— 原 著 論 文 —

ウトウから餌略奪するウミネコのハビタット利用：明るさ、草丈とウミネコ同士の攻撃の効果

田中遊山¹・伊藤元裕¹・綿貫 豊^{1,*}

¹ 北海道大学水産科学研究所 〒041-8611 函館市港町 3-1-1

(2008 年 5 月 13 日受付；2008 年 12 月 8 日受理)

キーワード：ウトウ、ウミネコ、餌略奪、ハビタット。

日本鳥学会誌

Japanese Journal of
Ornithology

© The Ornithological Society
of Japan 2009

Yuzan Tanaka¹, Motohiro Ito¹, Yutaka Watanuki^{1,*}. 2009. Habitat use of Black-tailed Gulls pirating Rhinoceros Auklets: effects of illumination, vegetation height and aggressive interaction between gulls. Jpn. J. Ornithol. 58: 46–54.

Abstract. Black-tailed Gulls *Larus crassirostris* steal fish from Rhinoceros Auklets *Cerorhinca monocerata* when the latter arrive at their colony to feed their chicks after sunset. The success of this kleptoparasitism depends on the level of ambient light, which decreases rapidly after sunset, and the vegetation of the nesting grounds. The distribution of gulls across habitats may be affected by variation in their success at kleptoparasitism. To examine the factors affecting their success, and its effect on the distribution of the gulls, we recorded the number of auklets arriving with fish, the number of waiting gulls, kleptoparasitic event, and aggressive interactions between gulls in areas with tall grass, low grass and no vegetation during high (>1 lx), middle (0.1 – 1 lx), and low (<0.1 lx) light levels on Teuri Island. The proportion of the auklets attacked by gulls was high in the habitats with low grass and no vegetation during periods of high light level. Among the auklets that were attacked by gulls, more birds lost fish when they were attacked by a larger number of gulls under high light level. As a larger number of gulls waited in the area with no vegetation, the success of kleptoparasitism per gull was low there, and high during high light level in habitats with tall and low grass. Unexpectedly, the number of waiting gulls was not related to their success. Aggressive interactions occurred more frequently in the habitats with high success. Observations of individually marked gulls suggested that males employed in kleptoparasitism more frequently did females. Only three out of nine males repeatedly visited habitats giving high success. Rapid changes in the success of kleptoparasitism and individual variation in aggressiveness may affect the distribution of the gulls stealing from auklets.

Key words: Rhinoceros Auklet, Black-tailed Gull, Kleptoparasitism, Habitat.

¹ Graduate School of Fisheries Sciences, Hokkaido University, Minato-cho 3-1-1, Hakodate, 041-8611, Japan.

はじめに

他個体が得た餌を横取りする餌略奪行動が多くの鳥類で観察されている (Brockmann & Barnard 1979). 例えば、カモメ属やトウゾクカモメ科は、ウミスズメ科が雛に与えるためにくわえて繁殖地

に持ち帰る魚を、横取りすることが古くから知られている (Mylne 1960, Grant 1971, Andersson 1976). カモメ属によるウミスズメ科鳥類からの略奪成功率は、そのハビタットによって大きく変わる。セグロカモメ *Larus argentatus* がニシツノメドリ *Fratercula arctica* から餌を略奪する場合、ゆるい斜面のほうが略奪しやすい。そのため、結果的に急斜面に営巣したニシツノメドリの繁殖成功率

* E-mail ywata@fish.hokudai.ac.jp

が高く、一方、セグロカモメでは緩斜面に営巣した個体の繁殖成功率が高い (Nettleship 1972, Pierotti 1983). ワシカモメ *L. glaucescens* がエトピリカ *F. cirrhata* から餌略奪する場合でも、緩やかな斜面で略奪成功率が高いために緩斜面で頻繁に魚を横取りするようである (Clair *et al.* 2001). このように、ハビタットによる略奪成功率の差が、略奪の頻度や、略奪する側 (略奪者) とされる側 (被略奪者) の繁殖成績に影響すると考えられる。

略奪成功率が、隣り合うハビタットで差がある場合もあるだろう。移動が容易な小スケールでのハビタット間の略奪成功率の違いは、略奪者の分布に影響することがあると考えられる。ワシカモメの例から想像されるように、略奪成功率の高いハビタットに多数の略奪者が集まるかもしれない。しかしながら、略奪者間で獲物のとりあいがある場合には、多くの略奪者が集まると1羽あたりの略奪成功率は下がるかもしれない。その場合、略奪者がおのおののハビタットでの略奪成功率を知り、自由にハビタット間を移動できるならば、多くの獲物があるハビタットには多くの略奪者が集まることによって、すべてのハビタットで略奪成功率が等しくなる理想自由分布が予想される (Fretwell & Lucas 1970). 一方で、被略奪者は餌を横取りされないように回避行動をとるので、略奪者密度と略奪成功率との関係はダイナミックに変化するだろう。

