

嘴の形態による南大洋アホウドリ類の検索

清田雅史^{*1}・南 浩史^{*2}

Identification Key to the Southern Albatrosses Based on the Bill Morphology

Masashi KIYOTA^{*1} and Hiroshi MINAMI^{*2}

Field identifications of albatrosses have relied chiefly on gross external morphology such as plumage pattern and bill color, but these characters are often confusing because of diverse geographical variations and growth-related changes in many species. The authors examined the morphology of albatross bills to establish an identification system for captured specimens. The shape and structure of ramphotheca (keratinous plates covering the bill) showed unique features effective for discriminating species and the higher taxa. An illustrated key to southern albatross species was presented using these bill characters. Implications of the bill morphology for taxonomic relationship between albatross species and genera are discussed.

Key words: albatross, classification, Diomedeidae, rhamphotheca

緒 言

アホウドリ類は外洋域に生息する大型海鳥類であり、従来の分類体系によれば2属14種に分けられている (Harrison, 1985)。一般に種の識別は飛翔中の鳥を対象としており、体サイズ、翼と体幹部の斑紋パターンや嘴の色彩などに基づいて行われている。しかし、アホウドリ類の羽毛や嘴の色彩は地理的変異や成長に伴う変化が大きく、亜種間の差異や成鳥と幼鳥の違いを理解していくなければ、誤った査定を行う恐れがある。体色に地理的変異が大きく、繁殖コロニーの遺伝的独立性も高いことから、分子分類学的手法に基づいて種を細分し、アホウドリ類を4属21種に再編成する新分類体系も提唱されている (Robertson and Nunn, 1997)。その分類体系を採用すれば、さらに複雑な色彩変異の組み合わせから種を特定することになり、フィールドにおけるアホウドリ類の識別は熟練した専門家でなければ手に負えなくなる。

近年、漁業が漁獲対象生物や海洋生態系に及ぼす影響を評価するために、漁船に同乗した科学オブザーバーによって漁業調査が行われており、偶発的に捕獲される海鳥に関しても情報や標本が収集されている。しかし、科学オブザーバーは海鳥類の専門家であるとは限らないため、色彩パターンに基づく種査定法では、正確に種を同定できない場合が多かった。アホウドリ各種の成長や系統による色彩変化を熟知していなくても、種を確実に査

定することができれば、オブザーバーによる海鳥調査の精度が向上し、漁業の現場における教育啓蒙にも役立つものと期待される。

アホウドリ類の嘴は、骨格の上にramphothecaと呼ばれる角質板が10枚組合わさってできている (Warham, 1996)。Coues (1866)は、構成各部の形態が種類によって異なることを指摘し、嘴の特徴によるアホウドリ類のグループ分けを試みた。しかしCoues (1866)の記載は全種を網羅したものではなく、亜種と種の取り扱いに混乱が認められる。Marchant and Higgins (1990)は、一部の種類の嘴付け根の特徴を図示し、嘴の形態が種査定に利用できることを示唆した。Warham (1990)はアホウドリ類各種の嘴の背面図を示し、アホウドリ類を4グループに分けてグループごとの特徴を論じている。このような嘴の外部形態を用いてアホウドリ類の種を確実に判定することができれば、フィールドにおける標本の査定に役立つものと思われる。

筆者らは、オブザーバー調査等によって収集された南大洋のアホウドリ各種の標本を観察した結果、嘴の外部形態に変異の比較的少ないサイズと色彩の特徴を組み合わせることによって、南大洋アホウドリ類の種を正確に同定できることがわかった。本報では、アホウドリ類を2属14種に分類する従来の分類体系に乗っ取って、アホウドリ類各種の嘴の特徴を記載し、嘴の形態に基づく南大洋アホウドリの種検索表を示す。また、嘴の形態から予想されるアホウドリ類の類縁関係を、北太平洋アホウ

ドリ類の位置づけを含めて考察する。

材料と方法

使用した南大洋アホウドリ類の標本は、みなみまぐろの保存のための条約に基づく即時資源調査及び調査漁獲によって1996年～1998年に採集されたものである。コアホウドリ *Diomedea immutabilis* とクロアシアホウドリ *D. nigripes* は、1998年に北西太平洋における延縄調査によって採集された標本を使用した。各種の基準とした頭部剥製標本の採集時期・場所等は Appendix table 1 に示した。この他にも各種多数の冷凍標本を参照した。

アムステルダムアホウドリ *D. amsterdamensis*、アホウドリ *D. albatrus*、ガラパゴスアホウドリ *D. irrorata* は標本が入手できなかったため、写真や文献より嘴の特徴を参照した (Jounventin et al., 1988; Warham, 1990; Robertson and Gales, 1997; Enticott and Tipling, 1997; 長谷川, 1998)。嘴を被っている角質板の形態 (Fig. 1),

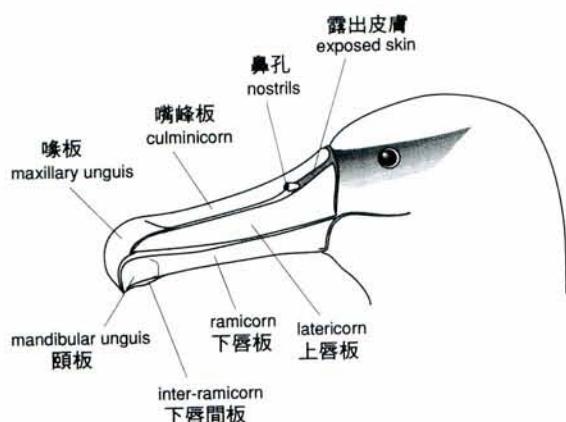


Fig. 1. English and Japanese names of bill components of albatross.

