Original Article (原著論文)

コアホウドリ *Phoebastria immutabilis* における
フォルトバーの羽間の違い

牛田 裕介¹・白井 正樹²・山下 優希¹・伊藤 光希¹・新妻 靖章^{1,*}

Differences in Fault Bars between Primary Remiges and
Rectrices of the Laysan Albatross *Phoebastria immutabilis*

Yusuke Ushida¹, Masaki Shirai², Yuki Yamashita¹, Mitsuki Ito¹ and Yasuaki Niizuma^{1,*}

Abstract. Fault bars are narrow structural malformations in feathers. Procellariiform seabirds have long wings that generate lift and power at high speeds and short tails that may not provide dynamic stability. We predicted that Procellariiformes would have fewer fault bars in their wing feathers than in their tail feathers. We examined Laysan Albatrosses *Phoebastria immutabilis* (bycatch in the Japanese pelagic longline fishery in the western north Pacific) and compared the occurrence of fault bars between primary remiges and rectrices using hierarchical Bayesian models. As expected, the models suggested that albatross primary remiges had fewer fault bars than rectrices.

Key words: Albatross, Fault Bar, Primary feather, Tail feather.

キーワード: アホウドリ類, フォルトバー, 初列風切羽, 尾羽.

はじめに

鳥類の羽は季節や年齢に応じて抜けかわり、成鳥では繁殖後に羽が抜けかわる（ギル 2009）。全身の羽が毎年抜けかわる場合から、大型の鳥類で見られるように2–3年で抜け変わる場合もある（Bridge 2006）。新しい羽は、ケラチノサイト（Keratinocyte）が細胞死する前に産生されたケラチンを材料として、羽囊の襟から形成される（Jovani & Blas 2004; ギル 2009）。換羽中には、継続的な栄養の供給が必要であり、一時的でも栄養の不足があると、ケラチンの生産に時間の隔たりが生じ、羽小糸の形成が欠けたりあるいは細くなり、羽の表面に狭い帯状の模様が

Received 8 September 2018, Accepted 9 February 2019.

¹ 名城大学農学部環境動物学研究室, 〒468–8052 愛知県名古屋市中天白区塩釜口1–501.

² 一般財団法人電力中央研究所 環境科学研究所 生物環境領域, 〒270–1194 千葉県我孫子市我孫子1646.

* 責任著者. E-mail: niizuma@meijo-u.ac.jp

¹ Laboratory of Environmental Zoology, Faculty of Agriculture, Meijo University, 1–501 Shiogamaguchi, Tenpaku-ku, Nagoya 468–8052, Japan.

² Environmental Science Research Laboratory, Central Research Institute of Electric Power Industry, 1646 Abiko, Abiko, Chiba 270–1194, Japan.

* Corresponding author. E-mail: niizuma@meijo-u.ac.jp

doi.org/10.3312/jyio.51.43

現れる (Newton 1986; Murphy et al. 1989)。この羽の表面に現れる狭い帯状の模様をフォルトバー (fault bar) と呼ぶ。フォルトバーは換羽中の一時的な栄養不足のほか、環境や調査のハンドリングのストレスで発生するとされている (Slagsvold 1982; Newton 1986; Machmer et al. 1992; Bortolotti et al. 2002; Jovani & Rohwer 2017)。

フォルトバーは羽の強度を弱め、その場所で羽の切断が起こる可能性を高める (Hawfield 1986; Newton 1986; Machmer et al. 1992)。翼は飛行中の鳥の体重を支える力となる揚力を作り出すため、飛行において最も重要な機能を持つ (アレクサンダー 1992)。一方、尾羽は飛行の舵の機能を持つことに加え、離陸や着陸時には付加的な揚力を産む機能も持つ (Norberg 1990)。多くの海鳥類は障害物の少ない環境で生活しているため、相対的に小さな尾羽を持ち、尾羽の揚力発生機能は小さいと考えられている (Videler 2005)。そのため、飛行においてより重要な役割を持つ翼の羽では尾羽や胴部の羽に比べ、フォルトバーが現れにくい (Slagsvold 1982; Hawfield 1986; Machmer et al. 1992; Jovani & Blas 2004; Sarasola & Jovani 2006; Jovani & Rohwer 2017)。

