

ウミネコの生態調査 I

統計数理研究所 長谷川 政 美
" 種 村 正 美
" 樋 口 伊 佐 夫

(1980年8月 受付)

An Ecological Survey on Japanese Gulls, I.

Masami Hasegawa, Masaharu Tanemura
and Isao Higuti

(The Institute of Statistical Mathematics)

Field surveys were made in the breeding colony of Japanese Gulls in Kabu-shima, Aomori Prefecture. The locations of all the nests in a study area as well as locations and shapes of grasses and rocks were mapped by using aerial photographs taken from a balloon and interest-distance data measured on land. The data was analysed in terms of Morisita's indices I_1 [8] and R_1 [9], and interest-spacing and association of nests with edges of grasses or rocks were noticed. Age composition of gulls was determined by examining the rings which have been being banded to young since 1966. Some of four-year-old birds were found to begin to breed. A gull born in 1966 was found to breed three young in 1980 (14-year-old). The survivorship curve and the age composition of territory holders were analysed in terms of a simple model, and the allowed ranges of survival rate, fecundity and age of territory acquisition in the model were compared to those obtained directly from observation. It is concluded that the annual survival rate of adults of Japanese Gulls must be greater than 0.854 (life expectancy=5.85 years). The total number of hatched young in the colony was estimated in 1979 and in 1980 by a capture-recapture method, and it was compared with that derived from another method.

1. はじめに

われわれはここ数年来、空間的に均一な環境条件下での動物のなわばりの幾何学的パターンを、統計幾何学的モデルを通じて理解することを試みて来た（文献 [1], [2], [3]）。また、その仕事の延長として、カモメ類など繁殖期に集団営巣する海鳥の巣の配置パターンが、なわばり行動などに伴う個体間相互作用を通じて決まるものと考え、これに対するモデル化も試みて来た（文献 [2], [4]）。しかし、これまでのわれわれの研究で用いられたデータは、文献 [4] におけるウミネコのデータ以外は、すべて他人の論文を通じて得られたものであり、実際にはどのような状況のもとで採られたものか良くわからない部分があった。真に実態に即したモデルを作るには、自らの目でフィールドを見ることが必要であろうと考え、1978年3月から青森県八戸市蕪島におけるウミネコの集団営巣地での調査を始めた。最初のうちは、巣配置のパターンということで調査していたが、次第にその他の生態学的なことにも興味を引かれて、いろいろと調べてきた。調査を始めてから今年で3シーズン目になるが、まだやるべきことがたくさん残っており、これまでの調査で得られたデータの整理や解析もまだ一部しか終わっていない。本稿は、われわれの調査の中間報告である。

2. 燕島の概要

青森県八戸市鮫町の燕島は、ウミネコの繁殖地として大正11年に国の天然記念物に指定された。ウミネコの学名は *Larus crassirostris* Vieillot である。尾に顕著な黒帯があることから、英名で Black-tailed Gull と呼ばれていたが、分布が日本近海に限られることから、最近の英名では Japanese Gull と呼ばれている。ウミネコは日本では最も普通に見られるカモメであり、日本で繁殖するカモメとしては、他にオオセグロカモメがあるだけである。ウミネコの繁殖地は燕島の外に、北海道の天売島、浜頓別、山形県の飛島、岩手県の佐賀部、三貫島、樺島、島根県の経島などいくつかあるが、燕島は調査地として便利である。ここは昔は離れ島であったが、現在では陸続きの半島になっている。他の繁殖地がたいてい離島であるのに較べて、燕島は調査に行く際の交通の便に恵まれている。燕島の面積は 1.78ha、高さ 17m の中央の島頂には厳島神社があり、この神社を除いて全島が繁殖地になる。厳島神社からは見晴らしが良く、ウミネコの行動を攪乱せずに観察できる地形的な好条件もそなえている。気球により 300m 上空より燕島の概観を撮影した写真を図1に示す。



図1. 燕島の概観。気球による 300m 上空よりの空中写真。われわれの調査区画 A (20m×15m), B (10m×10m) の場所も示してある。(1979年5月9日撮影)

燕島にウミネコがやって来るのは繁殖のためであり、数万個体の集団が2月中旬頃からヒナの巣立ちの終わる8月上旬頃まで島にとどまる。その間営巣地は各つがい毎のなわばりに分割されている。

3. 巣の配置パターンと環境要因との相関

4月上旬には巣造りが始まる。10m 四方に約 100 個もの巣密度であり、各つがいは 1m^2 ほ

どのなわばりを確保してそれを守る．われわれは，なるべく平坦で環境条件が均一に近いと思われる調査区画をいくつか設定し，巣間の距離を測定した（5月中旬の抱卵期）．巣間距離の測定値から2次元平面への巣配置のマッピングの方法及びその結果は，続きの論文（文献 [5]）でまとめることにする．これまでに得られているカモメ類の巣配置パターンのデータは，Howellらのシロガシラハイロカモメに関するもの [6] 以外はすべて最近接巣間距離のみであり [4]，空間パターンを記述するデータとしては，いかにも情報の少ないものであった．その点で，われわれの得た2次元のマッピングは貴重である．

調査を始めた頃には，調査区画内の環境条件は空間的には比較的均一なように思われたが，調査を進めるに従って，特に草の配置など環境の不均一性が巣の配置に影響していることが明らかになった．草をはさんだ場合には，それが障壁となって，2つの巣はかなり近くまで接近できるようである．このような草の配置まで含めた測量はむずかしいので，抱卵期に気球を上げて，上空から写真を撮ることによって草や岩の配置まで含めた巣の位置のマッピングを行なった．気球による空中撮影の方法は，文献 [7] に説明がある．一例として，調査区間B（図1参照）と名付けた場所の気球からの写真を図2に示す．これは，1979年5月10日に52.6m上空から撮影したものである．この時期には，なわばり所有者たちは全員，雌雄交代で抱卵している．ウミネコがすわっている場所がたいてい巣であり，かたわらに立っているのが配偶者である．しかし配偶者は採食などのために島には居ないことが多い．この写真からだけでは，すべての巣の位置を完全に決めることはできないが，これとは別に巣の位置の地上での測量が行