特に上嘴の鼻孔後部における嘴峰板 (culminicorn) の形態と上唇板 (latericorn) との関係、及び鼻孔後部における露出皮膚の発達の程度に着目して各種の特徴を調べた。

結果

嘴の特徴の記載

アホウドリ亜科は *Diomedea* 属と *Phoebetria* 属の 2 属を含む。*Diomedea* 属は羽毛のパターンや嘴の形態によって 2 ～ 4 のグループに分けられる (Coues 1866; Wilkinson, 1969; Warham, 1990; Robertson and Nunn,

1997)。ここでは Robertson and Nunn (1997) に準じてアホウドリ類を次の 4 グループに分けた。1) 暗色アホウドリ類 (*Phoebetria* 属; スシロアホウドリ *Phoebetria fusca*, ハイイロアホウドリ *P. palpebrata*), 2) 大型アホウドリ類 (狭義の *Diomedea* グループ; ワタリアホウドリ *Diomedea exulans*, シロアホウドリ *D. epomophora*, アムステルダムアホウドリ *D. amsterdamensis*), 3) 北太平洋アホウドリ類 (*Phoebastria* グループ; アホウドリ *Diomedea albatrus*, クロアシアホウドリ *D. nigripes*, コアホウドリ *D. immutabilis*, ガラパゴスアホウドリ *D. irrorata*), 4) 南大洋中型アホウドリ類 (*Thalassarche* グループ; マユグロアホウドリ *Diomedea melanophris*, ニュージーランドアホウドリ *D. bulleri*, ハジロアホウドリ *D. cauta*, ハイガシラアホウドリ *D. chrysostoma*, キバナアホウドリ *D. chlororhynchos*)。各グループの嘴の特徴とグループ内の種の違いを以下に記述する。

1) 暗色アホウドリ類 (スシロアホウドリ, ハイイロアホウドリ)

嘴の特徴

下嘴の下唇板 (ramicorn) に sulcus と呼ばれる溝をもつ点が最大の特徴である。嘴は強く側扁し、上嘴の嘴峰板の背面正中線が嘴の根本に近い部分では尖った稜線を成している。嘴峰板は鼻孔直後で幅広くなるが上唇板とは接することなく、鼻孔の後ろにわずかに露出皮膚が存在する。嘴峰板の付け根は、側面の露出皮膚と接する部分よりも正中部が頭部へ深く後退しているため、鼻孔の後方で嘴峰板は角張った輪郭をしている (Fig. 2a)。鼻孔は小さく角張っていて、上向きに開口する。

種による違い

嘴の各構成要素の基本形態は 2 種で共通している。スシロアホウドリの方が嘴全体が若干細長い。sulcus 内の肉質部の色が、スシロアホウドリは黄色、ハイイロアホウドリは青色を帯びる点が 2 種の嘴の相違点である。

2) 大型アホウドリ類 (シロアホウドリ, ワタリアホウドリ, アムステルダムアホウドリ)

嘴の特徴

上嘴の嘴峰板が鼻孔の後ろで幅広くなり、嘴峰板が上唇板と接するため、鼻孔後部に皮膚は露出しない。嘴峰板の背面正中線はカマボコ型に丸い稜線をなす。嘴峰板と上唇板が接するのは鼻孔直後だけで、上唇板がその点で終わるために、嘴峰板の付け根は側面部から正中部にかけて後退している。このため、嘴峰板基部を背面から見ると、鼻孔の後方で丸い輪郭をしている。鼻孔は大きく発達しており、開口部よりも中間部の径が大きいドン