フォルトバーの発生頻度は、年齢による影響があることが知られている (Slagsvold 1982; Jovani & Blas 2004; Jovani et al. 2014)。換羽には大きなエネルギーや多くの栄養が必要である (Murphy 1996)。特にヒナは、孵化から巣立ちまでの短期間の間に全ての羽を形成する必要があるため、成鳥と比較してフォルトバーが発生しやすいと考えられている (Jovani & Blas 2004)。しかし、未成熟個体と成鳥の間でフォルトバーの発生頻度に違いがあるか、分かっていない。

ミズナギドリ目鳥類は、長時間滑空飛行しながら餌を探したり、繁殖地と越冬海域の間を休まず飛行し続けて渡りを行う (Warham 1996)。そのため、フォルトバーによって羽が欠損することによる翼の機能の減少は、他の鳥類と比べて大きなリスクとなるだろう。しかしながら、ミズナギドリ目のフォルトバーに関する報告はこれまで知られていない。コアホウドリ *Phoebastria immutabilis* は、北西ハワイ諸島を主な繁殖地とし、繁殖数は59万つがい、成鳥個体数は約160万羽と推定されている (Naughton et al. 2007; BirdLife International 2018)。繁殖期は雛の成長とともに移動範囲を広げ、最大で約5,000 kmの採食旅行をする (Fernández et al. 2001; Hyrenbach et al. 2002)。本研究は、北西大西洋で混獲されたコアホウドリを材料として、フォルトバーの出現数は、1) 翼の初列風切羽よりも尾羽の方が多いか、2) 成鳥に比べて未成熟個体の方が多いか、の2つの仮説について検証した。

方 法

本研究では、2015年4-5月と2017年9-10月に日本の近海まぐろはえ縄船により北西太平洋で混獲されたコアホウドリ17個体を用いた。混獲されたコアホウドリは船上で冷凍されたのち、解剖するまでマイナス20度以下で冷凍保存された。実験室で解凍したのち、翼の初列風切羽と尾羽のフォルトバーの出現数を調べた。雌雄は生殖腺の形態から判別した。年齢は、ファブリキウス嚢の大きさより、幼鳥、未成熟鳥と成鳥を区別した (Broughton 1994)。ファブリキウス嚢とは総排出腔の近くにある器官で、性成熟に達するまでに小さくなる。ファブリキウス嚢の表面積を1 mm単位で定規を用いて測定し、 $>600 \text{ mm}^2$ を幼鳥 (0.5年齢)、 $75\text{--}500 \text{ mm}^2$ を未成熟鳥 (1.5-4.5年齢、繁殖はしていないが、見かけ上成鳥との区別が難しい)、 $<50 \text{ mm}^2$ あるいは退化してファブリキウス嚢がない場合を成鳥とした (Broughton 1994; Hyrenbach 2002)。

各個体の左の翼から、1番 (体に最も近位) 初列風切羽 (Primary remex 1: P1) から10番 (体

から最も遠位, P10) を抜き取った。尾羽についても左側の内側の1番 (Rectrix 1: R1) から外側の6番 (R6) を抜き取った。これらの羽の状態について、次の6段階で評価した (Ramos et al. 2009; 綿貫・高橋 2016)。

- 0: 前年の羽 (色がくすみ、擦り切れている) が生えている。
- +: 羽は欠損し、鞘も新しい羽 (光沢があり擦り切れていない) もない。
- 1: 鞘のみ、あるいは、鞘から新しい羽が出ているが、その長さは伸びきった羽の1/3以下。
- 2: 新しい羽は伸びきった羽の1/3~2/3の長さで、鞘が残っている。
- 3: 新しい羽は伸びきった羽の2/3~3/3の長さで、鞘が残っている。
- 4: 新しい羽が伸びきっており、鞘が残っていない。

ただし、コアホウドリの初列風切羽は2-3年で換羽するため (Langston & Rohwer 1995), 0段階には前年と前々年の羽も含まれる。

すべての羽の輪郭と羽軸を紙に写しとり、目視でフォルトバーの位置と長さを確認した。確認できたフォルトバーをそれぞれの輪郭上に描き (図1), フォルトバーを数えた。フォルトバーの長さは様々であったが、互い重なったフォルトバーはどの羽においてもなかった。フォルトバーの長さに関わらず、独立して存在するものを1つとして数えた (図1)。

