

博士論文 (要約)

オオミズナギドリ (*Calonectris leucomelas*) の

繁殖戦略に関する研究

(Breeding strategy of streaked shearwaters (*Calonectris leucomelas*))

坂尾美帆

博士論文 (要約)

オオミズナギドリ (*Calonectris leucomelas*) の

繁殖戦略に関する研究

(Breeding strategy of streaked shearwaters (*Calonectris leucomelas*))

2018 年度

東京大学大学院 新領域創成科学研究科 自然環境学専攻

坂尾美帆

指導教員

東京大学 大気海洋研究所 佐藤克文

<b>第1章：緒言</b> .....	<b>1</b>
一夫一妻の鳥類.....	1
つがい外父性とは何か.....	2
海鳥とつがい外父性.....	3
オオミズナギドリの生活史.....	4
本論文の目的と構成.....	7
<b>第2章：オオミズナギドリのつがい外父性</b> .....	<b>12</b>
緒言.....	12
方法.....	13
船越大島のフィールド調査とサンプリング.....	13
粟島・宇和島のフィールド調査とサンプリング.....	15
マイクロサテライトマーカーの開発.....	16
各個体の遺伝子型の決定と親子鑑定.....	18
血縁度推定と個体群解析.....	19
統計解析.....	20
結果.....	20
1 船越大島.....	20
巣外交尾行動.....	20
巣利用遷移とつがい継続年数.....	20
父性鑑定.....	21
成鳥の体サイズ.....	21
社会的つがい間の血縁度.....	22
2. 粟島・宇和島.....	22
巣利用遷移とつがい継続年数.....	22
父性鑑定.....	22
成鳥の体サイズ.....	22
社会的つがい間の血縁度.....	23
船越大島・粟島・宇和島におけるつがい外父性率比較.....	23
考察.....	23
船越大島におけるつがい外父性率.....	23
各島の巣穴利用率.....	24
巣穴をめぐる競争とつがい外父性.....	25
つがい外父性と体サイズ.....	26
つがい間の血縁度.....	28

第3章：オスの父性獲得戦略.....	55
第4章：総合考察.....	56
個体ごとの行動とつがい外父性.....	56
つがい外父性の繁殖地間比較.....	59
オスは父性を守れたか？.....	60
社会的な一夫一妻の海鳥とつがい外父性.....	61
謝辞.....	63
引用文献.....	64
APPENDIX TABLES.....	73

## 第1章：緒言

### 一夫一妻の鳥類

鳥類では、複数の相手と繁殖することでオスが繁殖成功率を高めることができ、メスもつがいのオスが不妊だった場合に備えることができる。そのため、複数の相手と繁殖することはオスメス双方に利益があると考えられてきた (Parker and Birkhead 2013; Kvarnemo 2018)。一方で、複数の繁殖相手を維持するためには繁殖相手の防衛、交尾を介した病気の感染のリスク、さらに世話をする子の数が増えるといったコストがかかり、コストが利益を上回ることもある。複数の相手と繁殖するオスが残せる子の数が、一夫一妻で繁殖するオスが残せる子の数よりも少ない場合に、性淘汰と自然選択を受けて一夫一妻が維持されていくと考えられている。一夫一妻という言葉は、社会的一夫一妻 (Social Monogamy) と、性的一夫一妻 (Sexual Monogamy)、そして遺伝学的一夫一妻 (Genetic Monogamy) という3つの側面を持つ。社会的一夫一妻とは、繁殖期間に1羽のつがい相手と子育てを行うこと、性的一夫一妻とは、つがい相手との間にのみ交尾行動などの性的関係を持つこと、そして遺伝学的一夫一妻とは、つがい相手との間にのみ子を残していることを指す (Birkhead and Møller 1996)。

鳥類の80%以上の種は、社会的一夫一妻で子育てを行うことが知られている (Cockburn 2006)。社会的一夫一妻には3つの重要な構成要素がある。子育て、資源の入手、つがい相手の選択である。中でも、両親による子育ての必要性は社会的一夫一妻を形成する大きな要因と言われている。これは、メス1羽だけでは子育てができない場合に、オスとメスが協力して子育てすることが双方の適応度を最大化する繁殖戦略となるためである (Birkhead and Møller 1996)。また、メスは繁殖期に卵への投資が必要となるため餌資源を多く必要とし、メスの分布は餌の分布に従って決まるが、オスの分布は繁殖相手となるメスの分布によって決まり、繁殖は受精可能なメスの数によって制限される。このため、メスが離散した分布をしていて1羽のオスでは複数のメスを防衛できない場合や、繁殖に必要な巣やなわばりなどの場所が不十分で2羽以上の相手と繁殖することができない場合にも、社会的一夫一妻が進化すると考えられている (Gowaty 2002)。多くの長命な鳥類ではつがいの継続期間が長いほど繁殖成功が高まるという正の相関が見られている。これはつがいの継続期間が延びるに従って繁殖経験を積むことができ、巣やなわばり周辺の情報を蓄積していけることや、抱卵や育雛などのつがい相手と協調が必要な行動が上達していくためだと考えられている (Sanchez-Macouzet et al. 2014; Kvarnemo 2018)。このため、長命な鳥類は特に社会的一夫一妻の種が多い。

つがい外父性とは何か

多くの鳥類が社会的な一夫一妻で繁殖するにも関わらず、つがい相手以外の異性と交尾して子孫を残すつがい外父性という現象は、鳥類の 90%にあたる種で観察されている (Griffith et al. 2002). 現在では、社会的な一夫一妻は必ずしも性的・遺伝学的一夫一妻とは一致しないというのが一般的な認識である (Birkhead and Moller 1996). つがい外父性は、鳥類全体で平均すると 1 種あたり 21.5%のつがい外子で起きていると言われている。このため、つがい外父性が全く起きていないという種はわずかである (Griffith et al. 2002).

なぜつがい外父性が起きるのかについては長年議論されているが、その仮説はメスに利益があるとするものと、メスには利益がないとするもの二種類に分類できる。これまで、メスに利益があるとする仮説としては 1) 遺伝的適合性仮説と 2) よい遺伝子仮説が、メスに利益がないとするモデルとしては 3) 遺伝的制約仮説と 4) オスの操作仮説の 4 つの仮説が提唱されてきた (Hsu et al. 2015). 各仮説を以下に記述した (概要は Table 1-1).

- 1) 遺伝的適合性仮説：メスはつがい相手のオスよりも遺伝的に遠いオスとつがい外子を設定することで子孫の遺伝的多様性を高めることに貢献している (Balenger et al. 2009; Arct et al. 2015). つがい外父性を得たオスは、父性を失ったオスよりもメスとの遺伝的距離が遠いと予測される。
- 2) 良い遺伝子仮説：メスは社会的なつがいの相手よりも体サイズが大きい、性的形質の優れたオスとつがい外子を設定することで、より良い遺伝子をもち、適応度の高い子孫を残すことに貢献している (Hamilton 1990; Houtman 1992). また、年上のオスは生存能力が高いと考えられ、採餌や捕食者からの防衛能力も高いと推測されることから、年上のオスを好む傾向が見られると考えられている。そのため、つがい外交尾の相手は、社会的なつがいのオスよりも年上で (Kokko 1998), 性的二型のある種では体サイズが大きいか、もしくは性的形質が優れていることが予測される (Székely et al. 2007).
- 3) 遺伝的制約仮説：つがい外子を設定することがメスにとって利益がなかったとしても、オスはより多くの子孫を残せるという利益があるために、自然選択によってつがい外交尾行動を行う遺伝子が選ばれてきた (Forstmeier et al. 2011). このため、つがい外父性を得たオスと父性を失ったオスの間には体サイズ、年齢、性的形質などの差異は見られないこともある。
- 4) オスによる操作仮説：繁殖経験のある年上のオスは若いオスより頻繁に受精に適したタイミングでメスと交尾ができる。また、体サイズの大きなオスはメスに強制的に交尾することができると考えられるため、つがい外交尾を年上オスや体の大きなオスがメスにしかけることで、結果としてつがい外父性が起きている (Westneat and Stewart 2003; Poesel et al. 2006). つがい外父性を

得たオスは、父性を失ったオスよりも年上か、体サイズが大きいと予測される。

社会的な一夫一妻のスズメ目鳥類で行われたつがい外父性研究についてレビューし、つがい外父性行動に関わる間接淘汰と直接淘汰の強さの定量化を行なった研究では、良い遺伝子仮説による適応度変化（間接淘汰）よりも、オスが育雛努力を減らすことによる適応度変化（直接淘汰）の方が大きく、つがい外父性はメスにとってコストの高い行動であると報告されている。つまり、つがい外父性はオスが利益を得られるために進化してきた行動であることを示唆している（Arnqvist and Kirkpatrick 2005; 粕谷ら 2016）。しかしこの研究では、メスが魅力的な子を得ることによる間接淘汰の利益を含めておらず、またメスが受精保険のためにつがい外交尾を行なっている可能性を考慮していない（Griffith 2007）。近年では、よい遺伝子仮説を基として交尾相手を吟味するコストや精子競争を考慮に入れた新しいモデルを作成した研究が発表された（Hasson and Stone 2011）。

この理論に基づくと、

1. メスがつがい外オスを選ぶことにコストと制限がかかり、
2. 体サイズや性的形質といったオスの表現型が必ずしも遺伝子の質を表しておらず、
3. 質の高い遺伝子を持った精子が質の低い遺伝子を持った精子よりも受精に有利である場合

において、メスはつがい外交尾をランダムに行なっても十分な利益を得られると考えられている。メスが交尾相手を選ぶ際に体サイズや性的形質に基づいたとしても、よく“見える”オスが必ずしも遺伝的にも質が高いオスであるとは限らない場合、メスは選ぶコストをかけるよりも、より多くのオスと交尾し、交尾後の精子競争によって良い遺伝子を持ったオスの子供を残す方が利益を得られるとされている。良い遺伝子仮説の検証として、つがい相手の質が低いメスがつがい外交尾をするか否か、またつがい外交尾の相手はつがいのオスよりも良い形質を持っているかなど様々な研究が行われているが、一致した傾向が見られていないことから、良い遺伝子仮説を元に組まれた新しいモデルを考慮して研究を進めるべきではないかとの考えもある（Kiere and Drummond 2014）。しかし、これまでのつがい外父性の研究は陸生鳥類を対象としたものが多く、2002年に発表された Griffith らのレビュー論文には 112 種の陸生鳥類に対し、海鳥は 20 種しか含まれていなかった。このように、これまでのつがい外父性とその要因に関する研究は、陸生鳥類に偏って行われて来たといえる。

### 海鳥とつがい外父性

1 年に 1-2 羽のヒナしか育てない海鳥でつがい外父性が起きると、つがいのオ

スはその年に子を産まなくなってしまう。そのため、海鳥におけるつがい外父性がオスの繁殖成功率へ及ぼす影響は非常に大きい。しかし、およそ 350 種いる海鳥のうち、つがい外父性に関する研究が行われているのはわずか 35 種に過ぎず、ヒナの巣立ちに両親の投資が必要な海鳥ではつがい外父性は起きないか、起きたとしても陸生鳥類より低い割合だと報告されている (Quillfeldt et al. 2011)。これは、海鳥が社会的な一夫一妻で、オスメス両方が給餌しなければヒナを巣立たせられないことに起因すると考えられている。Griffith らの先行研究によれば、つがい外父性率の種間の差異は、ヒナの生存にオスの育雛努力が貢献する割合によって説明される (Griffith et al. 2002, Fig 1-1)。これは、メスがつがい外交尾を頻繁に行つてつがいオスがそれに気づき育雛努力を減らした場合、ヒナが死亡するリスクがあるためだと考えられている。アオアシカツオドリを対象に、オスがヒナの父性を確信できない場合にどう振る舞うかを検証した先行研究では、メスの受精確率が最も高い期間につがいのオスを一時的に隔離すると、実際にはつがい外交尾が起きていないにも関わらず、約半数のオスは 1 つめの卵を抱卵せずに巣の外に追い出してしまふことが明らかになった (Osorio-Beristain and Drummond 2001)。これは、海鳥のオスが、ヒナの遺伝的父親が自分ではない可能性がある場合に育雛放棄することを実験的に示した唯一の研究例である。このことから、オスは生まれた卵やヒナから直接的に情報を得て父性を判断するのではなく、メスや自身の行動から間接的に父性を判断している可能性がある。また、ハジロアホウドリやヒメウミスズメでは、メスが尾を下げて総排出口の接触を妨げることでつがい外交尾を完全に拒絶しており、交尾の成立にはメスの協力が欠かせないことがわかっている (Abbott et al. 2006; Wojczulanis-jakubas et al. 2009)。このことから、前述されていたオスの強制交尾によるつがい外父性が起きている可能性は低いと考えられる。

#### オオミズナギドリの生活史

本研究の対象種であるオオミズナギドリ (*Calonectris leucomelas*) は、ミズナギドリ目 (Procellariiformes)、ミズナギドリ科 (Procellariidae) に属する海鳥で、東アジア周辺で繁殖し、アラフラ海や南シナ海で越冬する渡り鳥である (Oka 2004; Yamamoto et al. 2010)。本種の属するミズナギドリ目は鳥類の中で最も長命だと言われており、重さ 19g 程度のコウミツバメ (*Halocyptena microsoma*) から、10kg のワタリアホウドリ (*Diomedea exulans*) まで含められる体サイズの多様性が非常に高い分類目である。しかしいずれの種も社会的な一夫一妻で子育てし、1 回の繁殖で 1 卵しか産まないという点が共通している。また、つがい相手や巣への定着性がとても高いことが知られている (Bried et al. 2003)。また、ミズナギドリ目の多くの種ではつがい外父性率は非常に低く、平均して 6.2% 程度であるこ



とが知られている (Griffith et al. 2002; Quillfeldt et al. 2011).

近年では、オオミズナギドリ最大の繁殖地である東京都御蔵島で飼い猫による捕食被害が相次いでおり、推定で年間 2 万羽の捕食が起きているとされる (岡 2016) ことから、2015 年に IUCN レッドリスト上でオオミズナギドリは準絶滅危惧種として認定された (Bird Life International, 2015).

オオミズナギドリは体サイズに有意な雌雄差が見られ、オスはメスよりも大きい (Arima et al. 2014; Yamamoto et al. 2016). また、オオミズナギドリの体サイズは繁殖地の緯度が上がるにしたがって大きくなることが知られており、岩手県沿岸で繁殖するオスの体重はおよそ 500-650g, メスは 450-580g で、オスの体重は最大でメスの 1.5 倍程度の重さとなる (Yamamoto et al. 2016). また、嘴長も雌雄差が大きい形質で、オスはメスよりも 1.08–1.16 倍長い嘴を持つ.

オオミズナギドリは 2 月末から 3 月にかけて越冬を終え、繁殖のために日本近海に渡ってくる. 主な越冬地はニューギニア島北部海域、アラフラ海、南シナ海の 3 つで、個体ごとの越冬地は決まっており、毎年同じ場所で越冬する

(Oka 2004; Yamamoto et al. 2010, 2014). つがいのオスメスが同じ場所で越冬するかどうかははっきりとは分かっておらず、繁殖地に戻ってきた際につがい相手と再会すると考えられている (Yamamoto et al. 2010). つがい相手と再会した後、5 月頃から交尾行動が見られるようになる (吉田 1981, 坂尾 pers.obs.). オオミズナギドリの交尾は主に巣内で行われると考えられているが、詳細は分かっていない. 吉田 (1981) らの観察によると、巣外ではオスが他のメスと次々に交尾する様子が見られている. 6 月に入ると、メスは産卵前旅行 (pre-laying exodus) と呼ばれる 2 週間程度の採餌旅行に出かける. これは産卵と抱卵の前に十分な栄養を蓄えるためだと考えられている (Warham 1990). 近縁種のハイイロミズナギドリ (*Ardenna grisea*) やオニミズナギドリ (*Calonectris borealis*), ハシボソクジラドリ (*Pachyptila belcheri*) では、オスもメス同様に産卵前旅行に出かけることが知られているが、オオミズナギドリでは一部のオスのみが出かける (Yamamoto et al. 2011). 産卵前旅行から戻ってきたオオミズナギドリのメスは 6 月中旬から下旬にかけて巣穴内で 1 卵産卵し、つがいのオスと交代で抱卵を行う. 抱卵日数は 50 日程度と考えられており、オスとメスはおよそ 1 週間程度抱卵し、その後つがい相手と抱卵交代して採餌旅行に出かけるというサイクルで抱卵を続ける (Oka 2004; Yamamoto et al. 2010).

オオミズナギドリにおける卵形成の詳細は明らかになっていないが、近縁種で成鳥の体重がオオミズナギドリと類似しているフルマカモメ (*Fulmarus glacialis*) とハネナガミズナギドリ (*Pterodroma macroptera*) では卵黄形成に 23 日、ミナミオナガミズナギドリ (*Puffinus bulleri*) では 18 日かかることが知られており、オオミズナギドリも 20 日前後で卵黄形成が完了すると考えられる

(Astheimer et al. 1985) . 卵黄形成が完了すると卵は体腔に排卵され、その後受精すると考えられている (Whittow 2002). シロアホウドリ (*Diomedea epomophora*) では、卵黄形成完了から産卵までに 10 日程度かかることが知られており、(Grau 1984), 卵サイズがアホウドリよりも小さいオオミズナギドリではこれよりもやや短い期間で産卵まで至ると推測される。ミズナギドリ目鳥類では前述のように産卵前にメスが産卵前旅行と呼ばれる長い採餌旅行に出かけ、推定される受精期間はこの産卵前旅行の期間と重なる。このため、多くのミズナギドリ目鳥類は精子を体内に貯蔵する器官を持っていると考えられており、フルマカモメでは貯精のうの存在が確認されている (Hatch 1983) .

オオミズナギドリの卵は 8 月中旬頃に孵化し、両親は 11 月中旬頃まで雛への給餌を続ける。雛は巣立ち前に巣穴から出て羽ばたき練習を行うようになり、11 月中旬頃に巣立ち、成鳥と同様に南に向かって渡りを行う (Yoda et al. 2017a, b). 幼鳥が繁殖を開始するまでの年数ははっきりとはわかっていないが、船越大島で 2010 年にリングを装着した巣立ち雛が 2015 年に繁殖地で再捕獲され、捕獲回数から繁殖を行っていたと推定された。このように、巣立つ雛にリングを装着して数年後に繁殖地で再捕獲された例は船越大島で 7 例観察されている (Table 1-2). このことから、少なくとも巣立ちから 5 年経過すれば繁殖が可能であると考えられる。繁殖の有無がわからなかった個体もいたが、最短で巣立ちから 2 年で生まれた繁殖地に戻ってきていることが確認された。オオミズナギドリ成鳥の寿命ははっきりとはわかっていないが、20 年以上ではないかと考えられてきた (吉田 1981). 2012 年には、京都府冠島でリングを装着した個体がボルネオ島で再捕獲され、装着から 36 年 8 ヶ月経っていたとする報告がある (山科鳥類研究所 2012, 須川 2012). この個体はリング装着時にはすでに成鳥だったことと、冠島の雛は平均 4 年後に繁殖可能となることから、少なくとも 40 年は生存していたと考えられており、現在わかっているオオミズナギドリの最長寿記録となっている。

日本近海で繁殖するオオミズナギドリの基礎的な生態については、日本周辺での分布や繁殖地の規模 (Oka 2004), 越冬地や渡り行動 (Yamamoto et al. 2010; Yoda et al. 2017b), 越冬終了後から育雛期間の採餌海域や給餌行動 (Ochi et al. 2010; Yamamoto et al. 2011; Ogawa et al. 2015), エネルギー収支 (Shirai et al. 2012) など多岐にわたる研究が行われてきた。また、GPS や加速度計などの動物搭載型小型記録計を用いて、飛翔・採餌行動や帰島行動に着目した論文も多く発表されている (Sato et al. 2009; Matsumoto et al. 2012; Shiomi et al. 2012; Goto et al. 2017). しかし繁殖生態の中でも特に越冬終了後から抱卵開始までの期間についての知見は少なく、巣外での頻繁な交尾行動が観察されているにも関わらず、親子関係を遺伝的に調べた研究は 1 つも行われていない。また、交尾期間のオスやメス

の時間配分に関する知見も少なく、採餌場所と繁殖地を行き来する本種がどのような時間配分で行動しているかもわかっていない。

## 本論文の目的と構成

京都府冠島のオオミズナギドリ繁殖地では頻繁な巣外交尾行動が観察されており、1羽のオスが次々と他のメスと交尾する様子から、吉田(1981)らは乱婚性が強いのではないかと述べている。しかし、遺伝的な解析が行われたことがないため実際にオオミズナギドリでどの程度つがい外父性が起きているかはわかっていない。また、オオミズナギドリは交尾期間にメスが繁殖地に帰ってくる回数が少ないため行動観察例は少なく、特に巣内部においてどのような行動をしているのかも明らかになっていない(吉田1981)。もしオオミズナギドリでつがい外父性が頻繁に起きていれば、つがいで1羽しか育てないヒナの父性を失ったオスと父性を得られたオスがはっきりと区別でき両者の形質や行動の差を考察することが可能となるため、これまでわからなかったつがい外父性によるオスメスそれぞれの利益や損失を明らかにできる可能性がある。また、1羽のヒナの父性はその年のオスの繁殖成功に直結するため、オスはつがい外父性を防ぐための行動戦略を持つと考えられる。さらに本種は島でしか交尾行動を行わないため、島でのオスメスそれぞれの行動を解析すれば、オスとメスのどちらが主導してつがい外父性が起きたかを検証できると考えられる。加えてオオミズナギドリは日本周辺の様々な島で繁殖しているため、環境の異なる繁殖地での結果を比較すればつがい外父性に影響を及ぼす環境要因についての考察を行うことができる。

本研究では、オオミズナギドリの交尾期間の行動と親子関係に注目してつがい外父性の実態を解明すると共に、オスメスそれぞれの繁殖戦略を明らかにすることを目的とした。まず第2章では、行動観察によってメスの交尾拒絶の可否を確認した。また、親子鑑定を目的とし、オオミズナギドリ用のマイクロサテライトマーカーの開発、3つの繁殖地からのサンプリングを行なうと共に、繁殖地環境の情報として巣穴利用個体変遷の記載、巣穴定着率、巣穴利用率の算出などを行なった。つがい外父性の要因については、つがい外父性を得ることでメスにも何らかの利益があるとする良い遺伝子仮説と遺伝的適合性仮説に着目した。オスの質の指標としては体サイズを用い、遺伝的距離の指標としては近交係数を用いた。第3章では、観察が難しい交尾期間の行動を明らかにするために、オオミズナギドリの巣内に暗視カメラを設置して行動観察を行なった。また、オオミズナギドリのつがいに小型記録計を装着し、越冬海域、採餌海域、帰島回数の解析を行なった。さらに、つがいのオスとメスの島滞在回数とトリップ長の解析を通じて、オスの父性獲得戦略について考察した。第4章では、第2章と第3章で

得られた雌雄それぞれの繁殖戦略について総合的に考察し，オオミズナギドリ  
の交尾期間の行動戦略について述べた。

**Table 1-1** つがい外父性が起きる要因

つがい外父性が起きる要因の適応的・非適応的仮説と，その予測をまとめた。

Hsu et al.,2015 より改変。

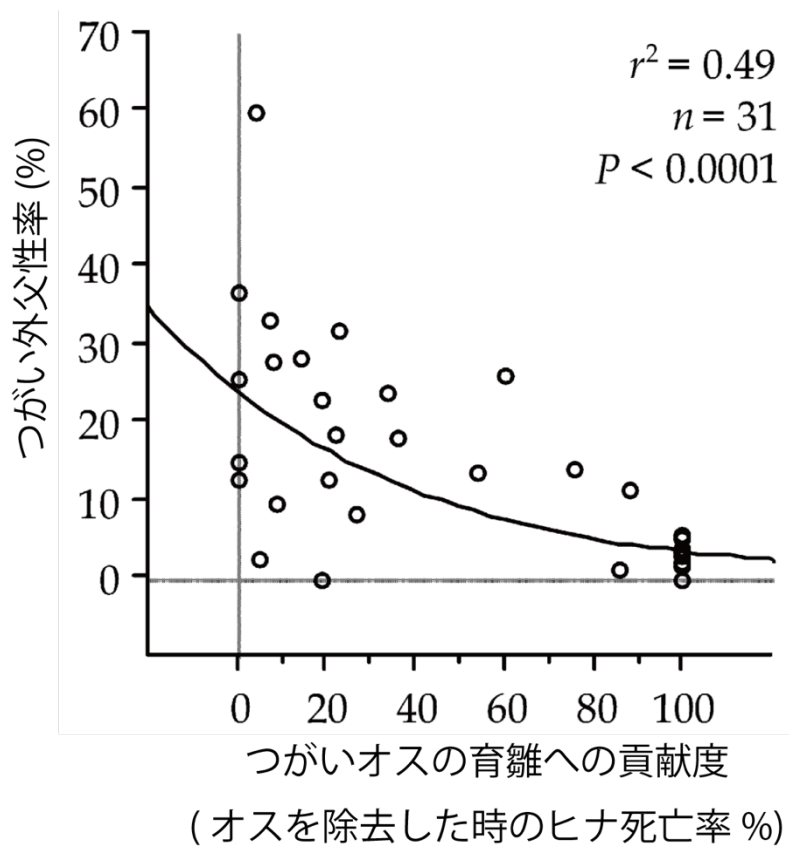
モデル	仮説	つがいのメスへの 遺伝的距離	オスの 体サイズ	性的形質 (飾り羽根な ど)	オスの 年齢
適応的	遺伝的適合度	遠い	NA	NA	NA
	よい遺伝子	NA	大きい	派手	年上
非適応的	遺伝的制約	NA	NA	NA	NA
	オスによる操作	NA	大きい	NA	年上

NA:該当なし，関連がないため検証不要の項目を示す。

**Table 1-2** 巣立ち時にリング装着をして再捕獲された個体の一覧

リング	リング装着年	再捕獲年 (初年)	初捕獲までの年数	性別
9B12232	2009	2016	7	不明
9B12235	2009	2016	7	オス
9B20085	2010	2015	5	オス
9B20223	2011	2017	6	オス
9B20340	2012	2015	3	不明
9B20433	2013	2016	3	オス
9B20477	2013	2015	2	メス

2009年から2018年まで蓄積された捕獲情報から情報を得た。2009年から2013年までは共同研究者取得データ、2014年から2018年までは本研究で取得したデータ。



**Fig 1-1** つがい外父性率とオスの育雛貢献度

Griffith et al. 2002 より抜粋, 一部改変した. つがい外父性率の種間の差異は, つがいオスの育雛貢献度によって説明されると考えられている.