ウミネコ *L. crassirostris* は巣穴営巣性のウトウ *Cerorhinca monocerata* が日没後雛への給餌のために嘴に魚をくわえてコロニーへ帰巣したところを、主に地上で襲って餌略奪する。天売島では、ウトウがウミネコによって攻撃をうける頻度と攻撃されたウトウのうち餌略奪される割合が、帰巣する時間帯や営巣ハビタットによって異なる。日没後、暗くなるとともにウミネコによるウトウの餌略奪頻度が低下し (Watanuki 1990), また、植生密度が高い場所よりも裸地で餌略奪が起こりやすい (Miyazaki 1996). このように、数メートルの小空間スケールで、しかも短時間で略奪成功率が変化する環境で、略奪者の分布はどう変化するのだろうか？

本研究は、このように時空間的に変化する略奪率が、ウミネコの分布とどのように関係しているか明らかにすることを目的として、1) 明るさと営巣地での草丈がウトウ着地数と地上で待っているウミネコ数および略奪率にどう影響するかを、先行研究に引き続き明らかにし、2) これらのデータ

からウミネコ1羽1分あたりの略奪率を明るさと草丈毎に計算して、そこで待機しているウミネコ数と比較した。さらに、個体の場所定着性や競争能力の差も採食ハビタットの選択には重要であることから (Goss-Custard *et al.* 1982, Parker & Sutherland 1986, Bautista *et al.* 1995), 3) ウミネコ同士の威嚇頻度が、明るさや草丈の影響を受けるか、また、ウミネコ個体が繰り返し同じ餌略奪場所に来るかを明らかにした。

調査地と方法

1) 調査地

2007年5月下旬～7月中旬にかけて北海道日本海羽幌沖28kmに位置する天売島 (44°25'N, 142°19'E) で調査を実施した。本島では、4～7月にかけて、ウトウ、ウミネコが繁殖を行い、前者は5月中下旬、後者は6月上中旬にふ化する。ウトウ営巣地は、オオイタドリ *Polygonum sachalinense*, イワノガリヤス *Calamagrostis langsdorffii*, エゾヨモギ *Artemisia montana* が繁茂するか、植物の生えていない裸地のいずれかである (綿貫ら 1988)。

調査は多くのウトウとウミネコが育雛していた6月9日～7月13日の26日間行った。赤岩展望台付近の、裸地あるいはオオイタドリが生えているウトウ繁殖地内に約1,000m²の観察場所を設け、18:00～21:00の間観察した。オオイタドリはイワノガリヤスやエゾヨモギにくらべて密度がまばらで葉も密生しておらず、オオイタドリが生えている場所では、相対的に観察しやすかった。この期間の日没時刻は19:10前後であった。観察場所内にウミネコは繁殖しておらず、日中はわずかな数しかいなかったもので、夕刻この場所に集まってくるウミネコは略奪機会を待っているものと判断された。

観察場所内に草丈の異なる低草区、高草区、および裸地区の3つの区画 (6m×6m) を設けた。裸地区には草は全く生えていなかった。低草区・高草区においてそれぞれ9および17のオオイタドリの株を選び、そこから1本の茎をランダムに選び、目印としてビニールテープを巻き、茎長を1cm単位で、6月16日以降1週間毎に計5回計測した。低草区におけるオオイタドリの平均茎長 (57.7±11.5cm (株数: N=9)) は高草区 (92.1±23.9cm (株数: N=17)) の62%であった。これらの区画は互いに4m以内に隣接しており同時に全ての区画を観察した。区画内のウトウ巣穴数は、

裸地区 35 個，低草区 57 個，高草区 79 個であった。観察面積は狭く，また高草区でも地上の見通しは十分であり，草丈によって観察のしやすさに大差はなかった。本研究では，草丈以外の条件を十分コントロールできたと言い難いが，観察区は近接しており，斜度や風向風速などの物理条件は同じだったと仮定した。