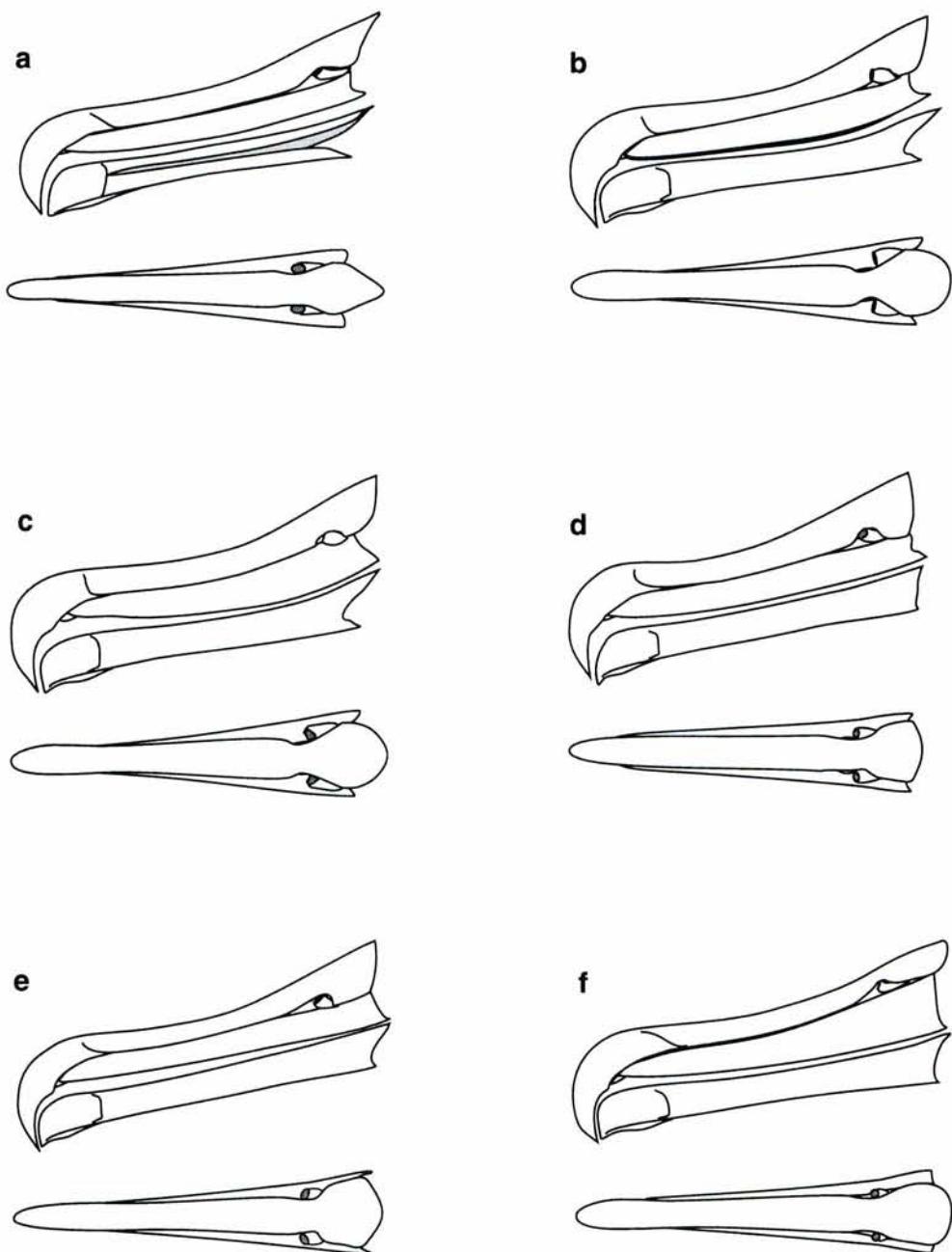


Fig. 2. Lateral and dorsal views of albatross bills. a. *Phoebetria palpebrata* (Culmen Length=110.5mm); b. *Diomedea epomophora* (CL=168.0mm); c. *Diomedea exulans* (CL=163.2mm); d. *Diomedea nigripes* (CL=109.2mm); e. *Diomedea immutabilis* (CL=109.6mm); f. *Diomedea melanophris* (CL=122.3mm)

グリ型をしている。上嘴は強く上反しており、上唇板の cutting edgeが下に凸の湾曲した弧を描く。

種による違い

嘴の基本的な形状は3種とも同一である。シロアホウドリ (Fig. 2b) とアムステルダムアホウドリは上唇板の cutting edgeが黒っぽい線になっていることが特徴である。ワタリアホウドリには黒縁がない (Fig. 2c)。アムステルダムアホウドリは上下嘴の unguis が他の部分に比べて暗い茶色をしている。また、シロアホウドリは鼻孔開口部が丸く横に広いが、ワタリアホウドリは鼻孔開

口部の下側が角張っていて開口部は縦長である。

3) 北太平洋アホウドリ類（アホウドリ、クロアシアホウドリ、コアホウドリ、ガラパゴスマホウドリ） 嘴の特徴

上嘴の嘴峰板が鼻孔の後ろで高さと幅を増し、鼻孔の後ろで嘴峰板が上唇板に接すること、及び嘴峰板が鼻孔後部で丸い輪郭をしている点で、大型アホウドリ類と類似している。ただし、鼻孔後部での嘴峰板の拡大が大型アホウドリ類よりも顕著であり、鼻孔直後から嘴の付

