

我孫子市鳥の博物館調査研究報告第5巻：1-83（1996）

ハシビロガモ *Anas clypeata* の嘴の形態と 生息地選択性及び食性との関係

松原健司

キーワード：ハシビロガモ、採餌特性、採餌環境、炭素安定同位体比、窒素安定同位体比

まえがき

1986年の秋以来1992年の春にかけて、手賀沼で越冬するハシビロガモの生態を沼の水質と関連づけて研究するという機会をいただき、その結果をもとにして学位論文をまとめることができました。本報告の内容は、その学位論文の内容に一部加筆、修正を加えたものです。したがって全部の構成と議論の内容については全て私の負うところですが、しかし手賀沼での研究に際しては多くの方々にお世話になり、その部分をまとめた本報告の第2章と第3章では、研究論文の発表の際に共著者となっていたいただいた方々の名前も示す形とさせていただきます。またそうした論文の中では、基礎的なデータなども含めた全ての研究成果を掲載する余地がありません。本報告の中では、そうした基礎資料も含めて手賀沼での研究とそれに加えた他の水域での調査結果を一括して掲載していただくことができ、大変有り難いことと感謝しています。

本報告の内容が、多少とも手賀沼やその他の水域での水鳥類の生態を調査する際の参考としていただくことができれば幸いです。

目 次

はじめに

第1章 序論

第2章 手賀沼におけるハシビロガモの摂食生態 1

—動物プランクトンの水平分布・季節的消長とハシビロガモの採餌活動—

はじめに

調査地の概要

調査方法

結果

考察

動物プランクトンとハシビロガモの分布

動物プランクトンのサイズとハシビロガモの餌としての可能性

ハシビロガモの採餌活動と動物プランクトンの日周変動

動物プランクトンの現存量

第3章 手賀沼におけるハシビロガモの摂食生態 2

—他のカモ類との沼の利用状況の比較—

はじめに

調査方法

結果

考察

ハシビロガモの採餌活動と動物プランクトンの密度変化

他のカモ類との沼の利用状況の比較

消化管内容物

第4章 炭素・窒素安定同位体比によるハシビロガモの食性解析

はじめに

調査地と調査方法

手賀沼

東京湾

セレンガデルタ

結果

手賀沼

東京湾

セレンガデルタ

考察

食物網内における炭素・窒素安定同位体比の変動

越冬地におけるハシビロガモの食性と生息地選択

繁殖地（セレンガデルタ）におけるハシビロガモの食性

越冬地と繁殖地における生息地の選択性

第5章 総合考察

—ハシビロガモの嘴の形態と食性および生息地選択性との関係—

謝辞

要約

引用文献

資料

第1章 序 論

松原健司

第1章 序論

ハシビロガモ *Anas clypeata* L. はガンカモ科 (ANATIDAE) に属するカモ類の1種である。本種は広く北半球全域を生息地とし、夏季に亜寒帯から寒帯域で繁殖し、冬季には主として温帯から熱帯域で越冬するという1年の生活サイクルを持つ (Cramp *et al.* 1986, Hoyo *et al.* 1992)。本種の嘴は、他のカモ類と比較して長大で先端が裾広がりになっている。またその側面に精密な濾過機構を備えている (Goldman and Fisher 1962, Lack 1974, Palmer 1976, Kooloos *et al.* 1989)。本種の和名—ハシビロガモ—、英名—shoveler—はいずれもこの本種の嘴の形態に由来するものである。

カモ類はその採餌様式によって大きく3つのグループ、水面採餌ガモ類 (dabbling ducks)、潜水採餌ガモ類 (diving ducks)、魚食性カモ類 (fish eating ducks) に分けることができる (羽田1952, 1954, 1955)。ハシビロガモは水面採餌ガモ類の1種で、その中でも特に前述の嘴の特徴を活かして、浅く富栄養化した水域で水中の動物プランクトン等微小な甲殻類を濃し取って食べているものと考えられてきた (羽田1962a, Collias and Collias 1963, Swanson and Sargeant 1972, 清棲1978, DuBowy 1985, 1988, Euliss *et al.* 1991)。北アメリカにおける研究では、繁殖期のハシビロガモの雌は必要なカロリーの75%を体長2.5mm以下の無脊椎動物を食べることによって得ているという報告がある (Nudds and Bowlby 1984)。このサイズの無脊椎動物は、同所的に生息する他のカモ類がほとんど採餌できない (Crome 1985, Kooloos *et al.* 1989) か、あるいは利用しない (Nudds and Bowlby 1984) と報告されている。また DuBowy (1985) は、雄のハシビロガモの春の渡りが繁殖地の動物プランクトン (*Daphnia*) の増殖期に同調している可能性を指摘している。こうしたことから、本種は他のカモ類と異なり、サイズの小さい動物プランクトンなどの餌に依存する割合が著しく高いと考えられてきた。

本種の越冬地である日本においては、13000羽程度の飛来が確認されている (日本野鳥の会「研究センター」1989)。浅間・山城 (1987) は、本種が分布する湖沼のCOD値 ($r = 0.76$, $n = 36$) あるいは総懸濁物量 (SS : $r = 0.76$, $n = 36$) と本種の個体数との間に高い相関関係があることを示し、その要因として、越冬期間中のハシビロガモが水中の微小甲殻類 (主に動物プランクトン) を採餌するために、富栄養化した水域に集中するためではないかと推論している。本種の食性についての記録はわずかしかないが、その採餌行動からみた場合、やはり動物プランクトンなど水中の微小甲殻類を主な餌としているのではないかと指摘されてきた (羽田1962a, 清棲1978)。

しかしこのような報告がある一方で、ユーラシア大陸 (主としてロシア) 各地の繁殖地における食性の記録をまとめた Cramp *et al.* (1986) によると、本種は動物プランクトン

だけではなくその他の水生昆虫あるいは水草など、他のカモ類と同様に多様な水生生物を頻繁に餌として利用していると考えられる。また結論としては、本種の食性については未解明の部分が多いとも記されている。同様の記載は北アメリカに棲息するハシビロガモに関してもなされており、前述の本種の採餌特性とされる記載とは矛盾する点がある (Bellrose 1976, Phillips 1986)。

こうした矛盾が生じた最も大きな要因は、食性の調査方法ではないかと考えられる。カモ類の食性解析の手法は1970年を境に大きく改良された。それ以前には捕獲した個体の筋胃 (gizzard) 内容物を定量分析するという手法が一般的であった (McAtee 1922, 池田 1956, 羽田1962 a)。この場合、植物性の餌と動物性の餌の消化効率が同じであるという仮定のもとに食性の評価が行われる (例: 羽田1962 a)。しかし、食道 (esophagus)、前胃 (proventriculus)、筋胃のそれぞれから得られる内容物の組成が異なることは、この当時から指摘されており (Dillon 1957, Moyle 1961, Perret 1962, Bartonek and Hickey 1967, Bartonek 1968)、食性解析の手法を改良するべきであると考えられていた。こうした前提をもとに Swanson and Bartonek (1970) は、ミカヅキシマアジ (*Anas discors*) を対象として消化過程を明らかにするための実験を行った。その結果、1) 飲み込まれた無脊椎動物 (ユスリカ) は早い場合には10分から20分、遅くとも1時間以内に筋胃を通過すること、2) 消化は筋胃にはいる前の前胃の段階から始まること、これに対して3) 水草の種子など植物性の餌は、飲み込まれてから1日以上経過しても筋胃の中にとどまっている場合が多いこと、4) 筋胃を通過しても全く消化されていないものもあることを示した。さらに、硬い皮殻におおわれた種子などは、餌としてよりもむしろ筋胃の中で動物性の餌をすりつぶすために飲み込まれていると考える方が妥当ではないかと述べている。これらの結果から Swanson and Bartonek (1970) は、カモ類の食性調査を行う場合、1) 活発な採餌行動を一定時間観察できた個体を捕殺し、その直後に摘出した食道内容物の定量分析のみを行うこと、2) 摘出に時間がかかる場合には、食道内にエタノールを注入して、内容物の消化が進まないようにあらかじめ固定してしまうことが望ましいと結論している。この論文が発表された後の北アメリカにおける水鳥類の食性調査はおおむねこの方針にしたがって行われたきた (例えば Allouche and Tamisier 1984, Euliss and Harris 1987, Miller 1987, Anderson and Ohmart 1988, Korschgen *et al.* 1988)。その結果、消化が遅い植物性の餌生物と比較して、消化の早い水生昆虫等の無脊椎動物のカモ類の餌としての重要性が再認識されるようになった。またこうした研究が進むことによって、ハシビロガモの餌としての微小甲殻類の意義も強調されるようになってきた (DuBowy 1985, 1988, Euliss *et al.* 1991)。その他の問題点としては、例えばこれまでの食性調査では、食道内容物の定量は行われるが、餌となる水生動植物群集の組成や現存量の変動などと、カモ類の飛来数や採餌行動の対応関係が具体的に検討されてこなかったということもあげられる。水生動植物の組成と現存量は、そこに飛来する水鳥の種構成や飛来数と密接に関連するもので (Sjöberg and Danell 1982, Crome 1985, DuBowy 1988)、この点についての研究も今後さらに発展させて行かねばならない。

以上の点から考えてみると、Cramp *et al.* (1986) や Bellrose (1976)、Phillips (1986) などに示されているハシビロガモの食性は、Swanson and Bartonek (1970) の推奨する手法で行われたものではない。したがって、これらの研究成果では、本種の餌としての微小

甲殻類の重要性は過小評価されている可能性が高い。しかしその一方で、こうした微小甲殻類の重要性を実証した研究もほとんどない。ハシビロガモと同様の嘴の構造を持つカモ類は、アフリカ (cape shoveler, *A. smithii*)、南アメリカ (red shoveler, *A. platalea*)、オセアニア (australian shoveler, *A. rhynchotis*; pink-yearred duck, *Malacorhynchus membranaceus*) の各地に生息している。これらの種類はいずれもハシビロガモと同じく微小甲殻類を主な餌としていると考えられているが、その食性に関して詳細な研究はなされていない。また、オーストラリアハシビロガモ (*A. rhynchotis*) の食性を調査した Crome (1985) によると、ある湖沼での本種の飛来数の変動と動物プランクトン現存量の変動は必ずしも対応するものではなく、動物プランクトンの餌としての重要性は低いとの評価もある。

一般的に水中の微小生物を濃し取って食べるという採餌様式を持つ生物は、それに適した形態の口器を発達させている (Sanderson and Wassersug 1990)。動物プランクトンなどの無脊椎動物のグループではその形態と餌の関係が詳細に研究されてきた (例えば Bogdan and Gilbert 1982, DeMott and Kerfoot 1982)。一方、脊椎動物の中でもこうした採餌様式を持つものは爬虫類を除く様々な生物群の中にみることができる (Sanderson and Wassersug 1990)。鳥類の中で嘴の形態がプランクトンを採餌するのに最も適しているフラミンゴ類 (PHOENICOPTERIDAE) では、早くから嘴の形態と食性 (Jenkin 1957)、採餌効率と採餌環境とする水界生態系における栄養段階の位置づけ (Vareschi 1978, Vareschi and Jacobs 1985)、餌となるプランクトンをめぐる魚類との競争関係 (Hurlbert *et al.* 1986) などの研究がなされてきた。こうした研究結果は、彼等の生活様式が餌となるプランクトンの変動と密接な関係があることを明らかにしている。ハシビロガモの場合も、餌となるプランクトンその他の微小甲殻類との関係が解明された場合には、本種が雑食の傾向の強いカモ類の中にあって全く独自の採餌環境を持ち、水界生態系における位置も特異なものであることが示される可能性がある。

このような研究経過を踏まえて、本研究ではハシビロガモの嘴の形態とその生息地選択性および食性を関係づけることを目的とした。そのための研究手法として、ハシビロガモの個体数の変動と採餌活動の観察、餌生物 (主として動物プランクトン) の現存量とその変動の推定、消化管内容物の分析などの従来の生態学的手法に加えて、炭素・窒素安定同位体比の測定という生物地球化学的手法を導入した。この最後の手法は第4章で具体的に述べるが、同化された餌生物によって食性の解析を行えること、また同位体の半減期の異なる臓器の同位体比を比較検討することによって餌の履歴を追跡できるという長所をもつために、採餌環境の選択性、特定の餌生物への依存性などを解析するうえで重要な武器となることが期待できる。

以下、第2章では著しく富栄養化が進んだ湖沼である手賀沼において越冬するハシビロガモの摂食生態を、餌となる動物プランクトンの水平分布、季節的および日周期的変動と関連させて検討した。この内容は Matsubara *et al.* (1994) として発表されている。またここで取り扱ったデータは杉森他 (1988) にも報告されている。第3章では同じ湖沼で観察される他のカモ類の生態と比較することによって本種の採餌特性を明らかにした。第3章の主要な部分は、現在 Matsubara *et al.* (1996) として印刷中である。これに加えて、ここでは全体の流れの中での便宜上、松原 (1992) の内容に加筆訂正を加えたものと、松原

他（1993）の報告の一部を再録した。第4章では炭素・窒素安定同位体比測定法を導入して、越冬地と繁殖地における本種の摂食生態を比較した。第5章では以上の結果をもとにして本種の嘴の形態とその採餌特性、生息地選択性との関係について総合的な議論を行った。

第2章 手賀沼におけるハシビロガモの摂食生態1 —動物プランクトンの水平分布・季節的消長と ハシビロガモの採餌活動—

松原健司・岩渕 聖¹・杉森文夫²・青山莞爾³

はじめに

日本で越冬するハシビロガモ (*Anas clypeata*) は約13000羽と推定されている (日本野鳥の会研究センター1989)。浅間・山城 (1987) は、ハシビロガモの個体数と彼らが観察された湖沼のCOD値や総懸濁物量 (SS) との間に高い相関関係があることを示し、この傾向が、動物プランクトンなど水中の微小甲殻類を主な餌とするといわれる本種の採餌特性に帰因するものと推論している。また本種がより富栄養化の進んだ湖沼に多くみられることから、水質汚濁の指標生物になるのではないかと述べている。

動物プランクトンの増殖は基本的に水温に依存しており (Allan 1976)、一般的に冬季にはその現存量は低下することが多い。この期間に本種が動物プランクトンを餌として利用する場合、動物プランクトンの現存量が高く維持される水域に行かねばならない。そのような水域では低水温による増殖の制限を補償する水域—例えば餌となる植物プランクトンの現存量と生産量が高い水域、あるいは一般的に富栄養化が進んだといわれる水域—であることが予想される。浅間・山城 (1987) の結果は間接的に本種のこうした傾向を示唆していると考えられる。繁殖期間中、雄のハシビロガモが動物プランクトン (主に *Daphnia*) の現存量が増加する時期に活発に採餌を行い、それ以外の期間は休息している割合が高いと DuBow (1985) は報告している。しかし、越冬期間中のハシビロガモが動物プランクトンを採餌していることを明確に示した研究はわずかしかない (DuBow 1988, Euliss *et al.* 1991)。また一般的にガンカモ類の摂食生態を、生息する湖沼の食物網の中でとらえようとした研究も近年までほとんど見られなかった (羽田1952, Gardarsson 1979, Kerekes 1994)。

本研究における越冬地での主な調査地とした手賀沼は、日本国内で最も富栄養化の進んだ湖沼の1つとして知られている (Takamura *et al.* 1989, 田中1992)。手賀沼ではおおよそ200から600羽程度のハシビロガモが毎年越冬し、その数は1月から3月にかけて最大となるパターンを示すことが報告されている (我孫子野鳥を守る会1979—1992)。また飛来した個体は頻繁に水面採餌を行っているといわれていた (黒田私信, 杉森他1988, 1989)。本章では手賀沼に飛来するハシビロガモが沼の動物プランクトンを採餌しているという可能性に着目し、動物プランクトンの現存量の変動と本種の採餌活動の関係を明らかにすることを目的とした。

-
1. 日本大学農獣医学部
 2. 山階鳥類研究所
 3. 東邦大学理学部

調査地の概要

千葉県北東部に位置する手賀沼 (N35° 51'、E140° 05') は、数十年ほど前までは数十万羽の水禽類が飛来する日本有数の水禽類の越冬地として知られていた (斉藤1931、黒田1985)。1870年代初頭までは、その面積は約28km²程度であった (星野1986、岡1988)。しかし、その後繰り返し行われた干拓によって1954年当時には11.9km²となり (星野1986)、さらに1968年まで続いた干拓と1969年の宅地造成によってその面積は6.5km²にまで減少した (岡1988)。干拓は主に浅水域を中心に行われたために、沼は湿地のほとんどを失った。これ以前の手賀沼では水位変動が激しく氾濫が起きやすい状態で (星野1986、1989)、沼周辺の水田は冬季にも水をたたえたままの湿田であったために (星野1986、1989)、この水域は水禽類にとって良好な越冬地であったと考えられる。しかし相次ぐ干拓と宅地造成、さらには1950年代以降開始された大規模住宅団地・工業団地開発と水質汚濁防止対策の立ち遅れによって、沼の水質は一挙に悪化した (千葉県水質保全研究所1981、岡1988)。その過程で沼内のほとんどの水生植物と底生動物はみられなくなり、それに対応するように飛来する水禽類の種数と飛来数は激減した (高村他1986、Takamura *et al.* 1989、千葉県水質保全研究所1981、岡1988)。

現在の手賀沼は、面積6.5km²、平均水深0.8mの浅く東西に細長い瓢箪型をした沼である (図2-1) (田中1992)。中央のくびれた部分にかかると手賀大橋を境に西側が上沼、東側

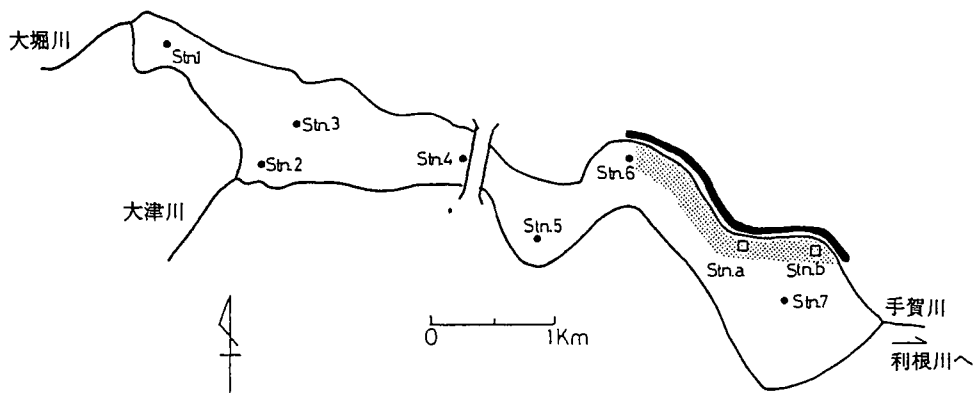


図2-1. 手賀沼と動物プランクトン採集地点 (Stn. 1~7, Stn. a, b) およびハシビロガモの採餌活動の観察水域 (北東部、陰の部分). 沿岸に沿ったラインは採餌活動の観察ルートを示す.