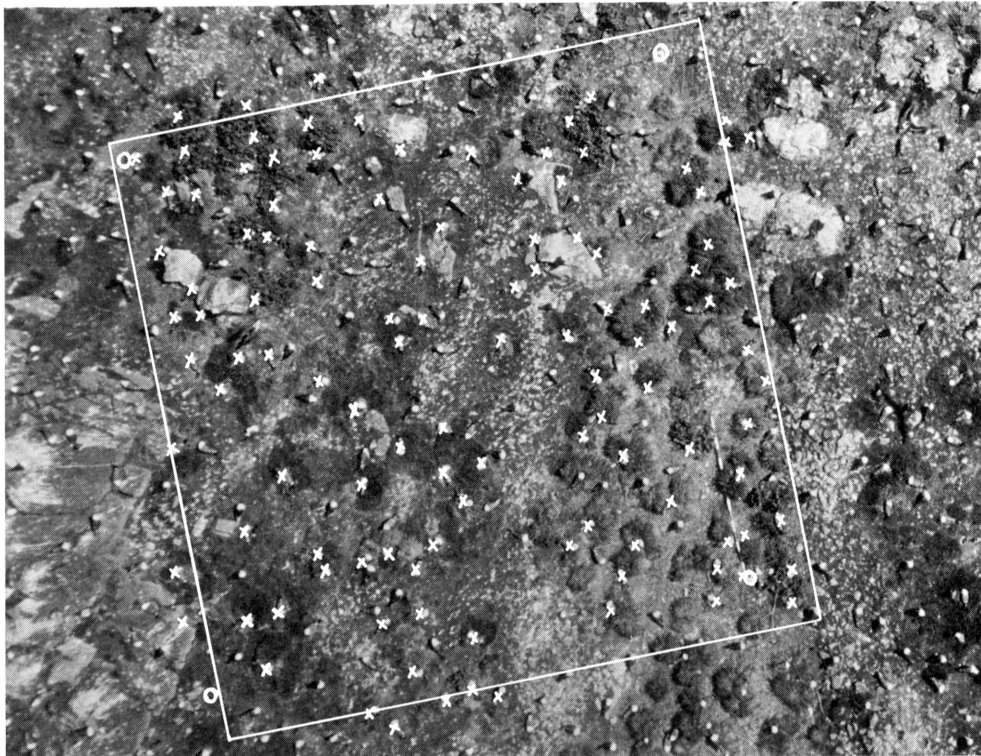


図 2. 調査区画 B の 52.6m 上空よりの空中写真，×印は巣の位置を示す，○印は 10m×10m の調査区画の 4 隅を示すが，巣配置パターンの解析には，正方形で示した 11m×11m の区画に含まれるすべての巣を用いた．右下に置いてあるボールの長さが 3m である．（1979 年 5 月 10 日撮影）



図 3. 島頂からの区画 B (10m×10m) の概観 (1979 年 5 月 14 日午前 6 時 50 分撮影)

なっており、巣のまわりの状況を地上でもボラロイドカメラで撮影してあるので、それらと併せて航空写真の上で巣の位置を決めることができ、それを×印で示す。上空からの写真だけでは、草の丈がどのくらいなのか良くわからないので、同じ区画を島頂から撮影したものを、図 3 に示す。丈の低いのがスズメノカタビラ、この区画の右下部分にたくさん生えているのがオオウシノケグサ、花をつけている丈の高いのがアブラナである。

図 2 に示される巣の配置パターンを生成するモデルを作ることは今後の課題であるが、ここではとりあえず Morisita の指数に基づいて簡単な解析を行なっておく。Morisita [8] は、一定平面内における個体の散布状態を示す指標として、次式のような I_δ -指数を提唱している。

$$(3.1) \quad I_\delta = q \cdot \frac{\sum_{i=1}^q x_i(x_i-1)}{N_x(N_x-1)}$$

ここで、 x_i は i 番目 ($i=1, 2, 3, \dots, q$) の抽出単位内の個体数、 q は抽出単位数、 $N_x = \sum_{i=1}^q x_i$ である。抽出単位である小区画の面積を変えることによってこの指数の値がどのように変化するかを見ると、一地域内での個体の散布パターンの解析ができる。

更に、Morisita [9] は、種間の散布状態の相関を示す指標として、次の R_δ -指数を提唱している。

$$(3.2) \quad R_\delta = \frac{q \sum_{i=1}^q x_i y_i}{N_x N_y} - 1$$

ここで、 x_i, y_i は i 番目の抽出単位内での種 x, y のそれぞれの個体数を表わし、 $N_x = \sum_{i=1}^q x_i$ 、 $N_y = \sum_{i=1}^q y_i$ である。2 種の間に全く相関がない場合には R_δ は 0、完全に住み分けが起こる場合には -1、完全に重なって同じ場所に散布する場合には +1 となる。

上の 2 つの指数を計算するため、図 1 の写真で正方形でかこまれた領域 (11.16m 四方) を 81×81 個のセルに分割する。各セルの一辺の長さは、約 14cm である。各セルは次のいずれかに特徴づけられる。

- (1) 巣を含む

AREA B



図 4. 区画 B におけるウミネコの巣, および植生と岩の配置パターン. 巣の位置は⑩, 草あるいは岩は * それらの縁は+で表わしてある. この区画のスケールは, 11m×11m である.

- (2) 草の縁を含む
- (3) 草の中心部（縁は含まない）
- (4) 岩の縁を含む
- (5) 岩の中心部（縁は含まない）

2つ以上の特徴を同時に持つことはないとし、例えば実際には1つのセルが巣を含むと同時に、草や岩（の縁）を含む場合には、カテゴリー(1)に分類することにする。図4は、このようにして図2を簡単化したものである。ただし、ここでは草と岩の区別をしない。

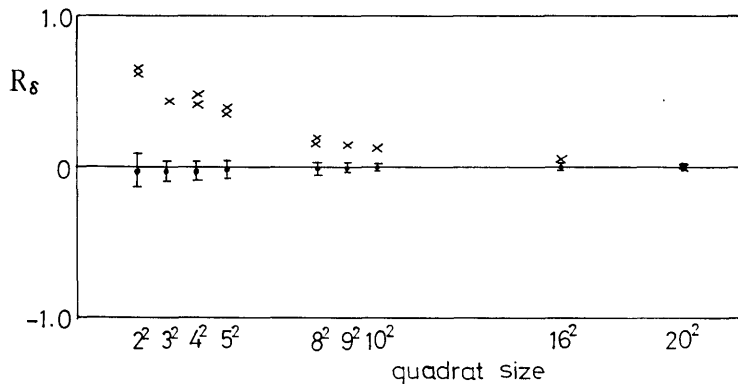


図5. 小区画の大きさ (quadrat size) と R_s 指数との関係 (×印). •は巣の配置をランダムにしたシミュレーション結果の平均と標準偏差の幅を示す。

巣は草や岩の縁に作られることが多いようである。そこで、(2) 及び (4) で特徴づけられるセルには、“草 or 岩の縁” という species y を1個体割り当てる。こうして、“巣” という species x と y との散布状態の相関指数 R_s が計算される。小区画の大きさが 2×2 の場合には、 $\{(1, 1), (1, 2), (2, 1), (2, 2)\}, \{(1, 3), (1, 4), (2, 3), (2, 4)\}, \dots \{(79, 79), (79, 80), (80, 79), (80, 80)\}$ の1600個の小区画に分けられるが、このすべての小区画を計算に取り入れる。また、別のフレームによる分割、例えば、 $\{(2, 1), (2, 2), (3, 1), (3, 2)\}, \{(2, 3), (2, 4), (3, 3), (3, 4)\}, \dots \{(80, 79), (80, 80), (81, 79), (81, 80)\}$ などの分割も可能であり、これについても指数が計算される。小区画の大きさをいろいろ変えることによって、指数の値がどのように変化するかを見ることによって、散布パターンを解析することができる。図5に R_s の計算結果を×印で示した。一方•で示されているのは、(2)～(5)で特徴づけられるセルはそのままにして、つまり環境要因は気球による写真の通りとして、同じ数の巣をランダムにばらまいたシミュレーションの結果であり、•は平均、Iは標準偏差の幅を示す(50回のシミュレーション)。このシミュレーションでは、巣は草や岩と重なっても良いことにしてあるが、1つのセルに2つ以上の巣が入ることは許さない。図6はシミュレーションで得られたパターンの1例である。図4から、ウミネコは草や岩の縁を好んで巣を作ることがわかる。図7に巣の散布についての I_s -指数が示してあるが、かなり規則分布に近く、巣間に反発力が働いて間隔あけが起っていることがわかる。