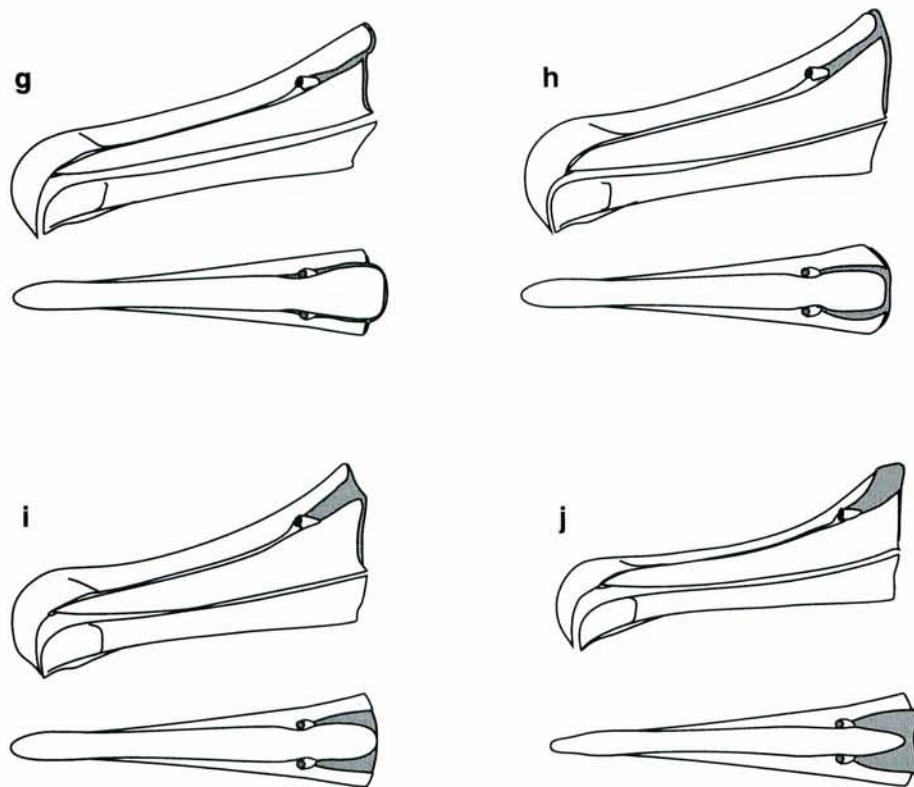


Fig. 2. Continued. g. *Diomedea bulweri* (CL=120.2mm); h. *Diomedea cauta* (CL=135.5mm); i. *Diomedea chrysostoma* (CL=114.6mm); j. *Diomedea chlororhynchos* (CL=117.0mm).

け根まで嘴峰板が上唇板を覆い被さる形で接している。鼻孔後部の露出皮膚はない。嘴峰板付け根は正中部と側面部がほぼ同一線上にあり、上唇板基部も同一線上にある。嘴峰板の付け根は丸い輪郭をしているものの、上唇板との接合が始まる部分で若干角張っており、全体を上から見ると扇形をしている (Fig. 2d,e)。鼻孔は、大型アホウドリ類ほど顕著ではないが、中間部が膨らんだ形をしている。

種による違い

上記の基本構造は共通しており、種によってプロポーションが異なる程度である。ガラパゴスマホウドリは標本が入手できなかったが、頭部に比べ嘴が明らかに大きい。アホウドリはガラパゴスマホウドリに次いで嘴が大きい。先端部が褪せた色をしている点でアムステルダマアホウドリに似る。コアホウドリの嘴は細長く、クロアシアホウドリの嘴は太く短い。

4) 南大洋中型アホウドリ類 (マユグロアホウドリ、ニュージーランドアホウドリ、ハジロアホウドリ、ハイガシラアホウドリ、キバナアホウドリ)

嘴の特徴

このグループは嘴の形態が種によって大きく異なる。鼻孔後部の嘴峰板と上唇板の形状及び両者の間の黒色皮

膚の露出の程度が種によって異なり、その特徴によって種の同定が可能である。グループ全体の特徴としては、鼻孔後部で嘴峰板が扁平になる傾向があり、嘴の基部における嘴峰板の高さが上唇板の高さよりも小さい。マユグロアホウドリを除くと、嘴峰板と上唇板は鼻孔の後ろで分離しており、両者の間に露出皮膚が介在する。鼻孔は角張っていて小さく、根元から開口部にかけて幅が広がる。

種による違い

【マユグロアホウドリ】 鼻孔後部で嘴峰板の幅が広くなつて上唇板と接し、嘴峰板基部は丸い輪郭をしている。ただし、鼻孔後部で嘴峰板の高さが高さは増すことはなく、嘴峰板基部高が上唇板基部高よりも小さい (Fig. 2f)。嘴峰板基部には横方向の皺 (畝) があることが多い。

【ニュージーランドアホウドリ】 鼻孔後部で嘴峰板の幅は若干拡大するが、高さはむしろ減少し扁平になる。嘴峰板と上唇板は接しないため、両者の間に黒色の露出皮膚が細い縁取り状に存在する。露出皮膚の幅は鼻孔直後から嘴基部まで一様である。嘴峰板の付け根が上唇板の付け根よりも後退する (Fig. 2g)。

【ハジロアホウドリ】 鼻孔後部から付け根まで嘴峰板の幅はほぼ一定で、扁平な四角い板状になる。鼻孔の後ろで嘴峰板と上唇板の間に黒色の露出皮膚が介在する。露

出皮膚の幅は鼻孔直後から嘴基部まではほぼ一様である。嘴峰板の付け根と上唇板の付け根は同一線上にある。嘴基部における嘴峰板と露出皮膚の高さが小さい分、上唇板の高さが大きく、上唇板が嘴の側面積に占める割合が大きい (Fig. 2h)。