が下沼と呼ばれている。主要な流入河川は上沼の西端にある大堀川と大津川で、この2河川から周辺都市部の生活廃水が流入している。ここから入った水は下沼の東端に位置する手賀川を経て利根川へと流出する。沼の沿岸には細長くヨシ (*Phragmites australis*) 帯が広がり、その外側にマコモ (*Typha angustifolia*)、ヒメガマ (*Zizania latifolia*) 帯が隣接している。このほか下沼南部には一部にハス (*Nelumbo nucifera*) が見られる (Takamura *et al.* 1989、杉森1992)。また富栄養化対策として栽培されているホテイアオイ (*Eichhornia crassipes*) が見られるが、これ以外の水生植物は確認されなくなっている。水質に関しては、Takamura *et al.* (1989) が示すようにOECD (1982) の基準に照

らすと、富栄養段階を越えた過栄養段階 (hypertrophic state) の湖沼として位置づけられる。現在の沼の水質、水生生物相に関しては以下に示す研究により詳細な記載がなされている (水質: 上田・小倉1989、細見・須藤1991、千葉県水道局1979-1993、水生生物および鳥類: 千葉県水質保全研究所1981、高村他1986、岩淵1988、岡1988、柿沢1988、杉森他1988、1989、浅間1989、野谷1989、小峯1990、向山1990、依田1990、中村1991、本間1991、斎藤他1992 a、b、杉森1992、松原他1993、我孫子野鳥を守る会1979-1992、1994)。

調査方法

水質及び動物プランクトン

1986年10月より1987年3月まで沼内の7点において月1回動物プランクトンの採集及び各種水質項目 (水温・溶存酸素・pH・透明度・クロロフィルa量) の測定を行った。水深の浅い大堀川と大津川河口域 (<60cm) ではバケツ (9.5リットル) を使用し、その他の地点では内径7cmの塩化ビニールの筒を使用して表層から水底上10cmまでの水を柱状採水した。採取した水は40mmのメッシュサイズのプランクトンネットで100mlに濾過濃縮した後、その場でシュガーホルマリン溶液 (Haney and Hall 1973) で固定 (最終濃度4%) して実験室に持ち帰った。その後さらに10mlまで濃縮して1~2mlのサブサンプルを計数用のチャンバーに滴下して顕微鏡下で動物プランクトン数を計数した。動物プランクトンの現存量はDumont *et al.* (1975) と倉沢他 (1970) のデータをもとにして、個体数に乾燥個体重をかけた乾燥重量として推定した。水温・溶存酸素濃度 (DO) はYSI model 54A oxygen meterにより表層から底泥まで20cm間隔で測定した。pHについては表層水について比色測定法により、透明度は直径30cmのセッキ板によって測定した。クロロフィルa (Chl. a) 量は、動物プランクトンの試水と同様の方法で採水した水を実験室に持ち帰り、ワットマンガラスファイバー濾紙 (GF/C) 上に集めたものをUNESCO (1966) に従って定量した。

各地点の動物プランクトン現存量のデータをもとにして、その変動に対する時間・空間・時空間相互作用それぞれの寄与率をLewis (1978) が導入した手法により評価した。Lewis (1978) は2元配置の分散分析 (Sokal and Rohlf 1981) を行うことで、動物プランクトンの変動要因を空間的要因 (餌あるいは捕食者の空間分布など)、時間的要因 (水温などの変動とそれに伴う増殖率の変化など)、およびその相互作用という成分に分けられることを示した。この手法を適用するためには自己相関 (autocorrelation) を招かないように、サンプリング間隔は時間的にも空間的にも十分に離れていなければならない。今回の場合、3~4週間という間隔は低水温下 (<18℃) でのケンミジンコ類の世代時間よりもおそらく短い (George 1976)。しかし、一般にこうした低水温下においては、全体の変動要因に対する時間的変動の寄与率が高いので (Allan 1976, Urabe 1989)、自己相関の影響は無視できると考えてよい。サンプリング地点は、1日のうちに動物プランクトンが移動できないほどに十分離れているので問題ない。データは正規化して分散を均一化するために対数変換 ($\log(N+1)$) した (Snedecor and Cochran 1989:ここで使用した2元配置の分散分析法については日本語のテキストとしてスネデガー・コ克蘭1991等もある)。

ハンビロガモの採餌活動の日周変動

1987年1月より3月までの間、沼の北東部沿岸帯の水域(図2-1)でハンビロガモの個体数及び採餌行動の日周変化を観察した。観察は4時間間隔で24時間(6回)を原則とした。各月の観察日は以下のとおりである。1月14~15日、2月9、20、27~28日、3月1~2日の各回、また3月12~13日には48時間の連続観察を行った。観察範囲は北東部沿岸の遊歩道が隣接している水域で、2.1×0.2kmの範囲とした。この水域は杉森他(1988)によって比較的多くのハンビロガモが観察されており、観察も容易なことから、沼における本種の行動を把握するには好適な水域であると期待できた。観察には7×50の双眼鏡を使用し、遊歩道を車で移動しながら岸から200m沖までの間にいたハンビロガモの個体数と採餌行動を記録した。採餌行動は4つのカテゴリー(dabbling・tipping-up・head under・diving)に区分して記録した。各採餌行動は以下のように定義した。dabbling: 嘴を水面に浸し細かく動かすことによって表層水中の餌を濾しとる行動。tipping-up: 水面に浮かぶ植物の種子などをつつきとる行動。head under: 水面で倒立し、水中または水底の餌をとる行動。diving: 潜水して餌をとる行動。今回の観察では各回の観察開始時間が一定ではなかったため、結果は毎月の各観察時の平均値に95%の信頼限界を添える形で表示した。3月1~2日にかけて行った観察では、図2-1に示す2点(Stn. a、b)で各時間の観察終了後に表層水中の動物プランクトンの採集を行い、現存量の日周変動も調査した。採集方法は全域のStn. 1、2の場合と同様で、各地点で毎回3本のサブサンプルをとった。

今回の調査期間中、3月18日の21時頃、北東部沿岸の水域でおよそ200羽ほどの群で水面濾過採餌を行っていた中の1羽をかすみ網によって捕獲することができた。この個体を捕獲直後に実験室に持ち帰り、その消化管内容物を摘出して組成を調べ定量した。

結 果

動物プランクトンの分布とその季節変動

1986年10月より1987年3月までの各地点における水温、溶存酸素、透明度、pH、Chl. a量は表2-1に示すとおりである。水温は河口域のStn. 1と2でやや高く(11.4、11.1

表2-1. 1986年10月から1987年3月までの各地点における水質項目の平均(n=6)(Matsubara *et al.* 1994より改編)。

(注)*: 透明度は1986年11月から1987年3月までの5回の平均。

	Stn.1	Stn.2	Stn.3	Stn.4	Stn.5	Stn.6	Stn.7
水温(°C)	11.4	11.1	9.6	9.4	9.7	9.6	9.0
溶存酸素(mg l ⁻¹)	4.6	7.0	12.9	14.9	15.8	13.7	13.1
透明度(cm)*	52.0	47.2	47.0	43.6	45.6	31.4	30.0
pH	7.2	7.6	8.2	8.7	8.9	8.9	9.0
クロロフィル a(mg l ⁻¹)	15.2	52.2	264.9	294.2	207.8	245.2	287.6
水深(cm)	30.0	52.7	212.8	189.0	109.2	78.0	139.2

て)、その他の地点 (Stn. 3~7) では9.0~9.7℃とやや低めの傾向がでた。DOの鉛直的な変動はいずれの地点においてもほとんど見られなかったので、表2-1ではまず各地点毎に鉛直分布のデータの平均値を求め、さらに各月の値から計算された平均値を示してある。その値は河口域で低いが(4.6、7.0 mg l^{-1})、それ以外の地点では12.9~15.8 mg l^{-1} と高い濃度を維持していた。透明度は流入直後の Stn. 1 (52cm) から東端の Stn. 7 (30cm) まで徐々に低下する傾向を示した。Chl. aは Stn. 1 (15.2 $\mu\text{g l}^{-1}$) と Stn. 2 (52.2 $\mu\text{g l}^{-1}$) では相対的に低い値を示した。しかし、上沼の中央に位置する Stn. 3 ではすでに264.9 $\mu\text{g l}^{-1}$ までに増加しており、以下の地点でも207.8 $\mu\text{g l}^{-1}$ から294.2 $\mu\text{g l}^{-1}$ の間での変動を示した。

動物プランクトンの中では4種のワムシ類、*Filinia longiseta*, *Brachionus calyciflorus*, *B. angurialis*, *B. leydigi* と2種のケンミジンコ類、*Cyclops vicinus*, *Eucyclops sp.*が主要な構成種であった。現存量は3つのグループ、ワムシ類、サイクロポイド期とノープリウス期のケンミジンコ類、にまとめて図2-2に示した。全てのグループについて河口域 (Stn. 1、2) では増加は認められなかった。ワムシ類は1月までは増

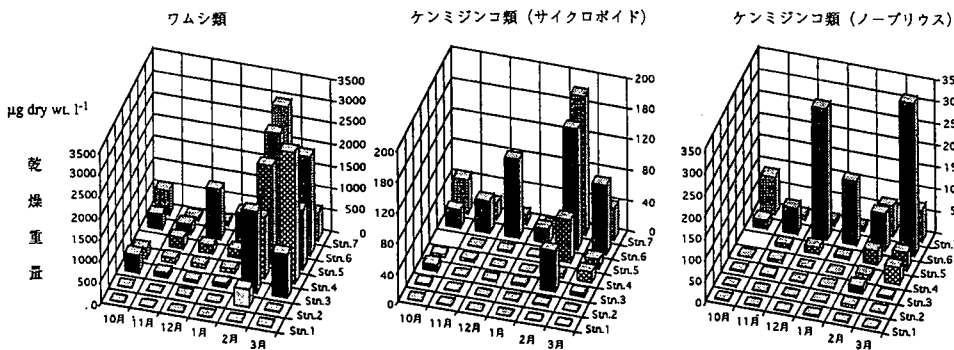


図2-2. 動物プランクトンの水平分布とその季節的消長 (Matsubara *et al.* 1994 より改編).

加せず、それ以後2月から3月にかけて急激に増加した。ケンミジンコ類は12月に一度増加傾向があり、以後ワムシ類と同様に2月から3月の間増加した。この傾向は沼の東部(下沼)の各地点で顕著だったが、西部(上沼)でははっきりした傾向は認められなかった。

分散分析の結果はケンミジンコ類の空間分布の偏りを顕著に指標していた。分析には、物理化学的環境の異なると判断された河口域の2点 (Stn. 1、2) は含めなかった。また10月の Stn. 5 では動物プランクトンを採集しなかったので10月のデータも計算から除外した。したがって11月から3月までの Stn. 3 から Stn. 7 を対象として分析を行った結果を表2-2に示した。ワムシ類ではその現存量の変動要因の80.9%は時間的なものであると計算された。空間的なもの (15.3%)、時間と空間の相互作用 (3.6%) は変動要因としての寄与率は低かった。一方ケンミジンコ類では、空間的な要因がサイクロポイド期のもので58.7%、ノープリウス期のもので75.1%を占めた。

ハンビロガモの個体数と採餌活動の日周変動は図2-3に示すとおりである。観察され

表2-2. 動物プランクトン現存量の分散に対する時間・空間・時空間的な要因の寄与率 (Matsubara *et al.* 1994 より改編: 詳しくは本文参照).

分散	各要因の全分散に対する寄与率 (%)				
	空間	時間	時空間 相互作用	誤差	
11月から3月					
ワムシ類	8.962	15.3	80.9	3.6	0.2
ケンミジンコ類 (サイクロポイド)	7.455	58.7	35.6	3.5	2.2
ケンミジンコ類 (ノープリウス)	5.840	75.1	20.8	3.4	0.7

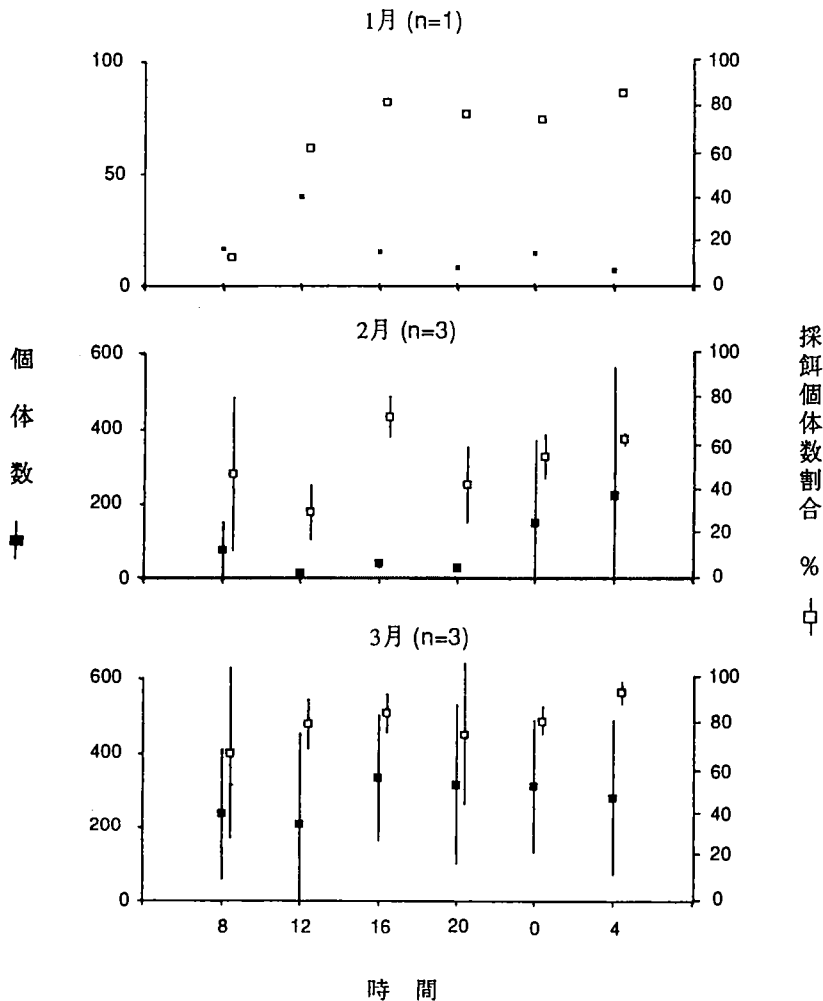


図2-3. ハンビロガモの総個体数と採餌個体の割合の日周変化 (Matsubara *et al.* 1994 より改編). 各プロットに付随するバーは95%信頼限界を示す.

た個体数は1月には50羽以下と少なかった。以後2月から3月にかけては、各調査回あるいは時間毎の変動は大きいながらも200~300羽程度まで増加した。採餌個体の割合は1月では午前8時の回を除くと60%を越えた。2月には採餌個体の割合はやや減少したものの、16時、0時、4時の各回では60%以上の個体が採餌していた。3月になると、全個体数の変動とは関係なく観察された個体の80%は採餌していた。いずれの月も観察された採餌行動は水面濾過採餌がほとんどで、その他の行動はごく稀にしかみられなかった。

3月1~2日のハシビロガモの個体数と採餌活動の日周変動、動物プランクトン現存量の日周変化は図2-4に示すとおりである。日中観察された全個体数は減少するが、採餌

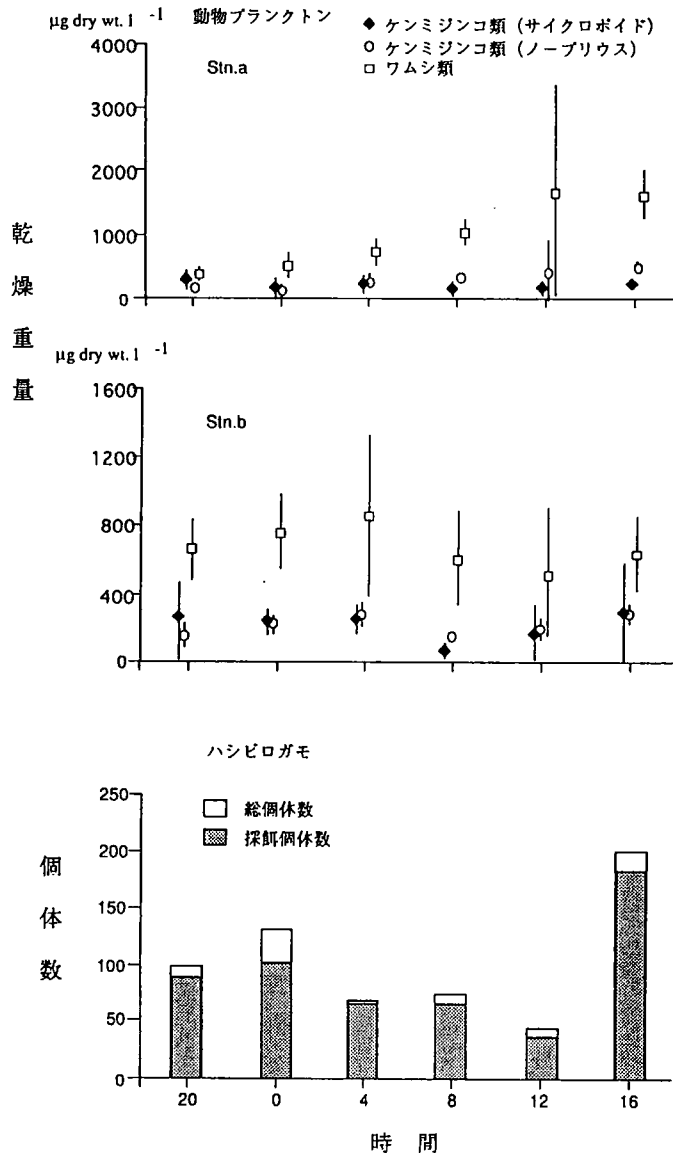


図2-4. 動物プランクトンの現存量とハシビロガモの個体数の日周変化 (Matsubara *et al.* 1994 より改編).

個体数の割合は80%と高い値を維持していた。ワムシ類の現存量はStn. aでは観察開始から終了まで徐々に増加した。しかしStn. bではそのような変化は示さなかった。ケンミジンコ類の現存量はどちらの地点でもほぼ一定の値を維持していた。

捕獲したハシビロガモの消化管からは水中の主要な構成種として記載した動物プランクトン各種を確認した。食道内からはケンミジンコ類 (*Cyclops vicinus*, *Eucyclops sp.*) が約 1.5×10^5 個体(乾燥重量では約360mg)、ワムシ類(主として*Brachionus spp.*)が 1.0×10^5 個体(約24mg)検出された。検出された個体は抱卵しているものがほとんどであったので、乾燥重量はかなり過小評価していると考えられる。前胃、筋胃内容物はかなり消化が進んでおり、定量することはできなかった。

考 察

動物プランクトンとハシビロガモの分布

ワムシ類は地点間での変動よりも季節的な変動の方が大きく、2月から3月にかけて河口域(Stn. 1、2)を除く5地点で増加する傾向を示した。一方、ケンミジンコ類は季節的な変動に無関係に沼の北東部を中心に分布する傾向を示した。ハシビロガモの飛来数は1月から3月にかけて増加し、そのほとんどは東部の水域で観察されている(図2-5:我

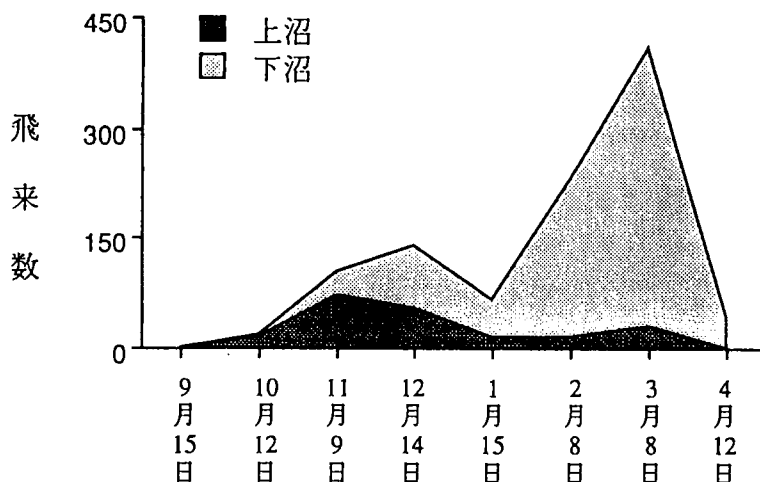


図2-5. 1986年10月から1987年4月までのハシビロガモの飛来数(我孫子野鳥を守る会(1994)のデータをもとに作成)。

孫子野鳥を守る会1994)。またその中でも北部沿岸帯に集まる傾向がある(杉森他1989、杉森1992)。2月20日の観察では午前4時の回に約550羽を確認したが、これは同日午前中に柿沢(1988)が沼全域においてカウントした本種の個体数(542羽)にほぼ等しい。図2-3に示したハシビロガモの個体数の増加傾向は、こうした沼全域の個体数とその分布傾向を反映したものと考えられる。したがって今回の調査結果は、ハシビロガモは動物プランクトン—特にケンミジンコ類—の現存量が増加する時期に、最も増加する水域で採餌していたことを示している。

動物プランクトンのサイズとハシビロガモの餌としての可能性

Koste (1978) と Kawabata and Defaye (1994) によれば、今回手賀沼で出現したワムシ類のサイズは80~600mm、ケンミジンコ類のサイズは680~2200mmである(第4章 表4-1参照)。餌のサイズの面から見てもケンミジンコ類は最も手頃なサイズの動物プランクトンであると考えられる。Kooloos *et al.* (1989) は実験的にハシビロガモの100%採餌可能な餌の最小サイズが300~400mmであることを示した。また Crome (1985) は、ハシビロガモと類似した嘴の濾過機構を備えた2種のカモ類、サザナミマルハシガモ (*Malacorhynchus membranaceus*) とオーストラリアハシビロガモ (*Anas rhynchotis*) の濾過可能サイズを実験的に検証した。その結果、前者では385mm、後者では445mmが100%濾過可能なサイズであると結論している。さらにそれ以下のサイズの動物プランクトンの密度が高い場合には、そうしたより小型の動物プランクトンも採餌できるだけでなく、大型の動物プランクトンの採餌効率も高まることを示した。これは小型の動物プランクトンの密度に依存した目詰まり効果が働くためと考えられる。実際に Euliss *et al.* (1991) はハシビロガモの食道内から体長100mmのワムシ類 (*Keratella*) を大量に検出している。この研究ではそのような小型の動物プランクトンが餌となる可能性を想定していなかったが、このケースでもワムシ類の高密度のブルームが形成されたために、ハシビロガモが採餌可能な状態になったと推論している。今回1羽ではあるが捕獲した個体の食道内容物の90%以上(乾燥重量比)は、ケンミジンコ類であった。図2-2と図2-4から計算される3月の水中のケンミジンコ類(約35%)の存在比と比較した場合、選択的にケンミジンコ類を採餌している傾向は明らかである。ケンミジンコ類は蛋白質の含有量が高く (Comita and Schindler 1963)、抱卵しているものであれば脂肪の含有量も高まるので、栄養面から見ても春の渡りとその後の繁殖期を目にしたハシビロガモにとって良質の餌である (Krapu 1981, Miller 1987)。このような点から見て、手賀沼における本種の分布と採餌活動は基本的にケンミジンコ類の分布と季節的な消長に同調していること、またワムシ類の密度の高さが本種の採餌効率を高めていることが示唆される。

ハシビロガモの採餌活動と動物プランクトンの日周変動

一般に水面採餌ガモ類は夜間に採餌をする傾向が高い (Tamisier 1976, Euliss and Harris 1987)。動物プランクトンに関しても日周期的な鉛直移動を行うことは広く知られており (Haney 1988)、その場合夜間に表層に移動するというのが一般的な挙動である。この移動は主に昼間に活動する魚の捕食を避け、夜間に表層水中で採餌を行うためであるといわれている (Brooks and Dodson 1965, Haney 1988)。この移動パターンはしかし、夜間に表層水中の動物プランクトンを採餌するハシビロガモには非常に有利な条件である。手賀沼ではさらに本種にとって動物プランクトンの採餌を容易にしている条件がある。手賀沼では夜間だけでなく、昼夜を通して観察された個体の約60%が採餌していた (図2-3)。一方、採餌行動を観察していた水域における表層水中の動物プランクトン—特にケンミジンコ類—の現存量は、昼夜を通じてほぼ一定であった (図2-4)。またその量は、沼全域の水平分布を調査した際の最大量にほぼ等しいものである (図2-2, 4)。表層水中の動物プランクトン現存量の日周変動は1サイクルしか調査を行わなかったが、不定期に行った夜間観察の際にも、この水域では水深30cm程度のところで水底が見えないほどのケンミジンコ類のパッチが形成されているのを確認している。こうした動物プランクトン

