	Daikoku	Yururi
No. eggs	475	314	143
No. hatched	344(72.4)	230(73.3)	105(73.4)
No. chicks(10 days)	222(64.5)	191(83.0)	73(69.5)
No. fledged	153(44.5)	122(53.0)	33(31.4)

表3-13 オオセグロカモメの雛の死亡要因の地域差。

Table 3-13. Inter-colonial difference in the causes of death of chicks. Chicks died out of their own territory frequently had scars on their head and were assumed to be killed by neighbor adults.

	Teuri	Daikoku	Yururi
Accidents	6	1	1
Predation	24	-	-
Killed by neighbors	9	2	14
Unknown, without scar	13	21	12
Disappeared	139	84	45

表3-14 オオセグロカモメの雛の成長速度の地域差。

Table 3-14. Inter-colonial difference in chick growth rate(g/5days, 100-500g) shown as mean $\pm$ SD(sample size).

	Teuri	Daikoku	Yururi
Fledged	166.4 $\pm$ 39.5(109)	178.6 $\pm$ 26.8(11)	185.9 $\pm$ 49.7(95)
Died	125.9 $\pm$ 41.2(48)	-	133.1 $\pm$ 32.5(41)

重要な死亡原因である事は別の観察からも言える。ユルリ島では方法のところで述べたように縄張りを金網で囲って隣接個体による攻撃を防ぐ実験を行ったが金網で囲ったグループではB/3の雛の体重 200 g での生存率(10日齢とほぼ対応)は 83.3 %、500 g での生存率(巣立ち率よりやや小さい)は 66.6 %と大黒島の値に近かった(綿貫、未発表)。よって隣接個体による殺害が無ければユルリ島の雛の生存率は大黒島のそれとほぼ等しくなるのではないかと推察される。

雛の成長率を表2-15に示す。巣立ちした雛では成長速度はユルリ島>大黒島>天売島の順でありコロニー間の差は有意であった($F=5.041$, $dfs=2-212$, $P<0.01$) が死亡した雛では天売島とユルリ島との間に差は無かった($F=0.828$, $dfs=1-87$, N.S.)。巣立ちした雛の成長速度は死亡した雛よりも高かった(天売島; $F=34.098$, $dfs=1-155$, $P<0.01$; ユルリ島; $F=38.417$, $dfs=1-134$, $P<0.01$)。

3-4 論議

3-4-1 食性の変異とその原因

給餌期での主な餌は、天売島では浮魚、底魚、海鳥であったが大黒島、ユルリ島では浮魚(主にマイワシ)が主要な餌であった。データ数が少なく統計検定できなかったが、オオセグロカモメの大きさは天売島と大黒島で大差なく(表3-1)、サイズの差によって両方のコロニーのあいだの食性の差を説明する事はできない。

大形カモメ属の食性のコロニー間変異は主に餌の利用可能性の地域差が原因とされている(Harris, 1965; Andersson, 1970; Spaans, 1971; Trapp, 1979; Vermeer, 1982; Gotmark, 1984)。オオセグロカモメでは、ペリットから出現した海産無脊椎動物の構成は各コロニーでのこれらの利用可能性の差を反映していた。また天売島で海鳥の捕食が頻繁に見られるのはウミネコ、ウトウの繁殖個体数がこの島で多い(表3-2)のが一つの原因であろう。浮魚資源量、底魚資源量及びこれらのオオセグロカモメにとっての利用可能性について信頼できる資料は無く、魚類の利用可能性と餌の地域差の関係については検討できなかった。

前章で述べたようにウミネコは浮魚にかなりスペシャライズしており、ウトウはマイワシ、イカナゴ、ホッケ幼魚、サンマ *Cololabis saira*などを雛に与えており(Watanuki, submitted)ウミネコよりさらに強く浮魚に依存している。この2種は天売島では多数営巣

しているが、大黒島、ユルリ島では営巣数はかなり少ない（表3-2）。これらの事から天売島では浮魚にスペシャライズしたウミネコとウトウという”競争種”がいるためオオセグロカモメはやむおえず底魚や海鳥を餌としているという仮説が考えられるかもしれない。オオセグロカモメは餌場での直接的出会いにおいてはウミネコを一方向的に排除できるので、この仮説は、ウミネコとウトウがオオセグロカモメが効果的に利用できないくらいまで浮魚資源量を素早く減少させている場合にのみなりたつ。しかしながらこの研究でえられた資料から餌をめぐる競争の激しさの地域差による食性の置換の仮説を検討するのは困難である。

オオセグロカモメの餌中の海鳥の構成のコロニー間の差は有る程度までは獲物の利用可能性と各獲物の捕獲のしやすさによって説明できる。コシジロウミツバメ成鳥は 48 g であって（綿貫, 1985）、オオセグロカモメはこれを一口で飲み込んでしまう。他の海鳥の成鳥体重は最低のウトウでも 550 g で（Watanuki, submitted）ありそのうえ飛行能力、反撃力が強くオオセグロカモメがこれらの成鳥を捕食するのは困難であると考えられる。オオセグロカモメは土穴巣を掘り返さずコシジロウミツバメ卵盤、ウトウ卵盤を捕食する事はごく稀である（Watanuki, 1983, 1986）。また海鳥の卵は常に成鳥によって保護されておりこれを捕食するのも困難であると考えられる。このようにオオセグロカモメがコシジロウミツバメを除く各種の成鳥各種の卵、及び巣穴営巣する海鳥の雛を捕食することが稀なのは、これらの捕獲しづらさと関連しているだろう。

しかしながら各種海鳥の営巣ハビタットは地域間であまり差はなく、地域によってこのような捕獲しづらさに差があるとは考えづらい。よってイブレフの選択係数で示される獲物の選考性のコロニー間の差を捕獲のしづらさによって説明するのは困難である。ただし、ウミウは北海道東部では草付き斜面にも営巣しているのに天売島では断崖の岩だなのみに営巣しており、天売島でウミウの雛が捕食されないのは Siegel-Causey & Hunt (1981) が指摘している様に断崖での捕食しづらさと関連しているのかもしれない。

天売島で良く捕食されるウミネコの雛、ウトウの雛は大黒島、ユルリ島でも利用可能であるがほとんど捕食されないし、とくにオオセグロカモメの雛は大黒島、ユルリ島の方が利用可能性が高いにもかかわらず、これらのコロニーではほとんど捕食されず、天売島では頻繁に捕食されている。Furness (1979) のオオトウゾクカモメの研究では利用可能性と捕食の相対的な頻度について定量的な資料は示されていないが、各コロニーで獲物の選考性に差がある事が示唆されている。彼はこのような選考性の地域差は”文化的”なもので

あろうとしている。多くのチンパンジーの食性（あるいは道具使用）の地域間の比較研究でも、食性の地域間の差が餌の利用可能性で説明できない場合、“文化”が違うのだと説明される（杉山, 1986; 西田, 1980; McGrew, 1983）。ただし幾つかの食物については資料が増えるにつれて利用可能性の地域差によって説明がつく場合が出てきた（西田, 1981）。このような論法は示唆的ではあるが決定的ではない。野外個体群において、“文化”が伝達される事を明らかにしなければならないだろう。この研究でも“文化”の伝達に関する資料は得られていない。

3-4-2 種内捕食 ここでは種内捕食のコロニー間の差について利用可能性の差から説明できるかどうかをもう少し詳しく論ずる事でコロニー間に“文化”あるいは“捕食テクニック”の差があると考えるのが妥当である事を示したい。ティンバーゲン（1975）はセグロカモメにおいて個体群サイズが大きくなると種内捕食が頻繁に起こると述べている。オオセグロカモメでは個体群サイズは大黒島>ユルリ島>天売島の順である

（Appendix 1）。個体群が時間的に増加して行く課程で観察される現象が個体群サイズの異なるコロニー間でも見られるとするならば個体群サイズが最大の大黒島で種内捕食が頻繁に見られると予想されるが事実はそうではない。Götmark（1982）もヨーロッパのカモメ属においてコロニーサイズが大きいと種内捕食がおこりやすいという証拠はないと述べている。

ユリカモメ (*L. ridibundus*)、ニシセグロカモメでは営巣密度が高い場所では種内捕食が頻繁におこり雛の死亡率が上がる（Patterson, 1965; Davis & Dunn, 1979）。オオセグロカモメにおいては最近接巣間距離が最も小さく営巣密度が高いユルリ島では種内捕食はほとんど見られず、逆に営巣密度が低い天売島で種内捕食が頻繁に起こっておりこの説とは一致しない。営巣環境も種内捕食の起こりやすさに関連するだろう。セグロカモメではよりオープンなハビタットのほうが草のカバーのある所より雛の死亡率が高く、死亡の多くは種内攻撃によるものである（Pierotti, 1982）。オオセグロカモメでも草の茂みや小さな崖で縄張りが隔離された大黒島では、平坦で草の茂みが少ないユルリ島より種内攻撃による死亡が少なかった。ところが、天売島とユルリ島の営巣ハビタットは比較的平坦で草が疎らであるという点で一致しているのに天売島では種内捕食が頻繁に起こりユルリ島ではほとんど起こっていない。

セグロカモメでは繁殖期の初めにふ化した雛と終わりにふ化した雛が種内捕食にあいや

すい (Parsons, 1971)。フレーザー・ダリング効果はもともとはコロニーサイズが大きいと個体相互の視覚的刺激が強くなり繁殖が同調することを示した物であったが (Gochfeld, 1980) のちに繁殖の集中度がひくいと被捕食率が高くなるので繁殖の集中度を高めるために誇示行動をするのであるという仮説に変形された (Wilson, 1975)。天売島では大黒島、ユルリ島よりも産卵日のばらつきが大きく繁殖の同調性が弱い。よってこの仮説は天売島で種内捕食が頻繁に起こると予想し、一見事実と一致する。しかしながら、天売島では繁殖期の初めにふ化した雛と終わりにふ化した雛の両方が捕食にあいやすいのではなく遅くふ化した雛の方が捕食にあいやすい傾向が見られ、またふ化のピークの10日間 (図3-1、6月9日から14日まで) にも、種内捕食にあったすべての雛24羽の内10羽、つまり42%がふ化しておりこの仮説は必ずしもあてはまらない。

セグロカモメでは採食場所までの距離が遠いため親が雛をガードする時間が少ないコロニーでは種内攻撃による死亡が多い (Hunt, 1972)。しかしオオセグロカモメでは天売島とユルリ島を比べると雛をガードする時間比に有意差はなく、親のケアが少ないために天売島の雛が種内捕食にあいやすいのはではない。

以上のように、個体群サイズ、営巣密度、営巣ハビタット、繁殖の同調、親によるケアの観点から天売島で雛が捕食にあいやすいという観察結果を説明することは困難である。今の所この章では、“説明が困難である”という消極的な理由によって、先に述べたように天売島のオオセグロカモメは同種の雛を捕食するという採食テクニックを“文化”的にもっているのだと解釈しておく (個体間比較の章でこの説に否定的な結果について述べる)。何故天売島でだけ種内捕食の“文化”が見られるのかについて明白な回答は得られなかったが、天売島ではウミネコの雛というオオセグロカモメにとっては選好性の高い餌が豊富にあるため (他のコロニーではかなり少ない) これを利用しており、この採食テクニックを、似たようなタイプのオオセグロカモメの雛にいわば転用したのだとする解釈は可能だろう。

カニバリズム (種内捕食) は高密度個体群で頻繁に観察され、カニバリズムは密度依存的な死亡要因として働き、個体群の密度調節に関与しているとの仮説が古くからある (Wynne-Edwards, 1962; Fox, 1975; 杉山, 1980)。しかし以上に述べたように、オオセグロカモメでは種内捕食の頻度は個体群サイズと個体群密度と関連しておらず密度依存的な死亡要因として働くとは考えられない。

3-4-3 繁殖成功

オオセグロカモメの産卵時期は天売島では4月下旬から5月下旬、大黒島では5月上旬から6月上旬、ユルリ島では5月中旬から6月中旬であり、天売島ではやくユルリ島でおそかった。このような海鳥の産卵時期の同種内地域的変異をもたらす原因としては気象条件と餌条件の地域差が考えられる。まず気象条件について考える。産卵開始日を含む4月から5月の気温は天売島、大黒島、ユルリ島の間で大きな差は無く(図2-6)、各旬毎の平均気温の差によってオオセグロカモメの産卵時期の差を説明することはできない。また産卵時期のおそい大黒島、ユルリ島のほうが雪解けが遅く(図2-6)積雪が北海道東部太平洋側の2つのコロニーの産卵時期を遅らせたわけではない。

次に餌条件について考える。ペリットの分析によると産卵時期の主要な餌は魚である(ただし魚の種類は不明)。この魚の利用可能性の季節的変化に関する資料はないが、海表面水温はどの時期をとっても天売島周辺のほうが他の2つのコロニー周辺よりも高く、天売島周辺では魚資源量の増大が早い時期におこったのかもしれない。

海鳥では先に述べたように営巣密度、コロニーサイズが大きいと産卵日の同調性が高くなり繁殖成功率も高くなることが示唆されている(Gochfeld, 1980 にレビュー)。この研究でも最近接巣間距離が小さく営巣密度が高く、またコロニーサイズが大きい大黒島とユルリ島の方が天売島よりも産卵日の同調性が高かった。しかしながら繁殖の同調性が高いユルリ島での雛の生存率は同調性が低い天売島よりも低く、繁殖の同調性の高さは雛の生存率の高さのコロニー間の差と必ずしも関連していなかった。

一腹卵数、ふ化成功率は3つのコロニー間で差は無く、卵体積、抱卵中における縄張り内滞在時間比は天売島とユルリ島の間で差は無かった。このことは産卵時期、抱卵時期における餌の入手しやすさはコロニー間で差は無かったことを暗示する。

一方、雛の生存率、成長速度、死亡要因には3つのコロニー間で顕著な差が見られた。天売島で種内捕食が頻繁に起こっている原因については既に考察した。ユルリ島と大黒島を比較すると、ユルリ島では隣接個体による殺害が頻繁に見られた。これは先に述べたように、大黒島では植性や小さなギャップで縄張りが隔離されており隣接個体による干渉が起こりづらいと思われる。実際、ユルリ島でも隣接個体による干渉を防ぐと雛の生存率は大黒島のそれと同じくらいまで上昇した。しかし天売島とユルリ島を比較した場合、天売島での雛の生存率、特に10日齢以降での生存率がユルリ島に比べて高いことの説明は困難である。

表3-15 可食部位の湿重量1 g当たりのカロリー量。

Table 3-15. Energetic density, (cal/wet w.g) of edible portion of food of Slaty-backed Gulls.

Species	cal/g	Source
Sardinops	2,500	This study
Ammodytes	1,600	Harris & Hislop, 1978
Sebastes	1,200	Hunt, 1972; Harris & Hislop, 1978
Pleurogrummus	1,200	STFCJ, 1986
Hexagrammos	1,200	STFCJ, 1986
Mollusks	800	Spector, 1956; STFCJ, 1986
Starfish	630	Hunt, 1972
Shrimp	780	Hunt, 1972.
Seabird chicks	1,800	This study
Garbage(fatty)	3,000	Hunt, 1972

Note: Mollusks include shellfish flesh ,squid and octopus; STFCJ, Standard Tables of Food composition in Japan.

Hunt(1972)はセグロカモメにおいて雛の死亡要因として隣接個体による殺害が最も重要であるとしている。彼は採食場所までの距離が遠いコロニーでは雛をガードする時間が短くなり雛が殺されやすくなると述べている。また彼と共同研究者達は死亡した雛は巣立ちした雛よりも成長速度が小さいが、これは成長速度の小さい雛が餓死したことを示すのではなく、餌をもらえず空腹になった雛が縄張りの周辺をうろつきまわって隣接個体に殺されやすい為であるとしている(Hunt, 1972; Hunt & McLoon, 1975; Hunt & Hunt, 1976)。オオセグロカモメでもやはり死亡した雛の成長速度は巣立ちした雛の成長速度より小さかったが、天売島よりユルリ島のほうが成長速度は大きかったにもかかわらず雛の死亡率はユルリ島のほうが高く、かつ隣接個体による殺害の頻度が高かった。いっぽう育雛期において親が縄張りにいる時間比は天売島とユルリ島で差はなかった。よって、Huntらの仮説によって天売島とユルリ島の雛の生存率の差を説明することは困難である。

雛の成長速度が天売島よりユルリ島で大きかった理由もはっきりしない。給餌頻度は両コロニー間で差はなかった。親鳥が雛に与えた餌の構成は両コロニーでかなり異なっている。雛に与えられた餌についてペリットとして吐き戻される部分(鳥の足、翼、貝殻など、Watanuki, 1984を参照)を除外した部分の単位湿重量当たりエネルギー量を表3-15に示す。表3-4と表3-15から平均的な餌の単位湿重量当たりのエネルギー量を求めると、天売島では1.77kcal/g, ユルリ島では1.91kcal/gと若干ユルリ島の方が高い。ところが、雛あるいは親が吐き戻した餌のサンプルが一回の給餌量と等しいと仮定して一回の給餌当たりに与えられるエネルギー量を推定すると天売島では112.4kcal, ユルリ島では64.9kcalと天売島のほうが大きくなる。ただし、魚や貝を食べた場合通常2羽以上の雛によって分けられるのでサンプルの重量は給餌量よりも小さくなるため、ユルリ島の値は過小評価されている。要約すると、コロニー間の比較において明らかになったことは、コロニー間の食性変異には餌の利用可能性の地域差には餌の利用可能性の地域差と同時に採食テクニックの”文化的”な変異も関連しているらしいこと、種内捕食のテクニックが見られる天売島のコロニーでは同種の成鳥による雛の捕食によって雛の生存率が低くなっていることの2点である。

第4章 オオセグロカモメのコロニー内変異

4-1 はじめに

カモメ属の食性、採食行動のコロニー内変異の研究はセグロカモメなどでおこなわれており、性差、年齢差、個体差が存在する。。

性差としてセグロカモメでオスはメスより大きな餌を食う(Pierotti, 1981), オスは塵捨て場で採食する傾向がメスより強い(Monaghan, 1980; Sibly & McCleery, 1983a), 同種の雛を食うのはすべてオスである(Henley, 1979, cited in Sibly & McCleery, 1983b), メスはオスよりもイガイをよく食う(Niebuhr, 1983)などと報告されている。

年齢差についてはセグロカモメで亜成鳥は成鳥よりもランクの低い周辺の塵捨て場で採食する傾向がある(Monaghan, 1980), 亜成鳥は成鳥よりも採食場所を変えやすい(Davis, 1975), 亜成鳥は塵捨て場では成鳥よりも採食能力が低い(Greig et al., 1983), 成鳥は塵捨て場では亜成鳥よりも攻撃的で他の個体を排除することが多い(Burger, 1981a), ワライカモメで海面での採食において亜成鳥は成鳥よりも成功率が高い(Burger & Gochfeld, 1983), 亜成鳥が良く種内捕食をする(ティンバーゲン, 1975)ことが知られている。しかしながら成鳥になってからの年齢と食性の関係はまだ研究されていない。

個体差としては、オオカモメでペリット分析によってペア間に食性の変異があることが知られている(Harris, 1965) ほかセグロカモメではペリット分析によって同種の雛を捕食するのは極限られた個体であること(Parsons, 1971), テレメトリー法を使った個体追跡によって採食場所が個体毎に異なっていること(McCleery & Sibly, 1986)が報告されている。

このような性間、年齢クラス間、個体間で見られる食性の変異をもたらす要因に関しての仮説はいくつか出されている。まず食性の性差は体のサイズの性的2型に関連しているとする考えがある。すなわちカモメ属では一般にオスの方がメスよりも大形であり(Ingolfsson, 1969; Harris & Jones, 1969; Coulson et al., 1983), そのためオスのほうがメスよりも大きい餌を処理できる(Harris & Jones, 1969; Pierotti, 1981), オスのほうがメスよりも塵捨て場で優位であり採食速度が大きいので塵捨て場で採食する傾向が強い(Monaghan, 1980; Sibly & McCleery, 1983a)と推定されている。一方このような食性

の性差はメスの産卵時における栄養要求と関連しているとする説もある(Niebuhr, 1983)。

進化的時間尺で考えると因果関係は逆にとらえられる。このような表現型の性的2型が性選択(Ingolfsson, 1969; Pierotti, 1981)、あるいは性間での餌をめぐる競争 (Harris & Jones, 1969; Niebuhr & McFarland, 1983) の結果として進化したととらえられる。ただしどちらの選択圧が働いたのかについてはまだ論議がある。

亜成鳥と成鳥の差は同様に塵捨て場のように狭い場所に餌が集中して分布する餌場での直接的競争能力の差によって説明されるが(Monaghan, 1980; Burger & Gochfeld, 1983) 加えて採食能力の年齢による向上も関連していると示唆されている(Greig et. al., 1983)。オオセグロカモメでも肩魚を採食する時は成鳥の方が亜成鳥、幼鳥より優位である(表2-2)。

性-年齢クラスに依存しない食性の個体差、あるいは個体の食性の特殊化の原因としては、形態、採食技術、競争能力などが予想されているが(McCleery & Sibly, 1986) まだ確認されてはいない。

一方このような食性の変異が繁殖行動、繁殖成功とどう関連しているのかについての研究はまだなされていない。Trivers(1972) は両親による子に対する投資(Parental investments)を将来の子供に投資する能力を消費してある子供の生存のチャンスを増加させる全ての投資と定義した。しかし、この定義によった両親による子に対する投資量を測定するのは実際には甚だしく困難であり現実的ではない。この研究では、いままでの海鳥の繁殖行動の研究(Montevecchi & Porter, 1980; Burger, 1981c,d; Pierotti, 1981; Butler & Butler, 1983) に従い繁殖成功に関わってくる可能性がある行動、つまり、縄張りにいる時間比(抱卵期 TIN 、雛の日齢が10日以下、 $T < 10$ 、雛の日齢が10日以上、 $T > 10$)、抱卵時間比、 IN 、雛の日齢が10日以下での抱雛時間比、 Br (10日以降では抱雛しない)、給餌頻度、 Ff 、雛の日齢が10日以降での両親とも縄張りを離れていた時間比、 PAB (10日以前では必ずどちらかの親が縄張りにいる)、を親によるケアとして測定した(図1-3)。

これらのケアと卵、雛の生存率との関係はカモメ、アジサシ属では一部の研究(Butler & Butler, 1982; Nisbet, 1973)を除いては研究されていない。また縄張り面積、繁殖時期も子の生存率を決める重要な”親による間接的な投資”と見なされ(Hunt & Hunt, 1976)、これらも考慮した。この研究では図1-3に示したように食性とケア同志の関連性、ペア内でのオスのケアとメスのケアとの関連性、及び食性とケアが繁殖成功にどのように関

わっているのかについて分析したい。

この章では天売島のオオセグロカモメの食性のコロニー内変異特に性差と個体差について、それらの実態を明らかにし、変異の要因について若干の考察を加え、食性の変異と繁殖行動と繁殖成功との関連性について論ずる。調査した個体は全て成鳥であり以上で述べたような年齢クラスによる食性の変異は研究できなかった。

4-2 方法

4-2-1 調査地と調査期間 調査は84年と85年の4-8月まで既に述べた天売島のコロニー（図2-1）でおこなった。営巣環境などについては2章と3章で述べた。このコロニーでは Surper Normal Clutch(Hunt, 1980) は発見されておらずメス-メスペア（上田、1985）はなかったと思われる。また少なくとも個体識別していたペアは全て一夫一妻であった。

4-2-2 直接観察 自動マーキング装置によって抱卵中のペアのうち少なくとも一方にピクリン酸でマークして個体識別した。これによってシーズン中はコロニー内にいるかぎりは確実に個体識別できた。この自動マーキング装置は、巣の直ぐ脇に支柱をたて小さな染料入りのカップをつるし、親が抱卵すると引き金落ちてカップがひっくりかえって染料が首か背中にかかるものである。マーキングする時には模擬卵を使い卵の破壊、壊死をさせた。

一部については箱わな（60x100x80cm, 漁網製で抱卵すると引き金落ちて蓋が閉まる）で抱卵期に捕獲し計測とマーキングをした。天売島で1個体大黒島で6個体の死体の計測もおこなった。性はTinbergen(1959), Burger & Beer(1975)に従って行動から判断し、交尾時に上に乗った個体をオスとし、また求愛給餌も性の判別に補助的に役立てた。死体については解剖し生殖腺から判断した。

観察はコロニーの縁から 50 m程離れた斜面上部に建てた木製のブラインドから天候が許す限り主に 05:00から19:00 までプロミナー(20 倍)と双眼鏡(8倍)を使っておこなった。各個体が縄張り内にいたかどうか、抱卵していたか、抱雛していたか、を15分おきに記録し、全観察点数に対する各行動の観察点数の比率から縄張り内にいた時間比(T)、抱卵時間比(IN)、雛の日齢が10日以下での抱雛時間比(Br)をもとめた。同様

にして日齢10日以降で両親共に縄張りにいなかった時間比(PAB)をもとめた。給餌期には親が雛に与えた餌の種類を記録し、大まかな餌のサイズを嘴峰長(55mm)を基準にして推定した。先に述べたようにオオセグロカモメは餌を吐き戻しても雛が食べないと、親が飲みこんで後で再び給餌することがよくあるが、この repeat feeding は給餌回数に含めず別に記録し、実際の給餌頻度(F f/h r)をもとめた。84年には給餌中の雛の行動を調べるため各給餌場面で雛が餌ごい行動をしていた時間(Begging time)と餌をついばんでいた時間(Handling time)(Hunt & McLoon, 1975)をテープレコーダーで記録し後でストップウォッチで測定した。

餌の種類は可能な限り詳しく記録したが、種まで判別できなかった場合、底魚、浮魚、貝、カニ、ヒトデ、ウニ、残飯、屑魚、鳥の内臓、海鳥の雛等と記録した。そこまでも判別できなかった場合は魚、鳥、海産無脊椎動物、廃棄物とした。親どうしの餌の受け渡し、他の個体による餌の略奪なども記録した。