RANDOM DISTRIBUTION OF NESTS JOB 2

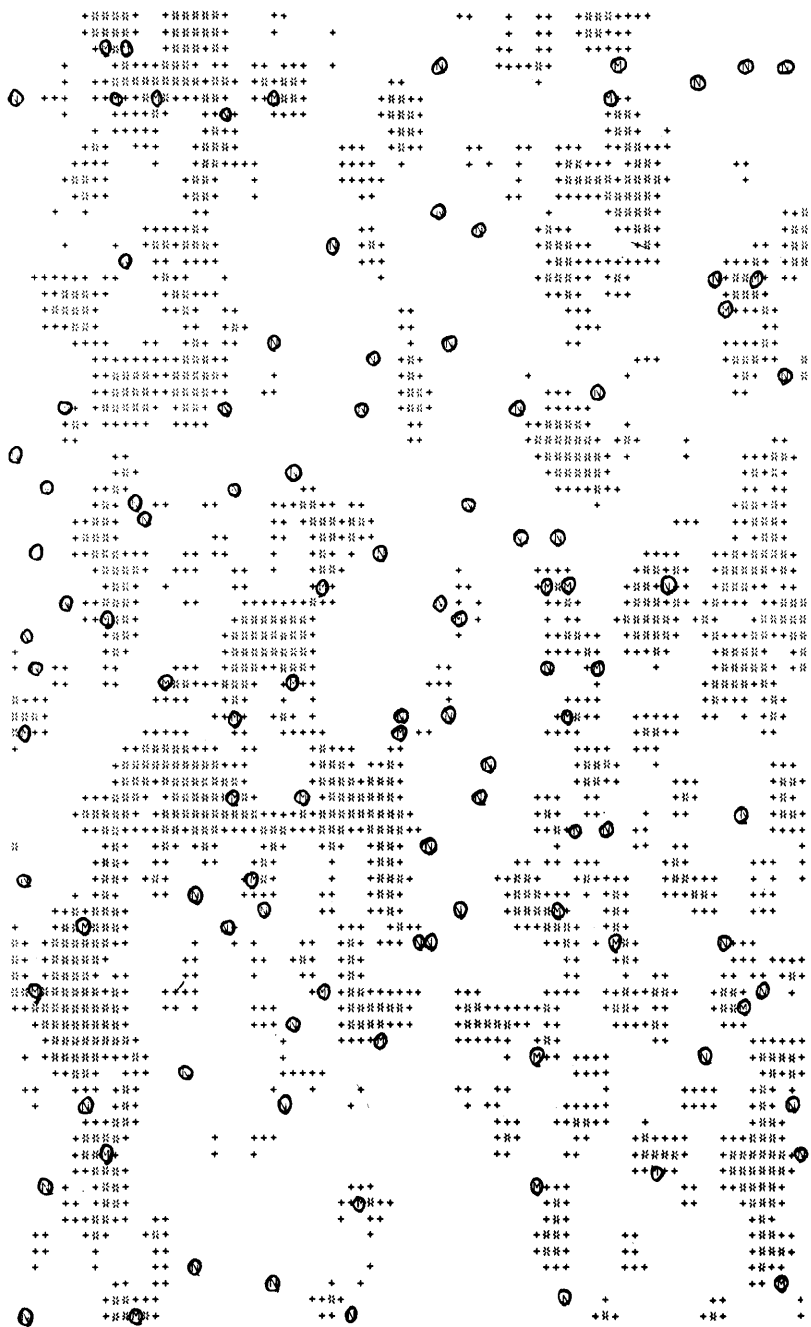


図 6. 草や岩の配置は図 4 のままにして、同じ数の巣をランダムにばらまいてできたパターン。草あるいは岩があるセル内に置かれた巣は Ⓜ、それ以外の巣は Ⓝ で示す。1 つのセルに 2 個以上の巣が入ることは許していない。

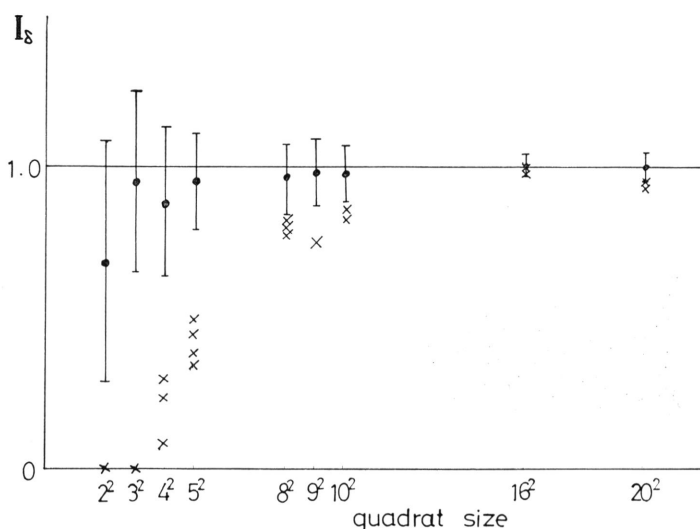


図 7. 小区画の大きさと I_s 指数との関係 (×印). \pm は巢の配置をランダムにしたシミュレーション結果の平均と標準偏差の幅を示す.

4. 年 齢 構 成

山階鳥類研究所の標識研究室や八戸市立南浜中学校の成田憲一氏（現・八戸市教育委員会）らは、環境庁の委託を受けて、蕪島のウミネコのヒナに標識リングをつける作業を長年にわたって続けてこられた。標識放鳥された個体は各地で回収され、巣立った後のウミネコの移動経路が次第に明らかになってきた [10], [11]。しかし、この標識リングをもとにして、繁殖集団の年齢構成を知ろうという試みは、今までのところなかった。われわれは、1979 年と 1980 年の 2 シーズンにわたって、この標識リングの番号を読むことによって、蕪島におけるウミネコの年齢分布に関する知見を得ることを試みた。



図 8. 標識リング

標識リングは、年によって違うが、ヒナ全体のうちの約 1 割程度の個体の脚につけられてきた。現在採用されている環境庁リングには、図 8 のように、たとえば 090-79407 というように 3 桁のガイド番号と 5 桁の一連番号とが刻印されている。この番号を読むことによって、個体識別ができると同時に、生まれたコロニーと年がわかるようになっている。蕪島のコロニーのまわりは、人が中に入ってウミネコの繁殖をさまたげないように、金あみで囲ってあるが、その金あみの上で休んでいる時に近づいて番号を読む、1980 年には双眼鏡も用いたので、かなり能率良く番号を読むことができた。番号を読んだ後、その個体の動きを追跡して、なわばりをもっているものについては、その位置を調べた。また 1980 年 5 月には、コロニー内に入って

