Original Article (原著論文)

アホウドリ *Phoebastria albatrus* の羽衣外観の成熟過程
—鳥島における年齢と性別が既知な個体に基づく解析—

今野 怜^{1,*}・今野美和¹・佐藤文男²

Maturation of Plumage in the Short-tailed Albatross *Phoebastria albatrus*
Based on Birds of Known Sex and Age on Torishima

Satoshi Konno¹, Miwa Konno¹ and Fumio Sato²

Abstract. To facilitate the accurate description of plumage of the Short-tailed Albatross *Phoebastria albatrus*, we classified plumage into eight components, based on photos taken at a breeding colony on Torishima, Izu Islands. Plumage components of 20 individuals just before fledging and 729 individuals of known sex and ranging in age from 2 to 26 years were scored. The plumage color became more whitish with age. The underbody plumage became white earlier than the upper body, whereas on the thigh, tibia and a posterior part of undertail coverts, dark brown feathers remained even in older age. The upper body turned white from the uppertail coverts towards the front, whereas dark brown feathers remained on the mantle, scapulars and nape, even in older age. The upperwing and underwing were often the same score. The progress of the score was earlier for males than for females. At every age from 3 to 18 years, the summed score of seven components (the underwing score was excluded) was significantly different between sexes, although older age males and females could be considered to have the same score. Individuals with a dark brown mantle, scapulars, rump and uppertail coverts were of age of 5 or less years and had not yet bred, except for a few females. Many individuals started breeding after they had a white part on the rump and uppertail coverts. Males reached final plumage pattern at the age of 8 to 15 years, while females reached final plumage pattern at the age of 11 to 20 years or older.

Key words: Age estimation, Albatrosses, Plumage development pattern, Plumage score, Sex difference.

キーワード: 年齢推定, アホウドリ類, 羽衣の発達様式, 羽衣スコア, 性差.

Received 25 August 2017, Accepted 11 May 2018.

¹ 〒080-0025 北海道帯広市西15条南37丁目1-14.

² 公益財団法人山階鳥類研究所, 〒270-1145 千葉県我孫子市高野山115.

* 責任著者. E-mail: zoothera@xpost.plala.or.jp

¹ 1-14, Nishi-15 Minami-37, Obihiro, Hokkaido 080-0025, Japan.

² Yamashina Institute for Ornithology, Konoyama 115, Abiko, Chiba 270-1145, Japan.

* Corresponding author. E-mail: zoothera@xpost.plala.or.jp

はじめに

鳥類の一部の種では、巣立ち後、全身の見た目（以下では羽衣外観とする）が、それ以降はほとんど変化しない決定羽を獲得するまでに数年を要することが知られている。決定羽となるまでに長期間を要し、様々な羽衣外観が認められているワタリアホウドリ属 *Diomedea* では、鳥体を各部位に分け、それを数値化する Gibson Code または Gibson Plumage Index (GPI) と呼ばれる手法が提唱され、改善されながら利用されている (Tickell 2000)。かつてワタリアホウドリ *Diomedea exulans* 1種とされたものは、近年では遺伝子の解析から4ないし5種に細分されている (Nunn *et al.* 1996, Brooke 2004)。これらは、繁殖地以外では種を正確に識別できない程類似しているが、GPIを用いた調査から、羽衣外観の変化には種ごとに特徴的な様式があることが知られており (Jouventin *et al.* 1989)、種内でも地域差や個体差、性差が認められている (Weimerskirch *et al.* 1989, Prince *et al.* 1997)。アホウドリ *Phoebastria albatrus* では頭部が黄白色で、風切、雨覆、肩羽、尾羽の一部が黒褐色、それ以外のすべての羽毛が一様に白くなった羽衣外観が一般に決定羽とされており、全身が黒褐色である巣立ち時と決定羽との間に様々な羽衣外観の個体が存在する。アホウドリの実際の年齢と羽衣外観に関しては、写真の脚注として個体の年齢が示されている例がある程度であり (たとえば長谷川 1995, 長谷川 2006)、決定羽となる年齢に関しては断片的な情報しかない。また、アホウドリに慣例的に使用されている若鳥、垂成鳥などの大まかな齢や、図鑑に示されている羽衣外観が変化する過程を示す記述は、そのほとんどが、加齢に伴い羽衣外観の白い部分は広くなるという仮定に基づき、認められた羽衣外観を淡くなる順に記したものである。一部では年齢を加味した識別も試みられているが (たとえば Howell 2012)、齢や性が既知の個体からの情報に基づいた年齢と羽衣外観、あるいは加齢にともなう羽衣外観の変化についての検討はなされていない。アホウドリに関しても、羽衣外観を記録する際の指標を示すことや、羽衣外観と年齢、性別との関連を明らかにすることは、種に関する基礎的な知見を得ることのみならず、個体やつがいの経年追跡といった調査研究、保護管理の上でも役立つ。

鳥島のアホウドリは繁殖のため10月に島へと帰還する。11月中旬までに産卵し、孵化は12月末から1月中旬である (長谷川 1996)。2月から3月期は育雛期であり、巣立ちは親鳥が繁殖地を離れた後の5月中旬から6月上旬で、繁殖個体、未繁殖個体ともに夏はベーリング海などの北部北太平洋とその沿海で過ごす (長谷川 1996)。鳥島で生まれた個体はすべて巣立ち前に足環によって標識されるため、年齢を知ることができ、繁殖地への初帰還は早くも2歳であり、5歳から繁殖可能である (長谷川 1996)。鳥島では、1992年以降、環境庁、現在は環境省が希少野生動植物保護増殖事業 (アホウドリ) を継続している。そのなかで、繁殖状況のモニタリングが行なわれており、一部の個体は定点観察によって経年的に追跡されている。鳥島での繁殖つがいの数は増加傾向にあり、2016年には鳥島に由来するアホウドリは4,000個体程度になったとされる (山階鳥類研究所 2016)。

本論文では、第一に、1. アホウドリの羽衣外観を任意の部位に分け、年齢によって変化すると考えられる部位ごとの見た目 (以下では単に外観とする) を、段階的に区分することを試みた。次いで、2. 年齢と性別が明らかな個体の外観を、1. の結果に従って数値化し、1) 外観と加齢との関係、2) 外観が決定羽となる過程と部位間での推移状況の違い、3) 羽衣外観と性

別・年齢との関連, 4) 羽衣外観と繁殖との関連, 5) 季節による外観の違いについて検討した。また, アホウドリを羽衣外観から幼鳥, 未成鳥, 亜成鳥, 成鳥に分ける際の基準を示し, それぞれの実際の年齢をあわせて論議した。

方 法

1. 羽衣外観の区分けと段階的な区分

アホウドリの最大の繁殖地である伊豆諸島鳥島で, 2009年から2013年に撮影した延べ462個体分の画像を用いた。使用した画像は, 大部分が2月から3月期に撮影したものであるが, アホウドリの最初の正羽(飛翔力を得る最初の世代の羽毛)である幼羽を示すものは, 5月に撮影した巣立ち直前の20個体の画像を使用した。

鳥体をFig. 1に示した8部位(記号AからH)に分け, それぞれで, 幼羽から決定羽の間で認められた外観を, 色とその濃淡, それらにより形成される模様, 部分的な換羽によって生じる羽毛の新旧の世代差による段階的な区分を試みた。各部位は, 画像や既存の情報に加えて実際の鳥体(生体や死体)も参照して範囲を区切り, 可能な部分については羽区の配置に準じた。アホウドリの鳥体各部の名称(番号1から42)は, 原則として茂田(1991)に準じた。それぞれの部位の範囲の詳細と, 外観を参照した個体数は以下のとおりである。尚, 以下の記述では, 翼以外の部位を二分したものを, 体上面(頭部背面, 上背・肩羽, 腰・上尾筒)と体下面(頭部前面, 胸・脇, 下腹・下尾筒)とした。

A; 頭部背面 CowI: 額, 頭上, 後頭, 後頸 (Fig. 1のA-1からA-4)。455個体。

上嘴の基部 (Fig. 1のE-23の一部) は頭部前面に含めた。

B; 上背・肩羽 Mantle & Scapulars: 上背, 肩羽 (Fig. 1のB-5とB-6)。388個体。

胴の上面は上背と肩羽の羽区に生ずる羽毛に覆われている。背 (Fig. 1のB-7) は腰の前方に位置する部位であるが, 大部分が上背と肩羽に覆われており, 飛翔時に一部が認識できるのみだったため外観の記録の対象としなかった。