2) 区画内の行動観察

区画から 4m 離れた場所に隠れ場を作って，そこから観察した。照度が 1 lux 以下 (20:00 頃) になりよく見えない場合に限り，SONCAPRODUCTS 社製懐中電灯 (6V) を点灯した。懐中電灯の点灯によるウトウの帰巢行動への影響はない，とされているが (Watanuki 1990)，使用は最小限に抑えた。区画内の地上のウミネコ個体数を 5 分間に 2-4 回カウントし，その際のウミネコの集団の動きを，SONY 社製 IC レコーダー (ICD-SX55) を用いて記録した。ウトウが着地した場合，着地した区画，その個体が嘴に魚をくわえていたかどうか，を記録した。魚をくわえて帰巢したウトウは，帰巢したウトウ全体の 49% であった。解析には，魚を嘴にくわえて着地した個体のみを用いた。魚をくわえて着地したウトウめがけて地上から複数 (1 羽-10 数羽) のウミネコが接近して咬みつきの，ウトウが魚を放したところを略奪する (Watanuki 1990)。本研究では，着地したウトウに突進して咬みついた，あるいは咬みつける距離 (0.5 m 程度) まで迫ってきたウミネコを，その略奪イベントでの餌略奪に参加した個体 (略奪参加個体) とした。また，その結果を，ある個体が魚を横取りできた場合 (成功)，どの個体も魚を横取りできなかった場合 (失敗)，魚が横取りされたか確認できなかった場合 (不明) として記録した。

7 月 1 日~7 月 13 日の 11 日間，その日に餌略奪が開始された時刻以降について，区画内で起こったウミネコ同士の威嚇行動を記録した。複数が同時にウトウに襲いかかった場合威嚇行動が引き起こされることもあり，このような餌略奪イベント時におこった威嚇行動は，餌略奪行動に直接関連した威嚇であると判断し，除外した。あるウミネコが他個体へ向かって翼を広げながら突進するか嘴で突いた場合を威嚇行動とみなし，その回数を記録した。

ASONE 社製照度計 (LM-331) を用いて，観察中 5 分毎に 0.01 lux 単位で明るさを記録した。設置する場所は固定し照度計を平行に保ち測定した。

明るさは同時刻においても季節や天候によって日毎に変化する。そこで，時刻ではなく照度に応じて，明るさを 3 段階 (明るい；1 lux 以上，薄暗い；0.1 lux 以上 1 lux 未満，暗い；0.1 lux 未満) に分けた。

3) ウミネコ識別個体の観察

5 月 26 日~6 月 17 日の 16 日間に，餌略奪行動が頻繁に見られた 19:45~20:40 の間に，タモ網を用いて略奪行動観察場所内にいるウミネコを捕獲した。捕獲したウミネコの体重とサイズ (嘴高・嘴長・頭長・フショ長・翼長) を計測し，顔と腹に白髪染めと油性ペンでマーキングして放鳥した。外部形態の計測データを雌雄判別式に代入して性判定を行った (Chochi *et al.* 2002)。

捕獲した翌日から観察中 (18:00~21:00)，観察場所内に現れた識別個体を記録した。識別個体が観察場所内を移動した場合はその都度移動した場所を記録した。捕獲日がさまざまだったため，それぞれの識別個体を観察しえた日数は 22 日~37 日間とばらついた。そのため観察可能日数のうちその個体が実際に観察場所内に出現した日数の比率を略奪観察場所への出現率とした。その日最初の餌略奪が観察された後，識別個体が裸地区，低草区，高草区のいずれかに来た場合は，その識別個体はその区画で餌略奪に参加していたと判断した。

4) データ処理と統計検定

各調査日の各区画 (裸地，低草，高草区) の各明るさ (明るい，薄暗い，暗い) において，魚をくわえて着地したウトウの総数を，その明るさが続いた時間 (分) で割り，その区画でのその明るさでの 1 分あたりウトウ着地個体数 (ウトウ着地数) とした。同様に，その日の各明るさ各区画内で待ち伏せしているウミネコの平均個体数 (ウミネコ数) を求めた。各区画においてそれぞれの明るさの下ではウミネコ個体の出入りはなく，餌略奪に参加して魚を獲得できる確率が区画内にその時いた全ての個体で等しいと仮定して，餌略奪成功回数をウミネコ数で割った値をその明るさが続いた時間 (分) で割り，1 分あたりウミネコ 1 羽あたりの略奪成功率をもとめた。各区画におけるウミネコ同士の威嚇行動の回数を，ある明るさが続いた時間 (分) とその時のウミネコ数で割り，1 分あたりウミネコ 1 羽あたりの威嚇回数とした。

草丈 (裸地，低草，高草) と明るさ (明るい，

薄暗い、暗い)が、魚をくわえて着地したウトウの個体数(ウトウ着地数)および地上で待ち伏せしているウミネコの個体数(ウミネコ数)に与える影響を、1日の調査(合計26日間)をサンプルとして、二元配置反復測定分散分析で解析した。効果が有意であった場合、ポストホックテスト(Sheffe)でどこに差があるかを調べた。草丈と明るさが略奪イベント時におけるウミネコの餌略奪参加数に与える影響を、魚をくわえたウトウが着地した時ウミネコから攻撃された場合を1つのサンプルとして二元配置分散分析で解析した。また、ウトウ着地時のウミネコ数が餌略奪参加数に与える影響を相関分析で解析した。ウミネコ1羽1分あたり略奪成功率は、計算によって得られた推定値なので、草丈と明るさの効果の検定を行わなかった。