## 第2章：オオミズナギドリをつがい外父性

### 緒言

第1章で述べたように、鳥類の90%の種ではつがい外父性が起きており、その要因には個体の体サイズ (Griffith et al. 2002; Perry and Kim 2014; Wells et al. 2015)、巣密度や利用率 (Westneat and Sherman 1997; Bried et al. 2010)、血縁度 (Arct et al. 2015) などが挙げられてきた。個体の体サイズとつがい外父性については主に良い遺伝子仮説 (Griffith et al. 2002) の検証として研究が行われており、嘴や羽などの形質が大きいオスほど父性を守りやすく、小さいオスほど父性を失いやすいという傾向が様々な種で報告されている (Bried et al. 2010; Wells et al. 2015)。これは体サイズの大きなオスほどメスや縄張りをめぐるオス間競争に勝ちやすいことや、生存する可能性が高いため、体サイズの大きいオスは”良いオス”である可能性が高いためだと考えられている。

巣密度については、巣穴繁殖性海鳥のオオミズナギドリで研究例があり、巣穴密度の高い繁殖地ではつがい外父性が見られるが、巣穴をめぐる競争率が低いと考えられる地中海の繁殖地ではつがい外父性が見られないという報告がある (Swatschek et al. 1994; Rabouam et al. 2000; Bried et al. 2010)。しかし、繁殖地に生息している成鳥個体数とつがい外父性との間には関連がないとするレビュー論文も発表されており、巣密度とつがい外父性との関連は未だはっきりとわかっていない (Westneat and Sherman 1997)。

血縁度については、2015年に33種の鳥類に関してつがい外父性とつがい間の血縁度との関連をレビューした論文が発表されている (Arct et al. 2015)。Arctらはつがい間の血縁度が有意に高いほどつがい外父性の確率が高まるという有意な正の関係性があると発表している (Arct et al. 2015)。つがい相手との血縁度に応じてつがい外父性が起きるならば、メスはつがい相手との遺伝的距離を認識する必要がある。しかしそのメカニズムが不明であり、また種ごとに繁殖生態が大きく異なること、そして血縁度とつがい外父性との間に関連があったというポジティブな結果でないと論文として発表しづらいために、レビューする時点で **Publication bias** がかかっているのではないかなどの疑問点があり、この論文の主張する関係性が本当に鳥類全体で生じているかどうかはわからないとするコメントが発表されている (Forstmeier 2015; Nakagawa et al. 2015)。また、血縁度とつがい外父性の間には関連が見られなかったとする報告も多数存在することから、未だにはっきりとした結論は得られていない状態である (Kiere et al.



2016).

本研究対象種のオオミズナギドリは、代表的な繁殖地である京都府冠島において、繁殖期に巣外での交尾行動が古くから観察されており、乱婚性ではないかと考えられてきた（吉田 1981）。また、2016年6月に岩手県船越大島で行われた暗視スコープによる行動観察では、オスが1匹のメスと交尾した数十分後に他のメスと交尾する姿がみられており、オオミズナギドリが多数の相手と交尾をする行動は島間で共通であると考えられる。しかし、このような交尾が実際に繁殖に至っているかは不明である。また、オオミズナギドリにおけるつがい外交尾行動は観察例の報告のみで、遺伝学的検証は行われてこなかったため、本種におけるつがい外父性の実態は明らかになっていない。社会的一夫一妻で1年に1羽のヒナしか育てない本種において、つがい外父性の有無はその年のオスの繁殖成功と直結する重要事項であるといえる。本章では、まず遺伝学的手法を用いてオオミズナギドリにおけるつがい外父性がどれくらいの割合で起きているのかを解明することを目的として（1）オオミズナギドリの親子鑑定に用いる遺伝子マーカーを作成し、（2）社会的父親がヒナの遺伝的父親であるかどうかを確認した。また、前述したつがい外父性に影響を及ぼす要因のうち、本研究では特に体サイズとつがいのオスメス間の血縁度に着目し、つがい外父性への影響を検証するために、つがい外父性が起きた個体と起きなかった個体、またはつがい外父性が起きたつがいと起きなかったつがい間のデータを比較した。

また、オオミズナギドリは日本列島周辺の島嶼で繁殖しており、その繁殖地は太平洋側、日本海側どちらにも分布しており、その規模も大小様々である（Oka 2004）。日本周辺のオオミズナギドリ繁殖地である岩手県船越大島、新潟県粟島、山口県宇和島の3つの繁殖地でつがい外父性の割合を算出して比較するとともに、繁殖地ごとの巣利用状況を比較してつがい外父性に影響を及ぼす環境要因についても考察した。

## 方法

### 船越大島のフィールド調査とサンプリング

2014–2016年の5–6月および8–10月に、岩手県下閉伊郡山田町の船越大島（北緯39.40度、東経141.99度）のオオミズナギドリ繁殖地で調査を行なった。船越大島は一周約2 km、面積0.09 km<sup>2</sup>の無人島で、亜熱帯性植物タブノキ自生地の北限として岩手県の天然記念物に指定されている。調査は島の南東側のオオミ

ズナギドリコロニーで実施した (Fig. 2-1). 2016 年には, オオミズナギドリの交尾期間である 6 月に繁殖地に滞在して夜間のオオミズナギドリの巢外交尾行動を観察し, ビデオカメラで記録した. 船越大島では, 推定 1000 羽以上の成鳥が繁殖していると考えられている (Oka 2004). 本繁殖地では 2009 年から調査が継続されており, これまで捕獲された個体の右足には山科鳥類研究所経由で提供される環境省のメタルリングが装着されているため, 個体識別が可能である. 繁殖地内の巢の入り口には番号札をつけたポールを設置してあり, それぞれの巢を区別して扱っている. 番号をつけた全ての巢の上で GPS 位置情報を取得し, コロニーの地図を作成した (Fig. 2-1). オオミズナギドリの育雛期間である 8 月から 10 月に, 親鳥 338 個体, ヒナ 199 個体から羽根を採取し, 100%エタノールに入れて保存した (Fig. 2-2). 捕獲した全ての個体の右足にはメタルリングを装着し, 個体識別を行なった. 巢に出入りしていた個体は全て捕獲して羽根採取を行っており, サンプルングした個体の中にはヒナを育てている両親以外の個体も含まれている. 育雛期間は, 親鳥・ヒナともに, 捕獲時にノギスをもちいて嘴長, 嘴高, 頭長, ふしよ長を, 折り尺を用いて翼長を計測し記録した. 計測方法は Arima et al. 2014 に準拠した. バネばかり (Pesora 社製, スイス) を用いて体重の測定を行なった. ただし, 抱卵期間中の親鳥を捕獲して長く拘束するとその後の繁殖に影響が出る可能性があるため, 抱卵期に捕獲した成鳥の体サイズ計測は行わなかった. オオミズナギドリの帰巢する夜間に, 3-5 日ごとに繁殖地の見回りを行った. 巢の中に成鳥がいる場合は一時的に捕獲してリング番号を確認し, 巢に出入りした個体のリング番号を記録した. 1つの巢で 2 回以上捕まったオスメスそれぞれ 1 個体ずつを, その巢で育雛する社会的つがいと認定した. 同一巢内で同性の成鳥が 2 個体以上捕まった場合は見回りを継続し, 特定の 1 個体が他の同性個体よりも 2 回以上多く捕まった場合のみ, 社会的つがいと認定した. 各巢を利用した個体は 2014 年から 2018 年までは本研究でデータを新たに取得し, 2009 年から 2013 年までは研究室に保管されていた巣穴出入り記録を用いて解析した. 利用個体の変遷の解析時には, 巢に出入りしていたオスメス 1 羽ずつをつがいとして扱った. オスメス 1 羽ずつ捕獲され, 個体番号が分かっているつがいを数え, 巢を利用していたつがい数とした. それぞれの個体とつがいがある巣に出入りしていた年数を”継続巣利用年数”として数えた. また, 巣への定着性をはかる指標として,  $\{1 - (\text{巣を変更した回数} / \text{毎年巣を変えた} \times \text{仮定した時の回数}) \times 100\}$  で計算される巣定着率を計算した (Bried and Jouventin 2002). 巣に

出入りした成鳥が確認されているか、ヒナの存在が確認された巣をその年の繁殖に利用された巣として扱い、利用巣数を（モニタリング年数×巣数）で割ったものを、巣利用率と定義した。また、2014年から2018年にかけては、各年のヒナ生存率を、（巣立ち前に捕獲してリングを装着した数/初捕獲時に巣穴から取り出して計測した数）として算出した。

#### 粟島・宇和島のフィールド調査とサンプリング

2014–2017年の8–10月に、新潟県岩船郡粟島浦村（北緯38.27度，東経139.13度）と，山口県熊毛群上関町宇和島（北緯33.74度，東経132.03度）のオオミズナギドリ繁殖地で調査を行なった。新潟県粟島は一周およそ23 km，面積9.86 km<sup>2</sup>の有人島で，島の西部にあるオオミズナギドリ繁殖地は「粟島のオオミズナギドリおよびウミウ繁殖地」として1972年に国の天然記念物に指定されている（白井 2016，環境省 2001）。山口県宇和島は一周およそ3 km，面積0.17 km<sup>2</sup>の無人島で，島の北側と南側にオオミズナギドリのコロニーがあり，この両方のコロニーで調査を実施している（渡辺 2016）。2つの調査地でのサンプリングは，現地でオオミズナギドリ研究を進めている名古屋大学依田研究室の調査チームと，福山大学渡辺研究室の調査チームに依頼して行なった。粟島，宇和島ともに，2009年から調査が開始されており，これまで捕獲された個体の右足には山科鳥類研究所経由で配布される環境省のメタルリングが装着されているため，個体識別が可能である。粟島では推定84000羽程度，宇和島では推定数100羽程度の成鳥が繁殖していると考えられる（Oka 2004; 飯田・山本 2012）。繁殖地内の巣の入り口には番号札をつけたポールが設置され，それぞれの巣が識別されている。オオミズナギドリの繁殖期間である8月から10月，粟島では2014年から2017年にかけて，親鳥235個体，ヒナ246個体から，宇和島では2015年から2017年にかけて親鳥71個体，ヒナ77個体から羽根を採取し，100%エタノールに入れて保存した。いずれの島でも，巣に出入りしていた個体は全て捕獲して羽根採取を依頼しており，サンプリングした個体の中にはヒナを育てている両親以外の個体も含まれている。1つの巣で2回以上捕まったオスメスそれぞれ1個体ずつを子育てする社会的つがいと認定した。同一巣内で同性の親鳥が2個体以上捕まった場合は見回りを継続し，特定の1個体が他の同性個体よりも2回以上多く捕まった場合のみ，社会的つがいと認定した。片親，もしくは両親のDNAサンプリングできなかつた場合には，以後の親子鑑定解析からは除外

した。捕獲した全ての個体の右足にはメタルリングを装着し、個体識別を行なった。ヒナと親鳥の捕獲時に、ノギスを持ちいて嘴長、嘴高、頭長、ふしよ長を、折り尺を用いて翼長を計測し記録した。バネばかり（Pesora社製，スイス）を用いて体重の測定を行なった。オオミズナギドリの帰巢する夜間に、3-5日ごとに繁殖地の見回りを行った。巣の中に親鳥がいる場合は一時的に捕獲してリング番号を確認し、巣に出入りした個体のリング番号を記録した。1つの巣で2回以上捕まったオスメスそれぞれ1個体ずつを、ヒナを育てる社会的つがいと認定した。船越大島と同様の方法で、継続巣利用年数、巣定着率、巣利用率を算出した。

#### マイクロサテライトマーカーの開発

鳥類のつがい外父性研究における遺伝的手法として、先行研究では、Multi locus DNA フィンガープリント法（Jeffreys et al. 1985; Burke and Bruford 1987; Burke et al. 1989; Reeve et al. 1992），ならびにマイクロサテライト（Short Tandem repeat：STR）分析（Kraaijeveld et al. 2004 他多数）が使用されてきた。Multi locus DNA フィンガープリント法とは、制限酵素でDNAを断片化し、放射性同位体や蛍光色素で標識した特定のDNA（DNAプローブ）と断片化したゲノムDNAとのハイブリッド形成を行い、多型を検出する方法である。ヒトゲノムの解析用に作成されたDNAプローブが鳥類にも使用できたことから、鳥類の親子鑑定や血縁度解析にも用いられてきた（Botstein et al. 1980; Burke and Bruford 1987）。しかし、この手法を用いた親子鑑定や血縁度推定には、解像度に問題があり、誤った血縁関係を推定する可能性があるとして指摘されてきた。これに対し、STR分析は、数塩基の単位配列の繰り返しによって構成されたSTR領域をPCRにより増幅させ多型を検出する方法で（Jarne and Lagoda 1996）、多型性がきわめて高く（Queller et al. 1993）、特異的なプライマーを用いてPCRを行うために分析結果の再現性が高い。近年では、様々な種に特異的な複数のSTRマーカーが開発されるようになり（Denk et al. 2004; Faircloth et al. 2009 他多数）、さらに次世代シーケンサーの登場により、新規STRマーカーの開発が低コストでできるようになった（Guichoux et al. 2011）。さらには、Universal Fluorescent PCR法が開発され（Blackett et al. 2012）、安価に、効率よく、より多くのSTRマーカー分析が行えるようになってきた（Guichoux et al. 2011）。以上のことから、近年のつがい外父性の研究ではSTR分析が主流となっている（Arct et al. 2015）。

STR 分析を適用してオオミズナギドリの親子鑑定を正確に行うためには、十分な多型性を持つ特異的な STR マーカーが必要となる。しかしながら、本種の STR 領域を特異的に増幅できるプライマーはこれまで報告されていない。STR マーカーによる多型検出においては、近縁種を対象に作成されたマーカーが使用できることもあるが、多型性の低下やヌル対立遺伝子の増加が懸念されるため、高い精度で親子鑑定を行うためには、対象種に特異的なプライマーの開発が望まれる。そこでオオミズナギドリに特異的なプライマーを開発した。

プライマー開発に使用する DNA は、2014 年に船越大島において、オオミズナギドリの成鳥 1 個体から採集された羽毛サンプルから、Qiagen 社の DNeasy Blood and Tissue kit を用いて抽出した。羽根に付着していた組織を proteinase K で消化した後に、キットに付属している試薬を用いて粗全 DNA を抽出した。

STR プライマーの開発のために、抽出した粗全 DNA を使用し 2 種類のゲノムライブラリを開発した。1 つは通常のゲノミックライブラリ、もうひとつは、STR を濃縮したライブラリである。オオミズナギドリのゲノミック DNA をフラグメンテーション (NEB) による 22 分間のインキュベーションによりおよそ 1200bp~5000bp に切断した後、Rapid Library Preparation Method Manual(Roche)のプロトコルに従い、2 種類のゲノムライブラリを作成した。ライブラリの作成には NEBNext Quick DNA Library Prep Master Mix Set for 454™(NEB)と、MID タグ (Roche) を使用した。2 つのうち 1 つのライブラリは、STR を濃縮した。STR の濃縮の際は、5' 末端ビオチン化プローブ [B-ATAGAATAT(CA)<sub>16</sub>] を使用し、NimbleGen SeqCap EZChoice Library LR(Roche)のプロトコルに従った。作成したオオミズナギドリのゲノムライブラリと STR 濃縮ライブラリを混合し、デスクトップ型次世代シーケンサー GS Junior(Roche)を用いて、プロトコルに従い、マルチプレックスシーケンスを行った。シーケンスの結果から得られた、オオミズナギドリの塩基配列に対して、Clustal W ver 2.1(Larkin et al. 2007), Primer 3(Rozen et al. 2000)を包括したパイプライン、QDD ver. 3(Megléc et al. 2014)を使用して STR を含む配列を抽出し、STR 領域を増幅できるプライマーを作成した。作成された大量のプライマー候補の中から、以下の 4 つを条件として、プライマーの候補を絞り込んだ：1) 増幅産物中に 1 つの STR 領域のみを含むこと、2) Universal Fluorescent PCR 法 (Blacket et al. 2012) を用いた場合に、増幅断片のサイズ重複がなく、12 個もしくは 8 個のプライマーを組み合わせると、マルチプレックス PCR が行えること、3) プライマー配列同士の相似性がなく、目的の産物以外の PCR 産物が

生成されないこと、4) プライマーのフォワードシーケンスとリバースシーケンスの配列が相補的でなく、プライマーダイマーやヘアピン構造を作ってしまう可能性がないこと。絞り込む際には、Multiplex Manager Ver.1.2 (Holleley and Geerts 2009) を使用した。

こうして得られたプライマーセットごとに PCR を行い、増幅の有無をチェックした。PCR は、2×GoTaq GreenMix 3.5μl, 20μM primer 各 0.07μl, DNA 1.2μl, DNasefree water 2.16μl の混合溶液を調整し、温度条件 95°C 30 秒, 56°C 30 秒, 72°C 30 秒で 35 サイクル繰り返した。得られた PCR 産物を電気泳動し、目的の断片の増幅が確認されたマーカーのみを本章の解析に使用した。

また、船越大島で 2014 年に採取した成鳥 123 羽分のサンプルを用いて、調査地の船越大島の遺伝子型分布のハーディー・ワインベルク平衡 (HWE) からの逸脱と、マーカー間の連鎖不平衡からの逸脱を検定した。いずれも GENEPOP ver 4.0 (Rousset 2008) を用いて行い、マルコフ連鎖解析により有意性を推定した (10000 dememorizationsteps, 20 batches and 5000 iterations)。タイプ I エラーを避けるため、統計検定の結果から得られた P 値の棄却率については、シーケンシャル・ボンフェローニの補正を行った (Rice 1989)。GS Junior による次世代シーケンシングの結果、オオミズナギドリのゲノム・ライブラリ、ならびに STR 濃縮ライブラリから、合計 38,301 配列を得た。2 つのライブラリから得られた 38,301 リードの塩基配列のうち、100 bp 以上だった、34,729 配列中に 7,245 ケ所の STR 領域が発見され、それらの STR 領域を増幅することのできる 63,050 個のプライマー候補が得られた。それらの中から、上述の 4 つの基準を満たし、かつ多型性の認められた 39 個のプライマーを選択し、各プライマーの濃度を決定した (Appendix Table 1, Sakao et al. 2018)。

#### 各個体の遺伝子型の決定と親子鑑定

各島からサンプリングした羽根の根元組織を使用して、各個体の DNA を Quiagen 社の DNeasy Blood and Tissue kit を用いて抽出した。羽根に付着していた組織を proteinase K で消化した後に、キットに付属している試薬を用いて粗全 DNA を抽出した。上記で作成した 39 個のマーカーを用いて、Universal Fluorescent PCR 法 (Blacket et al. 2012) に基づき、12 および 8 つのプライマーセットを混合したマルチプレックス PCR を行った。マルチプレックス PCR は、前述した実験系に従って行った。2×Multiplex PCR Mix(QIAGEN) 3.5 μL, 10μM もしくは 20μM

のプライマー各 0.1~0.15  $\mu$ L, 20 $\mu$ M の蛍光プライマー各 0.1~0.5  $\mu$ L, DNase free water 1~3  $\mu$ L, DNA 10 ng~100 ng の混合溶液を調整し, 95°C 5 分, 94°C 15 秒, 59°C 15 秒, 72°C 30 秒, 60°C 30 分で, 40 サイクル繰り返した. 40 サイクル終了後, サンプルは 4°C で保存した.

得られた増幅産物を, GeneScan TM500LIZ®Size Standard(Applied Biosystem)と混合し, 3130xl Genetic Analyzer にて電気泳動することにより, 各マーカー増幅産物の断片長を個体ごとに判別した. 波形を見ながら遺伝子型の決定を行い, 全ての遺伝子座の遺伝子型を決定した. ピークが低い場合や増幅されなかった場合は再実験を行い, 2 回実験してもデータが得られなかった場合は, 遺伝子型をミッシング・データ (000) とし, その遺伝子座のデータは除外して, 以降の解析を行った.

親子鑑定は, Cervus ver3.0 (Kalinowski et al. 2007)を用いて行った. 親子鑑定時のシミュレーションに用いたパラメータは Table 2-1 に示した. 母親とヒナとの遺伝子型のミスマッチは 5%まで許容し, 全ての社会的母親が遺伝的な母親であることを確認した. Cervus では全ての父親候補個体に対して尤度推定を行って LOD score (log-likelihood ratio score)を算出し, LOD score が 0 以上の個体が父親候補個体として提示される. 父親推定の精度の指標としては, 父親, 母親, 子の 3 つ遺伝子型を比較して Trio Confidence (TC)というスコアが表示される. 本研究では, 父親推定の結果のうち, TC>0.95 で推定されたペアのみを以降の解析に使用した. 推定された父親が社会的つがいのオスと同一個体であった場合は, つがい外父性が起きていないと判断した. 推定された父親が社会的父親とは異なる個体であった場合か, 社会的父親の LOD スコアが負の値だった場合には, つがい外父性が生じたと判断した. 社会的父親を含む複数のオスの LOD スコアが 0 以上で, かつ個体間の LOD スコアに有意な差がなかった場合は, 父親不明と判断した.

#### 血縁度推定と個体群解析

社会的つがい間の血縁度推定には, GenoDive ver 2.0b27 (Meirmans and Van Tienderen 2004) の近交係数 (kinship coefficient) 推定プログラム (Loiselle et al. 1995) を用い, 親子鑑定に用いた遺伝子型のデータを使用した. 船越大島, 粟島, 宇和島それぞれで捕獲した成鳥間の血縁度を推定した. その後, 親子鑑定に使用した社会的つがい間の血縁度データを, つがい外父性が起きたグループと起き

なかったグループに分けて比較した。近交係数とは近親交配の度合いを示す数値で、親子や兄弟であれば 0.25、片親違いの兄弟であれば 0.125 となる。近交係数が負の値をとる場合、ランダムに抽出された 2 個体よりも血縁的に遠い関係であることを示しており、正の値をとる場合、ランダムに抽出された 2 個体よりも血縁的に近い関係であり、平均的な血縁レベルよりも血縁度の高い個体間でつがいになっていることを示す。

### 統計解析

つがい外父性が起きたオス/メスと起きなかったオス/メスとの体サイズ、またつがい外父性が起きたつがいと起きなかったつがい間の血縁度については、いずれも Mann-Whitney *U*-test を用いて比較した。また、繁殖地間の巣定着率、巣利用率、つがい外父性率の比較は Fisher's Exact Test を用いて比較した。全ての統計解析は R ver 3.3.3. (R Development Core Team 2017) を用いて行なった。また、全ての統計解析で有意水準は  $p < 0.05$  とした。

## 結果

### 1 船越大島

#### 巢外交尾行動

2015 年の 6 月 1–2 日に、船越大島のオオミズナギドリ繁殖地で行動観察を行なった。その結果、巢外でオスがメスに近づき交尾をしようとして上に乗ったあとに、メスが暴れてオスから逃げ出し、交尾を拒絶する行動が 2 例観察された。このことから、オオミズナギドリではメスがオスの交尾を拒絶し逃げ出すことができるということが明らかになった。また、1 羽のオスを 2 時間観察し続けたところ、巢外でメスと交尾した 40 分後に、他のメスと交尾する様子が観察された (Sakao et al. 2018 の supplemental video data)。

#### 巣利用遷移とつがい継続年数

船越大島での調査が開始された 2009–2013 年までの共同研究者によるモニタリングと、2014–2018 年までの本研究でのモニタリングにより、合計 122 巣の出入り個体のリング番号を記載した (Appendix Table 2)。2009 年から 2018 年までに巣を利用したつがいは 201 ペアだった。このうち、2 年以上継続して特定の巣を利用していたつがいは 89 ペアだった (Appendix Table 2)。2 年以上継続して同じ



巣を使ったオスは 103 個体，メスは 110 個体であった。また，平均巣継続使用年数はオスメスともに 3.2 年で，3 年ほど巣を利用した後に他の巣につがいで移動し，利用開始をする場合があった。また，同一個体のメスが 1 つの巣を使い続けながら，つがい相手が入れ替わったのが 7 例，同一個体のオスが 1 つの巣を使い続けながら，つがい相手が入れ替わったのが 7 例観察された。つがいを継続しながら巣のみ変更した例は 4 例観察された。また，巣定着率は 74.5%であり，他種巣穴性海鳥平均の 81.1%よりも低い結果となった (Table 2-2, Fig. 2-3)。

### 父性鑑定

2014 年から 2016 年にかけて，社会的つがいが認定できた巣のヒナを対象として，社会的父親と遺伝的父親が一致するかどうかを調べるために父性鑑定を行った (Table 2-3)。2014 年には 49 つがい，2015 年には 23 つがい，2016 年には 41 つがいの親子鑑定を行い，合計 113 つがいのヒナの父親推定を行った。このうち，12 ペアは 2 年間，9 ペアは 3 年間同じつがいで繁殖していた。113 羽のヒナのうち，72 羽では社会的父親が遺伝的父親と一致した。しかし，25 羽では社会的父親の LOD スコアが他の父親候補個体と類似しており，どの個体の LOD スコアも他個体と有意な差がなかったため，遺伝的父親を推定することができず，鑑定不能とした。16 羽では，社会的父親とは別のオスが遺伝的父親として推定され，つがい外父性によって生まれたヒナであることが明らかになった。つがい外父性によって生まれたヒナも，オスからの給餌を止められることはなく，つがい内父性のヒナと同様に 10 月の巣立ちまで成長していた (Table 2-4)。

### 成鳥の体サイズ

つがい外父性の起きたオスと起きなかったオス，起きたメスと起きなかったメスとの間で体サイズの差があるかどうかを比較し，Mann-Whitney U test によって検定を行った。その結果，つがい外父性が起きたオスは，起きなかったオスに比べて嘴長・頭長・翼長が有意に短いことが明らかになった (Fig. 2-4)。つがい外父性が起きたメスと起きなかったメスとの間に有意な体サイズ差はなかった (Fig. 2-5)。また，いずれの体サイズ指標においても，つがい間の有意な相関は見られなかった (Fig. 2-6, Table 2-5)。

### 社会的つがい間の血縁度

親子鑑定に使用したつがい間の血縁度を推定し、つがい外父性が起きたグループと起きなかったグループに分けて比較した。その結果、2群間には血縁度の有意な差はなく ( $p=0.21$ ,  $U=392$ , Mann-Whitney  $U$ -test), いずれのグループも中央値が0以下であった (Fig. 2-7)。

## 2. 粟島・宇和島

### 巣利用遷移とつがい継続年数

粟島では2014年から2017年まで、宇和島では2009年から2017年までの巣への出入り記録を利用し、各個体の巣利用の遷移とつがい継続年数を解析した (Appendix Table 3, Appendix Table 4)。粟島で2年以上続いたつがいの平均継続年数は2.4年、2年以上同じ巣穴を使ったオスの平均継続巣利用年数は2.3年、メスは2.3年だった。宇和島では、つがいの平均継続年数は2.4年、オスの平均継続巣利用年数は3.0年、メスは3.0年となった。また、粟島の巣定着率は78.8%、宇和島の巣定着率は78.2%だった (Table 2-2)。

### 父性鑑定

粟島では2014–2017年に得た合計125羽のヒナに対して、宇和島では2015–2017年に得た合計47羽のヒナの父性鑑定を行なった。その結果、粟島では0–10%の割合でつがい外父性が起きており (Table 2-6)、宇和島ではつがい外父性が全く起きていないことが明らかになった (Table 2-7)。

### 成鳥の体サイズ

粟島でつがい外父性が起きたオスのうち、体サイズが計測されていた個体は2個体しかいなかった。つがい外父性が起きたオスの体サイズと、つがい外父性が起きなかったオス全体の体サイズとを Wilcoxon signed rank test で比較した結果、嘴長、頭長、翼長は2個体ともつがい外父性が起きなかったオスよりも有意に短かった (Table 2-8)。嘴の厚さ、ふしょ長については2個体で結果がばらついた。一方、つがい外父性が起きたメスと起きなかったメスの体サイズを同様の方法で比較したところ、嘴の厚さだけがつがい外父性の起きた2個体のメスで有意に小さく、それ以外の形質では結果がばらついた (Table 2-9)。粟島の社会的つがい間の体サイズをプロットし、オスの体サイズとメスの体サイズとの相関

を調べたが、いずれの形質についても有意な相関は見られなかった (Fig. 2-8, Table 2-10). また、宇和島ではつがい外父性が起きていなかったため、つがい外父性の起きた個体と起きなかった個体の体サイズ比較は行わなかった. 宇和島の社会的つがい間の体サイズをプロットし、つがい間の体サイズの相関を調べたが、いずれの形質についても有意な相関は見られなかった (Fig. 2-9, Table 2-11).