表 1

		1979	1980			1979	1980	
1966	HK 080-09587		○		環 090-21224	○	○	} 巣間距離 12 m
	HK 080-09644	○	×		環 090-21231		○	
1967	HK 080-11122	○	○		環 090-21302		○	
	HK 080-118XX		○		環 090-21417		○	
1968	HK 090-X5809	○	○	X=1 なら 1968; 5 なら 1971	環 090-21441		○	
or 1971					環 090-21522	○	○	
					環 090-21621		○	
					環 090-21666		○	
1971	HK 090-56134		○		環 090-21671		○	
	HK 090-56911	○	○		環 090-21807		○	
1973	環 090-00383		○		環 090-21908	○	○	
	環 090-00X85		○		環 090-21971	○	×	
	環 090-04392		○		環 090-2XXXX		○	上記個体と は別
	環 090-0XXXX		○					
	環 080-02134		○	1975	環 090-36577		○	
	環 080-02333		○		環 090-36619		○	
	環 080-02357		○		環 090-36725		○	
	環 080-02488		○		環 090-36939		○	
	環 080-02627		○		環 090-37014		○	
	環 080-02677		○		環 090-37172		○	
	環 080-02765		○		環 090-37174		○	
	環 080-02766		○		環 090-37191		○	
	環 080-02787		○		環 090-37192		○	
	環 080-02920		○		環 090-37200		○	
	環 080-02X25		○		環 090-37304		○	
	環 080-02X73		○		環 090-38051	○	○	X=1 らしい } 巣間距離 6 m
	環 080-02X77		○		環 090-38X25	○	○	
					環 090-38142		○	
					環 090-38150		○	
1973	環 080-0X424		○	X=2 なら 1973; 1 or 3 なら 1974	環 090-38375		○	
or 1974					環 090-38487		○	
					環 090-38495		○	
					環 090-3XX88		○	
1974	環 080-01430		○	1976	環 090-56304		○	
	環 080-03049		○		環 090-56447		○	
	環 080-03163		○		環 090-56703		○	
	環 080-03178	○	○		環 090-57058		○	
	環 080-03204		○		環 090-57118		○	
	環 080-21090		○		環 090-57XXX		○	上記 2 個体 とは別
	環 090-21127	○	○					
	環 090-21172		○					
	環 090-21173		○					

抱卵中の標識個体を捕獲してリングの番号を読んだので、なわばり所有者、つまり繁殖に参加している個体の年齢構成に関してかなりの知見が得られた。

表 1 は、これまでに標識リングの番号を読むことのできた個体のうちで、なわばり所有が確認されたもののリストである。最年長は 1966 年生まれの 2 個体である。そのうちで、HK 080-09644 の方は、1979 年にはなわばりを持っており、ヒナを 1 羽もうけたが、1980 年には確認

できなかった*。一方、同じ1966年生まれのHK 080-09587の方は、1980年5月に初めて確認され、この年にヒナ3羽をもうけた（そのうち1羽は巣立ち前に死亡したことを確認）。ところで、燕島における継続的な標識放鳥は1966年から始められたものであり、それ以前に生まれたものが居ても年齢を確認する手段がない。またリングつきであっても、古いリングはすり減ってしまっており、捕獲してみても読めないものはいくつかあった。そのため、われわれのデータは、年長の個体数を実際よりも過少に評価している可能性がある。またなわばり所有者のうちで確認された一番若いのは4才であり、このくらいの年齢からなわばりを得て、繁殖に参加するようになる。

表1でもう1つ興味深いことは、リングの番号の近い個体が、なわばりの場所も互いに近い例がいくつか見られることである。標識の際は、コロニー内をゆっくり移動しながらヒナを手当たり次第つかまえて、番号の近いリングのセットから適当に選んでリングをつけるから、番号の近い2個体は、互いに近い場所で生まれた可能性が高い。ウミネコはコロニー内の自分の生まれた場所の近くになわばりをかまえる傾向があるのかもしれない。そのような社会構造が存在する可能性を調べるために、われわれは、1979年からヒナに対して生まれたなわばりの位置がわかるように標識をつけている。結論が得られるのは、それらのヒナがなわばりを得るようになる1983年以降まで待たなければならない。

次に図9a,bに、なわばり所有を確認していないものも含めて、1979年と1980年に標識リングの番号を読むことのできた個体の年齢分布を示す。斜線部分はなわばり所有が確認された個体の数であり、それらが生まれた年に燕島で標識したヒナの数も示してある。また番号の一部が読めず、2つの年のどちらかに確定できないものについては、該当する2つの年のそれぞれに、0.5個体分ずつ割り振った。斜線のない部分は、単になわばり所有を確認していないもので、必ずしもあふれ個体であるというわけではない。

若い方では、1980年に1978年生まれ（2才）の個体を多数確認しているが、これらはすべて5月8日以降の調査で確認されたものであり、3月31日以前の調査では1個体も確認されていない。また1979年に確認された1977年生まれの個体もすべて5月5日以降確認のものである**。つまり、2才の若鳥は成鳥にくらべてかなりおくらせて燕島に戻ってくることがわかる。なお番号を確認していないのでこの図にはあげてないが、1980年5月の調査期間中、1979年生まれ（1才）の若鳥（メタルリングの他に赤のプラスチックリングつき）も見ている。

1977年生まれの個体が2つの年で少ししか確認されていないのは気になる。標識放鳥されたヒナ数は、1976年から1978年までの3年間にわたって2,000羽ずつで一定であるので、1977年生まれのものが、標識放鳥後の死亡率が特に高かったということになる。孵化後どの時期に標識したかによって、その後の死亡率は異なるが、それだけではこの違いは説明できないように思われる。成田[24]によれば、孵化したヒナのうちで、孵化後1週間生きのびるものの割合は62~72%であり、4週間生きのびるものの割合は32~54%である。それ故、標識をつける時期によって、標識個体の巣立ち率が2倍程度変化することは可能であるが、実際には毎年ヒ

* 文献[12]では、この個体を1967年生まれとしてあるが、これは番号を読み誤ったためのもので、写真判定の結果、本稿の番号が正しいことがわかった。この個体のなわばりはコロニーの周辺部（島頂金あみの下）にあり、1979年に孵化した1羽のヒナは、金あみがやぶれていたため、巣立ち前の6月10日の夜、イヌカネコのために行方不明になった。