ある個体が1回に縄張りを離れていた時間を Absence Duration(AD) とし採食時間の目安とした。給餌がなされた場合はその直前のADをその餌を得るために費やした時間の目安とした。もちろん縄張りを離れていた間ずっと採食していたとは限らず、休息もしていたと考えられるが、ここではADは採食時間を反映すると仮定した。McCleery & Sibly (1986)はセグロカモメをテレメトリイ法で追跡し、縄張りを離れていた時間の内 10-20% が休息に費やされることを明らかにしている。

コロニー内の一部(30x40m)をペンキで岩につけたマークと金属性のくいとで2x2mに区切り巣位置と縄張りのマッピングをした。縄張りの境界で起こることが多い Stem-Pulling, Choking, Upright, Dash, Attack(Tinbergen, 1959; Burger & Beer, 1975)に注目し、特に隣接個体との攻撃的な出会いの場面でおこった行動をマッピングし最外殻を結んで縄張りとした。縄張り面積は抱卵中は減少するので(Burger, 1980)ここでは育雛期の縄張り面積を測定した。

84年に27ペア、85年に26ペアを個体識別したが、そのうち84年は6ペア、85年は3ペアが抱卵中に巣を放棄するか繁殖失敗し、給餌期の観察ができなかった。のべ観察時間(ペアx時間)は84年には抱卵期 2,100, 育雛期 2,400, 85年には抱卵期 1,700, 育雛期 3,900ペア時間であった。

4-2-3 食性 4月下旬から8月下旬まで5日毎にコロニーを見回り、各巣毎にベ

リットと食い残しを全量採集した。ここでは特に餌タイプを魚、鳥、海産無脊椎動物、その他にわけ、かくカテゴリーに属するペリットと食い残しの出現率を求めた。2-2-3で述べた方法と若干異なる点は、一回のサンプリングにおいて同じカテゴリーにはいる何個かのペリットを回収した場合その個数を記録し、その個数比で出現率を求めた点である。ひとつのペリットや食い残しはほとんどすべて1種類の餌タイプから成っていた。全体で84年には71巣、85年には63巣を調査したが、抱卵中に繁殖失敗や巣の放棄があり給餌期のサンプリングができたのは84年に51巣、85年に52巣であった。2章で述べたように見回り時にコロニー内に落ちていた餌を採集し湿重量を計った。このように食性の変異は、性差は雛へ与えた餌の分析によって、個体差は直接は雛に与えた餌から、間接的にはペア間の差としてペリット分析によって調べた。給餌内容とペリットから判断した餌内容には後で述べるように良い相関があった。オオトウゾクカモメでは給餌内容は必ずしも親あるいは非繁殖鳥が食べた餌内容と一致しない(Furness & Hislop, 1982)が、このオオセグロカモメの研究では、このように親の食性を反映すると考えられる縄張り内のペリットと食い残しと雛に与えた餌の間に良い相関があったので、親の食性と雛に与えた餌はほぼ等しいと考えた。

4-2-4 繁殖成功 2章で述べたように、初卵産卵日、一腹卵数、ふか雛数、10日齢までの雛の生存数、巣立ち雛数をペア毎に調べた。死亡要因についても2章で述べたように記録した。2章で述べたように84年と85年で繁殖成功に大きな差はなく、また食性も若干の相違(綿貫、未発表)を除いて84年と85年で大きな差はなかったので84年と85年のデータを合わせて分析した。

4-2-5 統計検定 頻度の検定は χ^2 検定、グループ間の変数の差の検定はU検定かANOVAでおこなった。またふか日などの分布の差はKolmogorov-Smirnovの2試料または1試料検定で検定した。各変数間の相関関係はピアソンの相関係数(r)をもとめ、 r の有意性を t 検定で検定した。回帰性はANCOVAを用いて分析し、多変量の場合は全変数モデルとステップワイズ法の両方をつかって重回帰分析し(田中、臨本、1983; ケンドール、1981)回帰係数は t 検定、寄与率はANOVAで検定した。相関分析、重回帰分析においては比率変数(p)は $\arcsine \sqrt{p}$ (逆正弦変換)で巣立ち数は $\sqrt{x+0.5}$ (平方根変換)で変換して正規性を持たせた(Sokal & Rohlf, 1981)。

4-3 結果

4-3-1 食性のコロニー内変異

①性差 3章で述べたように天売島と大黒島でオオセグロカモメの大きさに差はなかった。なので両島のサンプルを一緒にすると、他のカモメ属同様にオスのほうがメスよりも大きかった(表4-1: 体重, $U=1$, $P<0.05$; 嘴峰長, $U=2$, $P<0.05$; 嘴峰高, $U=0.5$, $P<0.05$; 頭+嘴峰長, $U=1$, $P<0.01$; ふしよ長, $U=2$, $P<0.01$; 翼長, $U=5.5$, $0.05<P<0.1$)。長さのディメンションではオスはメスの1.1倍であった(図4-1)。

雛に与えた餌を魚、海産無脊椎動物、廃棄物、鳥の4つのカテゴリーにわけて性差をみると(表4-2)、オスは魚のほか鳥もよく給餌したがメスはほとんどが魚でありまたオスに比べ海産無脊椎動物をよく給餌した(性差、 $\chi^2=188.07$, $df=3$, $P<0.01$)。特に海鳥を捕食し雛に与えるのはほとんどオスに限定されていたのは注目される。また魚について少なくとも科まで識別できた場合についてのみ考えると、メスは比較的頻繁にマイワシを給餌したのに、オスはマイワシのほかホッケ、エゾメバルなどもよく給餌した(表4-3, $\chi^2=25.96$, $df=6$, $P<0.01$)。このようにオスはメスよりも大形であってオスは海鳥の雛もかなり捕食していたがメスはほとんど魚のみに依存し、オスは浮魚のほか底魚も食っているがメスは浮魚をよく食っていた。

②個体差 直接観察法によっても(Appendix 2)ペリットの分析によっても(Appendix 3)、食性にははっきりした個体差、ペア間の差があり、鳥をよく食う個体、海産無脊椎動物をよく食う個体など様々であった。ここでは特に顕著な個体差がみられた給餌内容中の鳥の比率について検討する。まず、給餌行動の観察が不十分だったペアを除いて個体毎に給餌内容中の鳥の比率を高い方から並べて図4-2に示す。メスは1985N年のNo16を除き殆ど全ての個体は鳥を給餌しなかった。一方オスでは鳥の比率が100%から0%まで連続的に変化していた。

オスで観察時間が長かった個体についてもう少し詳しく示したのが図4-3である。1日に少なくとも1回あるカテゴリーの餌を給餌した場合1つのマークで示す。常に鳥を食っていたのはNo5, No13, No15でありシーズン始めから終わりまで鳥を給餌し続けた。特

表4-1 オオセグロカモメのオスとメスの形態計測値。天売島と大黒島のデータ。

Table 4-1. The body measurements of male and female Slaty-backed Gulls. All units are given as mean $\pm$ SD and sample sizes are in parentheses. Data were collected at Teuri Island in 1985 and Daikoku Island in 1986.

	Male	Female
Body weight(g)	1336 $\pm$ 145(6)	1123 $\pm$ 104(3)
Bill length(mm)	58.4 $\pm$ 3.9(8)	52.2 $\pm$ 1.8(5)
Bill depth(mm)	22.1 $\pm$ 1.4(8)	19.1 $\pm$ 0.6(5)
Head and bill length(mm)	135.5 $\pm$ 4.5(8)	123.3 $\pm$ 4.9(5)
Tarsus length(mm)	71.2 $\pm$ 2.7(8)	65.5 $\pm$ 2.4(5)
Wing length(cm)	44.9 $\pm$ 1.2(7)	43.2 $\pm$ 1.1(5)

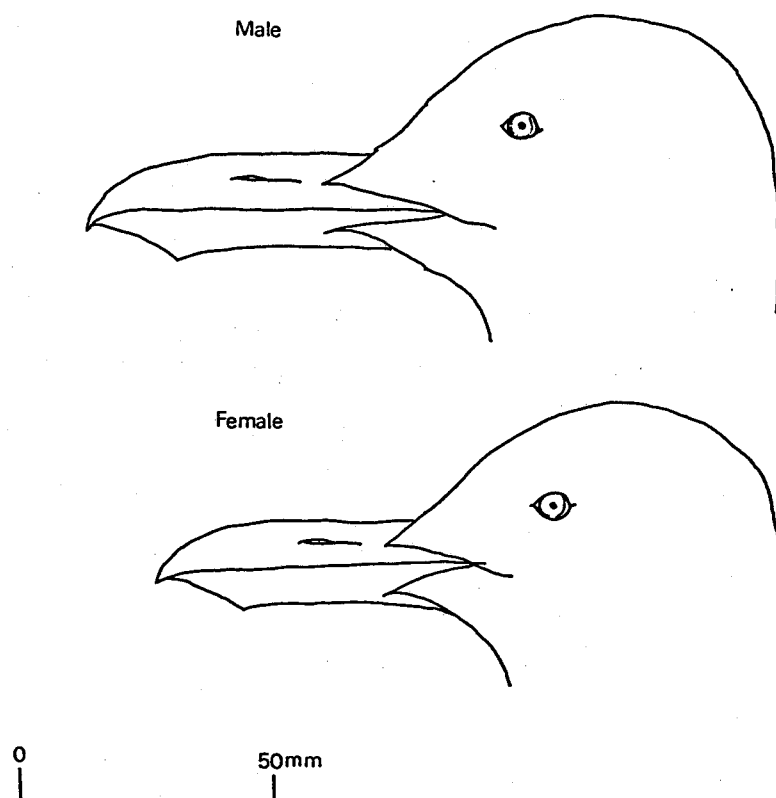


Fig. 4-1. Head and bill of male and female Slaty-backed Gulls.

図4-1 オオセグロカモメのオスとメスの頭部の大きさ。

表4-2 オスとメスが雛に与えた各餌タイプの出現数と割合。

Table 4-2. Number of food loads delivered to chicks by male and female gulls with percentage occurrence in total diet in parentheses. Unidentified items are excluded. See appendix 3 also.

Food type	Male	Female
Fish	451(58.1)	442(79.6)
Marine invertebrates	15(3.3)	41(7.4)
Garbage	76(9.8)	62(11.2)
Chicks or entrails of seabirds	234(30.2)	10(1.8)

表4-3 オスとメスが雛に与えた魚の構成。括弧内は出現率。

Table 4-3. Number of food loads with each fish species delivered to chicks by male and female gulls with percentage occurrence in parentheses. Unidentified fish was excluded.

Species	Male	Female
<i>Sardinops melanosticta</i>	92(33.5)	121(51.1)
<i>Ammodytes personatus</i>	13(4.7)	17(7.2)
<i>Cololabis saira</i>	1(0.4)	1(0.4)
<i>Pleurogrammus</i> sp.	64(23.3)	35(14.8)
<i>Sebastes</i> sp.	73(26.6)	46(19.4)
<i>Pleuronectidae</i>	16(5.8)	8(3.4)
<i>Hexagrammos</i> sp.	7(2.5)	-
<i>Cottidae</i>	9(3.3)	9(3.8)

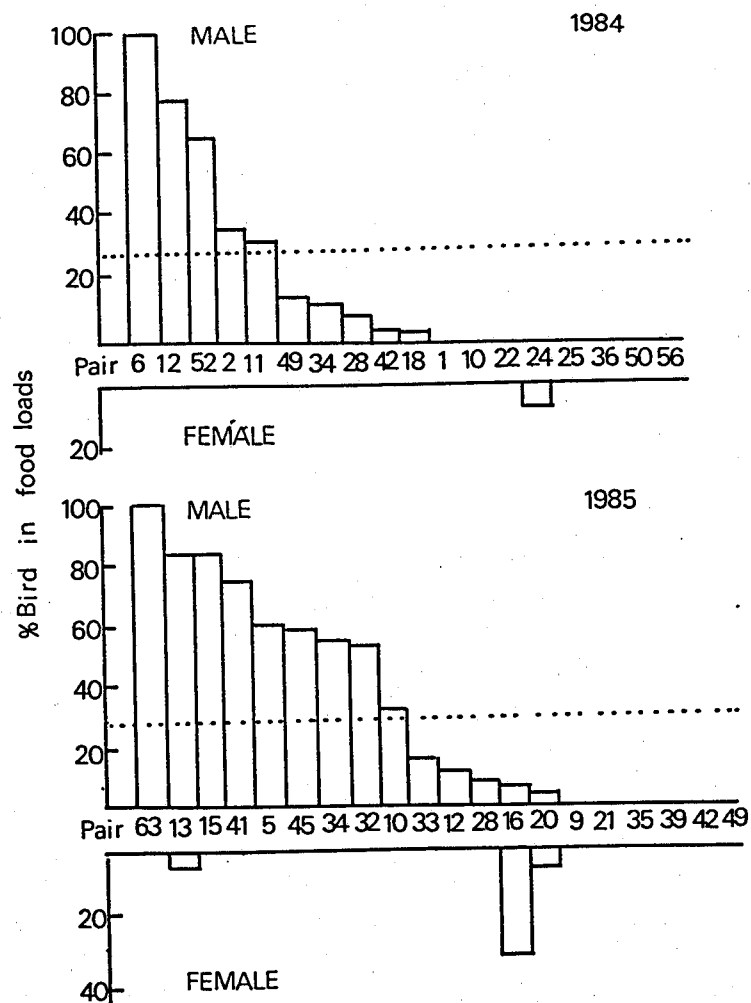


Fig. 4-2. Percentage occurrence of seabirds in food loads brought to chicks by male and female Slaty-backed Gulls. Dotted lines show the mean value for male gulls.

図4-2 オオセグロカモメのオスとメスが雛に与えた餌のうちの鳥の比率。
点線はオスの平均値。

Nest no.	5	8	9	10	12	13	15	16	34	33
Date										
10 Jun.		P	B	B	F					
11		■	P	B	F	■				
12	▲	B	B	B	B	■				
13	▲P		PB	B	F	■	▲	F		
15	B	B	P	P	O	■B	◆B	P		
17	◆P	B	PB	P	B	■	▲	P		P
18	B▼▲	B	P	B	P	F	▲▼	PB		F
20	■	B	P	B	PB	■	▼■	P	F	F
22	◆F	B	PB	B	P		▲		F	F
25	■	▲	B	B	B	■	▼B	P	F	B
26	■		F		PB	■	▲B	P	F	O
27	■B	B	B	B	B	■		B		O
28	P	F	PB	▼	P	■P	▲	P	F	B
1 Jul.	P	B	B	▲		■	▲	O	F	O
3	■									
5			F			▼				
6	■	O	B	F	P				◆F	
7		O	B		▼P	▲■			F	
8	▼	F	F	▼	BO	▲■		▼B	■	O
9	■	O	B	B	B	■	▲	F	▲■	
11			B	◆	▼	■	◆	B	◆	▼O
13			B					F		O
12			F	◆	▼O		▲	▼F	▼	▼
16			O	▼		▲■	◆		▲■	O
17			B	O	▼F	■			▲▼	BO
19			P O	▼	▼	■	▲		▼	O
21	■		B O	B	F	■		F	■	O
25			F	◆	B				■	▼O

Fig. 4-3. Seasonal changes in the type of food loads brought to chicks by selected male Slaty-backed Gulls in 1985. One symbol indicates one or more food loads of the same type. Symbols used: ▲, gull chicks; ▼; Rhinoceros Auklet chicks; ■, entrails of seabirds; ◆, unknown bird; F, unknown fish; P, pelagic fish; B, bottom-living fish; O, garbage.

図4-3 オスのオオセグロカモメが雛に給餌した餌タイプの時間的変化。1日に2回以上同じタイプの餌を給餌してもひとつのシンボルで示す。▲カモメ雛；▼ウトウ雛；■鳥の内臓；◆不明鳥；F不明魚；P浮き魚；B底魚；O生ごみ。

に No13 はほとんど鳥の内臓だけを給餌した。一方 No8, No9, No16 は殆ど魚のみを給餌しており、No33は魚の他廃棄物をよく給餌した。No10, No12, No34 はシーズン初めには魚のみを給餌していたが後半には食性を変化させ鳥も給餌した。よってかなり専門的に一つのカテゴリの餌を食っている個体はシーズンを通じて食性を変えなかったといえる。シーズン前半は魚を食っていたのに後半には鳥も食っていた個体の獲物はウトウの雛が多かった。実際、No10, No12, No34と No5, No13, No15とを比較すると、獲物中のウトウの雛の比率は前者のグループで 57.1%、後者のグループで 8.3% と、前者つまり後半に鳥を食うようになった個体で高かった。これについては後に詳しく分析する。

直接観察できたペアのうちペリットと食い残しも比較的数多く($n>12$)集められたペアについて、両親が給餌した餌内容中の鳥の比率とペリットと食い残しの中の鳥の比率の関係を先に述べたように変数変換して図4-4に示す。84年の No49 は飛び抜けた値を示すのでこれを除くと、84年、85年ともに両者の間に相関があり、84年と85年を合わせると比較的よい相関関係がみられた($r=0.891, n=37, t=11.611, P<0.001$)。このことから直接観察とペリット、食い残しの分析の2つの食性分析方法は互換性があると言えペリットと食い残しの分析しかできなかったペアについても給餌内容をかなり正確に推定できるものと考えられた。図4-4に示したように鳥の比率が両親あわせた給餌内容中で20%を越すとペリット-食い残し中では30%を越す。

ここでは次に上げる2つのやり方で鳥を食う”性質”と他の特性との関連を分析した。一つのやり方は、図4-2にしめすように、雛に与えた餌中の鳥の比率が平均値(30%)を越えたオスをハンターオス(以下HMと略す)、それ以外をフィッシャーオス(FM)とし、ハンターオスを含むペアをハンターペア(HP)(ハンターペアの両親あわせた給餌内容中の鳥比率は20%以上であった、図4-4参照)、フィッシャーオスを含むペアをフィッシャーペア(FP)、ハンターオスの配偶者をハンターペアのメス(HpF)、フィッシャーオスの配偶者をフィッシャーペアのメス(FpF)として、幾つかの特性(例えば抱卵時間)をカテゴリ間で比較する方法である。ペリットと食い残しの分析しかできなかったペアについても先に述べたように、図4-4に従ってペリット中の鳥の比が30%を越えた場合ハンターペアとしそれ以外をフィッシャーペアとした。注意すべき点は85年の No16ペアはメスがハンターでありオスがフィッシャーであった事である(図4-2)。このペアはオス、メス分けてあつかう繁殖行動の分析では以上の分類とは別に扱い、繁殖成功の分析ではハンターペアとしてあつかった。もう一つの方法は、各個

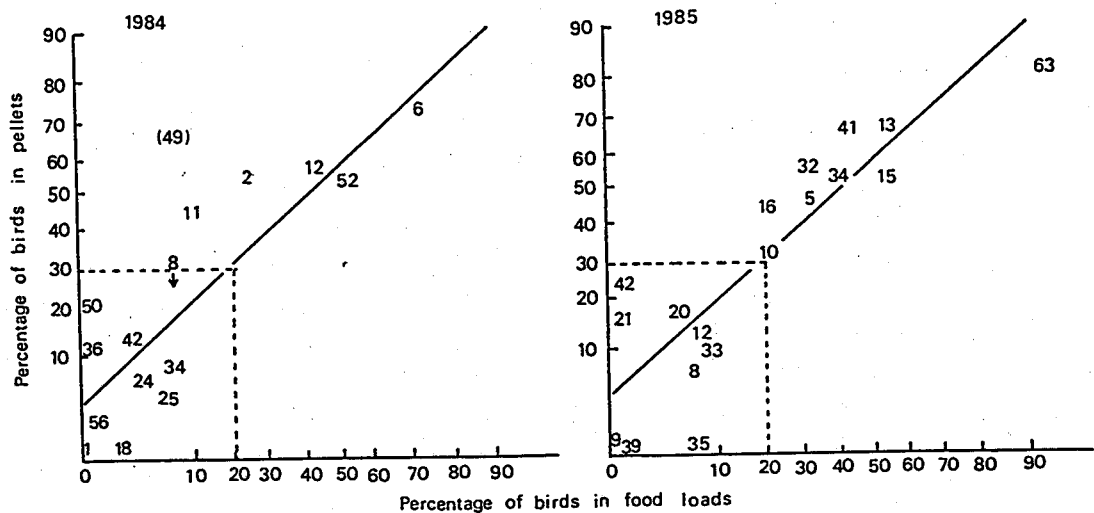


Fig. 4-4. The relationships between the occurrence of seabirds in food loads brought to chicks by parents and the occurrence of bird debris in pellets and food remains. The arcsine transformation was applied to percentage occurrence. Numerals indicate the pair numbers. The pairs enclosed by dotted lines are called as fisher pairs and others as hunter pairs. Pair 49 in 1984 shows extreme value and was excluded in the regression analysis.

図4-4 両親が雛に与えた餌中の鳥の比率とペリット、食い残し中の鳥の比率の関係。番号はペア番号を示す。点線より下にあるペアはフィッシャーペア、上にあるペアはハンターペアとする。

体の餌中の鳥の比率を連続変数として扱い他の特性との関連を相関分析か回帰分析で調べるやり方である。

給餌された魚で底魚か浮魚か判断できたもののなかの底魚の比率と鳥食いの”性質”との関連性をみると、オスではハンターオスの方がフィッシャーオスより底魚の比率が高かった(表4-4、 $\chi^2 = 10.199, df=1, P<0.01$) がメスではハンターペアメスとフィッシャーペアメスの間に差は無かった($\chi^2 = 1.106, df=1, N.S.$)。またフィッシャーオスはメス(H p F + F p F)よりやや底魚の割合が高かった($\chi^2 = 9.897, df=1, P<0.01$)。さらに、餌中の鳥の比率と底魚、浮魚が判断できた魚の中の底魚の比率との相関を、両者変数変換して求めると、オスだけでも($r=0.564, n=29, t=3.549, P<0.01$)メスを含めても($r=0.587, n=58, t=5.426, P<0.01$) 正の相関があった。つまり鳥を頻繁に食う個体ほど底魚を頻繁に食っていた。ただし、これは平均的な傾向であって、まったく鳥を捕食していなかったメスのなかでも80%が底魚であるものから浮魚のみを食っていたものまで様々であった。

獲物の内訳もハンターオスとそれ以外の個体で異なっており、ハンターオスはカモメ属の雛を頻繁に給餌し、また鳥の内臓もよく給餌したが、それ以外の個体は主にウトウの雛を給餌した(表4-5、不明雛を除きオオセグロカモメ雛をウミネコ雛に含めて、 $\chi^2 = 38.11, df=2, P<0.01$)。オオセグロカモメはカモメ属の雛の内まだ小さいものとウトウの雛は丸のみにし、かなり成長したカモメ属の雛は殺した後その場で引き裂いて内臓を食うのが普通であったので(Watanuki, 1982, 1983)、内臓を給餌した時は成長したカモメ属の雛を捕食したのだと推定される。同様の傾向はペリットの分析結果からもうかがえ、ハンターペアはカモメ属の雛を相対的によく捕食し、フィッシャーペアはウトウの雛の比率が高かった(不明鳥類を除きオオセグロカモメの雛とウミネコの雛を一括にしてH P vs F Pで頻度の検定をすると、 $\chi^2 = 14.24, df=1, P<0.01$)。

さらに詳しく見るとハンターにおいてもペア間で獲物に差があった。ハンターとされたペアについてペリットと食い残しの中の各々の海鳥の雛の出現数を表4-7に示す。84年のNo17, No21, No40, 85年のNo13, No25, No28, No63, No47はウトウの雛を頻繁に捕食していた。表4-7以外のデータもくわえて、84年は鳥のペリットの1/3以上、85年は1/2以上(各々各年のウトウの割合の平均値)がウトウの雛だったペアの平均初卵ふか日は5月25日を1として計算すると、 22.5 ± 6.5 (16) 日であり個体群平均 24.0 ± 8.0 (114) 日と大差なかった。

表4-4 ハンターオス、フィシャーオス、ハンターペアメス、フィッシャーペアメスが
給餌した浮き魚と底魚の構成。

Table 4-4. Number of food loads with each fish type delivered to chicks
by hunter males, fisher males, females of hunter pair, and females
of fisher pair. Pair 16 in 1985 was excluded. Percentage occurrence
is in parenthesis. Fish of unknown type was excluded.

Category	Pelagic fish	Bottom-living fish
Hunter males	14(24.1)	44(75.9)
Fisher males	75(48.4)	80(51.6)
Females of hunter pair	55(69.6)	24(40.4)
Females of fisher pair	64(62.1)	39(47.9)

表4-5 ハンターオスとその他が給餌した獲物（海鳥）の構成。

Table 4-5. Number of food loads of each seabird species delivered to chicks by hunter males, fisher males and fisher females. Food loads of the pair 16 in 1985 was excluded.

Prey items	Hunter males	Fisher males and females
BtG chick	40	1
SbG chick	5	0
RA chick	34	19
Entrails of seabirds	76	2
Chick unidentified	51	8

Note; BtG, Black-tailed Gull; SbG, Slaty-baked Gull; RA, Rhinoceros Auklet.

表4-6 ハンターペアとフィッシャーペアのペリット食い残し中の海鳥の残骸の構成。

Table 4-6. Number of pellets and food remains of each seabird species found on the territories of hunter pairs and fisher pairs.

See table 4-5 for explanation.

Prey items	Hnter pairs	Fisher pairs
BtG chick	426	27
SbG chick	23	4
RA chick	185	33
Bird unidentified	103	30

表4-7 各ハンターペアのペリット食い残し中の海鳥の残骸の構成。

Table 4-7. Number of pellets and food remains of each bird species found on the territories of hunter pairs. See table 4-5 also.