#### 社会的つがい間の血縁度

粟島のつがい間血縁度を推定し、つがい外父性が起きたつがいと起きなかったつがいの血縁度を比較した. つがい外父性が起きたつがいの血縁度の中央値は 0.031, 起きなかったつがいの血縁度の中央値は 0.01 で、両者の間に有意な差は見られなかった ( $p=0.86$ ,  $U=306.5$ , Mann-Whitney  $U$ -test, Fig. 2-10). 宇和島ではつがい外父性が起きていなかったが、社会的つがい間の血縁度を推定したところ血縁度の中央値は 0.014 であった.

#### 船越大島・粟島・宇和島におけるつがい外父性率比較

船越大島, 粟島, 宇和島におけるつがい外父性率は、それぞれ 14.2%, 5.6%, 0% であり、つがい外父性率は島によって有意に異なることが明らかになった (Fisher's Exact Test,  $p = 0.0039$ ).

#### 考察

##### 船越大島におけるつがい外父性率

船越大島では、2014 年から 2016 年にかけて、10.2%から 19.5%のつがい外父性率を記録した. これはつがい外父性が頻繁に起きている陸生鳥類 (平均 11.8%, Appendix Table 5, Griffith et al. 2002) と同程度で、一般につがい外父性率が低いといわれ、平均つがい外父性率が 6.5%である海鳥の中では比較的高い割合であるといえる (Quillfeldt et al. 2011). 海鳥は夫婦共にヒナに給餌し、父親の育雛努力がヒナの巣立ちに不可欠であるため、ヒナがつがい外交尾によって産まれたことを社会的父親が認識した場合、オスが育雛努力を減らしてヒナが死亡するリスクがある. そのために、海鳥ではつがい外父性はあまり起きていないと考えられてきた (Griffith et al. 2002). しかし、本繁殖地で死亡したヒナはいずれも、つがい外父性によって生まれたヒナではなく、つがい外父性で生まれたヒナは

巣立ち直前まで成長し続けていた。このことから、オオミズナギドリのオスは、つがい相手のつがい外交尾は認識しておらず、自身の育てているヒナが自分の遺伝的な子供であるかどうかを判別することはできないと考えられる。つがい外交尾と見られる行動は巣の外で頻繁に起きており、巣の中に他個体が侵入してきて交尾する様子は見られなかった（吉田 1981, 坂尾 pers. obs.）。オオミズナギドリのつがいは、同時に島に戻ってきたときは巣内で共に過ごす。巣を出て行く時間は異なり、巣外の地上では別々に行動していると考えられる。さらに、交尾期間のオスとメスは採餌海域が異なる（Yamamoto et al. 2011）ことから、基本的に巣から外に出ると一緒には行動していないことがわかる。このことから、オスはつがい相手のメスが地上で他個体と交尾していても認識することはなく、つがい外父性には気がついていないと考えられる。また、行動観察の結果から、メスはオスの交尾を拒絶できることが明らかとなった（Sakao et al. 2018, supplemental video）。交尾が成立するためにはメスが尾を上げて交尾を受け入れる必要があるため、つがい外父性が起きたメスのつがい外交尾は強制的に起きたわけではなく、メスの意図の元生じていたことが示唆された。

本研究では、つがい外父性によって生まれたヒナのうち、遺伝的な父親を推定できたのは 4 個体だけだった。船越大島の調査地では 121 巣に番号を振り、出入りする個体に足環をつけて識別しているが、繁殖している個体は推定 1000 羽以上おり（Oka 2004）、全個体を識別し、DNA サンプルを集めているわけではないため、遺伝的父親が推定できなかった。つがい外子の一部は、番号を振った巣ではない巣のつがいオスか、自身はつがいを作らず、繁殖地に入出入りしているオスが遺伝的父親であると考えられる。

#### 各島の巣穴利用率

一般的に海鳥は巣やなわばりへの定着性が高く、ミズナギドリ目鳥類では平均定着率は 81.1%、その中でも巣穴性海鳥の平均定着率は 88.2%である（Table 2-12, Bried and Jouventin 2002）。一方で船越大島のオオミズナギドリの巣穴定着率は 75.5%と他の種に比べて低く、さらに粟島と宇和島の巣定着率はそれぞれ 78.9%と 78.2%で、こちらも一般的な巣穴性海鳥よりも低い値となっていた。また、船越大島、粟島、宇和島の 3 つの島間で巣定着率に有意な差はなかった（Table 2-2, Fisher's Exact Test,  $p = 0.88$ ）ことから、オオミズナギドリは全体として他種海鳥よりも巣穴への定着性が低いことから、繁殖地内で使う巣穴を変えなが

ら繁殖を続けていると考えられる。各島の巣穴の利用率は、3つの島間で有意な差がみられ、船越大島で最も高く、ついで粟島、最も低いのが宇和島という結果になった (Table 2-2,  $p < 0.05$ )。海鳥にとって巣穴を保持すること、巣穴を変更することには様々な利益とコストがあると考えられている (Bried and Jouventin 2002, Table 2-13)。巣穴を変更すると繁殖開始が遅れたり、そもそも巣穴を獲得できなくなったりする可能性がある。一方で新しく質のよい巣穴を手に入れて繁殖成功率を高められる可能性もある。本研究で見られた巣穴定着性の低さは、繁殖地ごとに異なる原因で起きている可能性がある。まず船越大島では、Appendix Table 2 に示した通り、巣を利用している社会的つがいではない成鳥の出入りが多く見られている。巣穴利用率の高さや、社会的つがい以外の個体の巣への出入りは、その繁殖地での巣穴をめぐる競争率の高さを示していると考えられ (Ramos et al. 1997)、これら3つの繁殖地の中では船越大島がもっとも巣穴をめぐる競争が強く働いていると考えられる。このような状況下では、越冬終了後の繁殖地への飛来タイミングが遅れたり、繁殖地に戻ってくる頻度が下がったりすることによって、同種他個体による巣穴の乗っ取りが容易に起きると考えられるため (Bried et al. 2010)、継続して巣穴を使い続けることが難しい状況下にあると考えられる。しかし、調査を開始した2009年から2018年まで8-9年間同じ巣を使い続けていたつがいもいることから、巣を保持する能力には個体差があり、同じ巣を使い続けられる個体の方が、繁殖成功率が高いことが予測される (Bried and Jouventin 2002)。

一方で、粟島と宇和島の巣利用率は船越大島よりも低い結果となった。粟島は推定生息羽数が84000羽と3つの繁殖地の中で最も多いが、粟島は3つの島の中で面積が最も大きく、島の中に繁殖地が4箇所あることから、船越大島に比べると各コロニーで繁殖している個体密度は低いと考えられる。また巣利用率の低さ、繁殖個体以外の出入りの少なさからも、巣穴をめぐる競争は船越大島ほど強く働いていなかったと考えられる。

#### 巣穴をめぐる競争とつがい外父性

先行研究では、ユキドリ (*Pagodroma nivea*) の配偶者選択に利用可能な巣数が大きく影響していることが明らかになっている。ユキドリはほとんど離婚しないが、これは離婚に伴って巣とつがい相手を再度探すコストが非常に大きいためである (Jouventin and Bried 2001)。このようにメスがつがい相手を十分に選り

好みすることができない状況下では、メスはつがい外父性によって配偶者選択の結果を調整していると考えられている。巣穴をめぐる競争が強い環境ではメスはつがい相手を見つけて巣を確保することを優先するため、巣を持っているオスであれば、メスは社会的つがい相手として選ぶと考えられる。その後、体が大きいなどの特徴を持つ良いオスとつがい外交尾をすることで、繁殖他のため巣を確保しつつ良い遺伝子を持つ子供を残そうとしている可能性がある (Jouventin and Bried 2001)。オニミズナギドリでも、巣数に対して繁殖個体数が多く巣をめぐる競争が激しい繁殖地では、つがい外父性率が高いという報告がある (Bried et al. 2010)。本研究で得られた巣穴利用率や巣へ出入りする個体の記録からも、船越大島の巣をめぐる競争は他の 2 つの繁殖地に比べて激しいと考える。このことから、船越大島で観察された比較的高いつがい外父性率は、巣をめぐる競争が激しく、社会的つがい形成時にメスがつがい相手を選び好みすることができず、メスがつがいのオスよりも良い形質を持つ相手とのつがい外交尾を行なった結果として起きた可能性がある。一方で、粟島では巣穴利用率が船越大島よりも低く、巣穴をめぐる競争が船越大島よりも弱いために、つがい形成時に配偶者選択を十分に行うことができ、メスは良いオスとつがいになることができたためにつがい外父性率が低くなっていると考えられる。宇和島は繁殖個体数が他の 2 島に比べて少なく、つがい外交尾相手と会う機会も少ないことが予測される。これらの要因が各島のつがい外父性率の差に影響を及ぼしたと考えられる。

#### つがい外父性と体サイズ

雌雄間の体サイズ差が顕著なワタリアホウドリ (*Diomedea exulans*) では、10.8%の割合でつがい外父性が起きている (Jouventin et al. 2007)。ワタリアホウドリのオスはメスよりも 20.4%体重が重く (Shaffer et al. 2001)、強制交尾を拒絶することによってメスの身体が傷つくリスクがあるため、メスは強制交尾を受け入れるためと考察されている。しかし、この先行研究では交尾行動の観察は行なっておらず、メスが強制交尾に対して具体的にどのように反応していたかはわかっていない。鳥類の交尾は総排出口を擦り合わせて行われるため、メスが尾を上げて交尾に協力しないとオスは交尾を完遂することができない。例えばハジロアホウドリでは、オスがメスに強制的に乗って交尾を試みた場合にはメスは尾を上にあげずに交尾が終了し、オスとメスの総排出口をすり合わせる行動はなく、

交尾が全て失敗に終わったとする報告がある (Abbott et al. 2006). このように多くの鳥類ではメスが交尾の主導権を握っており、つがい外交尾を受け入れるかどうか、メスに利益があるかどうかによって決まっていると考えられている (Petrie and Kempenaers 1998). また、他種海鳥でもメスが尾を下げることで総排出口の接触を妨げ、強制交尾を拒絶することができることが明らかになっている (Abbott et al. 2006; Wojczulanis-jakubas et al. 2009). オオミズナギドリのオスの体重はメスよりも 17%程度重いことが知られているが (Arima et al. 2014; Yamamoto et al. 2016), 行動観察の結果からメスは交尾を拒絶できることがわかっている. また、つがい外子を産んだメスと産まなかったメスとの間に体サイズの有意な差はなかったため、体の小さなメスが強制交尾に逆らえなかったためにつがい外子を産んだ可能性は低い. これらのことから、つがい外父性は、メスが交尾相手を積極的に探して起きているか、少なくともメスがつがい外交尾を拒絶せずに受け入れることで起きていると考えられる.

オオミズナギドリでは、Fig. 2-4 や Table 2-8 で示したように、父性を失ったオスは他のオスに比べて嘴と羽根の長さが短いという特徴があった. このように、オスの体サイズとつがい外父性との関連は陸生鳥類と (Kempenaers et al. 1997; Verboven and Mateman 1997; Hutchinson and Griffith 2008; Wells et al. 2015), 海鳥では近縁種のオニミズナギドリでも確認されている (Bried et al. 2010). オニミズナギドリでは、採餌場所に雌雄差がなく、嘴長が採餌行動に影響を及ぼさないこと、また嘴長の長いオスが同種間の争いに有利であることから、嘴長は性淘汰を受けた形質と考えられている (Navarro et al. 2009). オオミズナギドリの体サイズにも前述のように性的二型があり、嘴の長さも雌雄で有意に異なる. 育雛期間のオオミズナギドリの採餌場所には雌雄差はないこと (Yamamoto et al. 2011), またオオミズナギドリでは巣穴をめぐるオス間の競争があることが予測されること (第3章 行動観察) から、オニミズナギドリと同様に、嘴長の性的二型も性淘汰によって形成された可能性がある. 鳥類では、メスが体サイズの大きなオスを選び好みする種がいることから、オオミズナギドリでは体サイズの小さなオスと社会的つがいになったメスがつがい外交尾を行い、結果として体サイズの小さなオスが父性を失っていたと考えられる. 鳥類において嘴が長いオスは縄張り争いやメスをめぐる争いで有利であることから (Székely et al. 2000; Bried et al. 2010; Shirai et al. 2013), メスは体の大きなオスとの間に子孫を残すためにつがい外交尾を行っていた可能性がある. しかし今回の研究では、フィー

ルド調査後に親子鑑定を行うまでヒナの遺伝的父親が誰なのかがわからなかったため、つがい外父性を獲得したオスを調査中に突き止めることはできなかった。つがい外父性を獲得したオスの体サイズデータがないために、メスがつがい相手のオスよりも体サイズの大きな個体と交尾していたかどうかを明らかにすることはできなかった。

一方で、嘴の短いオスは同種間の争いに勝つことができず、つがい相手のメスと他のオスとの交尾を防げなかったという可能性も考えられる。Bried (2010)によれば、オオミズナギドリではつがい内交尾が巣外でも起きており、他のオスがつがいの交尾を妨害する様子が観察されたことから、体サイズの小さなオスはつがい内交尾を妨害されやすく、結果として父性を失ったのではないかと考察している (Hutchinson and Griffith 2008; Bried et al. 2010)。一方、本研究対象種のオオミズナギドリでは、つがい内交尾は巣内で観察され、1晩に何度も行われていることがわかっている。この行動については第3章で詳しく記述する。さらに、他個体が巣内に侵入して交尾を妨害する行動は観察されていない (坂尾 pers. obs.) ことから、嘴の小さなオスがオス間競争に敗れたために父性を失ったとは考えづらい。また、前述のように、オオミズナギドリのつがいは巣外に出ると別々に行動するため、オスがつがい相手のメスを守るために巣の外で他のオスと争うことは考えにくい。このことから、オオミズナギドリにおいて、長い嘴は同種間争いよりも巣の防衛に有利と考えられ、今回見られた体サイズの小さなオスが父性を失うという傾向は、メスがつがい外交尾を積極的に行ったか、もしくは体サイズが大きいなど魅力的なオスからのつがい外交尾を受け入れたために起きたと考えられる。

#### つがい間の血縁度

つがい外父性が起きる要因の1つとして、つがい間の血縁度の高さが検証されてきた (Blomqvist et al. 2002; Arct et al. 2015; Griffith 2015)。これはつがい間の血縁度が高い場合に、メスが血縁度の遠い相手を選んで交尾し子孫を残すためにつがい外交尾が行われると考えられている。実際に、つがい間の血縁度とつがい外父性の起きやすさについてレビューした論文では、つがい外父性の起きやすさとつがい間血縁度との間に有意な関連が見られたと報告している (Arct et al. 2015)。しかしオオミズナギドリでは、つがい外父性が起きたつがい、起きなかったつがい間の血縁度は共に低く、近交係数の中央値が0以下であることから、



親子, 兄弟, 親戚などの血縁関係にはない個体同士がつがいになっていると考えられる. この結果は粟島でも同様に, つがい外父性のあった社会的つがい間の血縁度はつがい外父性の起きなかったつがい間の血縁度と有意な差はなかった. 以上のことから, オオミズナギドリをつがい外父性は血縁関係にある個体との間に子孫を残すことを避けて起きているのではないことが明らかになった.

**Table 2-1** 親子鑑定シミュレーションに用いたパラメータ一覧

Simulation Parameters	
Number of offspring	10000
Number of Candidate Fathers	59
Proportion of candidate fathers sampled	0.6
Proportion of loci typed	0.9
Proportion of loci mistyped	0.05
Error rate in likelihood calculations	0.05
Minimum number of typed loci	28
Confidence determined using	Delta
Relaxed confidence level	80
Strict confidence level	95

**Table 2-2** 船越大島と粟島宇和島の巣利用状況

	モニタリング 期間	モニタリング 巣数	巣変更 可能回数	実際の 巣変更回数	巣定着率 (%)	巣利用 可能回数	実際の 巣利用回数	巣利用率 (%)
船越大島	2009-2018	110	642	153	76.2	915	553	60.4
粟島	2014-2017	118	118	25	78.8	391	183	46.8
宇和島	2010-2017	81	142	31	78.2	648	231	35.6
島間の差					$p = 0.88$	$p = 6.6 \times 10^{-8}$		

巣利用可能回数は、使用可能な巣数×モニタリング年数で算出した。

**Table 2-3** 船越大島の親子鑑定に用いたヒナ数と親子鑑定結果

年	社会的父親の遺伝子型が わかっているヒナ数	つがい内子数	鑑定不能	つがい外子数	つがい外子の割合 (%)
2014	49	38	7	4	8.2
2015	23	8	11	4	17.4
2016	41	26	7	8	19.5
合計	113	72	25	16	14.2

Cervus による父親推定で育ての父親の LOD スコアが他の個体の LOD スコアと有意な差がなかった場合はつがい内子なのかつがい外子なのか判別できないため、鑑定不能としてカウントした。

**Table 2-4** 船越大島で父性推定を行ったペアのヒナ生存率

	2014	2015	2016	2017	2018
初計測 (羽)	68	49	64	32	38
リング装着 (羽)	42	35	51	32	38
死亡確認 (羽)	2	3	1	0	0
消息不明 (羽)	24	11	12	なし	なし
生存率 (%)	61.8	71.4	79.7	100	100

生存率は、10月末のリング装着時に生存していた個体数を初計測時の個体数で割って算出した。リング装着時に不在だった個体は、調査終了時から10月末までの間にすでに巣立っている可能性もある。

**Table 2-5** 船越大島のオスメスの体サイズと社会的つがい間の相関

計測項目		オス	メス	つがい数	r	p 値
嘴長	(mm)	52.1	48.2	20	0.07	0.71
嘴の厚さ	(mm)	12.6	11.3	20	-0.14	0.48
頭長	(mm)	104.7	98.3	20	0.06	0.78
ふしよ長	(mm)	53.6	51.8	20	0.30	0.14
翼長	(mm)	324	318	20	0.25	0.22

オスメスそれぞれの体サイズ計測値を性別ごとにまとめ、中央値を示した。rはスピアマンの順位相関係数、p値はスピアマンの順位相関テストの結果を示している。

**Table 2-6** 栗島の親子鑑定結果

年	社会的父親の遺伝子型が わかっているヒナ数	つがい内子数	鑑定不能な ヒナ数	つがい外子数	つがい外子の割合 (%)
2014	30	25	2	3	10
2015	23	21	1	1	4.3
2016	32	29	3	0	0
2017	40	37	0	3	7.5
合計	125	112	6	7	5.6

Cervus による父親推定で育ての父親の LOD スコアが他の個体の LOD スコアと有意な差がなかった場合はつがい内子なのかつがい外子なのか判別できないため、鑑定不能としてカウントした。

**Table 2-7** 宇和島の親子鑑定結果

年	社会的父親の遺伝子型が わかっているヒナ数	つがい内子数	鑑定不能な ヒナ数	つがい外子数	つがい外子の割合 (%)
2015	16	16	0	0	0.0
2016	18	17	1	0	0.0
2017	13	11	2	0	0.0
合計	47	44	3	0	0.0

Cervus による父親推定で育ての父親の LOD スコアが他の個体の LOD スコアと有意な差がなかった場合はつがい内子なのかつがい外子なのか判別できないため、鑑定不能としてカウントした。



**Table 2-8** 栗島のつがい外父性が起きたオスと起きなかったオスの体サイズ比較

計測項目		つがい外父性の 起きなかったオス	つがい外父性が 起きたオス 1	<i>p</i> 値	つがい外父性が 起きたオス 2	<i>p</i> 値
嘴長	(mm)	51.7	51.1	<b>0.04</b>	50.7	<b>0.0014</b>
嘴の厚さ	(mm)	12.9	12.3	<b>5.1×10<sup>-9</sup></b>	13.3	0.99
頭長	(mm)	105.3	103.4	<b>9.3×10<sup>-7</sup></b>	101.4	<b>1.35×10<sup>-10</sup></b>
ふしょ長	(mm)	53.4	51.2	<b>1.28×10<sup>-10</sup></b>	53.9	0.99
翼長	(mm)	323	308	<b>1.0×10<sup>-10</sup></b>	320	<b>0.0007</b>

栗島のつがい外父性が起きなかったオスの体サイズ計測値(中央値, N=54)と、つがい外父性が起きたオス 2 個体の計測値を比較した。つがい外父性が起きたオス 1 個体ずつの計測値とつがい外父性が起きなかったオスの計測値とを Wilcoxon signed rank test で検定した *p* 値を記載した。

**Table 2-9** 栗島のつがい外父性が起きたメスと起きなかったメスの体サイズ比較

計測項目		つがい外父性の 起きなかったメス	つがい外父性が 起きたメス 1	<i>p</i> 値	つがい外父性が 起きたメス 2	<i>p</i> 値
嘴長	(mm)	47.4	48.6	1.00	45.3	<b>1.68×10<sup>-10</sup></b>
嘴の厚さ	(mm)	11.6	10.2	<b>1.35×10<sup>-10</sup></b>	11.3	<b>0.03</b>
頭長	(mm)	98.8	98.3	0.38	97.2	<b>9.9×10<sup>-6</sup></b>
ふしょ長	(mm)	51.3	52.0	1.0	50.1	<b>2.6×10<sup>-7</sup></b>
翼長	(mm)	312	314	0.98	320	1.0

栗島のつがい外父性が起きなかったメスの体サイズ計測値(中央値, N=54)と、つがい外父性が起きたメス 2 個体の計測値を比較した。つがい外父性が起きたメス 1 個体ずつの計測値とつがい外父性が起きなかったメスの計測値とを Wilcoxon signed rank test で検定した *p* 値を記載した。

**Table 2-10** 粟島の社会的つがい間の体サイズ相関

計測項目	オス	メス	つがい数	r	p 値
嘴長 (mm)	51.6	47.4	56	0.008	0.94
嘴の厚さ (mm)	12.9	11.5	56	-0.04	0.76
頭長 (mm)	105.1	98.7	56	-0.17	0.23
ふしょ長 (mm)	53.4	51.3	56	0.20	-0.18
翼長 (mm)	323	312	56	0.08	0.59

オスメスそれぞれの体サイズ計測値を性別ごとにまとめ、中央値を示した。r はスピアマンの順位相関係数、p 値はスピアマンの順位相関テストの結果を示している。

**Table 2-11** 宇和島の社会的つがいの体サイズと相関係数

計測項目	オス	メス	つがい数	r	p 値
嘴長 (mm)	49.5	46.1	9	-0.43	0.25
嘴の厚さ (mm)	12.3	10.1	9	0.59	0.09
頭長 (mm)	102.8	96.8	9	0.13	0.74
ふしよ長 (mm)	52.3	49.0	9	0.08	0.83
翼長 (mm)	322	312	9	0.41	0.27

オスメスそれぞれの体サイズ計測値を性別ごとにまとめ、中央値を示した。r はスピアマンの順位相関係数、p 値はスピアマンの順位相関テストの結果を示している。

**Table 2-12** ミズナギドリ目鳥類の巣穴への定着性とつがい相手への定着性

学名	種名	巣定着性 (%)	つがいの定着性 (%)	繁殖地	巣の種類
<i>Diomedea exulans</i>	ワタリアホウドリ	20.0	ND	South Georgia	地上性
<i>Diomedea exulans</i>	ワタリアホウドリ	28.9	95.1	Iles Crozet	地上性
<i>Diomedea amsterdamensis</i>	アムステルダムアホウドリ	ND	97.9	Amsterdam Is.	地上性
<i>Diomedea immutabilis</i>	コアホウドリ	ND	97.9	Midway Atoll	地上性
<i>Phoebastria fusca</i>	ススイロアホウドリ	41.1	94.8	Iles Crozet	地上性
<i>Diomedea chlororhynchos</i>	ニシキバナアホウドリ	92.6	90.6	Amsterdam Is.	地上性
<i>Diomedea bulleri</i>	ニュージーランドアホウドリ	67.0	ND	The Snares	地上性
<i>Diomedea chrysostoma</i>	ハイガシラアホウドリ	ND	96.3	Campbell Is.	地上性
<i>Diomedea melanophris melanophris</i>	マユグロアホウドリ	74.1	92.3	Iles Kerguelen	地上性
<i>Diomedea melanophris melanophris</i>	マユグロアホウドリ	93.5	74.1	South Georgia	地上性
<i>Diomedea melanophris impavida</i>	キャンベルアホウドリ	ND	95.5	Campbell Is.	地上性
<i>Pagodroma nivea</i>	ユキドリ	89.8	88.3	Terre Adelie	地上性
<i>Daption capense capense</i>	マダラフルマカモメ	88.0	85.0	Terre Adelie	地上性
<i>Daption capense capense</i>	マダラフルマカモメ	84.0	73.0	South Orkney Is.	地上性
<i>Daption capense australe</i>	Cape Petrel	97.5	97.3	The Snares	地上性