年齢と羽の種類によるフォルトバーの出現数への影響を明らかにするために、階層ベイズモデル (ポアソン分布, リンク関数: log) を構築した (付録1)。目的変数を羽で観察されたフォルトバー数, 説明変数を年齢 (成鳥, 未成熟鳥) と羽の種類 (初列風切羽, 尾羽) とし, 個体IDと羽番号 (P1-P10, R1-R6) をランダム効果として用いた。

マルコフ連鎖モンテカルロ法による計算は, 3本の連鎖を用意し, それぞれ51,000回繰り返した。初期値による偏りを排除するため, サンプルの最初の1,000サンプルのデータは burn in とみなして除外した (Sollman et al. 2016)。その後, 自己相関による影響をさけるため50反復ごとにサンプリングを行い, 1,000サンプルを得た。モデルのパラメータの収束診断はトレースプロット (付録2) と Rhat 値に基づいて行い, 全てのパラメータの Rhat 値が1.1未満であることから連鎖が収束していると考えられた (Gelman et al. 2003)。パラメータ推定はR

図1. 輪郭で写し取られた6番尾羽のフォルトバー。13本のフォルトバーを表している。フォルトバーの長さは様々で、重なり合うことはなかった。

Fig. 1. Fault bars were drawn on the feather contour of rectrix 6. The 13 lines represent fault bars. Fault bars varied in their length but did not overlap with each other. Scale in cm.

(Version 3.4.1), rjags パッケージ (Plummer 2014), 及び Just Another Gibbs Sampler 4.3.0 (Plummer 2003) を用いて行った。

結 果

分析に用いた 17 羽のコアホウドリはすべて雄であり, その内 7 羽はファブリキウス嚢が無かったため成鳥, 残りの 10 羽のファブリキウス嚢は $80\text{--}425\text{ mm}^2$ であったため未成熟鳥と判定した。混獲された時期は, 成鳥では 2015 年 4–5 月 (6 羽) と 2017 年 9 月 (1 羽), 未成熟鳥では 2015 年 5 月 (4 羽) と 2017 年 9–10 月 (6 羽) であった。

初列風切羽は, 全て段階 0 であった。尾羽は, 2 羽の未成熟鳥の R6 が段階+であり, これらは分析から除いた。成鳥では, 1 羽の R4 が段階 3 であり, 1 羽の R5 と R6 が段階 4 であったが, これら 3 枚の羽は, 羽の形成は終わっていたため, 分析に含めた。尾羽の残りの羽は, すべて段階 0 であった。

風切羽では, P1–P10 の羽ごとに観察されたフォルトバーの平均は, 成鳥で 0.0–0.6, 未成熟鳥で 0.0–0.8, 最大数は成鳥で 3, 未成熟鳥で 6 あった (図 2)。風切羽では, 成鳥と未成熟鳥の両者においてフォルトバーの最頻値は 0 であった (図 2)。尾羽では, R1–R6 の羽ごとに観察されたフォルトバーの平均は, 成鳥で 0.1–1.3, 未成熟鳥で 0.3–3.8, 最大数は成鳥で 6, 未成熟鳥で 13 あった (図 3)。尾羽では, 未成熟鳥の R1 の最頻値は 7 であったことを除き, 成鳥と未成熟鳥の両者においてフォルトバーの最頻値は 0 であった (図 3)。

フォルトバーの数に影響する要因を階層ベイズモデルで分析したところ, 羽の種類について係数の事後分布が示す 95% 信用区間が全て正の値をとっており (表 1), 風切羽に比べて尾羽ではフォルトバーの出現数が増える傾向が見られた。一方, 年齢に関しては, 係数の 95% 信用区間が正負両方をまたいでおり (表 1), 年齢の差異がフォルトバー出現数の増減を与える影響に傾向は見られなかった。

図 2. コアホウドリ成鳥 7 羽 (黒) と未成熟鳥 10 羽 (白) の左翼初列風切羽 (P1–P10) におけるフォルトバー頻度分布図。

Fig. 2. Histogram of fault bars in left primary remiges (P1–P10) of seven adult (solid bar) and 10 young pre-breeder (open bar) Laysan Albatrosses.