草丈、明るさ、ウミネコ数、および略奪参加数が、魚をくわえたウトウが着地した時、ウミネコに攻撃される割合(攻撃率)と、魚をくわえて着地したウトウが攻撃された時、魚を取られる割合(餌略奪率)に与える効果をロジスティック回帰分析で調べた。まず、魚をくわえて着地したウトウが攻撃されたか(されない0;された1)を従属変数、草丈(裸地区0;低草区1;高草区2)、明るさ(明るい2;薄暗い1;暗い0)、ウトウ着地時のウミネコ数をそれぞれ独立変数として、ロジスティック回帰分析を行った。次に、攻撃されたウトウについて、餌略奪の成否(魚を取られた1;とられなかった0)を従属変数とし、草丈、明るさに加えて略奪時の略奪参加ウミネコ数を独立変数として、ロジスティック回帰分析を行った。なお、統計検定はMicrosoft Excel (Office2003, Microsoft Corporation), StatView (ver5.0, SAS Institute)を使った。

結 果

1) ウトウ着地数およびウミネコ数に影響する要因

ウトウ着地数は、どの明るさでも低草区で多く、裸地区で少なかった(図1-a, $F_{(2,225)}=43.130$, $P<0.001$)。草丈の効果と明るさの効果の交互作用は有意であり($F_{(4,225)}=3.232$, $P=0.013$)、草丈によって明るさがウトウ着地数に与える効果が異なった。裸地区では暗くなると増え、高草区では暗くなると逆に減少し、低草区では薄暗いときに最もウトウ着地数が多かった(図1-a, $F_{(2,225)}=$

図1. 明るさ(明るい, 薄暗い, 暗い)とハビタット(裸地, 低草, 高草)が, (a) 魚をくわえて着地した1分あたりウトウ数(ウトウ着地数)および, (b) 地上で待ち伏せしていた平均ウミネコ数(ウミネコ数)に与える影響。棒グラフは26日間の平均値, エラーバーは標準偏差を示す。

Fig. 1. The effects of light levels ($\geq 1\text{lux}$, $0.1\text{lux} \sim 1\text{lux}$, $\leq 0.1\text{lux}$) and habitat (bare, short, tall) on (a) the number of Rhinoceros Auklet landing with fish per minute and (b) the number of Black-tailed Gulls waiting on the ground at each light level and habitat. Bars and error bars indicate mean and standard deviation. Sample size was 26 days.

5.052, $P=0.007$). そのため明るさ単独では、明るいと薄暗いとの間に有意差はなかった(ポストホックテスト)。

ウミネコ数は、どの明るさでも高草区で少なく、裸地区と低草区に差は見られなかった(図1-b, $F_{(2,225)}=36.447$, $P<0.001$)。草丈と明るさの効果の交互作用は有意であり($F_{(4,225)}=5.150$, $P=0.001$)、草丈によって明るさがウミネコ数に与える効果が異なった。裸地区では明るさによる差はなく、低草区と高草区では薄暗いときに最も多くのウミネコが見られた(図1-b, $F_{(2,225)}=6.717$, $P=0.001$)。

2) ウミネコ餌略奪に影響する要因

略奪イベント時のウミネコの略奪参加数は、どの明るさでも裸地区で多く($F_{(2,402)}=47.486$, $P<0.001$)、どの区画でも暗いときに少なかった($F_{(2,402)}=20.668$, $P<0.001$, 図2)。草丈と明るさの

交互作用は有意だった ($F_{(4,402)}=3.025$, $P=0.018$). しかし, 略奪イベント時の略奪参加数とそのときその区画の地上で待っていたウミネコ数には相関がなかった ($F_{(1,410)}=0.850$, $r=0.046$, $P=0.357$).

魚をくわえてウトウが着地した時, ウミネコに攻撃される割合 (攻撃率) は, 裸地区や低草区の明るい時間帯に高かったが, 待ち伏せしていたウミネコ数は影響しなかった (図 3-a, 表 1). 攻撃されたウトウが魚を横取りされる割合 (略奪率) に草丈は影響しなかったが, 明るい時間帯に高かった (図 3-b, 表 1). 略奪イベントに参加するウミネコ数が多いとウトウは餌略奪されやすかった (図 4, 表 1).

図 2. 各明るさ (明るい, 薄暗い, 暗い), 各区画 (裸地, 低草, 高草) で魚をくわえて着地したウトウへの攻撃イベントに参加したウミネコ個体数 (略奪参加数). 棒グラフは平均値, エラーバーは標準偏差を, 数値はサンプル数を示す.