の分布パターンは、手賀沼がハシビロガモにとって非常に好適な採餌環境であることを示唆している。

動物プランクトンの現存量

手賀沼における動物プランクトンの分布とその変動に関しては、以下のようなことが考えられる。分散分析の結果は、ワムシ類の現存量の変動要因としては空間的なものより時間的なものの方がより強く影響していることを示唆していた。一方、ケンミジンコ類のそれは空間的な要因により強く影響を受けていることを示唆していた。冬期（非灌漑期）の手賀沼の水の滞留時間は上沼で11日、下沼で13日と推定されている（細見・須藤1992）。Corwell（1970）はミズーリ河に設けられた2つのダム湖、Lewis LakeとClark Lakeにおける調査結果から、滞留時間が10日以下のような水の動きの速い湖沼においては、ケンミジンコ類は増殖が難しいことを指摘している。低水温に加えて上記のような手賀沼の短い水の滞留時間も、ケンミジンコ類にとっては増殖・再生産に十分な時間であるとは考えにくい（George 1976, Ulm 1989, Maier 1989, 1990）。こうした条件下では動物プランクトンの群集構造は不安定なものになりやすい（Urabe 1990）。しかし、動物プランクトンの現存量の高さ（図2-2）と分散分析の結果（表2-2）は、そうした傾向はワムシ類にもケンミジンコ類にも当てはまらないことを示している。Urabe（1989, 1990）が指摘しているように、動物プランクトン群集が不均一な空間分布を示す場合、捕食圧、餌の量とその分布、餌をめぐる競争等がその群集構造を決定する要因として重要になる（Brooks and Dodson 1965, Kerfoot 1980, Lampert 1985）。しかし、魚類の捕食作用は低水温下では弱く（名越他 1962）、餌をめぐる競争も弱まる。それは、動物プランクトンの増殖は水温に強く影響を受けるために（Allan 1976）、水温が低下すると増殖速度も低く抑えられると考えられるからである。したがって、不均一な空間分布をもたらすような生物学的相互作用（魚類-動物プランクトン、動物プランクトン同士）は冬期には強く働かないと考えられる。実際に、表層水中のケンミジンコ類の現存量が昼夜通じてほとんど一定であったことは、魚類の捕食圧が弱い可能性を示唆している。その一方で、冬期であっても手賀沼のChl. a量は高く維持されており（表2-1、第4章参照）、さらに千葉県水道局（1985-1993）によると、植物プランクトン群集中で優占する種類は珪藻類の*Cyclotella* spp.である。こうした小型の珪藻類はケンミジンコ類にとって良好な餌であり（Toth and Zankai 1985）、その量によって彼らの現存量と成長速度は強く影響を受けることが知られている（Hansen and Jeppesen 1992）。したがって手賀沼におけるケンミジンコ類の餌環境は非常に好適なものであり、そのことが冬期の低水温下においても彼らの現存量を高く保っている主要な要因の1つであると考えられる。ワムシ類についても餌条件は同様のことがいえる。また複数の種類が高密度で生息していることは、餌条件が極めて良好であり餌をめぐる競争が弱いことを示唆するものである。以上の点から考えて、冬期の手賀沼では、1) 動物プランクトンに対する捕食圧が弱いことと、2) 低水温であるが餌となる植物プランクトンの現存量が豊富であるために、高密度の動物プランクトン群集が維持されるという特徴があるといえる。そのため、ケンミジンコ類とワムシ類の空間分布パターンの違いは、基本的には両者の成長速度の違いに起因するものと考えられる。その他にも、沼の中での水の動き、栄養塩や植物プランクトンの水平分布などとの関連も考えられるが、この点は今後さらに検討する必要がある。

第3章 手賀沼におけるハシビロガモの摂食生態 2 —他のカモ類との沼の利用状況の比較—

松原健司・野谷靖浩¹・依田光雄²・小峯 誠²
向山宣秀²・本間恵子²・青山莞爾²・杉森文夫³

はじめに

日本国内では約1400000羽のガンカモ類が越冬している（日本野鳥の会研究センター1989）。越冬期間中の生息地の選択は、カモ類にとってその後の春の渡りと繁殖を成功させるために大変重要であることが北アメリカでの研究によって明らかにされてきた（Krapu 1979, 1981, Heitmeyer and Fredrickson 1981, Paulus 1982, 1984, Euliss and Harris 1987）。Heitmeyer and Fredrickson (1981) は、越冬地の餌条件が繁殖地へ戻るカモ類の生理学的条件を決定する上で重要であり、したがってその後の繁殖にも影響するものであることを示した。越冬期間中の水禽類の生態は、生息地となる水域の物理化学的な特性（樋口他 1988）、水生生物の群集構造（Mitchel *et al.* 1988, McKinnon and Mitchell 1994）、その水域の栄養状態（*trophic state*）（羽田1952, 1954, 1962b, Suter and Schifferli 1988, Suter 1994）等との関連で研究されてきた。また近年では水鳥を湖沼の食物網の構成員として認識し、その役割を明らかにする試みもなされるようになってきている（Kerekes 1994）。こうした研究の中で明らかになってきたことは、ある程度までの富栄養化の進行は餌生物の現存量を増加させ、越冬地としての価値を高めるということであった。しかし、人為的に引き起こされる急激な富栄養化は、越冬地としての価値を低下させることになる場合がある（千葉県水質保全研究所1981、岡1988、Suter 1994）。本研究における調査地である手賀沼は過去には日本有数の水禽類の越冬地として知られており、数十年前までは越冬する水禽類の数は数十万羽（カモ類がその8割を占める）を越えていた（斉藤1931）。しかし前章でも述べたように、その後の人為的な影響がもとになり、水生生物群集の構成は激変し飛来する水禽類の種数や数も激減した。手賀沼は急激な富栄養化が水禽類に及ぼす悪影響の一例である。しかしこのような条件下で、ハシビロガモはこの沼を採餌の場として有効に利用しているという可能性を第2章では議論した。

本章では、この現象が一過性のものではないことを確かめるために、ハシビロガモの採餌活動の日周変動と月変化を継続して調査した結果を示す。またそれと同時に、手賀沼で越冬する他のカモ類の沼の利用状況についても言及する。DuBow (1988) は、餌量が質・量ともに低下する越冬期には餌をめぐるカモ類の競争が厳しくなり、採餌場所あるいは利用する餌生物を分ける傾向が強くなると指摘している。ハシビロガモのみがその嘴の特性

-
1. 日本大学農獣医学部
 2. 東邦大学理学部
 3. 山階鳥類研究所

を活かし、手賀沼を採餌の場として利用することができるとするならば、他の種類と全く競合することなく餌を確保できるので、本種にとって手賀沼は非常に有利な採餌環境であるということになる。本章では他の種類との沼の利用状況を比較することによって、この点についても議論を行う。またハシビロガモの消化管内容物についての知見も若干得ることができたので（松原1992）、その結果もあわせて示した。

調査方法

ハシビロガモの採餌活動の日周変化

1988年1月から3月まで、また1988年から1990年の、11月から3月までの越冬期間中、ハシビロガモの個体数と採餌活動の日周変化を原則として月2回、4時間間隔で24時間観察した。観察範囲は前章の観察範囲と同じ沼の北東部沿岸帯（ $2.1 \times 0.2 \text{ km}^2$ ）とした（図3-1）。杉森他（1989）と前章で示した研究などから、手賀沼で越冬するハシビロガモの大

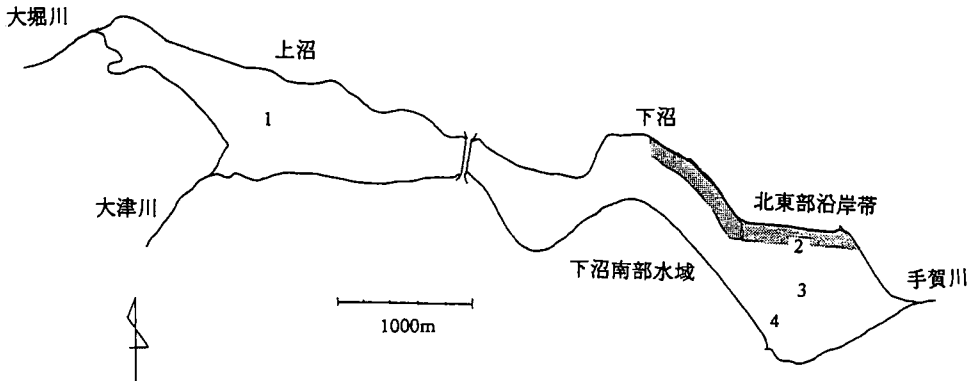


図3-1. 手賀沼と動物プランクトン採集地点 (Stn. 1~4) およびカモ類の観察区分 (上沼・下沼-北東部沿岸帯と南部水域)。

半はこの水域に集まる傾向があることが示唆されている。したがって、この水域における個体数と採餌活動の変動は、手賀沼で越冬するハシビロガモの採餌活動の変化を反映するものと期待できる。カモは人の姿に反応して逃避行動を示すことが多いので、観察は沿岸に設置された遊歩道を車で移動しながら、 7×50 の双眼鏡を使用して個体数と採餌行動の有無を記録するという手法をとった。採餌行動は5種類（dabbling, tipping-up, brush-up, head under, diving）に区分して記録した（brush-upは、漁網などの表面に付着している餌をこそぎとる行動である。その他の行動については第2章の定義に準ずる）。毎回の観察開始時間は8時として、翌朝の8時まで4時間間隔での観察を行った。

全域におけるカモ類の分布・個体数変動・行動の比較

1989年9月から1990年5月までと、1990年9月から1991年5月までの間、原則として月2回、沼全域の水面を対象としてカモ類の個体数と行動を観察した。観察に際しては、水面を沼中央に架かる橋を境に2分し（図3-1に示す上沼と下沼）、さらに下沼では前述の北東部沿岸帯とそれ以外の部分に分けた。原則として午前中に上沼を、午後の下沼の2

つの区画を観察した。上沼および下沼の南部水域に関しては車で移動し、区画内を漏れなく観察するようにつとめた。下沼北東部沿岸帯については沿岸の遊歩道を徒歩で移動しながら観察を行った。下沼の観察においてはできるだけ2各区画の観察・移動時間をそろえカウントの重複あるいはカウント漏れを防ぐよう注意した。夜間のセンサスにおいても真夜中をはさみ日中と同じ手順で観察した。毎回の観察は、日中が8時30分から16時30分または日没まで、夜間が20時30分から4時30分または日の出までの間に行った。昼夜どちらの観察においても7×50の双眼鏡と10~20倍の望遠鏡を使用した。沼の北部沿岸からは街灯と民家の照明が水面に向かっており、夜間の観察においても不自由することはなく、特に月がでている場合などはカモ類の雌雄の判別も可能であった。出現したカモ類の種類、雌雄、個体数を1万分の1の地形図上にプロットするとともに、その時の各個体の行動を記録した。行動は6種類、採餌 (feeding)、休息 (resting)、完全休息 (sleeping)、羽づくろい (preening)、移動 (locomoting)、逃避 (escape) に分けて記録した。また採餌行動については、前節で示した5種類に分けて記録した。各個体の観察は少なくとも5分間、長い場合には15分以上観察した。この手法は行動解析の一般的な手法 (例えば Paulus 1984) ではない。しかし、各種類毎の沼の利用状況を概観するという目的には十分であると判断した。

動物プランクトンの採集

ケンミジンコ類の動物プランクトン (*Cyclops vicinus* と *Eucyclops* sp.) の現存量の季節的消長を、1989年の10月から1990年の3月までと1990年の10月から1991年の3月までの2シーズン調査した。前章で示したように、このグループのサイクロポイド期の幼生と成体はハシビロガモの餌として最も可能性の高い動物プランクトンである。図3-1に示す4点 (Stn. 1~4) で、原則として月2回、カモ類の調査の前後に日程を合わせて採水を行った。採水には内径7cm、長さ2mの塩化ビニールの筒を用い、表層から水底上10cmまでの水を柱状採水した。1サンプルとしてビニールチューブ2回分の水 (11~30リットル) を採水し、1地点2サンプルをとった。試料水は現場で20mmメッシュのプランクトンネットで濾過して100mlに濃縮し、プロカイン塩酸塩溶液を添加して (最終濃度0.03%、May 1985) 実験室に持ち帰った。試水を約2時間静置した後にホルマリン溶液を1%となるように添加して固定した。この後さらに10mlまで濃縮し、試水中に含まれる全てのケンミジンコ類の数を顕微鏡下で計数した。

消化管内容物の分析

1991年3月1日から3月31日の間に、環境庁の許可を得て琵琶湖および手賀沼で伝統的に行われていたカモの猟法である流しもち罾猟 (堀内1929) によって、採餌中のハシビロガモ7羽を捕獲し消化管内容物の定量分析を試みた。本来琵琶湖ではアオツヅラフジ (*Cocculus trilobus*) ツルを陰干しして結びあわせた縄、手賀沼ではカヤの袴を纏って縄にしたものにモチノキ (*Ilex integra*) の皮からとったとりもちを塗り、これを水面に流してカモが泳いできたところをからめ取るという方法である (堀内1929)。今回は十分な量のフジヅルを採集できなかったため、フローティングタイプのロープを使用した。捕獲場所としては、これまでの観察 (杉森他1988、1989、本研究2章) によって多くのハシビロガモが昼夜水面採餌を行うことを確認した北東部沿岸の水域を選んだ。捕獲日は新月の夜とし、それに先立つ数日はこの水域での本種の採餌が行われていることを確認した。

Swanson and Bartonek (1970) に従い、捕獲作業を開始する前に少なくとも15分以上本種の群が採餌していることを確認してもち縄を流した。カモがかかったのを確認した場合はその直後に回収し、室内に持ち帰り消化管を摘出した。食道、前胃、筋胃の順に内容物の有無を確認し、各部分毎に内容物をシャーレに移しその概容を実体顕微鏡下で観察した後、サブサンプルをプレパラートとして光学顕微鏡下で内容物の同定を行った。

結 果

ハンビロガモの採餌活動の季節変動と日周変動

ハンビロガモの個体数と採餌個体の割合は図3-2に示す通りである。1988年と1989年

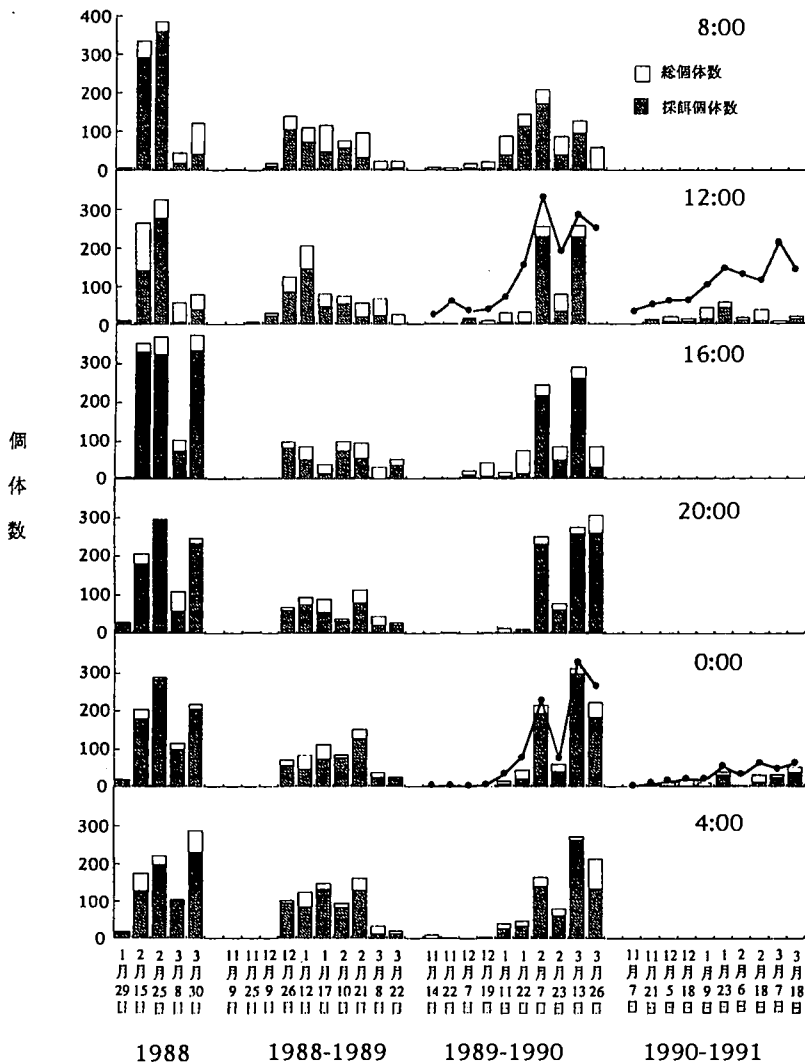


図3-2. 北東部沿岸帯で観察されたハンビロガモの個体数の日周期および季節変動。8時の個体数は最初と最後の回の個体数の平均。1989年と1990年の11月からの結果の中で12時と0時の回に示した折線は全域で観察された本種の個体数を示す。

から1990年にかけては個体数は2月から3月に増加する傾向が見られた。1988年から1989年にかけては1月から2月の間に個体数は増加した。1989年11月から1990年3月にかけては日周期の調査と全域での観察を合わせて行ったので、この期間については全域におけるハシビロガモの個体数を図3-2の12時と0時のデータとあわせて示してある。また1990年11月から1991年3月にかけては日周期調査は実施しなかったが、北東部沿岸域では日中と夜間各1回の観察を行っており、その結果も含めて表示した。この結果によれば、1989年から1990年にかけては昼夜ともに北東部沿岸帯へのハシビロガモの集中性があることがわかる。また1990年から1991年にかけても、少なくとも夜間沼で観察された個体のほとんどはこの水域にいたことがわかる。

採餌活動の日周期的な変動パターンは明確ではなかった(図3-2)。しかし、時間によらずデータを各月毎にプールして相関をとってみると、全個体数と採餌個体数の間には強い相関関係があることがわかる(図3-3)。特に個体数が増加する2月と3月には、相関

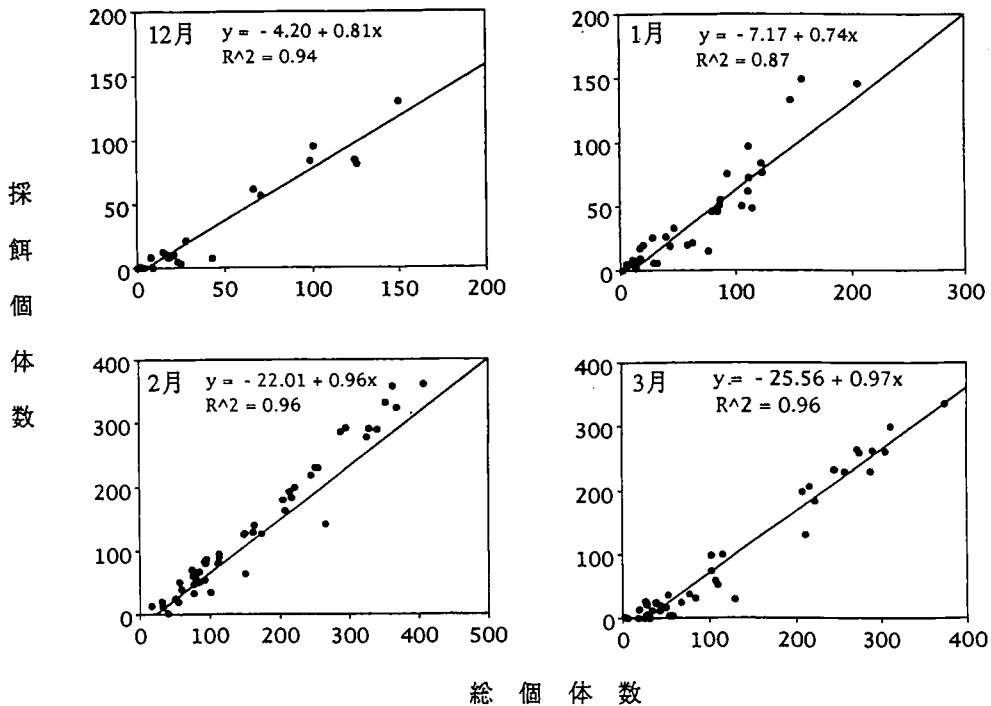


図3-3. 月別にみたハシビロガモの総個体数と採餌個体数の相関関係。図3-2に示したデータをもとに計算した。

係数と回帰直線の勾配がほとんど1に近くなり、個体数の増加は沼での採餌活動と密接な関係にあることを示唆している。

日中のカモ類の個体数変動・分布・沼の利用状況

2シーズンを通じて観察されたカモ類は、5属14種であった(表3-1)。この中で最も出現頻度が高いのはカルガモ (*Anas poecilorhyncha*) で、全ての調査時に観察されてお

り、以下順にコガモ (*A. crecca*)、ハシビロガモ (*A. clypeata*)、マガモ (*A. platyrhynchos*)、オカヨシガモ (*A. strepera*)、オナガガモ (*A. acuta*) の6種が調査回数半数以上に出現した。その他の種類ではホシハジロ (*Aythya ferina*)、ミコアイサ (*Mergus albellus*) が約40%、ヒドリガモ (*A. penelope*) が約30%の出現頻度を示した。

各調査期間及び、2シーズン通算での出現種の累積個体数及び総個体数に占める割合を表3-2に示す。1989年から1990年にかけては約10000羽、1990年から1991年にかけては約15000羽のカモ類を観察できた。個体数の増加はハシビロガモとホシハジロを除く全ての種で個体数の増加が見られたことによる。全個体数に占める割合を見ると、ハシビロガモの割合が2年間でやや変動するものの、出現頻度の高かった6種類が上位を占めた。その他比較的高い出現頻度を示していた種類の中では、ミコアイサがわずかに2%を占めるのみで、それ以外は1%に満たなかった。

以下ではハシビロガモを含む出現頻度の高かった上位6種—これらの種は累積個体数において5%以上を占める—の個体数の変動、分布、行動について述べる(図3-4)。

1. マガモ：2シーズンともに11月から12月にかけて小さな増加が見られ、以後2月まで増加を続け、3月以後減少した。観察された個体のほとんどが下沼でみられた。

2. カルガモ：1989年から1990年にかけては11月から12月にかけて1回目のピークがみ

表3-1. 出現したカモ類とその出現頻度(松原他1993より許可を得て転載)。

学名	和名	出現頻度(%)*
<i>Aix galericulata</i>	オシドリ	3.0
<i>Anas platyrhynchos</i>	マガモ	87.9
<i>A. poecilorhyncha</i>	カルガモ	100.0
<i>A. clypeata</i>	ハシビロガモ	90.9
<i>A. crecca</i>	コガモ	93.9
<i>Anas falcata</i>	ヨシガモ	9.1
<i>A. strepera</i>	オカヨシガモ	72.7
<i>A. acuta</i>	オナガガモ	66.7
<i>A. penelope</i>	ヒドリガモ	33.3
<i>Aythya ferina</i>	ホシハジロ	45.5
<i>A. fuligula</i>	キンクロハジロ	24.2
<i>A. marila</i>	スズガモ	6.1
<i>Melanitta nigra</i>	クロガモ	3.0
<i>Mergus albellus</i>	ミコアイサ	42.4

*：1989年9月～1990年5月、1990年9月～1991年5月の2シーズン、合計35回のセンサス中に出現した回数の百分率。

表3-2. 日中出现したカモ類の累積個体数(松原他1993より許可を得て転載).