C; 腰・上尾筒 Rump & Upper TC: 腰, 上尾筒 (Fig. 1のC-8とC-9)。357個体。

尾羽 (Fig. 1のC-10) は大部分が尾筒に覆われており, 先端近くが露出するのみだったため外観の記録の対象としなかった。

D; 翼上面 Upperwing: 上腕に生ずる羽毛を含めた雨覆と風切 (Fig. 1のD-11からD-22)。335個体。

アホウドリの初列風切は10枚, 三列風切を含めた次列風切は30枚程度である。それぞれの風切には対応する雨覆が複数あり, 次列(前腕)の雨覆は, 便宜的に大雨覆側から4列目までを中雨覆, それよりも翼前縁側を小雨覆とした (Fig. 1のD-17, D-19)。ミズナギドリ目の全種は次列風切第5羽を欠く不完全次列風切配列(diastataxy)であり (Miller 1924), アホウドリの大雨覆と, 中雨覆の1列目は第1羽から第5羽が第6羽よりも内側の羽毛よりも明らかに大きい。上腕については, 上膊風切 (Fig. 1のD-21) とその頭側に一列の上膊雨覆 (Fig. 1のD-22)

とを区別し、さらに翼前縁側の羽毛は小雨覆と同等とした。肘関節周辺に形成される淡色部は肘斑 (Fig. 1 の D-20) とした。アホウドリは上腕が長く、飛翔時の肘関節の位置は一般的な鳥類よりも胴から遠い位置にあり、上腕の上面は、上腕に生ずる羽毛と扇型に広がった肩羽 (Fig. 1 の B-6) によって覆われている。翼をたたんだ際には上腕は肩羽に覆われ、肘関節の内側に上膊風切のみが露出する。三列風切 (Fig. 1 の D-13) は、飛翔時には上膊風切に覆われておりほとんど見えない。

E; 頭部前面 Face: 嘴の基部, 目先, 耳羽, 頬, 下まぶたの周囲 (Fig. 1 の E-23 から E-27)。447 個体。

喉と前頸 (Fig. 1 の E-28, E-29) は胸との境界をなし、頸の伸縮や頭の角度により羽色が異なって見えることから、ともに外観の記録の対象としなかった。

F; 胸・脇 Breast & Flank: 胸, 脇, 腿, 脛 (Fig. 1 の F-30 から F-33)。452 個体。

アホウドリは胸と脇の羽区が広く、胴の下面の大部分はここに生ずる羽毛で覆われている (Fig. 1 の F-30, F-31)。腿 (Fig. 1 の F-32) の羽毛は地上に立った際にはかかとの後ろに飛び出して見える。脛 (Fig. 1 の F-33) の羽毛は、伸びや水面を走る際のように、脚をよく伸ばしたときのみに確認できた。

G; 下腹・下尾筒 Vent & Under TC: 下腹, 下尾筒 (Fig. 1 の G-34 と G-35)。352 個体。

腹 Belly に相当する部位は常に胸と脇の羽毛に覆われており、外部には現れていないため外観の記録の対象としなかった。

H; 翼下面 Underwing: 上腕の下面に生ずる羽毛を含めた下雨覆と風切の下面 (Fig. 1 の H-36 から H-42)。273 個体。

細かな区分けは翼上面に準じ、それぞれに「下部」を付した。上腕の下面は各部に与えられる名称が一定でないが、本論文では下部上膊羽と下部上膊雨覆とし (Fig. 1 の H-41, H-42, 英語名は Brooke (2004) による), 下部上膊雨覆は1列目のみを区別し、それ以外は下部小雨覆 (Fig. 1 の H-40) と同等とした。下部大雨覆 (Fig. 1 の H-38) は次列風切の大部分を覆っており、翼下面に露出する次列風切は先端近くの狭い範囲のみである (Fig. 1 の D-12)。下部初列中雨覆は翼上面の初列中雨覆よりも露出する範囲が広く存在が目立つ (Fig. 1 の H-37)。

2. 年齢と性別が既知である個体の外観の数値化

アホウドリの羽衣外観を年齢や性別と関連させて検討するため、年齢と性別が判明している2歳から26歳 (年齢の定義は後述) までの189個体、延べ729例と、性別が不明の巣立ち直前の20個体、20例の合計749例について、調査方法1.の結果に従い、写真に基づいて各部位に数値を与えた (これによって与えられた数値を以下ではスコアとする)。ここでは、年齢と性別が既知な個体を増やすために調査対象年を拡張し、2003年から2016年に繁殖地で撮影された画像を使用した。スコアを記録した個体数を年齢と性別、および繁殖状況の別に Table 1 に示す。巣立ち後、最初の冬に鳥島へ帰還した例はなく、1歳の個体の記録は得られなかった。

© Yamashina Institute for Ornithology

Fig. 1. Physical features (A-H) of the Short-tailed Albatross used to define components in this study. Italicized components were not used for scoring.

Table 1. Number of individuals of which components were scored. Observations were conducted from February to March, except for chicks less than one-year-old, which were observed in May; unsexed, but certainly including both males and females (shown by plus marks). Although the Short-tailed Albatross moults between June and September, fledglings do not moult in the birth year. They leave the island of their birth (fledging), and then the youngest individuals return to the same island at the age of two years (2nd plumage). Individuals which failed or skipped 2nd or later breeding were considered to be breeders.

Age	Male		Female		Total
	Breeder	Non breeder or unknown	Breeder	Non breeder or unknown	
0		+		+	20
1					0
2		7		7	14
3		29		47	76
4		29		48	77
5	4	23	8	32	67
6	19	13	14	14	60
7	25	5	26	8	64
8	23	2	23	5	53
9	24	1	19	3	47
10	22	2	18		42
11	22		17		39
12	22		16		38
13	20		14		34
14	14		13	1	28
15	13		15	1	29
16	10		10	1	21
17	7		6		14
18	4		4		8
19	2		3		5
20	1		1		2
21	1		1		2
22	1		1		2
23	1		1		2
24	1		1		2
25	1		1		2
26	1				1
Total	238	112+	212	167+	749

使用した画像は原則として2月から3月期に撮影されたものであるが、巣立ち直前の個体を参照する際と、季節と外観の関連の検討に際しては5月に撮影された画像を使用した。

個体の年齢は読み取った足環番号を標識記録と照会して決定した。齢は1月1日を孵化日と仮定し、巣立った年を0歳とする満年齢を用いて表した。2月から3月期に観察されるアホウドリはある年齢になった数カ月後に相当し、数え年で年齢を示す暦年とは1歳のずれがある。鳥類の齢については、基本の羽衣 (basic plumage) を与える換羽 (pre-basic moult) の始まりを基

準とした換羽周期 (moult cycles) によって示す概念がある (Humphrey & Parkes 1959)。アホウドリの換羽 (pre-basic moult) はおもに6月から9月で、巣立ち後の最初の主要な換羽 (2nd pre-basic moult) は巣立った翌年とされる (Howell 2012)。換羽周期の概念ではアホウドリは巣立ちから翌年の初夏以降の換羽開始までが第1周期 (幼鳥) であるため、本論文での0歳と、記録が得られなかった1歳を迎えた2月から3月期の個体はともに同じ第1周期に属し、両者が身につけている羽毛はほとんど同じと考えられる。それ以降については、本論文で使用した2月から3月期の年齢と、一部の文献 (たとえば Pyle 2008, Howell 2012) にみられる周期は一致する。たとえば、本論文での3歳は、第3周期の2月から3月期である。

性別の大部分は繁殖地での観察から決定した。アホウドリ類は一般に雄が大きいとされ、雌雄の求愛行動には異なる部分がある (Tickell 2000)。これらはアホウドリも同様であり、雄は特に頭部が大きく、嘴が太い (佐藤 未発表)。そのほか、一部については再捕獲、あるいは拾得した死亡個体の遺伝子解析や解剖結果から性判定した。小笠原諸島の鴎島で人工飼育によって巣立ち、鳥島もしくは鴎島に帰還した個体は外観の収集の対象としなかった。アホウドリは毎年同じつがいと同じ位置で営巣するため (佐藤 2009)、繁殖個体については、個体が入れ替わらない限りは営巣位置からも個体を継続して特定できる。個体への入れ替わりは、雄個体が消失した場合には、前年までの営巣位置が空き地となること、雌個体が入れ替わった場合には、連続していた繁殖が途切れたり、行動を始めとする個体の特徴が変化するため、明白であった。

年齢と性別が既知の個体から得られたスコアは、次の1) から5) の検討に際し再集計した。再集計に際しては一部のスコアが不明な個体を除外した場合があったため、年齢ごとの個体数は必ずしも Table 1 と一致しない。

1) 外観と加齢との関係

外観の変化の方向を明らかにするため、同一個体について、連続した複数の年で同じ季節 (2月から3月期) のスコアが得られた2,795例から、ある年のスコアとその前年のスコアの差を部位ごとに集計した。集計では雌雄を合算し、便宜的に年齢を5歳毎にまとめ、スコアの差ごとに例数を示した。