Nest no.	BtG chick	SbG chick	RA chick	Unidentified
1984				
2	33	1	2	8
6	1	-	-	15
7	15	-	1	3
12	13	3	-	6
17	21	-	10	2
21	2	-	7	-
40	2	-	14	3
41	16	2	-	-
48	16	2	-	-
52	21	1	1	5
54	12	-	2	-
1985				
13	3	-	6	3
17	30	1	-	-
19	21	-	-	-
25	1	-	19	2
26	16	-	3	-
28	8	-	18	-
32	21	2	1	-
63	23	2	12	-
41	6	3	-	8
47	3	-	12	-

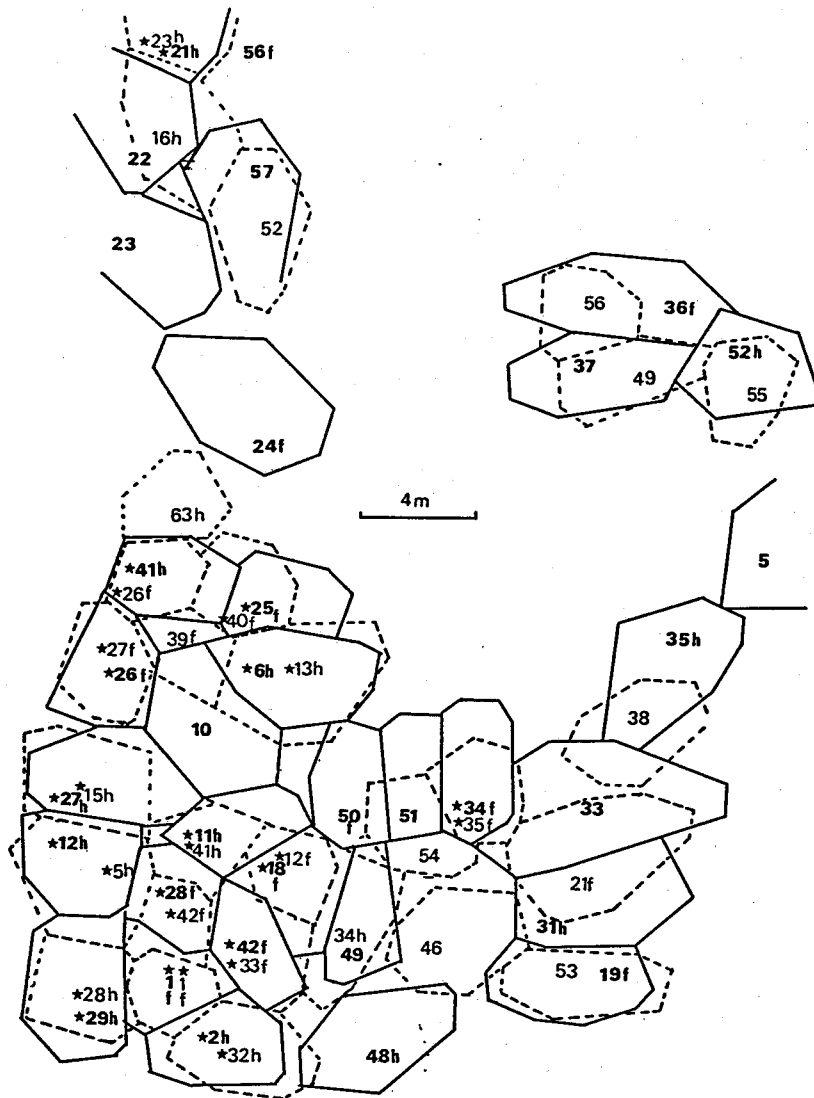


Fig. 4-5. Map of polygonal territories in 1984(solid lines) and in 1985 (dotted lines). The nest positions are shown with the pair number, gross ones are for the nests in 1984 and slight ones are for those in 1985. Pairs ,in which territories in 1984 and 1985 were highly overlapped each other, are indicated by the stars. A hunter pair and a fisher pair is indicated by h and f, respectively.

図4-5 84年(実線)と85年(点線)の縄張り分布。ペア番号で巣の位置を示す。84年と85年の縄張りが大きく重複するペアは星印で示す。ハンターペアはh, フィッシャーペアはfで示す。

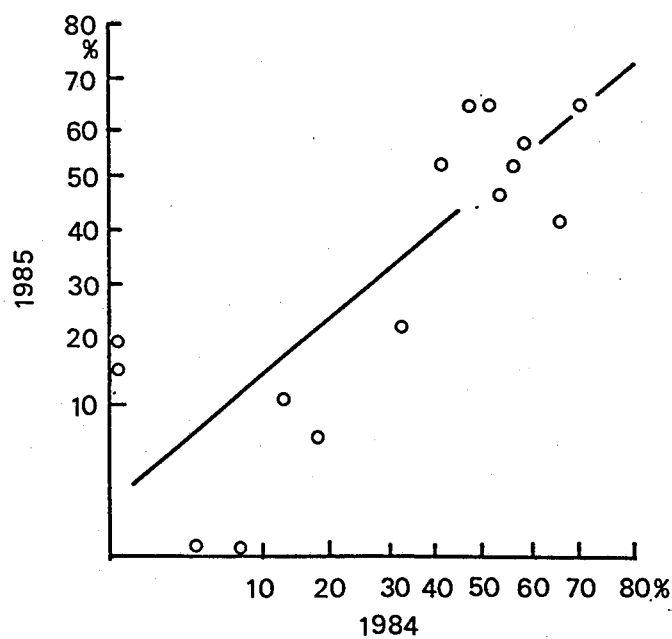


Fig. 4-6. The relationship between the percentatge occurrence of bird debris in pellets and food remains in 1984 and those in 1985 among pairs with stars(see Fig. 4-5). The arcsine transmutation was applied to the percentage value.

図4-6 縄張りが大きく重複するペア(図4-5)における84年と85年のペリット
食い残し中の鳥の比率の関係。

以上の結果から餌中の鳥の比率と他の食性との関連についてまとめる。オスはメスよりも餌中の鳥の比率が高く底魚を食う傾向が見られたがメスのなかでも稀に鳥を食う個体があった。個体毎に見ると、餌中の鳥の比率が高いと底魚の比率が高く、また獲物の中に占めるカモメ属の雛の割合が高い傾向があったが、餌中の鳥の比率が高い個体でもウトウの雛を食う個体もあり、餌中の鳥の比率が低い個体でも底魚を良く食う個体もいた。

③ 縄張りの分布 84年と85年の縄張り位置の分布を図4-5に示す。84年と85年で縄張りにはかなりのオーバーラップが認められた（*で示す）。足輪をつけなかったため同一個体がほぼ同じ場所に縄張りを持ったのかどうかはわからない。オーバーラップしていた縄張りについて食性を84年と85年で比較して見ると、84年にその縄張りのペアがハンターだった場合は85年に同じ縄張りを占めたペアもハンターであり84年にフィッシャーだった場合は85年にもフィッシャーであり例外はなかった（図4-5）。オーバーラップしていた縄張りについて各縄張りに残されたベリット、食い残し中の鳥の比率は、変数変換してやると84年と85年で相関があった（図4-6、 $r=0.793$, $n=15$, $t=4.693$, $P<0.01$ ）。

4-3-2 食性の変異と繁殖行動

① ケアと食性との関連性 まず4-3-1で述べたようにハンターオス、フィッシャーオス、ハンターペアメス、フィッシャーペアメスとカテゴリー分けして、グループ間で親によるケアを比較した。図4-7に1985年に調査したペアのうち長時間観察できたハンター-6ペア、フィッシャー-5ペアおよびメスがハンターであったNo16のペアについて縄張りにいた時間比、給餌頻度及び両親とも縄張りにいなかった時間比の繁殖経過にしたがった変化を5日毎にまとめて示す。縄張りにいた時間比はハンターペアでもフィッシャーペアでもオスの方がメスよりも高い傾向があり、また雛が成長すると縄張りにいた時間比は低下した。縄張りにいた時間比の低下はハンターペアメスで顕著でありハンターオスではほとんど低下しなかった。メスがハンターであるNo16では逆にメスのほうがオスよりも縄張りにいた時間比が高かった。給餌頻度もオスの方がメスよりも高かったが食性と給餌頻度とは関連が無かった。両親とも縄張りを離れるのはハンターでもフィッシャーでも雛の日

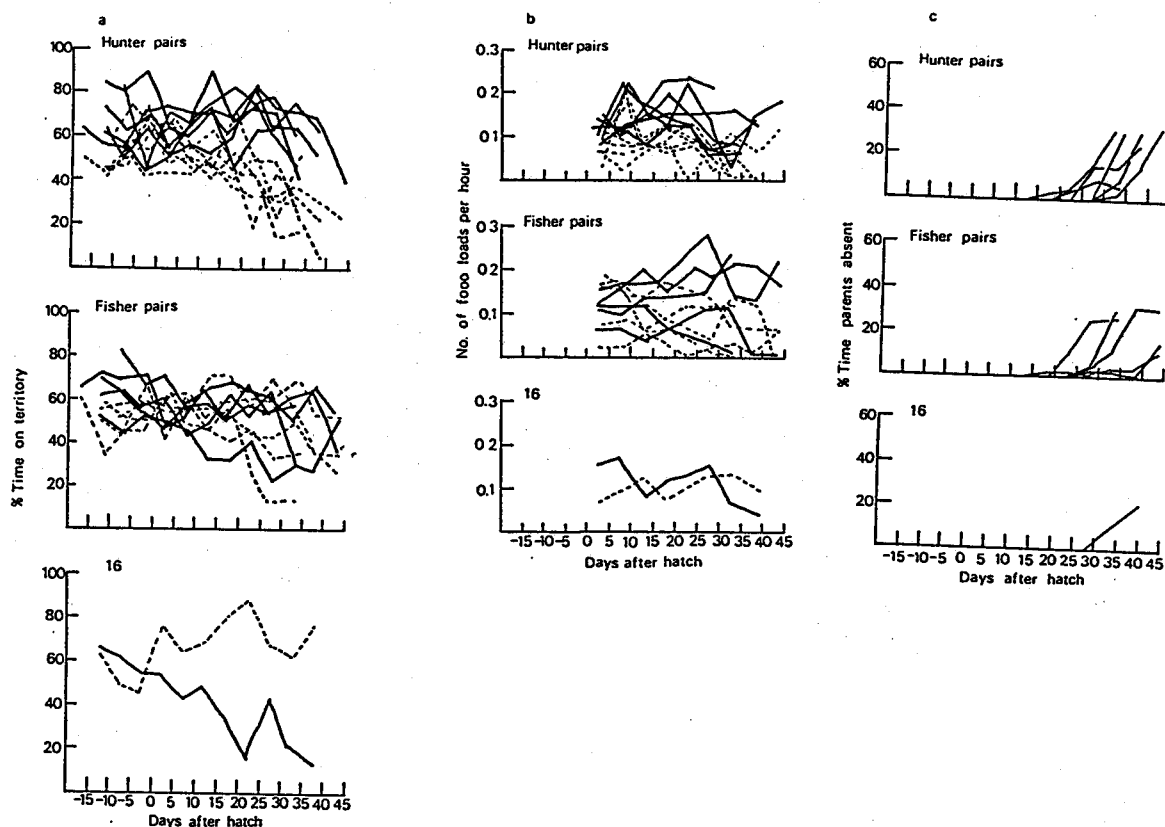


Fig. 4-7. Five days average in (a) territorial attendance, (b) feeding frequency in male (gross lines) and female (dotted lines) gulls and (c) percentage of time both members of parents were absent from the territory as a function of age of the chicks. Data of selected hunter and fisher pairs and pair 16 in 1985 are shown.

図4-7 85年に長時間観察できたペアのケアの繁殖経過に伴う変化を5日毎の平均で示す。(a)縄張りに居る時間比および(b)給餌頻度(各々太い実線はオス、点線はメス)。(c)両親とも縄張りを離れていた時間比。ハンターペア、フィッシャーペア、No16について示す。

齢が20日以降から始まり、その後両親とも縄張りを離れていた時間比は増加した。

直接観察が充分できたペア全てについて、各繁殖ステージ毎にケアをカテゴリー間で比較しても同様の傾向が見られた(図4-8)。抱卵期での縄張りにいた時間比はオスの方がメスより高く(HM vs HpF, $U=44$, $P<0.05$; FM vs FpF, $Z=2.063$, $P<0.05$)、抱卵時間比もフィッシャーペアではオスの方がメスよりも高い傾向はあったがその差は有意ではなかった($Z=1.660$, $0.05<P<0.1$)。ハンターペアでは抱卵時間にオスとメスの差はなかった($U=61$, N.S.)。一方ハンターとフィッシャーの間には抱卵期での縄張りにいた時間比も抱卵時間比も差はなかった(縄張りにいた時間比: HM vs FM, $z=0.922$, N.S.; HpF vs FpF, $z=1.028$, N.S.; 抱卵時間比: HM vs FM, $z=0.798$, N.S.; HpF vs FpF, $z=0.745$, N.S.)。雛の日齢が10日以前での縄張りにいた時間比はどのカテゴリー間にも差は無く(HM vs FM, $z=1.123$, N.S.; HpF vs FpF, $z=0.318$, N.S.; HM vs HpF, $U=55$, N.S.; FM vs FpF, $z=0.516$, N.S.)、雛の日齢が10日以前での抱雛時間比にも差は無かった(HM vs FM, $z=1.030$, N.S.; HpF vs FpF, $z=0.917$, N.S.; HM vs HpF, $U=62.5$, N.S.; FM vs FpF, $z=0.166$, N.S.)。

ところが雛の日齢が10日以後になると縄張りにいた時間比はハンターペアではオスの方がメスより高く($U=11$, $P<0.01$)、ハンターオスの方がフィッシャーオスよりも高かった($z=3.081$, $P<0.01$)、ハンターペアメスの方がフィッシャーペアメスよりも低く($z=2.492$, $P<0.05$)、フィッシャーオスとフィッシャーペアメスでは差は無かった($z=0.390$, N.S.)。給餌頻度はどちらのカテゴリーにおいてもオスの方がメスより高く(HM vs HpF, $U=19.5$, $P<0.01$; FM vs FpF, $z=2.172$, $P<0.05$)、ハンターとフィッシャーの間でも差は無かった(HM vs FM, $z=1.169$, N.S.; HpF vs FpF, $z=0.601$, N.S.)。一腹卵数が3の巣で直接観察できたペアについて総卵体積をハンターペアメスとフィッシャーペアメスで比較すると、ハンターペアメス($278.32 \pm 18.00\text{cc}$, $n=13$)のほうがフィッシャーペアメス($268.34 \pm 20.08\text{cc}$, $n=16$)より若干大きかったが、その差は有意ではなかった($F=1.810$, N.S.)。

次に餌中の鳥の比%Bを連続変数として図1-3に示したような食性とケアの間の関連性があるかどうかをオスとメスそれぞれについて相関分析をした(表4-8)。オスでは鳥をよく食べる程 $T>10$ が大きかったが%Bと $T>10$ 以外のケアの間には強い相関は無かった。オスにおいてもメスにおいても T_{IN} と I_N , $T<10$ と $T>10$ の間には正の相関があった。

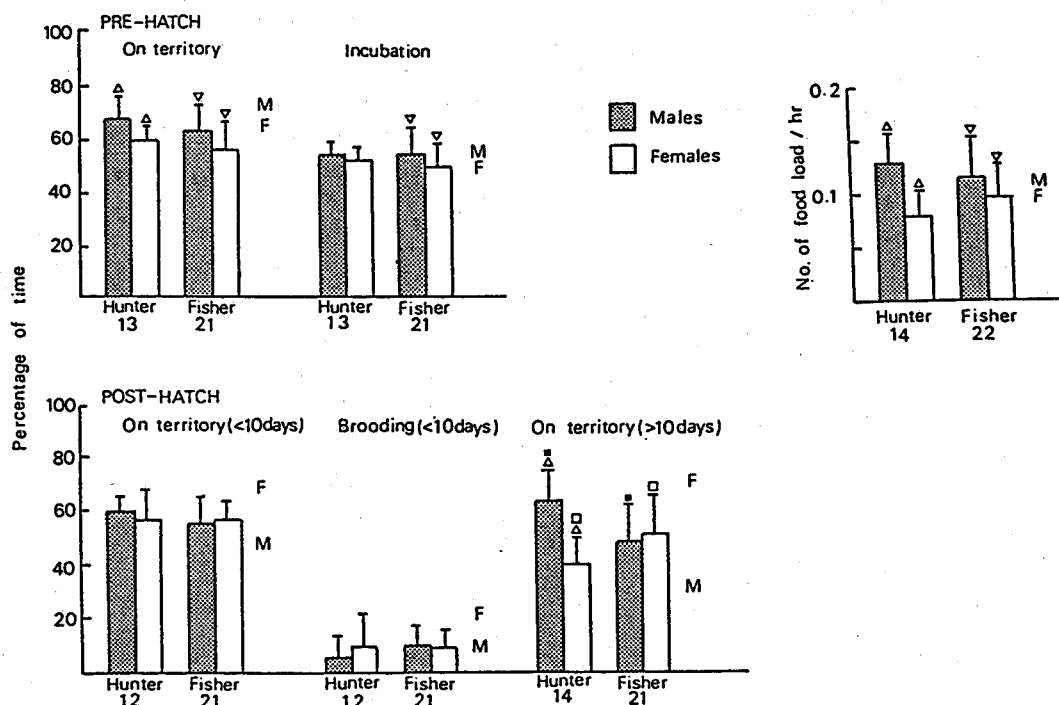


Fig. 4-8. The time investment in territorial attendance, incubation and brooding, and feeding frequencies of male and female gulls in hunter and fisher pairs. Numerals indicate the number of pairs observed. A vertical line on a bar shows 1SD. Within each investment, symbols are used to group sub-sets of means that are statistically different ($P < 0.05$ or $P < 0.01$).

図4-8 オスとメスの縄張りにいた時間比、抱卵、抱雛時間比および給餌頻度。数字は観察したペア数。平均値と標準偏差を示す。平均値に有意差がある場合同じシンボルで示す。

表4-8 食性と各ケアの関連性（ピアソンの相関係数）。有意な相関係数はアステリスキで示す。%B餌中の鳥の比率；T I N抱卵期での縄張りにいる時間比；I N抱卵時間比；T<10雛の日令が10日以前での縄張りにいる時間比；B r抱雛時間比；F f給餌頻度；T>10雛の日令が10日以後での縄張りにいる時間比；E G V一腹卵数が3の巣の総卵体積。

Table 4-8. Relationships between parental cares and food habit in male and female gulls shown by Pearson's correlation coefficient. The arcsine transformation(Sokal & Rohlf, 1981) was applied to percentage value. Test of significance in correlation was done by t-test, and indicated by **($P<0.01$) and *($P<0.05$). Sample size of parameters other than EGV was 33 and that of EGV was 27.

Male						
	%B	TIN	IN	T<10	Br	Ff
TIN	0.25					
IN	-0.11	0.51**				
T<10	0.25	0.20	-0.01			
Br	-0.15	-0.07	0.17	0.42**		
Ff	0.30	0.03	0.12	0.12	0.03	
T>10	0.53**	0.37*	0.02	0.47**	0.09	-0.13

Female						
	TIN	IN	T<10	Br	Ff	T>10
IN	0.74**					
T<10	0.20	0.08				
Br	-0.06	0.15	0.34			
Ff	-0.08	-0.04	-0.01	0.32		
T>10	0.01	0.01	0.38*	0.14	-0.16	
EGV	0.10	0.11	-0.14	-0.50**	-0.42*	0.01

Note: %B, %Occurrence of bird in food loads; TIN, %Time on territory during incubation period; IN, %Time incubating; T<10, %Time on territory during chick feeding period(chick age < 10days); T>10, %Time on territory during chick feeding period(chick age > 10 days); Br, %Time brooding chicks(chick age < 10 days); Ff, Feeding frequency(n/hr); EGV, Total egg volume(cc) of 3 egg clutches.

表4-9 T>10を目的変数、食性、ケアを説明変数とした重回帰分析（ステップワイズ法）による回帰係数を示す。

Table 4-9. Standardized Beta values from stepwise partial regression analysis of the relationship between T>10 and %B and other parental cares. Significance of Beta value was tested by t-test and that of R^2 was tested by ANOVA. See table 4-8 also.

Dependent variable	Independent variable						R^2
	%B	TIN	IN	T<10	Br	Ff	
Male T>10	0.59**	-	-	0.36**	-	-0.36*	0.55**
Female T>10	-	-	-	0.38*	-	-	0.29**

直観的には縄張りにいる時間比が高いと給餌頻度が高くなると考えられるかも知れないが、そのような関係はオスでもメスでも見られなかった。メスでは一腹卵数が3の巣について分析すると総卵体積が大きいと抱雛時間比が低く給餌頻度が小さい傾向が見られた。

カテゴリー間で最も大きな変異が見られた $T > 10$ を目的変数とし食性その他のケアを説明変数として重回帰分析をステップワイズ法で行うと、オスでは% B、 $T < 10$ の重回帰係数(β)が正でありF fの β 値が負でメスでは $T < 10$ の β 値が正であって重回帰分析によってもオスでは鳥を食う傾向が強いほど縄張りにいる時間比が高いといえる(表4-9)。F fの β 値が負であったのは単相関分析の結果とは一致しない。

②採食時間 採食時間を反映すると考えられるADを図4-9に示す。ある餌を給餌した直前のADをその餌の採食時間と仮定して各カテゴリー毎に餌タイプ間のADを比較すると、ハンターオスでは魚を給餌した時のADは海鳥の雛を給餌した時よりも長い傾向があったが(鳥 vs 不明魚、 $F=21.568$, $P<0.01$; 鳥 vs 底魚、 $F=6.083$, $P<0.05$; 鳥 vs 浮魚、 $F=1.468$, N.S.)、海産無脊椎動物と鳥($F=0.610$, N.S.)、廃棄物と海産無脊椎動物($F=0.715$, N.S.)では差が無かった。フィッシャーオスでも不明魚のADのほうが海鳥の雛のADよりも長く($F=7.513$, $P<0.01$)、浮魚のADも底魚のADも海鳥の雛のADよりも長い傾向あったがそれらの差は有意ではなかった(鳥 vs 浮魚、 $F=3.280$, N.S.; 鳥 vs 底魚、 $F=1.810$, N.S.)。一方、海産無脊椎動物、廃棄物と海鳥の雛の三者の間にADの差は無かった($F=0.431$, N.S.)。

ハンターペアメスではADは不明魚の方が海産無脊椎動物よりも長く($F=8.422$, $P<0.01$)、浮魚、底魚も海産無脊椎動物よりも長い傾向は見られたが有意差は無かった(浮魚 vs 海産無脊椎、 $F=2.608$, N.S.; 底魚 vs 海産無脊椎、 $F=1.818$, N.S.)。また廃棄物の方が海産無脊椎動物よりもADが長かったが($F=7.453$, $P<0.05$)、廃棄物と浮魚のADに差は無かった($F=3.099$, N.S.)。フィッシャーペアメスではADは魚の方が海産無脊椎動物よりも長く(浮魚 vs 海産無脊椎、 $F=9.171$, $P<0.01$; 底魚 vs 海産無脊椎、 $F=7.950$, $P<0.01$; 不明魚 vs 海産無脊椎、 $F=12.955$, $P<0.01$)、浮魚は廃棄物よりも長かったが($F=6.251$, $P<0.05$)、廃棄物と海産無脊椎動物の間に差は無かった($F=1.437$, N.S.)。すべてのカテゴリーにおいて不明魚のADが浮魚や底魚よりも長かったが、これはADが長いと消化が進んで魚のタイプが判定しづらくなるという副次的な関係によるものである。一方どのカテゴリーにおいても浮魚と底魚のADに差は無かった(HM, $F=0.234$, N.S.; FM

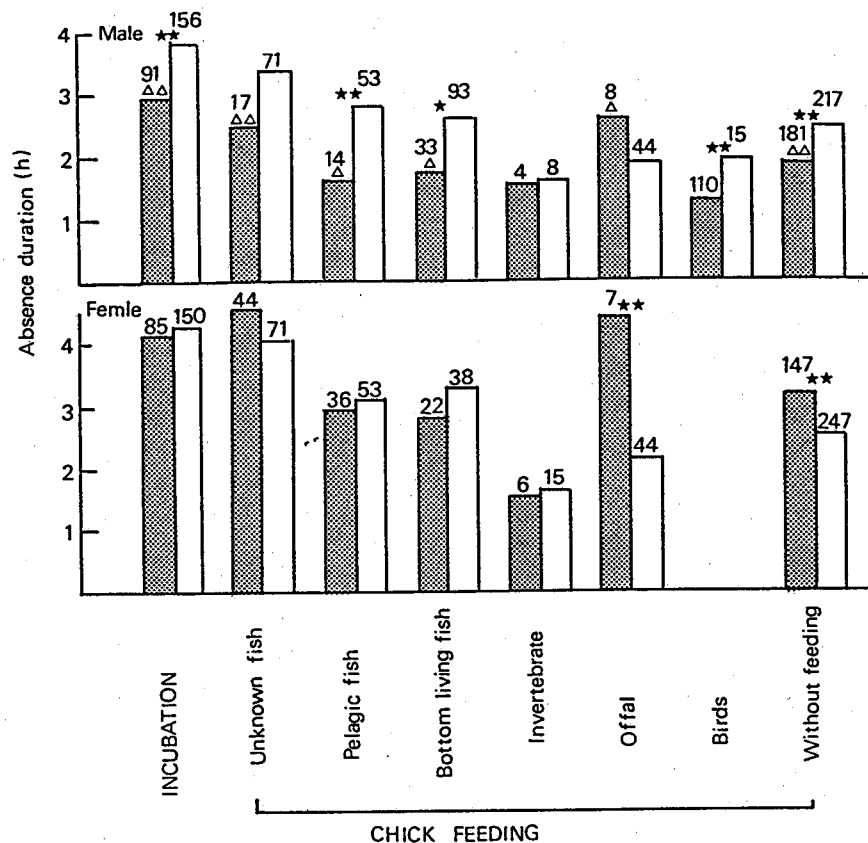


Fig. 4-9. The mean absence duration(AD) yeilding each food type during chick feeding period and that in incubation period in hunter pairs(dotted bars) and in fisher pairs(open bars). Within each category, triangle(s) indicates the significant difference between sexes and star(s) indicate significant difference between hunter and fisher(two symbols, $P<0.01$; one symbol, $P<0.05$). Sample sizes on the top of bars.