種名	89-90年		90-91年		89-91年合計	
オシドリ	0	(P)*	1	(P)	1	(P)
マガモ	744	(7.7)	1497	(9.6)	2241	(8.9)
カルガモ	3953	(40.9)	6508	(41.6)	10461	(41.5)
ハシビロガモ	1554	(16.1)	1161	(7.4)	2715	(10.7)
コガモ	1976	(20.4)	3513	(22.5)	5489	(21.6)
ヨシガモ	0	(P)	7	(P)	7	(P)
オカヨシガモ	307	(3.2)	964	(6.2)	1271	(5.0)
オナガガモ	865	(8.9)	1368	(8.8)	2233	(8.8)
ヒドリガモ	14	(0.1)	61	(0.4)	75	(0.3)
ホシハジロ	95	(1.0)	43	(0.3)	138	(0.5)
キンクロハジロ	8	(0.1)	11	(0.1)	19	(0.1)
スズガモ	0	(P)	3	(P)	3	(P)
クロガモ	0	(P)	2	(P)	2	(P)
ミコアイサ	109	(1.1)	489	(3.1)	598	(2.4)
カモspp.	41	(0.4)	0	(P)	41	(0.2)
合計	9666		15628		25294	

*: ()内は合計個体数に占める割合(%).
pは全個体数に占める割合が0.05%以下を示す.

られ、次に2月を中心とした2回目のピークが観察された。1990年から1991年にかけては9月に1回目のピークがあったと考えられる。それ以後は前年と同様2回のピークがみられたが、前年の1回目のピークに相当する2回目のピークはやや後半にずれ込んでいる。2シーズンを通じて上沼と下沼における分布は同様で、下沼にやや多くの個体がみられるものの、ほぼ等しく分布した。

3. ハシビロガモ: 2シーズンともに他の種類に比べて個体数の増加時期が後半にずれしており、1月以降増加しはじめ、2月から3月にかけて2回のピークがみられた。また増加した個体のほとんどは下沼でみられた。

4. コガモ: 最初のピークは10月にみられ、以後徐々に増加し、1月から2月にかけて最大のピークを迎えた。また他のカモ類が減少した後の4月中に3回目のピークがみられた。カルガモと同様に下沼で観察された個体の方がやや多いものの、ほぼ均等な分布を示した。

5. オカヨシガモ: 1989年から1990年にみられたピークは11月、1月、2月であったが、1990年から1991年にかけては11月と2月の2回のみであった。また3月以降も比較的多くの個体が残っているのが観察された。他の種類と異なり、2シーズンとも出現個体は上沼に集中していた。

6. オナガガモ: 個体数の増減は2シーズンで異なるものの、どちらの場合も観察された期間が他の5種類に比べて比較的短かった。11月以降急激に増加し、1月から2月に最大となった後、3月上旬までの間に減少するというパターンを示した。分布も1989年から

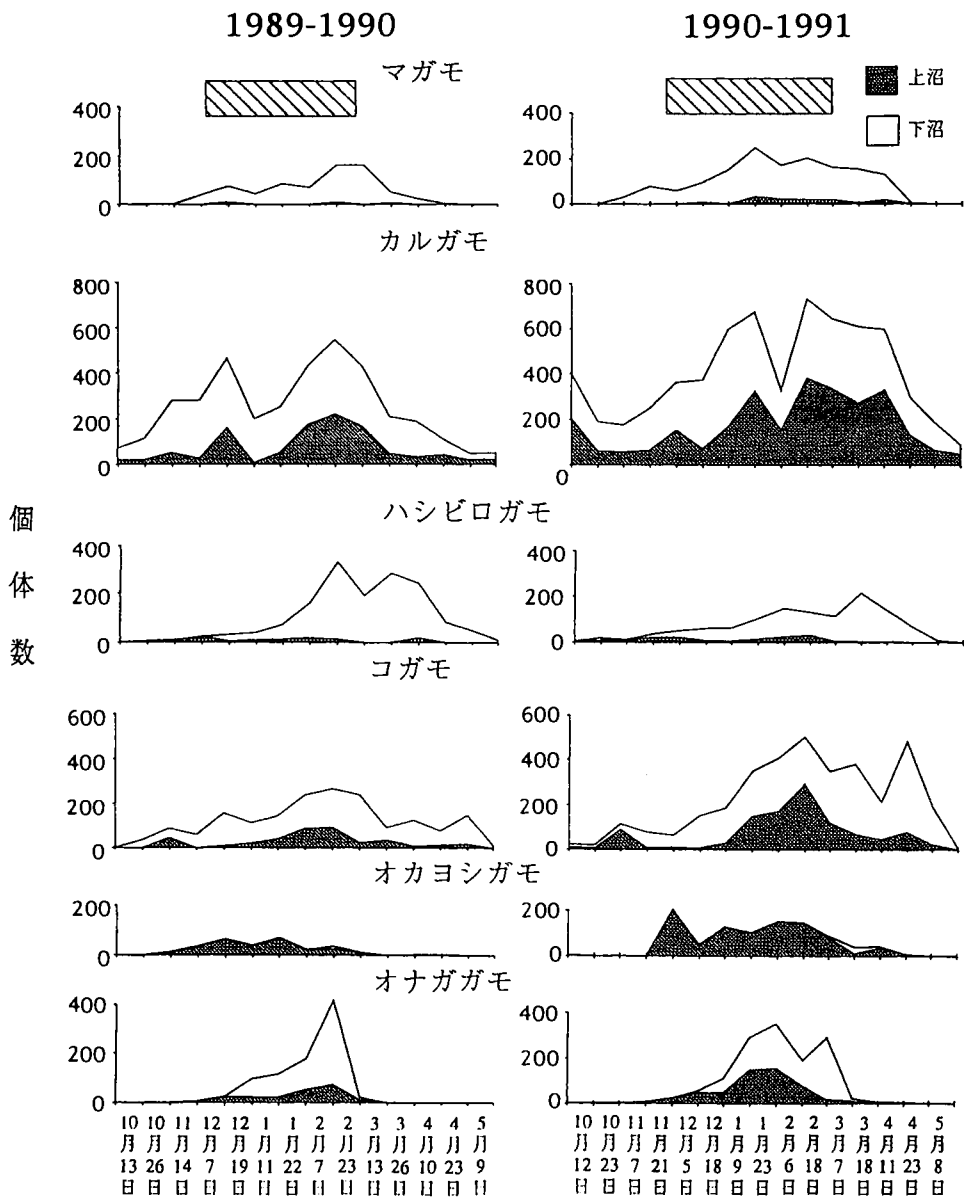


図3-4. 6種の水面採餌ガモの日中の個体数変動(松原他1993より許可を得て転載). 図中の横バーは狩猟期間を示す.

1990年には下沼でみられた個体が多かったが、1990年から1991年には上沼で観察された個体も多く、やや異なる様子を示した。

各種類の行動組成は図3-5に示すとおりである。ここでは観察された個体数が30羽以下のデータは削除した。また完全休息と羽づくろいは休息に含めた。逃避行動はほとんどみられなかったことと、移動と区分しにくいケースもあったため、図3-5では移動に含めた。他個体に対する威嚇行動と求愛行動はほとんど観察されなかった。ここではハンビ

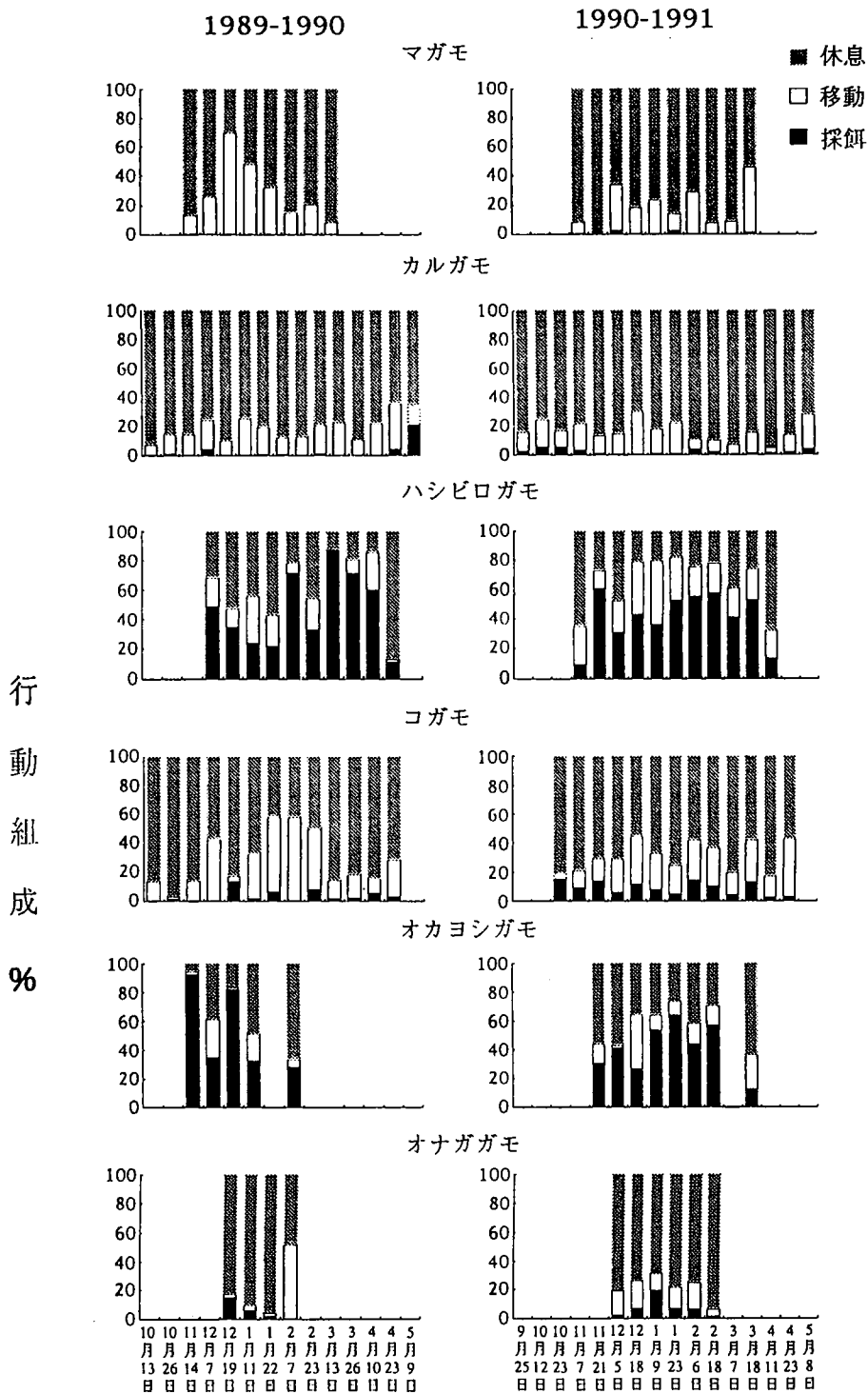


図3-5. 6種の水面採餌ガモの日中の行動組成. 観察された個体数が30羽以下のデータを除く.

マガモと他種のカモ類との沼における採餌活動の比較が主な目的となるので、以下では採餌行動に注目して結果を述べる。

マガモ、カルガモ、コガモ、オナガガモの4種に関しては採餌行動を観察できた個体は、2シーズンを通じて全個体の10%以下に過ぎなかった。採餌行動が頻繁に観察されたのはハシビロガモとオカヨシガモの2種類であった(図3-5)。この2種では観察された個体の30~90%の個体が採餌を行っていた。確認した採餌行動は、ハシビロガモでは漁網周辺における水面濾過採餌(dabbling)で、オカヨシガモでは2つの主要流入河川の河口域における倒立採餌(head-under)であった。これ以外の採餌行動はほとんど観察されなかった。観察された全個体数と採餌個体数の関係について、スピアマンの順位相関係数(r_s)を求めたところ、ハシビロガモでは1989年から1990年が $r_s=0.92$ ($p<0.01$, $n=10$)、1990年から1991年にかけてが $r_s=0.91$ ($p<0.01$, $n=11$)となり、2シーズンともに個体数の増加は採餌活動の増加と正の相関関係にあることが示唆された。オカヨシガモの場合は、1989年から1990年には相関はみられず($r_s=0.1$, $p>0.05$, $n=5$)、1990年から1991年にかけてのみ正の相関関係があった($r_s=0.90$, $p<0.01$, $n=8$)。夜間のカモ類の個体数変動・分布・沼の利用状況

日中の結果と比較すると、夜間の種構成は単純であった(表3-3)。累積個体数に占め

表3-3. 夜間出現したカモ類の累積個体数(松原他1993より許可を得て転載)。

種名	89-90年		90-91年		89-91年合計	
マガモ	9	(0.6)	62	(3.0)	71	(2.0)
カルガモ	188	(12.5)	1337	(64.1)	1525	(42.5)
ハシビロガモ	1071	(71.2)	322	(15.4)	1393	(38.8)
コガモ	38	(2.5)	139	(6.7)	177	(4.9)
オカヨシガモ	0	(p)	9	(0.4)	9	(0.3)
オナガガモ	20	(1.3)	43	(2.1)	63	(1.8)
ミコアイサ	0	(p)	3	(0.1)	3	(0.1)
カモspp.	178	(11.8)	171	(8.2)	349	(9.7)
合計	1504		2086		3590	

*: ()内は合計個体数に占める割合(%)。

pは全個体数に占める割合が0.05%以下を示す。

る割合が2シーズンで逆転しているが、カルガモとハシビロガモの2種で約80%を占めた。日中の出現頻度、累積個体数でみた場合に上位を占めた4種類もわずかではあるが観察された。カモspp. (*Anas* spp.) としての個体については、その形態、大きさ、行動、鳴き声などから判断してほとんどはカルガモである可能性が高かった。

以下ではカルガモとハシビロガモの個体数と分布傾向について述べた後、両種の行動組成について示す(図3-6)。

1. カルガモ: 2シーズンを通じて1回目の観察時(9月下旬)に最大の個体数を記録し、以後1月から2月、3月から4月にかけて、やや多くの個体数を記録した。1989年か

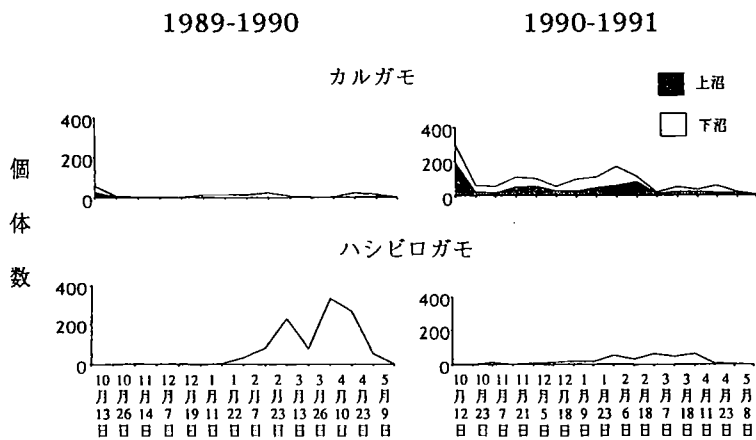


図3-6. 2種の水面採餌ガモの夜間の個体数変動 (松原他1993より許可を得て転載).

ら1990年にかけては、第1回目を除いていずれの観察でも50羽以下の個体しかみられなかった。1990年から1991年にかけては、3月まで100羽を超える個体が観察されることが多かった。上沼と下沼における分布は、1989年から1990年にかけては多くが下沼でみられたのに対して、1990年から1991年にかけてはほぼ同数の個体が上沼と下沼でみられた。

2. ハシビロガモ：2シーズンを通じて変動パターンは日中のそれと同じであった。しかし、1989年から1990年にかけては日中とほぼ同数の個体が観察されたのに対して、1990年から1991年にかけては日中の半数以下の個体しか観察されなかった。分布についても日中と同様で、ほぼ全ての個体が下沼で観察された。

2種類とも行動組成についても日中と同様のパターンを示した (図3-7)。日中と同

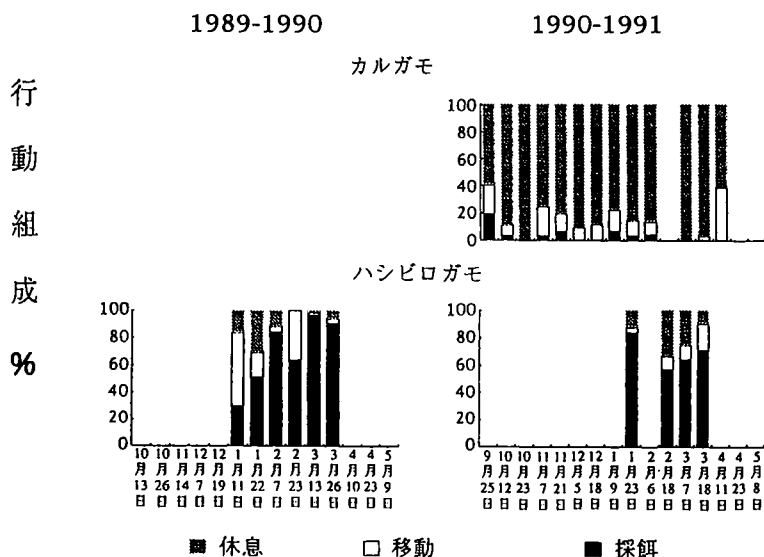


図3-7. 2種の水面採餌ガモの夜間の行動組成. 観察された個体数が30羽以下のデータを除く.

じく30羽以下しか観察されなかった場合のデータは図から削除した。そのため1989年から1990年のカルガモに関しては示していない。しかし、この期間中の行動も日中あるいは1990年から1991年の夜間の場合と同様に、ほとんど全ての個体が休息していた。1990年から1991年にかけては全調査回を通じて観察された個体の約80%は休息していた。一方ハンビロガモの場合は、2シーズンともに観察された個体の約70%は採餌していた。しかし、スピアマンの順位相関が有為に正の相関を示したのは1989年から1990年にかけてのみであった ($r_s=0.99, p<0.01, n=6$)。

動物プランクトン (ケンミジンコ類) の水平分布と季節的消長

各地点における2シーズンのケンミジンコ類の現存量の変動は図3-8に示すとおりで

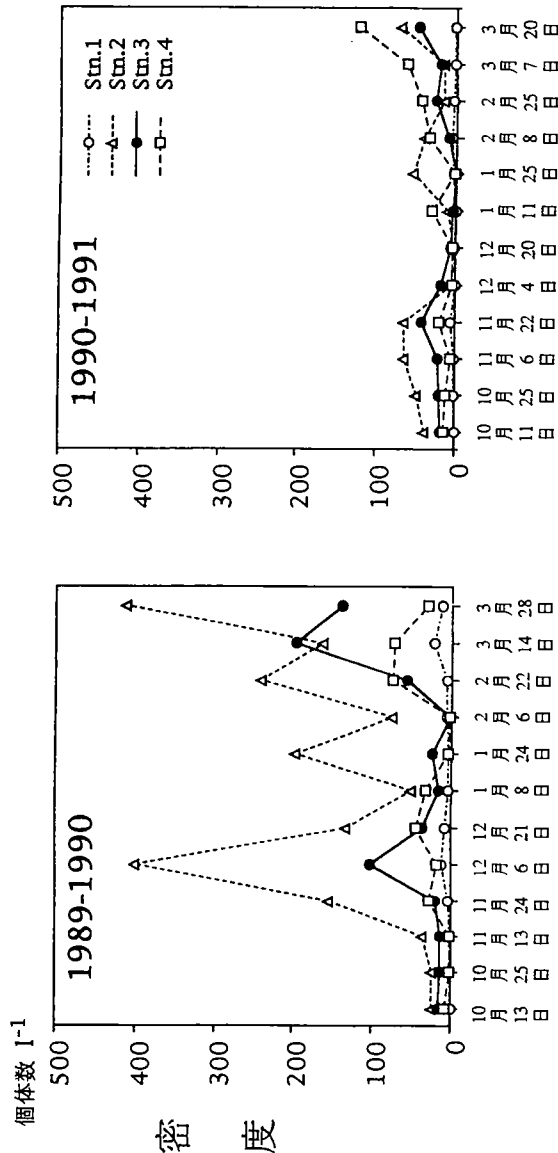


図3-8. ケンミジンコ類の密度の水平分布とその季節変動.