<i>Fulmarus glacialoides</i>	ギンフルマカモメ	82.5	77.1	Terre Adelie	地上性
<i>Fulmarus glacialis</i>	フルマカモメ	93.4	96.9	Orkney Is.	地上性
<i>Macronectes giganteus</i>	オオフルマカモメ	59.0	80.8	Terre Adelie	地上性
<i>Macronectes giganteus</i>	オオフルマカモメ	92.9	ND	South Orkney Is.	地上性
<i>Pelecanoides urinator</i>	モグリウミツバメ	81.6	92.8	Iles Kerguelen	巣穴性
<i>Pterodroma lessonii</i>	メグロシロハラミズナギドリ	96.6	91.2	Iles Kerguelen	巣穴性
<i>Pterodroma macroptera</i>	ハネナガミズナギドリ	80.2	87.5	Iles Kerguelen	巣穴性
<i>Pterodroma inexpectata</i>	マダラシロハラミズナギドリ	96.9	>83	The Snares	巣穴性
<i>Pterodroma phaeopygia</i>	ガラパゴスシロハラミズナギドリ	96.7	ND	Galapagos Is.	巣穴性
<i>Calonectris diomedea borealis</i>	オニミズナギドリ	91.4	94.0	Salvages Is.	巣穴性
<i>Calonectris diomedea diomedea</i>	Scopoli's shearwater	95.9	96.4	Crete	巣穴性
<i>Puffinus puffinus</i>	マンクスミズナギドリ	93.3	90.3	Skokholm Is.	巣穴性
<i>Puffinus tenuirostris</i>	ハシボソミズナギドリ	ND	82.2	Bass Strait	巣穴性
<i>Procellaria aequinoctialis</i>	ノドジロクロミズナギドリ	80.5	93.7	Iles Crozet	巣穴性
<i>Procellaria parkinsoni</i>	クロミズナギドリ	ND	88.0	New Zealand	巣穴性
<i>Procellaria cinerea</i>	オオハイイロミズナギドリ	90.2	95.9	Iles Kerguelen	巣穴性
<i>Bulweria bulwerii</i>	アナドリ	63.0	78.5	Salvages Is.	巣穴性
<i>Halobaena caerulea</i>	アオミズナギドリ	88.3	80.0	Iles Kerguelen	巣穴性

<i>Pachyptila belcheri</i>	ハシボソクジラドリ	87.5	79.2	Iles Kerguelen	巣穴性
<i>Pachyptila desolata</i>	ナンキョククジラドリ	86.5	88.0	Iles Kerguelen	巣穴性
<i>Pachyptila turtur</i>	ヒメクジラドリ	87.0	ND	Whero Is.	巣穴性
<i>Oceanites oceanicus</i>	アシナガウミツバメ	ND	80.0	South Orkney Is.	巣穴性
<i>Hydrobates pelagicus</i>	ヒメウミツバメ	ND	77.3	Skokholm Is.	巣穴性
<i>Oceanodroma leucorhoa</i>	コシジロウミツバメ	95.0	ND	Maine, U.S.A.	巣穴性
	全体平均	81.1	88.4		
	巣穴性海鳥平均	88.2	87.2		

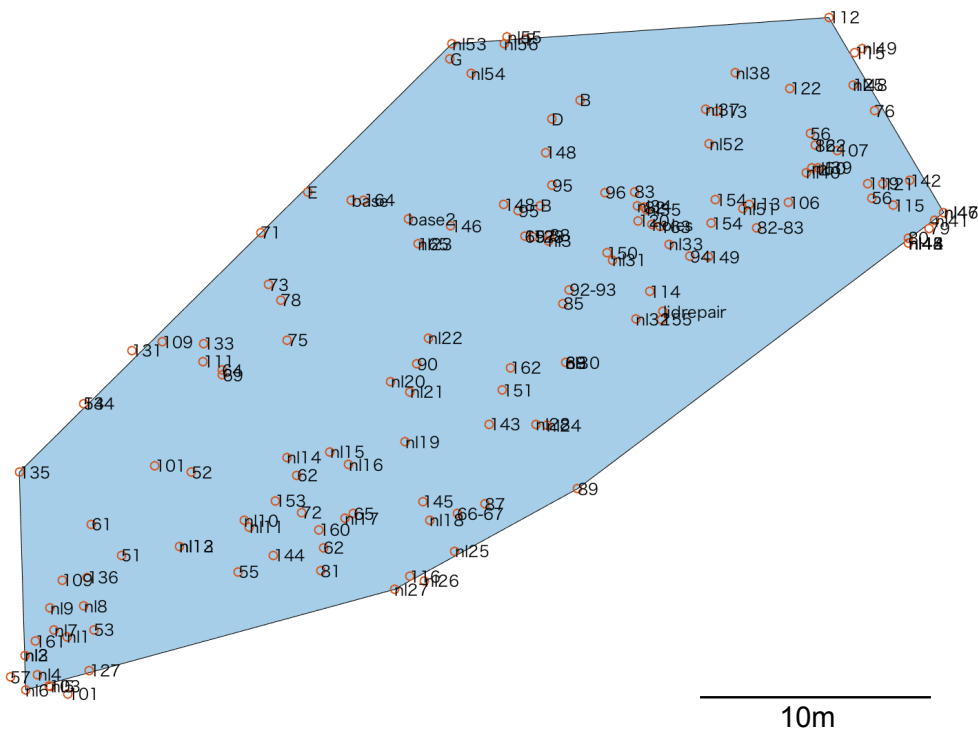
Bried and Jouventin 2002 より改変

**Table 2-13** 巣穴への定着と巣変更の利益とコスト

	利益	コスト
巣への 定着性が高い	繁殖成功が上がる	悪い場所に定着すると 繁殖成功が下がる
	隣人や将来のつがい相手を知っている	つがい相手と別れた時に 繁殖しづらい
	巣をめぐる競争で優占できる	巣の防衛コスト
	つがい相手と再会しやすい	
巣を変える	より質の高い場所で繁殖できる	死亡率があがる
	新しい場所で繁殖成功度を上げることができる	繁殖開始が遅れる
		新しい場所を開拓するコスト 巣やなわばりを獲得できない 可能性がある

Bried and Jouventin 2002 より改変





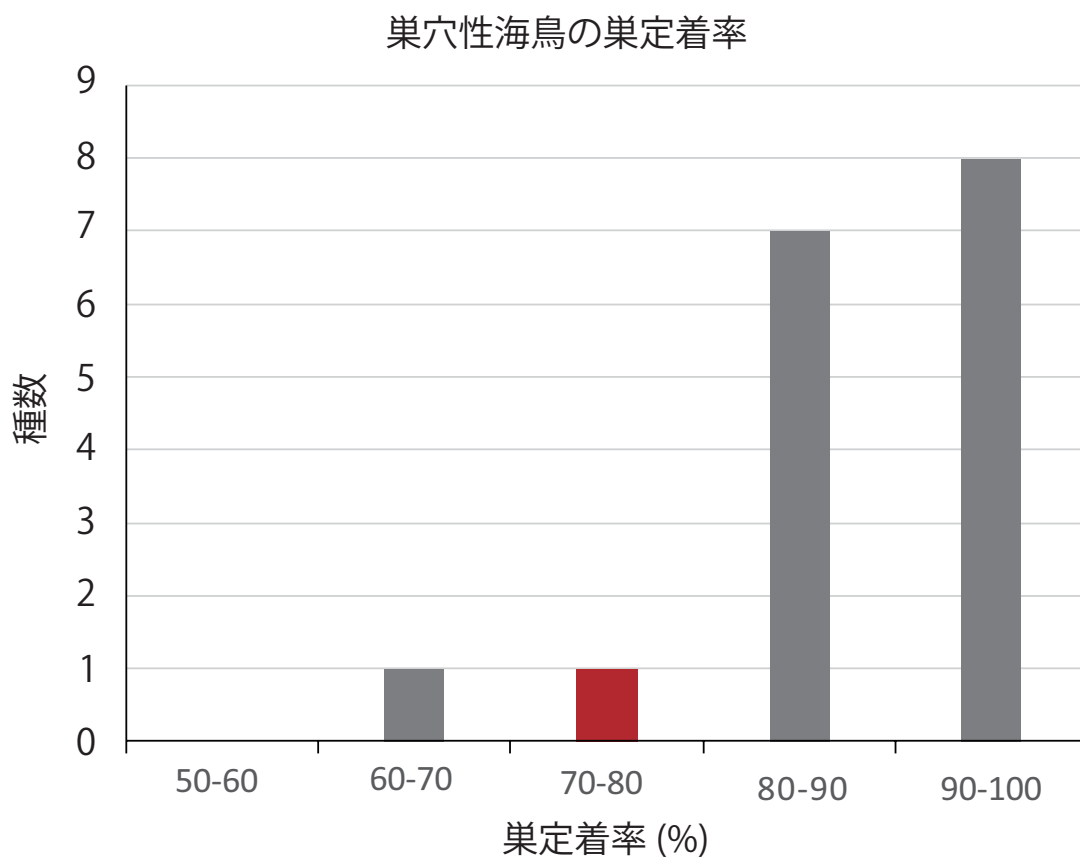
**Fig. 2-1**

船越大島の全景と繁殖地内の巣地図. 写真内の赤丸が調査地. 数字は巣番号を表す.



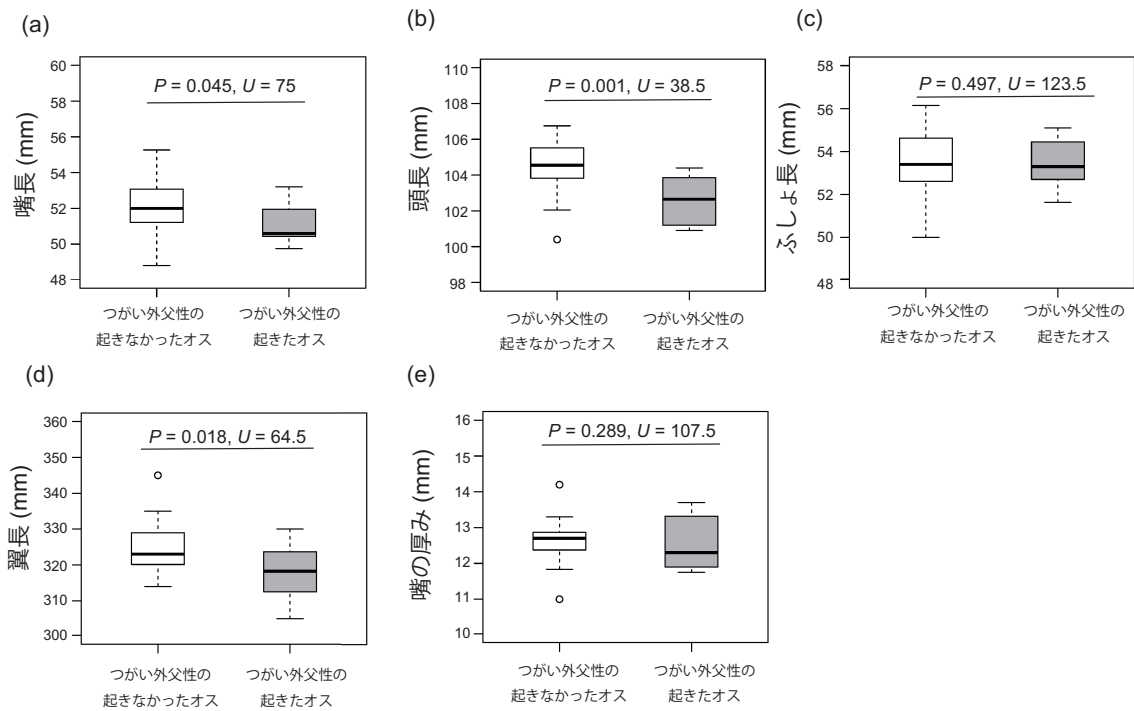
**Fig. 2-2**

オオミズナギドリの胸部と採取した羽.  
赤丸の羽根組織部分から DNA を抽出した.



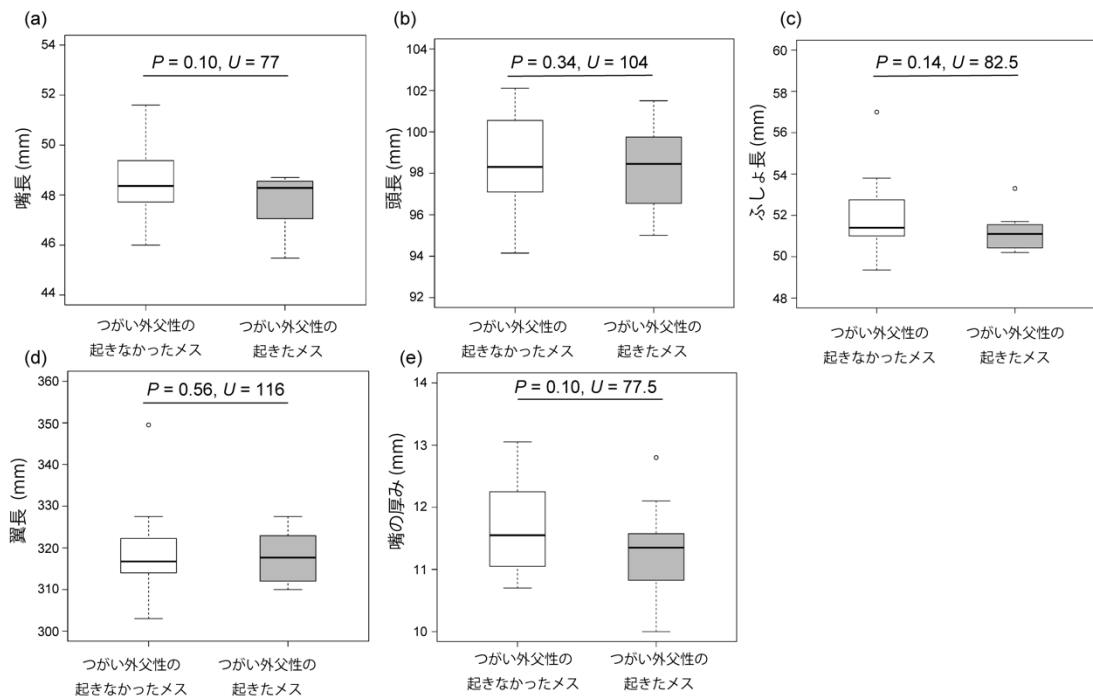
**Fig. 2-3**

赤棒は船越大島のオオミズナギドリの結果，黒棒はそれ以外の巣穴性海鳥の結果を示している．Bried and Jouventin 2002, Table 9-1 の巣穴性海鳥データよりグラフ作成．



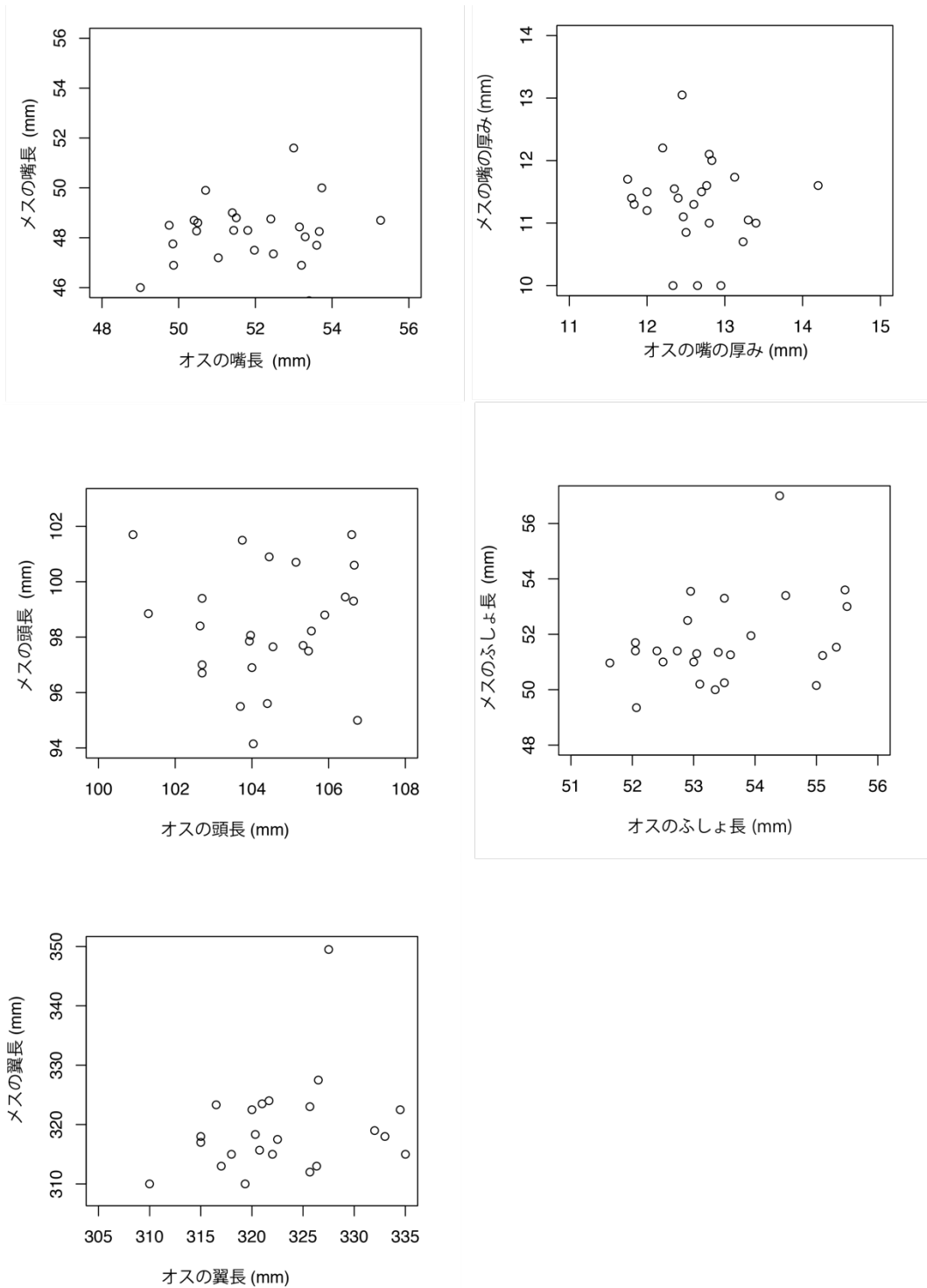
**Fig. 2-4**

船越大島のオスの体サイズ比較. つがい外父性の起きなかったオス (N=31) と起きたオス (N=8) とを比較した. Mann-Whitney *U*-test で検定を行なった. 箱上端は第3四分位数, 箱下端は第1四分位数, 中央太線は中央値を表す. 第3四分位数と第1四分位数の1.5倍の範囲が上下のひげで, それを超える値は外れ値として白丸で示した.



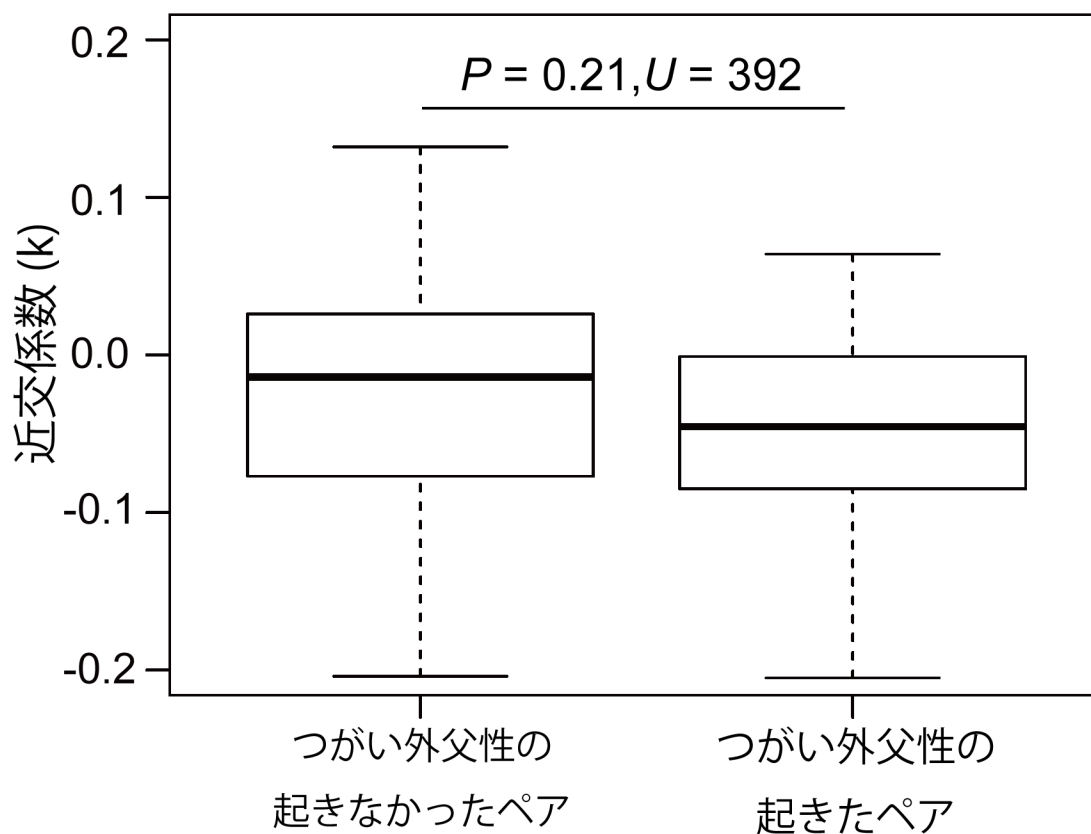
**Fig. 2-5**

船越大島のメスの体サイズ比較. つがい外父性の起きなかったメス (N=28) と起きたメス (N=8) を比較した. Mann-Whitney U-test で検定を行なった. 箱上端は第3四分位数, 箱下端は第1四分位数, 中央太線は中央値を表す. 第3四分位数と第1四分位数の1.5倍の範囲が上下のひげで, それを超える値は外れ値として白丸で示した.



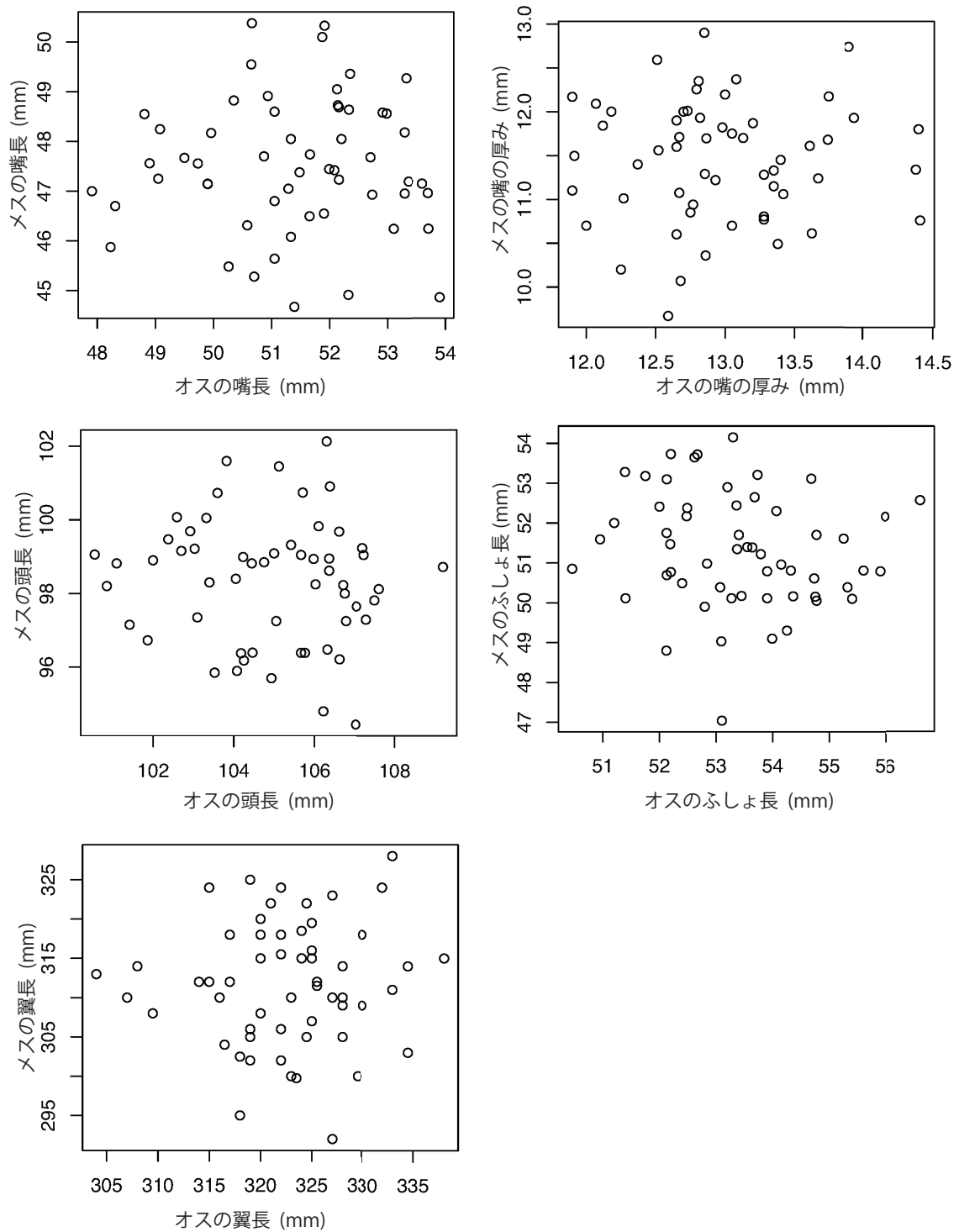
**Fig. 2-6**

船越大島の社会的つがいのオスメスそれぞれの体サイズをプロットした。横軸はオスの体サイズ、縦軸はメスの体サイズ。相関係数は Table 2-5 に示した。



**Fig. 2-7**

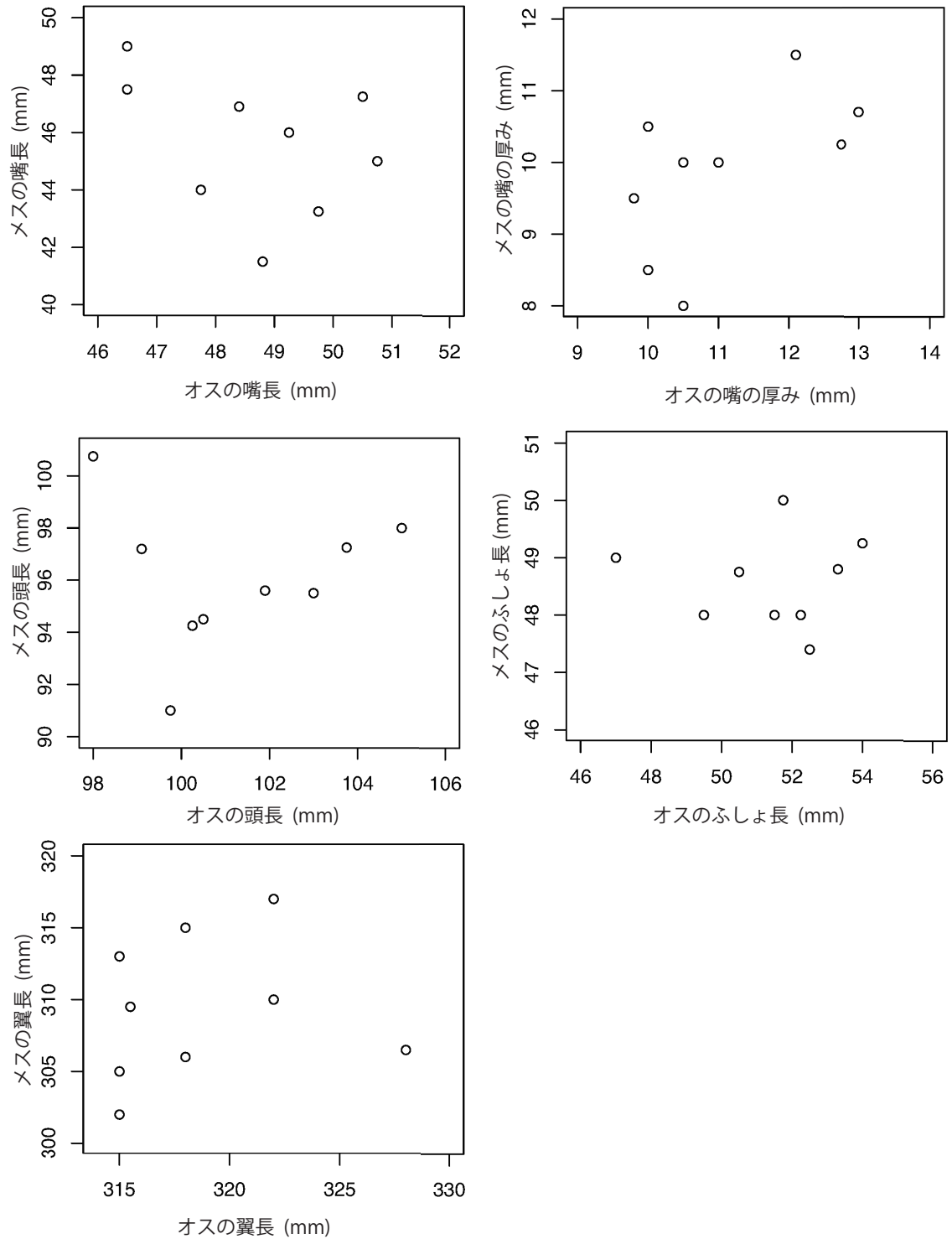
船越大島の社会的つがい間の血縁度. つがい外父性の起きなかったグループ (N = 70) とつがい外父性の起きたグループ (N = 14) とを比較した. Mann-Whitney U-Test で検定を行なった. 箱上端は第 3 四分位数, 箱下端は第 1 四分位数, 中央太線は中央値を表す. 第 3 四分位数と第 1 四分位数の 1.5 倍の範囲が上下のひげで, それを超える値は外れ値として白丸で示した.