2) 外観が決定羽となる過程と部位間での推移状況の違い

部位ごとの年齢別のスコア分布を明らかにするため、スコアを年齢と性ごとに集計し、それぞれの中央値とあわせて一覧とした。また、外観が決定羽となる過程を詳しく記した。加齢による部位間と雌雄間のスコアの推移を視覚化するため、翼下面を除いた各部位のスコア中央値について、20歳の個体までの記録を用い、当該年の前後1年を参照した3年間の移動平均を雌雄別に算出し、図示した。これに際し、1歳の個体のスコアは得られなかったため、最初の3年間については、0歳 (巣立ち直前)、2歳、3歳のスコアを用いた。すでに述べた通り、1歳の個体が2月から3月期に身につけている羽毛は0歳とほとんど同様のため、この措置は不適ではない。加えて、部位間でのスコアの進行状況について、573個体の腰・上尾筒のスコアと、108個体の翼下面のスコアを基準として同一個体・同一年の胸・脇、上背・肩羽、翼上面について、スコア別の割合を示し、互いの大小を比較した。

3) 羽衣外観と性別・年齢との関連

ワタリアホウドリの羽衣外観の解析では各部位のスコアを積算することが行なわれている(たとえば Weimerskirch *et al.* 1989)。本論文でも、スコアを便宜的に間隔尺度として扱い、スコア積算値を幼羽から決定羽に至る羽衣外観を示す指標として使用した。羽衣外観が決定羽となる年齢と、その雌雄差を明らかにするため、個体ごとに、翼下面を除く7部位のスコア積算値を算出し、年齢と雌雄別に箱ひげ図を示した。

4) 羽衣外観と繁殖との関連

同じ年齢の繁殖個体と未繁殖個体での羽衣外観の違いを、雌雄とも、繁殖個体と未繁殖個体の数が大きく異ならなかった6歳の個体で検討した。雄は繁殖個体12個体と未繁殖個体9個体、同じく雌は9個体と10個体について、3)と同様、スコア積算値を算出し、互いを比較した。

5) 季節による外観の違い

アホウドリの主要な換羽期は6月から9月とされる(Howell 2012)。そのため、羽毛は換羽直前の春から初夏には冬期よりも磨滅と退色が進んでいると考えられる。羽毛の退色は、スコアにも影響し得るため、同一個体について、2月から3月期と同じ年の5月期、および5月期と翌年の2月から3月期のスコアが得られたものを抽出し、翼下面を除いた7部位のスコアの大小を季節間で比較した。

羽衣外観とその経年変化の例として、雌雄の2歳から19歳までを、体上面のスコア、繁殖の有無とともに17個体の写真でAppendix 1に示した。

統計学的な比較にはマンホイットニーのU検定を用いた。

結 果

1. 外観の段階的な区分

巣立ち時から決定羽までの間で、アホウドリの各部位で認められた外観は、Fig. 2の通りに、6段階に区分することができた。それぞれの区分は0から5の数値で表わすこととした。これによって、ある個体の羽衣外観をFig. 2に照らし、部位ごとに数値を与えることが可能となった。区分の基準、例外とした点、姿勢による見え方の違いについては、結果2.-2)で詳述する。

2. 年齢と性別が明らかな個体の外観をスコア化した結果に基づく検討

1) 外観と加齢との関係

同一個体の各部位のスコアは、前年のスコアと同じか大きく、スコアの差は負の値になることはなかった(Table 2)。すなわち、外観は必ず淡い色の部分が広くなる方向へと変化した。スコアの変化が記録されたのは939例で、うち885例(94%)はスコア1段階の変化であり、それ以上の変化はスコア2段階が52例(6%)、スコア3段階が2例(1%未満)とわずかであった。したがって、Fig. 2で区分した外観とスコアは、個体の年齢を考慮せずに淡い色の部分が広くなる順に並べたものであったが、少なくとも2月から3月期には加齢を反映しており、アホウドリの外観が実際に変化する過程を示すものととらえて差し支えなかった。ただし、年ご

Fig. 2. Classification of components. Plumage was divided into eight components, A to H, corresponding to Fig. 1. Each component was scored 0–5 based on the degree of blackish to whitish colors, moult limits, and border of whitish color. Seven patterns in the diagram indicate the degree of blackish to whitish colors; ●: entirely dark brown, ●●: sooty, ●●●: black with few white spots, ●●●●: dark mottled, ●●●●●: light mottled, ○●: white with few dark spots and ○: entirely white or golden. Photographic series for a given components were not obtained from one individual.

図2. アホウドリの外観の段階的区分. AからHの部位はFig. 1と対応する. 図中の記号は色の濃淡と模様を示す; ●: 全体が黒褐色, ●●: 煤けたように見える, ●●●: 白色部がわずかに混じる, ●●●●: 黒褐色が広いまだら, ●●●●●: 白色部が広いまだら, ○●: 黒褐色がわずかに残る, ○: 全体が白または黄白色. No moult limit exist: 羽毛に世代差はない, Obscure border: 頭部背面との境界は不明瞭, Clear border: 頭部背面との境界は明瞭. Dark fringe: 脇の縁は黒褐色. 部位ごとの一連の写真は同一個体の経年変化ではない.

Table 2. Difference between the score of each component in the same individual for a given year and the previous year.

Age	Difference of the score from the previous year	Number of individuals for each component							Total and percentage
		Cowl	Mantle & scapulars	Rump & upper TC	Upper wing	Face	Breast & flank	Vent & under TC	
3-5	0	52	93	43	73	36	43	46	
	+1	50	10	23	25	62	56	30	
	+2			3	1	5	4	12	
	+3							2	
6-10	0	88	79	36	74	99	98	48	
	+1	78	83	56	85	68	68	73	
	+2		7	2	4	1	1	10	
11-15	0	89	88	78	105	118	114	114	
	+1	30	32	16	16	3	7	6	
	+2	1	1						
16-20	0	24	25	25	26	27	26	26	
	+1	3	2		1		1	1	
21-25	0	9	9	9	9	9	9	9	
All ages combined	+1	161	127	95	127	133	132	110	885 (94.2%)
	+2	1	8	5	5	6	5	22	52 (5.5%)
	+3							2	2 (0.2%)
									939

とのスコアの変化が2段階以上の例があったことから、必ずしもすべての個体がすべての段階を経るわけではなかった。加齢に伴い各部位とも、淡い色の部分が広がることは同一個体の経年変化からも明瞭であった (Appendix 1)。

2) 外観が決定羽となる過程と部位間での推移状況の違い

5月の巣立ち直前の幼鳥は、一部の個体で下雨覆の一部が汚白色だった他は、全身が黒褐色で、すべての部位の外観が認められた中で最も暗い色であるスコア0であった (Table 3)。2月から3月期には、ほぼ全身が黒褐色の個体から、すべての部位がスコア5である決定羽の個体との間で、部位と年齢、性別ごとに様々な外観が認められた (Table 3)。以下、各部位が決定羽となる過程を記す。

A; 頭部背面

2月から3月期の繁殖地で最も暗い色だった外観 (以下では繁殖地での最暗色とする) は、5月の巣立ち前の個体 (以下では幼羽とする) との違いが明瞭ではなく、全域が黒褐色であった (スコア0)。決定羽となる過程は、黒褐色だった部分が明るい黄白色へと変化するもので、

Table 3. Number of individuals of each score and the median score in each age for each component. Upper-parts are shown.