** なお、調査期間は次の通りである。

1979年4月3日~16日、5月5日~14日、6月8日~12日、6月27日~7月1日、7月8日~12日、7月28日~30日

1980年2月25日~3月6日、3月28日~31日、5月8日~14日、6月8日~11日、7月20日~22日

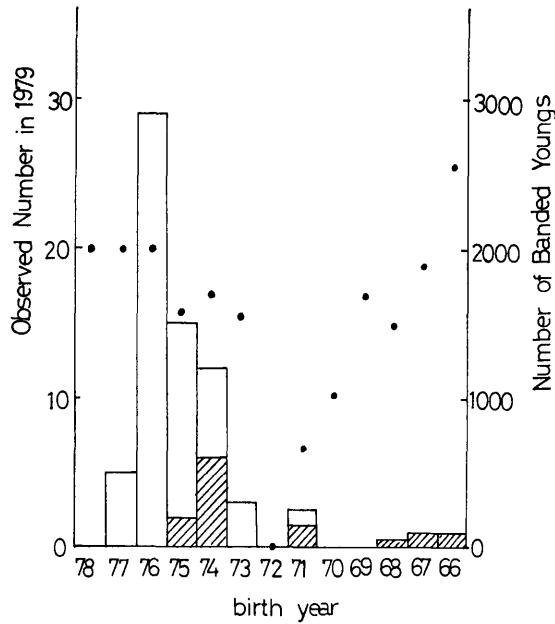


図 9 a

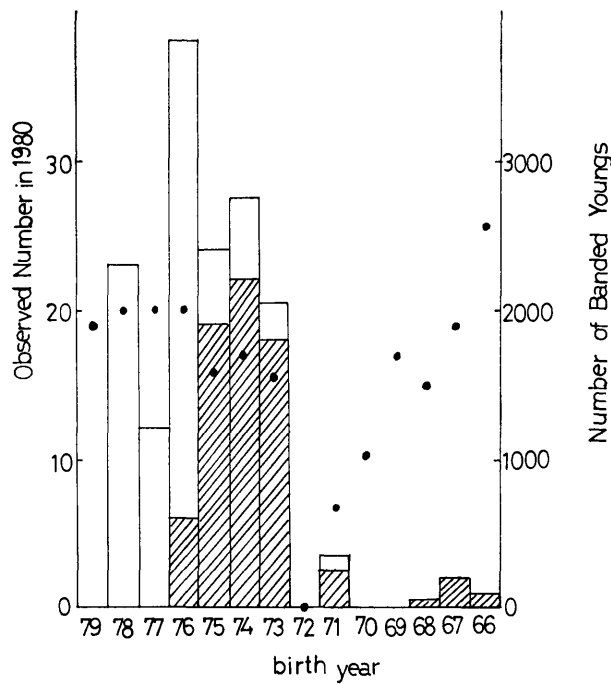


図 9 b

図 9. 1979 年 (a) と 1980 年 (b) に燕島において標識リングの番号を確認した個体の年齢構成. 斜線部分は、そのうちでなわばり所有が確認された個体の数を示す. 点は各年に標識放鳥されたヒナの数 (右側の縦軸) を示す.

ナが孵化してから約1週間目くらいに標識しているので、そのような説明は成り立たない。本当の理由は今のところ不明である。

われわれの得た年齢構成のデータは、必ずしもランダム・サンプリングによるものではないが（例えば、年齢によってリングの番号の確認されやすさが違うかもしれない）、このようなデータの積み重ねは、ウミネコの個体群生態学の基礎的な資料になるであろう。なお特に断わらなかつたが、これまでに燕島において標識リングの番号が確認されたウミネコはすべて燕島で生まれたものであった。燕島以外の日本各地で生まれたウミネコのヒナにも標識されているが、その数は燕島のものにくらべて非常に少ない。コロニー間の遺伝子交流の有無やその程度を知るために、もっと各地で大規模な標識放鳥を行なうことが必要である。

5. 個体群動態のモデル化

燕島のウミネコ個体群の動態を、簡単なモデルを通してとらえることは、すでに文献[13]で試みた。ここでもう1度このモデルを検討してみることにする。

燕島のコロニーの構成員は、なわばり未所有 floater と、なわばり所有 holder とに分けられるが、floater がいったんなわばりを獲得して holder になると、死なない限りなわばりを保持して繁殖を続けるものとする。また、floater は繁殖期に必ずしも燕島に帰っているとは限らず、各地を転々としているものもいるであろうが、燕島生まれのものは途中で死なない限り、いずれ戻ってくるものとする。

t 年に $i-1$ 才の floater と holder の個体数をそれぞれ $f_{i-1}(t)$, $h_{i-1}(t)$ とする、そのうち翌年、 $t+1$ 年、まで生きのびる割合を S_i (floater と holder とで差がない) とし、生きのびた floater のうち、 G_i の割合でなわばりを獲得するものとする、この集団の動態は次式で表わされる。

$$(5.1) \quad \begin{cases} f_i(t+1) = f_{i-1}(t) S_i (1 - G_i) \\ h_i(t+1) = f_{i-1}(t) S_i G_i + h_{i-1}(t) S_i \end{cases}$$

ここで、 $f_0(t)$ は巣立ちヒナの総数であり、実際には年ごとに多少変動するが、ここでは毎年一定であると仮定して Y とおく。また、年生残率 S_i は、1 年目 ($i=1$) だけが違う値 σ をとり、それ以降 ($i \geq 2$) は一定値 S であるとする。なわばりは a 才になってから獲得できるものとして、 $i \leq a-1$ では $G_i=0$, $i \geq a+1$ で $G_i=G$, $i=a$ で $G_i=kG$ ($k \leq 1$) であるとする。このような条件のもとで、上記方程式系が平衡状態にある、つまり個体群が定常状態に達していると考え、雌雄の性比が 1:1 で、雌雄間で生残率、なわばり獲得率などに差がないものとする、 $\sum_{i=1}^{\infty} h_i/2$ がなわばり総数となる。なわばり当たりの巣立ちヒナ数の平均を n とすると

$$(5.2) \quad \frac{n}{2} \sum_{i=1}^{\infty} h_i = Y$$

となり、これを解くと次式が得られる。

$$(5.3) \quad G = \frac{1-S}{\frac{n\sigma S^{a-1}}{2} \cdot \frac{k+(1-k)S}{1-S}} - S$$

ここで、なわばり獲得率 G の値は、次の範囲になければならない。

$$(5.4) \quad 0 < G \leq 1$$

a, k の値が与えられた場合に、条件 (5.4) を満たすために、パラメータ S および $n\sigma$ がとり得る値の範囲を図 10 に示す。前節の調査データからは、 $a=4$ であり、 k の値も 1 より小さく

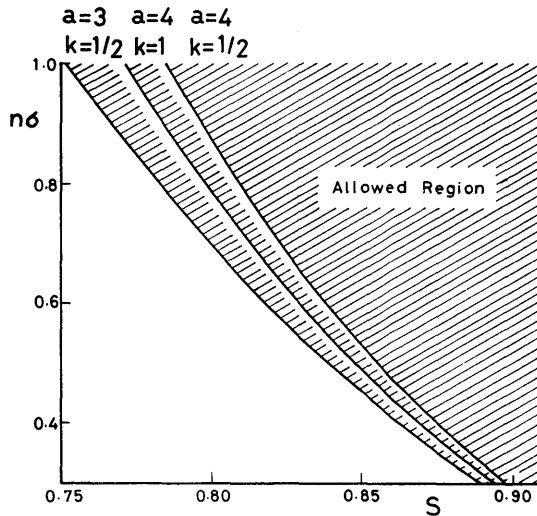


図 10. なわばり獲得開始年齢 a および k の値が与えられた場合、なわばり獲得率 G が $0 < G \leq 1$ を満たすために、パラメータ S と $n\sigma$ とがとり得る値の範囲（斜線部分）。この範囲内にあれば、定常状態が実現できる。