【ハイガシラアホウドリ】 鼻孔後部から嘴付け根にかけて嘴峰板の幅が減少する。その分、露出皮膚が鼻孔直後から嘴基部へ向けて幅を拡大しながら広がる (Fig. 2i)。嘴峰板は嘴の付け根まで達しているため、左右の露出皮膚は癒合しない。

【キバナアホウドリ】 嘴は細長く側扁する。鼻孔後部から嘴付け根にかけて露出皮膚が著しく発達し、上唇板付け根よりも後方まで達する。亜種**bassi**では、鼻孔後部で嘴峰板の幅が急速に減少し、基部の輪郭は細く鋭角的である。露出皮膚は嘴峰板の後方まで広がっており、左右が融合する (Fig. 2j)。亜種**chlororhynchos**は、鼻孔後部における嘴峰板の幅が亜種**bassi**のように狭くならず、嘴峰板基部の輪郭はハイガシラアホウドリのように丸味を帶びている。

検索表

嘴の形態に基づくアホウドリの種検索表を以下に示す。ただし、暗色アホウドリ 2 種は、下嘴sulcusの色によって種を区別するが、幼鳥ではこの特徴が顕著ではないことがあり、体色も併せて検討する必要がある。北太平洋アホウドリ類は嘴の基本構造が同一であり、種の同定は体色や各部のプロポーションに頼る方が確実であるため、本報には検索表を掲載しなかった。

[嘴の形態に基づくアホウドリ類の種の検索]

- 1a. 下嘴の下唇板に溝 (sulcus) がある (Fig. 3-1a). 暗色アホウドリ類
 - 2a. sulcusは黄色味を帶びている ススイロアホウドリ *Phoebetria fusca*
 - 2b. sulcusは青味を帶びている ハイイロアホウドリ *P. palpebrata*
- 1b. 下嘴の下唇板に溝 (sulcus) がない (Fig. 3-1b).
 - 3a. 嘴を横から見ると、嘴付け根における嘴峰板の高さ (proximal height of culminicrom) が上唇板の高さ (proximal height of latericorn) より大きい (Fig. 3-3a).
 - 4a. 鼻孔後部において嘴峰板と上唇板が接している。嘴峰板の付け根は、側面部の上唇板と接する部

分よりも正中部が後退している (Fig. 3-4a).

大型アホウドリ類

- 5a. 上嘴上唇板のcutting edgeに黒線がない (Fig. 3-5a). ワタリアホウドリ *Diomedea exulans*
- 5b. 上嘴上唇板のcutting edgeに黒線がある (Fig. 3-5b).
 - 6a. 嘴全体は一様な肌色をしている (Fig. 3-6a).
 - シロアホウドリ *D. epomophora*
 - 6b. 上下嘴のunguisは暗褐色をしている (Fig. 3-6b).
 - アムステルダムアホウドリ *D. amsterdamensis*
- 4b. 鼻孔後部から嘴の付け根まで嘴峰板が上唇板に覆い被さっている。嘴峰板の付け根は、側面部の上唇板と接する部分と正中部がほぼ同一線上にある (Fig. 3-4b). 北太平洋アホウドリ類
 - 3b. 嘴を横から見ると、嘴付け根における嘴峰板の高さ (proximal height of culminicrom) が上唇板の高さ (proximal height of latericorn) より小さい (Fig. 3-3b). 南大洋中型アホウドリ類
 - 7a. 鼻孔の後部で嘴峰板と上唇板が接しており、露出皮膚は存在しない (Fig. 3-7a). マユグロアホウドリ *D. melanophris*
 - 7b. 鼻孔の後部で嘴峰板と上唇板が分離しており、露出皮膚が介在する (Fig. 3-7b).
 - 8a. 鼻孔直後から嘴付け根まで露出皮膚の幅がほぼ一様である (Fig. 3-8a).
 - 9a. 嘴峰板の付け根は上唇板の付け根よりも後退する。嘴峰板の幅は鼻孔の後ろよりも嘴付け根部分が若干広い (Fig. 3-9a). ニュージーランドアホウドリ *D. bulleri*
 - 9b. 嘴峰板の付け根は上唇板の付け根と同一線上にある。嘴峰板の幅は鼻孔の後ろから嘴付け根まで一様である (Fig. 3-9b). ハジロアホウドリ *D. cauta*
 - 8b. 鼻孔直後から嘴付け根にかけて露出皮膚の幅が拡大する (Fig. 3-8b).
 - 10a. 左右の露出皮膚は嘴峰板と上唇板の付け根と同一線上で終わり、それより後方まで進入することはない (Fig. 3-10a). ハイガシラアホウドリ *D. chrysostoma*
 - 10b. 左右の露出皮膚は嘴峰板と上唇板の付け根よりも後方まで広がる (Fig. 3-10b, 10c).