Cowl														Mantle & scapulars															
Age	Male							Female							Age	Male							Female						
	0	1	2	3	4	5	Median	0	1	2	3	4	5	Median		0	1	2	3	4	5	Median	0	1	2	3	4	5	Median
0	+						0	+						0	0	+												0	
2	7						0	7						0	2	7												0	
3	19	10					0	43	4					0	3	29												0	
4	5	22	2				1	41	7					0	4	26	3											0	
5	2	9	14				2	17	22					1	5	15	8	3										0	
6		4	18	10			2	2	23	3				1	6	5	14	8	5					24	4			0	
7		1	11	13	5		3	3	18	13				1	7	1	5	10	9	4	1	2	22	11	1			0	
8		1	6	10	5	3	3	2	10	16				2	8	1	1	6	7	7	3	3	8	14	5	1		1	
9			6	9	5	5	3		8	11	3			2	9			2	8	8	7	4	7	8	2	3	2	1	
10			2	6	5	11	4		4	7	5	1		2	10				6	7	11	4		8	3	5	1	1	2
11			1	2	5	14	5		2	8	5	1	1	2	11			2	5	15	5			6	4	3	2	2	2
12				2	2	18	5			8	4	4		2.5	12			1	5	16	5			2	4	4	5	1	3
13						20	5			2	6	5	1	3	13				2	18	5			4	2	7	1	4	
14						14	5			1	8	2	3	3	14					1	13	5			2	3	5	4	4
15						13	5			10	3	3	3		15						13	5			3	8	5	4	
16						10	5			4	4	3	4		16					10	5				2	5	4	4	
17						8	5			2	3	1	4		17					8	5				1	2	3	4.5	
18						4	5				3	1	4		18					4	5					2	2	4.5	
19						2	5					3	5		19					2	5					1	2	5	
20						1						1			20					1							1		
21						1						1			21						1						1		
22						1						1			22						1						1		
23						1						1			23						1						1		
24						1						1			24						1						1		
25						1						1			25						1						1		
26						1									26						1								

Rump & upper TC														Upperwing															
Age	Male							Female							Age	Male							Female						
	0	1	2	3	4	5	Median	0	1	2	3	4	5	Median		0	1	2	3	4	5	Median	0	1	2	3	4	5	Median
0	+						0	+						0	0	+												0	
2	6						0	6						0	2	7												1	
3	21	1					0	36						0	3	24	3											1	
4	7	12	2				1	37	3					0	4	16	12											1	
5		7	10	3			2	14	10	3				0	5	5	13	8										1	
6			4	16	1		3	12	6	1				1	6		5	21	5						9	13	4		2
7			1	16	7	3	3	3	10	8	1			2	7		2	9	17	2	4				4	15	11	4	2
8			1	6	6	6	4		1	7	7	3	3		8		1	4	11	9	4				7	14	5	2	3
9				3	8	7	4			1	5	5	1	3.5	9			3	8	14	5				4	8	8	2	3
10				6	14	5				5	6		4		10			1	5	18	5				4	9	5	4	
11				3	16	5			3	8	3	4			11				2	20	5				3	9	5	4	
12				1	18	5			2	9	4	4			12				2	20	5				3	5	8	4.5	
13					17	5				7	5	4			13				1	19	5					3	11	5	
14					11	5				6	8	5			14					14	5					3	11	5	
15					12	5				3	12	5			15					13	5					4	12	5	
16					10	5				3	8	5			16					10	5					2	9	5	
17					8	5				1	5	5			17					8	5					1	5	5	
18					4	5					4	5			18					4	5					1	3	5	
19					2	5					3	5			19					2	5					1	2	5	
20					1						1				20					1							1		
21					1						1				21						1						1		
22					1						1				22						1						1		
23					1						1				23						1						1		
24					1						1				24						1						1		
25					1						1				25						1						1		
26					1										26						1								

額のみ、眼の上まで、頭頂までと広くなり（それぞれスコア1から3）、後頭のみが淡い黒褐色の段階（スコア4）の後に全体が明るい黄白色（スコア5）となった。飛翔時の後頭から後頸は、嘴と体軸が直線に近くなるため、より多くの羽毛が重なり合い、地上や水面にいる時よりも、より暗く見えることがあった。

B; 上背・肩羽

繁殖地での最暗色は、幼羽との違いは明瞭ではなく、全域が黒褐色であった（スコア0）。決定羽となる過程は、白色部がわずかに出現した後、濃、淡のまだらに見える過程を経るもので（それぞれスコア1から3）、黒褐色の部分が痕跡程度（スコア4）となった後、肩羽の縁以外は様に白くなった（スコア5）。白色部が認められない外観で、この部位全体が灰褐色となる個体があり、この外観はスコア1に含めた。飛翔時、肩羽は羽毛の間隔が広がるため、地上にいる時よりも白色部が広く見えがちであった。また、後頸との境界付近は羽毛の乱れで各羽毛の基部の白色部が露出することがあった。

C; 腰・上尾筒

繁殖地での最暗色は、幼羽との違いは明瞭ではなく、全域が黒褐色であった（スコア0）。決定羽となる過程は、上尾筒の最長列から上尾筒全域と腰へ白色部が広がるもので、白色部がわずかに出現した後、濃、淡のまだらに見える過程を経た（それぞれスコア1から3）。その後、黒褐色の部分は痕跡程度となり（スコア4）、消失した（スコア5）。飛翔時、上尾筒の白色部は尾の開き具合により見え方が異なることがあり、また、腰の羽毛が下面に達し、下腹の羽毛との判別に注意が必要な場合があった。

D; 翼上面

繁殖地での最暗色は全域が黒褐色で、幼羽（スコア0）と類似していたが、初列風切や雨覆には、2世代から3世代と推測される羽毛が混在した（スコア1）。羽毛の世代差は、不完全な換羽が行なわれたことを示し、外観を問わず2月から3月期のすべての個体で認められたため、初列風切や雨覆の羽毛に世代差が認められない段階（スコア0）は、翼の幼羽の更新が始まるまでの0歳または1歳の個体に限定される外観であった。決定羽となる過程は、肘の周囲が淡く見えることで始まり（スコア1）、次いで白色部が混じり（スコア2）、その後まだらな肘斑が形成された（スコア3）。肘斑はわずかに黒褐色が残る段階（スコア4）を経て一様に白くなり（スコア5）、白色部は小雨覆や、肘斑の遠位（翼端側）へと広がった。ただし、肘斑以外の白色部の範囲は様々で、この範囲と加齢との関連は検討できなかった。最も白色部が広い個体でも、翼角と三列風切の先端を結ぶ線より外側（初列風切側）、翼前縁、上膊風切と上膊雨覆の大部分は黒褐色のままであった。肘斑は、大雨覆と4列とした中雨覆の内側の各8枚程度で形成されていたが、最内側の数枚は飛翔時には上膊風切に覆われることが多く、地上にいる際には見え方が異なる場合があった。

E; 頭部前面

繁殖地での最暗色は、大部分が黒褐色で、幼羽（スコア0）と類似していたが、嘴の基部と

下まぶたの周囲には白色部が認められた（スコア1）。よって、全域が黒褐色のスコア0は0歳または1歳の個体に限定された。決定羽となる過程は、嘴の周囲から後方へと進行し、眼先と頬が煤けて見える段階（スコア2）、耳羽のみが煤けて見える段階（スコア3）。耳羽と後頭の境界が不明瞭な段階（スコア4）を経た。後頸との境界が明瞭となった時点で、頭部前面のみを見た場合には決定羽との違いが認められなくなった（スコア5）。

F; 胸・脇

繁殖地での最暗色は、大部分が黒褐色で幼羽（スコア0）と類似していたが、胸は色が淡く煤けているように見えた（スコア1）。よって、全域が黒褐色のスコア0は0歳または1歳の個体に限定された。その後、胸が白く見え脇が煤けて見える段階（スコア2）、脇の縁が広く黒褐色の段階（スコア3）、脇の縁や腿にわずかな黒褐色が残る段階（スコア4）を経て、一様に白くなった（スコア5）。脇の外縁は地上にいる際にはたたんだ翼を体側から覆う羽毛として広く現れているが、飛翔時には翼の下（腋）に位置するため、スコア3は認識しにくかった。腿の内側の羽毛と、脛の羽区の遠位端（脛節の皮膚との境界付近）には、ほかのすべてが白色となった後にもわずかな暗色部が認められる例があったが、この外観は確認できる条件が限られていたためスコア5に含めた。

G; 下腹・下尾筒

繁殖地での最暗色は幼羽との違いが明瞭ではなく、全域が黒褐色であった（スコア0）。決定羽となる過程は、下尾筒に現れた白色部が下腹へと広がるもので、白色部がわずかに出現した後、濃、淡のまだらに見える過程（それぞれスコア1から3）を経るもので、わずかに黒褐色が残る段階（スコア4）の後、一様に白くなった（スコア5）。この部位は地上にいる際には体の影となるため確認が難しく、飛翔時には尾の開き加減、脚を羽毛の外に出しているか否か、あるいは羽毛の乱れによって見え方が異なることがあった。大部分が白色となった外観で、下尾筒の先端にわずかな黒褐色が残る個体が認められたが、この羽色は至近距離以外では認識できなかったことから、スコア5に含めた。

H; 翼下面

翼下面は、5月の巣立ち前の幼鳥でも下部中雨覆の一部が白く見える個体がいたほか、下部大雨覆や風切は光の反射で銀白色に見えることがあった。繁殖地での最暗色は全体が黒褐色だったが、羽毛には世代差があった（スコア1）。よって、翼上面と同様、羽毛に世代差が認められないスコア0は、0歳または1歳の個体に限定された。翼下面が決定羽となる過程は、白くなった羽毛の基部が外面に露出することで始まり（スコア2）、黒褐色の斑が散在する段階（スコア3）、黒褐色の斑が痕跡的に認められる段階（スコア4）を経て、前腕と上腕の下面は翼前縁と翼後縁を除き一様に白くなった（スコア5）。スコア5とした個体には下部初列大雨覆の先端、下部初列中雨覆の一部、下部大雨覆の先端（次列風切と重なっており暗色であっても認識が困難）が黒褐色の個体を含めた。翼下面のスコアは他の7部位と同時に確認できることが少なく、十分な情報が得られなかった。このため決定羽の判断の際には翼下面のスコアは考慮しなかった。

Fig. 3. Change in the median score for each component. A given score for each age class is a simple moving average: e.g. the score of age class 2 is the average score of the age of less than one year (almost same plumage as the age of 1 year), 2 years and 3 years, and age class 5 is average score of the age of 4 years, 5 years and 6 years.