図3. コアホウドリ成鳥7羽（黒）と未成熟鳥10羽（白）の尾羽（R1-R6）におけるフォルトバー頻度分布図。未成熟鳥の6番尾羽については、8枚からしか入手できなかった。

Fig. 3. Histogram of fault bars in rectrices (R1-R6) of seven adult (solid bar) and 10 young pre-breeder (open bar) Laysan Albatrosses. For R6 only eight rectrices were available from young pre-breeders.

表1. フォルトバー数への影響を説明する階層ベイズモデルで推定された係数。モデルには、羽の種類（翼が0、尾が1）と年齢（成鳥が0、未成熟鳥が1）のダミー変数が含まれる。

Table 1. Coefficients estimated by the hierarchical Bayes model explaining the effects on number of fault bars. The model includes dummy variables for feather type (0 for wing and 1 for tail) and age (0 for adult and 1 for subadult).

説明変数 Response variable		効果 Effect	平均 Mean	標準偏差 SD	95%信頼区間 95% CI	Rhat
フォルトバー数 No. of fault bars	固定 Fixed	切片 Intercept	−2.87	0.46	−3.79 to −2.05	1.003
		羽の種類 Feather type	1.26	0.49	0.29 to 2.22	1.001
		年齢 Age	0.41	0.36	−0.31 to 1.12	1.002
	ランダム Random	個体ID Individual ID	1.75	0.23	1.59 to 1.88	1.002
		羽番号 Feather No.	0.55	0.30	0.34 to 0.73	1.005

論 議

本研究では、海洋を広範囲に飛行するコアホウドリにおいて、初列風切羽では尾羽よりフォルトバーが少ないことが示された。飛行において重要な役割を持つ翼はフォルトバーが現れにくいという仮説 (Slagsvold 1982; Hawfield 1986; Machmer et al. 1992; Jovani & Blas 2004; Sarasola & Jovani 2006; Jovani & Rohwer 2017) を支持した。また、フォルトバー出現数に年齢による傾向は見られなかった。

初列風切羽において、フォルトバーの位置から羽が切断されると (Hawfield 1986; Newton 1986; Machmer et al. 1992), 翼の輪郭の乱れから空気の流れの乱れが生じたり, 翼面積が小さくなることで翼面荷重が大きくなり飛行コストが大きくなる (Hedenström & Sunada 1999)。羽が切断されたとしても, 次の換羽まで生え変わることがないため, 羽の切断の影響は長期間に及ぶ。飛行コストの増大は, 個体の生存や繁殖成功に重大な影響が生じることになる (Griesser et al. 2006; Navarro & González-Solis 2007; Pap et al. 2007; Möller et al. 2009)。そのため, 換羽期に餌不足などにより栄養の供給が不十分になった場合でも, 初列風切羽の形成に優先的に栄養を共有し, フォルトバーの出現を抑制するメカニズムをコアホウドリでは持つのかもしれない。

多くの鳥類では, 繁殖が終わると初列風切羽の換羽が始まり, 1年に1回羽が抜け替わる。コアホウドリの風切羽は, 35–41枚で構成され, 繁殖を終えると換羽が始まるのは同じであるが, 1年に20–90%の風切り羽が換羽する (Langston & Rohwer 1995; Edward & Rohwer 2005)。換羽のパターンは複雑であるが, 10枚の初列風切羽では, P1–P5とP6–P10のグループ間では換羽が同時に起こることはない (Edward & Rohwer 2005)。同時に形成する羽の数を少なくすることにより, 各羽の形成に必要な栄養の供給を少なくすることができるため, 初列風切羽のフォルトバーの出現が少ないのかもしれない。

陸鳥に比べ海鳥では, 尾羽の機能的な重要度は小さいことが予想されており (Videler 2005), そのような羽ではフォルトバーの出現が抑制されない場合がある。本研究では, 尾羽にフォルトバーが多く出現しており, この仮説は支持されたようだ。栄養学的側面から考えると, 尾羽は風切羽に比べると小さいため, 風切羽に比べ, 各1枚の羽の換羽における栄養要求が低く, 羽形成時の栄養的なストレスの影響を受けにくいかもしれない。それにもかかわらず, 尾羽でフォルトバーが多かったことは, 栄養学的側面からは説明がつかない。