Fig. 2. The effects of light levels ($\geq 1\text{lux}$, $0.1\text{lux} \sim 1\text{lux}$, $\leq 0.1\text{lux}$) and habitat (bare, short, tall) on the number of Black-tailed Gulls attacking a Rhinoceros Auklet landing with fish. Numbers on the top of bars indicate sample size (the number of the auklets attacked).

表 1. ハビタット (裸地, 低草, 高草), 明るさ (明るい ($>1\text{lx}$), 薄暗い ($0.1 \sim 1\text{lx}$), 暗い ($<0.1\text{lx}$)) および地上で待っていたウミネコ数が着地したウトウがウミネコに攻撃されるかどうかを与える影響, および, ハビタット, 明るさと攻撃に参加したウミネコ数が攻撃されたウトウが魚をうしなうかどうかを与える影響. ロジスティック回帰分析の結果を示す. 係数は尤度比検定でその有意性を判断した.

Table 1. Effects of habitat (bare, short, tall), light level ($\geq 1\text{lux}$, $0.1\text{lux} \sim 1\text{lux}$, $\leq 0.1\text{lux}$) and the number of gulls waiting on the ground on the attack by Black-tailed Gulls and those of habitat, light level and the number of gulls participating in the attack on the success of attack. Results of logistic regression analyses were shown.

従属変数 Dependent	独立変数 Independent	df	χ^2	係数 coefficient	P
ウミネコによる攻撃 Attack by gulls	草丈 Habitat	1	43.915	-0.899	<0.001
	明るさ Light level	1	42.372	0.665	<0.001
	ウミネコ数	1	0.754	0.044	0.385
	Number of Black-tailed Gulls waiting on the ground				
ウミネコによる略奪 Kleptoparasitism by gulls	草丈 Habitat	1	0.930	-0.193	0.335
	明るさ Light level	1	4.608	0.326	0.032
	略奪参加数	1	7.835	0.150	0.005
	Number of Black-tailed Gull participating in the attack				

(a)

(b)

図 3. 明るさ (明るい, 薄暗い, 暗い) とハビタット (裸地, 低草, 高草) が, (a) 魚をくわえて着地したウトウのうちウミネコに攻撃された比率 (攻撃率) および, (b) 攻撃されたウトウのうちウミネコに餌を横取りされた比率 (餌略奪率) に与える影響. 数値はサンプル数を示す.

Fig. 3. The effects of light levels ($\geq 1\text{lux}$, $0.1\text{lux} \sim 1\text{lux}$, $<0.1\text{lux}$) and habitat (bare, short, tall) on (a) the proportion of Rhinoceros Auklets landing with fish attacked by Black-tailed Gulls and (b) the proportion of attacked Rhinoceros Auklets bitten by Black-tailed Gulls. Numbers on the top of bars indicate sample size (the number of auklets with fish for (a) and the number of auklets attacked for (b)).

図4. 魚をくわえて着地したウトウを攻撃したウミネコの略奪参加数と略奪の成否との関係（ロジスティック曲線）。

Fig. 4. The relationship between the number of Black-tailed Gulls attacking a single Rhinoceros Auklet with fish and the success of kleptoparasitism. Logistic curve shown.

図5. 各明るさ（明るい，薄暗い，暗い）各区画（裸地，低草，高草）での1分あたりウミネコ1羽あたりの略奪成功率。棒グラフは26日間のデータの平均値，エラーバーは標準偏差を示す。

Fig. 5. The effects of light levels (≥ 1 lux, 0.1 lux– 1 lux, ≤ 0.1 lux) and habitat (bare, short, tall) on the success of kleptoparasitism (per gull per min.). Bars and error bars indicate mean and SD, respectively. Sample size was 26 days.

裸地区では攻撃率が高かったが，着地ウトウ数が少なかった。また，多くのウミネコが待ち伏せしていた（図1）ので，計算された1分あたりウミネコ1羽あたりの略奪成功率は，どの明るさでも裸地区で低かった（図5）。低草区と高草区では明るいときに攻撃率が高い傾向が見られた（図5）。1分あたりウミネコ1羽あたりの略奪成功率とウミネコ数の相関は有意ではあったが，その相関係数は小さく（ $F_{(1,234)}=3.897$, $r=-0.129$, $P=0.0495$ ），生物学的な意味はないと考えられた。

3) ウミネコ威嚇頻度と場所定着性

略奪イベントに直接関連した威嚇行動をのぞくウミネコの同士の威嚇行動は，低草区と高草区で頻繁に観察された（図6， $F_{(2,90)}=9.397$, $P<0.001$ ）。明るさの効果は有意レベルには達しなかった

図6. 各明るさ（明るい，薄暗い，暗い）各区画（裸地，低草，高草）での，1分あたりウミネコ1羽あたりの威嚇行動頻度。棒グラフは11日間のデータの平均値，エラーバーは標準偏差を示す。

Fig. 6. The effects of light levels (≥ 1 lux, 0.1 lux– 1 lux, ≤ 0.1 lux) and habitat (bare, short, tall) on the frequency of aggressive behaviour between gulls (per gull per min.). Bars and error bars indicate mean and SD, respectively. Sample size was 11 days.