年齢ごとのスコアの中央値やスコア5が初めて認められる年齢は部位や性別によって一定ではなかったが、スコアの中央値がより高くなる部位の順序は雌雄ほぼ同様で、頭部前面、胸・脇または下腹・下尾筒、翼上面、腰・上尾筒、上背・肩羽、頭部背面の順であった (Table 3)。雌雄のスコアの遷移順が類似している点は、中央値の移動平均にも表れており (Fig. 3)、体下面 (頭部前面、胸・脇、下腹・下尾筒) は他の部位よりも早くスコアが上限に達し、特に頭部前面と胸・脇はより若齢でのスコアの高さが顕著であった。翼上面と腰・上尾筒は体羽下面よりもやや遅れる形でスコアが進行した。上背・肩羽はスコアが進行し始めるのが最も遅かったが、後に頭部背面にスコアが追いつき、逆転する形となった。上背・肩羽と頭部背面は中央値が上限に達するのが他の部位よりも遅かった。同一個体の腰・上尾筒のスコアは胸・脇よりも高い例はなく、逆に上背・肩羽よりも低い例はなかった (Table 4(a))。また、翼上面のスコア

Table 4. Comparison of scores among components in the same individual. Percentage of individuals of each score in the components of Breast & flank, Mantle & Scapulars and Upper wing relative to the score of (a) 'Rump & Uppertail coverts' and (b) 'Underwing'. Male and female data were combined.

(a)

Score	n	Breast & Flank score					Mantle & Scapulars score					Upperwing score					
		1	2	3	4	5	0	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
0	126	61	37	2			100						98				
1	49		47	49	4		98	2					53	43	4		
2	45		2	42	56		49	47	4				7	49	40	4	
3	75			4	67	29	9	40	31	20				9	52	33	5
4	84				18	82		6	20	42	32				8	50	42
5	194					100				4	22	75				8	92

(b)

Score	n	Breast & Flank score					Mantle & Scapulars score					Upperwing score					
		1	2	3	4	5	0	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
1	37	73	24	3			100						97	3			
2	24		38	50	13		92	8					42	54	4		
3	19				89	11	11	47	42					16	63	21	
4	10				30	70			20	50	20	10			10	70	20
5	18					100			6	17	22	56				6	94

は腰・上尾筒と同じか1段階高いスコアの個体がほとんどで、翼上面のスコアが低いことは稀であり、翼下面のスコアは翼上面と同じスコアの場合が多かった (Table 4(b))。

3) 羽衣外観と年齢・性別との関連

雌雄のスコア積算値 (Fig. 4) は、2歳では有意差は認められなかったが ($U=15$, $P=0.32$)、その後3歳から18歳までは有意差が認められた (3歳: $U=184.5$, 4歳: $U=60$, 5歳: $U=20$, 6歳: $U=7$, 7歳: $U=25$, 8歳: $U=23$, 9歳: $U=31$, 10歳: $U=14.5$, 11歳: $U=25$, 12歳: $U=15$, 13歳: $U=3$, 14歳: $U=18.5$, 15歳: $U=18$, 16歳: $U=10$, 17歳: $U=0$ いずれも $P<0.01$, 18歳: $U=0$, $P<0.05$)。同じ年齢での最大値, 中央値, 最小値は常に雄が高く, スコアの進行は常に雄が先行していた。スコア積算値の雌雄差は4歳から5歳以降に顕著となったが, 最終的には雌も雄と同様のスコアの上限に達し得た。同じ年齢での雌雄のスコアには重複する部分があり, スコアの進行が遅い雄と, 早い雌では, 雌がより決定羽に近い羽衣外観となっていた。最も若齢で決定羽に達した年齢は, 雄で8歳, 雌で11歳であった (Fig. 4)。最も高齢で決定羽に達した年齢は, 雄では15歳であったが, 雌では19歳でも決定羽とならない個体があった (Appendix 1; ID: 13A-1104)。

4) 羽衣外観と繁殖との関連

繁殖個体と未繁殖個体のスコア積算値は, 6歳の雌雄ではともに有意差は認められなかった (雄: $U=50.5$, $P=0.80$, 雌: $U=35.5$, $P=0.43$) (Fig. 5)。

Fig. 4. Box-plot diagrams of the total score, excluding the underwing. Circles indicate median value. The values are the number of scored individuals for each age and sex.

Fig. 5. Comparison of the score between 6-years-old breeders and non-breeders, excluding the underwing.

5) 季節による外観の違い

2月から3月期と、同じ年の5月期のスコアを比較できた10例では、すべての個体で、頭部前面、胸・脇、頭部背面の一部もしくはすべてでスコアが進行していた (Table 5(a))。一方、これら以外の部位のスコアに変化はなかった。また、5月期と翌年の2から3月期のスコアが比較できた14例のうち、9例では、スコアの変化が見られた場合にはすべてが淡い外観となる方向であったが、5例では、頭部前面、胸・脇、頭部背面のスコアの一部が後退し、暗い外観となる方向に外観が変化していた (Table 5(b))。なお、頭部背面でスコアの変動が見られた部分は額であった。2月から3月期の外観の経年変化は常に淡い色の部分が広がる方向であった

Table 5. Comparison of the scores (a) between Feb/Mar and May, and (b) between May and Feb/Mar of the next year in the same individual. Relatively fresh plumage should be worn moderately in May of the same year (a). However, moderately worn plumage in May should change to relatively fresh one in the next February/March because of moulting (b). Arrows pointing top, right and bottom indicate, increase, no change and decrease of score, respectively.

(a)

No.	ID	Sex	Age	Change in the score for each component						
				Cowl	Mantle & Scapulars	Rump & Upper TC	Upperwing	Face	Breast & Flank	Vent & Upper TC
1	W115	F	5	1 ↑ 2			1 → 1	2 ↑ 3	2 ↑ 3	1 → 1
2	W125	F	5	0 ↑ 1	0 → 0	1 → 1	0 → 0	1 ↑ 2	2 → 2	0 → 0
3	W128	F	4	0 ↑ 1	0 → 0	1 → 1	0 → 0	2 ↑ 3	2 ↑ 3	1 → 1
4	W131	F	4	0 → 0	0 → 0	1 → 1	0 → 0	1 ↑ 2	1 ↑ 2	0 → 0
5	W140	F	4	0 → 0	0 → 0	1 → 1	0 → 0	1 ↑ 2	1 ↑ 2	0 → 0
6	W144	F	4	0 → 0	0 → 0	1 → 1		1 ↑ 3	1 ↑ 2	0 → 0
7	W154	F	3	0 ↑ 1	0 → 0	1 → 1	0 → 0	1 ↑ 2	1 → 1	0 → 0
8	W157	F	4	0 ↑ 1	0 → 0	1 → 1	0 → 0	2 ↑ 3	2 → 2	0 → 0
9	W171	M	3	0 → 0	0 → 0	1 → 1		2 → 2	1 ↑ 2	1 → 1
10	W189	M	3	0 ↑ 1	0 → 0	1 → 1	0 → 0	3 → 3	2 → 2	0 → 0

(b)