図4-9 各餌タイプの餌を給餌した直前の一回に巣をあけていた時間の平均値。抱卵期のデータと給餌しなかった場合のデータも示す。白棒はハンターペア、点棒はフィッシャーペアを示す。三角はオス、メス、星印はハンターとフィッシャーの有意な差を示し、2つは危険率1%、1つは5%。数字はサンプル数。

表4-10 給餌をともなうADの比率。

Table 4-10. The proportion of absence bouts yeilding foods for chicks by hunter males, fisher males, hunter pair females and fisher pair females.

	%	N
Hunter male	50.7	367
Hunter pair female	44.1	263
Fisher male	56.7	501
Fisher pair female	47.8	462

, $F=0.472$, N.S.; $H p F$, $F=0.123$, N.S.; $F p F$, $F=0.358$, N.S.。まとめると、オスでは鳥を食った時のADは魚を食った時より短い傾向が見られ、メスでは海産無脊椎動物を食った時のADは魚を食った時よりも短かった。

カテゴリー間

でADに有意差が見られた場合は図4-9に同じマークで示してある。まず食性による差をオスとメスにわけて調べると、オスではフィッシャーの方がハンターよりも抱卵中のAD ($F=11.963$, $P<0.01$)、浮魚のAD ($F=8.396$, $P<0.01$)、底魚のAD ($F=6.635$, $P<0.05$)、海鳥の糞のAD ($F=9.515$, $P<0.01$)、給餌を伴わないAD ($F=14.413$, $P<0.01$)が長く不明魚においても同様の傾向が見られたが有意差は無かった ($F=3.387$, N.S.)。海産無脊椎動物と廃棄物においてはハンターのADとフィッシャーのADに有意差は無かった (海産無脊椎, $F=0.001$, N.S.; 廃棄物, $F=0.994$, N.S.)。メスにおいてはハンターペアメスとフィッシャーペアメスの間でほとんどのばあいADに差は無かった (抱卵中, $F=0.068$, N.S.; 不明魚, $F=1.034$, N.S.; 浮魚, $F=0.039$, N.S.; 底魚, $F=0.789$, N.S.; 海産無脊椎, $F=0.135$, N.S.)が廃棄物を給餌した時 ($F=9.300$, $P<0.01$) と給餌を伴わなかった時 ($F=8.758$, $P<0.01$) ではハンターペアメスの方がフィッシャーペアメスよりADが長かった。

オスとメスの差を見ると、ハンターペアでは海産無脊椎動物 ($F=0.014$, N.S.) を除く全ての場合においてメスのADの方がオスよりも長かった (抱卵中, $F=15.027$, $P<0.01$; 不明魚, $F=11.255$, $P<0.01$; 浮魚, $F=7.194$, $P<0.05$; 底魚, $F=7.151$, $P<0.05$; 廃棄物, $F=4.867$, $P<0.05$; 給餌を伴わない時, $F=39.530$, $P<0.01$) がフィッシャーペアでは全ての場合においてオスとメスの間にADの差は無かった (抱卵中, $F=2.096$, N.S.; 不明魚, $F=2.784$, N.S.; 浮魚, $F=0.634$, N.S.; 底魚, $F=3.613$, N.S.; 海産無脊椎, $F=0.041$, N.S.; 廃棄物, $F=0.668$, N.S.; 給餌を伴わない時, $F=0.351$, N.S.)。つまりハンターオスのADは多くの場合において他のカテゴリーよりも短かく他のカテゴリーのADは多くの場合互いにほぼ等しかった。。

給餌期における全てのADのうち給餌を伴うADの比率を表4-10に示す。給餌を伴うADの比率はフィッシャーオスの方がフィッシャーペアメスよりも高かったが ($\chi^2 = 7.568$, $df=1$, $P<0.05$) 他のカテゴリー間には差は無かった (HM vs FM, $\chi^2 = 3.067$, $df=1$, N.S.; $H p F$ vs $F p F$, $\chi^2 = 0.933$, $df=1$, N.S.; HM vs $H p F$, $\chi^2 = 2.668$, $df=1$, N.S.)。

各個体の給餌内容中の鳥の比率 (%B) と平均ADを抱卵中 (ADIN) と糞の日齢が10日以前 ($AD<10$), 10日以前 ($AD>10$)に分けて見るとオスでは%Bと $AD>10$ に負

の相関があり ($r=-0.429$, $n=33$, $t=2.644$, $P<0.05$)、 $AD<10$ と $AD>10$ に正の相関があった ($r=0.716$, $n=33$, $t=5.802$, $P<0.01$)。メスでも $AD<10$ と $AD>10$ の間には正の相関があった ($r=0.415$, $n=33$, $t=2.540$, $P<0.05$)。つまりオスでは餌中の鳥の比率が高いほど一回に巣を留守にしていた時間の平均値が低かった。

③ケアの分配 両親がケアをするカモメ属では、オスのケアとメスのケアの間に何らかの関係が期待される (図1-3)。ペア内のオスのケアとメスのケアの関連性について図4-10に示す。 $T<10$ と $T>10$ ではオスが長く縄張りにいるとその配偶者のメスが縄張りにいた時間比は小さくなるといった負の相関があったが ($T<10$, $r=-0.593$, $n=34$, $t=4.166$, $P<0.001$; $T>10$, $r=-0.566$, $n=36$, $t=4.003$, $P<0.001$) 給餌頻度についてはこのような負の相関関係は見られなかった ($r=0.202$, $n=37$, $t=1.220$, N.S.)。全てのケアが測定できたペアについてオスのケアとメスのケアの関係を表4-11に示す。縄張りにいた時間比は TIN , $T<10$, $T>10$ 全てにおいてオスとメスの間に負の相関があり、逆に抱雛時間比には正の相関があったが餌中の鳥の比率と給餌頻度に於いてはオスとメスの間に関連性はなかった。これらの事実は必ずどちらかの親がいないと卵が捕食されてしまうだろう抱卵期、隣接個体による攻撃や種内捕食から雛をガードする必要があると考えられる育雛期には、常にどちらかの親鳥が縄張りにいなければならないという”拘束条件”があることを示唆している。

ところが給餌では配偶者の行動をモニターしずらいためケアの配分ができない、あるいは配偶者のケアを読んで自分のケアを調節することができないのではないかとと思われる。実際に、配偶者が縄張りにいる時に給餌した割合は1985年の長期間観察できたペアにかぎって分析すると、HM, 40.5%; HpF, 43.8%; FM, 32.7%; FpF, 30.8% とそれほど高くは無かった。この頻度はHpFのほうがFpFよりも高かったが ($\chi^2=4.316$, $df=1$, $P<0.05$) そのほかのカテゴリー間では差は無かった (HM vs HpF, $\chi^2=0.321$, $df=1$, N.S.; FM vs FpF, $\chi^2=0.120$, $df=1$, N.S.; HM vs FM, $\chi^2=2.288$, $df=1$, N.S.)。

South Polar Skua (*Catharacta maccormicki*) と Brown Skua (*C. lonnbergi*) においてもケアにはペアのメンバー間に負の関係が認められ、休息時間比 (縄張りにいた時間比) は産卵前においてはオスとメスの間に弱い正の相関があり抱卵中は強い負の相関が、育雛中は弱い負の相関があったと述べられている (Pietz, 1986)。オオセグロカモメではこれと

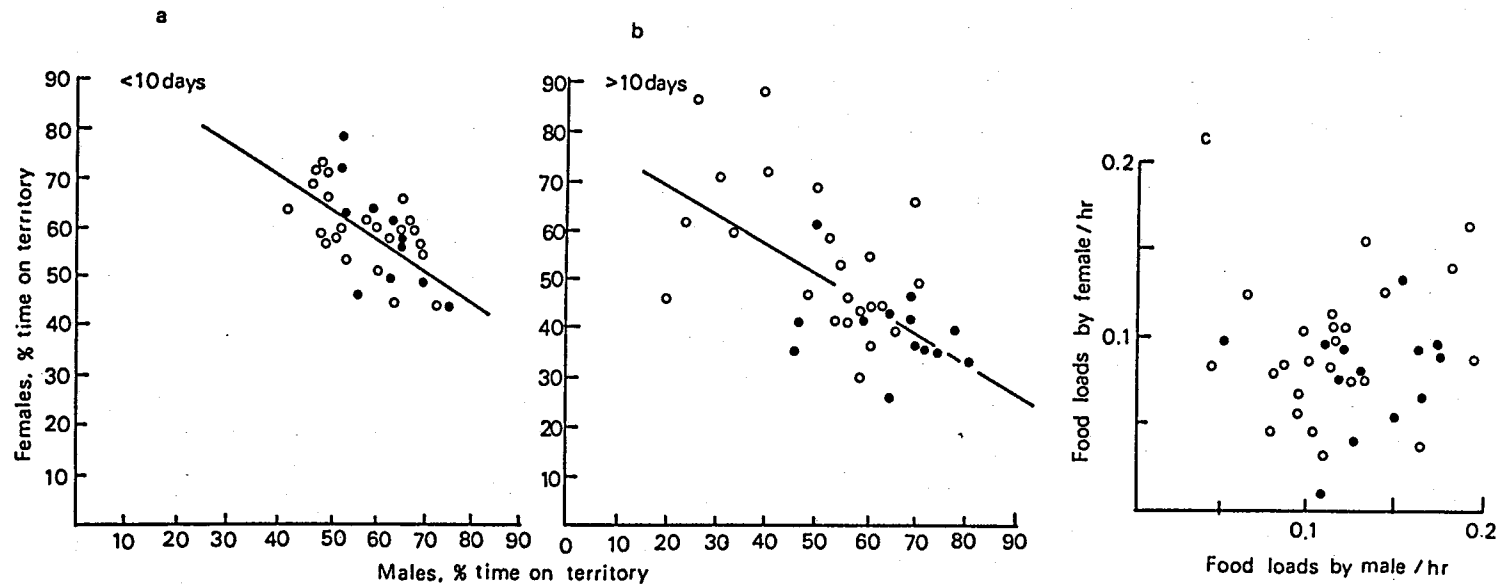


Fig. 4-10. The relationships between male and female parental cares in territorial attendance during chick feeding period((a)chick age <10 days; (b)chick age >10 days) and (c)in feeding frequencies. Open circles and closed circles indicate hunter and fisher pairs, respectively.

図4-10 オスとメスのケアの関係。育雛期における縄張りにいた時間比（(a)雛の日令が10日以前、(b)10日以後）および（c）給餌頻度。白丸はハンターペア、黒丸はフィッシャーペアを示す。

表4-11 ペアのオスとメスのケアの関連性（ピアソンの相関係数）。

Table 4-11. The relationship in cares between pair members shown by Pearson's correlation coefficient. Sample size was 33. See table 4-8 also. The arcsine transformation was applied to percentage values.

	r
%B	-0.049
TIN	-0.380*
IN	-0.944**
T<10	-0.610**
Br	0.573*
Ff	0.095
T>10	-0.703**

表4-12 餌タイプ別の繰り返し給餌の頻度。85年ハンターペアのデータ。

Table 4-12. Difference in the frequency of repeat feedings between food types. Hunter pairs in 1985 were selected in this table.

Sex	Food type	Times of repeat feeding					
		1	2	3	4	5	6
Male	Seabird chick	3	34	24	6	1	1
	Entrails of seabirds	51	8	3			
	Fish	44	19	1			
Female	Fish	86	18	3			

逆に縄張りにいた時間比のオスとメスの相関係数は育雛後期>育雛前期>抱卵期の順であった(表4-11)。オオセグロカモメでは食性の個体変異が給餌期に大きくなりケアの個体変異も大きくなるが雛のガードのためオス-メスのケアの相補性は失われないので給餌期における相関係数が大きいのだと考えられる。

④繰り返し給餌 先にオオセグロカモメはある餌を給餌しても雛がこれを食べないと再び飲みこんであとでまた給餌することがあると述べた(この繰り返し給餌は給餌頻度にはいれていない)。餌タイプによる繰り返し給餌の回数を1985年のハンターペアについて表4-12に示した。タイプ間の差をKolmogorov-Smirnovの2試料検定で調べると、オスが雛を給餌したときの繰り返し給餌回数はオスが雛の内臓を給餌した時($D=0.779$, $P<0.01$)、オスが魚を給餌した時($D=0.338$, $P<0.01$)、メスが魚を給餌した時($D=0.301$, $P<0.01$)よりもおおかった。後で述べるようにオオセグロカモメの雛にとって海鳥の雛は処理しにくく中々飲み込めない餌であり親はこれを再び飲み込むことが多い。吐き戻した餌を隣接個体によって横取りされることが見られ(表4-12のサンプルでは284回吐き戻した内7回餌略奪を受けた)、親は吐き戻した餌を長時間さらさないようにしている。

4-3-3 食性変異と繁殖成功

①食性と繁殖成功 4-3-1で定義したように海鳥の雛を良く給餌したペア(ハンターペア、餌中の鳥の比率が20%以上)と魚を良く給餌したペア(フィッシャーペア、同20%以下)にわけて、ペリットと食い残しの分析によって食性を推定したペアも加えて(判断基準は4-3-1で述べた)、繁殖成功を表4-13と4-14に示す。一腹卵数、巣当たりふ化雛数、巣当たりの10日までの雛の生存数はこのふたつのグループ間で差はなかったが(一腹卵数、1と2の巣は少なかったので一緒にして、 $\chi^2=0.063$, $df=1$, N.S.; ふ化雛数、同じく1と2の巣を一緒にして、 $\chi^2=0.662$, $df=1$, N.S.; 10日雛生存数、 $\chi^2=2.103$, $df=1$, N.S.)、巣当たり巣立ち雛数はハンターペアの方がフィッシャーペアよりも大きい方に偏っていた($\chi^2=7.731$, $df=3$, $P<0.1$)

ふ化率とふ化した雛当たりの10日齢生存率はハンターペアとフィッシャーペアで差はなかったが(ふ化率、 $\chi^2=1.552$, $df=1$, N.S.; 10日生存率、 $\chi^2=0.725$, $df=1$, N.S.)

表4-13 ハンターペアとフィッシャーペアの一腹卵数、一腹雛数、雛の10日齢生存数および巣立ち雛数。

Table 4-13. Clutch size, brood size, no. chicks survived day 10, and no. of chicks fledged per pairs.

No. of eggs or chicks	Hunter pair				Fisher pair			
	3	2	1	0	3	2	1	0
Clutch size	31	6	1	-	31	6	-	-
Brood size	20	17	1	-	16	19	2	-
Chicks 10 days age	14	18	6	-	8	22	6	1
Chicks fledged	8	12	15	3	2	13	12	10

表4-14 ハンターペアとフィッシャーペアの繁殖成功率と雛の成長速度。

Table 4-14. Reproductive success(%) and chick growth(100-500g) shown as mean $\pm$ SD(sample size).

	Hunter pair	Fisher pair
Hatching success(per eggs)	89.6	83.8
Day 10 survival(per chicks)	88.4	84.1
Fledging success(per chicks)	66.3	50.0
Chick growth(g/5days)	169.6 $\pm$ 44.5(66)	151.2 $\pm$ 33.9(59)

）、巣立ち率はハンターペアの方がフィッシャーペアよりも高く ($\chi^2 = 5.003$, $df=1$, $P < 0.05$) 雛の成長速度 (100-500g/g/5days) もハンターペアのほうがフィッシャーペアよりも大きかった (10 g 毎に区切って Kolmogorov-Smirnov の2試料検定 ($n > 40$) をすると、 $D=0.254$, $P < 0.05$)。雛の死亡要因については、ハンターペアでは、種内捕食4、縄張り内で死亡2、種内攻撃2、消失26であり、フィッシャーペアでは、種内捕食10、縄張り内死亡0、種内攻撃3、消失31であった。フィッシャーペアのほうが若干種内捕食による死亡が多かったがサンプルサイズ小さく検定できなかった。つまりハンターペアとフィッシャーペアでは一腹卵数、ふ化率に差がなかったがハンターペアのほうが雛の成長速度が速く雛の巣立ち率が高かった。

②食性と繁殖行動 ふ化日の分布はハンターでもフィッシャーでも個体群全体のふ化日の分布からずれてはいなかった (図4-11、Kolmogorov-Smirnov の1試料検定、ハンターペア、 $D=0.166$, N.S.; フィッシャーペア、 $D=0.190$, N.S.)。両親によるケア及び縄張り面積、一腹卵数が3の巣の総卵体積を表4-15に示す。各々でデータが得られたペア数は異なっておりサンプルサイズが異なっている。両親によるケアをオスのケアとメスのケアの和と考えてハンターペアとフィッシャーペアの差をU検定で調べると、雛の日齢が10日以前における縄張りにいた時間比の和 ($z=0.992$, N.S.) 10日以降における縄張りにいた時間比の和 ($z=0.642$, N.S.) 10日以前における抱雛時間比の和 ($z=0.904$, N.S.)、給餌頻度の和 ($z=0.561$, N.S.) はハンターペアとフィッシャーペアで差は無かった。両親とも縄張りを離れていた時間比はハンターの方が若干大きかったがその差は有意ではなかった ($z=1.567$, $0.1 < P$)。縄張り面積はハンターの方が若干大きかったがその差は有意ではなかった ($z=1.323$, $0.1 < P$)。C/3の総卵体積のハンターとフィッシャーの差をANOVAで調べると両者の間に差は無かった ($F=1.945$, N.S.)。

③餌の栄養価 ハンターペアとフィッシャーペアを比べると給餌頻度などのケアは同じなのにハンターペアの雛の方がフィッシャーペアの雛よりも成長速度が速いことは、餌の栄養価がハンターペアの方が高いか雛の質がハンターペアの方が高いことを暗示している。この研究ではハンターとフィッシャーそれぞれについて一回当たりの給餌内容の栄養価を直接測定することはできなかったが、2章や3章で述べたように海鳥や底魚を給餌したほうが浮魚を給餌したよりも一回当たりの給餌量が大きいと考えられる (表4-16も参照

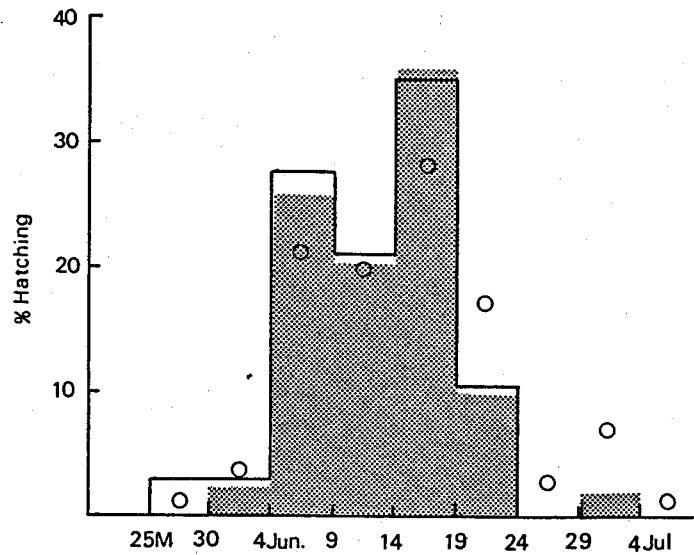


Fig. 4-11. Hatching date of the first chicks in the broods of hunter pairs (dotted bars, $n=38$), fisher pairs (open bars, $n=37$) and total population (open circles, $n=134$). Data in 1984 and those in 1985 were combined.

図4-11 ハンターペア（網点の棒, $n=38$ ）とフィッシャーペア（白棒, $n=37$ ）の初卵ふ化日の分布。白丸は個体群平均（ $n=134$ ）。

表4-15 ハンターペアとフィッシャーペアの両親によるケア、縄張り面積および一腹卵数が3の巣の総卵体積。

Table 4-15. Parental cares(sum of male cares and female cares), territory size and total clutch volume of C/3 clutches of hunter and fisher pairs. See table 4-8 also.

	Hunter pair	Fisher pair
T<10(%time)	118.9 ±6.7(13)	115.9 ±8.0(21)
T>10(%time)	106.5 ±13.4(15)	103.1 ±13.7(21)
%Time both parent absent	6.2 ±6.1(15)	5.3 ±8.7(21)
Br(%time)	21.1±17.4(13)	23.3±11.2(21)
Ff(no/hr)	0.210 ±0.05(15)	0.207 ±0.06(22)
Territory size(m ²)	10.51 ±2.53(22)	9.26±2.94(20)
Egg volume(cc)	279.5 ±20.0(31)	272.7 ±17.5(30)

表4-16 オオセグロカモメの吐き戻しの平均湿重量。

Table 4-16. Wet weight(g) of food loads of Slaty-backed Gulls.

Sardinops	37.8±20.0(6)
Ammodytes	16.7±10.8(4)
Sebastes	52.8±5.9(5)
Black-tailed Gull chick	88.8±33.8(4)
Rhinoceros Auklet chick	127.2±42.9(9)
Seashell and Seastar	21.7±8.9(3)
Garbage	45.2(1)
Entrails of seabirds	50.0(assumed)

）。ハンターペアのメンバーとフィッシャーペアのメンバーが雛に給餌した各餌タイプの頻度を直接観察によって求め表4-17に示す。不明魚は底魚、浮魚が判定できたものから得た比率で底魚と浮魚に分けた。この餌構成と各餌タイプの1回の給餌量（表4-16）、各餌タイプの可食部分のエネルギー量（表3-15）から1回の平均的な給餌エネルギー量を推定すると、ハンターペアの方がフィッシャーペアよりも若干大きかった（表4-17）。

④餌の処理時間 雛が Beggingし始めてからある餌が吐き戻される間での時間を餌が吐き戻された場合に限って Begging time とし、餌が吐き戻されてから雛が全部これを飲み込むか親が再びこれを飲み込むまでの時間を Handling time として表4-18に示す。魚と鳥では Begging time は等しかったが($F=0.094$, N.S.) Handling time は鳥の方が5倍以上長かった ($F=71.590$, $P<0.01$)。鳥の場合魚に比べて引き裂くのが困難でありまた一つの餌サイズが大きいので雛にとっては扱いづらい餌のようにみうけられた。

⑤食性、ケア、繁殖成功 次に餌中の鳥の比率、ケア、繁殖成功を連続変数として分析する（図1-3）。まずはじめに繁殖成功の測度どうしの関連性を調べた。表4-19に示したように一腹卵数はほかの成功度の変数とは関連性が弱かった。巣当たり雛数、10日齢生存雛数、巣立ち雛数は相互に関連性があり、巣立ち雛数と1腹の雛の内成長速度が最大であった雛の成長速度の間にも正の相関があった。ここでは特に巣立ち数とそのペアの雛のうち成長速度が最大であった雛の成長速度を目的変数、食性、ケア、ふ化日、縄張り面積を説明変数として重回帰分析を行った。Hunt & Hunt(1976) は雛の成長速度も雛の生存率を説明する変数として扱っているが、雛の成長速度自体も給餌頻度などケアの結果であると考えてどのケアが雛の成長速度に関わってくるか分析したほうが実りが多いと筆者は考える。つまり雛の生存率と成長速度の相関関係は両親によるケアと”投資”が各々に似たような効果を与えた結果であると考えことにする。表

4-20にオスのケアとメスのケアの和と繁殖成功の関連性、表4-21にオスのケアとメスのケアを分けて、これらと繁殖成功の関連性の分析結果を示す。重回帰分析は全ての変数を取りこんだモデルとステップワイズ法（変数の取り込み基準は回帰係数のF値が2以上）によっておこなった。オスとメスのケアの和については $T<10$ と $T>10$ は100%をこすので逆正弦変換は適用しなかった。表4-20の巣立ち数に関しての結果をみると

表4-17 ハンターペアとフィッシャーペアの平均的給餌内容および1回の給餌で雛が
得る推定カロリー量。

Table 4-17. %Occurrence of each food type in food loads delivered to
chicks by hunter and fisher pairs. Energetic value of mean food
loads is estimated from table 3-15 and table 4-16.

Food type	Hunter pair	Fisher pair
Pelagic fish	27.3	40.2
Bottom-living fish	26.8	34.3
Marine invertebrates	2.9	5.7
Garbage	4.2	16.4
Rhinoceros Auklet chick	8.5	3.0
Black-tailed Gull chick	11.3	0.2
Entrails of seabirds	19.0	0.3
Mean energetic value(kcal)	105.5	93.2

表4-18 魚と海鳥の雛を給餌されたときの雛の平均餌乞い時間、平均処理時間。

Table 4-18. Food begging and handling time of chicks feeding seabirds and those of chicks feeding fish shown as mean $\pm$ SD(sample size).

		Time(second)
Fish	Begging	113.2 $\pm$ 83.1(94)
	Handling	26.3 $\pm$ 36.7(72)
Bird	Begging	121.6 $\pm$ 132.9(12)
	Handling	155.8 $\pm$ 105.9(16)

表4-19 一腹卵数、一腹雛数、巣当たり雛の10日生存数、巣当たり巣立ち雛数、その巣で最も成長速度が速かった雛の成長速度の相互関連性（ピアソンの相関係数）。

Table 4-19. Correlation matrix for clutch size(CS), brood size(BS), no. chicks survived day 10(No10), no. chicks fledged(NoFl), and chick growth(CG). No transformation was applied. Sample size was 27. See table 4-8 for further explanation. *, $P<0.05$; **, $P<0.01$.