本研究でコアホウドリの成鳥と未成熟鳥の間には, フォルトバーの数に差が見られなかった。既往研究では, 成鳥と巣立ちヒナとを比較しており (Slagsvold 1982; Jovani & Blas 2004; Jovani et al. 2014), 巣立ちヒナは巣立ちまでの短い期間にすべての羽を形成する。ヒナは, 悪天候などで親からの餌の供給が一時的に不足することがあるため, フォルトバーが発生しやすいと考えられる。本研究で用いたコアホウドリの未成熟鳥は, 巣立ち後に少なくとも1回は換羽を経験していることから, 羽の形成に関して時間的, エネルギー的制限を巣立ちヒナほど受けなかったのかもしれない。

謝 辞

「国際水産資源変動メカニズム等解析事業」の助成を受け, 本研究を実施した。本校の英文については, Mark Brazil, Scientific Editing Services による校閲を受けた。

摘 要

鳥類の羽の表面には, フォルトバーと呼ばれる狭い帯状の模様が出現することがある。海鳥類は, 比較的小さな尾羽を持ち, 羽の重要度は尾羽より風切羽のほうが高いと考えられるため, フォルトバーは翼の羽よりも尾羽においてより多く発生すると予想される。本研究では, 日本の近海まぐろはえ縄船より北西太平洋で混獲されたコアホウドリ *Phoebastria immutabilis* について, 初列風切羽と尾羽のフォルトバーの出現数を調べた。フォルトバーの数を風切羽と

尾羽で、階層ベイズモデルで比較したところ、予想通り、風切羽に比べて尾羽ではフォルトバーの出現数が増える傾向があった。

引用文献

- アレクサンダー R マクニール (1992) 生物と運動. 東 昭(訳). 日経サイエンス社, 東京.
- BirdLife International (2018) *Phoebastria immutabilis* (amended version of 2016 assessment). *The IUCN Red List of Threatened Species* 2017: e.T22698365A112069781. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T22698365A93679937.en>. 参照2018-12-08.
- Bortolotti GR, Dawson RD & Murza GL (2002) Stress during feather development predicts fitness potential. *J Anim Ecol* 71: 333–342.
- Bridge ES (2006) Influences of morphology and behavior on wing-molt strategies in seabirds. *Mar Ornithol* 34: 7–19.
- Broughton JM (1994) Size of the bursa of Fabricius in relation to gonad size and age in Laysan and Black-Footed Albatrosses. *Condor* 96: 203–207.
- Edwards AE & Rohwer S (2005) Large-scale patterns of molt activation in the flight feathers of two albatross species. *Condor* 107: 835–848.
- Fernández P, Anderson DJ, Sievert PR & Huyvaert KP (2001) Foraging destinations of three low-latitude albatross (*Phoebastria*) species. *J Zool* 254: 391–404.
- Gelman A, Carlin JB, Stern HS & Rubin DB (2003) *Bayesian data analysis. 2nd ed.* Chapman and Hall, New York.
- ギル フランク B (2009) 鳥類学. 新樹社, 東京.
- Griesser M, Nystrand M & Ekman J (2006) Reduced mortality selects for family cohesion in a social species. *Proc R Society, Ser B* 273: 1881–1886.
- Hawfield EJ (1986) The number of fault bars in the feathers of Red-tailed Hawks, Red-shouldered Hawks, Broad-winged Hawks, and Barred Owls. *Chat* 50: 15–18.
- Hedenström A & Sunada S (1999) On the aerodynamics of moult gaps in birds. *J Exp Biol* 202: 67–76.
- Hyrenbach KD (2002) Plumage-based ageing criteria for the black-footed albatross *Phoebastria nigripes*. *Mar Ornithol* 30: 85–93.
- Hyrenbach KD, Fernández P & Anderson DJ (2002) Oceanographic habitats of two sympatric North Pacific albatrosses during the breeding season. *Mar Ecol Prog Ser* 233: 283–301.
- Jovani R & Blas J (2004) Adaptive allocation of stress-induced deformities on bird feathers. *J Evol Biol* 17: 294–301.
- Jovani R, Montalvo T & Sabaté S (2014) Fault bars and bacterial infection. *J Ornithol* 155: 819–823.
- Jovani R & Rohwer S (2017) Fault bars in bird feathers: mechanisms, and ecological and evolutionary causes and consequences. *Biol Rev* 92: 1113–1127.
- Langston NE & Rohwer S (1995) Unusual patterns of incomplete primary molt in Laysan and Black-Footed Albatrosses. *Condor* 97: 1–19.
- Machmer MM, Esselink H, Steeger C & Ydenberg RC (1992) The occurrence of fault bars in the plumage of nestling ospreys. *Ardea* 80: 261–272.
- Møller AP, Erritzøe J & Nielsen JT (2009) Frequency of fault bars in feathers of birds and susceptibility to predation. *Biol J Linn Soc* 97: 334–345.
- Murphy ME (1996) Energetics and nutrition of molt. In: Carey C (ed) *Avian energetics and nutritional ecology*: 158–198. Chapman & Hall, New York.
- Murphy ME, Miller BT & King JR (1989) A structural comparison of fault bars with feather defects known to be nutritionally induced. *Can J Zool* 67: 1311–1317.
- Naughton MB, Romano MD & Zimmerman TS (2007) *A Conservation Action Plan for Black-footed Albatross (Phoebastria nigripes) and Laysan Albatross (P. immutabilis). Version 1.0.* USFWS, Portland.
- Navarro J & González-Solis J (2007) Experimental increase of flying costs in a pelagic seabird: effects on foraging strategies, nutritional state and chick condition. *Oecologia* 151: 150–160.
- Newton I (1986) *The Sparrowhawk*. T. & A. D. Poyser, Calton.
- Norberg UM (1990) *Vertebrate flight*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.