ある。2シーズンを通じてStn. 1におけるケンミジンコ類の密度は他の地点に比べて低かった。1989年から1990年にかけては下沼の3地点における密度は異なる変動を示し、変動は大きいものの北から南へと密度が低くなる傾向があった。しかし1990年から1991年にかけてはそのような傾向はみられず、前シーズンに比べて顕著な密度の増加も観察されなかった。

消化管内容物

調査期間中7羽のハシビロガモを捕獲することができた(表3-4)。日中捕獲した1

表3-4. 捕獲したハシビロガモの筋胃内容物(松原1992より改編)。

個体番号	捕獲日時	雌雄	体重 (g)	筋胃内容物
1	3月1日 12:00	♂	610	<i>Cladophora glanurata</i>
2	3月24日 1:40	♀	710	<i>C. glanurata</i> , <i>Eucyclops</i> sp., <i>Cyclops vicinus</i> , <i>Brachionus angularis</i> , <i>B. calyciflorus</i> , <i>Nematoda</i> spp.
3	3月29日 3:40	♂	640	<i>C. glanurata</i> , <i>Navicula</i> spp., <i>Synedora</i> spp.
4	3月30日 1:20	♂	682	<i>Eucyclops</i> sp., <i>Cyclops vicinus</i>
5	3月30日 1:20	♀	695	<i>Eucyclops</i> sp., <i>Cyclops vicinus</i> , <i>B. leydigi</i>
6	3月30日 1:40	♂	610	<i>Eucyclops</i> sp., <i>Cyclops vicinus</i> , <i>B. calyciflorus</i> , <i>Trichocerca birostris</i> , <i>Polyarthra</i> spp.
7	3月30日 1:40	♂	782	<i>C. glanurata</i> , <i>Eucyclops</i> sp., <i>Cyclops vicinus</i> , <i>B. calyciflorus</i>

*：順番は各個体の内容物を確認した際の観察頻度の高さによる。

羽については採餌行動を確認できなかったが、夜間に捕獲した6羽は岸から100m以内、水深0.6~1.0m程度の沿岸帯に設置された漁網周辺において水面濾過採餌(dabbling)を行っていた。もち縄を流す作業中(10~15分程度)、捕獲個体を含む30~40羽の群は採餌行動を中断し、やや沖の水面で休息していた。しかし作業終了後はすぐに水面濾過採餌を再開した。縄にかかってから捕殺までに要した時間は全ての個体について15~20分程度であった。食道からは形状をとどめた内容物を検出することはできなかった。胃内容物については、動物性の内容物が植物性にもの比べて著しく消化が進んでいて定量分析は困難であった。1個体の胃内容物について数回以上プレパラートを作成して検鏡し、定性分析を行った結果では、3羽の胃内容はほとんどケンミジンコ類(*Cyclops vicinus*, *Eucyclops* sp.)によって占められており(図3-9 a)、その他の3羽からもケンミジンコ類の断片が多数検出された。表3-4の胃内容物の順序はその際の各内容物の出現頻度をもとにしている。動物性のものでは他に、*Brachionus calyciflorus*(図3-9 b)、*B. leydigi*, *B. angularis*, *Trichocerca birostris*, *Polyarthra* spp.等のワムシ類と、線虫類(Nematoda)に属すると思われるものが検出された。植物性のものでは付着性の糸状藻類である*Cladophora glanurata*が4羽から検出された(図3-9 c)。この他*Navicula*属、*Synedora*属の付着性の珪藻も若干含まれていた。日中捕獲された1羽からは動物性の内容物は検出されなかったが、採餌行動を確認して捕獲した6羽からはケンミジンコ類が検出されていることや、植物性の内容物が他の4羽と同じであることから見て、動物性の内容物が既に消化されてしまった可能性がある。採餌していた水域と内容物の組成から見て、

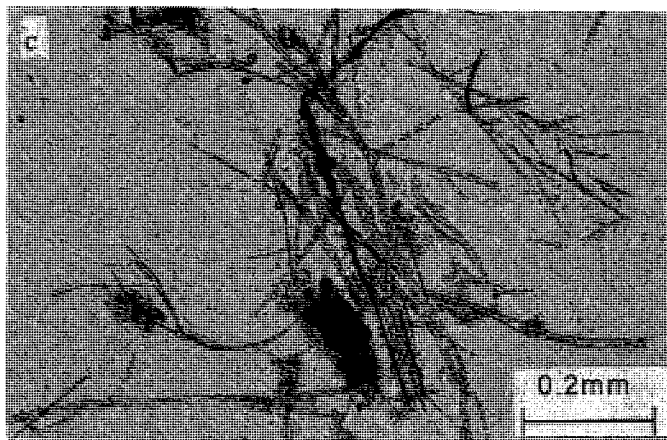
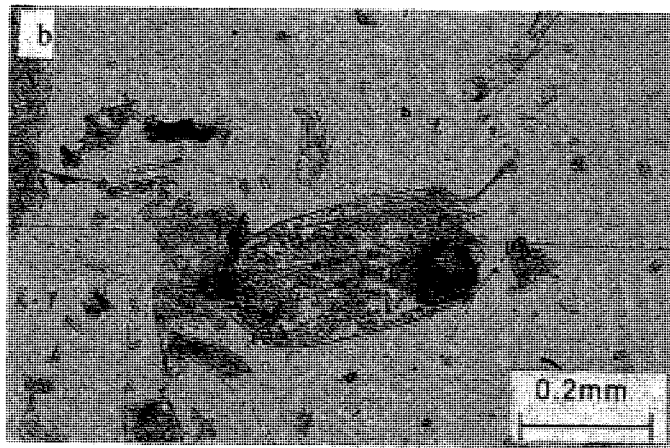
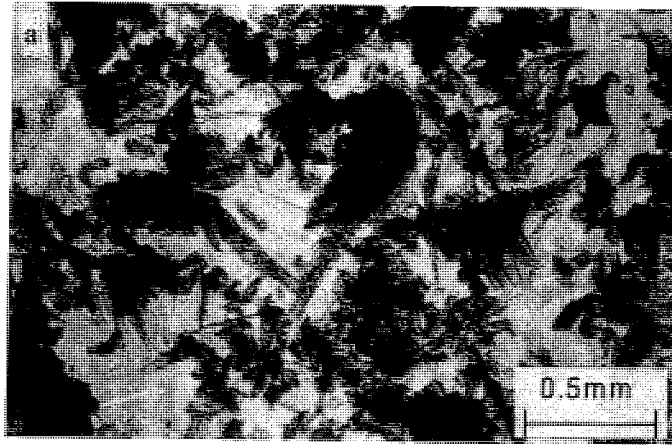


図3-9. 筋胃内から検出されたプランクトンと藻類：a ケンミジンコ類 (*Eucyclops* sp., *Cyclops vicinus*)；b フムン類 (*Brachionus calyciflorus*, *B. angularis*)；c 付着藻類 (*Cladophora granurata*)。 (松原1992より許可を得て転載)

本種は表層水中の動物プランクトンおよび漁網表面の付着藻類を採餌していたと考えられる。

考 察

ハシビロガモの採餌活動と動物プランクトンの密度変化

我孫子野鳥を守る会が手賀沼において実施している月1回のセンサスによると（我孫子野鳥を守る会1972-1992, 1994）、沼に飛来したハシビロガモのほとんどは下沼で観察されている。本調査期間のうち、全域での観察を実施しなかった期間に関してそのデータをみると、1988年1月から3月にかけてはそれぞれ63、236、142羽が観察されている。また1989年の1月から3月にかけては同様に358、84、44羽が観察されている。本研究における日周期変動の個体数のデータと比較すると、昼夜無関係にいずれの時期においても手賀沼に飛来するハシビロガモは沼の北東部沿岸帯に集中する傾向があることが示唆される。こうした傾向がみられる要因の1つとしては、前章でも示したように沼におけるケンミジンコ類の動物プランクトンの密度分布が考えられる。少なくとも日周期調査の結果は、手賀沼に飛来するハシビロガモは沼を採餌の場として利用していること、飛来数の増加と採餌行動は密接に関連していることを示唆している。

1989年から1990年にかけてと1990年から1991年にかけての2シーズンにおける本種の飛来数、分布、採餌行動のデータと、ケンミジンコ類の密度の水平分布のデータは両者の間にある程度の対応関係があることを示唆している。この点に関しては、周辺の湖沼におけるハシビロガモの個体数変動、採餌活動、また本種にとっての餌量の変動などを調査しなければ、詳細な議論はできない。しかし、越冬期間中のカモ類にとって餌条件は飛来する湖沼を決定する上で最も重要な条件の1つである（Mitchell *et al.* 1988, Hanson and Butler 1994, Hargeby *et al.* 1994, McKinnon and Mitchell 1994, Suter 1994）。Mitchell *et al.* (1988) は Tomahawk Lagoon No. 2 (南ニュージーランド) において、夏に発生する動植物プランクトンの量が冬期のマコモなど水禽類の餌となる水生植物の現存量を左右し、その結果がそこに飛来するコハクチョウ (*Cygnus atraus*) の個体数を規定する主な要因となっていることをモデル化して示し、McKinnon and Mitchell (1994) はさらにそのモデルを一般化した。Hanson and Butler (1994) は Lake Christina (北アメリカ、ミネソタ) をモデル実験系として湖沼の水生生物群集の構造の変化が水禽類の飛来数にどのような影響を及ぼすのかを調査した。彼らは濁度が高くコイ科の魚類と小型の枝角類が優占し、沈水植物がほとんどみられない湖沼において、魚を除去し、大型の枝角類とその他の底生動物が優占するとともに、沈水植物もみられるように水生生物群集の構造を改造した。その結果、この湖沼を採餌の場として飛来するカモ類（主に潜水採餌ガモ類）の数が増加し、さらにここで繁殖する水禽類もみられるようになったと報告している。こうした報告は、周辺の湖沼の餌条件はともかくとして、手賀沼におけるケンミジンコ類の密度とその分布がハシビロガモの飛来数と採餌活動を左右する主要な条件である可能性を支持するものである。カモ類にとって2月から3月にかけての時期は、繁殖地への渡りとその後の繁殖のために大量の動物質の餌を必要とする時期（いわゆる pre-migratory hyperphagia, Odum 1960）に当たると考えられる。ケンミジンコ類は前章でも述べたように蛋白質に富み（Comita and Shindler 1963）、成体雌のように大型の個体であれば抱卵することで脂質に

も富む餌となるために、ハシビロガモにとっては好適な餌となる。

浅間・山城(1987)は、日本で越冬するハシビロガモはより富栄養化した湖沼において多く観察されると指摘している。こうした報告と本章で示した結果は、ハシビロガモが動物プランクトンを主要な餌として利用するために、より富栄養化がすすみプランクトンの現存量が高いと期待される水域に飛来している可能性を示唆するものである。

他のカモ類との沼の利用状況の比較

出現頻度と累積個体数に占める割合からみて、2シーズンに手賀沼で見られたカモ類の種構成は、多少の変動があるにせよカルガモが優占し、それに続く5種類、マガモ、ハシビロガモ、コガモ、オカヨシガモ、オナガガモが優勢であった。また飛来数に差があるものの、2シーズンを通じて各種類の個体数の変動パターン、上沼と下沼における分布などに顕著な違いはなく、それぞれの種類が固有のパターンを持って手賀沼に飛来していると考えられる。これらの種類のうちコガモに関しては、1986年9月より1987年2月までの全域センサスの結果をもとにして、柿沢(1988)が「渡来初期」と「渡去前」に沼に集結しているのではないかと推定している。同様のことはカルガモに関しても考えられる。しかし今回の結果を見ると、コガモに関して4月に入ってから3回目のピークが見られており、「渡去前」の集結としてはこちらのピークを考える方が妥当ではないと思われる。またハシビロガモの個体数の変動とコガモの最後の個体数の増加時期を除くと、どの種類も狩猟期間中に個体数が増加する傾向がある。手賀沼の水面は禁猟区域として保護されているが周辺地域では狩猟が許可されているので、季節的また昼夜の個体数の変動は狩猟圧との関係でも検討する必要がある(岡1988)。

これらのカモ類の中で、頻繁に採餌が観察された種としては、ハシビロガモとともにオカヨシガモがあげられる。その他の種は日中はほとんどが休息しており、夜間は水面では観察されなかった(図3-5、7)。この点は、カモが沿岸の水草帯に隠れていて観察できなかったということも考えられる。しかし定期観察以外に行った観察等の際に水草帯に入った場合でも、カモが飛び立つことは稀であり、その可能性はほとんどないものと考えられる。今回観察されたカモ類はどの種類も本来夜間に採餌する傾向があるといわれている(Tamisier 1976, Euliss *et al.* 1991)。また餌が豊富にある環境では夜間もその場に留まって採餌を行う(Swanson and Sargeant 1972, Tamisier 1976, Sjöberg and Danell 1982, Euliss *et al.* 1991)。したがって採餌行動が見られなかった種は沼を採餌の場として利用せず、夜間沼以外の場所で採餌していると考えられる。日中沼で採餌行動が観察されなかったのは、沼に餌として利用可能な水生生物がいないためである(千葉県水質保全研究所1981, 岡1988, Takamura *et al.* 1989)。これらのカモ類は、ユスリカやカゲロウなど水生昆虫の幼虫、蛹などを主要な餌としている(Sjöberg and Danell 1982, Miller 1987, DuBow 1988, Euliss and Harris 1987, Euliss *et al.* 1991)。しかしケンミジンコなどの動物プランクトンは採餌しておらず、サイズの面から見ても動物プランクトンは好適な餌とは言えない(Nudds and Bowlby 1984, Crome 1985, Kooloos *et al.* 1989)。また日中沼を出ない理由は、前述のように狩猟圧を避けるためと考えられる。

オカヨシガモの場合は沼を日中の採餌の場として利用していると言える。しかしハシビロガモのように好適な採餌の場として沼を利用しているとは考えられない。その理由は以下に示す通りである。

オカヨシガモは他のカモ類と比較して植物性の餌をより多く利用する種類であるといわれているが (Paulus 1982, 1984)、オカヨシガモが餌として利用できるような水生植物は現在の手賀沼にはほとんどない (千葉県水質保全研究所1981、岡1988)。本種の採餌が頻繁に見られた流入河川の河口域で餌として利用できる可能性があるものは、底泥表面の付着藻類か生活廃水中に含まれるであろうその他の有機物などである。オカヨシガモがこれらの有機物を採餌しているのだとしても、手賀沼が彼等の採餌環境として良い場所であるとは言えない。植物性の餌を利用する割合が高いために、本種は他種よりもより多くの時間を採餌に費やすとされている (Paulus 1982, 1984)。手賀沼が本種にとって良好な採餌環境であるとすれば夜間の採餌行動も観察されるはずであるし、ハンビロガモのように個体数の増加と採餌行動の相関関係が顕著に見られてもよい。そうした傾向が見られなかったということは、オカヨシガモにとって手賀沼が良好な採餌環境ではないことを示唆している。むしろ、夜間の採餌だけでは不足する分を手賀沼での採餌で補っている可能性が高いと考えるのが妥当である。

以上のことから、手賀沼を採餌の場として最も有効に利用している種は、動物プランクトンを採餌できるハンビロガモである。以下ではこの点について、ハンビロガモの消化管内容物の分析結果から議論する。

消化管内容物

食道内から十分な量の内容物を採取できなかった点については、1) 捕獲対象の群が採餌を開始して間もない群で、餌が食道に蓄積されていなかった、2) 動物プランクトンの密度が低く、摂取されたものがすぐに消化されてしまった、3) 縄にかかってから捕殺するまでの間に蓄積した餌を吐き戻してしまった、等の要因が考えられる。第2章で示したように1987年の3月に今回と同じ調査水域で、夜間水面採餌中の約200羽の群の中の1羽を捕獲した際には、食道内からケンミジンコ類 (*Cyclops vicinus*, *Eucyclops* sp.) が約 1.5×10^5 個体、ワムシ類 (主として *Brachionus* spp.) が 1.0×10^5 個体検出されており、今回も十分に採餌していた個体を捕獲したのであれば、食性の定量分析も可能であったと考えられる。この点に関しては、捕獲方法を検討するとともに、手賀沼における本種の1日当たりの採餌時間あるいは表層水中の動物プランクトンの密度分布などの関係から検討する必要がある。今回の結果と杉森他 (1988) の結果は、手賀沼で見られるハンビロガモは主に動物プランクトンと付着藻類を採餌していることを示している。また消化作用の進行具合から見ると、その中でも動物プランクトンが主な餌であることが考えられる (Swanson and Bartonek 1970)。

以上のことから手賀沼で越冬するハンビロガモは他の種類のカモ類が餌として利用しない沼内の動物プランクトンを主要な餌として利用していると考えられる。このことは餌の質・量が低下するであろう越冬期間中 (DuBow 1988) に他の種類と全く競合することなく餌資源を確保できるということに結びつき、本種にとって非常に有利な条件であるといえる。浅間・山城 (1987) が示唆したように、本種は日本における越冬期間中、富栄養化した湖沼に集まる傾向がある。同様の傾向はスイスで越冬するハンビロガモにおいても報告されており (Suter and Schifferli 1988)、こうした本種の飛来傾向は越冬期間中の採餌活動と密接に結びついたものであることが考えられる。

第4章 炭素・窒素安定同位体比によるハシビロガモの食性解析

松原健司

はじめに

本章ではハシビロガモの摂食生態の解析に際して従来の生態学的手法に加え新たな手法—炭素・窒素安定同位体比測定法—を導入してハシビロガモの食性解析を行った結果を紹介する。生物体を構成する主要元素、水素・炭素・窒素・酸素などにはいくつかの安定同位体が存在する(和田1986)。これらの同位体は外郭電子の数とその配列が同じために、化学的に極めて似た性質を示す。しかし、原子核内にある中性子の数に差があるため質量数が異なる。そのため、各同位体分子は厳密な統計熱力学的性質の差を示し、物理化学的、生化学的過程において同位体効果を生ずることになる。自然界の物質循環系内の全ての生物起源物質は生元素の異なる同位体比を示し、その同位体比を厳密に測定することによって、その物質の循環系(あるいは生態系)における位置づけ、生成経路、生成機構とその反応に関する知見を得ることができる(和田1993、和田・半場1994、和田・山田1994)。近年、こうした安定同位体の特性を利用して、食物網あるいはある生物の食性を解析するという試みがなされてきた(Wada *et al.* 1987a, Yoshioka *et al.* 1988, 1989, 1994, Hobson and Welch 1992)。この手法の長所は、同化された餌に基づいた分析が可能であるという点と、一定期間蓄積された餌の情報を取り出すことが可能であるために、餌の履歴についても議論できるという点にある。特に鳥類に関しては、臓器・組織別の炭素安定同位体の半減期(Hobson and Clark 1992a, 1993)、炭素・窒素安定同位体比の濃縮係数(Mizutani *et al.* 1991, 1992, Hobson and Clark 1992b, Hobson *et al.* 1993)などが研究されており、その食性解析においても有効に利用されている(Hobson 1986, 1990, 1991, Mizutani *et al.* 1990, Hobson and Montevecchi 1991, Hobson and Sealy 1991, Alisauskas and Hobson 1993, 南1995, Hobson *et al.* 1994, Minami *et al.* 1995)。

日本国内におけるガンカモ類の食性解析にはこの手法は特に有効であると期待される。ガンカモ類が越冬する湖沼の多くは保護区として水面での狩猟は禁止されている。学術調査の目的では捕獲許可を得ることができるが、その際に湖沼の水面で銃を使用するという申請は許可されない。あるいは仮に許可されたとしても面積の小さい湖沼(例えば手賀沼)の場合、そこに飛来する水禽類の種構成などを激変させてしまう恐れがあるために、許可を得て捕獲する場合にも銃を使用することは難しい。第3章でハシビロガモを捕獲する際に銃を使用しなかったのもこのような理由による。そのためSwanson and Bartonek (1970)が推奨する食性解析の手法を日本で実施することは極めて難しい。しかし、安定同位体比測定という手法を用いる場合には、必ずしも採餌中の個体を捕獲する必要がない。餌生物として可能性の高い水生生物各種とカモ類の臓器の安定同位体比を比較検討することによって食性解析を行うことができるからである。しかもこの場合は同化された餌に基

づいた解析が可能なので、雑食性といわれるカモ類が実際に動物性の餌と植物性の餌をどの様な割合で利用しているのかをより正確に検証できる可能性がある。

本研究の場合でも第2・3章では手賀沼に飛来するハンビロガモは沼を採餌の場としてよく利用している可能性を示すことができた。しかし、一般的にも言えることであるが、従来の食性解析の手法では移動能力の高いガンカモ類がどの程度の範囲を採餌環境として利用しているのか、またどの程度継続的に利用しているのかを詳細に把握することは難しかった。これまでに示してきた結果でも、観察の頻度が少なく消化管内容物からの検討も不十分なために、はたして本種にとって手賀沼は採餌環境としてどの程度重要なものであるのかという点について十分に議論できなかつた。この点を補完する意味でも安定同位体比測定法は有効なものであると期待できる。実際に炭素・窒素安定同位体比測定法を用いてガンカモ類の食性と生息地の選択性を研究した例としては、Alisauskas and Hobson (1993) と Tietje and Teer (1988) があげられる。前者では越冬期間中のハクガン (*Chen caerulescens caerulescens*) を対象として、本種が見られた3種類の地域-湿地帯・トウモロコシ畑・水田において、本種の筋肉とその地域で彼らが採餌していた植物各種の炭素・窒素安定同位体比を測定した。その結果、それぞれの地域で捕獲したハクガンは定住性が強いという傾向を示した。後者の例では汽水域と淡水域において越冬していたハンビロガモ (筋肉) の炭素安定同位体比を測定した結果をもとに、やはり両地域におけるハンビロガモの個体群には強い定住性があることを示した。