とるのがよさそうである。

成田のデータ（文献 [14] の表 3）によると、1964 年から 1967 年までの 4 年間の燕島における巣当たりの巣立ちヒナ数の平均は、0.64 であった。かりに、1 年目の年生残率 $\sigma=0.8$ とすると、 $n\sigma=0.51$ となる。 $a=4, k=1/2, n\sigma=0.51$ の場合には、図 10 より 2 年目以降の年生残率 S の値は 0.854 以上でなければ、個体群のつり合いがとれないことになる。

これまで成鳥の年死亡率は 0.3、つまり $S=0.7$ 程度とされている [14]。清棲ら [15] が、1933 年に燕島のなわばり所有者 98 羽に標識したところ、翌年には 67 羽が燕島に戻り、そのうちの 65 羽は前年と同じ営巣地点であった。また 1935 年には、200 羽に標識放鳥したところ、翌年には 153 羽が戻り、150 羽が同じ営巣地点であったという。帰還の割合は、それぞれの年で 0.68, 0.77 であったことになる。しかし、他に移動したり、見落としの可能性もあるので、これらの値を年生残率とするのは疑問であり、実際にはもっと年生残率は高いものと思われる。なお、繁殖開始年齢を 3 才にしても、図 10 からわかるように成鳥の年生残率 S はかなり高くなければならない。

文献 [13] で採った値よりも現実に近いと思われる値として、 $a=4, k=1/2, n\sigma=0.51, S=0.854$ を採ると、 $G=0.94548$ となるが、この場合の年齢構成を図 11 に示す。ここでは生理的な寿命は考えず年齢に依らずに一定の割合でランダムに死んでゆくとしているが、実際にはもちろんこれ以上は生きられないという生理的な寿命があるはずである。われわれのデータからは、それが 15 才以上であるということしかわからない。一般に多くの鳥類では死亡率が年齢に関係なく比較的一定である（II 型の生存曲線、文献 [16]）と考えられている。ところが Coulson と Wooller [17] によって行なわれた長い年月にわたる徹底的な調査によると、ミツエビカモメ *Rissa tridactyla* では、繁殖開始（4～5 才）から 5 年目までの成鳥の年生残率の平均は雄と雌でそれぞれ 0.83, 0.86 であるのに対し、6 年目から 17 年目までの年生残率の平均は雄と雌とでそれぞれ 0.75, 0.78 という低い値になっている。また Dunnet と Ollason [18] によると、カモメ科には属さないがフルマカモメ *Fulmarus glacialis*（ミズナギドリ科）では成鳥の年生残率の平均は約 0.97（性による有意な差はない）であるが、年をとるにつれて年生残率が 1 才

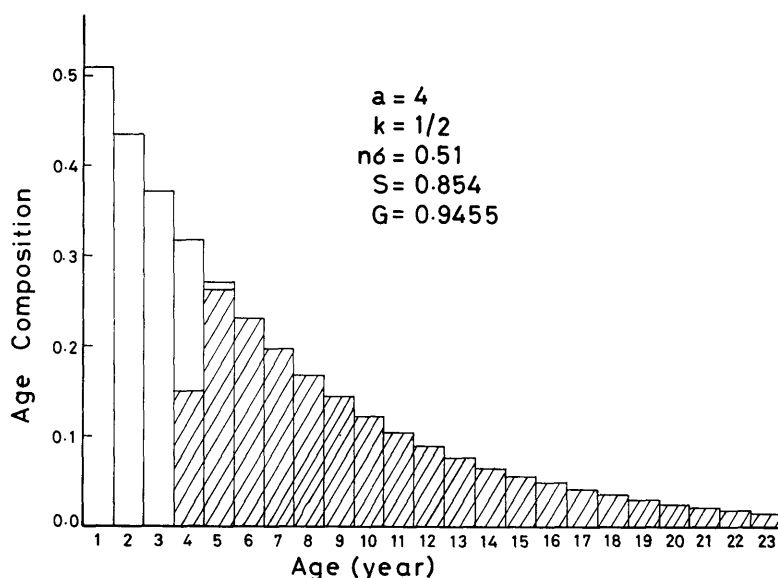


図 11. モデルの年齢構成. 斜線部分は holder, 白ぬき部分は floater の数を示す. holder の合計が 1 になるように規格化してある.

当たり 0.1% の割合で減少するという. ただしこの場合, 年をとるに従って繁殖に成功する割合が逆に増え, 最も年をとった個体でも繁殖力はおとろえない. ウミネコの場合にも, 生理的寿命や加齢による年生残率の減少などを考慮に入れるとすれば, 若手の成鳥の年生残率は上でわれわれが推定した値よりも更に高い値をとらなければならない.

われわれが推定したウミネコの成鳥の年生残率は, 今までの研究者によって考えられていた値よりもかなり高い値であるが, 成田 [14] による一巣当りの巣立ちヒナ数のデータを基礎にとると, 個体群を安定に保つためにはこの程度の値が必要なのである. 同じ *Larus* 属のセグロカモメ *Larus argentatus* では成鳥の年生残率として 0.935 という推定値が得られており [19], オオカモメ *Larus marinus* では 0.96~0.97 という高い値が得られている [20]. セグロカモメの年生残率が 0.935 であるということは, 成鳥では平均余命が 14.4 年であることを意味する. なおセグロカモメの長寿記録としては, 野生では 32 才, アメリカの動物園での飼育下では 53 才まで生きたという記録がある [21]. ウミネコはセグロカモメやオオカモメにくらべて小型のカモメであり, 寿命も短いものと思われるが, われわれの推定した成鳥の年生残率 $S=0.854$, つまり平均余命 5.85 年という値は決して高過ぎるものではない.

われわれのモデルでは以下で述べる様な効果が無視されているので, 今後それらも取り入れて精密にしてゆくことが必要であろう. まずすでに述べたことであるが, 年生残率が年齢と共に減少するということと, 繁殖に成功する割合が年齢と共に増加するということがある. これらはウミネコについて証明されたわけではないが, 成り立つものと思われる. 年をとるにつれて繁殖率が上るということは, セグロカモメについても示唆されている [19]. またわれわれは年毎の個体数変動は無視してきたが, 実際にはなわばり所有者が減ると, 若年でもなわばりを得て繁殖に参加したり, なわばり争いが減ってヒナの巣立ち率が増大したりなどして, 個体群が安定に存続するのであろう. われわれのモデルでは燕島の個体群は孤立しており, 他のコロニーとの間で交流 (繁殖を通じての遺伝子交流) はないものと仮定しているが, 実際に交流があっても個体の出入の割合が等しければ, 上の取り扱いで良いことになる. 更にわれわれは雄

と雌との間で生残率や繁殖開始年齢などに差がないものと仮定しているが、ミツユビカモメでは雌の方が雄よりも生残率が高いという報告がある[17]ので、ウミネコについてももっとくわしく性による差異を調べなければならない。