($F_{(2,90)}=2.924$, $P=0.059$) が，明るいときに威嚇頻度が高い傾向があった。草丈と明るさの効果の交互作用は有意ではなかった（ $F_{(4,90)}=1.956$, $P=0.108$ ）。

餌略奪場所で略奪に参加しようと待ち伏せしていたと思われるウミネコを，計37羽捕獲した。そのうちオスが26羽，メスが11羽であった。その後の観察により，観察場所内での出現日数率20%未満の個体が26個体で，出現日数率40%以上の個体が10個体であった。出現日数率40%以上の頻繁に餌略奪観察区に出現した個体のうち，オスは9羽，メスは1羽で，性比はオスに偏っていた（二項検定， $P<0.01$ ）。このうちオス2羽は，観察可能日のうち62–76%の日で略奪観察場所に現れ，さらに，出現した日数の56–64%の日において低草区で餌略奪に参加した。別のオス1羽は，73%の観察日で餌略奪観察区にあらわれ，うち94%の日において高草区で餌略奪に参加した。裸地では，このように毎日出現する個体は見られなかった。

論 議

1) 餌略奪に影響する要因

魚をくわえて着地したウトウがウミネコから攻撃される割合は，裸地区では低草区と高草区とくらべて高かった（図3）。これは Miyazaki (1996) の結果と一致する。なぜ裸地区に着地したウトウはウミネコに攻撃されやすかったのだろうか？ カモメ属は主に視覚に頼って行動していると考えられている (Harris & Hislop 1970)。裸地では，視界

や攻撃行動を妨げる障害物となりうる植物がないためウミネコに攻撃されやすかったのだろう (Miyazaki 1996). 一方で、低草区と高草区では植生が視界や攻撃行動を妨げる障害物となり、離れた場所にウトウが着地するとウミネコが反応できなかったのかもしれない。裸地区でしかも明るいときに各略奪イベントにおけるウミネコの略奪参加数が多かったこと (図2) もこの説明と矛盾はしない。鳥類における広範囲のレビューにおいて、オープンなハビタットが餌略奪習性に結びつく重要な生態的な要因であることが指摘されており (Morand-Ferron *et al.* 2007), われわれの結果もこれに一致する。

Watanuki (1990) が報告したように低草区と高草区では暗くなるにつれてウミネコによる攻撃率が低下した (図3)。一方、裸地区では明るさの効果はなかった (図3)。このことは、暗くなると植生が影をつくるため、植生が障害物としてより効果的に働いたことを示唆している。そのため、裸地区では、ウトウは餌略奪の危険性が高い明るい時間帯を避けて、暗くなってから帰巢した (図1) のだろう。一方で、低草区と高草区では、ウトウは相対的に明るい時間帯に着地していた (図1)。ウトウは真っ暗だと障害物に激突しやすくなる (Watanuki 1990)。また自分の巣にたどり着くのも困難になるだろう。そのため、Miyazaki (1996) が指摘したように、草丈が高い場所では、ウトウ個体にとっての餌略奪の危険性も低いので、明るい時刻にも帰ってくるのだろう。このことが、結果的に低草・高草区の明るい時間帯でウミネコ1羽1分あたり略奪成功率が高い一つの原因となっている可能性がある。

明るさに関わらず裸地区でウトウ着地数が少なかったのは、巣穴数が35個と最も少なかったことが原因であろう。しかし、低草区の巣穴数は57個と高草区の79個と比べて少ないにもかかわらず、ウトウの着地数が多かった理由ははっきりしない。ウトウは魚をくわえて着地したのちウミネコに攻撃されると35%の個体は再度飛び立つ (Watanuki 1990)。本研究では繰り返し着地を試みたかどうかは記録しなかった。高草区よりも攻撃されやすい低草区 (図3) では、同一個体が繰り返し離着陸していたのかもしれない。

ウトウは、おのおのの略奪イベントにおいて多数のウミネコに攻撃されるとよく餌を奪われた (表1, 図4)。これは、Watanuki (1990) が指摘したように、多数のウミネコに攻撃されるとウトウ