	CS	BS	No10	NoFl	CG
CS	1				
BS	0.319	1			
No10	0.166	0.817**	1		
NoFl	0.108	0.502*	0.551*	1	
CG	0.007	0.319	0.285	0.721**	1

、全変数によるモデルでは回帰式は全変動のうち 84%を説明し重相関係数 (R) については F 値が 5.84 なので $H_0: R=0$ は危険率 1% で棄却される。回帰係数 (β) については %B の β 値が 0.44 でこの回帰係数の t 値が 2.89 なので $H_0: \beta=0$ は危険率 5% で棄却されるが、その他の回帰係数については $H_0: \beta=0$ は棄却されない。一方ステップワイズ法によると R^2 は 0.52 と小さくなるが F 値は 22.02 と大きくなり、有意な回帰係数は PAB についてのものである。

どの変数をモデルに取り込むかについての最適な方法は基本的には全ての組合せ ($2^p - 1$) で重回帰分析をおこない満足できる R^2 を与えてくれる最良の変数の組みを選ぶことである (ケンドール、1981)。よって表 4-20 の二つのモデルは両方とも最適なモデルとは言えないかもしれない。ここではある変数の β 値が有意でありしかも”生物学的に”意味のありそうな変数を取りこんだモデルがある程度大きな R^2 を与え、 R^2 に関連した F 値がある程度大きい場合にそれらの変数が繁殖成功に寄与する重要な変数であると考ええることにする。

先の巣立ち数に関して行った分析結果にもどると、一般に両親とも巣にいない時間比が高いと雛が種内捕食や種内攻撃に曝されやすいと考えられており (Hunt, 1972; Graves et al., 1984; Pugesek, 1983)、PAB は巣立ち成功に関わる重要な変数であると予想されたが、表 4-20 の結果は逆に PAB が大きいほど巣立ち数が大きいと示唆しており予想と反する。PAB はそれ以降ではあまり雛が死ぬことはない日齢 20 日以降に観察され、雛が生長すると大きくなるという関係があり (図 4-7) 雛の生存日数が大きく巣立ち率が高い結果として長くなるので、巣立ち数を説明する変数として適当ではないと考えられる。

残るのは %B である。表 4-20 の結果は餌中の鳥の比率が高いと巣立ち数が多いことを示している。先に示したように餌中の鳥の比率が高いと一回の給餌エネルギー量が大きくなるので、その結果巣立ち数が多くなるとするのは筋が通っている。Spaans (1971) はオランダのセグロカモメで、実験的に巣当たり雛数を増加させると餌中の廃棄物の割合が高くなることを示し、これは雛の餌要求量が増えた結果、その要求量を満たす為に容易に手に入る餌である廃棄物を良く採食するようになったためであると結論づけた。オオセグロカモメでは 4-3-1 で述べたように鳥を食う傾向は雛の餌要求量の増加と無関係に個体の特性として決まっているのであって、雛の生存率が高く餌要求量が多いペアがその結果として鳥を良く食うわけではない。

表4-20 繁殖成功と両親のケアの関係。巣当たり巣立ち雛数、その巣で最大の雛の成長速度を目的変数、食性、ふか日、縄張り面積隣接する縄張り数、両親による雛のケアを説明変数とした重回帰分析（(a) 全変数モデル、(b) ステップワイズ法）による回帰係数。

Table 4-20. Standardized Beta values from multiple regression analysis (a, full model; b, stepwise method) of the relationship between reproductive success and food habit, hatching date, territory size, and parental cares. The arcsine transformation was applied to percentage values other than T<10 and T>10. The square root transformation was applied to no. fledglings per nest (Sokal & Rohlf, 1981). See table 4-9 also. Sample size was 22. *, $P<0.05$; **, $P<0.01$.

Independent variable	Dependent variable			
	No. fledgling		Max. chick growth	
Method	a	b	a	b
%Bird in food	0.44*	-	0.56**	0.52**
Hatching date	-0.24	-	-0.30	-0.23
Territory size	-0.06	-	0.34	0.40**
No. cont. territories	-0.16	-	-0.01	-
%Time brooding	-0.22	-	0.05	-
T<10	-0.07	-	-0.29	-0.29*
T>10	-0.33	-	-0.17	-
PAB	0.30	0.72**	-0.22	-
Feeding frequency	0.27	-	0.06	-
Mean egg volume	-0.04	-	0.25	-
R^2	0.84**	0.52**	0.79*	0.76**
F-value	5.84	22.02	4.41	13.65

Note: Hatching date was divided by 5 days period; No. con. territories, no. of territories contiguous to that territory; T<10, sum of %time on territory(chick age < 10 days) of male and female; T>10, the same as T>10 but chick age > 10 days; PAB, %Time both parent absent from the territory.

表4-21 繁殖成功とケアの関係。巣当たり巣立ち雛数、その巣で最大の雛の成長速度を目的変数、オス、メスの食性とケアを説明変数とした重回帰分析（（a）全変数モデル、（b）ステップワイズ法）による回帰係数。

Table 4-21. Standardized Beta value from multiple regression analysis (a, full model; b, stepwise method) of the relationship between reproductive success and male and female parental cares and food habits. See table 3-20 but the arcsine transformation was applied to T<10 and T>10 also. sample size was 27. *, P<0.05; **, P<0.01.

Independent variable	Dependent variable			
	No. fledgling		Max. chick growth	
Method	a	b	a	b
Male				
%Bird in food	0.69*	0.54**	0.41	0.53**
TIN	0.16	-	0.15	-
%Time incubating	-1.80	-	-2.13	-
T<10	-0.26	-	-0.42	-0.33*
%Time brooding	0.25	-	0.29	-
Feeding frequency	0.22	-	0.03	-
T>10	-0.78*	-	0.21	-
Female				
%Bird in food	0.05	-	0.37	0.50**
TIN	-0.19	-	-0.29	-
%Time incubating	-1.32	-	-1.72	-
T<10	-0.07	-	-0.45	-0.65**
%Time brooding	-0.41	-	-0.15	-
Feeding frequency	0.44	-	0.00	-
T>10	-0.56**	-	-0.04	-
Mean egg volume	0.07	-	0.12	-
R ²	0.84*	0.29**	0.75	0.68**
F-value	3.96	10.29	2.23	11.57

Note: TIN, %Time on territory during incubation period.

以下鱸の成長速度についても同様に考える。表4-20によると全変数モデルでもステップワイズ法によるモデルでも R^2 の値はほぼ同じである。ステップワイズ法によるモデルのほうがF値が大きく良いモデルであると考えられる。有意であるかほぼ有意である回帰係数は%B, ふ化日、縄張りの大きさ、 $T<10$ についてのものである。 %Bが直接鱸の成長速度に関わってくることは上に述べた。遅くふ化した鱸の成長速度が遅いことは多くのカモメ属の研究で指摘されている (Spaans, 1971; Hunt & Hunt, 1976; Pierotti, 1982; Coulson & Porter, 1985)。縄張り面積が大きいことと鱸の成長速度が大きいことの因果関係ははっきりしない。 $T<10$ が高いと鱸の成長速度が小さいことの生物学的意味付けも困難である(これについては後で再び論ずる)。

表4-21ではオスのケアとメスのケアを別の変数として分析した。巣立ち鱸数に関しては、全変数モデルに比べステップワイズ法によるモデルの方が R^2 がかなり小さいがF値は大きい。オスの%Bの回帰係数はどちらのモデルでも有意であった。 $T>10$ の回帰係数は全変数モデルで有意であった。これについてはPABと同様鱸の生存日数が長くなると図4-7に示したように縄張りにいる時間比が小さくなるという副次的な結果であると考えられる。鱸が大きくなるとオスでもメスでも縄張りにいる時間比は減少している(図4-7)。鱸の成長速度に関しては全変数モデルのほうがステップワイズ法によるモデルよりも R^2 の値は大きいがF値が小さく全変数モデルの R^2 については $H_0: R^2=0$ を棄却できなかった。ステップワイズ法によるモデルではオスとメスの%Bの回帰係数が有意であった。またオスとメスの $T<10$ の回帰係数も負で有意であったが、 $T<10$ が大きいことと鱸の成長速度が小さいことの関連性についての生物学的説明は困難である。あり得る関係は、 $T<10$ が大きいことと鱸が10日齢以前での給餌頻度が小さくなって初期成長が遅れるというものであるが、 $T<10$ (逆正弦変換した)と鱸の日齢が10日以下での給餌頻度のあいだに相関関係は無かった(オス, $r=-0.028$, $n=31$, $t=0.151$, N.S.; メス, $r=-0.340$, $n=31$, $t=1.974$, $0.05<P<0.1$)。

4-4 論議

4-4-1 食性の個体変異

① 餌の利用可能性と食性の特殊化 Sibly と McCleery はセグロカモメで、各個体の幾つかの餌場での採食時間比は、その個体が巣を離れていて採食に費やすことができた時間内で各餌場が利用できた時間比とはかなり異なっており、個体毎に餌場の選好性が異なっている事を示した(Sibly & McCleery, 1983b; McCleery & Sibly, 1986)。彼らの調査地では主要な餌はミミズ、イガイ、ヒトデ、廃棄物でありそれぞれの餌の利用可能時間帯にははっきりした日周性があった。天売島のオオセグロカモメではミミズとイガイ等海産無脊椎動物はマイナーな餌であり、ウトウの雛は明け方に(Watanuki, 1983)、底魚は水揚げのある朝から午前中にかけて利用可能になると思われるが、カモメ属の雛や浮魚、残飯などは利用可能性に日周性はないと思われる。よってここでは各個体の日周活動性と餌の利用可能性の日周性の関連性は考慮しなかった。

餌の利用可能性は季節的に大きく変化する(Watanuki, 1983; 綿貫, 1984)。もしかりに繁殖時期の差によってペア間の食性の差が説明できるならばペア間で餌の選好性に差があるとは必ずしも言えない事になる。しかしながら、後で述べるようにハンターペアとフィッシャーペアでふ化日に差は無く、4-3-1の②で述べたようにシーズン後半に利用可能性が高まるウトウの雛を専門的に食べているペアのふ化日が遅いわけでもなかった。また、図3-4に示したようにハンターオスはシーズンを通じてずっと鳥食であるので餌の季節性と繁殖時期の差によって食性の個体差を説明することはできない。これらの点から、餌の個体差は、餌の利用可能性の時間変化に依存しない、各個体の特殊化であると考えて良い。

②年間差 この研究では先に述べたように84年と85年でどの個体とどの個体が同一個体なのか不明であった。カモメ属、トウゾクカモメ属の中で良く研究された種については、毎年同一のペアがほぼ同一の縄張りに営巣することが知られている(Coulson, 1966; テインバーゲン, 1975; Pierotti, 1981; O'Donald, 1983)。ここでオオセグロカモメでも同様に84年と85年でほぼオーバーラップした縄張りでは同じペアが営巣したと仮定すると、各々のペアの84年と85年のベリット中の鳥の比はほぼ等しく(図4-6)、

鳥を捕食するのはほとんどすべてオスだったのでオスの餌中の鳥の比率は毎年同じであると推定されるがさらに個体識別をした長期的な研究が必要である。

③体のサイズと捕食習性 先にオオセグロカモメはウミネコに比べて大形なので海鳥の雛を攻撃して捕食できるのだと結論づけた。同じ論議をオオセグロカモメの食性の個体群内変異にあてはめると、相対的に大形の個体が頻繁に海鳥の雛を捕食すると予想できるかもしれない。オスはメスよりも大形で海鳥の雛を捕食したのはほとんどがオスだったので、性差についてはこの論議があてはまるかもしれない。ただしメスでも稀に雛を食う個体があった。セグロカモメでも同種の雛を捕食するのはオスだけであるとされており(Henely, 1979, cited in Sibly & McCleery, 1983a; Parsons, 1971)オスのほうがメスよりも大きい(Harris & Jones, 1969)。

一方オス内の食性の個体変異をサイズの差と関連づけるにはサンプル数が少な過ぎるが次のデータは示唆的である。85年に両方測定できた4個体のオスについて嘴峰長と給餌内容中の鳥の比率(%括弧内)しめすと、No16, 64.4mm, (8.0%, n=25); No13, 61.2mm, (82.9%, n=35); No8, 55.0mm, (9.5%, n=21); No9, 52.9mm, (0.0%, n=48)であった。最大のNo16は魚食いであり、サイズと餌中の鳥の比率を関連づけるこの仮説に疑問をなげかける。

体の大きさは獲物への攻撃力、処理できる獲物のサイズに関連すると共に、狭い範囲内で集団で採食する時、例えば投棄魚(底魚)の採食、の直接的競争能力にも関連すると予想される。この研究では投棄魚の採食時における順位の高さと体の大きさの関係は調査しなかったが、オスの方がメスよりも体が大きく底魚をよく食べていたのでオスの方が順位が高いのかもしれない。セグロカモメでもオスがメスよりも大きく、塵捨て場で攻撃的である(Monaghan, 1980; Sibly & McCleery, 1983b)。さらに餌中の鳥の比率が高いと底魚の比率も高いという一般的関連性は獲物への攻撃力の高さと競争能力の高さの関連性を示唆しているのかもしれない。しかし、この傾向はあくまで一般的傾向であって特定の個体の食性の特殊化を説明するものではない。

④年齢 この研究では先に述べたように各個体の年齢は不明であった。しかしすべての個体は成鳥羽になっており、今まで数多く報告されている成鳥と亜成鳥、幼鳥間の食性の差とは同列には扱えない。ただ後で述べるように、高齢になると採食努力を大きくする、採食テクニックが向上するといったことと関連して食性も変化するという仮説は否定でき

ない。

⑤捕獲テクニック カモメ属の雛は親にガードされており、親は捕食者が現れるとこれにモッピング、直接攻撃をしかける（テインバーゲン、1975；Andersson, 1979；Kruuk, 1964, cited in Lack, 1968）。天売島のウミネコも雛を攻撃しようとしているオオセグロカモメに対してモッピング、直接攻撃をするが、その防衛効果自体は明瞭ではなかった（Watanuki, 1983）。

オオセグロカモメがカモメ属の雛を捕食する時はこのような親による雛の”防衛行動”に対抗する必要があるだろう。また3章で述べたように成長したウミネコの雛を襲う時には成効率が低いので、大きくなったカモメ属の雛を捕食するのは特に困難であると考えられる。一方ウトウの雛は親にガードされておらず、例数はすくないがオオセグロカモメによる捕食行動をほぼ始めから観察できた日中の例ではいったん攻撃されたら確実に捕食されており（Watanuki, 1983）、巣立ちの時期のウトウの雛は夜間から夜明けにかけてはオオセグロカモメにとっていったん発見したら容易に捕食できる獲物であると考えられる。ハンターオスあるいはハンターペアはフィッシャーオス、メスあるいはフィッシャーペアに比べてカモメ属の雛および成長したカモメ属の雛に由来すると考えられる鳥の内臓を給餌することが多かった。

これらの事実および推論によって、鳥食いの専門家はより高度な捕獲テクニックあるいは強力な攻撃力を持っていると推察されるかもしれない。セグロカモメ（Parsons, 1971）や South Polar Skua（Younb, 1963b）でも同種の雛を捕食するのはごく限られた個体であった。また表4-7をみると、オオセグロカモメの雛を捕食した9ペアのうち8ペアはウミネコの雛も良く捕食しておりウトウの雛も良く捕食していたのは、1985年のNo63だけだった。これは第3章で述べた、天売島でだけ種内捕食が見られるのはウミネコの雛の捕食テクニックを転用しているためであるとの仮説を支持する。

Niebuhr（1983）はセグロカモメで産卵期のメスはカルシウムの要求量が高いのでカルシウムを多く含むイガイを良く食べるのではないかと示唆している。天売島のオオセグロカモメでもメスはオスに比べて海産無脊椎動物、とくに貝を良く給餌していたが、これは産卵期ではなく給餌期における観察でありNiebuhrの栄養要求の違いの仮説はこの場合あてはまらない。

結論としては、攻撃力と競争能力が必要とされるいくつかの獲物（海鳥の雛とくにカモメ属の雛、底魚）の出現率には相関があり、採食テクニックと関連した表現型と食性の関

連性を示唆するが、これはあくまで平均的な傾向であって、ハンターの中にもウトウの雛を良く食うペアがあり個々の個体の食性を説明するのは困難である。よって、以上の推論で仮定したような個体の捕獲能力と無関係に、獲物の選好性が本来の意味での探索像 (Tinbergen, 1960 伊藤、1976に引用) によってきまっているとすると説もいまのところ否定できない。

4-4-2 食性変異と繁殖行動

①食性と雛のガード 給餌期の食性と最も強く関連していたケアは雛の日齢が10日以降での縄張り内にいた時間比であり、オスでは餌中の鳥の比率が高いほど長時間縄張りにおり、鳥を頻繁に食べるオスとペアになったメスは魚を頻繁に食べるオスとペアになったメスよりも縄張りにいる時間比が低かった。この原因の一部は、ハンターにとっては海鳥の雛は入手しやすい餌であって魚を採食した時のADが2時間前後なのに比べ海鳥を捕食した時のそれは1.5時間前後と短いためであると考えられる。Young(1963b)とPietz(1986)は南極のトウゾクカモメ類でも縄張りペンギンのルッカリーにを持ってペンギンの卵や雛を捕食している個体の採食時間は魚やオキアミを食べている個体よりも採食時間が短いと述べている。鳥を良く給餌していたNo16のメスが縄張りに長時間いたことも食性と採食時間の関係を示している。

ところが図4-9に示したように多くの餌品目について、またほとんど魚のみを食べている抱卵期に於いてもハンターオスのADはフィッシャーオス、およびメスよりも短かった。つまりハンターオスが縄張りにいる時間比が高いのはADの短い海鳥の雛を良く捕食するためばかりでなく魚を捕食した時のADもフィッシャーオスの比べて小さい為であると結論づけられる。

②採食時間 ADは採食場所までの飛行時間、採食時間と休息時間の和である。実際セグロカモメではADの10-20%は休息であるとされており (McLeery & Sibly, 1986), ミツユビカモメ (*Rissa tridactyla*) でも同様である (Gablielsen & Mehlum, in press)。後で述べるように雛の成長速度はハンターの方がフィッシャーより大きく、一回の給餌量もハンターオスの方がフィッシャーオスよりも大きいと推定されたのでハンターオスのADが短いからといって彼らの給餌量が少ないわけではない。これらのことからハンターオスのADが短い理由として、1) ハンターオスの採食能力が高い、2) ハンターオスの休

息時間が短い、つまり採食努力が大きい、3) ハンターオスは自分の体の維持に回す為の餌をとっておらず雛に対する投資量が多い、の3つが考えられる。

もし給餌が伴わないADが自分の体の維持に回す為の餌の採食と関連していると仮定したならば、給餌をともなわないADの全ADに対する比率がハンターとフィッシャーで差なかったことは3)の説に否定的である。また抱卵中は雛への投資は0であるがこの時期のADにおいてもハンターオスが他よりも短いのも3)に否定的である。

1)と2)のどちらの可能性が高いかについてこの研究結果から言及するのは困難である。何れにせよハンターオスはフィッシャーオスよりも採食能力が高いか採食努力が大きい。ためADが短く巣にいる時間が長くなったおり、鳥を食べる傾向は採食努力の大きさあるいは採食能力の高さと関連していることが示唆される。ハンターオスは採食努力が大きい。か採食能力が高いことによって給餌回数を増やしているのではなく縄張りにいる時間を長くしている。

繁殖努力の大きさが年齢と関連していることがカリフォルニアカモメで示唆されている(Pugesek, 1983)。Pugesekと共同研究者は、高齢のペアほど繁殖時期が早く、雛への給餌頻度が大きく、雛の成長速度が大きく、採食時間(著者の研究でのADに等しい)が長く、両親が縄張りで休んでいる時間が短く、両親同時に縄張りをはなれる時間が短く、繁殖成功率が高いことを示した。これは、高齢になると繁殖努力が大きくなるためであって、親による子のケアの効率が良くなる、つまり能力が高くなる訳ではないとした(Pugesek, 1980, 1983; Pugesek & Diem, 1983)。PugesekはADが長いことを以て採食努力が大きいとしている。これはAD中は休息しないと仮定している為であるが、この仮定は確かめられていない。また縄張りにいるのを休息と見なしているようであるがこれは多くのカモメの研究者の見方、つまり縄張りにいるのは卵、雛のガードのためであって繁殖努力の一つであるとする見方(Hunt & Hunt, 1976; Sibly & McLeery, 1985; Burger, 1981bc)とは一致しない。

③性によるケアの配分 ハンターオスとペアになったメスのT>10が小さい理由としては1)採食能力あるいは採食努力が小さくADが長いメスがハンターオスと番いになっている、2)たまたま(?)ハンターオスとペアになったメスはオスが長時間縄張りにいるので自分が縄張りにいなくとも繁殖成功率を下げることはない、の2つが考えられる。ハンターペアメスとフィッシャーペアメスでADは等しく、給餌を伴うADの比率、給餌頻度、卵体積も両者でひとしいので1)の説は否定されるだろう。図4-10、表4-11に

示したようなペアのメンバー間のケアの相補的な関連性によって長時間縄張りにいるハンターオスとペアになったメスは縄張りにいる必要が無いいため $T > 10$ が小さくなるのだと結論づけられる。

④ケア間の関連性 アジサシとセグロカモメではオスの求愛給餌頻度とそのオスの雛への給餌頻度、縄張りにいる時間、雛の成長速度に正の相関関係がありオスの質の変異が示唆されている (Nisbet, 1973; Niebuhr, 1981)。オオセグロカモメにおいても、オスでは TIN , $T < 10$, $T > 10$ の間にメスでは $T < 10$ と $T > 10$ の間に正の相関があり縄なりに長くいる傾向のあるオスはどの繁殖ステージでも縄なりにいる時間が長かった。よって個体の質に変異があることが予想される。また先に述べた様にオスではこの”個体の質”は食性とも関連していると推定される。

いっぽう個体の質あるいは個体毎の子への投資総量が同じであっても、あるケアに多く投資したら別のケアへの投資量が減るというような分配の法則 (Cody, 1966) が期待されるかもしれない。給餌頻度と縄なりにいた時間比の間には期待される様な負の相関は無く (表4-8)、個体間の採食能力あるいは採食努力の差が暗示される。メスの総卵体積と給餌頻度、及び抱雛時間比の間には期待される様な負の相関があり (表4-8) 分配の法則に関して示唆的である。

4-4-3 食性変異と繁殖成功

カモメ属の雛の生存率と成長速度の個体群内変異に関わっている要因はいくつか考えられている。図1-3に示したように、繁殖時期 (Patterson, 1965; Parsons, 1976; Brown, 1965; Davis & Dunn, 1975; Pierotti, 1982; Hunt & Hunt, 1976)、縄張り面積 (Hunt & Hunt, 1976)、縄張りの質あるいは営巣ハビタットなどの”先行投資” (雛が産まれる前に決まってしまう特性なのでこう呼ぶことにする) (Pierotti, 1982; Pugesek & Diem, 1983)、卵体積つまりメスによる直接投資 (Davis, 1975)、親による雛のガードと給餌頻度などの両親によるケア (Hunt & Hunt, 1976; Pugesek, 1983) が上げられている。このような”投資”とケアの変異が雛の悪天候、種内捕食、種内攻撃への曝されやすさ、餓死しやすさの差をもたらす、という図式が考えられる。また Pugesek & Diem (1983) は年齢と縄張りの位置、縄張りの質、一腹卵数を説明変数として繁殖成功の重回帰分析を行った結果、縄張りの質などは両親の年齢との共分散をつうじて繁殖成功に寄与する

のだと結論づけた。

個体群内の食性の変異と繁殖成功の関係について、カモメ属では食性の変異は報告されているにもかかわらず研究は進んでいなかった。南極域のトウゾクカモメ属、(South Polar Skua, Brown Skua) ではペンギンの繁殖コロニーに縄張りを持ったペアはペンギンの卵、雛を雛に与え、そうでないペアは魚とオキアミ Euphausiidsを雛に与える (Young, 1963a; Pietz, 1986)。この2種 (研究者によっては1種にしている) ではペンギンの卵、雛を捕食するペアのほうが魚、オキアミを食っているペアよりも繁殖成功率が高いとされている (Young, 1963b; Trillmich, 1978; Trivelpiece et al., 1980) がサンプル数がかなり小さい (Young の研究では卵数14、Trivelpieceらの研究では卵数28)。これらの研究で、ペンギンの卵、雛を捕食するペアのほうが繁殖成功率が高いのは魚、オキアミ食のペアよりも餌資源量が多いため (Trivelpiece et al., 1980)、あるいは採食時間が短いので縄張りにいる時間が長くなり種内捕食に曝されにくくなるため (Young, 1963b; Pietz, 1986 も参照) とされている。Young は雛の成長、給餌頻度はペンギンルッカリーペアと他のペアでは差は無かったとしているが給餌頻度、給餌量、縄張りにいる時間比、雛の成長などが十分測定されているとはいえない。また、トウゾクカモメ属では食性の変異は餌のパッチ性と縄張り選択に関連しており、カモメ属と状況は異なる。Safriel (1985) はミヤコドリ *Haematopus ostralegus* の食性の2型を研究し、内陸に縄張りを持つペア (陸性無脊椎動物食) は海岸に縄張りを持つペア (貝食) よりも雛の巣立ち率が高く、これは前者は縄張り内で採食するため捕食者 (カモメ) にたいする警戒時間を長くとれるためだろうとしている。つまり営巣ハビタットが食性を決め、採食時間と雛の防衛時間に影響することで雛の捕食への曝されやすさの差をもたらしているわけである。

天売島のオオセグロカモメではハンターペアのほうがフィッシャーペアよりも繁殖成功率が高くこれは雛の成長速度が高く生存率が高いことによっていた。先の4-3-2では鳥を頻繁に食うオス (ハンターオス) ほど育雛期後半で縄張りにいる時間比が大きくなることを示したがハンターオスとペアになったメスは逆に縄張りにいる時間比が小さく、結果としてオスのケアとメスのケアの和はハンターペアとフィッシャーペアで等しく、両親とも縄張りを離れている時間比、給餌頻度も等しかった。よってこれらのケアの差がハンターとフィッシャーの繁殖成功の差をもたらしているとは考えられない。巣位置と縄張りの質、つまり雛の隠れ場所となる岩影や草叢の数、について十分な分析はできなかったが、巣位置に関しては図4-5を見る限りハンターペアとフィッシャーペアの間に差はないよ