**Fig. 2-8**

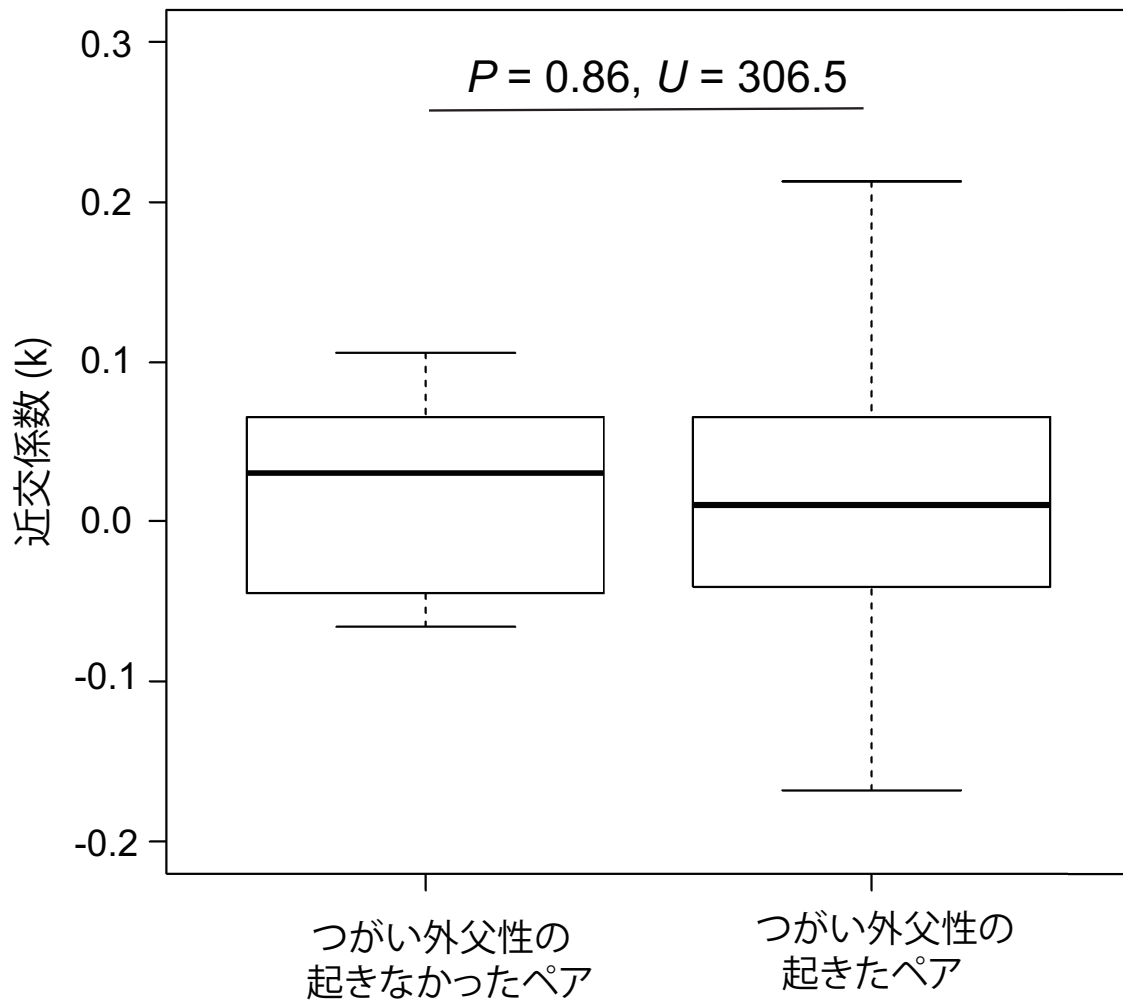
粟島の社会的つがい (N = 56) の体サイズをプロットした。相関係数は Table 2-10 に記した。





**Fig. 2-9**

宇和島の社会的つがい (N=9) の体サイズをプロットした。相関係数は Table 2-11 に記した。



**Fig. 2-10**

栗島の社会的つがい間血縁度をつがい外父性が起きたつがいとおきなかったつがいで比較した。Mann-Whitney  $U$ -test によって両者を比較した。箱上端は第3四分位数, 箱下端は第1四分位数, 中央太線は中央値を表す。第3四分位数と第1四分位数の1.5倍の範囲が上下のひげで, それを超える値は外れ値として白丸で示した。

### 第3章：オスの父性獲得戦略

第3章は雑誌掲載の形で刊行される予定であるため、インターネット公表できません。

## 第4章：総合考察

### 個体ごとの行動とつがい外父性

交尾期間のオスにとって、自身のつがい相手を防衛する時間と、つがい外交尾相手を探す時間とは常にトレードオフの関係にある。これまでいくつかの鳥類では交尾期間の行動とつがい外父性について研究が行われてきた。縄張り性のスズメ目鳥類では特に、つがい相手の防衛は父性獲得のための重要な戦略であることが知られている。オガワコマドリ (*Luscinia svecica*) では、交尾期間の若いオスは、年上のオスよりもつがい相手の防衛に時間を割く傾向にあった (Johnsen et al. 2003)。しかし、つがい相手の防衛時間とつがい外父性との間に有意な関係は見られず、つがい防衛行動は父性を守ることには繋がっていなかった。オガワコマドリでは、年上のオスは受精可能なメスを見つける技能が上がるか、他個体の縄張りに侵入する技能が上がるために、つがい外交尾に成功しやすいことが知られている (Johnsen et al. 2001)。このことから、年上オスはつがい相手の防衛時間を減らしてつがい外交尾を行い、より多くの子供を残せるように振舞っていると考えられる。逆に若いオスは繁殖経験が浅く、受精可能なメスを探せなかったり縄張り侵入に失敗したりするためにつがい外交尾を行うことができない可能性が高い。さらに、近隣の年上オスに縄張り侵入されてつがい相手のメスを寝取られるリスクがあるために、つがい相手の防衛に多く時間を割いていると推測される (Johnsen et al. 2003)。また、アオガラ (*Cyanistes caeruleus*) を対象とした研究では、オスはメスの受精期間になるとつがい相手への防衛行動を強め、つがい相手の近くにいることがわかっている。しかしアオガラにおいても、メスが交尾の成否を決めており、オスの防衛行動の強さとオスの父性獲得可能性に相関はないと報告されている。さらに、メスがオスの防衛行動に協力するか否かによってつがい外父性率が変わることもわかっており、アオガラにおいてはつがい外父性の有無を決めるのはメスであると考えられている (Kempnaers et al. 1995)。このように陸鳥ではつがい防衛行動やつがい外父性を求める行動と、その結果としてオスが父性を得られたかどうかについて、観察に基づいて調べた研究例が多く報告されてきた。

一方で、つがい外父性率が低いとされる海鳥では、そのような個体ごとの行動とつがい外父性との関連を調べた研究例はまだ少ない。交尾期間の行動を定量化し、つがい外父性との関連を調べた先行研究としては、アオアシカツオドリ (*Sula nebouxii*) の例があげられる (Kiere and Drummond 2014)。アオアシカツオ

ドリでは、つがい相手の質に応じてメスがつがい外のオスに求愛する頻度が変わることが明らかになっている。アオアシカツオドリでは性的形質（足の青さ）に応じた選択的配偶が起きており、質の低い（足があまり青くない）オスとつがいになったメスもまた質が低いことがわかっている。また、メスはつがい外交尾の相手を選び好みしている訳ではなく、より多くのオスと交尾することで、良い遺伝子の子供を得られる確率を高めていると考えられている。一方、メスが縄張りの外に出てつがい外オスに求愛をする頻度が高いと、オスはつがいを解消することがあり、1回目にメスが産卵した卵を壊すこともある。また、ハジロアホウドリ (*Thalassarche cauta*) を対象とした研究例では、メスが他の巣にいるつがい外オスに近づいて求愛し、強制ではない状態でつがい外交尾を行っていた観察例が報告されている。一方で、オスがメスの上に無理やり乗って交尾しようとした場合には、メスは最後まで尾をあげず、いずれの場合も交尾の終盤で総排出口を重ねることはなく、交尾は成功しなかった。ハジロアホウドリでは7-10%という低い割合ではあるが、つがい外父性が起きており、これは強制交尾によるものではなく、メスがつがい外交尾を求めた結果としている (Abbott et al. 2006)。このように、巣が陸上にあり、観察が可能な海鳥については、つがいのオスメスの振る舞いがつがい外父性に及ぼす影響について評価されている例もある。

海鳥の約半数は巣穴で繁殖を行っているにも関わらず、巣穴繁殖性の海鳥では、個体ごとの行動とつがい外父性との関連を調べた研究はほとんどない。この理由として、親鳥が交尾期間も夜間に帰巢し、基本的には巣穴内で過ごすために観察が難しいことが考えられる。しかし巣穴性の海鳥では、地上性の海鳥と繁殖場所の環境や他個体との関わり方が大きく異なるため、異なる繁殖戦略を持っている可能性があり、巣穴性の海鳥でも個体ごとの行動とつがい外父性との関連を調べる必要がある。

巣穴性海鳥のハシボソクジラドリ (*Pachyptila belcheri*) を対象とした先行研究では、各個体が繁殖地に渡ってきてから抱卵を開始するまでの期間の島滞在頻度をジオロケータデータから解析した結果、オスがメスよりも頻繁に島に滞在し、巣穴を防衛していると報告されている (Quillfeldt et al. 2014)。ハシボソクジラドリでもつがい外父性が21%の割合で起きていることがわかっているが、つがい外父性と交尾期間の島滞在頻度との関係については明らかにされていない (Quillfeldt et al. 2011; Quillfeldt et al. 2014)。

第3章で述べたように、つがい外父性が起きたオオミズナギドリのメス2個体

では、つがい外父性が起きなかったメスよりも交尾期間である 5 月の帰島回数が有意に多くなっていた。通常この期間のメスは採餌に時間を多く割く傾向にあり、帰島回数はオスよりも少ない。5 月のメスの帰島回数の中央値は 6 回だが、つがい外父性が起きたメスは 2 個体とも 10 回以上帰島していた。つがい外父性が起きたメスが頻繁に帰島していた理由としては以下の 2 つの仮説が考えられる。

1. 巣の防衛などの理由で頻繁に帰島したために、オスからつがい外交尾を強制される機会が増えてしまったため
2. メスがつがい相手よりも良いオスと交尾するために島に頻繁に戻り、つがい外交尾を積極的に行ったため

第 2 章と第 3 章で述べた行動観察の結果から、メスはオスの強制的な交尾から逃げ出せることがわかっている (Sakao et al. 2018, supplemental video)。また、逃げ出さなかったとしても尾を下げることで交尾を拒絶できることから、メスの協力なしに交尾が成立することは考えにくい (Austin and Parkint 1996; Petrie and Kempnaers 1998; Abbott et al. 2006)。つがい外父性が起きたメスの体サイズは起きなかったメスの体サイズと有意な差は見られなかった (第 2 章 Fig. 2-5)。このことから、小さいメスが大きなオスに抵抗することができず、強制交尾の結果つがい外父性が生じた可能性は低い。つがい外交尾を求めてきたのはオスだとしても、それを受け入れて交尾を成立させるかどうかはメスが選択できると考えられる。実際にメスがつがい外交尾を求めていたかどうかは不明であるが、頻繁に帰島したメスがオスからのつがい外交尾を受け入れたためにつがい外父性が起きたと考えられる。

2 の仮説について、父性を失ったオスは他のオスよりも体サイズが有意に小さいことがわかっており、質が低いオスであることが示唆されている (第 2 章, Fig. 2-4) ことから、メスがつがいのオスよりも質の高い交尾相手を探すために島に頻繁に戻っていた可能性がある。また、近年提唱されている発展型の良い遺伝子仮説では、良い遺伝子を持つオスの精子はメスの体内での精子競争に勝って卵子を受精させることができるため、メスは必ずしもつがい相手よりも良い形質のオスを探してつがい外交尾を行う必要はなく、多くのオスと交尾することで結果的に良い遺伝子を得られると考えられている (Hasson and Stone 2011)。本研究ではメスが島にいる間につがい外交尾の相手を選んで交尾していたのか、ランダムに交尾していたのかを明らかにすることができなかったが、質の高い

遺伝子を持った精子が交尾後の精子競争で勝ち抜ける場合は、ランダムに交尾していたとしても、メスは十分に利益を得られると考えられる。

以上のように、本研究では、観察が難しい巣穴性海鳥において、交尾期間の個体ごとの行動とその年の繁殖結果とを関連付けて考察することができた。残念ながらつがい外父性を得たオスの体サイズデータや行動データが十分得られなかったために、メスがつがいオスよりも優れたオスとつがい外交尾を行なって良い遺伝子を獲得したかどうかまではわからなかった。しかし、前述のように、最近の理論ではメスがつがい相手以外のさまざまなオスとの交尾を行うことで良い遺伝子を得る確率を高めていると考えられていることから、必ずしも優れたオスとつがい外交尾を行なっているとは限らない (Hasson and Stone 2011)。これは、オオミズナギドリにおいて、毎年連続して父性を失い続ける“負けるオス”や、常に他のメスとの間に多数の子供を残し続けられる、“モテるオス”が全く確認されなかったこととも整合性があるといえ、オオミズナギドリにおいてもメスは相手の質にかかわらず、多数のオスと交尾している可能性が考えられる。

#### つがい外父性の繁殖地間比較

第2章では、岩手県船越大島、新潟県粟島、山口県宇和島という環境の異なる3つの繁殖地でつがい外父性率を調べ、岩手県船越大島が最も高く、山口県宇和島が最も低いことを明らかにした。このように同種であっても繁殖地間でつがい外父性率が異なる現象は多くの鳥類で見られている。例えばイエスズメ (*Passer domesticus*) は、大陸個体群と島で繁殖する個体群でつがい外父性率が異なり、大陸個体群では13.6%なのに対して、島の個体群では1%であったと報告されている (Wetton and Parkin 1991; Petrie and Kempenaers 1998)。また、オオミズナギドリ (*Calonectris diomedea*) でも、大西洋に浮かぶヴィラ島 (Vila islet, アゾレス諸島) の個体群と地中海の個体群とでつがい外父性率は異なり、ヴィラ島では11.6%だったのに対して地中海個体群では0%という結果になっている (Swatschek et al. 1994; Rabouam et al. 2000; Bried et al. 2010)。一方で、ハシボソミズナギドリ (*Puffinus tenuirostris*) やマユグロアホウドリ (*Thalassarche melanophris*)、ワタリアホウドリ (*Diomedea exulans*) では、異なる繁殖地であってもつがい外父性率は類似していた (Austin and Parkint 1996; Burg and Croxall 2006; Jouventin et al. 2007)。繁殖地が異なると繁殖密度や他種・同種他個体との競争の強さ、寄生虫の種類など様々な要因が異なり、同種であってもつがい外父

性率に差が生じるのではないかと考えられている (Petrie and Kempenaers 1998).

本研究でつがい外父性率を比較した3つの繁殖地は、それぞれ太平洋、日本海、瀬戸内海に面しており、オオミズナギドリの交尾期間における採餌域や採餌トリップの長さも異なることが予測される。岩手県船越大島では交尾期間の採餌域が雌雄で異なるが、山口県宇和島のオオミズナギドリはほとんどの個体が瀬戸内海で採餌することが知られており (渡辺伸一私信)、雌雄の採餌域差はほとんどないことが推測される。このように、個体ごとの行動の違いがつがい外父性率の差を生み出した可能性も考えられる。また、第2章の考察でも述べたように、オオミズナギドリでは、巣穴を巡る競争が激しいヴィラ島でつがい外父性が起き、空いている巣穴が多く競争が弱い地中海の個体群ではつがい外父性が起きていなかったことがわかっている。このことから、巣穴をめぐる競争はつがい外父性を引き起こす要因になりうるといえる。本研究で比較した3つの繁殖地では、巣穴定着率の有意な差は見られなかったものの、巣穴利用率の有意な差が見られた (第2章 Table 2-2)。つがい外父性率が最も高かった船越大島では、巣利用率も最も高かったことから、船越大島では空いている巣穴は少なく、常に巣穴をめぐる個体間の競争が起きていたことが予測される。このことから、オオミズナギドリで見られたつがい外父性率の繁殖地間の有意な差は巣穴をめぐる競争の強さの差によってもたらされている可能性がある。

#### オスは父性を守れたか？

第3章では、オスがつがいのメスに会えたかどうかに応じて自身のトリップ長を調整していることを明らかにした。この戦略は良い採餌場所が繁殖地から遠い年に採用されていると考えられ、環境に応じてオスが行動を変化させていることが示唆されている。今回の研究では、船越大島のつがい外父性率には2014年から2016年の間で統計的に有意な差は見られなかった (Fisher's exact test,  $p = 0.37$ )。このことから、オスは採餌場所の変動に関わらず一定割合の父性獲得に成功したといえる。本研究においてジオロケータを装着し行動を解析したつがいの中で父性を失ったオスは2個体しかいなかったが、帰島回数も他のオスと有意な差がみられなかったことから、オスはいずれの個体も父性獲得のために帰島回数を増やして交尾機会を得るように振舞っており、つがい外父性が起きるか否かはメスの行動に強く影響されているのではないかと考えられる。また、体サイズの小さなオスが父性を失う傾向にあったことから、メスはつがい相



手の質に応じて自身の帰島頻度を変え、つがい外交尾を積極的に行っていたか、もしくはつがい外オスからの交尾を拒絶せずに受け入れていたことが予測される。また、巣穴をめぐる競争が激しく、つがい相手を十分に選り好みできなかったために、メスがつがい外交尾を行うために島に頻繁に戻っていた可能性は十分に考えられる。

#### 社会的一夫一妻の海鳥とつがい外父性

緒言で述べたように、社会的一夫一妻の海鳥ではつがい外父性率は低いと考えられて来た。本研究では、海鳥の中でも特に研究例の少ない巣穴性海鳥を対象とし、全体の 14.2%という海鳥では比較的高い割合でつがい外父性が起きていることを発見した。また、これまで報告のなかった交尾期間における巣内での行動観察により、オオミズナギドリのオスが父性獲得戦略として多回交尾を行なっている可能性や、巣穴のメンテナンスを行いながら巣を防衛していることが明らかになった。さらに、これまでの巣穴性海鳥の知見と本研究の結果とを総合して考察すると、巣穴をめぐる競争の激しさによってメスの配偶者選択が制限され、メスがより良い相手か、より多くのオスとの交尾を求めた結果つがい外父性が起きている可能性を提示した。このように、本研究は、これまで知見のほとんどなかった夜行性・巣穴性海鳥において、巣穴利用率という環境条件と、個体ごとの行動面とを結びつけて、つがい外父性の要因を考察した初めての報告であるといえる。また、年ごとに異なる採餌場環境とつがいメスの行動の 2 つにตอบสนองして、自身の採餌トリップ長を変化させるという繁殖戦略を持つことを、海鳥で初めて明らかにした。第 1 章で述べたように、1 年に 1-2 羽のヒナしか育てない海鳥でつがい外父性が起きると、つがいのオスはその年に子を残せなくなってしまう。そのため、海鳥におけるつがい外父性の繁殖成功度への影響は非常に大きい。先行研究によれば、つがい外父性率の種間の差異は、ヒナの生存にオスの育雛努力が貢献する割合によって説明される (Griffith et al. 2002, Fig 1-1)。これは、メスがつがい外交尾を頻繁に行ってつがいオスがそれに気づいて育雛努力を減らした場合、ヒナが死亡するリスクがあるためだと考えられている。アオアシカツオドリを対象とした先行研究では、メスの受精確率が最も高い期間につがいのオスを一時的に隔離すると、約半数のオスは 1 つめの卵を抱卵せずに巣の外に追い出してしまうことがわかっており、海鳥のオスが、ヒナの遺伝的父親が自分ではない可能性がある場合に育雛放棄することを実験的に示している

(Osorio-Beristain and Drummond 2001). 一方、本研究対象種のオオミズナギドリではつがい外父性によって産まれたヒナも巣立ちまで成長しており、オスによる育雛放棄は全く見られなかった。これは、オオミズナギドリのつがいは主に巢内で交尾し、巣外では別々に行動することから、つがい相手のメスが他のオスと交尾していたとしてもつがいのオスはそれを認識しておらず、ヒナの父性を疑う状況にないためだと考えられる。このことは、オオミズナギドリのつがい外父性率が海鳥の中では比較的高い割合であったことの要因ではないかと考えられる。

本研究は、陸生鳥類に偏って行われていたつがい外父性の研究に新たな知見を加えると共に、鳥類全体としてだけでなく、それぞれの種や個体群の置かれた繁殖環境にも着目してつがい外父性の研究を進める重要性を提示できた。本研究のように小型記録計を用いた行動解析と DNA 分析を通じた親子鑑定を組み合わせることで、これまで観察が難しかった巣穴性海鳥の個体ごとの振る舞いとその繁殖結果を総合して考察することが可能となる。また、採餌と繁殖の場が異なる海鳥において重要な時間配分戦略を明らかにする上で、本研究のようなアプローチは今後も有用だと考えられる。

## 謝辞

本研究を遂行するにあたり、5年間ご指導・ご鞭撻くださいました佐藤克文教授に心から感謝申し上げます。また、東京大学大気海洋研究所国際沿岸研究センターの河村知彦教授、北海道大学海洋生物資源科学部門資源生物学分野海洋生物科学科の綿貫豊教授、東京大学新領域創成科学研究科環境学研究系自然環境学専攻の井上広滋教授、小島茂明教授には、論文審査にあたり多くのご助言を賜りました。心から感謝申し上げます。また、博士論文を執筆するにあたり相談ののってくださいました坂本健太郎准教授に感謝いたします。

第2章の親子鑑定のためのマイクロサテライトマーカー開発にあたり、設備貸し出しを快くお引き受けくださり、論文の共著に入ってくださいました井上広滋教授、開発方法と解析について丁寧にご指導くださり、共著に入ってくださいました東海大学の武島弘彦博士に感謝いたします。

第3章の行動解析にあたり、ジオロケータの解析方法について国立極地研究所の高橋晃周准教授、Jean-Baptiste Thiebot 博士、統計数理研究所の山本誉士博士にご指導いただきました。山本誉士博士には、2012年船越大島および2007–2009年粟島のジオロケータデータをご提供いただきました。また、トリップ長のシミュレーション作成にあたっては、大気海洋研究所の後藤佑介博士に多大なるご協力をいただき、データ解析もご指導いただきました。本当にありがとうございました。また、船越大島でのフィールド調査を進めるにあたって、港から島までの備船を引き受けてくださった岩手県下閉伊郡山田町船越漁港の阿部辰雄さん、阿部貴範さん、船越漁協の職員の皆様に心から感謝申し上げます。さらに、共にフィールド調査を行い、調査研究に協力していただいた米原善成博士、後藤佑介博士、塩崎達也さん、菅原貴徳さん、白井正樹博士、山本青さん、Aran Garrodさんに感謝いたします。新潟県粟島でのサンプリングや巣利用状況の調査、体サイズ測定にあたっては、名古屋大学の依田憲教授、松本祥子さん、須原万理子さん、奥村真成さんにご協力いただき、また貴重なデータを提供していただきました。粟島での調査については、名古屋大学の依田憲教授、長岡技術大学の山本麻希准教授に調査申請に加えていただくことで実施が可能となりました。心から感謝申し上げます。山口県宇和島でのサンプリングにあたっては、福山大学の渡辺伸一准教授、上田健悟さん、松井健介さんにご協力いただきました。また、巣利用データなどの宇和島オオミズナギドリに関する基礎的知見もお教えいただきました。本当にありがとうございました。

最後になりますが、5年間一緒に楽しく過ごしてくれた研究室のメンバーと、博士課程研究の話をもっと楽しく聞いてくれ、常に励ましてくれた家族に感謝申し上げます。ありがとうございました。

## 引用文献

- Abbott CL, Double MC, Gales R, Cockburn A. 2006. Copulation behaviour and paternity in shy albatrosses (*Thalassarche cauta*). *J. Zool.* 270(4):628–635.
- Arct A, Drobniak SM, Cichon M. 2015. Genetic similarity between mates predicts extrapair paternity - a meta-analysis of bird studies. *Behav. Ecol.* 26(4):959–968.
- Arima H, Oka N, Baba Y, Sugawa H, Ota T. 2014. Gender identification by calls and body size of the streaked shearwater examined by CHD genes. *Ornithol. Sci.* 13(1):9–17.
- Arnqvist G, Kirkpatrick M. 2005. The evolution of infidelity in socially monogamous passerines: the strength of direct and indirect selection on extrapair copulation behavior in females. *Am. Nat.* 165(S5): 26–37.
- Astheimer LB, Grau CR. 1989. A comparison of yolk growth rates in seabird eggs. *IBIS* 132:380–394
- Austin JJ, Parkint DT. 1996. Low frequency of extra-pair paternity in two colonies of the socially monogamous short-tailed shearwater *Puffinus tenuirostris*. *Mol. Ecol.* 5:145–150.
- Balenger SL, Scott Johnson L, Mays HL, Masters BS. 2009. Extra-pair paternity in the socially monogamous mountain bluebird *Sialia currucoides* and its effect on the potential for sexual selection. *J. Avian Biol.* 40(2):173–180.
- Birkhead T.R., Atkin L, Møller AP. 1987. Copulation behavior of birds. *Behavior* 101:101–138.
- Birkhead TR, Møller AP. 1996. Monogamy and sperm competition in birds. In: Black JM, editors. *Partnerships in Birds. The Study of Monogamy*. Oxford University Press. p.323–343.
- Blacket MJ, Robin C, Good RT, Lee SF, Miller AD. 2012. Universal primers for fluorescent labelling of PCR fragments - an efficient and cost-effective approach to genotyping by fluorescence. *Mol. Ecol. Resour.* 12(3):456–463.
- Blomqvist D, Andersson M, Kupper C, Cuthill IC, Kis H, Lanctot RB, Sandercock BK, Székely T, Wallander J, Kempenaers B. 2002. Genetic similarity between mates and extra-pair parentage in three species of shorebirds. *Nature* 291:613–615.
- Botstein D, White RL, Skolnick M, Davis RW. 1980. Construction of a genetic linkage map in man using restriction fragment length polymorphisms. *Am. J. Hum. Genet.* 32(3):314–31.
- Bried J, Dubois MP, Jarne P, Jouventin P, Santos RS. 2010. Does competition for nests affect genetic monogamy in Cory's shearwater *Calonectris diomedea*? *J. Avian Biol.* 41(4):407–418.
- Bried J, Jouventin P. 2002. Site and mate choice in seabirds: an evolutionary approach.