No.	ID	Sex	Age	Change in the score for each component						
				Cowl	Mantle & Scapulars	Rump & Upper TC	Upperwing	Face	Breast & Flank	Vent & Upper TC
1	W125	F	5 → 6	1 → 1	0 → 0	1 → 1	0 ↑ 1	2 → 2	2 → 2	0 ↑ 1
2	W126	F	4 → 5	0 → 0	0 → 0	1 → 1		2 → 2	1 ↑ 2	0 ↑ 1
3	W128	F	3 → 4	0 → 0	0 → 0	1 → 1	0 → 0	2 → 2	2 → 2	0 ↑ 1
4	W128	F	4 → 5	1 → 1	0 → 0	1 → 1		3 ↓ 2	3 ↓ 2	
5	W131	F	4 → 5	0 → 0				2 → 2	2 ↓ 1	
6	W134	M	3 → 4	1 ↓ 0	0 → 0	1 ↑ 2		2 → 2	2 ↑ 3	0 ↑ 1
7	W140	F	4 → 5	0 ↑ 1	0 → 0	1 → 1	0 → 0	2 → 2	2 → 2	0 → 0
8	W144	F	4 → 5	0 → 0	0 → 0	1 → 1		3 ↓ 2	2 → 2	0 → 0
9	W149	F	3 → 4	1 ↓ 0	0 → 0	1 → 1	0 → 0	3 ↓ 2	2 → 2	0 → 0
10	W154	F	3 → 4	1 → 1	0 → 0	1 → 1	0 → 0	2 → 2	1 ↑ 2	0 → 0
11	W157	F	4 → 5	1 → 1	0 → 0	1 → 1	0 → 0	3 → 3	2 → 2	0 ↑ 1
12	W171	M	3 → 4	0 ↑ 1	0 → 0	1 → 1		2 ↑ 3	2 ↑ 3	1 → 1
13	W174	M	3 → 4	1 → 1	0 ↑ 1	1 ↑ 2		3 → 3	3 → 3	2 ↑ 3
14	W189	M	3 → 4	1 → 1	0 → 0	1 → 1	0 → 0	3 → 3	2 ↑ 3	0 ↑ 2

が、季節を違えて比較した場合には、同じ年では主要な換羽を経ずとも外観が淡色となり、また、主要な換羽をはさんだその前後では外観がより暗い方向へと後退し得る結果であった。

論 議

1) スコアの活用

鳥島のアホウドリ繁殖地では、羽衣外観を各部位単位に分け、それぞれの外観をスコア化する

ることで、ある個体の羽衣外観は簡便、正確に記録することが可能である。

各部位が決定羽となる過程 (Fig. 2, Table 3) や部位間のスコアの推移状況 (Fig. 3) からは、ある年の外観からその前後の年のおおよその外観や決定羽に達するまでに要する年数を性別ごとに推定できる。アホウドリは基本的には毎年同じつがいと同じ位置で営巣するが、個体の入れ替わりも認められる (佐藤 2009)。金属足環を読むことは容易でないため、外観は個体を経年的に同定する上でもその根拠となる。しかし、外観の記録や、既存の資料の外観を参照する際には、個体の姿勢や調査時期が外観に与える影響を念頭に置く必要がある。特に飛翔中は胸・脇と上背・肩羽はより白色部が広く見えがちである。同じく、頭部背面の一部である後頭部は、飛翔時には多くの羽毛が重なり合うため、時としてより暗く見え、それがスコア5であっても淡い黒褐色に見える場合があるだろう。

おもに羽毛の磨滅と退色によって、体下面の一部と額は2月から3月期よりも5月ではスコアが一段階進行した個体が認められた。このような個体では、換羽直前の初夏以降さらに磨滅と退色が進むと考えられる。その結果、2月から3月期には黒褐色に見えた体下面が、初夏にはスコア3程度の白さに見えるようになる可能性がある。また、ある年の5月に白くなっていた体下面の一部と額が、翌年の2月から3月期には再び黒褐色となった例があった。これは、新鮮な羽衣ではスコア1あるいは2だった部分が、磨滅と退色によって5月にはスコア3となり、その後の換羽によって再びスコア2の外観となった結果と考えられる。体下面のスコアと、額の見え方が基準となる頭部背面のスコア0から2を年齢の指標として利用する際には特に慎重が必要である。

本論文でのスコア化は冬季から春季の繁殖地での使用を前提としたものであるが、繁殖地以外での海上観察においても有用な場面があるであろう。ただし、特に夏季から秋季には磨滅と退色および換羽が外観に与える影響により注意しなくてはならない。磨滅と退色による外観の変化は、全ての個体で認められると考えられ、2月から3月期にスコア4だった部位が初夏以降はスコア5となる場合や、冬には黄白色だった決定羽の頭部が、夏にはほとんど白く見えることがあるだろう。また、本論文では外観のスコアは6段階としたが、スコア0と1, 4と5を判別することは至近距離以外では難しいと思われる。磨滅と退色による外観の変化をあわせて考えると、繁殖地以外では、スコア0と1, スコア4と5を統合した4段階とすることが現実的であろう。

2) 羽衣外観の変化の過程、および年齢・性別・繁殖との関連

アホウドリが決定羽の獲得に長期間を要し、雄がより早く白くなることは予想されていた (Tickell 2000)。本論文は、性別と年齢が既知の個体に対し決定羽を上限とするスコアを適用することで、これを実証した。アホウドリは3歳の時点で巣立ち個体の63%から70%が繁殖地に帰還するが (山階鳥類研究所 2015, 2016, 2017)、その時点までの羽衣外観の性差は小さく、後に一時的に広がった。しかし、時間差はあるものの最終的には雌雄とも同様の決定羽に収束すると考えられた。アホウドリ科のほとんどの種は雌雄同色で、巣立ち時の羽衣外観は決定羽とほとんど同じであり、アホウドリと同様に決定羽の獲得に長期間を要するのはワタリアホウドリ属のみである (Carboneras & Bonan 2017)。ワタリアホウドリでは一部の個体は4歳で繁殖地に帰還するが、その時点で羽衣外観の性差は明瞭であり、また雌の頭部背面や上背・肩羽は雄と同様の決定羽とはならないため、羽衣外観の性差は生涯持続する (Weimerskirch *et al.* 1989)。

このため、アホウドリが示した一時的に羽衣外観に性差が生じる様式は、本種に固有と考えられる。ワタリアホウドリは19歳の雄でも頭部背面や上背・肩羽がスコアの上限に達しない個体が多いが(Weimerskirch *et al.* 1989), アホウドリの雄は15歳までにこれらの部位は決定羽に達するため、アホウドリの羽衣外観の変化はワタリアホウドリよりも早いといえるだろう。ワタリアホウドリではより淡い色となった個体が繁殖する傾向があるとされるが(Weimerskirch *et al.* 1989), アホウドリでは6歳の繁殖個体と未繁殖個体の羽衣外観には有意な差は認められなかった。また、最も暗い色の繁殖個体は、一般には幼鳥と認識され得る羽衣外観であり(たとえばAppendix 1のID: W151の5歳時), ある水準にまで羽衣外観が淡い色とならなければ繁殖できないということは考えにくい。これは、おもな調査対象とした個体の大部分が近年形成された拡大中の繁殖地に定着した(佐藤 2009) ことと関連する可能性がある。将来的に繁殖地が高密度となり若齢から繁殖できる個体の割合が減少すれば、見かけ上、羽衣外観がより白くなった個体が繁殖する結果となる可能性がある。

ワタリアホウドリ属では異なる島で繁殖し、かつては同種とされた近縁種間でスコアの進行様式が異なることが知られている(Jouventin *et al.* 1989)。アホウドリで認められた外観の個体差の一部も遺伝的な違いが要因かもしれない。実際に、鳥島では尖閣諸島に由来すると考えられる個体が少なからず定着していることが明らかになっており(Eda *et al.* 2016), これらと鳥島由来の個体群には種の違いに相当する遺伝的な違いが指摘されている(江田・樋口 2012)。今後、スコアを適用した詳しい調査によって両個体群の羽衣外観の違いを明らかにできる可能性がある。

3) 羽衣外観のクラス分けとその実年齢

本種の羽衣外観からの年齢推定には、磨滅や退色による外観の変化が少なく、より広い年齢幅の外観の変化を記録できる、上背・肩羽と腰・上尾筒を基準部位とするのが適当であろう。また、慣例的に使用される幼鳥、未成鳥、亜成鳥、成鳥といった用語は、羽衣外観を表す際に今後も使用されると考えられる。慣例的な用語は、本来、個体の年齢や成熟度とは必ずしも対応しないが、往々にしてそれらと対応させた解釈がなされる。そこで、上背・肩羽と腰・上尾筒のスコアを主要な基準として羽衣外観を4つのクラスに分け、繁殖の可否を考慮した上で、それぞれに当てるべき用語として、未成鳥、亜成鳥(暗色)、亜成鳥(明色)、成鳥を提案する(Fig. 6)。Fig. 6には同時に、性ごとにそのクラスが認められた年齢の分布、そのクラスでの頭部背面、翼上面、胸・脇のスコアの割合、羽衣外観の例を写真で示した。区別した4つのクラスについて以下で論議する。

1. 未成鳥 Immature class (幼鳥 Juvenile plumage を含む)

体上面は一様に黒褐色(上背・肩羽と腰・上尾筒:ともにスコア0)で、翼上面は黒褐色か肘の周囲が淡く見える(翼上面:スコア0か1)。体下面は黒褐色か胸が白く見える程度(胸・脇:スコア0から2)である。ただし、初夏以降は磨滅と退色により白い範囲が広がる可能性がある。

このクラスは雄の4歳までと、雌の5歳までで構成された。大部分が4歳以下であり、「未だ繁殖年齢に達していない個体」として慣例的な用語を当てるならば未成鳥とするのが適切であ

Fig. 6. Plumage classes of the Short-tailed Albatross. For each class, box-plot diagrams of age by sex, percentage of each score for three components (male and female data were combined) and example images are shown.