うに思える。

この研究ではふ化日と縄張り面積の他これらと独立している餌中の鳥の比率が雛の成長速度と巣立ち率にかなり寄与していると結論づけられた。その理由の一つは鳥を食べた場合のほうが一回当たり給餌エネルギー量が多いことが考えられ、この説をあるていど支持する資料が得られた。もうひとつ先に述べたように年齢あるいは個体の質が鳥を良く食う傾向と関連しており、Pugesek & Diem(1983), Pugesek(1983) が指摘している様に年齢あるいは個体の質がこの研究で測定しなかった縄張りの防衛行動、縄張りの質などを通じて結果的に繁殖成功を決めている可能性がある。この2つの説は互いに背反し合うものではない。

Pugesek(1983) は高齢のペアの繁殖成功率が高いのは繁殖努力（特に採食努力）が大きい為であって繁殖行動の効率が低い為ではないと結論付けている。ハンターの方がフィッシャーより繁殖成功率が高いのはハンターの繁殖努力（採食努力）が大きいのか繁殖行動の効率（採食効率）が高いためなのか結論付けるのは困難である。Pugesek は巣を離れていた時間が長いことを持って採食努力が大きいとしている。これにしたがうならば、4-3-2で述べたように繁殖成功率が低いフィッシャーペアのオスのほうがハンターオスより採食時間は長く採食努力が大きいことになり Pugesekらの結論とは一致しない。種による生活様式の差があるのかもしれないが、先に論じたようにカモメ属の場合巣を離れていた時間が長いことを持って単純に採食努力が大きいとは言い切れない。

第5章 総合論議

各レベルにおける食性の変異とその要因、食性と繁殖行動、繁殖成功との関係については各論で述べたのでここではレベル間の比較を中心に論ずる。

5-1 食性変異の構造

食性変異を観察するレベルは通常、種、個体群、性・年齢クラス、個体(Roughgarden, 1974; Fox & Morris, 1981; Partridge & Green, 1985)、および時間的な食性の変化である(図1-2)。上位のレベルでの変異は下位のレベルの変異に分解する事ができる(Roughgarden, 1974)。最近 Cords(1986)は同所的に生息する2種のグエノンの食性変異のレベルとして種、性・年齢、季節を考え、レベル間の相互作用も餌の変異性に大きく寄与している事を明らかにした。この節では2章から4章で述べてきたカモメ属の食性変異の実態を種、地域個体群、性、個体の4つのレベル(図1-2)から総合的に考える。

餌タイプは浮魚、底魚、海産無脊椎動物、人間による廃棄物、昆虫、オキアミ・ヨコエビ、鳥の7タイプにわけ、天売島のウミネコ、オオセグロカモメ、ユルリ島のオオセグロカモメの食性の個体群平均としては吐き戻しのサンプルを、大黒島のオオセグロカモメ個体群平均、及び天売島のオオセグロカモメの性、個体毎の食性については雛に与えた餌の直接観察によるデータを使って、各々の餌タイプの出現率をもとめた。よってオオセグロカモメの天売島個体群平均は天売島のオスとメスの合計値と若干ずれている。不明魚についてはタイプが判明した魚のなかでの比率に従って浮魚と底魚に含めた。天売島の個体データは85年の観察個体のうち観察時間が長かった9個体(オス6個体、メス3個体)について考える。図5-1に結果を示す。今まで述べたことの繰り返しになるが、天売島ではウミネコは浮魚中心、オオセグロカモメは天売島では浮魚のほか底魚、海鳥の雛もよく食べ、大黒島、ユルリ島では浮魚を食べていた。天売島のオオセグロカモメのメスは浮魚を比較的良く食べるがオスは浮魚のほか底魚、海鳥の雛を良く食べ、オスの中でも 13、15 のように海鳥を専門的に捕食するものから 16 のように浮魚を専門的に食べるものまで変異に富んでいた。

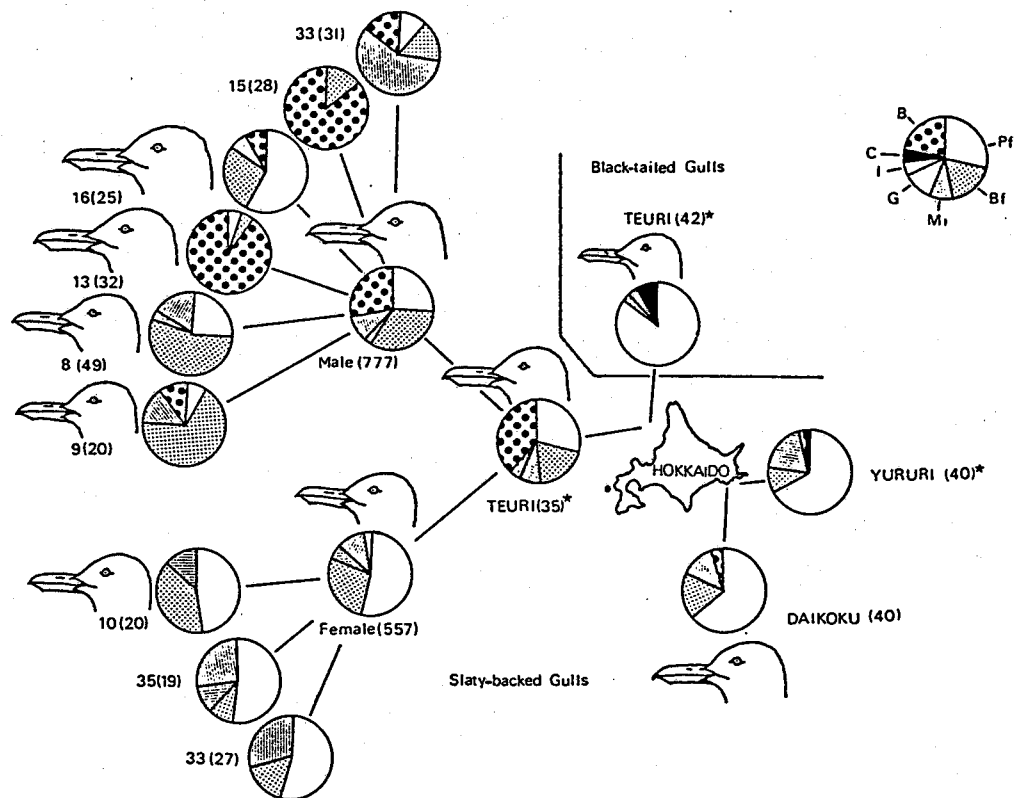


Fig. 5-1. Inter-specific, inter-colonial and intra-colonial variations in food habits, shown by occurrence of each food type in food load for chicks, in Black-tailed Gulls and Slaty-backed Gulls. Food types are: Pf, pelagic fish; Bf, bottom-living fish; Mi, marine invertebrate; G, garbage; I, insect; C, euphausiids and amphipods; B, seabirds. Sample sizes are in parentheses. The star indicates the sample of regurgitations. Data without star were obtained by direct observation.

図5-1 カモメ属の食性の北海道周辺における種間、コロニー間、コロニー内の変異。雛に与えた餌中の各餌タイプの出現率を円グラフで示す。餌タイプは：Pf 浮き魚；Bf 底魚；Mi 海産無脊椎動物；G 生ごみ；I 昆虫；C オキアミ、ヨコエビ；B 鳥；括弧内はサンプル数。

ここで興味深いのは、大黒島、ユルリ島のオオセグロカモメの食性は天売島のオオセグロカモメの食性よりもウミネコのそれに近いこと、天売島のオオセグロカモメのメスの食性はオスの食性よりもウミネコのそれに近いこと、さらにオオセグロカモメのオスの No. 16はオス No.13, 15よりもウミネコに似た食性を持っていることである。これをよりはっきりさせるため、餌タイプの類似性をピアンカの類似度指数 O_{xy} (Pianka, 1973),

$$O_{xy} = \sqrt{\sum P_{xi} P_{yi}} / \sqrt{\sum P_{xi}^2} \sqrt{\sum P_{yi}^2};$$

P_{xi} , xのタイプ iの餌の出現率; P_{yi} , yのタイプ iの餌の出現率、

で求め、各レベルの要素間あるいはレベルの異なる要素間で比較し、最短距離法 (田中、脇本, 1983) でクラスターにわけた (図5-1b)。分析は形態計測もできたグループについてのみおこなった。これによると、浮魚を良く食べるグループ (ウミネコ, 大黒島オオセグロカモメ, 天売島オオセグロカモメメス, No. 16オス, No.10 メス)、底魚を良く食べるグループ (天売島オオセグロカモメ No.8,9 オス)、浮魚、底魚、海鳥の雛を食べるグループ (天売島オオセグロカモメ平均、オス) 及び海鳥を良く食べるグループ (天売島オオセグロカモメ, No.13 オス) に分けられた。つまり種内変異は種間変異と同じくらい大きいことが明らかになった。ただし、このクラスター分析は比較の出発を異なるレベルの要素で始めており、正確には天売島のウミネコ、大黒島のオオセグロカモメも個体レベルで食性変異を調べ、すべて個体レベルから出発する必要があると思われる。

Cords(1986) はグエノン (霊長類) において異種の性一年齢間の餌の類似性は同種の性一年齢間の餌の類似性より大きいことがあると報告しているが、餌タイプをさらに細かく分けると種特異的な食物があるので種間の餌の類似性は低くなるとも述べている。このカモメ属の研究では浮魚は多くがマイワシであり海鳥を捕食するのは限られた個体なので餌タイプを詳しくわけても結果は殆ど変わらず、食性の種内変異はかなり大きい。

食性の変異は統一的に形態の変異と関連していると予想されるかもしれない。たとえばウミネコに似た食性をもつオオセグロカモメは形態的にウミネコに似ているのかもしれない。図5-2に嘴峰長、嘴峰高、嘴峰長+頭長、ふしよ長の4形質をつかった形態距離をマハラノビス距離で示し、最短距離法でおこなった形態のクラスター分析結果を示す。これによると形態のグルーピングは食性のグルーピングとは全く異なり、第1グループとし

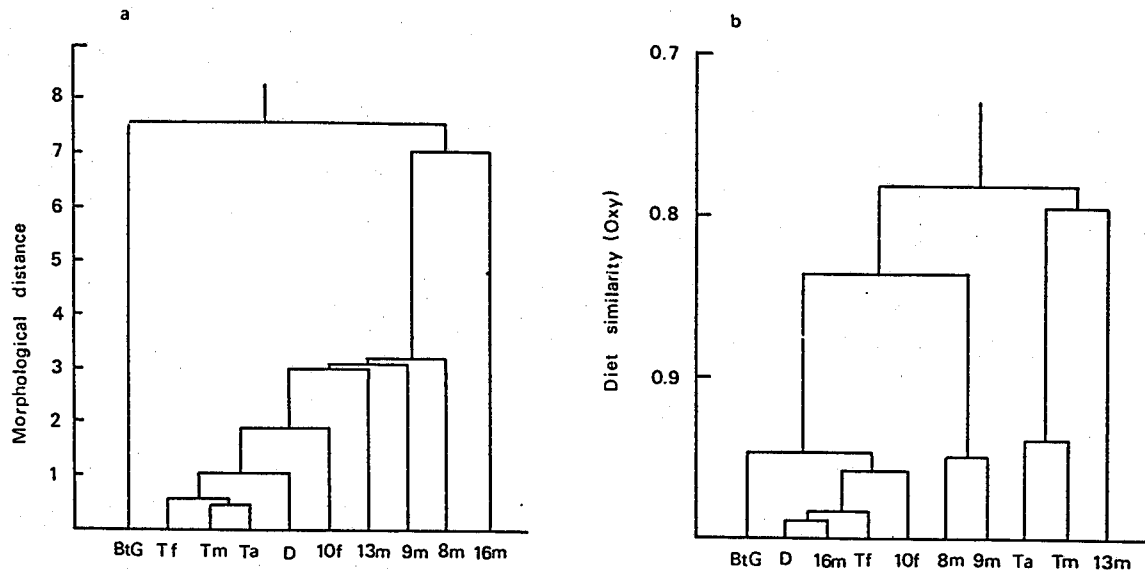


Fig. 5-2. Results of cluster analysis by nearest neighbor method in (a)morphological data (shown by mahalanobis distance) and (b)diet data (shown by Pianka's overlap index). Symbols used are: BtG, Black-tailed Gulls; D, Slaty-backed Gulls on Daikoku I.; Ta, total on Teuri I.; Tm, males on Teuri I.; Tf, females on Teuri I.; 8m, male 8 in 1985; 9m, male 9 in 1985; 13m, male 13 in 1985; 16m, male 16 in 1985; 10f, female 10 in 1985.

図5-2 形態(マハラノビス距離)と食性(ピアンカの類似度指数)の最短距離法によるクラスター分け。シンボルは: B t G ウミネコ; D 大黒オオセグロ; T a 天売島オオセグロ平均; T m 天売島オオセグロ、オス平均; T f 天売島オオセグロ、メス平均; 数字はペア番号、mはオス、fはメス。

てウミネコ、第2グループとしてオオセグロカモメのうち最大であった No.16オス、残りはひとつのグループにまとめられた。よって形態変異の構造によって統一的に食性変異の構造を説明することはできない。

以上の結果は先に述べたように予備的なデータに基づくものであるが、種レベルでのみ食性変異を問題としていたのでは、生態学的見地からは不十分であることをはっきり示している。この結論は必ずしも”種”が生物学的に見て意味が少ない単位であることを示している訳ではない。O'Neill et al.(1980)が指摘するようにある視点、例えば形態、遺伝的交流の可能性からみた”生物学的”まとまりと食物連鎖における機能的なまとまりとが同一のレベルで一致する必然性は全く無いことを示唆しているにすぎない。この結論は食物連鎖における機能が鍵となる研究、例えば生物濃縮、物質循環、捕食者・被食者の共進化の研究においては機能的な単位を明らかにする為に様々なレベルで食性変異を調べる必要があることを示している。

5-2 食性変異の要因

5-2-1 生態学的時間尺

食性のあるレベルでの要素（例えば種）間の変異に関わる要因として、生態学的時間尺で考えると、環境、特に餌資源の分布パターンと表現型の要素間の差が考えられている（Fox & Morrow, 1981; Partridge & Green, 1985）がどの要因が重要であるかはとらえるレベルによって異なる。この研究に於いては、種間の比較では形態によって決まると考えられる獲物の攻撃力、処理能力、及び種間の直接的攻撃能力の差が種間の食性の差を説明する重要な要因であるにとらえられ、個体群間の比較では餌の利用可能性の地理的変異が海産無脊椎動物の採食、海鳥の捕食の個体群間の差に関わる重要な要因であるにとらえられ、また種内捕食のコロニー間の差には捕獲テクニックの”文化的”な差に関連しているのではないかと考えられた。個体群内の食性変異については、採食縄張りをもたないオオセグロカモメでは餌の分布の不均一性は考慮する必要が無く、性間の比較に於いては僅かな形態の差が獲物の攻撃力、性間の競争能力に差をもたらすことで性間の食性の差に関与しているにとらえられ、個体間の比較に於いては、特にオス間の食性の変異は、データはまだ不十分ながら、形態の差よりもむしろ”何らかの採食テクニック”の差と関連しているのではないかと考えられた。

このように食性変異と関連していると思われる要因は観察するレベルによって異なり、これは多分各々のレベルで要因のバリエーションの大きさが大きく異なるためである。つまり、餌の利用可能性においても形態に於いてもほとんど差が無い天売島のオス間の比較に於いては行動的な差が重要であると考えられると推察される。ここで興味深いことは、形態的な差によってもたらされると考えられた種間の食性変異よりも行動的な差によってもたらされると考えられたオスの個体間の食性変異のほうが大きくなる場合があることである。これは種、個体群、個体と観察レベルを下げるに従って、形態、餌の利用可能性について行動といった要因が入れ子式に食性に関わってきているわけではないことを示唆する。

次に海鳥の捕食習性に焦点を当ててレベル間の関係について述べる。種間比較に於いてオオセグロカモメが海鳥の雛を捕食しウミネコがしないのは形態の差が原因であり、個体群間比較に於いては形態は天売島と大黒島の間で差が無く、海鳥の雛の利用可能性が高い天売島でだけ海鳥の雛の捕食が観察され、天売島でもオスだけが海鳥の雛を捕食し、天売島の個体間の比較ではオスの中でも特定のオスだけが捕食習性をもち、これには形態というよりもむしろ行動的な特性が関連していると推察された。逆にみていくと、天売島の捕食習性の性差は一部のオスが海鳥を捕食することに依っており、個体群間の捕食習性の差は天売島のオスが海鳥の雛を捕食することに、種間の差は天売島のオオセグロカモメが海鳥を捕食することに依っているため、結局、捕食習性の変異の大きな部分は天売島の一部のオスが海鳥を捕食することに依存している。こう考えてくると少なくとも鳥の捕食に関する限り上位レベルにおいて食性変異の重要な要因と考えられた形態、餌の利用可能性は捕食習性についての十分条件、つまり外枠を決める制約、ではあっても必要条件ではないことになる。さらに言えば、我々は食性変異を観察するレベルによって関連する要因が異なると強調するかもしれないが、それはあるレベルにおいてバリエーションの大きなある要因を強調してしまうためであって、実際その要因が食性をきめる必要十分条件であるとは限らないのである。

このことは種内捕食を引き起こす要因についての解釈に関してもいえる。すなわち、個体群間の比較に於いては種内捕食習性の差は”文化”的な差が関連しているかもしれないと考えた。霊長類の研究では文化とは”その行動は成員にボビュラーなもの、あるいは成員全体で維持しているもの”と考えられている(杉山,1986、西田,1980)。ところがオオセグロカモメにおいては個体群内でみるとある特定の個体しか種内捕食をしないのであ

って、この定義にはあてはまらない。Furness(1979) はオオトウゾクカモメがあるコロニーではある種の海鳥の卵しか食わないのに別のコロニーでは雛ばかり食うことを報告し、このような変異は伝統的なものであると考えたが、本論文で示したようにある特定の個体が捕食テクニックの特殊化を示しているのかもしれない。”文化”の定義についてここではこれ以上立ち入らないが、このような論議は行動を観察する時のレベルのとりかたの重要性、行動の伝達の仕方とレベルを明らかにすることの重要性を示唆する。

5-2-2 進化的時間尺

以上、食性変異の要因を、形態、攻撃力、餌の利用可能性、採食テクニックなど至近的な要因について考えてきた。進化的時間尺で解釈すると、食性の地域差、性差は過去にあった種間及び種内の餌をめぐる競争を減らすと言う究極的な要因によって形態およびこれに関連した食性の変異が現在観察されるのであるとする説が数多くある。

例えば、Selander(1966)はキツツキにおいて Husar(1976)はコウモリにおいて餌の性差と地域差を種間競争と種内競争に関連させて論じた。両者の研究において、競争種がいない地域では種内で採食行動、食性に性差がみられ、競争種がいる所では競争種と食性をずらしてかつ種内での食性の性差は小さく食性の幅が狭いと報告されている。彼らは性によるニッチの分割は餌をめぐる種内競争を緩和させる機能を持つが、これは競争種がおらず種間競争が無い地域でだけ観察され、競争種の存在によって食性の幅が狭まると性によるニッチの分割は観察されないとした。これを図1-2に示したようなレベルの問題としてとらえると、より上位のレベルである種間の競争が種内競争の緩和につながる性間のニッチ分割を制限しているとも考えられるかもしれない。

オオセグロカモメにおいては彼らが示したような現象は観察されなかった。ウミネコ、ウトウといった潜在的な競争種が同所的に繁殖する天売島で性間の食性の大きな変異が見られたからである。

Selander-Husarの説は性間で餌資源を分割する必然性について何も説明しない。種間競争の緩和は性間にかぎらず個体間の食性の変異によっても達成されるだろう。Selanderと同様に Harris & Jones(1969) もセグロカモメにおいて形態の性的二形は餌をめぐる種内競争を減少させるための適応であると示唆したが Ingolfsson(1969) はこれにたいし、カモメ属では形態の性的2型がみられるからといって必ず食性の性的2型もはっきりしているわけではないことを示し、性選択の結果性的二形が生じたのだとした。Niebuhr &

McFarland(1983)はカモメ属のペアの場合卵、雛の保護をオス、メス交替で行い、また餌毎に利用可能な時間帯が異なっているのでオス、メスで好む餌が異なっていたほうがそのペアにとって有利になるだろうと論じた。この説はカモメ属で食性の性差によってペア内の餌の利用可能な時間帯をめぐる競争を緩和させる必然性があることを示唆する。松岡(1977)もキツキ類ではオスとメスがよく一緒に採食するのでペア内で微小な採食場所を分ける必然性があることを示唆した。しかしながらペア内で食性、採食行動の変異を大きくする必然性が生ずるのは、常にペアと一緒に採食するか各々の餌の利用可能性が時間的に変化しかつペアの一方が採食しもう一方が巣にいるといったかなり限定された条件下でしか起こらないと思われ、普遍的に食性の性的二形が餌をめぐる種内競争の緩和と関連する選択圧によって進化したと言うことはできない。

この研究では、オオセグロカモメのオスはメスよりも大きく、海鳥の雛を頻繁に捕食し縄張りにいる時間が長いことを示した。比較法によって形態、食性、性による役割分担（性選択には必ずしも性による役割分担の存在は必要ないが）の間に関連性が認められしかも短い時間範囲では、オスはメスよりも大きいので攻撃力がありメスより頻繁に海鳥の雛を捕食するといったようにその関連性に生物学的な因果関係が予想されても、進化的な時間尺においては何が原因（選択圧）なのか見定めることはできない。

5-3 食性変異と繁殖成功

種間比較においては浮魚専門食のウミネコ、ウトウの繁殖成功、繁殖時期の年変動は何でも屋であるオオセグロカモメのそれよりも大きく、これは浮魚の資源量の年変動が大きいためであると推察された。オオセグロカモメの個体群間の比較に於いては繁殖時期は気象条件の地域差と関連し雛の死亡率は営巣環境と種内捕食習性の地域差と関連していたが、雛の成長速度について餌条件との関連をみとめることは困難であった。個体群内変異においては縄張り面積と繁殖時期の他に食性も繁殖成功に関与しており海鳥を良く食うオスをふくむペアでは一回当たり給餌エネルギー量が高いことによって雛の成長速度が速く巣立ち成功率も高かった。

このようにレベルによって食性と繁殖成功の関連の仕方は異なっていた。天売島の個体群内比較では海鳥を給餌したペアの雛の生存率は高かったが、個体群間比較では海鳥の捕食習性を持っている天売島個体群は同時に種内捕食の頻度が高く雛の生存率はそれほど

高くなかった。細かくみると天売島の一部のオスが種内捕食をすることで天売島個体群の平均的な雛の生存率を下げるが、他種の雛も食うことで自分自身の繁殖成功率を上昇させているわけである。

種間比較の結果と同じように考えると個体群内でもより安定した餌である海鳥の雛を食うペアの方が魚を食うペアよりも繁殖成功の年変動が小さいと予想されるかもしれないが、実際はそうははっきりとは言い切れない。表5-1に天売島のオオセグロカモメのハンターペアとフィッシャーペアの繁殖成功、雛の成長速度の84年と85年の資料を示すが、どちらにおいても85年の方が84年よりも繁殖成功率が高く雛の成長速度も速かった。ただし、天売島のオオセグロカモメの場合フィッシャーといっても浮魚の他底魚も食っているのでウミネコのように直接浮魚の資源量が繁殖成功に関与しているとは思われずさらに長期的な餌資源量も押さえた研究が必要である。

ここでまたレベル間の関係を種間競争と種内の食性変異と繁殖成功の変異を進化的時間尺の側面からとらえることによってスペキュレートしてみたい。Selander-Husarらの説は個体群間の食性変異が競争種の存在と関連し競争の緩和をもたらすように同所的に2種が生息する所では形態の種間差が大きいという生態的形質置換の仮説を性間の形態の変異にまで拡張して解釈した説であるとも言える。先に述べたように、彼らが指摘したような現象はオオセグロカモメでは見られなかったがこの問題は個体レベルからも考えなおす必要がある。

ラック(1974)はダーウィンフィンチ *Geospizinae* において潜在的な競争種が同所的に生息する島では2種の形態特に採食行動に関連した嘴のサイズなどに大きな差がみられるが異所的に生息する島では形態差が小さい現象を指摘し、これは同所的な島では餌をめぐる種間競争をへらす機能を持つのだろうと考えた。ここで考えたいのは同所的に2種が生息しているとき、一方の種において競争種と形態が類似し食性が似ている”個体”のほうが類似していない”個体”よりも選択係数が高いかどうかということである。このとき食性と形態に関連性があり形態が遺伝的ならば形質置換が期待される。Grant(1981)は大地上フィンチ *G. magnirostris* と中地上フィンチ *G. fortis* の比較、中地上フィンチ種内変異の比較によって嘴のサイズが大きいとより大きな餌を効率良く処理できることを明らかにし、Boag & Grant(1981)は中地上フィンチしかいない島で飢饉の年には小さい種子が先に減少し中地上フィンチの小さい個体(おおくはメス)の方が死亡率が高くしかもサイズは遺伝的なので次世代には性比がオスに片よりかつ小型化することを示した。

表5-1 ハンターペアとフィッシャーペアの繁殖成功の年変化。

Table 5-1. Reproductive success and chick growth rate(g/5day,100-500g) of hunter pairs and fisher pairs in 1984 and 1985. Sample size is in parenthesis.