は逃げ場がなくなるか、1羽に翼を噛み付かれている間にもう1羽に餌を横取りされることが原因であった (田中による観察)。一方で、なぜ、その区画にそのときにいるウミネコ数が攻撃率にも略奪参加数にも影響しなかったのかははっきりしない。空中で広範囲を見ながら待機しているウミネコはごくまれである (Watanuki 1990)。6m×6mの区画内の観察によれば、餌をくわえて着地したウトウの周辺のごく一部の範囲の個体が略奪に参加しているようであった。ウミネコが攻撃するかどうかは、ウトウが着地した場所のごく周辺にいるウミネコ数が影響するのかもしれない。また、着地した一羽のウトウに群がることができるウミネコ数には、体サイズなどの理由で上限があるからかもしれない。このため、区画全体のウミネコ数が攻撃率、略奪参加数に直接効くことはなかったのであろう。

攻撃された後の略奪成功率には明るさの効果はあったが草丈の効果はなかったこと (図3) は興味深い。ウミネコは地上で待っている。そのため、先述のように、草は魚をくわえて着地したウトウの姿を隠すので攻撃時には障害となるが、いったん攻撃するとそのあとは接近戦なので草は障害とまらないのかもしれない。

2) 単位時間あたり個体あたり略奪成功率とウミネコ数

先述のように、魚をくわえてウトウが着地した時に限れば、その着地場所のごく近くにいたウミネコだけが餌略奪に参加しているようであった。このため、1分あたりウミネコ1羽あたりの略奪成功率を計算する際の、区画内の全てのウミネコが均等に略奪に参加する機会をもつ、という仮定は必ずしも正しくはないかもしれない。しかしながら、観察によれば、ウトウは、区画内ではどの場所にも機会的に着地しているようであった。さらにミクロスケールでの観察が必要ではあるが、区画内ではどの場所においても平均的にはどのウミネコにも餌略奪に参加する機会が均等にある、と仮定するのは妥当と思われた。

1分あたりウミネコ1羽あたりの略奪成功率は、草丈や明るさで大きく異なっていた (図4) が、予想と異なりウミネコ数とは相関がなかった。この理由として、1) 餌略奪に集まってきた個体が、略奪成功率を評価することができずに、不適当な区画で餌略奪を続けていること、2) 個体間競争やこれまで餌略奪に参加したかどうかの経験が制限

要因となり、個体が自由に区画を移動できないこと、の二つが考えられる。個体識別したウミネコのうち、2羽は略奪成功率の最も高い低草区で、1羽は比較的高い高草区で、どの明るさでも略奪しつづけた。しかし、略奪成功率の低かった裸地では、このように毎日出現する個体はみられなかった。このように、断片的な観察ではあるが、略奪成功率を評価して好適な場所に留まって餌略奪している個体の存在が示唆された。しかし、場所定着性が高かった個体の割合は個体識別した個体の4分の1程度で、そう多くはなかった。数メートルの小空間スケールでしかも短時間で略奪成功率が変化する環境において、全ての個体が略奪成功率の変化を知っているとは考えづらい。

1羽あたり1分あたり略奪成功率の高かった低草区（図4）ではウミネコ同士の個体あたり威嚇頻度が高く、特に略奪成功率の高かった明るいときに威嚇行動が頻繁に見られた（図5）。これは、ウトウ着地数やウミネコ数によらず、略奪成功率の高い場所と明るさではウミネコが略奪するための場所を防衛しようとしていることを示唆する。セグロカモメでは、ゴミ捨て場で採食しているのは成鳥が多く、特に、成鳥オスが攻撃的でメスや亜成鳥は追い払われるせいでよい餌場にいけない（Monaghan 1980）。ウミネコのオスはメスよりも体サイズが大きく（Chochi *et al.* 2002）、より攻撃的である（風間 未発表）。本研究では餌略奪場所に高頻度で出現した個体はオスが多かった。これは餌略奪するには種内での攻撃力が重要であることを示唆する。攻撃性に劣るウミネコ個体は略奪成功率の高い場所には滞在できないのかもしれない。ミヤコドリ *Haematopus ostralegus* では、上位個体ほど頻繁に餌略奪を行うことも知られている（Goss-Custard *et al.* 1982）。攻撃性の個体変異が、餌略奪するウミネコの分布が理想自由分布に従わない理由のひとつと考えられる。

本研究にあたり、北海道大学大学院水産科学研究院の桜井泰憲、埴山雅秀両教授からご助言ご指導をいただいた。北海道大学大学院水産科学院資源生物学講座の越智大介氏ならびに同教室院生諸氏には、データ解析にあたりご協力頂いた。とくに、福島涼氏にはウミネコ捕獲作業時に協力いただいた。風間健太郎氏にははていねいに原稿を読んでいただき有益なコメントをいただいた。天売島在住の青塚松寿、日下部美憲両氏には様々な面でご支援いただいた。ここに感謝する。