このような研究成果を踏まえて本章では、炭素・窒素安定同位体比測定法を用いて日本における2箇所の越冬地 (手賀沼と東京湾)、ロシアにおける繁殖地 (セレンガデルタ: バイカル湖) においてハンビロガモの食性解析を行った結果を示す。

調査地と調査方法

手賀沼

1992年2月13日と3月3日にそれぞれ4羽 (雄2、雌2) および5羽 (雄1、雌4) のハンビロガモを捕獲した。捕獲した水域は沼の北東部沿岸で、前章までの研究で本種の採餌活動の日周変動を観察していた水域である。捕獲方法は第3章に述べたと同様の流し持ち罠による。捕獲した個体は実験室に持ち帰って体重および外部形態の計測を行った後に、胸肉と肝臓を同位体比測定のために摘出した。またカモを捕獲した前後に、捕獲した水域の表層水中の動物プランクトンの現存量の推定と炭素・窒素安定同位体比測定のための試料を採集した。採水には9.5リットルのバケツを用い、2杯分 (19リットル) を1試料分とし、20 μ m、150 μ m、300 μ mの各メッシュサイズのプランクトンネットで濾過濃縮したサンプルを、それぞれ計数及び同位体比測定に供した。20 μ mで濾したサンプルにはワムシ以上のサイズのほぼ全ての動物プランクトンが含まれる。動物プランクトンの密度が非常に高い場合は、ハンビロガモは体長0.1mm程度のワムシ類の動物プランクトンでも採餌可能であるということが報告されており (Euliss *et al.* 1991)、150 μ mメッシュで濾したサンプルは潜在的に本種の餌となる動物プランクトンの全量を示すものといえる。Kooloos *et al.* (1989) は実験的に本種の嘴のラメラ機構によって100パーセント濾しとることができる餌のサイズが0.3~0.4mmであることを示した。したがって300 μ mのメッシュによって濾しとったサンプルは本種の餌として最も可能性の高い動物プランクトンの組成

に対応していると期待される。計数用の試水は第2章で述べたと同様に実験室に持ち帰った後にさらに10mlまで濃縮し、ケンミジンコ類と枝角類については試水に含まれている全数を、ワムシ類については1～2mlのサブサンプルをとり、それぞれ顕微鏡下で計数した。動物プランクトンの現存量は、第2章に示した方法に基づいてまず乾燥重量を求め、さらにその値に0.5を掛けて炭素量に換算した (Takamura *et al.* 1989)。同位体比測定用のサンプルは100mlまで濃縮した試水を450℃で2時間燃焼させたワットマンガラスファイバーフィルター (GF/F) 上に集め乾燥させた。

東京湾

東京湾の表面積は1000km²、その平均水深は17mである。この水域も手賀沼と同様に、周辺大都市から流入する生活雑廃水の負荷によって富栄養化が著しく進んでいる (小川・小倉1990)。東京湾の物理・化学的な特徴は小川・小倉 (1990) に示されている。東京湾における冬期のプランクトンについては、保坂 (1990)、保坂他 (1991)、Nomura *et al.* (1993) 等が記載している。その他、有機懸濁物 (POM) および有機堆積物の炭素・窒素安定同位体比については Wada *et al.* (1990) の報告がある。

1990年1月から3月にかけて、羽田国際空港周辺 (図4-1) において有害鳥獣駆除の

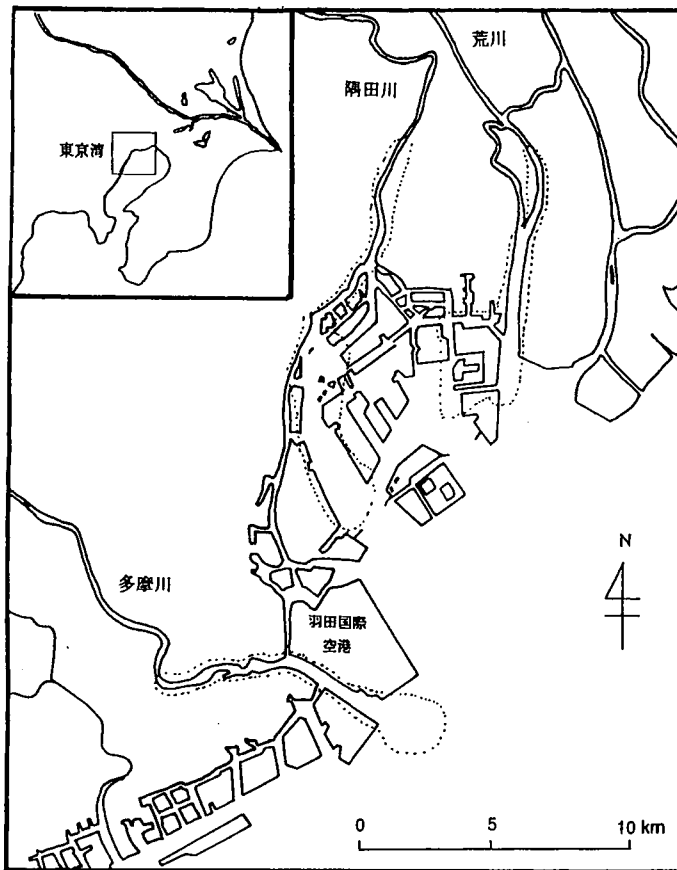


図4-1. 東京湾のハシビロガモ捕獲地域とWada *et al.* (1990) のサンプル採取水域 (点線で囲んだ部分)。

ために捕獲されたハシビロガモ4羽(全て雄)を応用生物株式会社の橘敏夫氏の好意によって提供して頂くことができた。捕獲されたのはそれぞれ、1月27日、2月7日と15日、3月7日の各日である。これらの個体は処理直前まで凍結保存されていたもので、その処理は手賀沼で捕獲された個体と同様の方法によった。

セレンガデルタ

セレンガデルタはバイカル湖の南東部に位置し、セレンガ河の河口部に形成されている面積540km²の三角州である(図4-2)。イルクーツク大学の生物学研究所(Biological

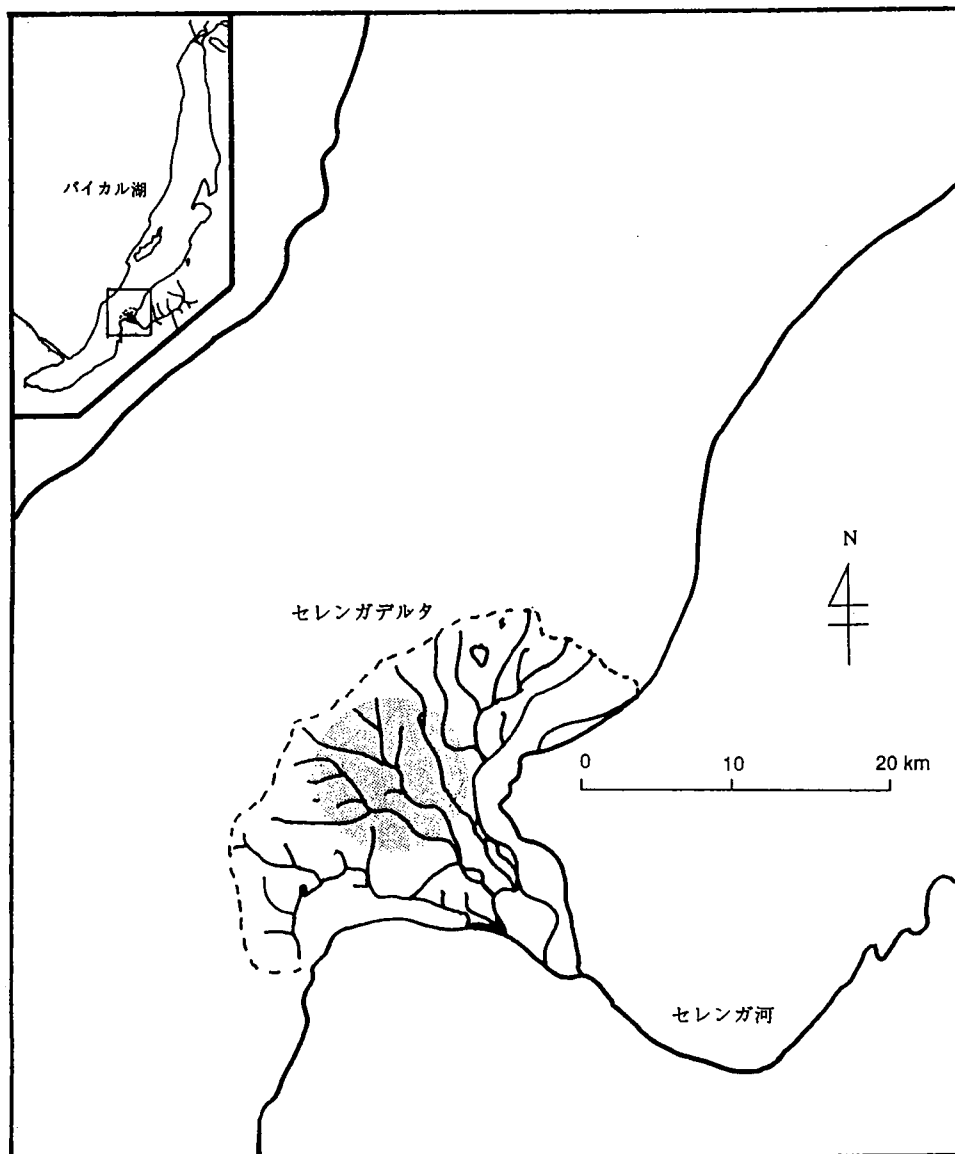


図4-2. セレンガデルタの位置とカモ類および水生生物のサンプル採取地域(斜線で囲んだ部分)。

Institute of Irkutsk University) の調査によれば、春と秋の渡りのシーズンには最大数百万羽の水禽類がこのデルタを採餌と休息の場として利用する。またここで繁殖する水禽類は2~13万羽程度である。ハンビロガモはその中でもこのデルタをよく利用するものの1種であるとされている (Skryabin and Kozhova, 未発表)。

1993年6月後半から7月上旬にかけて、このデルタの中央部に位置するイルクーツク大学生物学研究所のフィールドキャンプ周辺において、8種類19羽のカモ類を捕獲した。その内訳は以下の通りである：オカヨシガモ (*Anas strepera*) (雄2羽)、シマアジ (*A. querequedula*) (雄2、雌1)、コガモ (*A. crecca*) (雄1、雌1)、オナガガモ (*A. acuta*) (雄1)、ハンビロガモ (雄1、雌3)、ヒドリガモ (*A. penelope*) (雄2、雌1)、ホシハジロ (*Aythya ferina*) (雌2)、キンクロハジロ (*Ay. fuligula*) (雄2)。捕獲後の処理は手賀沼の個体と同様である。またそれと同時に餌として利用される可能性の高い水生昆虫及び水生植物等も採集した。上記のカモ類が採餌していた水域では4種類の水生植物、*Ceratophyllum demersum*, *Lemna trisulca*, *Nymphoides peltata*, *Utricularia vulgaris* が優勢であった。また無脊椎動物の中ではカゲロウ幼虫が優占しており、ユスリカ幼虫がそれについて優勢であった。これらの水生昆虫は *C. demersum* と *U. vulgaris* の群集中に生息していた。また4種類の巻貝が *N. peltata* の表面に固着しているのが認められた。この他では動物プランクトン、マツモムシ、ヨコエビ、ミズダニ、ヒル、その他鞘翅目の昆虫などを若干観察することができた。水生植物は数本を採集した。カゲロウとユスリカの幼虫及び貝類は水草から拾い出し、その他の動物はプランクトンネット (300 μ m と150 μ m のメッシュサイズのもの) の水平引きによって採集した。

同位体比測定

採集した試料は全て60℃で3日間乾燥した後、粉末にした。カモの筋肉及び肝臓の試料は脱脂処理のためにクロロフォルム：メタノール混合溶液 (2:1) に1昼夜浸した後メタノール (99.9%) で洗浄し、再度乾燥させた。その他の試料はそのままの状態ですぐれも Minagawa *et al.* (1984) に示される燃焼法によって二酸化炭素ガスと窒素ガスに変換し、液体窒素・ドライアイスエタノールトラップを使用した真空ラインを通過させることによってそれぞれのガスを分取・精製した。精製したガスはフィニガンマツ社の質量分析計Delta-SまたはMAT-252に導入して安定同位体比を測定した。同位体比は下記の式によって与えられる。

$$\delta X = (R_{\text{試料}} / R_{\text{標準物質}} - 1) \times 1000$$

ここでXは¹³C、¹⁵Nと示される値で、 $R_{\text{試料}}$ は試料とする物質の¹³C/¹²C含量で、 $R_{\text{標準物質}}$ は標準物質のそれを示す。窒素の場合は炭素と同様にそれぞれの物質の¹⁵N/¹⁴Nの値がとられることになる。炭素の標準物質はアメリカのサウスカロライナ州で採集された矢石の化石 (Pee Dee Beremnite) の同位体比が適用され、窒素の場合は大気同位体比が世界標準とみなされている。実際の測定に際しては、この世界標準物質に対して値の定められた汎用標準物質 (ワーキングスタンダード) を用いることになる。京都大学生態学研究センターの場合には炭酸カルシウムとリン酸を反応させて精製した炭酸ガスと L-alanine を炭素と窒素の標準物質として使用しており、その値はそれぞれ $-19.5 \pm 0.1\%$ (mean \pm S D, n=30)、 $-5.3 \pm 0.2\%$ (mean \pm S D, n=30) となっている (和田他1993)。

結 果

手賀沼

手賀沼の形態は第2章でも述べたように、東西に長く南北に狭い瓢箪型をしている（図4-3）。そのため沼内での水の流れは一種の”one way flow system”をなしているもの

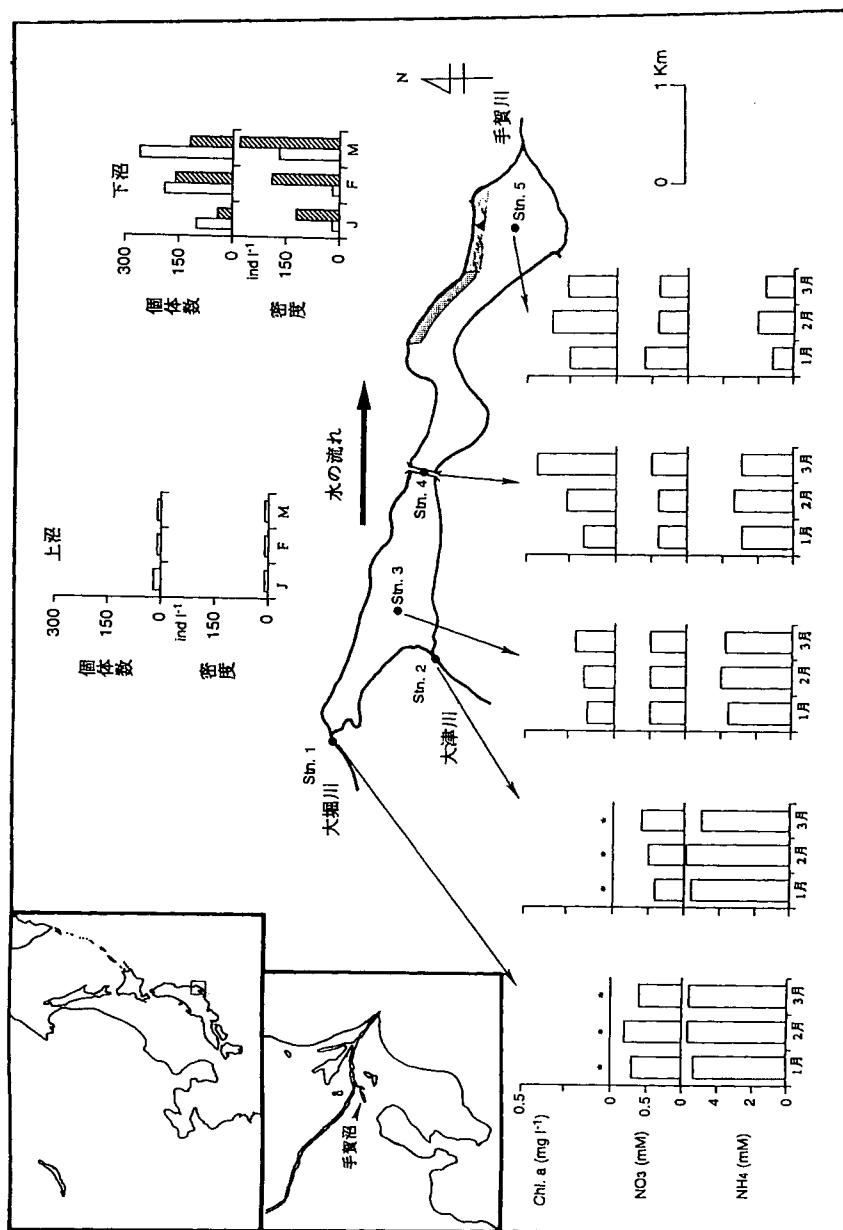


図4-3. 手賀沼に流入する窒素栄養塩（アンモニア・硝酸）濃度とクロロフィル a 量の水平分布. 千葉県水道局の過去10年間の定期調査のデータ（千葉県水道局1985-1993）をもとに1月から3月までの各月ごとの平均値を計算した. 図の上部には第3章の結果より, 1990年1月から3月までの各月に上沼と下沼で観察されたハンビロガモの個体数と動物プランクトンの密度を参考として示した.

と考えられる。千葉県水道局（1985-1993）による長期にわたる水質調査の結果では、沼の主要流入河川である大堀川と大津川からは大量の生活廃水などが沼に流入している。過去10年間、1月から3月の間、両河川の流入水から毎月供給されるアンモニア態窒素と硝酸態窒素（亜硝酸を含む）は、平均してそれぞれ11.7mMと1.1mMとなる。後述するようにこの中で主としてアンモニア態の窒素が植物プランクトンの主な窒素源となっている。同じく水道局の観測によると、クロロフィル a (Chl a.) 濃度は上沼中央にですでに 0.2mg l^{-1} に達しており、以後下流域まではほぼ同様の高い濃度を維持している（図4-3）。一方動物プランクトンの密度は、ワムシ類がクロロフィルとほぼ同様の変動を示し、ケンミジンコ類が下流域に当たる下沼で高密度になる（図4-3、図2-2参照）。ハシビロガモの分布がケンミジンコ類のそれに対応していることは、第2・3章で議論したとおりである。

捕獲調査に先んじて行った観察では、ハシビロガモの頻繁な水面濾過採餌（dabbling）が確認でき、その傾向は前章までで示した結果と一致するものであった。サンプルの処理に失敗したために、3月の $300\mu\text{m}$ メッシュで採集した動物プランクトンのサンプルは計数できなかった。しかし、2月と3月の $150\mu\text{m}$ メッシュで採集したサンプルの組成から見て、2月と3月の動物プランクトンの現存量と種組成は類似したものであると考えられる（表4-1、図4-4）。 $20\mu\text{m}$ と $150\mu\text{m}$ メッシュで採集したサンプル中では *Brachionus*

表4-1. 各プランクトンネットで採取された動物プランクトンの組成（個体数 l^{-1} ，平均 \pm SD）。

2月 (n=4)	体長 (μm)	$20\mu\text{m}<$	$150\mu\text{m}<$	$300\mu\text{m}<$
種名				
ワムシ類				
<i>Brachionus leydigi</i>	200~290		35.8 \pm 9.9	0.7 \pm 0.6
<i>B. urceolaris</i>	92~140		0.3 \pm 0.5	0.1 \pm 0.2
<i>B. calyciflorus</i>	180~600		5036.6 \pm 683.1	116.4 \pm 24.6
<i>B. agularis</i>	90~210		125.3 \pm 33.4	80.3 \pm 32.5
<i>Keratella cochlearis</i>	80~320		2.9 \pm 2.0	2.7 \pm 1.5
<i>Filinia longiseta</i>	130~250		135.8 \pm 27.0	22.7 \pm 4.7
ケンミジンコ類				
<i>Cyclops vicinus</i>	1090~2200		26.5 \pm 2.2	13.3 \pm 4.5
<i>Eucyclops sp.</i>	680~1270		103.8 \pm 15.4	57.8 \pm 18.5
Nauplii	nd		72.6 \pm 6.7	6.8 \pm 2.7
3月 (n=3)	体長 (μm)	$20\mu\text{m}<$	$150\mu\text{m}<$	$300\mu\text{m}<$
種名				
ワムシ類				
<i>Brachionus leydigi</i>		508.8 \pm 155.1	163.2 \pm 33.1	
<i>B. urceolaris</i>		99.6 \pm 19.6	11.2 \pm 7.9	
<i>B. calyciflorus</i>		7127.7 \pm 2605.8	6273.7 \pm 1191.1	
<i>B. agularis</i>		7177.5 \pm 2064.3	56.8 \pm 13.8	
<i>Keratella cochlearis</i>		142.5 \pm 35.3	0.4 \pm 0.6	
<i>Filinia longiseta</i>		1134.0 \pm 377.0	56.1 \pm 15.6	
ケンミジンコ類				
<i>Cyclops vicinus</i>		7.2 \pm 2.8	22.2 \pm 10.9	
<i>Eucyclops sp.</i>		114.9 \pm 45.1	205.2 \pm 73.0	
Nauplii		26.9 \pm 8.3	31.8 \pm 21.9	