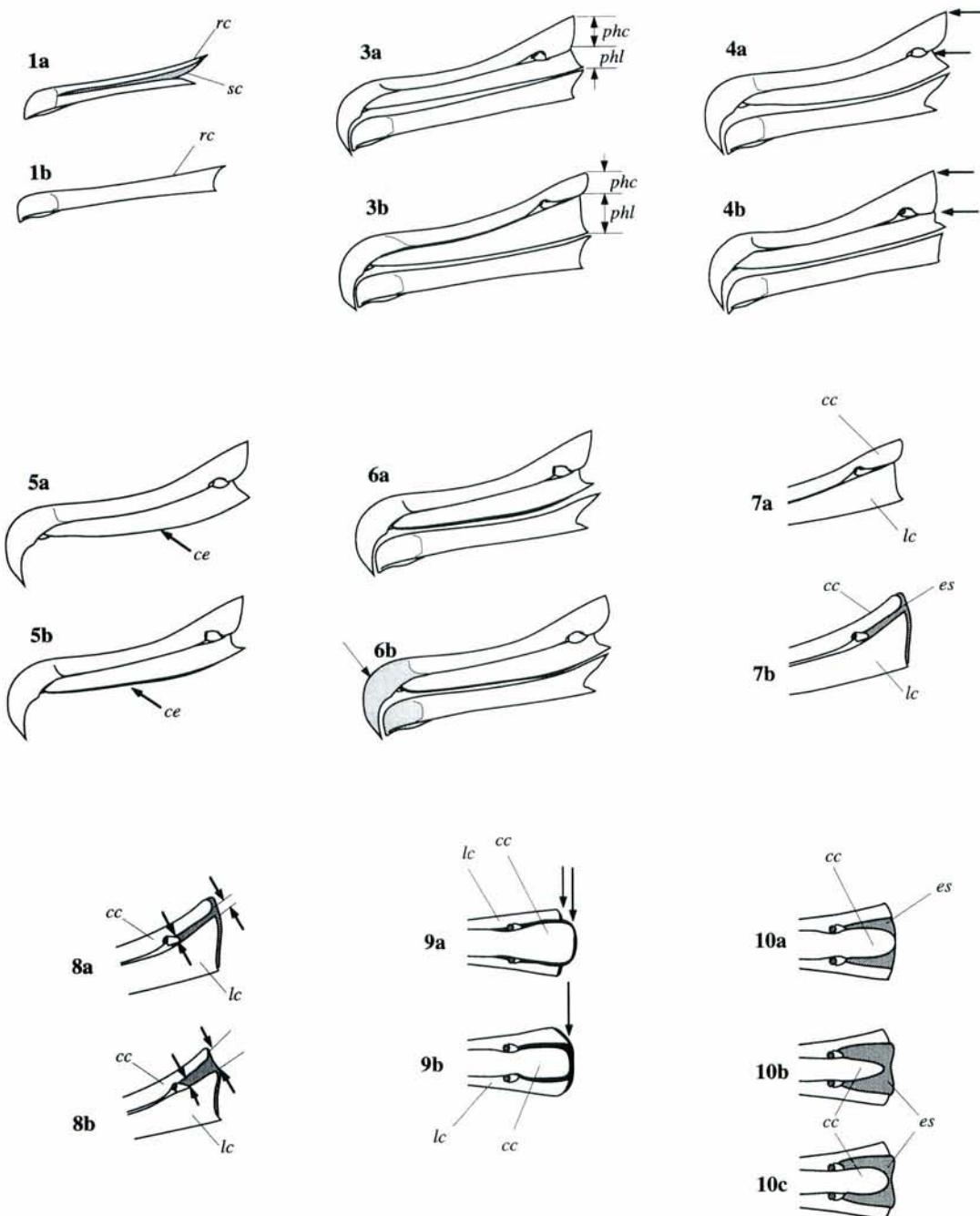


Fig. 3. Illustration of identification keys for albatross species. See details in the text. Abbreviations: cc, culminicorn; ce, cutting edge of latericorn; es, exposed skin; lc, latericorn; phc, proximal height of culminicorn; phl, proximal height of latericorn; rc, ramicorn; sc, sulcus.

.....キバナアホウドリ *D. chlororhynchos*

考 察

嘴の形態学的特徴によって、アホウドリ類の4つのグループを区別することが可能であり、また、南大洋中型アホウドリ類については種までの同定が可能であった。

南大洋中型アホウドリ類には同じような斑紋パターンを

持つ種が多く、成長による体色変化も大きいため、体色による種査定では混乱を生じやすかったが、嘴の形態を詳細に検討することにより正確な種の同定が可能である。他の3つのグループでも、嘴の形態学的特徴に体色や嘴の色彩に関する情報を加味すれば、確実に種を同定することが可能である。このように嘴の形態学的特徴は、捕獲したアホウドリ類の種を同定する際には非常に有効である。

種間・グループ間の類縁関係

暗色アホウドリ類、大型アホウドリ類及び北太平洋アホウドリ類は、各群が固有の嘴の基本構造を持っており、グループ内の種の相違は色彩や細部の形態や比率などの特徴によるものであった。これら3群は、鼻孔の後方で嘴峰板が幅広くなる点で共通しており、暗色アホウドリ類以外は、露出皮膚が存在しない。

暗色アホウドリ類2種は下嘴にsulcusをもつ点で独特である。sulcusはミズナギドリ類に一般的に見られる形質だが、アホウドリ類では他に例を見ない。暗色アホウドリ類は他のアホウドリとは離れた独自性の高いグループのようである。