- In: Schreiber EA, Burger J, editors. *Biology of Marine Birds*. CRC Press. p. 263–305.
- Bried J, Pontier D, Jouventin P. 2003. Mate fidelity in monogamous birds: a re-examination of the Procellariiformes. *Anim. Behav.* 65(1):235–246.
- Burg TM, Croxall JP. 2006. Extrapair paternities in black-browed *Thalassarche melanophris*, grey-headed *T. chrysostoma* and wandering albatrosses *Diomedea exulans* at South Georgia. *J. Avian Biol.* 37(4):331–338.
- Burke T, Bruford MW. 1987. DNA fingerprinting in birds. *Nature* 327:149–152.
- Burke T, Davies NB, Bruford MW, Hatchwell BJ. 1989. Parental care and mating behaviour of polyandrous dunnocks *Prunella modularis* related to paternity by DNA fingerprinting. *Nature* 338:249–251.
- Calenge C. 2006. The package “adehabitat” for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecol. Modell.* 197(3–4):516–519.
- Chastel O, Barbraud C, Weimerskirch H, Lormée H, Lacroix A, Tostain O. 2005. High levels of LH and testosterone in a tropical seabird with an elaborate courtship display. *Gen. Comp. Endocrinol.* 140(1):33–40.
- Cockburn A. 2006. Prevalence of different modes of parental care in birds. *Proc. R. Soc. B. Biol. Sci.* 273 (1592):1375–1383.
- Denk AG, Gautschi B, Carter K, Kempnaers B. 2004. Seven polymorphic microsatellite loci for paternity assessment in the mallard (*Anas platyrhynchos*). *Mol. Ecol. Notes* 4(3):506–508.
- Faircloth BC, Ramos A, Drummond H, Gowaty PA 2009. Isolation and characterization of microsatellite loci from blue-footed boobies (*Sula nebouxii*). *Conserv. Genet. Resour.* 1:159–162.
- Forstmeier W. 2015. Caution is needed when 90% of all possible estimates remain unpublished: a comment on Arct et al. *Behav. Ecol.* 26(4):972–973.
- Forstmeier W, Martin K, Bolund E, Schielzeth H, Kempnaers B. 2011. Female extrapair mating behavior can evolve via indirect selection on males. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A.* 108(26):10608–10613.
- González-Solís J, Becker P.H. 2002. Mounting frequency and number of cloacal contacts increase with age in common terns *Sterna hirundo*. *J. Avian Biol.* 3:306–310.
- Goto Y, Yoda K, Sato K. 2017. Asymmetry hidden in birds’ tracks reveals wind, heading, and orientation ability over the ocean. *Sci. Adv.* 3(9):1–10.
- Gowaty PA. 2002. Battles of the sexes and origins of monogamy. In: Black JM, editors. *Partnerships in Birds. The Study of Monogamy*. Oxford University Press. p. 21–53
- Grau C. 1984. Egg formation. In Whittow, GC, Rahn H. (eds) *Seabird energetics*. New York Plenum Press.

- Griffith SC, Owens IPF, Thuman KA. 2002. Extra pair paternity in birds: a review of interspecific. *Mol. Ecol.* 11:2195–2212.
- Griffith SC. 2007. Notes and comments; The evolution of infidelity in socially monogamous passerines: neglected components of direct and indirect selection. *Am. Nat.* 169(2):274–281.
- Griffith SC. 2015. Genetic similarity is broadly associated with genetic polyandry in birds: a comment on Arct et al. *Behav. Ecol.*: 970–971
- Guichoux E, Lepoittevin C, Revardel E. 2011. Current trends in microsatellite genotyping. *Mol. Ecol. Resour.* 11:591–611.
- Guilford T, Wynn R, McMinn M, Rodriguez A, Fayet A, Mourice L, Jones A, Meier R. 2012. Geolocators reveal migration and pre-breeding behaviour of the critically endangered Balearic shearwater *Puffinus mauretanicus*. *PLoS One* 7(3): e33753
- Hamilton WD. 1990. Mate choice near or far. *Am. Zool.* 30:341–352.
- Harts AMF, Booksmythe I, Jennions MD. 2016. Mate guarding and frequent copulation in birds: a meta-analysis of their relationship to paternity and male phenotype. *Evolution* 70(12):2789–2808.
- Hasson O, Stone L. 2011. Why do females have so few extra-pair offspring? *Behav. Ecol. Sociobiol.* 65(3):513–523.
- Hedd A, Montevecchi WA, Phillips RA, Fifield DA. 2014. Seasonal sexual segregation by monomorphic sooty shearwaters *Puffinus griseus* reflects different reproductive roles during the pre-laying period. *PLoS One.* 9(1): e85572
- Hill RD, Braun MJ. 2001. Geolocation by light level. *Electron. tagging Track. Mar. Fish.* 1:315–330.
- Holleley CE, Geerts PG. 2009. Multiplex Manager 1.0: a cross-platform computer program that plans and optimizes multiplex PCR. *Biotechniques* 46(7):511–517.
- Houtman AM. 1992. Female zebra finches choose extra-pair copulations with genetically attractive males. *Proc. R. Soc. London Ser. B. Biol. Sci.* 249(1324):3–6.
- Hsu YH, Schroeder J, Winney I, Burke T, Nakagawa S. 2015. Are extra-pair males different from cuckolded males? A case study and a meta-analytic examination. *Mol. Ecol.* 24(7):1558–1571.
- Hunter FM, Burke T, Watts SE. 1992. Frequent copulation as a method of paternity assurance in the northern fulmar. *Anim. Behav.* 44:149–156.
- Hunter FM, Petrie M, Otronen M, Birkhead T, Møller AP. 1993. Why do females copulate repeatedly with one male? *TREE* 8(1):21–26.
- Hutchinson JMC, Griffith SC. 2008. Extra-pair paternity in the skylark *Alauda arvensis*. *Ibis* 150:90–97.

- 飯田知彦・山本貴仁. 2012. 瀬戸内海におけるオオミズナギドリ *Calonectris leucomelas* の繁殖の初確認と標識調査. *Alula* 44:24–30
- Jarne P, Lagoda P. 1996. Microsatellites, from molecules to populations and back. *Trends Ecol. Evol.* 11(10):424–429.
- Jeffreys AJ, Wilson V, Thein SL. 1985. Individual-specific “fingerprints” of human DNA. *Nature* 316:76–79.
- Johnsen A, Lifjeld JT, Andersson S, Örnborg J, Amundsen T. 2001. Male characteristics and fertilisation success. *Behaviour* 138:1371–1390.
- Johnsen A, Lifjeld JT, Krokene C. 2003. Age-related variation in mate-guarding intensity in the bluethroat (*Luscinia s. svecica*). *Ethology* 109(2):147–158.
- Jouventin P, Bried J. 2001. The effect of mate choice on speciation in snow petrels. *Anim. Behav.* 62(1):123–132.
- Jouventin P, Charmantier A, Dubois MP, Jarne P, Bried J. 2007. Extra-pair paternity in the strongly monogamous wandering albatross *Diomedea exulans* has no apparent benefits for females. *Ibis* 149(1):67–78.
- Kalinowski ST, Taper ML, Marshall TC. 2007. Revising how the computer program Cervus accommodates genotyping error increases success in paternity assignment. *Mol. Ecol.* 16(5):1099–1106.
- 粕谷英一・工藤慎一 2016. 交尾行動の新しい理解 理論と実証 海游舎.
- Kazama K, Sakamoto KQ, Niizuma Y, Watanuki Y. 2011. Testosterone and breeding behavior in male black-tailed gulls: an implant experiment. *Ornithol. Sci.* 10(1):13–19.
- Kempnaers B, Verheyen GR, Dhondt AA. 1995. Mate guarding and copulation behaviour in monogamous and polygynous blue tits: do males follow a best-of-a-bad-job strategy? *Behav. Ecol. Sociobiol.* 36:33–42.
- Kempnaers B, Verheyen GR, Dhondt AA. 1997. Extrapair paternity in the blue tit *Parus caeruleus*: female choice, male characteristics, and offspring quality. *Behav. Ecol.* 8(5):481–492.
- Kiere LM, Drummond H. 2014. Extrapair behaviour reveals flexible female choosiness and mixed support for classic good genes in blue-footed boobies. *Anim. Behav.* 95:145–153.
- Kiere LM, Ramos AG, Drummond H. 2016. No evidence that genetic compatibility drives extra-pair behavior in female blue-footed boobies. *J. of Avian Biol.* 47:871–879.
- Kokko H. 1998. Good genes, old age and life-history trade-offs. *Evol. Ecol.* 12(6):739–750.
- Komdeur J. 2001. Mate guarding in the Seychelles warbler is energetically costly and adjusted to paternity risk. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 268(1481):2103–2111.

- Kraaijeveld K, Carew PJ, Billing T, Adcock GJ, Mulder RA. 2004. Extra-pair paternity does not result in differential sexual selection in the mutually ornamented black swan (*Cygnus atratus*). *Mol. Ecol.* 13(6):1625–1633.
- Kubo A, Takahashi A, Thiebot JB, Watanuki Y. 2018. Rhinoceros auklet pair-mates migrate independently but synchronize their foraging activity during the pre-laying period. *Ibis* 160(4):832–845.
- Kvarnemo C. 2018. Why do some animals mate with one partner rather than many? A review of causes and consequences of monogamy. *Biol. Rev.* 93:1795–1812.
- Larkin MA, Blackshields G, Brown NP, Chenna R, Mcgettigan PA, McWilliam H, Valentin F, Wallace IM, Wilm A, Lopez R, Thompson JD, Gibson TJ, Higgins DG. 2007. Clustal W and Clustal C version 2.0. *Bioinformatics* 23(21) 2947–2948
- Loiselle BA, Sork VL, Nason J, Graham C. 1995. Spatial genetic structure of a tropical understory shrub, *Psychotria officinalis* (Rubiaceae). *Am. J. Bot.* 82(11):1420–1425.
- Matsumoto K, Oka N, Ochi D, Muto F, Satoh TP, Watanuki Y. 2012. Foraging behavior and diet of streaked shearwaters *Calonectris leucomelas* rearing chicks on Mikura island. *Ornithol. Sci.* 11(1):9–19
- Megléczy E, Pech N, Gilles A, Dubut V, Hingamp P, Trilles A, Grenier R, Martin JF. 2014. QDD version 3.1: a user-friendly computer program for microsatellite selection and primer design revisited: experimental validation of variables determining genotyping success rate. *Mol. Ecol. Resour.* 14(6):1302–1313.
- Meirmans PG, Van Tienderen PH. 2004. GENOTYPE and GENODIVE: Two programs for the analysis of genetic diversity of asexual organisms. *Mol. Ecol. Notes.* 4(4):792–794.
- Møller AP, Birkhead TR. 1991. Frequent copulations and mate guarding as alternative paternity guards in birds: a comparative study. *Behavior* 118(3):170–186.
- Müller MS, Massa B, Phillips RA, Dell G. 2015. Seabirds mated for life migrate separately to the same places: behavioural coordination or shared proximate causes? *Anim. Behav.* 102:267–276.
- Nakagawa S, Schroeder J, Burke T. 2015. Sugar-free extrapair mating: a comment on Arct et al. *Behav. Ecol.* 26(4):971–972.
- Navarro J, Kaliontzopoulou A, González-Solís J. 2009. Sexual dimorphism in bill morphology and feeding ecology in Cory's shearwater (*Calonectris diomedea*). *Zoology* 112(2):128–138.
- Ochi D, Oka N, Watanuki Y. 2010. Foraging trip decisions by the streaked shearwater *Calonectris leucomelas* depend on both parental and chick state. *J. of Ethol.* 28:313–321.



- Ogawa M, Shiozaki T, Shirai M, Muller MS, Yamamoto M, Yoda K. 2015. How do biparental species optimally provision young when begging is honest? *Behav. Ecol.* 26(3):885–899.
- Oka N. 2004. The distribution of streaked shearwater colonies, with special attention to population size, area of sea where located and surface water temperature. *J Yamashina Inst. Ornithol.* 35:164–188.
- Parker GA, Birkhead TR. 2013. Polyandry: The history of a revolution. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 368 (1613).
- Perry C, Kim NS. 2014. Do Cory's shearwaters *Calonectris borealis* choose mates based on size? *J. Ornithol.* 155(4):869–875.
- Petrie M, Kempenaers B. 1998. Extra-pair paternity in birds: explaining variation between species and populations. *TREE.* 13(2):52–57.
- Poesel A, Kunc HP, Foerster K, Johnsen A, Kempenaers B. 2006. Early birds are sexy: male age, dawn song and extrapair paternity in blue tits, *Cyanistes* (formerly *Parus*) *caeruleus*. *Anim. Behav.* 72(3):531–538.
- Queller DC, Strassmann JE, Hughes CR. 1993. Microsatellites and kinship. *TREE* 8:285–288.
- Quillfeldt P, Masello JF, Segelbacher G. 2011. Extra-pair paternity in seabirds: a review and case study of thin-billed prions *Pachyptila belcheri*. *J. Ornithol.* 153:367–373.
- Quillfeldt P, Phillips RA, Marx M, Masello JF. 2014. Colony attendance and at-sea distribution of thin-billed prions during the early breeding season. *J. Avian Biol.* 45:315–324.
- Rabouam C, Bretagnolle V, Bigot Y, Periquet G. 2000. Genetic relationships of Cory's shearwater: parentage, mating assortment, and geographic differentiation revealed by DNA fingerprinting. *Auk* 117(3):651–662.
- Ramos JA, Monteiro LR, Sola E, Moniz Z. 1997. Characteristics and competition for nest cavities in burrowing procellariiformes. *Condor* 99(3):634–641.
- Reeve HK, Westneat DF, Queller DC. 1992. Estimating average within-group relatedness from DNA fingerprints. *Mol. Ecol.* 1(4):223–232.
- Rice WR. 1989. Analyzing tables of statistical tests. *Evolution* 43:223–225.
- Rozen S, Skaletsky H. 2000. Primer3 on the WWW for general users and for biologist programmers. *Methods in Mol. Biol.* 132:365–386.
- Rousset F. 2008. Genepop'007: a complete re-implementation of the genepop software for Windows and Linux. *Mol. Ecol. Resour.* 8(1):103–6.
- Sakao M, Takeshima H, Inoue K, Sato K. 2018. Extra-pair paternity in socially monogamous streaked shearwaters: forced copulation or female solicitation? *J.*

- Ornithol.160(1):137–144.
- Sánchez-Macouzet O, Rodoriguez C, Drummond H. 2014. Better stay together: pair bond duration increases individual fitness independent of age-related variation. Proc. R. Soc. B Biol. Sci. 281(1786).
- Sato K, Sakamoto KQ, Watanuki Y, Takahashi A, Katsumata N, Bost CA, Weimerskirch H. 2009. Scaling of soaring seabirds and implications for flight abilities of giant pterosaurs. PLoS One 4(4): e5400
- Shaffer SA, Weimerskirch H, Costa DP. 2001. Functional significance of sexual dimorphism in wandering albatrosses, *Diomedea exulans*. Funct. Ecol. 15(2):203–210.
- Shiomi K, Yoda K, Katsumata N, Sato K. 2011. Temporal tuning of homeward flights in seabirds. Anim. Behav. 83:355–359.
- 白井正樹. 2016. 人と暮らす海鳥 -新潟県粟島のオオミズナギドリ-. 月間海洋 48. 大水薙鳥 -外洋性海鳥研究最前線-. 海洋出版株式会社. p.463–468.
- Shirai M, Niizuma Y, Tsuchiya K, Yamamoto M, Oka N. 2013. Sexual size dimorphism in streaked shearwaters *Calonectris leucomelas*. Ornithol. Sci. 12(1):57–62.
- Shirai M, Yamamoto M, Ebine N, Yamamoto T, Trathan PN, Yoda K, Oka N, Niizuma Y. 2012. Basal and field metabolic rates of streaked shearwater during the chick-rearing period. Ornithol. Sci. 9:1–9.
- 須川恒. 2012 冠島で標識したオオミズナギドリがボルネオで回収：国内最長寿記録. Alula 44:53–57.
- Swatschek I, Ristow D, Wink M. 1994. Mate fidelity and parentage in Cory's shearwater *Calonectris diomedea*- field studies and DNA fingerprinting. Mol. Ecol. 3:259–262.
- Székely T, Lislevand T, Figuerola J. 2007. Sexual size dimorphism in birds. In: Fairbairn DJ, Blanckenhorn WU, Székely T, editors. Sex, size & gender roles. Evolution of sexual size dimorphism. Oxford: Oxford University Press. p. 27–37
- Székely T, Reynolds JD, Figuerola J. 2000. Sexual size dimorphism in shorebirds, gulls, and alcid: the influence of sexual and natural selection. Evolution 54(4):1404–1413.
- Teo SLH, Boustany A, Blackwell S, Walli A, Weng KC, Block BA. 2004. Validation of geolocation estimates based on light level and sea surface temperature from electronic tags. Mar. Ecol. Prog. Ser. 283:81–98.
- Thiebot JB, Pinaud D. 2010. Quantitative method to estimate species habitat use from light-based geolocation data. Endanger Species Res. 10(1):341–353.
- Tyson C, Kirk H, Fayet A, Van Loon EE, Shoji A, Dean B, Perrins C, Freeman R, Guilford T. 2017. Coordinated provisioning in a dual-foraging pelagic seabird. Anim. Behav. 132:73–79.
- Verboven N, Mateman AC. 1997. Low frequency of extra-pair fertilizations in the great

- tit *Parus major* revealed by DNA fingerprinting. *J. Avian Biol.* 28(3):231–239.
- 渡辺伸一・上田健悟・飯田知彦. 2016. 瀬戸内海で繁殖するオオミズナギドリ - 山口県上関町宇和島- 月間海洋 48. 上巻. 大水薙鳥 -外洋性海鳥研究最前線-. 海洋出版株式会社. p.415–420.
- Warham J. 1990. The petrels. Their ecology and breeding systems. Academic Press, London
- Weimerskirch H. 1998. How can a pelagic seabird provision its chick when relying on a distant food resource? Cyclic attendance at the colony, foraging decision and body condition in sooty shearwaters. *J. Anim. Ecol.* 67(1):99–109.
- Wells SJ, Ji W, Dale J, Jones B, Gleeson D. 2015. Male size predicts extrapair paternity in a socially monogamous bird with extreme sexual size dimorphism. *Behav. Ecol.* 26(1):200–206.
- Westneat DF, Sherman PW. 1997. Density and extra-pair fertilizations in birds: a comparative analysis. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 41(4):205–215.
- Westneat DF, Stewart IRK. 2003. Extra-pair paternity in birds: causes, correlates, and conflict. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34:365–396.
- Wetton JH, Parkin DT. 1991. An association between fertility and cuckoldry in the house sparrow, *Passer domesticus*. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 245(1314):227–233.
- Wojczulanis-Jakubas K, Jakubas D, Oigarden T, Lifjeld JT. 2009. Extrapair copulations are frequent but unsuccessful in a highly colonial seabird, the little auk, *Alle alle*. *Anim. Behav.* 77:433–438
- Whittow GC. 2002. Seabird reproductive physiology and energetics. In: Schreiber EA, Burger J, editors. *Biology of Marine Birds*. CRC Press. p. 409–430
- Yamamoto T, Kohno H, Mizutani A, Yoda K, Matsumoto S, Kawabe R, Watanabe S, Oka N, Sato K, Yamamoto M, Sugawa H, Karino K, Shiomi K, Yonehara Y, Takahashi A. 2016. Geographical variation in body size of a pelagic seabird, the streaked shearwater *Calonectris leucomelas*. *J. Biogeogr.* 43(4):801–808.
- Yamamoto T, Takahashi A, Oka N, Iida T, Katsumata N, Sato K, Trathan P. 2011. Foraging areas of streaked shearwaters in relation to seasonal changes in the marine environment of the Northwestern Pacific: inter-colony and sex-related differences. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 424:191–204.
- Yamamoto T, Takahashi A, Katsumata N, Sato K, Trathan PN. 2010. At-sea distribution and behavior of streaked shearwaters (*Calonectris leucomelas*) during the nonbreeding period. *Auk* 127(4):871–881.
- Yoda K, Shiozaki T, Shirai M, Matsumoto S, Yamamoto M. 2017. Preparation for flight: pre-fledging exercise time is correlated with growth and fledging age in burrow-nesting

seabirds. *J. Avian Biol.* 48(6):881–886.

Yoda K, Yamamoto T, Suzuki H, Matsumoto S, Müller M, Yamamoto M. 2017. Compass orientation drives naïve pelagic seabirds to cross mountain ranges. *Curr. Biol.* 27(21): 1152–1153.

吉田直敏 (1981). 樹に登る海鳥 汐文社

Ocean Color Data Processing: <https://oceancolor.gsfc.nasa.gov/l3/>

## Appendix Tables

Appendix Table 1 親子鑑定に用いたプライマーの一覧

Multiplex set	Locus	Primer sequence (5'-3')	Tail sequence (fluorescence)	Concentration of forward primer (μM)
I	<i>Cale-001</i>	F: TCTACCAGCTCATTAGCAAAGCC	A (6-FAM)	0.025
		R: CCCTGTAGGAGCTTCTTTCAGCTT		
	<i>Cale-002</i>	F: TGTGGGAATCTGCCCAATTTATTT	B (VIC)	0.025
		R: GTAGTCTGTAAGGCCAGTGGAGGA		
	<i>Cale-003</i>	F: GCTACAGACGCCTGCTACCAGAA	C (NED)	0.025
		R: CCAGTCAATCAACTCTGTGGTGAA		
	<i>Cale-006</i>	F: AAGGTTTCTTGTGAGACTGTGGGA	C	0.2
		R: CCTATCCTAACAGGCTAAGACACTGC		
	<i>Cale-007</i>	F: GGGCTTAATAAATAGTAACAGCAGCG	D (PET)	0.025
R: GGCAGGGAGAAGGATTATGCTCTA				
<i>Cale-008</i>	F: GAGCAGCTCAACTCAAAGACACTG	A	0.1	
	R: TGTAAGTCTGGAGAGTGACGGTTG			
<i>Cale-009</i>	F: TGTGGAACAATTCAGTCACCAGT	B	0.1	
	R: TATTCTAAACACCACCAACAGCCG			
II	<i>Cale-011</i>	F: CAGTCATTTGGGCCTACCATACTC	A	0.025
		R: ACTCTGCGGTATGTGATTACAGGA		
	<i>Cale-012</i>	F: CAATAACTAGGAACAATAATGCCACC	B	0.035
		R: AAGGAATGACCAAATATCCCAGGT		
	<i>Cale-014</i>	F: TTTGTATTGCTGTTCTGGAATGTTT	D	0.05
R: CTCTCACCCAATTGCTTAATCCC				
<i>Cale-015</i>	F: TAATTAGAGGTGGTAGCCACAGGG	A	0.1	
III	<i>Cale-018</i>	F: GAGGTGCATGAACCAGAAGTCATA	B	0.015
		R: AATTCAGTCCTCATCGTGGTGTTT		
	<i>Cale-019</i>	F: ACATTCTTGGCTGGGATTCAATG	C	0.015
R: CCTCTTCCAGCAGAGACTGAGAG				
<i>Cale-021</i>	F: CAGCATTCTTTGCCCTTTCTTAAA	A	0.015	

		R: CATGTTGAGATTTCCAAGGCAAG		
	<i>Cale-023</i>	F: ATGAAATTAGGCTGACTAGACAGGAA R: GTATGAGAATATCTGGGCTGTGCC	A	0.2
	<i>Cale-024</i>	F: TGCAAGATTGCGTTATGGTGTTAT R: TAGTGGAGAACTGAGCTGCTCTTG	B	0.015
	<i>Cale-025</i>	F: CCAAGGTCAGCAAGTAACACAGC R: AGATCGGATGACTCTAAGGCTCAA	C	0.015
	<i>Cale-026</i>	F: TGTTCTATGTTGGAGGAGGCATTT R: GCATATTAATCTTTGTAAGGCTCAGCA	D	0.025
IV	<i>Cale-027</i>	F: GGTCAAACATAAGTGAGCAGGGAG R: ACTTGTGATTTGAGTTCCCTTGA	A	0.1
	<i>Cale-030</i>	F: GGAAGAGAAGAAGCTGTCCTAGC R: TTCTGTTCCAAGGTGAAGAATAAA	C	0.1
	<i>Cale-033</i>	F: TGATCCATAAATAAGATGCTTTGGA R: ACTTTCCACAAGTGCAGCGAG	C	0.1
V	<i>Cale-039</i>	F: ACGATTGAATGAATCACCAGTTCC R: CCTGCAGTAACAAGTATGCTCCCT	B	0.015
	<i>Cale-040</i>	F: CAGCCCATGTTGAAGTTCCTAGC R: AGGTGCCTTTATACTGGGCATGT	C	0.015
	<i>Cale-046</i>	F: GGATGTAACCCAAGTGACCAGAGT R: GTTCTGCCATTTACCTGGAAGGTT	A	0.05
	<i>Cale-047</i>	F: ACAGGAGGAGAGCCAGTATTTGTG R: TGCTACCCTATGCCAGATAAGAGC	C	0.05
VI	<i>Cale-053</i>	F: CCAAGCTCCAAGTATGAGCAGGTTT R: AATTCCTGCTTTCTACTGTGCCTG	A	0.05
	<i>Cale-054</i>	F: TTCTTGAGCTTTCTGGGACACTC R: CCTTCCTGCTATTCCAGTCAGTTC	B	0.05
	<i>Cale-058</i>	F: GTTCCAGTTATGGCCATTTGTCAC R: CCAGGAGCCATACAGAAGACGTA	B	0.05
	<i>Cale-061</i>	F: TTTCTGACCCATATCACTCATGT R: GATCCTGAAGACCAGACATGGAAG	B	0.1
	<i>Cale-062</i>	F: ATAGCACTCAAACAAGCATCACCA	C	0.05