- Pap PL, Barta Z, Tökölyi J & Vágási IC (2007) Increase of feather quality during moult: a possible implication of feather deformities in the evolution of partial moult in the great tit *Parus major*. *J Avian Biol* **38**: 471–478.
- Plummer M (2003) *JAGS: A program for analysis of Bayesian graphical models using Gibbs sampling*. <http://www.ci.tuwien.ac.at/Conferences/DSC-2003/Drafts/Plummer.pdf>, accessed on 8 December 2018.
- Plummer M (2014) *Package rjags. The comprehensive R archive network*. <http://cran.r-project.org/>, accessed on 8 December 2018.
- Ramos R, Militão T, González-Solís J & Ruiz X (2009) Moulting strategies of a long-distance migratory seabird, the Mediterranean Cory's Shearwater *Calonectris diomedea diomedea*. *Ibis* **151**: 151–159.
- Sarasola JH & Jovani R (2006) Risk of feather damage explains fault bar occurrence in a migrant hawk, the Swainson's hawk *Buteo swainsoni*. *J Avian Biol* **37**: 29–35.
- Slagsvold T (1982) Sex, size, and natural selection in the Hooded Crow *Corvus corone cornix*. *Ornis Scand* **13**: 165–175.
- Sollmann R, Gardner B, Williams KA, Gilbert AT & Veit RR (2016) A hierarchical distance sampling model to estimate abundance and covariate associations of species and communities. *Methods Ecol Evol* **7**: 529–537.
- Videler JJ (2005) *Avian flight*. Oxford University Press, Oxford.
- Warham J (1996) *The behaviour, population biology and physiology of the petrels*. Academic Press, London.
- 綿貫 豊・高橋晃周 (2016) 海鳥のモニタリング調査法. 共立出版株式会社, 東京.

付録1. 階層ベイズモデルのBUGSコード.

Appendix 1. BUGS code for the hierarchical Bayesian model.

```
model
{
# The model
for (i in 1:N.sample) {
  Bar[i] ~ dpois(lambda[i])
  log(lambda[i]) <- beta1 + beta2 * Feather[i] + beta3 * Age[i] + r[i] + rf[FID[i]]
}

# Priors for each regression coefficient
beta1 ~ dnorm(0, 1.0E-4)
beta2 ~ dnorm(0, 1.0E-4)
beta3 ~ dnorm(0, 1.0E-4)

# Random effects
for (i in 1:N.sample) {
  r[i] ~ dnorm(0, tau[1])
}

for (j in 1:N.FID) {
  rf[j] ~ dnorm(0, tau[2])
}

for (k in 1:N.tau) {
  tau[k] <- 1.0 / (s[k] * s[k])
  s[k] ~ dunif(0, 1.0E+4)
}
}
```

付録2. 固定パラメータ (A) とランダムパラメータ (B) のトレースプロット例.

Appendix 2. Examples of trace plots for (A) fixed and (B) random parameters.