大型アホウドリ類3種は、嘴の基本構造が類似しており、色彩も基本的に肌色で共通している。嘴以外の特徴では、体サイズが大きく翼開長が3mを超えること、尾が短いこと、翼下面の大半が白色で前縁まで白いことが挙げられる。体幹部の体色は、ワタリアホウドリが成長につれて暗褐色から白色になり、シロアホウドリは幼鳥から白色、アムステルダムアホウドリは成長でも暗色であり、全体として暗色～白色へ向かう傾向が認められる。

北太平洋アホウドリ類4種は、大型アホウドリ類に類似した嘴の基本構造を持ち、尾が短い点でも類似している。Coues (1886) は両者を1つのグループと見なしている。しかし、嘴の色や体の斑紋パターンは多様である。アホウドリは成長に伴い体色が暗褐色から白色に変化すること、成鳥は翼下面が前縁まで白色いことなど、大型アホウドリ類に共通する特徴を示す。クロアシアホウドリは嘴を含めた体全体が暗褐色をしており、一見したところ暗色アホウドリ類に似ている。ガラバゴスアホウドリ、コアホウドリは、嘴が明るい色をしていること、頭部が白く、翼上面と背部が黒く、尾も黒い点で、南大洋中型アホウドリ類に良く見られる体色パターンを示している。

南大洋中型アホウドリ類は、嘴峰板基部の形態と露出皮膚の発達の程度が様々で、嘴の構造は変化に富んでいた。斑紋パターンや地理的分布に共通性はあるが、嘴の構造を見る限り雑多な種の集合体であるという印象を受ける。マユグロアホウドリだけが嘴峰板と上唇板が鼻孔後部で接しており、露出皮膚を欠くため、Warham (1990) は別グループとして扱い、大型アホウドリ類と他の南大洋中型アホウドリ類の中間的なものと見なしている。露出皮膚の少ない順に種を並べると；1)マユグロアホウドリ、2)ニュージーランドアホウドリ、3)ハジロアホウドリ、4)ハイガシラアホウドリ、5)キバナアホウドリとなる。

嘴の構造と系統・機能との関係

Nunn et al. (1996) は、アホウドリ類14種のミトコンドリアDNAチトクロームb遺伝子の塩基配列を解析し、クラドグラムを作成した。彼らによると、アホウドリ類は大型アホウドリ類・北太平洋アホウドリ類と暗色アホウドリ類・南大洋中型アホウドリ類の2群にまず分岐したことになる。大型アホウドリ類と北太平洋アホウドリ類の類縁性は、嘴の形態からも示唆されるものである。暗色アホウドリ類と南大洋中型アホウドリ類の共通の祖先に近いものとして、彼らはキバナアホウドリを挙げている。キバナアホウドリは嘴の鼻孔後部の露出皮膚がアホウドリ類中最も発達している種であり、彼らの見解に従えば、南大洋アホウドリ類では露出皮膚が発達した状態から、嘴峰板基部が拡大し露出皮膚が縮小する方向へ嘴の形態変化が進んだことになる。嘴峰板基部が拡大する傾向は、暗色アホウドリ類、大型アホウドリ類、太平洋アホウドリ類ではさらに顕著であり、嘴峰板基部の拡大はアホウドリ類の各グループに見られる平行現象ということになる。

Wilkinson (1969) は、アホウドリ類の頭骨の形態を比較した結果、*Diomedea*属と*Phobetria*属は頭骨の形状が明らかに異なることを指摘している。さらに、*Diomedea*属は*D. exulans*グループ（ワタリアホウドリ、シロアホウドリ、アホウドリ、クロアシアホウドリ、コアホウドリ）と*D. melanophris*グループ（マユグロアホウドリ、ハイガシラアホウドリ、キバナアホウドリ・ニュージーランドアホウドリ・ハジロアホウドリ）に2分されるとしており、本報において嘴角質板の構造より推定されたアホウドリ類の類縁関係と一致している。しかし、Wilkinson (1969) は*D. melanophris*グループを2つのサブグループ（マユグロアホウドリ・ハイガシラアホウドリ亜群とキバナアホウドリ・ニュージーランドアホウドリ・ハジロアホウドリ亜群）に分けている。この二分法は、本研究結果よりもNunn et al (1996) のクラドグラムと良く一致している。南大洋アホウドリに見られる嘴角質板の形態の多様性は、系統関係を表すよりも、むしろ嘴の機能に応じた変化を示すものかもしれない。

アホウドリ類の多様な嘴の構造が、どのような機能的な意味を持つかは明らかにされていない。アホウドリ類は海表面に浮いている死んだ魚やイカなどの餌を拾って食べるscavengingが主な餌の取り方であり、種によっては生きた餌を捕食する場合もあると言われている (Croxall and Prince, 1994)。利用する餌のサイズや捕食に依存する程度によって、嘴全体の大きさや形状が異なる可能性が考えられる。また、鼻孔や鼻腔は、呼吸・嗅覚・塩類排泄などにも関与しており、嘴基部の形態はこ