6. 孵化ヒナ総数の推定

7月になるとその年に生まれた幼鳥は、自分たちだけでコロニーの周囲の海岸などに集まって幼鳥集団を作る。1979年に、この幼鳥集団内における標識リングつき個体の割合を調べることによって、燕島全体で孵化したヒナの総数を推定してみた。ただし、この年に標識リングをつけたのは6月10日であり、平均して孵化後1週間程度経ているから、厳密に言うと、孵化したヒナのうちでその時点まで生き延びたものの総数と言うべきである。

標識リングは、この年には大別して3通りの仕方で行われた。まず第一の方式は、右足に数字付きの金属リング（環境庁リング）をつけただけのもので、合計1,050個体に施された。この方式の標識は、この他にも近くの弁天島（直線で約8km離れている）の100個体にも施されたが、これは燕島の集団とは混ざり合わないとは仮定して、計算では無視する。第二の方式は、右足金属リングの他に、左足にも青色のプラスチックリングをつけるもので、800個体に施された。以上2つは成田憲一氏による標識である。第三の方式としてわれわれは、生まれたなわばりの位置と対応がつくように、金属リングと各種カラーリングを左右いろいろ組み合わせて、50個体につけた。

表2 幼鳥集団内における標識個体 1979年7月28日～30日

集団番号	標本個体数	右足金属リング	左金属リング 右青リング	金属リング +カラーリング
1	14	0	2	0
2	20	2	1	0
3	48	4	2	0
4	33	3	0	1
5	18	1	0	0
6	25	2	0	0
7	105	5	5	0
8	25	0	1	0
9	50	5	2	0
10	14	1	1	0
11	61	3	1	0
12	20	2	0	0
13	48	3	3	1
14	20	0	1	0
15	50	3	0	0
16	40	2	2	0
17	94	10	1	0
18	15	2	0	0
19	84	5	3	0
20	42	1	0	0
21	13	0	1	1
22	15	4	2	0
計	854	58	28	3
標識放鳥個体数		1,050	800	50

幼鳥集団を少し離れたところから観察し、その中のなるべく多くの個体（標本個体）について標識リングの有無とその種類を調べた。リングつきは目立つため、そちらに偏った抽出が行なわれるおそれがあるので、まず足の方は見ないようにして標本個体を決め、その後でリングを調べた。表2に7月28日から30日までの間に、島のあちこちで見られた幼鳥集団内の抽出された標本個体数とその中の標識個体数を示す。標識リング、特に第二、第三の方式によるものは、場所的に偏ってつけられているにもかかわらず、この結果を見ると、幼鳥集団内ではかなりよく混じり合っているらしいことがわかる。従って、動物の個体数を推定する方法として有名な捕獲—再捕獲法 [22], [23] が有効であろう。ただし、この場合には文字通り再捕獲するわけではない。

推定すべき孵化ヒナの総数を x 、3通りの仕方で標識されたヒナの数それぞれ a_1, a_2, a_3 とする。標識個体が他の個体と完全によく混じりあっているとすると、1個体だけの無作為抽出によって、3通りの仕方で標識された個体が得られる確率は、それぞれ $a_1/x, a_2/x, a_3/x$ 、また標識のない個体の得られる確率は $(x-a_1-a_2-a_3)/x$ となる。それ故、個体数 x の集団内の a_1, a_2, a_3 個体にそれぞれの方式で標識した後に、 n 個体を無作為抽出した結果、3通りの標識個体数がそれぞれ r_1, r_2, r_3 である確率は、

$$(6.1) \quad \frac{n!}{r_1! r_2! r_3! (n-r_1-r_2-r_3)!} \left(\frac{a_1}{x}\right)^{r_1} \left(\frac{a_2}{x}\right)^{r_2} \left(\frac{a_3}{x}\right)^{r_3} \times \left(\frac{x-a_1-a_2-a_3}{x}\right)^{n-r_1-r_2-r_3}$$

となる。逆に、 $a_1, a_2, a_3, n, r_1, r_2, r_3$ が与えられた時、総個体数が x であることの尤度 L は次式で表わされる。

$$(6.2) \quad L \propto \left(\frac{a_1}{x}\right)^{r_1} \left(\frac{a_2}{x}\right)^{r_2} \left(\frac{a_3}{x}\right)^{r_3} \left(\frac{x-a_1-a_2-a_3}{x}\right)^{n-r_1-r_2-r_3}$$

$$(6.3) \quad \frac{\partial \log L}{\partial x} = \frac{n-r_1-r_2-r_3}{x-a_1-a_2-a_3} - \frac{n}{x}$$

従って、 $r=r_1+r_2+r_3, a=a_1+a_2+a_3$ において $\partial \log L / \partial x = 0$ を解けば、 x の最尤推定量 \hat{x} として

$$(6.4) \quad \hat{x} = \frac{na}{r}$$

が得られる。また標準偏差に相当する span σ は

$$(6.5) \quad \sigma = \sqrt{-1 \left/ \frac{\partial^2 \log L}{\partial x^2} \right|_{\max L}} \\ = \frac{a}{r} \sqrt{\frac{n(n-r)}{r}}$$

で与えられる。

式 (6.4) と (6.5) に表2の値を入れると、

$$\hat{x} = 18,231$$

$$\sigma = 1,829$$

つまり、標識時の無島におけるヒナの総数の推定値は $18,231 \pm 1,829$ となる。

以上の推定方法では、ヒナが標識放鳥後に死亡する（非標識ヒナも含めて）という効果は考

慮されていない。しかし、標識個体と非標識個体との間で死亡率に差がなければ、上の推定方法はそのまま成り立つ。7月29日にコロニー内で幼鳥死体を捜し出し、リングの有無を調べてみた。その結果、51体のうちの5体がリングつきであった。

$$\frac{5}{51} \doteq \frac{1900}{18231} = \frac{\text{標識放鳥個体数}}{\text{総個体数推定値}}$$

であるから、標識個体と非標識個体との間で死亡率に差がないと仮定したことは、妥当であったと思われる。

同様の調査を1980年にも行なった。この年に標識放鳥されたヒナ数は $a=1950$ であったが(その他50羽の成鳥に再標識されたがここではその分は関係ない)、抽出標本個体数 $n=899$ のうち $r=135$ であった。従って、

$$\hat{x} = 12,986$$

$$\sigma = 1,030$$

となる。

燕島のコロニーの面積は約1.78haであり、1979年と1980年におけるわれわれの調査区画での平均巣密度は 1m^2 当たり約1.0であった。成田[14]によると、1巣当たりの平均孵化ヒナ数は、1964年から1968年にかけて年毎に1.18から1.64の範囲で変動したということだから、最近の2年間でもこの程度の値だったとすると、燕島全体の孵化ヒナ数は、

$$17,800 \times 1.0 \times (1.18 \sim 1.64) = 21,004 \sim 29,192$$

という計算になる。捕獲一再捕獲法によって推定した総個体数は、リングをつけた時点でのものと考えるべきである。それはどちらの年も孵化後約1週間目であったので、1週間の生存率 $0.62 \sim 0.72$ (文献[24])を掛けると

$$13,022 \sim 21,018$$

となる。このように、全く違う2つの方法で推定されたヒナの総数が、比較的良く一致していることは、これらの推定法が大体は正しい値を与えていることを示しているといえるであろう。またこの推定が正しいとすると、なわばりを持って繁殖に参加している番の数は約17,800、個体数は35,600ということになる。ただし、なわばりを持てずにあぶれている成鳥や亜成鳥の数はわからない。