*：脚注。動物プランクトンの体長は Koste (1978), Kawabata and Defaye (1994) から推定。nd は推定値なし。

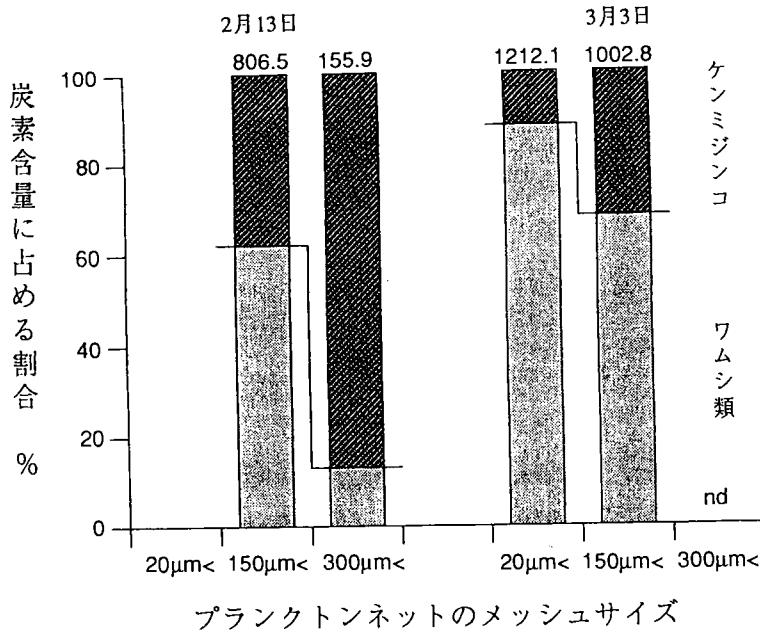


図4-4. 炭素量から見た動物プランクトン現存量とその中におけるワムシ類とケンミジンコ類の割合。表4-2に示すデータをもとに計算した。

angularis や *Filinia longiseta* 等のワムシ類が優占していた。中型のワムシ類である *Brachionus calyciflorus* の密度は20µmと150µmメッシュで採集したサンプル中ではほぼ一定であったが、300µmメッシュで採集したサンプルでは減少する傾向が見られた。このサンプル中ではケンミジンコ類 (*Eucyclops* sp.) が優占し、その密度 (130~230 ind l⁻¹) はこれまでの調査期間を通じてほぼ最大に近いレベルにあった (第3章参照)。

ワムシ類とケンミジンコ類の現存量を炭素量に換算して比較してみると、20µmと150µmのサンプル中ではワムシ類が60%以上を占めるのに対して、300µmのサンプル中ではケンミジンコ類が約90%を占めていた (図4-4)。したがって300µmのメッシュで採集したサンプルの安定同位体比には比較的大型のケンミジンコ類の値が、それ以下のメッシュで採集したサンプルではケンミジンコ類とワムシ類、それに若干の植物プランクトンが混在した状態での安定同位体比が反映されていると考えられる。

ハンビロガモの肝臓の $\delta^{13}\text{C}$ 値は2月が -24.1 ± 0.7 (mean \pm S D)、3月が $-23.5 \pm 0.4\%$ となり、筋肉の $\delta^{13}\text{C}$ 値は2月が $-23.7 \pm 1.6\%$ 、3月が $-24.0 \pm 1.0\%$ の範囲にあった。肝臓の値は筋肉のそれと比較してばらつきが小さかった。それぞれの組織の $\delta^{15}\text{N}$ 値を比較すると、いずれの月でも肝臓の値が筋肉のそれよりも高い傾向が見られた (表4-2)。

プランクトンの $\delta^{13}\text{C}$ 値は、2月では150µmのサンプルで $-27.5 \pm 0.1\%$ (mean \pm S D)、300µmのサンプルで $-26.4 \pm 0.2\%$ となっており、採集したメッシュが大きくなるに伴いやや高い値を示した (表4-2)。一方3月ではメッシュのサイズに関係なくおおよそ -25.2% 程度の値を示した (表4-2)。 $\delta^{15}\text{N}$ 値は、2月では150µmの $8.8 \pm 0.1\%$ から300µmの $11.7 \pm 0.1\%$ へ、3月では20µmの $13.2 \pm 0.2\%$ から300µmの $16.2 \pm 1.2\%$ というよ

表4-2. 手賀沼のハシビロガモ（肝臓・筋肉）と動物プランクトンの炭素・窒素安定同位体比. () 内の数字はサンプル数を示す.

試料	採取日	$\delta^{13}\text{C}(\text{‰})$		$\delta^{15}\text{N}(\text{‰})$	
		平均 \pm SD	レンジ	平均 \pm SD	レンジ
ハシビロガモ					
肝臓 (4)	2月13日	-24.1 \pm 0.7	-24.8 ~ -23.1	15.4 \pm 0.5	14.8 ~ 15.9
筋肉 (4)		-23.7 \pm 1.6	-24.7 ~ -21.8	14.4 \pm 1.6	12.1 ~ 15.9
動物プランクトン					
300mm< (4)		-26.4 \pm 0.2	-26.8 ~ -26.2	11.7 \pm 0.1	10.9 ~ 12.6
150mm< (4)		-27.5 \pm 0.1 ^a	-27.4 ~ -27.6	8.8 \pm 0.1	8.8 ~ 9.0
ハシビロガモ					
肝臓 (5)	3月3日	-23.5 \pm 0.4	-24.0 ~ -23.1	15.9 \pm 0.6	14.9 ~ 16.4
筋肉 (5)		-24.0 \pm 1.0	-24.7 ~ -22.3	13.9 \pm 1.4	11.7 ~ 15.2
動物プランクトン					
300mm< (3)		-25.3 ^b	-25.2 ~ -25.3	16.2 \pm 1.2	14.9 ~ 17.1
150mm< (3)		-25.2 ^c	-25.2	13.4 \pm 0.2	13.2 ~ 13.6
20mm< (3)		-25.1 \pm 0.1	-25.1 ~ -25.0	13.2 \pm 0.2	13.1 ~ 13.4

a : n = 3

b : SD < 0.1

c : n = 2

うに、いずれの月においてもメッシュサイズが大きくなるにしたがって高くなる傾向がみられた (表4-2)。

東京湾

ハシビロガモの肝臓の $\delta^{13}\text{C}$ 値は $-23.9 \pm 1.5\text{‰}$ 、筋肉の $\delta^{13}\text{C}$ 値は $-22.9 \pm 1.4\text{‰}$ の範囲の値をとった (表4-3)。各臓器の $\delta^{15}\text{N}$ 値は、 $4.0 \pm 1.8\text{‰}$ 、 $4.1 \pm 2.4\text{‰}$ の範囲にあり、手賀沼で捕獲された個体のそれと比較して著しく低い値を示した。

本研究ではプランクトンの炭素・窒素安定同位体比は測定しなかった。しかし、秋から冬にかけての東京湾における有機懸濁物 (POM) と有機堆積物の値が Wada *et al.* (1990) によって示されており、ここではその値を参考として表4-2に含めてある。これを見ると、内湾の表層水中のPOMの $\delta^{13}\text{C}$ 値は $-21.1 \sim -20.9\text{‰}$ 、主要流入河川の1つである隅田川河口域のそれでは $-25.8 \sim -25.2\text{‰}$ となっている。有機堆積物の $\delta^{13}\text{C}$ 値は多摩川河口域で $-25.4 \sim -22.0\text{‰}$ 、隅田川河口域で $-24.7 \sim -21.1\text{‰}$ 、荒川河口域で $-25.0 \sim -21.5\text{‰}$ という値を示した。一方 $\delta^{15}\text{N}$ 値は上記のPOM、有機堆積物のそれぞれの順に、

表4-3. 東京湾のハシビロガモ(肝臓・筋肉)とWada *et al.* (1990)に示された有機懸濁物、有機堆積物の炭素・窒素安定同位体比。()内の数字はサンプル数を示す。

試料	$\delta^{13}\text{C}(\text{‰})$		$\delta^{15}\text{N}(\text{‰})$		出典
	平均±SD	レンジ	平均±SD	レンジ	
ハシビロガモ					
肝臓(4)	-23.9 ± 1.5	-26.0 ~ -22.8	4.1 ± 2.4	1.0 ~ 6.1	本研究
筋肉(4)	-22.9 ± 1.4	-24.2 ~ -20.9	4.0 ± 1.8	2.3 ~ 6.3	本研究
有機懸濁物					
東京湾の(10) 表層水	-20.8 ± 0.5	-21.5 ~ -20.2	3.7 ± 2.5	1.2 ~ 8.7	Wada <i>et al.</i> (1990)
隅田川河口域(2)	-25.3	-25.8 ~ -25.2	2.3	-0.8 ~ 3.1	Wada <i>et al.</i> (1990)
有機堆積物					
多摩川河口域	-24.3 ± 1.1 (23)	-25.4 ~ -22.0	4.0 ± 0.9 (21)	2.7 ~ 5.5	Wada <i>et al.</i> (1990)
隅田川河口域	-22.9 ± 1.4 (16)	-24.7 ~ -21.1	3.6 ± 0.6 (15)	2.8 ~ 4.7	Wada <i>et al.</i> (1990)
荒川河口域(9)	-24.1 ± 1.1	-25.0 ~ -21.5	3.2 ± 0.8	1.8 ~ 4.2	Wada <i>et al.</i> (1990)

1.2~8.7、-0.8~3.1、3.0~4.9、3.1~4.7、1.8~4.2‰の範囲の値になった。

セレンガデルタ

サンプリングを行ったカモ類の採餌していた水域では、多数のカゲロウとユスリカの幼虫が2種類の水草 *Ceratophyllum demersum* と *Utricularia vulgaris* の表面に付着しているのが観察された。正確な現存量の定量は行わなかったものの、単位面積当たりの水草の本数と1本当たりから採集できた個体数から推定される密度は、カゲロウ幼虫が10000個体 m^{-2} 、ユスリカ幼虫が5000個体 m^{-2} 程度、もしくはそれ以上になると考えられる。この2種類の水草は採餌を確認した水域のほとんど全面にわたって繁茂していたことから、カゲロウ幼虫とユスリカ幼虫はこの水域の無脊椎動物群集中において最も多量の現存量を維持しているグループと考えられる。この水域では巻貝類が上記の2つのグループほどではないが、やはり頻繁に観察された。これらの貝類は *Nymphoides pelata* の葉に付着していることが多かった。動物プランクトンとしてはケンミジンコ類(Cyclopoida)と貝類の幼生が観察された。動物プランクトンの同位体比測定用の試料(おおよそ100個体)を集めるために濾過した水の量(約10 m^3)から推定される密度は約0.01個体 l^{-1} である。マツモムシ、ヨコエビなどの密度もほぼこれに等しい程度のものであった。したがって、カモ類の餌として最も可能性の高いものはカゲロウの幼虫で、これにユスリカ幼虫さらに貝類が続くものと予想された。その他の無脊椎動物はその現存量から見て餌としてはほとんど寄与していないものと考えられる。

消化管内容物からも餌の組成を解析することを試みたが、ほとんど全ての個体の食道から前胃にかけては空の状態、筋肉内容物には原形をとどめているものは認められなかった。

試料採集のためにフィールドキャンプに滞在した数日間、日中のみではあるが捕獲し

たのと同じ種類のカモ類（各種類、延べ数十個体）の採餌行動を観察した。少なくともこの観察期間中は、カモ類は同じ水域で、ついでみ（tipping-up）あるいは水面採餌（dabbling）といった行動で採餌しており、ハシビロガモだけが本種特有の水面濾過採餌を行うといった傾向は見られなかった。DuBowy (1988) は北アメリカの繁殖地における研究の中で、餌の現存量が増加する繁殖期にはカモ類は同所的に類似した採餌行動によって餌をとる傾向が強まると報告している。今回の観察では、この指摘に一致する傾向が見られたと言える。

捕獲したカモ類の肝臓（ $-30.1 \sim -21.8\%$ ）と筋肉（ $-29.6 \sim -21.9\%$ ）の $\delta^{13}\text{C}$ 値は、種間あるいは個体間で大きな変動を示した（表 4-4）。一方それぞれの組織の $\delta^{15}\text{N}$ 値は、

表 4-4. セレンゲデルタで捕獲した各カモ類(肝臓・筋肉)の炭素・窒素安定同位体比。()内の数字はサンプル数を示す。

試料	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)		$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	
	平均 ± SD	レンジ	平均 ± SD	レンジ
オカヨシガモ				
肝臓 (2)	-25.9	-28.5 ~ -23.4	8.6	7.6 ~ 9.5
筋肉 (2)	-25.8	-27.7 ~ -23.9	7.1	6.0 ~ 8.1
シマアジ				
肝臓 (3)	-27.3 ± 0.5	-27.7 ~ -26.8	9.3 ± 1.3	7.8 ~ 10.0
筋肉 (3)	-26.2 ± 0.8	-27.1 ~ -25.5	7.6 ± 1.5	6.1 ~ 9.1
コガモ				
肝臓 (2)	-27.8	-28.9 ~ -26.7	9.0	8.8 ~ 9.1
筋肉 (2)	-26.8	-27.1 ~ -26.5	7.2	7.0 ~ 7.5
オナガガモ				
肝臓 (1)	-27.9		10.3	
筋肉 (1)	-27.2		10.0	
ハシビロガモ				
肝臓 (4)	-28.6 ± 1.5	-30.1 ~ -26.7	10.2 ± 1.8	8.1 ~ 12.4
筋肉 (4)	-27.9 ± 1.3	-29.6 ~ -27.4	9.1 ± 1.2	8.1 ~ 10.3
ヒドリガモ				
肝臓 (3)	-24.1 ± 2.3	-26.4 ~ -21.8	9.5 ± 1.1	8.6 ~ 10.7
筋肉 (3)	-22.7 ± 2.3	-25.2 ~ -20.7	8.5 ± 1.4	8.1 ~ 10.1
ホシハジロ				
肝臓 (2)	-24.9	-25.4 ~ -24.5	10.2	9.8 ~ 10.6
筋肉 (2)	-22.8	-23.7 ~ -21.9	9.2	9.1 ~ 9.4
キンクロハジロ				
肝臓 (2)	-26.2	-27.0 ~ -25.4	11.3	11.1 ~ 11.4
筋肉 (2)	-25.8	-26.7 ~ -24.8	10.4	9.8 ~ 11.0

7.6~12.4‰、6.0~11.0‰の範囲にあり、 $\delta^{13}\text{C}$ 値と比較してその変動幅は小さかった(表4-4)。この傾向は、1) 捕獲したカモ類はセレンガデルタの食物網の中で類似した栄養段階にあること、しかし、2) 摂取した餌生物は多岐にわたること、を示唆している。水生動植物の $\delta^{13}\text{C}$ 値はカモ類のそれに対応するように広い変動幅(動物: -29.1~-23.7‰、植物: -31.9~-25.5‰)を示した(表4-5)。またそれぞれの $\delta^{15}\text{N}$ 値は4.2~6.5‰、5.7~10.5‰の範囲にあった(表4-5)。

表4-5. セレンガデルタで採取した無脊椎動物と水生植物の炭素・窒素安定同位体比。()内の数字はサンプル数を示す。

試料	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)		$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	
	平均 ± SD	レンジ	平均 ± SD	レンジ
無脊椎動物 ^{a)}				
カゲロウ幼虫 (3)	-27.8±0.7	-28.4 ~ -27.2	8.0±1.0	6.9 ~ 8.7
ユスリカ幼虫 (4)	-28.4±0.7	-29.4 ~ -27.8	7.2±1.0	6.0 ~ 8.0
巻貝類 (6)	-26.1±1.3	-27.0 ~ -23.7	6.3±0.7	5.7 ~ 7.0
マツモムシ (3)	-27.7±1.8	-29.0 ~ -25.6	7.0±0.1	6.9 ~ 7.1
動物プランクトン (2) ^{b)}	-28.6	-29.1 ~ -28.0	9.0	7.4 ~ 10.5
水草 ^{c)}				
<i>Ceratophyllum demersum</i> (1)	-24.7		6.5	
<i>Lemna trisulca</i> (1)	-28.5		6.3	
<i>Nymphoides pelata</i> (1)	-25.5		4.2	
<i>Utricularia vulgaris</i> (1)	-31.9		6.5	
水草上の付着物 (3)	-28.6		6.2	

a) 個々のサンプルにはその現存量に応じて数個体(マツモムシ)から100個体以上(カゲロウ幼虫)の虫を含む。巻貝のサンプルは殻を除去したものの値。

b) 動物プランクトンのサンプル中にはケンミジンコ類と巻貝の幼生を含む。

c) 個々のサンプルには数本の植物を含む。

考 察

食物網内における炭素・窒素安定同位体比の変動

データの検討にはいる前に、その議論の中で適用される炭素・窒素安定同位体比の前提条件を示しておく。水界生態系における炭素・窒素安定同位体比の分布と変動に関する一般的な知見は以下のように示される。

(1) 植物プランクトンの炭素・窒素安定同位体比は利用する基質の濃度とその同位体組成、基質の取り込み速度、同化系の初期酵素反応の同位体分別効果、同化系の反応の動態

によって規定される (和田1981、1986、1988、Takahashi *et al.* 1990、1991、1992、Wada and Hattori 1991、高橋1993)。

(2) 有機物の分解過程や呼吸においては有効な基質の大部分が短期間で消費されるため、見かけ上の同位体分別は小さい (和田他1992)。

(3) 動物の炭素安定同位体比は餌のそれと極めて近い値を示す (Deniro and Epstein 1978, Rau *et al.* 1983, Fry *et al.* 1984)。そのため動物の炭素安定同位体比は食物連鎖のトレーサーとして有効であり、食物連鎖の基本物質の指標となる (Wada *et al.* 1991)。

(4) 動物の窒素安定同位体比と餌のそれとの間には以下のような式で示される関係が認められる。

$$\delta^{15}\text{N}_{\text{動物}} = (\text{TL} - 1) \times 3.3 + \delta^{15}\text{N}_{\text{餌}}$$

ここでTLは食物網内の栄養段階 (Trophic Level) 示す。したがって動物の窒素安定同位体比は餌のそれに比べておおよそ3.3%高くなるということになる (DeNiro and Epstein 1981, Minagawa and Wada 1984, Wada *et al.* 1987a)。この関係は餌の種類、動物の種類に関係なく普遍的に見られる関係なので、動物の窒素安定同位体比からその栄養段階を推定することが可能となる。ただし、鳥類の各種臓器の窒素安定同位体の濃縮係数は、この値よりもやや低くなる傾向がある。Hobson and Clark (1992 b)、Mizutani *et al.* (1991) などの研究によれば、その濃縮係数は2.4%以下の値を示すことが多い。

こうした一般的な知見に加え、鳥類では各臓器・組織の炭素安定同位体比の半減期が Hobson and Clark (1992 b、1993) によって求められている。それによると肝臓の値は過去1週間、筋肉の値は過去1カ月の餌の値を反映しているとされている。

以下の議論ではこれらの知見を組み合わせて用いることによって、ハンビロガモを捕獲した各水域での餌生物の同位体のダイナミクスとハンビロガモのそれとの関係を検討する。その関係が上記の前提条件によって捕食者-被捕食者の関係とみなすことができるとすれば、ハンビロガモはその地域を一定期間 (例えば1週間から1ヶ月) 採餌環境として有効に利用している可能性が強いと判断することができる。

越冬地におけるハンビロガモの食性と生息地選択

Nudds and Bowlby (1984) は、北アメリカの繁殖地においてカモ類が利用する水生動物のサイズを6段階に分けて各種類が利用する餌のサイズ分布を調べた。その結果、ハンビロガモが採餌した餌の75%は最も小さいサイズ (2.5mm以下) 分画にあったのに対して、他の種類のカモ類がこの分画から得るカロリーは全体の25%以下であったと報告している。また Kooloos *et al.* (1989) はハンビロガモが100%摂取できる餌のサイズが0.3~0.4mmであるのに対して他のカモ類 (マガモとキンクロハジロ) のそれは1.0~2.0mmであることを実験的に示した。Euliss *et al.* (1991) はハンビロガモの食道内から大量のケンミジンコ類とワムシ類 (*Keratella*) を検出している。このとき検出されたワムシ (*Keratella*) は体長が0.1mm程度のもので、Kooloos *et al.* (1989) が報告した100%採餌可能な餌サイズよりも小さい。Crome (1985) は、餌の密度が極めて高くなった場合ハンビロガモのような水面濾過採餌を行う種類は、本来採餌可能なサイズよりもさらに小型の餌生物をも利用できるようになると指摘している。Euliss *et al.* (1991) のケースはその一例として理解することができる。手賀沼においても、本種がケンミジンコ類を主な餌とし、さらに小型のワムシ類をも採餌できること、また他のカモ類はこれらの動物プランクトンを採餌していないこ

とは前章までの結果でもすでに示してきた。この傾向は越冬地における本章の結果の中でも明らかであり、特に $\delta^{15}\text{N}$ 値にその傾向が反映されている。両水域はともに富栄養化の進んだ水域であるが、プランクトンとハシビロガモの窒素同位体比は顕著な違いを示した。その違いは両水域でプランクトンに利用される無機態の窒素の量と質、微生物活性の違いなどに起因すると考えられる。その説明はここでの主な目的ではないので詳細な検討結果は添付資料として示した。興味のある方は本文を読んだ後にそちらの内容も参考にさせていただきたい。本文では手賀沼および東京湾のプランクトンとハシビロガモの窒素同位体比の関係に注目した議論を行う。