		R: AGTAACTGGAAAGCCAGCAGATTC		
	<i>Cale-063</i>	F: GGATGCTTTCTCCAAAGGACTCT R: TCCTGACGAGCTTAAGAAGAGGAA	D	0.1
VII	<i>Cale-065</i>	F: ATTTGCAGTGGAGTTCTGGTTT R: TTCCCTTTATCAACACAAACATGC	B	0.025
	<i>Cale-066</i>	F: GCTATAGCTGGTCTGTGCTAGCTG R: TTTGGCTGTTTACCCTATGCAGAT F:	C	0.025
	<i>Cale-068</i>	TCAGTTCTAGCATATTAGTGTTTGCTTG R: ACATTCATAGGTGGGTACGAGGAA	A	0.05
	<i>Cale-070</i>	F: ATGCATGGCCAAGTGTGATTACT R: CTCAAATGACTTCTTAGCATTCCCTCA	D	0.05
	<i>Cale-071</i>	F: GGGATCAAATGCAAATGAGTTCTT R: GCCAGTAAAGATGCTGCTCTGTG	A	0.05
	<i>Cale-072</i>	F: CTCCCATCTTAGTCTGATGGATGC R: ATGGCGATGTTTGAAGGCTCTAT	B	0.05
	<i>Cale-073</i>	F: GAAGTGGCACCAAGTAGACATCAC R: AATGAACCAACAGATTGCCTCCT	C	0.05
	<i>Cale-074</i>	F: CCCGAAGAGGGAGTGCTTACTACT R: CAGCAGCGATAAGAAGAGCATAGA	D	0.1

---

Appendix Table 2 船越大島の巣利用個体一覧

		2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018
51	M		9B12260	9B20050	9B12260	9B20452	9B20284		9B34876		9B34876
	F		9B12255	9B12255	9B12255		9B20426 9B20281	9B20053		9A92316	9A92316
52	M		9B12281		9B12285	9B12285		9B31503	9B12271		
	F	9B02719				9B20414					
53	M		9B12296	9B20137	9B20137			9B20137	9B34707	9B34707	
	F	9B02757		9B20138	9B20283 9B20275			9B21844	9B20137		
									9B34883		
								9B20283	9B20283	9B20283	
							9B20385	9A92335			
							9B34801				
54	M	9B12216	9B12216						9B34836		
		9B02773									
	??	9B12221	9B02787		9B20282						
	F	9B02796	9B02796						9A92324		
55	M	9B02756				9B20284	9B20284	9B20284	9B31503	9B31503	9A92445
	F	9B02793	9B20052		9B20052	9B20052	9B20052	9B20052	9B20052	9B20052	9B20052
								9B34899	9A92340		
56	M	9B02746	9B02746	9B02746		9B02746		9B02746			





	??					9B20428					
	F	9B02710	9B02710	9B02710			9B02710	9B02710	9B02710	9B02710	
							9B20449				
65	M	9B12217	9B12217		9B02711	9B02711	9B02711	9B02711	9B02756	9B02756	9B02756
		9B12209					9B21807		9B20433		
		9B12314					9B31503				
		9B12315									
	F	9B02713	9B02713		9B02790	9B12250	9B12250	9B12250	9B02790		9B02790
		9B02791					9B20276	9B31548			
		9B12229									
66	M	9B12204		9B12204		9B12218		9B12218	9B12218	9B12218	9A92457
		9B12220						9B34724			
		9B12223						9B34746			
	??				9B20274						
	F	9B12213		9B12213		9B20415		9B21813	9B21813	9B02797	9B21813
		9B02797									
		9B12219									
		9B12227									
		9B12337									
67	M	9B12205		9B12205		9B12205					
	F	9B02755		9B02755	9B02755	9B02755					

68	M		9B12286					9B12286		
	F	9B02726								
69	M	9B02715	9B02722		9B20278		9B02756 9B21806 9B21817	9B20273	9B20273	
	F	9B12211	9B12211		9B12228		9B02797	9B02797	9B02797	9B02797
		9B12225								
		9B12228								
70	M				9B12224					
	??	9B02721								
	F				9B20441					
71	M	9B02718	9B02718	9B02718				9A92322		
	F	9B02754	9B12269	9B12269	9B12269			9B34846		
				9B20099						
72	M	9B02772		9B02772	9B02772	9B20230				
	F	9B02783	9B02783	9B02783	9B02783					
73	M	9B02784	9B12282	9B12282	9B12282	9B12282		9B12282	9B12282	
	??				9B20097					
	F	9B02720		9B20212	9B20212	9B20212		9B20212	9B02798	
		9B12340				9B20285				
74	M	9B02752	9B12280	9B12280	9B12280	9B12280		9B21842	9B21842	9A92454
	??	9B02787								
	F	9B02787	9B12252	9B20169	9B20169	9B20169		9B20285	9B20285	9B20285
75	M	9B12212	9B02784	9B02784	9B02784					



		9B02790 9B02791		9B20172 9B20153	9B20053 9B20276			9B31560	9A92323 9A92340		
82	M ?? F			9B20177			9B02723 9B21818 9B31508			9A92431 9B21818	
83	M F	9B02723		9B02723							
84	M ?? F	9B02714 9B02776									
85	M ?? ?? F	9B02741 9B02785 9B02779	9B02779								
86	M F	9B02729 9B12203 9B02733	9B12203	9B02729		9B20412 9B12203	9B20412 9B20495	9B20412 9B20495	9B20412 9B20495 9B34892	9B34878 9B20495	9A92453 9B20495
87	M F		9B12254	9B12218 9B12253 9B20166	9B12253	9B12262 9B20166	9B20488 9B20166		9B12262		9A92449
88	M F	9B02722 9B02744	9B12289 9B12273	9B02722 9B12273 9B02797	9B02722 9B02797					9B20278 9B12228	

89	M		9B12290	9B20165		9B20165	9B20165	9B20165		9B20165	
	F		9B12291	9B20093		9B20093	9B20093	9B20093			
90	M	9B12208	9B02715				9B20493				9B20493
							9B21802				
							9B21842				
	F	9B12214	9B12293				9B12293				9B20451
						9B20478					
91	M	9B02717	9B12270	9B02717	9B02717	9B02717	9B02717	9B02717	9B02717	9B02717	
	??							9B34900			
	F	9B02774		9B20211			9B20211	9B20040	9B20040		
							9B34828	9B34844			
								9B34871			
92-93	M	9B02742	9B02742	9B02742	9B20273	9B20273	9B02742	9B02742	9B20085	9B21806	9B21806
		9B02789		9B20091				9B02723	9B21806	9B20085	9A92450
				9B12270				9B20085	9B34881	9B34758	
	??				9B20288	9B20288			9A92314		
	F	9B02743	9B02743	9B02743	9B02743	9B02743	9B02743	9B02743	9B20382	9B02743	9B02743
	9B12301							9A92337	9B20382	9A92456	
								9B02743			
94	M	9B12206				9B12265	9B12265			9B12265	
	F	9B02775				9B12279	9B12279				
		9B02786					9B21843				



	??	9B12341									
	??	9B02795									
	??	9B12222									
	F	9B12201		9B20161	9B20161	9B20161	9B20161		9B20161		
		9B12226							9A92332		
102	M	9B02758	9B02758					9B02758			
	??			9B20164							
	F		9B20051	9B20051				9B20051			
103	M			9B20229			9B21861	9B21861	9B21861	9B21861	9B21861
											9A92500
	F	9B02725	9B02725	9B02725	9B02725		9B02725	9B02725	9B02725	9B02725	9B02725
											9A92481
104	M			9B20210			9B20210		9B20489	9B20489	
	F	9B02727					9B02727		9B21873	9B21873	
							9B21873				
105	M			9B20096		9B20096	9B20496				
	F			9B20089		9B20089	9B20498				
106	M						9B20448	9B20448			
	F						9B20490	9B20490			
							9B02727				
107	M					9B20422	9B20422	9B20422	9B20422	9B20422	9B20422
								9B34729			
	F		9B20043	9B20043		9B20043	9B20043	9B20043	9B20043	9B20043	9A92446
				9B02727						9A92425	



				9B20168							
108	M		9B12287	9B12287	9B12287						
	F	9B02792	9B02792	9B02792	9B02792						
109	M		9B20050	9B20050	9B20050		9B20050	9B20050	9B20050		
							9B12285	9B20281	9B20426		
							9B21801	9B34707			
	F	9B02735		9B20170			9B20281				
			9B02735				9B12255	9B12255	9B34745		
						9B21841					
110	M			9B20207		9B20207		9B31552	9B31552		
								9B34750			
	F		9B20136		9B20402			9B31550	9B31550		
								9B34748			
							9B34747				
111	M			9B20175	9B20175	9B20175	9B20175	9B20175			
	??			9B02788				9B34805			
	F		9B12294	9B12294	9B12294	9B12294	9B12294	9B12294		9B34804	9B34804
				9B20100							
112	M							9B20456	9B20456		
									9B34880		
	F	9B02782				9B20443		9B20443	9B20443		
113	M								9A92328		
	F										
114	M	9B12210	9B12210								

	F	9B02781		9B02781							
115	M	9B02737	9B02737	9B02737	9B02737	9B02737	9B02737	9B02737	9B02737	9A92434	9A92434
									9B20460		
	F		9B20044	9B20044	9B20044	9B20287	9B20287	9B20038	9B34838	9B34838	9B34838
					9B20287				9B20038		
								9A92319			
116	M	9B12218	9B12218					9B31551			
	F		9B12253					9B20403			
117	M				9B20286						
	F	9B02794			9B02794						
118	M		9B12299	9B12299	9B12299						
				9B20162	9B02711						
				9B20098	9B20279						
	??				9B20162						
	F				9B20290						
119					9B20173						
	M				9B20176						
	F		9B12267	9B20088	9B02729		9B20489				
			9B20135			9B20453	9B20453				
							9B20424				
120	M		9B12265	9B12265	9B12265	9B20420	9B20420	9B20420	9B20420	9B20420	9B20420
	F		9B12257	9B12279		9B20421	9B20421	9B20421	9B20421	9B12279	
			9B12298						9B34721	9B34741	
121	M		9B12272		9B12272	9B12272	9B12272	9B12272			



	F										9B02795
131	M								9B34837		
	F						9B21875		9B34890		
132	M						9B02772		9B21875		
	F						9B20499		9B20499		
133	M					9B12341	9B12341	9B12341	9B21811	9B02772	9B02772
	F								9B12235		
134	M					9B20427	9B20427	9B20427	9B20427		
	F								9B34887		
135	M					9B12216	9B12216	9B12216	9B12216		
	F							9B34749	9B34850		
136	M					9B02796	9B02796	9B02796	9B02796		
	F							9B34802			
137	M						9B20228		9B20228	9A92435	9A92460
	F						9B21819				
138	M						9B12339				
	F						9B21844				
139	M						9B21803		9B21803	9B21803	9B21804
	F								9B34835		
140	M					9B20423					
	F					9B20416					
141	M					9B20406	9B20487				



	F					9B20352 9B20450						
148	M					9B20380		9B20357	9B12270	9B12270		
	?											
	F							9B20277	9B20277	9B20277		
							9B34844					
150	M						9B31504	9B31504		9B34897		
	F					9B21301		9B34879				
								9B12301		9B12301		
								9B20289		9A92326		
151	M						足なし個体	足なし 個体	足なし 個体			
	F						9B02776	9B02776	9B02776			
152	M						9B31502					
	F						9B21874 9B21813					
153	M						9B21872	9B21872	9B21872	9B21872		
								9B34884	9A92437			
								9B34893	9B20223			
								9B12271				
	F					9B20153		9B12201	9B12201	9B12201		
								9B34885				
								9B34894 9A92321				

								9B31559		
154	M						9B21866	9B21871	9B21871	
	F							9B34897		
								9B21867	9B21867	9B21867
							9B21878	9B34840		
155	M						9B20491	9B20491		9B20491
	F						9B12225	9B12225	9A92327	9A92327
157	M						9B21805			
	F						繁殖なし			
158	M						9B21880		9B21880	9B21880
	F							9B34872		
								9B02757	9B02757	9B02757
								9B12229		
160	M							9B20279	9B34889	
	F							9B31553	9B31553	
162	M						9B20492			
	F						9B12214			
163	M							9B31547	9B31547	9B34888
	F								9B34888	9A92452
								9B31549	9B31549	9A92447
								9B31555	9B34896	
							9A92326			
164	M							9B12302	9B12302	
								9B31557		





H	F								9A92338		
									9A92320		
									9A92342		
							9B21877		9B21877	9B21877	9B21877
							9B21812		9B34886		
									9A92329		
									9A92313		
H	M									9A92427	
	F									9A92426	

色のついた個体は同一巣で2年以上繁殖した個体.

Appendix Table 3 栗島の巣利用個体一覧表

巣番号	性別	2014	2015	2016	2017
4	M	9B16836	9B16836		
	F	9B16512	9B16512		
15	M	9B30813	9B30813		9B30767
	F	9B30715	9B30715		
18	M	9B30714			
	F	9B30767			
21	M	9B16926	9B16926	9B16926	
	F	9B21607	9B21607	9B09582	
24	M	9B30711			
	F	9B16627			
32	M	9B24427			9B16926
	F	9B24463			9B09582
33	M	9B30504	9B30504		
	F	9B24546	9B24546		
43	M				9B24681
	F				9B36300
44	M	9B21686			
	F	9B21592			
45	M	9B24534			
	F	9B24450			
46	M	9B24681			
	F	9B21594			
47	M	9B30722		9B21689	9B21689
	F			9B24448	9B24448
49	M	9B24532	9B24532	9B24532	9B24532
	F	9B24677	9B24677	9B24677	9B24677
51	M	9B24629	9B24629		
	F	9B09670	9B09670	9B09670	
56	M		9B30664		9B36368
	F		9B16927		9B16927

57	M		9B34067		9B30664
	F		9B34073		9B34073
58	M	9B21623	9B21623		
	F	9B34028	9B34028		
	F	9B30662			
60	M	9B30627			9B36354
	F	9B21589			9B36299
64	M		9B34066	9B34066	9B34066
	F		9B16931	9B16931	9B16931
65	M	9B21590	9B21590		
	F	9B24682	9B24682		
67	M		9B34076		
	F		9B34082		
69	M	9B21697			
	F	9B30622			
70	M		9B34075		9B34075
	F		9B34074		9B36389
80	M				9B36319
	F				9B36311
85	M				9B36313
	F				9B24678
96	M				9B36312
	F				9B36365
97	M	9B30663			
	F	9B30721			
98	M			9B21697	
	F				
100	M				9B24451
	F				9B36321
104	M		9B34087		
	F				
108	M			9B34995	

	F				
109	M		9B24590		
	F		9B16995		
110	M	9B30757			
	F	9B24591			
111	M	9B09524	9B09524	9B09524	
	M		9B34077		
	F	9B30820	9B30820	9B30820	
113	M	9B24630		9B24630	9B36314
	F	9B30621		9B30621	9B30662
114	M			9B16984	
	F		9B16998	9B36275	
115	M				
	F	9B09529			
116	M			9B34985	
	F			9B34972	
117	M	9B30702	9B16516		
	F	9B24545	9B24545		
118	M	9B24659			9B36323
	F	9B30525			9B16529
119	M		9B24658		9B24658
	F				9B36379
120	M				
	F			9B34964	
121	M	9B24462	9B24462		
	F	9B16612	9B16612		
123	M	9B30805			
	F	9B24549			
127	M	9B09608	9B09608	9B24548	9B24548
	F	9B24653	9B24653	9B30638	9B30638
128	M	9B24548		9B36204	9B36204
	F	9B30638			

129	M	9B24652	9B24652		
	F	9B16559	9B16559		
130	M	9B16852	9B16852		
	F	9B24657	9B24657		
131	M	9B30503	9B30503		
	F	9B30637	9B34083		
132	M			9B34971	
	F			9B34975	
133	M			9B34980	
	F			9B34976	9B34976
134	M				9B30713
	F				9B16559
135	M			9B36206	
	F			9B34979	
137	M			9B34990	9B34990
	F			9B34966	9B34966
138	M			9B34977	
	F			9B34978	
143	M			9B24461	
	F			9B34965	
144	M1			9B36212	
	M2			9B34974	
	F			9B34963	
146	M			9B34984	
	F			9B34993	
147	M			9B30687	9B30687
	F			9B34997	9B34997
150	M			9B30639	9B24659
	F			9B36203	9B16840
152	M			9B36210	
	M			9B36205	
	F			9B36202	

153	M			9B34973	9B34973
	F			9B34962	9B34962
155	M			9B16838	
	F			9B36201	
156	M			9B15616	
	F			9B24545	
157	M			9B34998	
	F			9B34981	
160	M			9B34989	
	F			9B21607	9B21607
	F			9B34987	
163	M			9B36209	9B36375
	F			9B16846	9B16846
164	M			9B34988	9B36376
	F			9B34991	9B34991
166	M			9B21590	
	F			9B24682	
	F			9B34983	
	F			9B34982	
168	M				9B36208
	F				9B36317
169	M			9B36207	9B36320
	F			9B35000	9B36316
	F			9B34968	
174	M			9B34114	
	F			9B17000	
175	M			9B34969	
	F			9B16929	9B16929
176	M			9B16930	
	F			9B36266	
179	M				9B36390
	F				9B36318

180					
182	M F				9B34067 9B16999
184	M F				9B34063 9B16593
185	M F				9B36322
186	M F				9B36367
187	M F				9B36374 9B24426
190	M F				9B36315 9B36380
191	M F				9B34086
193	M F				9B36392 9B36391
194	M F				9B36366 9B36364
196	M F				9B30813 9B16625
197	M F				9B36387 9B21597
N1	M	9B30661	9B30661		9B30661
	F	9B30623	9B30623		9B30623
N2	M	9B30639	9B30639		
	F	9B30712	9B30712		
N3	M	9B30713	9B34072		
	F	9B30640	9B34086		
N4	M	9B09531	9B09531	9B09531	9B09531
	F1	9B30756	9B30756	9B30756	9B30756

	F1			9B34992	
N5	M	9B30664		9B34996	
	F	9B30764	9B34078	9B24447	
N6	M	9B30761	9B30761	9B30761	9B30761
	F	9B30701	9B30701	9B30701	
N7	M	9B30768	9B30768		
	F	9B30818	9B30819		
	F	9B30819			
N8	M		9B09602		
	F		9B34070		
N9	M		9B34068		
	F		9B34069		
N10	M		9B34071		
	F		9B34084		
N11	M		9B34085	9B09608	9B09608
	F			9B24653	9B24653
N12	M		9B34114	9B34994	9B34994
	F		9B21691	9B21691	
N13	M		9B30725	9B30725	9B30725
	F		9B30724	9B30724	9B30724
N14	M		9B16932		
	F				
N15	M		9B34079		
	F		9B34081		
N16	M		9B34063		
	F		9B21593		
N117	M	9B16516			
	F	9B30703			
WD01	M				9B36344
	F				
WD04	M				
	F				9B36336



WD05	M F				9B36332
WD09	M F				9B36341
WD10	M F				9B24470 9B36361
WD11	M F				9B36343
WD12	M F				9B36337
WD13	M F				9B36347
LB01	M F				9B36325 9B34968
LB02	M F				9B36363 9B16945
LB03	M F				9B36329
LB04	M F				9B36334 9B36330
LB05	M F				9B36333
LB06	M F				9B36362

色のついた個体は2年以上同じ巣を使用した個体.

**Appendix Table 4** 宇和島の巣別利用個体一覧

Nest		2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017
1	M				9A96484			9A96484	
	F		9A96410					9A96410	
2	M					9B24330	9B24330		
	M					9B09919			
	F		9A96406		9A96493	9A96493	9A96493	9A96493	
3	M						9B24393		
	F								
4	M								
	F								
5	M						9B24356		
	F						9B24377		
6	M								
	F								
7	M			9A96453	9A96453	9A96453	9A96453		9A96453
	F			9B09913	9B09913	9A96404	9A96404		9A96404

8	M			9A96448	9A96448	9A96448	9A96437		9B30920
	F			9B09914	9B09914	9B09914		9B30914	9B30914
	F							9B30939	
9	M								
	F								
10	M						9B24362		
	F								
11	M								
	F								
12	M								
	F								
13	M				9A96409	9A96409	9B09936	9B09936	9B09936
	F				9B09921	9A96494	9A96494	9A96494	9A96494
	F				9A96479				
14	M	9B09902	9B09902			9B09902			
	F		9A96404						
15	M							9B24353	

	F								
16	M					9B24326		9B24326	
	F	9B09924		9A96442			9B24355	9B30911	
17	M			9A96449	9A96457	9A96457	9A96457	9A96457	9A96457
	F			9B09909	9B09940	9B09940	9B09940	9B09940	9B09940
	F							9B30933	
18	M	9B09908	9A96412		9A96402		9A96402	9A96402	9A96402
	F			9A96456	9B09917	9B09917	9B09917	9B09917	9B09917
19	M					9A96491	9B24351		
	F					9B09924	9B09924		
20	M								
	F								
21	M								
	F		9B09917		9B09930				
22	M		9A96402						
	F								
23	M		9A96415	9B09920	9A96487				

	F		9A96407	9A96463		9B24321			
	F			9A96446					
24	M								
	F								
25	M		9A96411					9B24369	9B30962
	F				9A96442	9A96442	9A96442	9A96442	9B24321
	F						9B24359		9A96462
26	M		9A96403	9A96403	9A96403	9A96403	9A96403	9A96456	9A96456
	M						9B24369	9B24354	9B24354
	F		9B09940				9B24321		9B30970
27	M								
	F								
28	M				9A96496				
	F			9A96440		9B09930	9B09930		
29	M				9A96481	9A96481			
	F				9A96489	9A96489			
30	M	9B09920	9B09908		9B09908	9A96414	9A96414		

	F	9B09912	9B09912		9B09912	9B24322	9B24322		
	F				9A96414				
31	M								
	F								
32	M			9A96447					
	F			9A96462					
33	M								
	F								
34	M								
	F								
35	M						9B24376		
	F								
36	M	9B09926							
	F	No-ring	9A96405						
37	M								
	F								
38	M	9B09929	9B09929			9A96449	9A96449	9A96449	9B30964

	F	9B09925				9A96405	9A96405	9A96405	9A96405
39	M								9B30961
	F		9B09939					9B30918	9B30960
40	M	9B09936	9B09937	9A96459	9A96483	9A96483			
	F	9B09927	9B09927	9A96445	9A96445	9A96445			
41	M		9A96416						
	F								
42	M				9A96485			9A96485	
	F							9B30910	
43	M	9B09937							
	F					9B09927			
44	M	9B09911	9B09911			9B09911	9B09911	9B09911	
	F		9B09922			9B09922	9A96479	9A96479	
45	M				9B09936			9B24327	9B30915
	F							9A96460	9B30966
46	M								
	F								

47	M								
	F								
48	M								
	F								
49	M						9B24374		
	F						9B24377		
50	M	9B09907			9A96411				
	F	9A96401			9A96451				
51	M								
	F						9B24358		
52	M								
	F								
53	M								
	F								
54	M				9A96497			9B30919	
	F								
55	M								



	F								
56	M								
	F								
57	M						9B30912	9B30912	
	M						9B30925		
	F						9B30916	9B30916	
58	M			9A96450					
	F			9A96443	9A96482	9A96482			
	F					9B24324			
	F					9A96495			
59	M					9B24327	9B24352	9B24352	9A96454
	M							9B30938	9B24352
	F						9B24357	9B24357	9B24357
	F							9B30930	
60	M						9A96450		
	F					9A96495			
61	M								

	F					9B24328	9B24328		
62	M			9A96441	9A96441	9B24325			9B24325
	F			9A96444	9A96486	9B24323	9B24323		9B24323
63	M								
	F								
64	M			9A96454	9A96478		9A96478		
	F			9A96439		9A96439	9A96439		
65	M						9B24373	9B24373	
	F							9B30921	
	F							9B30917	
66	M						9B09920		
	F						9A96446		
67	M					9B24329	9B24354	9B24361	
	M						9B24363		
	F							9A96401	
68	M						9B24361	9A96403	9A96403
	F						9A96490	9A96490	9A96490

69	M								
	F								
70	M								
	F								
71	M								
	F								
72	M						9B24370		
	F								
73	M								
	F								
74	M								
	F								
75	M								
	F								
76	M								
	F								
77	M						9B24372		

	F								
78	M								
	F								
79	M						9B24364		9B30965
	M								9B30968
	F						9B24367		9B30902
80	M						9B24371	9B24371	9B24371
	F						9B24366	9B30902	9B30963
81	M							9B30922	
	F							9A96443	

色のついた個体は同一巣で2年以上繁殖した個体.