7. おわりに

ウミネコの巣の空間配置の問題を出発点として、様々な生態学的調査を行ってきた。その際に必要となる統計的手法や統計的モデル化について色々と考察してきた。調査は現在も進行中であり、本稿は中間報告であるから、記述に不十分な点が多いであろう。

まず巣の配置パターンについてであるが、なわばり行動を通じて、明らかに巣の間に間隔あけが起っていることがわかった。また草や岩の配置など環境の空間的不均一性が巣の配置に大きく影響していることもわかった。Voronoi多角形によるなわばりの分割やランダム充填によるなわばり形成のモデル([1], [2], [3])を拡張し、ウミネコのなわばりの空間パターンを再現するような統計幾何学的モデルを作ることは今後の課題である。

年齢構成や個体群動態に関しては、すでに述べたようにもっと詳しい調査とモデルの精密化が必要であろう。ChabrzykとCoulson[19]はセグロカモメのコロニーを調査した結果、1つのコロニーで生まれたヒナで繁殖年齢まで生き残った個体のうちの約65%は別のコロニーへ行って繁殖しコロニー間で大規模な遺伝子交流があることを示唆している。ここで雌の方が雄

よりも自分の生まれたコロニーに帰って繁殖する傾向が低いという。また一方では、自分の生まれたコロニーに帰ってくる個体は、コロニー内の自分の生まれた場所の近くになわばりをかまえる傾向があるともいう。われわれは燕島のウミネコに対して、彼らよりもっときめ細かく、ヒナの生まれた絶対的な位置、ヒナの兄弟関係などもわかるように標識してきたので、将来はウミネコのコロニーにおける社会構造について多くの知見が得られるものと期待される。

謝 辞

燕島を調査地の候補として推薦して下さった農林水産省林業試験場の阿部学博士に感謝する。調査にあたっては、八戸市教育委員会ならびに高橋織造氏に便宜を与えていただき、八戸市南浜中学校（現・八戸市教育委員会）の成田憲一氏には多くを御教示いただいた。気球による空中撮影は、九州大学農学部の中北理氏および山形大学農学部森林工学研究室の中島勇喜助教授、灘和男氏、柳原敦氏にやっていただき、新潟大学農学部の遠藤治郎教授、高田和彦教授にも御協力いただいた。標識リングの番号の照合は、山階鳥類研究所の標識研究室でやっていただいた。巣間距離の測量と計算処理は、小山田和枝さんに手伝っていただいた。また、当研究所の林知己夫所長、石田正次第4研究部長には助言と援助をいただいた。セグロカモメの長寿記録データは東京都多摩動物公園の成島悦雄氏から教えていただいた。その他にも多くの方々御協力いただいた。深く感謝の意を表わすものである。

本研究の一部は、昭和54年度の当研究所の特別研究「ライフサイエンスにおける統計的モデル解析」と文部省科学研究費奨励研究（種村）によるものである。

参 考 文 献

- [1] Hasegawa, M. and Tanemura, M. (1976). On the pattern of space division by territories, *Ann. Inst. Statist. Math.*, **B**, **28**, 509-519.
- [2] Hasegawa, M. and Tanemura, M. (1978). Mathematical models on the spatial patterns of territories, *Proceedings of the International Symposium on Mathematical Topics in Biology, Kyoto, Japan*, 39-48.
- [3] Tanemura, M. and Hasegawa, M. (1980). Geometrical models of territory, I. Models for synchronous and asynchronous settlement of territories, *J. Theor. Biol.*, **82**, 477-496.
- [4] 種村正美, 長谷川政美 (1981). カモメ類の巣配置パターンのモデル化, 統計数理研究所彙報, **28**, 61-78.
- [5] 樋口伊佐夫, 種村正美, 小山田和枝, 長谷川政美 (1981). ウミネコの生態調査 II. 巣の配置の地図作成, 統計数理研究所彙報, **28**, 99-115.
- [6] Howell, T.R., Araya, B. and Millie, W.R. (1974). Breeding biology of the Gray Gull, *Larus modestus*, *Univ. Calif. Pub. Zool.*, **104**, 1-57.
- [7] 中北 理 (1978). 気球を使った簡易空中撮影のすすめ, 森林航測, **12**, 3-7.
- [8] Morisita, M. (1959). Measuring of the dispersion of individual and analysis of the distributional patterns, *Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ.*, Ser. E (Biol.), **2**, 215-235.
- [9] Morisita, M. (1959). Measuring of interspecific association and similarity between communities, *Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ.*, Ser. E (Biol.), **3**, 65-80.
- [10] 吉井 正, 叶内拓哉 (1979). わたり鳥, 東海大学出版会.
- [11] 成田憲一 (1979). 燕島におけるウミネコの標識放鳥結果, 青森県生物学会誌, **17**, 21-26.
- [12] 長谷川政美 (1980). 燕島のウミネコ, 動物と自然, **10**, 22-26.
- [13] 長谷川政美, 種村正美 (1980). 燕島のウミネコの個体群動態と 齢 構 成, 海洋と生物, **10** (Vol. 2, No. 5), 340-344.
- [14] 成田憲一 (1979). 燕島のウミネコ, アニマ, No. 79, 33-38.
- [15] 清棲幸保 (1978). 原色日本野鳥生態図鑑, II. 水辺の鳥, 保育社.
- [16] Pianka, E.R. (1978). *Evolutionary Ecology*, Harper & Row, New York.
- [17] Coulson, J.C. and Wooller, R.D. (1976). Differential survival rates among breeding kittiwake gulls *Rissa tridactyla* (L.), *J. Anim. Ecol.*, **45**, 205-213.
- [18] Dunnet, G.M. and Ollason, J.C. (1978). Survival and longevity in the Fulmar, *Ibis*, **120**, 124-125.

- [19] Chabrzyk, G. and Coulson, J.C. (1976). Survival and recruitment in the Herring Gull *Larus argentatus*, *J. Anim. Ecol.*, **45**, 187-203.
- [20] Beaman, M.A.S. (1978). The feeding and population ecology of the Great Black-backed Gull in northern Scotland, *Ibis*, **120**, 126-127.
- [21] Wood, G. (1976). The Guinness Book of Animal Facts and Feats.
- [22] Bailey, N.T.J. (1951). On estimating the size of mobile populations from recapture data, *Biometrika*, **38**, 293-306.
- [23] Hayashi, C. (1978). A new statistical approach to estimating the size of an animal population: The case of a hare population, *Math. Scientist*, **3**, 117-130.
- [24] 成田憲一 (1969). ウミネコの繁殖期における生態 I, 青森県生物学会誌, **11**, 21-24.