れらの機能と関係していることも考えられる (Warham, 1996)。嘴の形態はアホウドリ類の重要な分類形質であり、機能解剖や個体発生に伴う嘴の形態変化を調べることにより、アホウドリ類の類縁関係について有用な情報が得られるものと期待される。

謝 辞

嘴を構成する角質板の和名については山階鳥類研究所標識研究室の茂田良光研究員にご教授戴いた。ここにお礼申し上げる。

引用文献

- Croxall, J.P., and P.A. Prince. 1994: Dead or alive, night or day: how albatrosses catch squid. *Antarctic Sci.*, **6**: 155-162.
- Coues, E. 1866: Critical review of the family Procellariidae;—Part V; embracing the Diomedeinae and the Halodrominae with a general supplement. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philad.*, **18**: 172-197.
- Enticott, J., and D. Tipling. 1997: Sea Birds of the World: the Complete Reference. Stackpole Books, Mechanicsburg. 234 p.
- Harrison, P. 1985: Sea Birds, an Identification Guide. Houghton Mifflin, Boston. 448 p.
- Harrison, P. 1996: Sea Birds of the World. Princeton University Press, Princeton. 317 p.
- 長谷川 博. 1998: アホウドリ:復活の翼. 海洋工学研究所, 東京. 14 p.
- Jouventin, P., J. Martinez, and J. P. Roux. 1988: Breeding biology and current status of the Amsterdam Island Albatross, *Diomedea amsterdamensis*. *Ibis*, **131**:171-182.
- Marchant, S. and P. J. Higgins (eds.). 1990: Handbook of Australian, New Zealand & Antarctic Birds. Vol. 1. Ratites to Ducks. Oxford University Press, Melbourne. 735 p.
- Nunn, G. B., J. Cooper, P. Jouventin, C. J. R. Robertson, and G. G. Robertson. 1996: Evolutionary relationships among extant albatrosses (Procellariiformes: Diomedeidae) established from complete cytochrome-b gene sequences. *Auk*, **113**: 784-801.
- Robertson, G. and R. Gales (eds.). 1997: Albatross Biology and Conservation, Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton. p.13-19.
- Robertson, C. J. R. and G. B. Nunn. 1997: Towards a new taxonomy for albatrosses. In: Albatross Biology and Conservation, G. Robertson and R. Gales (eds.). Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton. p.13-19.
- Warham, J. 1990: The Petrels. Their Ecology and Breeding Systems. Academic Press, London. 440 p.
- Warham, J. 1996: The Behaviour, Population Biology and Physiology of the Petrels. Academic Press, London. 613 p.
- Wilkinson, H.E. 1969: Description of an upper Miocene albatross from Beaumaris, Victoria, Australia, and a review of fossil Diomedeidae. *Mem. Natn Mus. Victoria*, **29**: 41-51.

Appendix table 1. List of head samples used as reference specimens in this study.

Species	Date and location		Age class	Sex	Culmen length (mm)
	Specimen No.	of collection			
<i>Diomedea epomophora</i> (subspecies unknown)					
No. 125	1998-8-12	40° 40'S, 101° 01'E	adult	unknown	168.0
<i>Diomedea exulans</i> (subspecies unknown)					
No. 165	1996-5-30	42° 1'S, 28° 10'E	adult	unknown	172.0
No. 135	1997-10-8	37° 51'S, 104° 6'E	juvenile	unknown	163.2
<i>Diomedea melanophris</i> (subspecies <i>melanophris</i>)					
No. 92	1998-8-17	39° 58'S, 94° 42'E	adult	unknown	122.3
No. 46	1998-10-18	37° 21'S, 106° 21'E	juvenile	male	121.6
No. 67	1997-5-21	41° 34'S, 35° 30'E	juvenile	female	112.9
<i>Diomedea bulleri</i> (subspecies <i>bulleri</i>)					
No. 95	1996-5-19	37° 44'S, 156° 1'E	adult	unknown	120.2
<i>Diomedea cauta</i> (subspecies <i>cauta</i>)					
No. 138	1997-5-24	40° 12'S, 105° 55'E	adult	unknown	135.5
No. 68	1997-5-24	40° 40'S, 39° 5'E	juvenile	male	139.4
<i>Diomedea chrysostoma</i>					
No. 12	1998-8-7	39° 17'S, 101° 59'E	adult	male	114.6
No. 8	1998-8-13	39° 32'S, 102° 0'E	juvenile	male	111.0
<i>Diomedea chlororhynchos</i> (subspecies <i>bassii</i>)					
No. 148	1997-10-14	38° 45'S, 104° 50'E	adult	unknown	117.0
No. 59	1997-10-30	40° 49'S, 105° 5'E	juvenile	female	116.8
<i>Diomedea nigripes</i>					
No. 63	1998-2-21	24° 50'N, 170° 24'E	adult	male	109.2
<i>Diomedea immutabilis</i>					
No. 62	1998-2-21	24° 50'N, 170° 24'E	adult	female	109.6
<i>Phoebetria fusca</i>					
No. 141	1997-11-8	40° 30'S, 105° 25'E	adult	unknown	116.0
<i>Phoebetria palpebrata</i>					
No. 72	1996-6-18	39° 54'S, 48° 36'E	adult	male	110.5