Appendix Table 5 陸生鳥類のつがい外父性率一覧. Griffith et al.2002 Appendix Table 1 より一部改変.

family	和名 科	species	common name	No. of offspring	% EPP offspring	No. of broods	% EPP broods	breeding system
Megapodiidae	フクロウ	<i>Alectura lathami</i>	Australian brush turkey	65	27.7	10	.	5
Phasianidae	キジ	<i>Tetrao tetrix</i>	black grouse	66	0	11	0	5
		<i>Centrocercus urophasianus</i>	sage grouse	72	.	10	20	5
		<i>Lagopus lagopus</i>	willow ptarmigan	256	9.3	38	13.2	1
Anatidae	カモ	<i>Chen caerulescens</i>	lesser snow goose	80	5	23	13	1
		<i>Chen rossi</i>	Ross's goose	83	2.4	24	8.3	1
		<i>Branta leucopsis</i>	barnacle goose	153	0	72	0	1
		<i>Hymenolaimus malocorynchos</i>	blue duck	14	0	4	0	1
Picidae	キツツキ	<i>Melanerpes formicivorus</i>	acorn woodpecker	423	0	141	0	4
		<i>Picoides borealis</i>	red-cockaded woodpecker	80	1.3	44	9	4
Dacelonidae	ショウビン亜	<i>Dacelo novaeguineae</i>	laughing kookaburra	140	0	62	0	4
Strigidae	フクロウ	<i>Otus asio</i>	Eastern screech-owl	80	0	23	0	1
		<i>Athene noctua</i>	little owl	53	0	16	0	1
Rallidae	クイナ	<i>Gallinula chloropus</i>	moorhen	68	0	13	0	1
		<i>Porphyrio porphyrio</i>	pukeko	73	0	12	0	4
		<i>Gallinula mortierii</i>	Tasmanian native hen	28	0	6	0	2, 3
Scolopacidae	シギ	<i>Actitis macularia</i>	spotted sandpiper	34	2.9	9	11.1	2

family	和名 科	species	common name	No. of offspring	% EPP offspring	No. of broods	% EPP broods	breeding system
		<i>Calidris maritima</i>	purple sandpiper	82	1.2	27	3.7	1
		<i>Phalaropus fulicaria</i>	red phalarope	70	8.6	18	33.3	2
		<i>Phalaropus tricolor</i>	Wilson's phalarope	43	0	15	0	1
		<i>Tryngites subruficollis</i>	buff-breasted sandpiper	164	.	47	40.4	5
Jacaniidae	レンカク	<i>Jacana jacana</i>	wattled jacana	235	1.3	74	3	2
Charadriidae	チドリ	<i>Haematopus ostralegus</i>	oystercatcher	65	1.5	26	3.9	1
		<i>Charadrius morinellus</i>	Eurasian dotterel	44	4.6	22	9.1	1
		<i>Charadrius semipalmatus</i>	semipalmated plover	85	4.7	24	4.2	1
Accipitridae	タカ	<i>Buteo galapagoensis</i>	Galapagos hawk	22	0	10	0	4
Falconidae	ハヤブサ	<i>Falco columbarius</i>	merlin	47	0	18	0	1
		<i>Falco naumanni</i>	lesser kestrel	87	3.5	26	3.9	1
		<i>Falco sparverius</i>	American kestrel	89	11.2	21	9.5	1
		<i>Falco tinnunculus</i>	European kestrel	319	1.9	75	2.7	1
		<i>Falco eleonora</i>	Eleonoras falcon	60	0	17	0	1
Tyrannidae	タイランチョウ	<i>Sayornis phoebe</i>	Eastern phoebe	76	11.8	20	20	1
Thamnophilidae	アリドリ	<i>Cercomacra tyrannina</i>	dusky antbird	15	0	9	0	1
Maluridae	オーストラリア ムシクイ	<i>Malurus cyaneus</i>	superb fairy wren	1307	71.6	40	95	4
Meliphagidae	ミツスイ	<i>Manorina melanophrys</i>	bell miner	24	4.2	13	7.7	4

family	和名 科	species	common name	No. of offspring	% EPP offspring	No. of broods	% EPP broods	breeding system
		<i>Manorina melanocephala</i>	noisy miner	85	5.9	35	5.7	4
		<i>Notiomystis cincta</i>	stitchbird	34	35.2	10	80	1
<i>Pardalotidae</i>	ハウセキドリ	<i>Sericonis frontalis</i>	white-browed scrubwren	137	12.4	51	23.5	4
<i>Eopsaltriidae</i>	オーストラリア ヒタキ	<i>Petroica australis</i>	New Zealand robin	62	0	37	0	1
<i>Laniidae</i>	モズ	<i>Lanius bucephalus</i>	bull-headed shrike	99	10.1	24	16.7	1
		<i>Lanius collurio</i>	red-backed shrike	19	5.2	6	16.7	4
<i>Vireonidae</i>	モズモドキ	<i>Vireo olivaceus</i>	red-eyed vireo	19	57.9	7	57.1	1
		<i>Vireo solitarius</i>	blue-headed vireo	37	2.7	16	6.3	1
<i>Corvidae</i>	カラス	<i>Aphelocoma coerulescens</i>	Florida scrub-jay	139	0	.	.	4
		<i>Aphelocoma ultramarina</i>	Mexican jay	142	1.4	52	4	4
		<i>Corvus monedula</i>	jackdaw	113	0.9	35	2.9	1
		<i>Grallina cyanoleuca</i>	Australian magpie lark	103	3	47	6	1
<i>Muscipidae</i>	ヒタキ	<i>Turdus grayi</i>	clay-colored robin	37	37.8	19	52.6	1
		<i>Luscinia svecica</i>	bluethroat	312	31.4	67	50.7	1
		<i>Ficedula albicollis</i>	collared flycatcher	459	15.5	79	32.9	1
		<i>Ficedula hypoleuca</i>	pie flycatcher	261	8.4	52	19.2	1
		<i>Oenanthe oenanthe</i>	wheatear	135	7.4	27	22.2	1
		<i>Sialia mexicana</i>	Western bluebird	207	18.8	51	45	4

family	和名 科	species	common name	No. of offspring	% EPP offspring	No. of broods	% EPP broods	breeding system
		<i>Sialia sialis</i>	Eastern bluebird	83	8.4	21	23.8	1
<i>Sturnidae</i>	ムクドリ	<i>Sturnus vulgaris</i>	starling	154	9.1	36	30.6	1
<i>Certhidae</i>	ムシクイ フィンチ	<i>Camphylorhynchus griseus</i>	bicolored wren	222	2.3	99	.	4
		<i>Camphylorhynchus nuchalis</i>	stripe-backed wren	69	1.5	22	4.6	4
		<i>Troglodytes aedon</i>	house wren	790	8.4	146	26.7	1
		<i>Thryothorus ludovicianus</i>	Carolina wren	84	0	23	0	1
<i>Paridae</i>	シジュウカラ	<i>Parus ater</i>	coal tit	158	25.3	20	75	1
		<i>Parus caeruleus</i>	blue tit	1960	10.9	219	40.2	1
		<i>Parus cristatus</i>	crested tit	136	11	20	30	1
		<i>Parus major</i>	great tit	3665	7.3	477	31	1
		<i>Parus montanus</i>	willow tit	112	0.9	24	4.2	1
		<i>Panurus biarmicus</i>	bearded tit	187	14.4	44	29.5	1
		<i>Parus atricapillus</i>	black-capped chickadee	359	8.9	58	29.3	1
		<i>Remiz pendulinus</i>	penduline tit	201	7	52	17.3	3
<i>Aegithalidae</i>	エナガ	<i>Psaltriparus minimus</i>	bush tit	59	0	10	0	4
<i>Hirundinidae</i>	ツバメ	<i>Tachycineta albilinea</i>	mangrove swallow	97	15.5	31	25.8	1
		<i>Tachycineta bicolor</i>	tree swallow	707	54	144	77	1
		<i>Hirundo rustica</i>	barn swallow	305	28.2	72	.	1



family	和名 科	species	common name	No. of offspring	% EPP offspring	No. of broods	% EPP broods	breeding system
		<i>Progne subis</i>	purple martin	142	18.3	.	.	1
		<i>Riparia riparia</i>	sand martin	167	14	45	36	1
		<i>Hirundo ariel</i>	fairy martin	203	14	70	20	1
		<i>Delichon urbica</i>	house martin	135	18.6	39	33.3	1
<i>Zosteropidae</i>	メジロ	<i>Zosterops lateralis</i>	Capricorn silvereye	122	0	53	0	1
<i>Sylviidae</i>	ダルマエナガ	<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	great reed warbler	872	4.8	210	.	1
		<i>Acrocephalus paludicola</i>	aquatic warbler	410	38.5	93	71	5
		<i>Acrocephalus palustris</i>	marsh warbler	131	3.1	33	9.1	1
		<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	sedge warbler	344	7.9	77	.	1
		<i>Acrocephalus seychellensis</i>	Seychelles warbler	55	38	45	40	4
		<i>Acrocephalus vaughani</i>	Henderson reed warbler	23	0	.	.	2
		<i>Phylloscopus sibilatrix</i>	wood warbler	56	0	13	0	1
		<i>Phylloscopus trochilus</i>	willow warbler	274	17.2	46	.	1
		<i>Turdoides squamiceps</i>	Arabian babbler	186	0	44	0	4
<i>Nectaridae</i>	Nectarinia	<i>Nectarinia osea</i>	orange-tufted sunbird	88	23	25	36	1
<i>Passeridae</i>	スズメ	<i>Passer domesticus</i>	house sparrow	1442	10.1	471	20.4	1
		<i>Anthus spinoletta</i>	water pipet	1052	5.2	258	12.4	1
		<i>Prunella collaris</i>	alpine accentor	110	0	38	0	2

family	和名 科	species	common name	No. of offspring	% EPP offspring	No. of broods	% EPP broods	breeding system
		<i>Prunella modularis</i>	dunnock	133	0.8	45	2.2	2, 3
		<i>Taeniopygia guttata</i>	zebra finch	82	2.4	16	8	1
<i>Fringillidae</i>	アトリ	<i>Fringilla coelebs</i>	chaffinch	47	17	13	23.1	1
		<i>Carpodacus mexicanus</i>	house finch	119	8.4	35	14.3	1
		<i>Loxioides bailleui</i>	palila	20	0	12	0	1
		<i>Emberiza citrinella</i>	yellowhammer	123	37.4	32	68.8	1
		<i>Emberiza schoeniclus</i>	reed bunting	216	54.6	58	86.2	1
		<i>Calcarius pictus</i>	Smith's longspur	114	0.9	31	3.2	3
		<i>Passerculus sandwichensis</i>	savannah sparrow	160	23.1	45	40	1
		<i>Dendroica petechia</i>	yellow warbler	537	31.1	.	.	1
		<i>Dendroica caerulescens</i>	black-throated blue warbler	413	23	117	34.2	1
		<i>Wilsonia citrina</i>	hooded warbler	356	26.7	119	35.3	1
		<i>Setophaga ruticilla</i>	American redstart	108	39.8	32	59.4	1
		<i>Geospiza scandens</i>	cactus finch	159	7.6	66	15.2	1
		<i>Cardinalis cardinalis</i>	Northern cardinal	37	13.5	19	15.8	1
		<i>Passerina cyanea</i>	indigo bunting	63	34.9	25	48	1
		<i>Agelaius phoeniceus</i>	red-winged blackbird	1255	28.1	68	41.2	1
		<i>Icterus galbula bullockii</i>	Bullock's oriole	202	32	48	46	1
		<i>Carduelis tristis</i>	American goldfinch	70	14.3	15	26.7	1

<i>Geothlypis trichas</i>	yellowthroat	139	22	41	49	1
<i>Miliaria calandra</i>	corn bunting	44	4.6	15	6.7	1
<i>Serinus serinus</i>	serin	139	9.4	47	14.9	1

Breeding system については番号で記した。 1: social monogamy or polygyny, 2: social polyandry, 3:social polygynandry, 4: cooperative breeder, 5:no social association となっている。

Appendix Table 6 ジオロケータを装着した個体の一覧

装着日	起動日	起動時刻 (GMT)	巣	リング	性別	装着時	回収時	回収	データ	BL (mm)	BD (mm)	HL (mm)	TL (mm)	WL (mm)
						BM (g)	BM (g)							
20140830	20140808	0:10:02	133	9B20427	F	480	525	○	○	47.2	10.3	98.5	50.9	320
20140830	20140808	0:19:59	64	9B02710	F	580	520	○	○	48.2	11.5	101.5	51.7	313
20140830	20140808	0:30:02	103	9B21861	M	590	570	○	×	51.7	11.8	105	53	330
20140831	20140808	0:40:01	A	9B21863	F	500	560	○	○	47.7	11	96	50.8	325
20140831	20140808	0:50:02	B	9B21864	F	505	580	○	△	49.7	12.8	102.1	53.8	316
20140831	20140808	1:00:01	C	9B21865	F	500		×		47.7	11.3	98.8	50.3	308
20140901	20140808	1:10:00	91	9B02717	M	625	555	○	△	50.3	12.1	102.2	54.5	316
20140901	20140808	1:20:01	158	9B21880	M	550	565	○	○	54	13	105.5	53.3	322
20140901	20140808	1:30:00	150	9B12301	F	510	435	○	○	48.3	11.2	96.7	51.4	318
20140901	20140808	1:40:00	154	9B21867	F	465	470	○	○	46	11.5	96.9	51	315
20140901	20140808	1:49:59	146	9B20500	M	610	535	○	△	50.5	11	104	54	332
20140902	20140808	1:59:59	A	9B21868	M	650	610	○	○	52.2	13	101.9	53.6	320
20140902	20140808	2:10:01	B	9B21869	M	650		×		51.8	13.3	104.4	50	322
20140903	20140808	2:20:02	153	9B21872	M	610	590	○	○	51.8	13.5	104	55.5	317
20140903	20140808	2:30:01	64	9B12281	M	580	640	○	○	52.8	13.7	104	54.4	320
20140903	20140808	2:49:59	65	9B02711	M	710	605	○	○	49.6	13.5	104.5	53.6	328
20140904	20140808	2:59:59	59	9B12271	M	515	620	○	○	50.5	11.5	102.5	51.8	320

20140904	20140808	3:09:59	G	9B21876	M	670	575	○	△	52.3	13.1	106.6	54.1	323
20140904	20140808	3:19:59	G	9B21877	F	575	505	○	○	48.6	11.5	98.7	51.7	315
20140904	20140808	3:30:01	B	9B21878	F	510	515	○	○	58.3	10.6	99.1	50.6	320
20140905	20140808	3:40:01	D	9B21879	F	540	550	○	○	48	11.7	96.6	52.3	325
20140905	20140808	3:50:02	C	9B31501	F	510	500	○	○	48.4	11	98.8	53.8	330
20140905	20140808	4:00:01	150	9B31504	M	530	600	○	○	51.7	12	102	52.5	331
20140909	20140808	4:10:02	104	9B20210	M	560		×		51.5	12.5	105.2	56	319
20140905	20140808	4:20:01	133	9B12341	M	560	630	○	○	50.3	12.8	104.6	52	325
20140906	20140808	4:30:02	146	9B21862	F	510	510	○	○	49.6	11.7	97.5	51	330
20140907	20140808	4:40:03	158	9B02757	F	490	490	○	○	48.3	10	97.9	51.5	315
20140908	20140808	4:50:02	F	9B31510	M	550	600	○	○	50.9	12.8	102.2	52	315
20140909	20140808	5:10:02	65	9B12250	F	495	510	○	×	49.9	11	97.7	54.6	325
20140910	20140808	5:40:01	104	9B21873	F	490	615	○	△	48	11	98.4	53.5	320
20140907	20140808	5:50:01	98	9B20497	M	510		×		53.2	12.4	104.4	53.1	310
20140907	20140808	6:00:03	91	9B20211	F	490		×		47	11.1	97.3	52	314
20140907	20140808	6:10:01	153	9B20153	F	540		×		47.5	11.4	99.7	53.5	320
20140907	20140808	6:20:00	154	9B21866	M	575		×		49	12.7	104	53	318
20140907	20140808	7:00:01	E	9B02780	M	580	590	○	○	48.5	12.4	99.7	56.9	350
20140907	20140808	7:10:00	F	9B20479	F	470	480	○	○	47.4	11	91.7	49.3	320
20140907	20140808	7:20:00	D	9B20480	M	560	640	○	○	53	12.9	104.4	53.9	320
20140907	20140808	7:40:06	98	9B02749	F	510		×		46.9	11.4	95.6	50.2	310

20140909	20140808	8:39:59	59	9B12264	F	530		×		45.9	12	97.1	51.4	314
20140909	20140808	9:00:01	C	9B21804	M	580	660	○	○	51.7	11.9	105	55.3	330
20150903	20150825	2:00:03	F	9B20479	F	500	525	○	○	47	11.2	96.6	49.4	316
20150903	20150825	2:10:00	F	9B31510	M	530	600	○	△	51.7	12.4	105.1	51.9	317
20150903	20150825	2:19:58	C	9B31501	F	520	540	○	○	48.2	11.6	96.9	53.4	316
不明	20150825	2:30:00	D	9B20480	M	580	565	○	○	54.1	13.1	105.6	54	318
20150907	20150825	2:39:58	A	9B21863	F	525	495	○	○	47	11	95	49.5	323
20150908	20150825	2:50:00	145	9B31502	M	650		×		52.1	12.6	103.6	55.3	323
20150908	20150825	3:09:59	120	9B20420	M	610	600	○	○	53.9	12.5	106.4	53.2	323
20150908	20150825	3:20:10	89	9B20165	M	515	565	○	○	52	13	108.6	53.5	325
20150908	20150825	4:00:10	86	9B20412	M	540	595	○	○	49.8	10.9	103.9	54.9	310
20150927	20150825	4:10:06	94	9B31540	M	590	710	○		51.2	12.6	105.4	52.4	323
									計測忘					
20150908	20150825	4:49:58	91	9B02717	M	れ	570	○	△	48.6	12.9	102.9	54.7	320
20150909	20150825	4:59:57	57	9B12268	M	-	585	○	○	53	12.1	104.8	52.2	327
20150909	20150825	5:10:06	A	9B21868	M	-	625	○	○	52.7	12.7	106.2	55.9	320
20150909	20150825	5:10:06	59	9B12271	M	615	525	○	△	51.5	13.4	104.5	50.7	317
20150911	20150825	5:19:59	C	9B21804	M	605	530	○	△	51.5	11.5	103.4	56.1	320
20150911	20150825	5:19:59	142	9B21820	F	495	475	○	△	47.6	10.9	97.6	51.5	325
20150911	20150825	5:39:59	73	9B12282	M	625	600	○	○	51.7	13.2	103.1	53.2	320
20150911	20150825	5:39:59	95	9B12270	M	-	640	○	○	53.3	14.8	106.2	52.8	345

20150911	20150825	5:49:59	123	9B12274	F	600	550	○	○	48.7	11.7	98.3	50.8	315
20150911	20150825	5:49:59	64	9B12281	M	580	605	○	○	51.2	13.4	105	55.2	318
20150912	20150825	6:09:59	G5	9B12247	F	590		×		48.1	10.3	100.5	51.2	322
20150912	20150825	6:09:59	133	9B20427	F	475	470	○	○	48.7	11.1	96.8	50.7	317
20150912	20150825	6:19:59	121	9B20404	F	460	530	○	○	49.9	11.4	101.7	53.4	305
20150912	20150825	6:19:59	103	9B21814	F	-	475	○	△	47.5	11.5	97.5	51.3	313
20150912	20150825	6:29:58	64	9B02710	F	505	500	○	○	48	11.7	101	51.7	310
20150912	20150825	6:29:58	133	9B12341	M	620	575	○	△	51.1	13.3	104	51.5	315
20150913	20150825	6:39:59	G4	9B34725	F	-		×		49.4	10.6	97.5	50.2	322
20150913	20150825	6:39:59	65	9B02711	M	580		×		49.6	13	104	54.1	320
20150913	20150825	6:49:59	59	9B20039	F	490		×		-	-	-	-	-
20150913	20150825	6:49:59	86	9B20495	F	-	540	○	○	48.5	11.7	101.4	51.1	324
20150927	20150825	6:59:59	91	9B20040	F	515	490	○	○	46.9	10	97	57	313
20150913	20150825	6:59:59	163	9B31549	F	530	465	○	○	48.8	10	100.7	50	303
20150913	20150825	7:09:58	53	9B20137	M	520	550	○	○	50.9	13.4	103.9	52.1	325
20150913	20150825	7:19:59	D	9B21879	F	550	560	○	△	48.5	12.3	98.8	51.6	322
20150914	20150825	7:19:59	G8	9B20447	M	620		×		53.5	11.8	106.3	52.7	325
20150914	20150825	7:29:59	111	9B12294	F	540		×		51.6	12.1	101.7	53	319
不明	20150825	7:29:59	109	9B20050	M	-	570	○	△	52.5	12.72	105.1	53.22	325
20150914	20150825	7:39:59	62	9B02756	M	660	600	○	○	56	12.8	109.5	53.1	331
20150914	20150825	7:39:59	107	9B20043	F	-	515	○	△	49.8	11.2	100.2	51.4	311

20150914	20150825	4:08:15	80	9B20167	M	-	675	○	△	55.4	12.9	106.4	52.1	320
20150927	20150825	4:11:15	65	9B12250	F	640		×		49.3	11.5	100	53.3	320
20150914	20150825	4:12:08	78	9B12283	F	475	550	○	△	48.6	11.5	97.2	51.5	315
20150914	20150825	4:12:48	160	9B31553	F	490	480	○	△	48.7	12.2	99.4	51.4	317
20150915	20150825	4:13:28	80	9B20047	F	460	485	○	△	48.7	11.6	100.6	51	310
20150915	20150825	4:14:08	107	9B20422	M	555	610	○	△	54.6	13.6	106.9	53.4	326
20150924	20150825	4:18:58	95	9B02774	F	620	530	○	△	47.7	11.6	99.3	52.5	315
20150915	20150825	4:19:45	121	9B12272	M	530		×		50.7	11.8	100.9	54.5	305
20150915	20150825	4:20:37	92-93	9B02742	M	560		×		51	12.5	104.4	50.3	335
20150915	20150825	4:28:14	57	9B02708	F	495	540	○	△	48.5	11.1	97.6	53.3	370
20150916	20150825	4:29:15	66	9B12218	M	600	660	○	△	51.7	13	107	55	310
20150923	20150825	4:31:37	G5	9B34727	M	680		×		52	13.8	106	54.8	325
20150924	20150825	4:39:11	123	9B12277	M	570		×		51.1	12.2	101.8	53.3	325
20150925	20150825	4:40:57	160	9B20279	M	590		×		50.4	12.2	102.7	52.4	315
20150926	20150825	4:43:05	142	9B20092	M	610	680	○	△	49.7	12.9	104.4	53	334
20150926	20150825	4:44:56	111	9B20175	M	655		×		-	-	-	-	-
20150927	20150825	4:46:05	163	9B31547	M	605	620	○	△	51.6	13.5	105	53.6	322
20150927	20150825	4:53:00	120	9B20421	F	-	525	○	△	45.7	15.6	95.5	50.8	340
20150927	20150825	4:54:30	103	9B21861	M	575	605	○	△	51.7	12.7	104.9	52.5	320
20160902	20160828	1:10:00	A	9B21863	F	495		×		47.8	11.1	97	50.2	318
20160905	20160828	1:20:00	E	9B02780	M	-	595	○	○	48.5	12.4	99.7	56.9	350



20160902	20160828	1:30:00	F	9B31510	M	-		×		51.7	12.4	105.1	51.9	317
20160902	20160828	1:39:59	G	9B21877	F	-	570	○	○	48.6	11.5	98.7	51.7	315
20160902	20160828	1:50:00	B	9B21864	F	580	540	○	○	49.7	12.8	102.1	53.8	316
20160907	20160828	2:00:01	57	9B02708	F	520	550	○	○	48.5	11.1	97.6	53.3	370
20160903	20160828	2:10:00	C	9B21804	M	-		×		51.5	11.5	103.4	56.1	320
20160905	20160828	2:20:00	D	9B20480	M	-	560	○	○	54.1	13.1	105.6	54	318
20160905	20160829	0:59:58	A	9B21868	M	-	650	○	○	52.7	12.7	106.2	55.9	320
20160906	20160829	1:30:00	D	9B21879	F	-	650	○	○非繁殖	48.5	12.3	98.8	51.6	322
20160906	20160829	1:50:00	67	9B21813	F	520		×		-	-	-	-	-
20160908	20160829	4:00:00	163	9B31547	M	710		×		51.6	13.5	105	53.6	322
20160907	20160829	4:40:00	64	9B12281	M	570		○	5月に 死亡	51.2	13.4	105	55.2	318
20160909	20160829	4:50:00	107	9B20043	F	515	600	○	○非繁殖	49.8	11.2	100.2	51.4	311
20160907	20160829	5:00:00	E	9B21815	F	-		×		-	-	-	-	-
20160909	20160829	5:10:03	F	9B20479	F	525		×		47	11.2	96.6	49.4	316
20160907	20160829	6:40:05	95	9B12270	M	600	650	○	○	53.3	14.8	106.2	52.8	345
20160909	20160829	6:50:00	107	9B20422	M	610	540	○	○	53.6	13.6	106.9	53.4	326
20160917	20160829	7:00:00	95	9B02774	F	-		×		47.7	11.6	99.3	52.5	315
20160911	20160830	4:20:00	163	9B31549	F	470		×		48.8	10	100.7	50	303
20160909	20160830	4:30:00	C	9B30501	F	540	520	○	○抱卵×	48.2	11.6	96.9	53.4	316
20160914	20160830	4:40:00	80	9B20167	M	610		×		55.4	12.9	106.4	52.1	320

20160910	20160830	5:10:04	133	9B02772	M	590	600	○	○非繁殖	52	12.2	104	53.5	345
20160912	20160830	5:20:00	120	9B20421	F	450		×		45.7	15.6	95.5	50.8	340
20160912	20160830	5:29:59	103	9B21861	M	605		×		51.7	12.7	104.9	52.5	320
20160911	20160830	5:39:58	158	9B02757	F	485	480	○	○	48.3	10	97.9	51.5	315
20160912	20160830	5:50:00	65	9B02790	F	560		×		-	-	-	-	-
20160916	20160830	9:50:00	G	9B21876	M	610	695	○	○	52.3	13.1	106.6	54.1	323
20160912	20160830	10:00:00	150	9B31504	M	615		×		51.7	12	102	52.5	331
20160912	20160830	10:30:00	65	9B02756	M	620	660	○	○	56	12.8	109.5	53.1	331
20160912	20160830	10:39:58	86	9B20412	M	560		×		49.8	10.9	103.9	54.9	310
20160912	20160830	12:00:00	104	9B30489	M	545	575	○	○	-	-	-	-	-
20160912	20160830	12:20:00	104	9B21873	F	490	510	○	○非繁殖	48	11	98.4	53.5	320
20160912	20160830	12:29:59	64	9B02710	F	495		○	死亡	48	11.7	101	51.7	310
20160913	20160830	12:59:59	160	9B31553	F	490		×		48.7	12.2	99.4	51.4	317
20160912	20160830	13:09:59	103	9B21814	F	450	530	○	○	47.5	11.5	97.5	51.3	313
20160913	20160830	13:40:03	78	9B12283	F	525	580	○	○	48.6	11.5	97.2	51.5	315
20160912	20160830	13:50:00	78	9B20355	M	535	590	○	○	-	-	-	-	-
20160912	20160830	14:00:01	80	9B24047	F	450	490	○	○	-	-	-	-	-
20160913	20160830	14:10:01	53	9B20137	M	665		×		50.9	13.4	103.9	52.1	325
20160913	20160913	8:19:59	55	9B31503	M	605	490	○	○	-	-	-	-	-
20160915	20160913	8:22:37	57	9B12268	M	540	565	○	△	53	12.1	104.8	52.2	327

20160913	20160913	8:23:39	55	9B20052	F	515	500	○	△	-	-	-	-	-
20160915	20160913	8:21:32	86	9B20495	F	500	630	○	△	48.5	11.7	101.4	51.1	324
20160915	20160914	10:39:30	133	9B20427	F	415		×		48.7	11.1	96.8	50.7	317
20160915	20160914	10:40:39	67	9B12218	M	-	630	○	○	51.7	13	107	55	310
20160915	20160914	10:42:49	158	9B21880	M	550	630	○	○	54	13	105.5	53.3	322
20160916	20160914	18:25:20	120	9B20420	M	590	680	○	○	53.9	12.5	106.4	53.2	323
20160917	20160916	5:46:29	B	9B34845	M	620		×		-	-	-	-	-
20160921	20160916	5:47:29	150	9B12301	F	490		×		48.3	11.2	96.7	51.4	318