	1984	1985
Hunter		
%Eggs hatched	90.4(52)	88.9(54)
%Chicks fledged	61.7(47)	70.8(48)
Chik growth	159.5±39.6(33)	179.8±47.3(33)
Fisher		
%Eggs hatched	79.6(54)	88.5(52)
%Chicks fledged	46.5(43)	52.2(46)
Chick growth	145.9±33.6(31)	157.0±33.9(28)

Schulter, Price & Grant(1985) はこれらを受け、さらにその島の餌資源量も考慮して小地上フィンチ *G. fuliginosa* が同所的に存在する島では飢饉の年には小型の中地上フィンチの死亡率が高くなり中地上フィンチが大形化するだろうと予想した。本研究では上記の研究に対応させるほどのデータは得られていない。第4章ではオオセグロカモメの食性はかなり個体毎に固定していること、メスはオスよりも強く浮魚に依存していること、雛の成長速度、巣立ち率は部分的に両親特にオスの食性に関連しておりウミネコが全く利用しない海鳥の雛を捕食するペアの繁殖成功率が高いことを示した。明らかなのはこの3点だけであり以下の論議は採食行動も含めた形質置換の考えに沿ったスペキュレーションである。

ウミネコは形態的な制約によって浮魚資源が減少しても他の餌資源を利用することができず浮魚を専門的に採食するだろう。オオセグロカモメの浮魚を良く食べる個体(多くのメスと一部のオス)の食性が変化しないのならば、そして浮魚資源量が十分小さくなり、かつウミネコがこれを素早く減少させるならばオオセグロカモメの浮魚専門家とウミネコの間には餌をめぐる競争がおりオオセグロカモメの浮魚専門家の繁殖成功率は減少するだろうし、極端な場合には彼らの死亡率が高くなるかもしれない。このスペキュレーションは多くの問題を持っている。先ず第1にオオセグロカモメの食性の種内変異の多くは形態と関連しないので寿命の長い彼らにとって餌資源の年変動にたいして食性を変化させるのは容易であるかもしれないことである。”種”レベルでの食性の可変性はカモメ属、トウゾクカモメ科の特性であるとは良く言われるが(例えば、Furness, 1979)、以上の論議で重要なのは個体レベルでの食性の可変性である。種あるいは個体群レベルで観察していたのでは個体の食性の可変性によって食性の時間的変化がおこったのかそれとも自然選択がおこったのか分からない。次に食性の遺伝性が不明である点である。ガータースネーク *Thamnophis elegans* では食性はある程度遺伝的であるらしい(Arnold, 1979, 1981)。もちろん食性が学習によって子孫に伝えられる可能性もある(Norton-Griffiths, 1967)。もしかしたら食性の可変性自体が子孫に伝達されているのかもしれない。もう1点、浮魚資源はその出現の予測可能性が小さいので餌をめぐる競争を引き起こすような性質のものではないかもしれない。かつて Cody(1973) は餌をめぐる競争をさけるためウミガラス科の各種は採食場所を分割しているとしたが、近年海鳥の種間で餌をめぐる競争が起きているのかどうか疑問視されている(Bédard, 1976; Hoffman et al., 1981; Schneider & Hunt, 1984)。最初の2つの問題点は個体識別をし、長期的に食性変異と繁殖成功を研究するこ

とで明らかになるだろう。最後の餌をめぐる競争についての問題は直接解決するのが困難である。

5-4 食性変異の単位

図1-2は食性変異を観察する一般的なレベルを示したものであって、必ずしも食性がそのレベルの要素の特性であることを示してはいない。食性がどのレベルの要素の特性であるのか明らかにすることは以下の点から重要である。先に上げたように、Furness(1979)はオオトウゾクカモメは個体群毎に異なる採食テクニックを多分模倣学習による伝統として持っており、このような(地域個体群としての)食性の特殊化は多分個体の採食効率を上昇させ、一方で各個体の食性の多様性は広範な食物利用を可能にしていると考えている。Furnessは個体レベルでの研究をしておらず、もしオオセグロカモメのように個体の食性の特殊化があるならばこの説は成り立たない。Arnason(1978)は他の海鳥からの餌略奪によって生計を立てているクロトウゾクカモメの暗色型と明色型の2型について、その個体群で稀なタイプについては略奪を受ける海鳥が略奪者としてのイメージを持ちづらいため稀なタイプの餌略奪成功率が高く、2型の維持には頻度依存的选择が関わっている、と考えたが、Furness & Furness(1980)はこの結果はたまたま稀なタイプに略奪の上手い個体がいた可能性もあるとして批判しており、タイプの特性としてではなく個体の特性として研究する必要がある。

この研究の各論では食性は各々のレベルの特性であるかのように扱ってきた。例えば、海鳥を捕食するのはオオセグロカモメという種の特性である、また天売島個体群の特性であるというように。しかし実際は海鳥の捕食習性は天売島個体群の一部のオスだけがもつ習性でありこれが各レベルで海鳥の捕食習性として観察されていた。各レベルで海鳥の捕食習性に関連すると考えられた要因(種間比較では形態、個体群間の比較では餌の利用可能性)は各レベルではもっともらしい説明を与え、天売島のあるオスが海鳥を捕食することの外枠つまり十分条件であり、すくなくともウミネコが海鳥を捕食しない理由ではあったがなぜ特定のオスだけが海鳥を捕食するのかまでは説明できなかった。

このように捕食習性は各レベルでのバリエーションの大きさから考えて個体群の特性ではなく個体の特性であるが、この特性は個体レベルと個体群レベルで観察すると異なった結果をもたらしているにとらえられる。個体群レベルでは捕食習性は種内捕食習性と関連することで種内捕食頻度を高め個体群の特性としての雛の死亡率の上昇に寄与していたが、種

内捕食の頻度は密度依存的ではなく、個体群密度の調節機構に関与しているとは考えられなかった。ところが個体レベルでは海鳥の雛の捕食習性はペアの特性としての雛の成長速度、生存率を高めていた。つまり、もし種内捕食習性が自然選択を通じて進化する（してきた）ならば、それはこの習性を持つ個体群の有利性を通してではなく個体の有利性を通じてである。

5-5 結論

カモメ属の食性変異は種、地域個体群、性・年齢クラス、個体のレベルで研究され、各々のレベルでの食性変異に関わる要因について明らかにされつつあるが、レベル間の関連性について総合的に論じられたことは無かった。

本研究では北海道周辺に繁殖するオオセグロカモメとウミネコの給餌期の食性について次の点を明らかにした。1) オオセグロカモメにおいては個体間の食性変異が種間の変異と同じくらい大きい場合があり、形態や生殖的隔離などの生物学的なまとまりかたと食性の類似性による食物連鎖におけるまとまりかたは一致していない。2) 食性変異にかかわる要因として種間比較では形態、個体群比較では餌の利用可能性と”文化的な”採食行動の差、性間では形態、個体間比較では採食テクニックの差が重要であるととらえられ、全てのレベルにおける食性変異を一つの要因によって説明することはできないし、各レベルで働くにとらえられた要因が入れ子式に関わっているわけでも無く統一的に説明するのは困難である。3) 形態と餌の利用可能性は、ある個体が海鳥の雛を専門的に捕食することの十分条件ではあるが必要条件ではない。4) 食性は観察するレベル毎に繁殖に関する変数（繁殖時期、親によるケア、繁殖成功）と異なった関連のしかたをしているととらえられ、重要な点は、同種内捕食は密度依存的死亡要因であり個体群密度の調節機構に関わっているとする説は、個体レベルでの研究を進めることによって見直す必要があると考えられることである。

以上の結論は、種をもって安易に生態系における、とくに食物連鎖における単位であると考えることの危険性、あるレベルで観察された、例えば食性と繁殖成功の、関連性を別のレベルに外挿することの危険性を示唆している。

引用文献

阿部学 1967. 天売島で繁殖するウトウの生態と野犬(?)による被害について 鳥, 18: 174-179.

-----, 市田則孝、清水雅男、橋本正雄、袖木修、小沢典夫、小沢重雄 1972.
コシジロウミツバメの営巣個体数推定の試み、と動物相—北海道大黒島— 鳥, 21: 346-365.

Andersson, Å. 1970. Food habits and predation of an inland-breeding population of the Herring Gull, *Larus argentatus*, in Southern Sweden. *Ornith. Scand.*, 1: 75-81.

Andersson, M. 1979. Predation and kleptoparasitism by skuas in a Shetland seabird colony. *Ibis*, 118: 208-217.

----- & F. Götmark. 1980. Social organization and foraging ecology in the Arctic Skua, *Stercorarius parasiticus*: a test of the food defendability hypothesis. *Oikos*, 35: 63-71.

Arnold, S. J. 1977. Polymorphism and geographic variation in the feeding behavior of the Garter Snake, *Thamnophis elegans*. *Science*, 197: 676-678.

----- . 1981. The microevolution of feeding behavior. In: A. C. Kamil & T. D. Sargent (eds), *Foraging Behavior: Ecological, Ethological and Psychological Approaches*: 409-453. Garland, New York

Arnason, E. 1978. Apostatic selection and kleptoparasitism in the Parasitic Jaeger. *Auk*, 95: 377-381.

東昭 1979. 生物の飛行 ブルーバックス 講談社、東京

----- . 1986. 生物・その素晴らしい動き 共立出版、東京

Barnard, C. J. & R. M. Sibly. 1981. Producers and scroungers: a general model and its application to captive flocks of House Sparrows. *Anim. Behav.*, 29: 543-550.

Barrett, R. T. and O. J. Runde. 1980. Growth and survival of nestling Kittiwakes Rissa tridactyla in Norway. *Ornis Scand.*, 11: 228-235.

Becker, P. H., P. Finck & A. Anlauf. 1985. Rainfall preceding egg-laying: a factor of breeding success in Common Terns Sterna hirundo. *Oecologia*, 65: 431-436.

Bédard, J. 1976. Coexistence, coevolution and convergent evolution in seabird communities: a comment. *Ecology*, 57: 177-184.

Begon, M., J. L. Harper & C. R. Townsend. 1986. *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. Blackwell, Lond.

Boag, P. T. & P. R. Grant. 1981. Intense natural selection in population of Darwin's Finches (Geospizinae) in the Galapagos. *Science*, 214: 82-85.

Bongiorno, S. F. 1970. Nest-site selection by adult Laughing Gulls, Larus atricilla. *Anim. Behav.*, 18: 434-444.

Brown, R. G. B. 1967. Breeding success and population growth in a colony of Herring and Lesser Black-backed Gulls, Larus argentatus and L. fuscus. *Ibis*,

109: 502-515.

Brown, W. L., Jr., & E. O. Wilson. 1956. Character displacement. Syst. Zool. 5: 49-64.

Burger, J. 1979. Competition and predation: Herring Gulls versus Laughing Gulls. Condor, 81: 269-277.

----- . 1980. Territory size differences in relation to reproductive stage and type of intruder in Herring Gulls, Larus argentatus. Auk, 97: 733-741.

----- . 1981a. Feeding competition between Laughing Gulls and Herring Gulls at a Sanitary Landfill. Condor, 83: 328-335.

----- . 1981b Sexual differences in parental activities of breeding Black Skimmers. Am. Nat., 117: 975-984.

----- . 1981c. On becoming independent in Herring Gulls: parent-young conflict. Am. Nat., 117: 444-456.

----- . & C. G. Beer. 1975. Territoriality in the Laughing Gull, Larus atricilla. Behaviour, 55: 20-32.

----- . & J. Shisler. 1978. Nest site selection and competitive interaction of Herring and Laughing Gulls in New Jersey. Auk, 95: 252-266.

----- . & F. Lesser. 1978. Selection of colony sites and nest sites by Common Terns *Sterna hirundo* in Ocean County, New Jersey. Ibis, 120: 433-449.

----- . & M. Gochfeld. 1983. Feeding behavior in Laughing Gulls:

compensatory site selection by young. *Condor*, 85: 467-473.

Butler, R. D. & S. Janes-Butler. 1982. Territoriality and behavioral correlates of reproductive success of Great Black-backed Gulls. *Auk*, 99: 58-66.

----- & ----- . 1983. Sexual differences in the behavior of adult Great Black-backed Gulls, *Larus marinus*, during the pre- and post-hatch periods. *Auk*, 100: 63-75.

Clutton-Brock, T. H. 1977. Some aspects of intraspecific variation in feeding and ranging behaviour in primates. In: T. H. Clutton-Brock(ed), *Primate Ecology: Feeding and Ranging Behaviour in Lemurs, Monkeys and Apes*: 183-222. Academic Press, London.

----- & P. H. Harvey. 1979. Comparison and adaptation. *Proc. R. Soc. Lond.*, B205: 547-565.

----- & ----- . 1984. Comparative approaches to investigating adaptation. In: J. R. Krebs & N. B. Davies(eds), *Behavioural Ecology*(2nd ed.): An Evolutionary Approach: 7-29. Blackwell, Oxford.

-----, F. E. Guinness & S. D. Albon. 1982. *Red Deer, Behavior and Ecology of Two Sexes*. The University of Chicago Press, Chicago.

Cody, M. L. 1966. A general theory of clutch size. *Evolution*, 20: 174-184.

----- . 1973. Coexistence, coevolution and convergent evolution in seabird communities. *Ecology*, 54: 31-44.

Cords, M. 1986. Interspecific and intraspecific variation in diet of two forest

- Guenons, Cercopithecus ascanius and C. mitis. J. Anim. Ecol. 55: 811-827.
- Coulson, J. C. 1966. The influence of the pair-bond and age on the breeding biology of the Kittiwake Gull Rissa trydactyla. J. Anim. Ecol. 35: 269-279.
- , C. S. Thomas, J. E. L. Butterfield, N. Duncun, P. Monaghan and C. Shedden. 1983. The use of head and bill length to sex live gulls Laridae. Ibis, 125: 549-557.
- & C. S. Thomas. 1985. Changes in the biology of the Kittiwake Rissa trydactyla: a 31-year study of a breeding colony. J. Anim. Ecol. 54: 9-26.
- & J. M. Porter. 1985. Reproductive success of the Kittiwake Rissa tridactyla: the roles of clutch size, chick growth rates and parental quality. Ibis, 127: 450-466.
- Crook, J. H. 1965. The adaptive significance of avian social organisations. Symp. Zool. Soc. Lond., 14: 181-218.
- Davis, J. W. F. 1975a. Specialization in feeding location by Herring Gulls. J. Anim. Ecol., 44: 795-804.
- 1975. Age, egg-size and breeding success in the Herring Gull, Larus argentatus. Ibis, 117: 460-473.
- & E. K. Dunn. 1976. Intraspecific predation and colonial breeding in Lesser Black-backed Gulls, Larus fuscus. Ibis, 118: 65-77.
- Dawkins, R. 1982. The Extended Phenotype: The Gene as the Unit of Selection.

Freeman, Oxford.

Drent, R. 1975. Incubation. In: D. S. Farner and J. R. King(eds), Avian Biology V: 333-420. Academic Press, New York.

Duffy, D. C. & J. B. Laurensen. 1983. Pellets of Cape Cormorants as indicators of diet. Condor, 85: 305-307.

Ekman, J. B. & C. E. H. Askenmo. 1984. Social rank and habitat use in Willow Tit groups. Anim. Behav., 32: 508-514.

Ens, B. J. & J. D. Goss-Custard. 1984. Interference among Oystercatchers, Haematopus ostralegus, feeding on mussels, Mytilus edulis, on the Exe estuary. J. Anim. Ecol., 53: 217-231.

Fetterolf, P. M. 1983. Infanticide and non-fatal attacks on chicks by Ring-billed Gulls. Anim. Behav., 31: 1018-1028.

Fox, L. R. 1975. Cannibalism in natural populations. Ann. ev. Ecol. Syst. 6: 87-106.

Fox, L. R. & P. A. Morrow. 1981. Specialization: species property or local phenomenon ? Science, 211: 887-893.

藤巻裕蔵、百武充、松岡茂 1976. ユルリ、モユルリ両島の鳥類 1、ウ類、カモ類 鳥, 8: 68-88.

Furness, R. W. 1977. Effects of Great Skuas on Arctic Skuas in Shetland. British Birds, 70: 96-107.

- . 1978. Kleptoparasitism by Great Skuas, Catharacta skua, and Arctic Skuas, Stercorarius parasiticus, at a Shetland seabird colony. Anim. Behav. 26: 1167-1177.
- . 1979. Food of Great Skuas, Catharacta skua, at North Atlantic breeding localities. Ibis, 121: 86-92.
- . & J. R. G. Hislop. 1981. Diets and feeding ecology of Great Skuas Catharacta skua, during the breeding season in Shetland. J. Zool. Lond., 195: 1-23.
- Furness, B. L. & R. W. Furness. 1980. Apostatic selection and kleptoparasitism in the Parasitic Jaeger: a comment. Auk, 97: 832-836.
- Gabrielsen, G. W. & F. Mehlum. in press. Kittiwake activity monitored by telemetry. Condor.
- Gillett, W. H., J. L. Hayward, Jr. & J. F. Stout. 1975. Effects of human activity on egg and chick mortality in Glaucous-winged Gull colony. Condor, 77: 492-495.
- Gochfeld, M. 1980. Mechanisms and adaptive value of reproductive synchrony in colonial seabirds. In: J. Burger, B. L. Olla & H. E. Winn(eds), Behavior of Marine Animals, Vol. 4: Marine Birds: 207-270. Plenum, New York.
- Götmark, F. 1982. Coloniality in five Larus gulls: a comparative study. Ornis Scand. 13: 211-224.
- Götmark, F. 1984. Food and foraging in five European Larus gulls in the breeding season: a comparative review. Ornis. Fennica, 61: 9-8.

- Goss-Custard, J. D., S. E. A. Le V. Ditt Durell & B. J. Ens. 1982. Individual differences in aggressiveness and food stealing among wintering Oystercatchers, Haematopus ostralegus L. Anim. Behav. 30: 917-928.
- , & S. E. A. Le V. Ditt Durell. 1983. Individual and age differences in the feeding ecology of Oystercatchers, Haematopus ostralegus, wintering on the Exe estuary, Devon. Ibis, 125: 155-171.
- Grant, P. R. 1981. The feeding of Darwin's Finches on Tribulus cistoides(L.) seeds. Anim. Behav. 29: 785-793.
- Graves, J., A. Whiten & P. Henzi. 1984. Why dose the Herring Gull lay three eggs ? Anim. Behav., 32: 798-805.
- Greig, S. A., J. C. Coulson & P. Monaghan. 1983. Age-related differences in foraging success in the Herring Gull, Larus argentatus. Anim. Behav., 31: 1237-1243.
- , -----, & -----. 1986. A comparison of ofraging at refuse tips by three species of gull(Laridae). J. Zool. Lond. 210: 459-472.
- Harris, M. P. 1964. Aspects of the breeding biology of the gulls, Larus argentatus, L. fuscus and L. marinus. Ibis, 106: 432-456.
- , 1965. The food of some Larus gulls. Ibis, 107: 43-53.
- , & W. J. Plumb. 1965. Experiments on the ability of Herring Gulls Larus argentatus and Lesser Black-backed Gulls L. fuscus to raise larger than normal broods. Ibis, 107: 256-257.

- , & H. Jones. 1969. Sexual differences in measurements of Herring and Lesser Black-backed Gulls. *British Birds*, 62: 129-133.
- Hand, J. L. 1980. Human disturbance in Western Gull Larus occidentalis livens colonies and possible amplification by intraspecific predation. *Biol. Conserv.*, 18: 59-63.
- Heinrich, B. 1976. The foraging specializations of individual Bumblebees. *Ecol. Monogr.*, 46: 105-128.
- , 1979. "Majoring" and "minoring" by foraging Bumblebees, Bombus vagans: an experimental analysis. *Ecology*, 60: 245-255.
- Herrera, C. M. 1978. Individual dietary differences associated with morphological variation in Robins Erithacus rubecula. *Ibis*, 120: 542-545.
- Hoffman, W., D. Heinemann and J. A. Wiens. 1981. The ecology of seabird feeding flocks in Alaska. *Auk*, 98: 437-456.
- 橋本正雄 1979. 鷗(ごめ)の話し 釧路新書 釧路市、釧路
- Hunt, G. L., Jr. 1972. Influence of food distribution and human disturbance on the reproductive success of Herring Gulls. *Ecology*, 53: 1051-1061.
- , 1980. Mate selection and mating systems in seabirds. In: J. Burger, B. L. Olla and H. E. Winn(eds), *Behavior of Marine Animals Vol4: Marine Birds*: 113-152. Plenum, New York.
- , & M. W. Hunt. 1973. Habitat partitioning by foraging gulls in

Maine and Northwestern Europe. Auk, 90: 827-839.

-----, & S. C. McLoon. 1975. Activity patterns of gull chicks in relation to feeding by parents: their potential significance for density-dependent mortality. Auk, 92: 523-527.

-----, & M. W. Hunt. 1976. Gull chick survival: the significance of growth rates, timing of breeding and territory size. Ecology, 57: 62-75.

-----, Z. A. Eppler & D. C. Schneider. 1986. Reproductive performance of seabirds: the importance of population and colony size. Auk, 103: 306-317.

Husar, S. L. 1976. Behavioral character displacement: evidence of food partitioning in insectivorous bats. J. Mammal. 57: 331-338.

Ingolfsson, A. 1969. Sexual dimorphism of large gulls, Larus spp. Auk, 86: 732-737.

石居進、1975a 生物統計学入門 培風館、東京

伊藤嘉昭、1976a 動物生態学(下) 古今書院、東京

イブレフ B. C. 1965, 魚類の栄養生態学 (児玉、吉原訳) たたら書房、米子

科学技術庁調査会編 1986 四訂食品成分表 女子栄養大学出版部、東京

Kawai, M. 1965. Newly-acquired pre-cultural behavior of the natural troop of Japanese Monkeys on Koshima Islet. Primates, 6: 1-30.

ケンドール M. G. 1981. 多変量解析 (奥野、大橋訳) 培風館、東京

近藤憲久、橋本正雄、綿貫豊 1986a ユルリ・モユルリ両島における鳥類相の変化。根室市博物館開設準備室紀要, 1: 33-46.

Krebs, J. R. & N. B. Davies. 1981. An Introduction to Behavioural Ecology. Blackwell, Oxford.

釧路市郷土博物館 1981. 大黒島及びその周辺の科学調査報告書。 ppl-31.

黒田長久 1963. 天売島海鳥調査 附 陸鳥。山階鳥研報, 3: 363-383.

ラック D. 1974. ダーウィンフィンチ (浦本、樋口訳) 思索社、東京

Lack, D. 1968. Ecological Adaptations for Breeding in Birds. Methuen, London.

マッカーサー R. H. 1982. 地理生態学 (巖、大崎訳) 蒼樹書房、東京

松岡茂 1977. 同所性キツキ類の生態的重複と差異に関する研究 北海道大学農学部博士論文

MacRoberts, B. R. & M. H. MacRoberts. 1972. Social stimulation of reproduction in Herring and Lesser Black-backed Gulls. Ibis, 114: 495-505.

McCleery, R. H. & R. M. Sibly. 1986. Feeding specialization and preference in Herring Gulls. J. Anim. Ecol., 55: 245-259.

McGrew, W. C. 1983. Animal foods in the diets of wild Chimpanzees, Pan troglodytes, : why cross-cultural variation? J. Ethol. 1: 46-61.

Monaghan, P. 1980. Dominance and dispersal between feeding sites in the

- Herring Gull, *Larus argentatus*. Anim. Behav., 28: 521-527.
- Montevecchi, W. A. & J. M. Porter. 1980. Parental investments by seabirds at breeding area with emphasis on Northern Gannets, *Morus bassanus*. In: J. Burger, B. L. Olla & H. E. Winn(eds), Behavior of Marine Animals Vol4: Marine Birds: 323-366. Plenum, New York.
- Montgomery, G. G. & M. E. Sunkist. 1978. Habitat selection and use by Two-toed and Three-toed Sloths. In: G. G. Montgomery(ed), The Ecology of Arboreal Folivores: 329-359. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- Morris, R. D. & J. W. Chardine. 1985. The effects of ice cover over the colony site on reproductive activities of Herring Gulls. Can. J. Zool., 63: 607-611.
- Mudge, G. P. & P. N. Ferns. 1982. The feeding ecology of five species of gulls (Aves: Larini) in the inner Bristol Channel. J. Zool. Lond., 197: 497-510.
- 中村浩志 1986. 鳥におけるルース・コロニー繁殖 山岸哲編、鳥類の繁殖戦略(下) 東海大学出版会、東京
- 成田喜一 1985. 燕島のウミネコ 八戸市教育委員会編、文化財シリーズ第26号
- Niebuhr, V. 1981. An investigation of courtship feeding in Herring Gulls, *Larus argentatus*. Ibis, 123: 218-223.
- . 1983. Feeding strategies and incubation behaviour of wild Herring Gulls: an experiment using operant feeding boxes. Anim. Behav. 31: 708-717.
- . & D. McFarland. 1983. Nest-relief behaviour in the Herring Gull. Anim. Behav. 31: 701-707.

日本気象協会北海道支部 1980-1985. 北海道の気象 1980-1985.

Nisbet, I. C. T. 1973. Courtship-feeding, egg size and breeding success in Common Terns. *Nature*, 241: 141-142.

西田利貞 1980. チンパンジーの文化 科学, 50: 146-154.

-----. 1981. 野性チンパンジー観察記 中公新書 中央公論社、東京

Norton-Griffiths, M. 1967. Some ecological aspects of the feeding behaviour of the Oystercatcher, Haematopus ostrolegus, on the edible mussel, Mytilus edulis. *Ibis*, 109: 412-424.

O'Donald, P. 1983. The Arctic Skua. Cambridge University Press, Cambridge.

岡田要、内田清之助、内田亮 1960. 新日本動物図鑑(中) 北隆館、東京

O'Neill, R. V., D. L. DeAngelis, J. B. Waide & T. F. H. Allen. 1986. A Hierarchical Concept of Ecosystems. Princeton University Press, Princeton.

Parsons, J. 1971. Cannibalism in Herring Gulls. *British Birds*, 64: 528-537.

-----. 1972. Egg size, laying date and incubation period in the Herring Gull. *Ibis*, 114: 56-541.

-----. 1975a. Seasonal variation in the breeding success of the Herring Gull: an experimental approach to pre-fledging success. *J. Anim. Ecol.* 44: 553-573.