図6. 上背・肩羽と腰・上尾筒のスコアを基準として区分したアホウドリの羽衣外観の4クラス. 性別ごとの年齢分布の箱ひげ図, 各クラスにおける頭部背面, 翼上面, 胸・脇のスコアの割合(雌雄合算), 外観の例を示す.

る。0歳の個体は、夏でも羽毛の磨滅や退色が少なく、巣立ち時に近いより暗い黒褐色の羽衣外観と考えられる。また、最初の主要な換羽を始める2年目（1歳）の初夏までは、初列風切は世代差のない幼羽であることから観察条件によってはそれ以降の年齢と識別が可能であろう。このように羽毛の状態から生後1年未満と判断できた個体は幼鳥と呼べよう。頭部前面が嘴の基部と下まぶたの周囲を含めて黒褐色（スコア0）の個体は2歳以上では認められなかったことから（Table 3）、このような個体も0歳あるいは1歳と考えられる。このクラスで繁殖可能な年齢である5歳以上だった個体のすべては5歳の雌であり、実際に繁殖している個体も存在した（たとえばAppendix 1のID: W151）。5歳の雌では腰・上尾筒のスコアは27例中14例がスコア0であり（Table 3）、半数程度がこのクラスと判断される。ただし、2005年から2011年に鳥島の初寝崎繁殖地から巣立った180個体のうち5歳で繁殖した雌は9個体のみであり（山階鳥類研究所 2016）、このクラスに含まれる繁殖個体はわずかであろう。

2. 亜成鳥（暗色）Subadult class (Dark phase)

腰・上尾筒が白く見え（スコア1以上）、概ね黒褐色のままの上背・肩羽との対比が明瞭である。大部分の個体は肘の周囲がはっきりと白くなり（翼上面：スコア2以上）、体下面は白く見える（胸・脇：スコア3以上）。

このクラスは雄の3歳から7歳、雌の4歳から12歳で構成された。このクラスは一般に、若鳥やimmatureと称される羽衣外観のなかでも若齢側とされるが（たとえばHarrison 1985）、スコアを記録した個体に限っても、5歳の一部、6歳では半数程度、7歳以上では大部分が繁殖個体であり（Table 1）、繁殖する個体は多い。よって、このクラスに当てる慣例的な用語は、「繁殖年齢に達しているが決定羽とは明らかに異なるもの」として亜成鳥が適切である。個体が地上にいる際には腰・上尾筒のスコアは認識し難いが、Table 4に示した結果から、翼上面がスコア2以上あるいは胸・脇がスコア3以上の個体はこのクラスと判断できよう。

3. 亜成鳥（明色）Subadult class (Light phase)

上背・肩羽は白色と黒褐色のまだらに見える（スコア2と3）。腰・上尾筒は上背・肩羽と同等かより白く（スコア2以上）、翼上面には肘斑が明瞭で（翼上面：スコア3以上）、体下面は白い（胸・脇：スコア4以上）。

このクラスは雄の5歳から12歳、雌の7歳から17歳で構成された。すべて繁殖可能な年齢であり、前のクラスとともに慣例的な用語は亜成鳥を当てるべきである。前のクラスとの区別のためには、前のクラスに「暗色」、このクラスに「明色」を補えばよいだろう。

4. 成鳥Adult class（決定羽Definitive plumage（= Full adult）を含む）

体上面はほとんど一様に白く見える（上背・肩羽、腰・上尾筒：スコア4またはスコア5）。ただし、頭部背面が広く黒褐色（頭部背面：スコア2と3）の個体も含まれる。

このクラスは雄では7歳、雌では9歳以上で構成された。雄は15歳までにすべての個体が決定羽となったが、雌では19歳でも上背・肩羽あるいは翼上面がスコア4の個体が存在し（Table 3）、決定羽となるのに20年以上を要する個体がいると推察された。季節や観察条件による見え方の違いを鑑みると、スコア4と5を常に正確に判別することは困難である。このため、慣

例的な用語は、上背・肩羽と腰・上尾筒がスコア4以上となった時点で成鳥をあてるのが現実的である。このうち、頭部背面や上背・肩羽に痕跡的な黒褐色部もない状態が決定羽である。

頭部背面のみが広く黒褐色の個体はときに「典型的な亜成鳥」とされる（たとえばHowell 2012）。部位ごとのスコアの中央値の推移（Fig. 3）をみると、雌は頭部背面のスコアの進行が遅く、年齢区分14（13歳から15歳の平均）と年齢区分16（15歳から17歳の平均）の間は頭部背面のみがスコア4未満、すなわち頭部背面のみが広く黒褐色の羽衣外観である。一方、雄ではこの羽衣外観となる年齢区分は存在せず、年齢区分12（11歳から13歳の平均）ですべての部位のスコアの中央値が上限に達している。よって、頭部背面のみが広く黒褐色の個体の多くは雌と推察され、アホウドリの雌雄がともに経る典型的な外観ではない。また、その年齢は雄のほとんどが決定羽となっている年齢以降であるため、いわゆる「亜成鳥」ではなく、成鳥のクラスに含めるのが実態に即している。

羽衣外観のクラスから推定できる年齢は、性が明らかな場合に、その半数が含まれる年齢を4年までの幅で示すことができる程度の確かさであった。「未成鳥」とした多くが5歳以下の未繁殖個体である以外は、各クラスを構成する年齢の幅は広く、性を識別できない場合には、10歳ないし13歳の年齢差がある個体と同じクラスとなり、8歳から12歳の個体は「未成鳥」以外のすべてに出現した。「未成鳥」を他と区別することは、繁殖地のみならず、海上においても未繁殖個体の分布などの調査に重要である。他のクラスについても、繁殖地において、性が推定できる場合には、羽衣外観ごとの計数結果と年齢と関連させた解析が可能かもしれない。

本論文では、翼下面のスコアや、雌の頭部背面と上背・肩羽がスコア5となる年齢については十分な情報が得られず、翼上面の白色部の広さと加齢の関連は検討できなかった。これらを明らかにするためには、スコアをはじめとする記録の蓄積が求められる。アホウドリは、少なくとも3歳までは風切の一部に幼羽が残存するとされ（Howell 2012）、鳥島における観察でもこの傾向が認められた（今野 未発表）。アホウドリ類の換羽には長い繁殖期間と関連した独特な様式が発達しており、多くの研究がなされているが（たとえばPrince *et al.* 1993, Langston & Rohwer 1995, Prince *et al.* 1997）、アホウドリについてはいまだごく限られた知見しかない。本論文では性別・年齢、繁殖と羽衣外観の関連は、スコア積算値による簡便な比較を行なったにすぎない。今後、記録を充実させ、換羽や帰還年齢、繁殖回数などの情報を併せて詳しく解析することにより、アホウドリの羽衣外観の理解はより深められるであろう。

謝 辞

アホウドリの年齢の特定は、雛の際に付された足環なくしては成しえなかった。東邦大学名誉教授の長谷川 博氏をはじめとする鳥島でのアホウドリへの標識作業に関わったすべての方々に対し感謝申し上げます。また、2名の匿名査読者の方々と担当編集者の浅井芝樹氏には、査読に際し多くの有益な助言と、丁寧な指導をいただいた。心よりお礼申し上げます。

本論文の作成に使用したアホウドリの画像は環境省希少野生動植物種（アホウドリ）保護増殖事業の一環として山階鳥類研究所が実施した鳥島での調査に付随して得られたものである。標識記録の照会は鳥類標識調査データ管理利用規定に基づく利用許可：山階保全第29-71号の許可に基づいた。

摘 要

アホウドリ *Phoebastria albatrus* の羽衣外観を正確かつ簡便に記録するため、本種の繁殖地である伊豆諸島の鳥島で撮影された写真に基づき、認められた羽衣外観を部位ごとに区分した。区分に基づき、巣立ち直前の20個体と、性と齢が既知な2歳から26歳までの延べ729個体の外観をスコア化することで、アホウドリの外観が変化する過程が明らかになった。加齢による外観の変化は例外なく決定羽に向かう方向であった。体下面は体上面よりも早く白くなり、体上面は上尾筒から前方に向かって白くなった。遅くまで痕跡的に黒褐色部が残ったのは、体下面では腿、脛と下尾筒の遠位端、体上面では肩羽と後頭であった。翼上面と翼下面は同じスコアのことが多かった。雄は雌よりもスコアの進行が早く、3歳から18歳までの雌雄のスコアの積算値には有意差が認められたが、最終的には雌雄とも同じ決定羽に収束すると思われた。スコアの進行には個体差が著しかったが、上背・肩羽と腰・上尾筒がともに黒褐色のクラスは雌雄とも5歳以下で、少数の雌をのぞき未繁殖個体だった。腰・上尾筒に白色部が出現して以降は多くが繁殖個体となり、羽衣外観から推定できる年齢には広い幅があった。決定羽となる年齢は雄では8歳から15歳、雌では11歳から20歳以上であった。