摘 要

ウミネコ *Larus crassirostris* は日没後に給餌のために嘴に魚をくわえて帰巢してきたウトウ *Cerorhinca monocerata* から餌略奪する。その餌略奪成功はハビタット（草丈）と日没後急に減少する明るさによって変わる。したがって、餌略奪しようとしてまちうけているウミネコのハビタット利用はウミネコ1羽あたりの餌略奪成功によって変化すると思われ。ウミネコ1羽あたり略奪成功率に影響する要因とそれがウミネコの分布にあたる効果を探るため、北海道天売島において、おのおの明るさ（明るい(>1 lx)、薄暗い(0.1-1 lx)、暗い(<0.1 lx) おおのハビタット（高草丈区、低草区および裸地区）において、魚をくわえて着地したウトウ数、地上で待っているウミネコ数、餌略奪行動とウミネコ同士の威嚇行動を記録した。ウトウが攻撃される率は裸地区や低草区で、特に明るい時間帯に高く、攻撃されたときに餌を失う率は明るい時間帯でウミネコの略奪参加数が多いときに高かった。裸地区では攻撃率が高かったがウトウ着地数が少なくウミネコ数が多かったので、結果的にウミネコ1羽あたり略奪成功率は裸地区で低く、低草区と高草区では明るいときに高かった。予想と異なり、ある明るさあるハビタットにおける略奪成功率とそこで待ち伏せしていたウミネコ数には関係がなかった。略奪成功率が高い場所と明るさにおいてウミネコ同士の威嚇頻度が高かった。個体識別したウミネコの観察によると、オスはメスよりも場所定着性が高く、オス9個体のうち3個体だけが略奪成功率の高いハビタットで繰り返し餌略奪を行った。以上のことから、餌略奪成功率の急速な変化と攻撃性の個体変異が、餌略奪するウミネコの分布に影響する要因と考えられた。

引用文献

- Andersson M (1976) Predation and kleptoparasitism by skuas in a Shetland seabird colony. *Ibis* **118**: 208-217.
- Bautista LM, Alonso JC & Alonso JA (1995) A field test of ideal free distribution in flock-feeding common cranes. *J. Anim. Ecol.* **64**: 747-757.
- Brockmann HJ & Barnard CJ (1979) Kleptoparasitism in birds. *Anim. Behav.* **27**: 487-514.
- Chochi M, Niizuma Y & Takagi M (2002) Sexual differences in the external measurements of Black-tailed Gulls breeding on Rishiri Island, Japan. *Ornithol. Sci.* **1**: 163-166.
- Clair CCS, Clair RCS & Williams TD (2001) Does Klep-

- toparasitism by glaucous-winged gulls limit the reproductive success of Tufted Puffins? *Auk* **118**: 934–943.
- Fretwell SD & Lucas JHJ (1970) On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheoretica* **19**: 16–36.
- Goss-Custard JD, Durell S E A Le V & Ens BJ (1982) Individual differences in aggressiveness and food stealing among wintering Oystercatchers, *Haematopus ostralegus* L. *Anim. Behav.* **30**: 917–928.
- Grant PR (1971) Interactive behavior of puffin *Fratercula arctica* L and skuas *Stercorarius parasiticus* L. *Behavior* **40**: 263–281.
- Harris MP & Hislop JPG (1970) Breeding ecology of the Swallow-tailed Gull *Creagrus furcatus*. *Auk* **87**: 215–243.
- Miyazaki M (1996) Vegetation cover, kleptoparasitism by diurnal gulls, and timing of arrival of nocturnal Rhinoceros Auklets. *Auk* **113**: 698–702.
- Monaghan P (1980) Dominance and dispersal between feeding sites in the Herring Gull (*Larus argentatus*) *Anim. Behav.* **28**: 521–527.
- Morand-Ferron J, Sol D & Lefebvre L (2007) Food stealing in birds: brain or brawn? *Anim. Behav.* **74**: 1725–1734.
- Mylne CK (1960) Techniques of herring gulls and jackdaws preying on puffins. *Brit Birds* **53**: 86–88.
- Nettleship DN (1972) Breeding success of the Common Puffin (*Fratercula arctica* L.) on different habitats at Great Island, Newfoundland. *Ecol. Monogr.* **42**: 239–268.
- Parker GA & Sutherland WJ (1986) Ideal free distribution when individuals differ in competitive ability: phenotype-limited ideal free models. *Anim. Behav.* **34**: 1222–1242.
- Pierotti R (1983) Gull-puffin interactions on Great Island, Newfoundland. *Biol. Conserv.* **26**: 1–14.
- Watanuki Y (1990) Daily activity pattern of Rhinoceros Auklets and kleptoparasitism by Black-tailed Gulls. *Ornis Scand.* **21**: 28–36.
- 綿貫 豊・近藤 憲久・中川 元 (1988) 北海道周辺における海鳥繁殖地の現状. *日鳥学誌* **37**: 17–32.