- . 1975b. Asynchronous hatching and chick mortality in the Herring Gull, Larus argentatus. Ibis, 117: 517-520.
- . 1976. Nesting density and breeding success in the Herring Gull, Larus argentatus. Ibis, 118: 537-546.
- Partridge, L. 1976. Individual differences in feeding efficiencies and feeding preferences of captive Great Tits. Anim. Behav. 24: 230-240.
- . & P. Green. 1985. Intraspecific feeding specializations and population dynamics. In: R. M. Sibly & R. H. Smith(eds), Behavioural Ecology: Ecological Consequences of Adaptive Behaviour: 207-226. Blackwell, Oxford.
- Patterson, I. J. 1965. Timing and spacing of broods in the Black-backed Gull, Larus ridibundus. Ibis, 107: 432-459.
- Perrins, C. M. 1970. The timing of Bird's breeding seasons. Ibis, 112: 242-255.
- Peter, W. D. & T. C. Grubb, Jr. 1983. An experimental analysis of sex-specific foraging in the Downy Wood Pecker, Picoides pubescens. Ecology, 64: 1437-1443.
- Pianka, E. R. 1973. The structure of lizard communities. Ann. Rev. Ecol. Syst., 4: 53-74.
- ピアンカ E. R. 1978. 進化生態学 伊藤監訳 蒼樹書房、東京
- Pierotti, R. 1981. Male and female parental roles in the Western Gull under different environmental conditions. Auk, 98: 532-549.

- . 1982. Habitat selection and its effect on reproductive output in the Herring Gull in Newfoundland. *Ecology*, 63: 854-864.
- . & C. A. Bellrose. 1986. Proximate and ultimate causation of egg size and the "third-chick disadvantage" in the Western Gull. *Auk*, 103: 401-407.
- Pietz, P. J. 1986. Daily activity patterns of South Polar and Brown Skuas near Palmer Station, Antarctica. *Auk*, 103: 726-736.
- Post, D. G., G. Hausfater & S. A. McCuskey. 1980. Feeding behavior of Yellow Baboons, Papio cynocephalus, : relationship to age, gender and dominance rank. *Folia. Plimatol.*, 34: 170-195.
- Pugesek, B. H. 1983. The relationship between parent age and reproductive effort in the California Gull, Larus californicus. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 13: 161-171.
- . & K. L. Diem. 1983. A multivariate study of the relationship of parentale age to reproductive success in Califoornia Gulls. *Ecology*, 64: 829-839.
- Roughgarden, J. 1974. Nich width: biogeographic patterns among Anolis lizard populations. *Amer. Natur.*, 108: 429-442.
- Safriel, U. N. 1985. 'Diet dimorphism' within Oysteratcher, Haematopus ostralegus, population -- adaptive significance and effects on recent distribution dynamics. *Ibis*, 127: 187-305.
- Schneider, D. & G. L. Hunt, Jr. 1984. A comparison of seabird diets and

- foraging distribution around the Pribilof Islands, Alaska. In: D. N. Nettleship, G. A. Sanger & P. F. Springer(eds), Marine Birds: Their Feeding Ecology and Commercial Fisheries Relationships: 86-95. Can. Wildl. Serv. Spec. Publ., Ottawa.
- Schulter, D., T. D. Price & P. R. Grant. 1985. Ecological character displacement in Darwin's Finches. *Science*, 227: 1056-1059.
- Schoener, T. W. 1967. The ecological significance of sexual dimorphism in size in the lizard Anolis conpersus. *Science*, 155: 474-477.
- . 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185:27-39.
- Segers, B. H. 1974. Geographic variation in the responses of Guppies, Poecilia reticulata, to aerial predators. *Oecologia*, 14: 93-98.
- Selander, R. K. 1966. Sexual dimorphism and differential nich utilization in birds. *Condor*, 68: 113-151.
- Sibly, R. M. & R. H. McCleery. 1983a. Increase in weight of Herring Gulls while feeding. *J. Anim. Ecol.*, 52: 35-50.
- . & ----- . 1983b. The distribution between feeding sites of Herring Gulls breeding at Walney Island, U. K. *J. Anim. Ecol.*, 52: 51-68.
- Siegel-Causey, D. & G. L. Hunt, Jr. 1981. Colonial defense behavior in Double-crested Cormorants. *Auk*, 98: 522-531.
- Sokal, R. R. & F. J. Rohlf. 1981. *Biometry*(2nd ed.). Freeman, San Francisco.

Spaans, A. L. 1971. On the feeding ecology of the Herring Gull, Larus argentatus pont., in the northern part of the Netherland. *Ardea*, 59: 73-188.

Storer, R. W. 1966. Sexual dimorphism and food habits in three North American accipiters. *Auk*, 83: 423-236.

杉山幸丸 1986. 道具文化圏をつくる野性チンパンジー アニマ167: 87-91.

田中豊、脇本和昌 1983. 多変量統計解析法 現代数学社、京都

Teleki, G. 1981. The omnivorous diets and eclectic feeding habits of Chimpanzees in Gombe National Park, Tanzania. In: R. S. O. Harding & G. Teleki(eds), Omnivorous Primates, Gathering and Hunting in Human Evolution: 303-343. Cambridge University Press, Cambridge.

Tinbergen, N. 1959. Comparative studies of the behaviour of gulls(Laridae): a progress report. *Behaviour*, 15: 1-70.

ティンバーゲン N. 1975. セグロカモメの世界 (安部、斎藤訳) 思索社、東京

Trapp, J. T. 1979. Variation in summer diet of Glaucous-winged Gulls in the Western Aleutian Islands: an ecological interpretation. *Wilson Bull.* 91: 412-419.

Trillmich, F. 1978. Feeding territories and breeding success of Soth Polar Skuas. *Auk*, 95: 23-33.

Trivers, R. L. 1972. Parental investment and sexual selection. In: B. Campbell (ed), Sexual Selection and the Descent of Man: Aldine Press, Chicago.

Trivelpiece, W., R. G. Butler & N. J. Volkman. 1980. Feeding territories of Brown Skuas, Catharacta lonnbergi. Auk, 97: 669-676.

上田恵介 1985. カモメ類のメス-メス配偶 生物科学, 37: 113-124.

Verbeek, N. M. 1977a. Comparative feeding ecology of Herring Gulls, Larus argentatus and Lesser Black-backed Gulls, Larus fuscus. Ardea, 65: 25-42.

-----1977b. Interactions between Herring and Lesser Black-backed Gulls feeding on refuse. Auk, 94: 726-735.

Vermeer, K. 1970. Breeding biology of California and Ring-billed Gulls. Can. Wildl. Serv. Rep. Ser. No. 12.

-----1980. The importance of timing and type of prey to reproductive success of Rhinoceros Auklets, Cerorhinca monocerata. Ibis, 122: 343-350.

-----1982. Comparison of the diet of the Glaucous-winged Gull on the east and west coast of Vancouver Island. Murrelet, 63: 80-85.

Watanuki, Y. 1982. Size selective hunting by Slaty-backed Gulls Larus schistisagus and influence on fledging success of Black-tailed Gulls L. crassirostris. J. Yamashina Inst. Ornithol., 14: 25-34.

-----1983. Predation and anti-predation behaviour in seabirds on Teuri Island, Hokkaido. J. Yamashina Inst. Ornithol., 15: 167-174.

-----1984. Food intake and pellet of Black-tailed Gull Larus crassirostris. J. Yamashina Inst. Ornithol., 16: 168-169.

- 綿貫豊 1983. 昼行性捕食者に対する防衛行動としてのコシジロウミツバメ、
Oceanodroma leucorhoa の日周活動パタンの特性 北海道大学農学部修士論文
- .1984. 北海道周辺におけるオオセグロカモメの繁殖期の食性 月刊海洋科学,
 16: 212-216.
- . 1985. 大黒島におけるコシジロウミツバメの繁殖生態 山階鳥研報, 17:
 9-22.
- . 1986. 海鳥における捕食・被食者相互関係 山岸哲編、鳥類の繁殖戦略
 (下): 158-191. 東海大学出版会、東京
- , 青塚松寿、 寺沢孝毅 1986. 天売島における海鳥の繁殖状況 鳥, 34:
 146-150.
- Werner, E. E. 1984. The mechanism of species interactions and community
 organization in fish. In: D. R. Strong, Jr., D. Simberoff, L. G. Abele & A.
 B. Thistle(eds), Ecological Communities: Conceptual Issues and the
 Evidence: 360-382. Princeton University Press, Princeton.
- Wilson, E. O. 1975. Sociobiology, the New Synthesis. Belknap, Harvard.
- Winkler, D. W. 1985. Factors determing a clutch size reduction in California
 Gulls, Larus californicus a multi-hypothesis approach. Evolution, 39: 667-677.
- Witt, H-N., J. Crespo, E. de Juana & J. Varela. 1981. Comparative feeding
 ecology of Audouin's Gull Larus audouinii and the Herring Gull L. argentatus
 in the Mediterranean. Ibis, 123: 519-523.
- Wynne-Edwards, V. C. 1962. Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour.

Oliver and Boyd, Edinburgh.

Young, E. C. 1963a. Feeding habits of the South Polar Skua Catharacta
maccormicki. Ibis, 105: 301-318.

----- . 1963b. The breeding behaviour of the South Polar Skua, Catharacta
maccormicki. Ibis, 105: 203-233.

----- . 1977. Egg laying in relation to latitude in southern hemisphere
skua. Ibis, 119: 191-195.

付録1 北海道における海鳥の繁殖コロニーの現状。

Appendix 1. Status of seabirds breeding around Hokkaido. No. individual on breeding ground or around breeding site was directly counted. No. breeding pairs was directly counted for cormorants and gulls with small colonies. For large colonies of gulls, no. breeding pairs were estimated by concerting no. individuals on breeding ground into no. pairs by multiplying factor $k=0.7-0.8$. In some cases, total number was extrapolated from a count of birds in a known proportion of the colony. For burrow nesting seabirds, no. active nests were estimated from nest densities, area of breeding habitats and occupancy rate. No. in parenthesis was rough estimate. For detailed methods, see references. In references: YW, Y. Watanuki; JEA, Japan Environmental Agency; WBSJ, Wild Bird Society of Japan.

Species & colonies	Year	Breeding no.pair	No.individual	References
Slaty-backed Gull				
Teuri I.	1963	50		Kuroda(1963)
	1979	(130)	228	YW
	1980	163	366	YW
	1981	230	371	YW
	1984	320	426	YW
	1985	414	517	Watanuki et al.(1986)
Yururi I.	1972	118+	458	Haga(1973)
	1972		499	JEA(1973)
	1981	(450)	589	Mathumoto,per.com.
	1982	(800)	1,250	Nakayama,per.com.
	1983	(800)	1,280	YW
	1983	258+	1,127	Kondo et al.(1986)
	1984	403+	1,360	Kondo et al.(1986)
	1985	345+	1,445	Kondo et al.(1986)
Moyururi I.	1959-60		400	Fujimaki(1961)
	1972	117+	1,174	Haga(1973)
	1972		1,431	JEA(1973)
	1981	(1,200)	2,125	YW
	1982		1,970	Nakamura,per.com.
	1983		1,350+	Kondo et al.(1986)
	1984		1,420+	Kondo et al.(1986)
	1985		1,328+	Kondo et al.(1986)
Daikoku I	1972		100+	Abe et al.(1972)
	1980	2,152+		Hashimoto(1981)
	1981	(3,300)	6,656	YW
	1982	3,500	7,000	Watanuki(1986)
	1986	5,980	9,900	YW
Shiretoko Pen.	1965		1,061	Kuroda(1965)
	1979	434		Nakagawa(1981)
	1980	410		Nakagawa(1981)

Ofuyu	1984	7+		Shimada(1984)
Esashi, Gomeiwa	1985	60-70		Esashicho(1985)
Esashi, Menashidomari	1982	30		Esashicho(1985)
	1985	30		Esashicho(1985)
Kiritappu	1981		284	YW
Kenbokki I.	1982		339	Yabe, per. com.
Akkeshi, konbumori	1981		126	YW
Kushiro	1981		155	YW
	1981	140		Hashimoto, per. com.
Erimo	1981		371	YW
Esan	1957		Several dozen	Kuroda(1958)
	1965		160	Kuroda(1965)
Hakodate	1985	20±		Satoho, per. com.
Ohoshima I.	1982	10+		Satoho, per. com.
Sanganjima I.		1		Endo, per. com.
Black-tailed Gull				
Teuri I.	1963		50,000	Kuroda(1963)
	1979	(23,000)	29,000	YW
	1980	(20,000)	25,000	Modif. Watanuki(1982)
	1981	(21,000)	26,000	Modif. Watanuki(1983)
	1984	(23,000)	30,100	YW
	1985	29,466	36,714	Watanuki et al.(1986)
Yururi I.	1972	0	12	Haga(1973)
	1981	Several	50	Mathumoto, per. com.
	1982	150-200	300	Nakayama, per. com.
	1983	164	421	Kondo et al.(1986)
	1984 Jun.	150		Kondo et al.(1986)
	1984 Jul.	0	144	Kondo et al.(1986)
	1985	1+	46	Kondo et al.(1986)
Moyururi I.	1959-60		20	Fujimaki(1961)
	1964-65 +			Abe & Mathumoto(1968)
	1972	+	530	Haga(1973)
	1981	10±	34	YW
	1982	?	2	Nakamura, per. com.
	1983	?	?	Kando et al.(1986)

	1985	?	75	Kondo et al.(1986)
Daikoku I.	1972	?	1-10	Abe et al.(1972)
	1980	1+	300	Hashimoto(1981)
	1981	?	100	YW
	1982	1+	35	YW
	1986	?	28	YW
Esashi, Menashidomari	1982	2,204		Esashicho(1985)
	1983	2,001		Esashicho(1985)
	1984	2,567		Esashicho(1985)
	1985	2,928		Esashicho(1985)
Mathumaekojima I	1965		5,000-8,000	Kuroda(1965)
	1972		26,000	JEA(1973)
	1984	+		WBSJ(1985)
Japanese Cormorant				
Teuri I.	1963		100	Kuroda(1963)
	1980	(250)	300	YW
	1984	(500)	328	YW
	1985	766	431	Watanuki et al.(1986)
Yururi I.	1972	61	125	Haga(1973)
	1972	61		Fujimaki et al.(1976)
	1983	88	163	YW
	1983	65	170	Kondo et al.(1986)
	1984	49	168	Kondo et al.(1985)
	1985	49	133	Kondo et al.(1985)
Moyururi I.	1959	65		Fujimaki(1961)
	1960	50		Fujimaki(1961)
	1964-65	+		Abe & Mathumoto(1968)
	1972	198+	325	Haga(1973)
	1972	172		Fujimaki et al.(1976)
	1981	260	537	YW
	1985	237		Kondo et al.(1986)
Daikoku I.	1972	+	41-70	Abe et al.(1972)
	1980	172		Hashimoto(1981)
	1981	(350)	610	YW
	1982	305	530	YW
	1986	214		YW
Shiretoko Pen.	1965	256		Fujimaki(1985)
	1979	690		Nakagawa(1981)
	1980	305		Nakagawa(1981)
	1981	489		Nakagawa(1985)
	1982	371		Nakagawa(1985)

	1984	463		Nakagawa(1985)
	1985	548		Nakagawa(1985)
Esan	1957	+	70-80	Kuroda(1958)
	1965	3+	20	Kuroda(1965)
Mashike	1984	80+		Shimada(1984)
Red-faced Cormorant				
Yururi I.	1957		20-30	Nagata(1959)
	1960	72+		Fujimaki(1961)
	1972	155		Haga(1973)
	1972	140		JEA(1973)
	1981-82	0	0	Mathumoto, per.com.
	1983-85	0	0	Kondou et al.(1986)
Moyururi I.	1959	25		Fujimaki(1961)
	1960	35		Fujimaki(1961)
	1965	50+		Abe & Mathumoto(1968)
	1972	9+	70	Haga(1973)
	1972	35	73	JEA(1973)
	1981	4	11	YW
	1983	4		Hiura, per.com.
	1984	13	20	Kondo et al.(1986)
	1985	2+	4	Kondo et al.(1986)
Hanasaki	1964	+		Abe & Mathumoto(1968)
Pelagic Cormorant				
Teuri I.	1951	?		Udagawa(1953)
	1963	?		Kuroda(1963)
	1972	?		JEA(1972)
	1981	3+		YW
	1984	9		YW
	1985	13		Watanuki et al.(1986)
Moyururi I.	1964-65	+		Abe & Mathumoto(1968)
	1981	0		YW
	1983-85	0		Kondo et al.(1986)
Hanasaki	1964	+		Abe & Mathumoto(1968)
Esan	1957	+		Kuroda(1958)
Common Murre				
Teuri I.	1963	+	8,000	Kuroda(1963)
	1972	+	1,117	JEA(1973)

	1977		500	WBSJ(1977)
	1980	+	553	YW
	1981	+	687	YW
	1984	+	300+	YW
	1985	217	289	Watanuki et al.(1986)
	1986	+	290	Terasawa(1986)
Yururi I.	1972	+	46	JEA(1973)
	1981	0	0	YW
	1983-85	0	0	Kondo et al.(1986)
Moyururi I.	1959	?	18	Fujimaki(1961)
	1960	?	29	Fujimaki(1961)
	1964	?	30	Abe & Mathumoto(1968)
	1965	+	500	Abe & Mathumoto(1968)
	1972	+	300	Haga(1973)
	1972	+	230	JEA(1973)
	1981	0	15	YW
	1982	0	0	Nakamura, per.com.
	1983-85	0	0	Kondo et al(1986)
Mathumaekojima I.	1965		50-2,000	Kuroda(1965)
	1972		200	JEA(1973)
Spectacled Guillemot				
Teuri I.	1963	+	3,000	Kuroda(1963)
	1972	+	384	JEA(1973)
	1977	+	400	WBSJ(1978)
	1981	(100)	400	Thoresen(1984)
	1985	60+	249	Watanuki et al.(1986)
Yururi I.	1972	+	338	Haga(1973)
	1983	+	61	Kondo et al.(1986)
	1984		46	Kondo et al.(1986)
	1985		40	Kondo et al.(1986)
Moyururi I.	1959-60		160	Fujimaki(1961)
	1964-65	+		Abe & Mathumoto(1968)
	1972		289	Haga(1972)
Daikoku I.	1972		41-100	Abe et al.(1972)
	1982		80	YW
	1986		1	YW
Shiretoko Pen.	1965	+		Kuroda(1965)
	1980	+		Nakagawa(1981)

	1965		30±	Kuroda(1965)
Mathumaekojima I.	1972		280	JEA(1973)
	1984	?		WBSJ(1985)
Ancient Murrelet				
Teuri I.	1956	+	500	Murata(1958)
	1963	+		Kuroda(1963)
	1981	+		Aothuka, per.com.
	1982-85	+		Watanuki et al.(1986)
Rhinoceros Auklet				
Teuri I.	1963	63,000		Kuroda(1963)
	1972	398,820		JEA(1973)
	1977	300,000		WBSJ(1978)
	1985	172,041		Watanuki et al.(1986)
Yururi I.	1972	5+		Haga(1973)
	1983	600		YW
Moyururi I.	1959-60	+		Fujimaki(1961)
	1964-65	+		Abe & Mathumoto(1968)
	1972	150		Haga(1973)
	1981	500		YW
Daikoku I.	1972	?	11-40	Abe et al.(1972)
	1982	1,080+		YW
	1986	4,400		YW
Mathumaekojima I.	1965	+		Kuroda(1965)
	1972	3,320		JEA(1973)
	1984	3,000		WBSJ(1985)
Tufted Puffin				
Yururi I.	1972	3+	15	Haga(1973)
	1972		10	JEA(1973)
	1983		7	Kondo et al.(1986)
	1984		4	Kondo et al.(1986)
	1985		4	Kondo et al.(1986)
Moyururi I.	1959-60	+	250	Fujimaki(1961)
	1964-65	+		Abe & Mathumoto(1968)
	1972	2+	36	Haga(1973)
	1972		101	JEA(1973)
	1983		24	Kondo et al.(1986)
	1984		10	Kondo et al.(1986)
	1985		16	Kondo et al.(1986)

Daikoku I.	1972	1-10	Abe et al.(1972)
	1981	5-6	YW
	1982	5-6	YW
	1986	1	YW
Kiritappu	1981	5	YW
Leach's Storm Petrel			
Daikoku I.	1972	1,070,000	Abe et al.(1972)
	1982	415,000	Watanuki(1985)
Daikokukojima I.	1982-86	+	YW
Habomai	1984	+	Tanahashi, per.com.
Streaked Shearwater			
Mathumaeohosima I			

Note: JEA, Japan Environmental Agency; WBSJ, Wild Bird Society of Japan;
 YW, Yutaka Watanuki;

付録2 各個体が雛に与えた餌の構成。F魚；MI海産無脊椎動物；G生ごみ，B母鳥，
U不明。

Appendix2. No. of food loads of each food type delivered to chicks. Repeat
feedings from same load are excluded. F, fish; MI, marine invertebrates;
G, garbage; B, birds; U, unidentified.

1984							1985							
Year	Nest no.	Sex	F	MI	G	B	U	Nest no.	Sex	F	MI	G	B	U
	1	M	17	-	1	-	-	5	M	10	1	1	18	-
		F	11	-	-	-	-		F	25	-	1	-	-
	2	M	19	-	3	12	1	8	M	15	-	3	2	1
		F	18	-	-	-	-		F	12	-	-	-	-
	5	M	1	-	-	-	-	9	M	38	1	9	-	-
	6	M	-	-	-	17	-		F	7	1	1	-	-
		F	6	-	-	-	-	10	M	19	-	2	11	-
	10	M	8	-	-	-	-		F	17	3	-	-	-
		F	6	-	1	-	-	12	M	33	-	10	6	-
	11	M	2	-	-	1	-		F	17	13	8	-	-
		F	5	-	-	-	1	13	M	3	-	-	29	3
	12	M	4	-	-	15	-		F	20	-	-	1	-
		F	17	-	-	-	-	15	M	4	-	-	24	1
	18	M	22	2	-	1	-		F	15	1	1	-	-
		F	18	5	6	-	-	16	M	21	-	2	2	-
	22	M	8	-	-	-	-		F	10	2	2	8	-
		F	7	-	1	-	-	20	M	16	-	4	1	-
	24	M	14	-	1	-	-		F	19	1	1	-	-
		F	9	-	3	1	-	21	M	14	1	1	-	-
	25	M	8	1	-	1	-		F	19	2	9	-	1
		F	6	2	-	-	1	22	M	2	-	-	-	-
	28	M	10	-	-	1	1		F	8	-	3	12	-
		F	5	-	-	-	-	32	M	18	-	-	-	-
	33	M	1	-	-	-	1		F	8	-	18	5	-
		F	1	-	-	-	-	33	M	19	-	8	-	-
	34	M	10	4	-	2	-		F	15	-	1	20	-
		F	9	-	-	-	-	34	M	17	-	2	-	-
	36	M	11	-	4	-	1		F	8	2	6	2	-
		F	3	-	1	-	-	35	M	12	2	5	-	-
	42	M	17	-	2	1	-		F	9	-	1	-	-
		F	15	-	-	-	-	39	M	6	-	1	-	-
	49	M	12	1	-	2	-		F	2	1	1	-	-
		F	8	1	-	-	-	40	M	6	1	-	-	-
	50	M	10	-	-	-	-		F	4	-	-	14	-
		F	5	-	1	-	-	41	M	9	2	5	-	-
	52	M	5	3	-	16	-		F	19	-	-	-	1
		F	4	4	-	-	1	42	M	6	-	2	-	1
	56	M	7	-	3	-	2		F	3	-	-	6	1
		F	12	1	-	-	-	45	M	3	-	1	-	-
	62	M	3	-	-	-	-		F	3	-	-	-	-
		F	3	-	-	-	-	46	M	2	-	-	1	-
									F	5	1	-	-	-
								49	M	7	-	-	-	-
									F	10	-	2	-	1
								63	M	-	-	-	12	-
									F	1	-	-	-	-

付録3 各ペアのペリット食い残し中の餌タイプ毎の出現率。

Appendix 3.. No. of pellets and food remains of each food type found on the territories.
F, fish; MI, marine invertebrates; B, birds. Remains of minor food type (paper, plant, insect etc.) are excluded.

Year 1984				1985			
Nest no.	F	MI	B	Nest no.	F	MI	B
1	16	2	-	1	17	-	4
2	33	3	44	2	20	6	-
3	13	10	2	3	24	3	17
4	8	-	1	4	7	-	5
5	7	2	4	5	18	1	18
6	5	2	16	7	11	5	-
7	10	2	19	8	24	4	2
8	23	4	13	9	27	3	-
9	17	16	-	10	29	7	18
10	7	1	-	11	7	-	10
11	10	-	8	12	23	12	5
12	20	-	22	13	6	-	12
13	16	2	5	14	9	4	4
15	8	2	46	15	11	6	20
16	16	3	4	16	20	8	23
17	4	-	33	17	4	1	31
18	22	25	-	18	8	-	2
19	23	-	2	19	4	2	21
20	3	1	-	20	30	2	6
21	5	-	9	21	16	-	3
22	8	-	2	23	10	1	8
24	14	2	1	25	8	-	22
25	12	17	1	26	13	2	19
26	20	3	5	27	31	-	2
27	10	7	11	28	12	1	26
28	9	3	6	30	14	3	9
29	17	-	15	31	5	1	-
30	13	2	7	32	17	2	24
31	9	3	9	33	25	2	3
32	1	2	5	34	16	1	20
33	-	-	4	35	12	5	-
34	17	8	2	36	15	2	5
35	15	6	16	63	9	-	37
36	19	7	3	37	18	1	8
37	4	2	2	39	18	2	-
40	2	-	19	40	9	6	-
41	13	-	18	41	8	1	17
42	27	3	4	42	8	2	3
43	12	2	-	43	14	3	5
45	10	2	2	44	2	-	1
46	22	6	1	45	5	-	6
48	12	3	23	46	4	3	4
49	8	2	20	47	6	1	15
50	11	1	3	48	1	-	-
52	2	22	28	49	3	-	4
54	5	-	14	50	8	1	2
55	3	-	1	51	1	-	-
56	13	1	-	54	7	3	-
57	9	-	2	55	1	2	6
58	4	1	-	57	5	-	4
62	6	-	-	58	1	-	9
				62	4	2	2