引用文献

- Brooke, M. 2004. *Albatrosses and Petrels across the World*. Oxford University Press, Oxford.
- Carboneras, C. & Bonan, A. 2017. Albatrosses (*Diomedidae*). In *Handbook of the Birds of the World Alive* (eds. del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., Christie, D. A. & de Juana, E.). Lynx Edicions, Barcelona. (retrieved from <http://www.hbw.com/node/52193> on 23 May 2017).
- 江田真毅・樋口広芳 2012. 危急種アホウドリ *Phoebastria albatrus* は2種からなる!?. 日本鳥学会誌 **61**: 263-272.
- Eda, M., Izumi, H., Konno, S., Konno, M. & Sato, F. 2016. Assortative mating in two populations of Short-tailed Albatross *Phoebastria albatrus* on Torishima. *Ibis* **158**: 868-875.
- Harrison, P. 1985. *Seabirds: An Identification Guide Revised Edition*. Houghton Mifflin Company, Boston.
- 長谷川 博 1995. 風にのれ! アホウドリ. フレーベル館, 東京.
- 長谷川 博 1996. アホウドリ類. 日本動物大百科3 鳥類I (樋口広芳・盛岡弘之・山岸 哲共編), pp. 17-19. 平凡社, 東京.
- 長谷川 博 2006. アホウドリに夢中. 新日本出版社, 東京.
- Howell, S. N. G. 2012. *Petrels, Albatrosses & Storm-Petrels of North America*. Princeton University Press, New Jersey & Oxford.
- Humphrey, P. S. & Parkes, K. C. 1959. An approach to the study of molts and plumages. *Auk* **76**: 1-31.
- Jouventin, P., Martinez, J. & Roux, J. P. 1989. Breeding biology and current status of the Amsterdam Island Albatross. *Ibis* **131**: 171-182.
- Langston, N. E. & Rohwer, S. 1995. Unusual patterns of incomplete primary molt in Laysan and Black-Footed Albatrosses. *Condor* **97**: 1-19.
- Miller, W. D. 1924. Further notes on ptilosis. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **50**: 305-331.
- Nunn, G. B., Cooper, J., Jouventin, P., Robertson, C. J. R. & Robertson, G. G. 1996. Evolutionary relationships among extant albatrosses (Procellariiformes: Diomedidae) established from complete cytochrome-b gene sequences. *Auk* **113**: 784-801.
- Prince, P. A., Rodwell, S., Jones, M. & Rothery, P. 1993. Molt in Black-browed and Greyheaded Albatrosses *Diomedea melanophrys* and *D. chrysostoma*. *Ibis* **135**: 121-131.
- Prince, P. A., Weimerskirch, H., Huin, N. & Rodwell, S. 1997. Molt, maturation of plumage and ageing in the Wandering Albatross. *Condor* **99**: 58-72.
- Pyle, P. 2008. *Identification Guide to North American Birds. Part II: Anatidae to Alcidae*. Slate Creek Press, California.

- 佐藤文男 2009. 鳥島初寝崎の新繁殖地でのアホウドリ繁殖つがい数の増加. 山階鳥類学雑誌 **40**: 139-143.
- 茂田良光 1991. 形態と識別1 鳥体各部の名称. 日本の生物 **5**: 42-47.
- Tickell, W. L. N. 2000. *Albatrosses*. Pica Press, Sussex.
- Weimerskirch, H., Lequette, B. & Jouventin, P. 1989 Development and maturation of plumage in the Wandering Albatross *Diomedea exulans*. Journal of Zoology **219**: 411-421.
- 山階鳥類研究所 2015. 環境省請負業務平成26年度希少野生動植物種（アホウドリ）保護増殖事業報告書. 山階鳥類研究所, 我孫子.
- 山階鳥類研究所 2016. 環境省請負業務平成27年度希少野生動植物種（アホウドリ）保護増殖事業報告書. 山階鳥類研究所, 我孫子.
- 山階鳥類研究所 2017. 環境省請負業務平成28年度希少野生動植物種（アホウドリ）保護増殖事業報告書. 山階鳥類研究所, 我孫子.

Sex	Image, scores of cowl/ mantle and scapulars/ rump and up TC, breeding status and plumage class of the individual by age									
ID of each photo	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Male
W355; 2y W245; 3y-6y 13B-2407; 7y-13y										
Score	0/0/0	1/0/0	1/0/-	2/1/2	2/3/3	2/1/3	2/2/-	3/3/-	3/3/4	
Breeding status	NB	NB	NB	BR	BR	BR	BR	BR	BR	
Plumage class	Im	Im	Im	SA-d	SA-l	SA-d	SA-l	SA-l	SA-l	
Male
W441; 2y W111; 3y-10y										
Score	0/0/0	0/0/0	1/0/-	1/1/2	2/2/3	3/3/4	3/4/4	4/4/4	5/5/5	
Breeding status	NB	NB	NB	NB	BR	BR	BR	BR	BR	
Plumage class	Im	Im	Im	SA-d	SA-l	SA-l	Ad	Ad	DA	
Female
W350; 2y W151; 3y-7y 13A-7127; 8y-15y										
Score	0/0/0	0/0/0	0/0/0	0/0/0	1/0/1	1/0/1	1/0/-	1/0/-	1/1/3	
Breeding status	NB	NB	NB	NB	BR	BR	BR	BR	BR	
Plumage class	Im	Im	Im	Im	SA-d	SA-d	SA-d	SA-d	SA-d	
Female
W289; 2y W226; 3y-5y 13B-2610; 6y-11y										
Score	0/0/0	0/0/0	0/0/0	1/0/1	1/1/-	2/1/-	2/2/-	3/4/5	4/5/-	
Breeding status	NB	NB	NB	NB	BR	BR	BR	(BR)	BR	
Plumage class	Im	Im	Im	SA-d	SA-d	SA-d	SA-l	Ad	Ad	

Appendix 1 (a). Examples of plumage. Breeding status: NB; still not breeding in the age, BR; breeder, (BR); failed or skipped breeder, plumage class (see Fig. 6): Im; immature class, SA-d; subadult class (dark phase), SA-l; subadult class (light phase), Ad; adult class, DA; adult class (definitive plumage). Scores also include information obtained from other than the photo listed here, and “-” indicates unknown. Individuals from the age of 2 years to 10 years are shown.

Sex		Image, scores of cowl/ mantle and scapulars/ rump and up TC, breeding status and plumage class of the individual by age								
ID by age		11	12	13	14	15	16	17	18	19
Male										
13B-2407; 7y-13y										
W103; 14y-16y										
13A-109; 17y-19y										
Score		4/3/5	4/4/5	5/4/5	5/4/5	5/5/5	5/5/5	5/5/5	5/5/5	5/5/5
Breeding status		BR	BR	BR	(BR)	BR	BR	(BR)	BR	(BR)
Plumage class		SA-l	Ad	Ad	Ad	DA	DA	DA	DA	DA
Male										
13A-1474; 11y-16y										
130-04184; 17y-19y										
Score		4/4/4	5/4/5	5/5/5	5/5/5	5/5/5	5/5/5	5/5/5	5/5/5	5/5/5
Breeding status		BR	BR	BR	BR	BR	BR	BR	BR	BR
Plumage class		Ad	Ad	DA	DA	DA	DA	DA	DA	DA
Female										
13A-7127; 8y-15y										
13A-1104; 16y-19y										
Score		2/1/3	2/1/3	2/2/4	2/3/5	3/3/5	5/4/5	5/4/5	5/4/5	5/4/5
Breeding status		BR	BR	BR	BR	BR	BR	BR	BR	BR
Plumage class		SA-d	SA-d	SA-l	SA-l	SA-l	Ad	Ad	Ad	Ad
Female										
13B-2610; 6y-11y										
13A-1038; 12y-19y										
Score		5/5/5	2/4/4/	3/4/-	3/4/5	4/5/5	4/5/5	4/5/5	4/5/5	5/5/5
Breeding status		BR	BR	BR	BR	(BR)	BR	(BR)	BR	(BR)
Plumage class		DA	Ad	Ad	Ad	Ad	Ad	Ad	Ad	DA

Appendix 1 (b). Individuals from the age of 11 years to 19 years are shown.