手賀沼で得られた $\delta^{15}\text{N}$ 値の中で、 $150\mu\text{m}$ のメッシュで濾しとったサンプルの値は植食性の動物プランクトンのそれを反映していると考えられる。冬期の手賀沼における植物プランクトン群集中では*Cyclotella* spp.が優占している(千葉県水道局1985-1993)。この属の種類は群体を作らず、直径が $20\mu\text{m}$ 以下と小型のために、このメッシュのサンプルではその現存量は無視できると考えてよい。動物プランクトンの組成ではワムシ類が約60%を占め、残りをケンミジンコ類が占めていた。一般に若齢のケンミジンコは植食性で終齢に近い大型のケンミジンコ類はワムシ類など他の動物プランクトンを捕食する。しかし、富栄養化が進んだ水域においては大型のものでも*Cyclotella*などの植物プランクトンを餌として利用するようになることが報告されている(Toth and Zankai 1985)。一方、 $300\mu\text{m}$ のサンプルではケンミジンコ類が現存量の90%を占め、メッシュサイズから見ても他の動物プランクトン(幼齢のケンミジンコ、ワムシ類など)を捕食している大型のものが優占していたと考えられる。この点は $300\mu\text{m}$ のサンプルと $150\mu\text{m}$ の植食性の動物プランクトンの $\delta^{15}\text{N}$ 値がほぼ3.3%の違いを示していることから支持される。

2月のプランクトンからハシビロガモまでの $\delta^{15}\text{N}$ 値は、これまでに知られている食物網内での栄養段階の上昇に伴う $\delta^{15}\text{N}$ 値の濃縮パターン($3.3\pm 1.0\%$)にはほぼ一致する(図4-5)。Hobson and Clark (1992b)とMizutani *et al.* (1991)は鳥類の臓器の濃縮係数が、肝臓では1.7~2.3、筋肉では0.2~2.4%の範囲にあると報告している。これらの研究ではカモ類は扱われていないが、今回の結果では $300\mu\text{m}$ のプランクトンと筋肉の $\delta^{15}\text{N}$ 値の差が2.4%、肝臓のそれとの差が3.7%となっており(表4-1、図4-5)、既知の研究結果から見て最も本種の餌として可能性が高い。肝臓の $\delta^{15}\text{N}$ 値がやや高くなっていることの理由としては、以下の2点が考えられる。1) 比較的最近の(1週間以内)餌となる動物プランクトンの $\delta^{15}\text{N}$ 値の変動が肝臓の値に影響した。動物プランクトンの $\delta^{15}\text{N}$ 値はカモ類のそれと比較して半減期が短く、短期間に変動すると考えられる。肝臓の同位体比の半減期は約2.6日とされており(Hobson and Clark 1992a)、過去1週間の間に動物プランクトンの $\delta^{15}\text{N}$ 値が上昇したとすれば、その変動は肝臓の $\delta^{15}\text{N}$ 値にも影響を与える。2) ハシビロガモの栄養状態がその臓器の $\delta^{15}\text{N}$ 値に反映された。Hobson *et al.* (1993)は、飢餓状態あるいはそれに近い餌が十分ではない状態におかれた鳥類の $\delta^{15}\text{N}$ 値は、餌を十分に摂取している場合よりも高い濃縮率を示すと報告している。捕獲した時期のハシビロガモは、春の繁殖地への渡りに備えて大量の動物性の餌を必要としていると考えられる。この時期の個体はpremigratory hyperphagia (Odum 1960)の状態にあり、短期間に大量の動物性の餌を摂取して脂肪を蓄積しなければならず、通常の状態とは生理的に異なる状態にあると考えられる。この時期における鳥類の臓器の $\delta^{15}\text{N}$ 値の変動に関する知見

は得られておらず、今後の研究で明らかにしていく必要がある。しかし、こうした急激な生理的状態の変動はHobson *et al.* (1993) が示したのと同様の効果を与えている可能性は否定できない。第3章の消化管内容物の分析ではケンミジンコ類の他に、ワムシ類、付着藻類なども検出されたが、今回の結果から見る限り、本種にとっての最も重要な餌は大型のケンミジンコ類 ($300\mu\text{m}$) であると考えられる。この点はKooloos *et al.* (1989) が示した本種の嘴の100%採餌可能な最小サイズとも一致する。

2月と比較して3月のプランクトンの $\delta^{15}\text{N}$ 値は4~5‰高くなり、 $300\mu\text{m}$ のサンプルとハンビロガモの臓器の $\delta^{15}\text{N}$ 値の間には2月に見られたような関係は認められなかった。

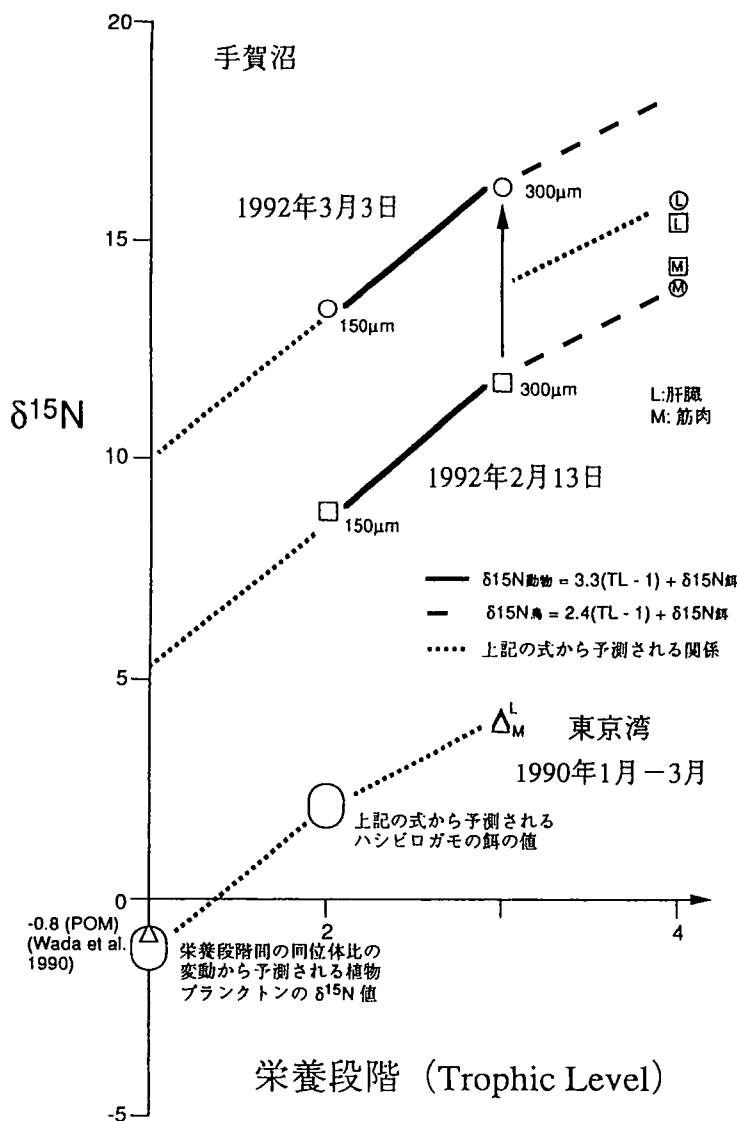


図4-5. 手賀沼と東京湾における動物プランクトンとハンビロガモの窒素安定同位体比の関係 (詳しくは本文参照)。

見かけ上、3月に捕獲したハシビロガモは150 μm 以上の動物プランクトンを採餌していると解釈できる。しかし、2月と3月の表層水中の動物プランクトンの現存量と種組成はほぼ同じと考えてよいので(表4-1、図4-4)、2月と同じ餌環境である3月にワムシ類まで採餌可能になったとは考えにくい。この点はむしろ、動物プランクトンとハシビロガモの臓器における同位体の半減期の違いが反映された結果として理解するべきであろう。Hobson and Clark (1992 a) は肝臓の同位体比は過去1週間の、筋肉の同位体比は過去3~4週間の間に食べた餌の同位体比を反映すると示している。これに対して動物プランクトンの $\delta^{15}\text{N}$ 値はより短い期間(長くても1週間以下)で半減すると考えられる。したがって動植物プランクトンなどは、水温の上昇などを受けて比較的短期間にその同位体比が変動する事が予想される。しかし、ハシビロガモの筋肉や肝臓などにはそれ以前に採餌した餌の同位体比の前歴効果があるので、今回のように動物プランクトンの同位体比の変動に見かけ上対応しないということになったものと思われる。その半減期の違いを考慮して、2月と3月の300 μm のプランクトンの $\delta^{15}\text{N}$ 値を平均した値から鳥類における濃縮率(本章の場合には2.4)をかけて計算されるプロットに、実測したハシビロガモの肝臓の $\delta^{15}\text{N}$ 値が近いことは図4-5に示すとおりである。この結果からもこの推論が妥当なものであることが示唆される。

東京湾で得られた個体の $\delta^{15}\text{N}$ 値については以下のように説明することができる。食物網内における $\delta^{15}\text{N}$ 値の濃縮効果から予想されるハシビロガモの餌の $\delta^{15}\text{N}$ 値はおおよそ $0.7 \pm 1.0\%$ となる。これが動物プランクトンの $\delta^{15}\text{N}$ 値であると仮定すると植物プランクトンの $\delta^{15}\text{N}$ 値は -2% 程度になることが期待される(図4-5)。一方、Wada *et al.* (1990) は隅田川河口域の有機懸濁物(POM)の $\delta^{15}\text{N}$ 値(-0.8%)がこの予測に近いものになっていることを示している。このような低い $\delta^{15}\text{N}$ 値を示す生物は、以下に示すようにごく限られた地域に生息するもの、あるいは特殊な窒素代謝系をもつものしかない。1) 本州の山岳地帯では窒素源は降水中の硝酸である(-6.6% : 和田・中村1980)。また植物による硝酸の取り込み時の同位体分別効果は小さいので、この地域の植物の $\delta^{15}\text{N}$ 値は硝酸のそれに近いものとなる(Wada and Hattori 1991)。2) 窒素固定を行う生物は大気中の窒素(0%)を主な窒素源としており、窒素固定に伴う分別効果も小さいので(Wada and Hattori 1991)、その $\delta^{15}\text{N}$ 値はやはり大気のそれに近いものとなる。3) 東京湾のように富栄養化の進んだ水域に見られる植物プランクトンも低い $\delta^{15}\text{N}$ 値を示す(Wada *et al.* 1987b, 1990, Wada and Hattori 1991: 添付資料参照)。以上の3タイプのうちから冬期の東京湾に飛来するハシビロガモの採餌環境及び餌生物を考慮した場合、最後に示したものが最も妥当なものといえる。またNomura *et al.* (1993) は、1992年の2月に東京湾において高密度のケンミジンコ類動物プランクトンのブルームの出現を報告している。こうした報告もハシビロガモにとって東京湾が採餌環境として利用可能な水域であることを支持するものである。

以上のことから、手賀沼と東京湾で捕獲されたハシビロガモは、どちらの環境においてもプランクトンを一時的な餌としてだけでなく、少なくとも1週間から1ヶ月程度は有効に利用していると考えられる。また前章まで述べてきたように、手賀沼のように富栄養化が進んだ水域を他のカモ類は餌場としてほとんど利用できないと考えられる。したがって、ハシビロガモは富栄養化の進んだ水域で動物プランクトンを採餌するというこ

により、他の種類とほとんど競争することなく越冬期間中の餌を確保できるという利点を持つと考えてよい。

繁殖地（セレンガデルタ）におけるハシビロガモの食性

セレンガデルタでは動物プランクトンの密度は非常に低く、ハシビロガモは動物プランクトンを餌として利用できないと考えられる。バイカル湖の硝酸の $\delta^{15}\text{N}$ 値は約3‰なので（Yoshii 1995）、今回得られた $\delta^{15}\text{N}$ 値の中で最も低い*N. pelata*の4.2‰をデルタの食物網における最初の栄養段階と位置づけると、捕獲したカモ類は栄養段階としては2～3段階目の間に位置すると考えられる。一方カモ類の臓器の示した幅広い $\delta^{13}\text{C}$ 値は、彼らが種内、種間にかかわらず幅広い多様な餌生物を利用していることを示唆している。北アメリカの繁殖地において行ったカモ類の摂食生態の研究の中でDuBow（1988）は、質的にも量的にも餌が豊富にある環境のもとではカモ類は種間で餌を食べ分ける傾向が低下すると指摘している。前述の通りセレンガデルタは2～13万羽の水禽類が繁殖する地であり、極東域の繁殖地としては良好で餌が豊富な環境であると考えられる。また、一見したところではどのカモ類も同所的にかつ類似した採餌行動を示していた。しかしこうした観察にもかかわらず、 $\delta^{13}\text{C}$ 値の大きなばらつきと $\delta^{15}\text{N}$ 値の小さなばらつきは、種内あるいは種間で利用されている餌が一栄養段階は近いとしても一多岐にわたっていることを示唆している。ただし今回の結果は予備的なもので取り扱ったサンプル数も少ないので、より詳細な議論を行うためにはさらにサンプル数を増やし統計的な解析を行う必要がある。

以下ではデルタにおけるハシビロガモの食性について議論を行う。 $\delta^{13}\text{C}$ 値の類似性と $\delta^{15}\text{N}$ 値の濃縮率の結果から見て本種の餌として最も可能性の高いものは、カゲロウとユスリカの幼虫である（図4-6）。この2グループは現存量においても最も多量に観察さ

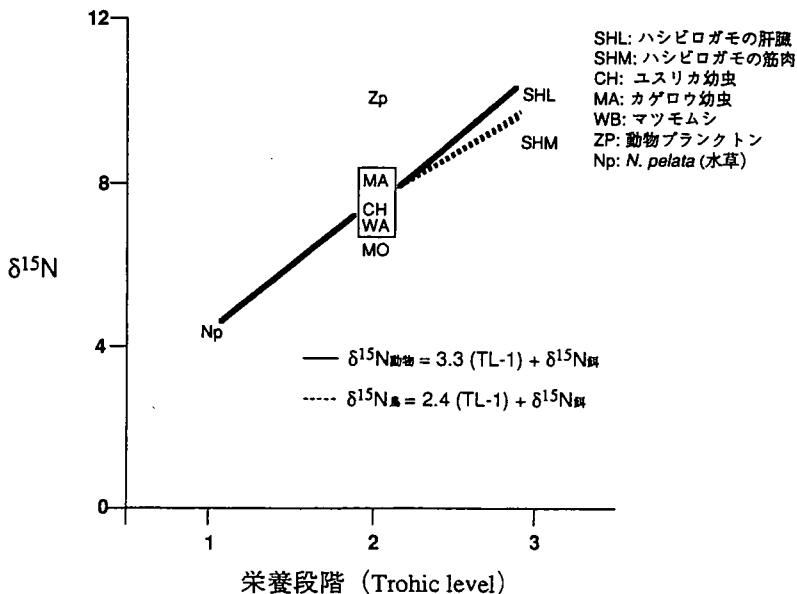


図4-6. 窒素安定同位体比から見たセレンガデルタにおけるハシビロガモと無脊椎動物、水草の栄養段階。枠で囲んだ無脊椎動物がハシビロガモの餌として最も可能性の高いグループ。

れたグループなので、その点から見ても餌として利用される確率は高いと言える。このほか、同位体比の関係から見た場合にはマツモムシも餌として利用されている可能性はある。動物プランクトンは、その密度からみて本種の餌にならないと述べたが、動物プランクトンとハシビロガモの $\delta^{15}\text{N}$ 値の関係もこの点を支持している(図4-6)。同位体比の関係だけから見た場合には、水生植物も本種の餌になっている可能性は否定できない。しかし、繁殖期のカモ類は無脊椎動物を主な餌としていることが知られている(Nudds and Bowby 1984)。また水生植物を頻りに採餌しているとしたら、その消化効率(Swanson and Bartonek 1970)を考えた場合、捕獲された個体の消化管からその植物が検出される可能性が高いにもかかわらず検出されなかった。こうした点からも、本種の餌は上記の水生昆虫類であると考えられる。

筋肉の $\delta^{15}\text{N}$ 値は濃縮率の関係から見た場合にはやや低めの値となっている。この点については先に手賀沼の2月と3月の $\delta^{15}\text{N}$ 値について述べたのと同様の要因が影響していることが考えられる。セレンガデルタでの調査期間中、サンプリングを行った水域の水温は14.7℃から20.0℃まで上昇した。無脊椎動物の $\delta^{15}\text{N}$ 値は、その餌となる植物プランクトンあるいは付着藻類のその上昇に速やかに反応して変化すると考えられる。しかしハシビロガモの筋肉の $\delta^{15}\text{N}$ 値には、それ以前の水温が低かった時期に採餌した餌の $\delta^{15}\text{N}$ 値の影響が残っているために、見かけのうえでは従来いわれている動物と餌との $\delta^{15}\text{N}$ 値の関係が現れていないと推測される。同様の傾向は他のカモ類の筋肉の $\delta^{15}\text{N}$ 値にも見ることができる(表4-4、5)。

いずれにせよセレンガデルタにおける結果は、ハシビロガモが必ずしも動物プランクトンなど微小甲殻類が豊富な環境だけで繁殖しているのではないことを示唆している。ユスリカやカゲロウの幼虫は他種のカモ類が好んで採餌する無脊椎動物でもある(Sjöberg and Danell 1982, Euliss and Harris 1987, Miller 1987, Euliss *et al.* 1991)。イルクーツク大学生物学研究所の報告では、セレンガデルタで繁殖する水禽類の中でハシビロガモは個体数の多く観察される種類の一つであるといわれている。このことは、動物プランクトンが少なく他の水生昆虫が豊富に存在する環境においても、ハシビロガモはそれらの動物を餌として十分に利用できるということを示唆している。

越冬地と繁殖地における生息地の選択性

越冬地(手賀沼と東京湾)では、ハシビロガモは動物プランクトンのある程度の期間主要な餌として利用していることがその $\delta^{15}\text{N}$ 値の特徴によって示唆された。一方繁殖地(セレンガデルタ)においては、 $\delta^{13}\text{C}$ 値と $\delta^{15}\text{N}$ 値の関係から現存量の少ない動物プランクトンではなく、豊富に存在する水生昆虫を採餌している可能性が示された。この2つの結果は、ハシビロガモがそれぞれの場所の餌の質と量に応じて、柔軟にその食性を変化させることができるということを示している。この点については、次章においてこれまでの研究全体の結果をもとに議論を行うことにする。

第5章 総合考察 —ハシビロガモの嘴の形態と食性および生息地選択性との関係—

松原健司

第2章から4章までの越冬地における食性解析の結果は、ハシビロガモがケンミジンコ類やワムシ類などの動物プランクトンを越冬期間中の主要な餌として利用していることを示している。前述のように本種が動物プランクトンを採餌できるということはこれまでの研究によっても明らかにされてきた (Swanson and Sargeant 1972, DuBow 1985, 1988, Kooloos *et al.* 1989, Euliss *et al.* 1991)。しかし、餌となる動物プランクトンの季節的消長あるいはその分布と本種の採餌活動の関連性についての研究はこれまでにはなかった。そのため、動物プランクトンが単に一時的な餌として利用されているだけであって、主要な餌として利用されているのではないという可能性は否定できなかった。本研究ではまず第2章、第3章に示したように、従来北アメリカなどで実施されているのと同様の手法により、ただしこれまではほとんど行われていなかった餌生物の現存量の季節的消長との関係にも着目して調査を行った。その結果は、繁殖地への渡りを目前に控えた生理的要求からくる本種の活発な採餌活動と、動物プランクトンの季節的消長と空間分布の間に強い関連性があることを示唆していた。第4章ではこの点をさらに安定同位体比測定法を用いて解析し、彼らの採餌活動がその見かけ通り活発なものであり、動物プランクトンが主要な餌であることを証明した。第4章の結果は比喩的に言えば、点と点との間を線で結ぶ役割を果たすものである。1週間あるいは1ヶ月という期間の半減期をもつと考えられるハシビロガモ（肝臓と筋肉）の窒素安定同位体比が、飛来した水域の食物網における炭素・窒素循環系の中で位置づけることができるということは、少なくともそれだけの期間、その水域の食物網の構成員であったとみなすことができるからである。こうした議論を可能にする安定同位体比測定法の有効性は本研究においても実証されたと言える。この手法を従来の食性解析の手法と併用することにより、水禽類の食性あるいは生息地の利用状況などに対して新たな知見を得ることができるものと期待できる。

また従来の手法による場合でも、目視観察などの調査は必ず昼夜ともに行う必要がある。杉森 (1992) は近年急激にハシビロガモの飛来数が増加してきた新潟の山本調整池においてその個体数と行動の昼夜観察を行った。実際に現地での観察を行った結果、ハシビロガモは狩猟を避けて日中の休息の場としてしかそこを利用していなかった。しかもこの池は水力発電のための貯水池で、毎日水を入れ替えているためにプランクトンが発生することは期待できない環境であった。浅間・山城 (1987) が示した湖沼の富栄養化とハシビロガモの飛来数の相関関係は、間接的に本種の越冬期間中の採餌特性と餌となる動物プランクトンとの関連性を示していることは十分に予想されることである。しかし、上記のようなケースもその中には含まれている可能性があるため、単に日中だけの観察で議論を行うことは望ましいことではない。こうした点では日本国内の研究の現状は立ち遅れること著し

いものがあり、早急な改善が必要であろう。

こうした国内における研究状況は別として、越冬期間中のハンビロガモが富栄養化の進んだ水域に多く見られるという報告はスイスの湖沼群でも Suter and Schifferli (1988) が報告している。またすでに示してきたようなハンビロガモの食性の報告に本研究の結果を含めて考えた場合、越冬期間中のハンビロガモが動物プランクトンを主要な餌として過ごしている、あるいは過ごしうる可能性を持つということを示唆している。熱帯域まで南下して越冬する個体群に関しては議論の余地があるが、少なくとも温帯域までで越冬する個体群ではその傾向が強いと予想される。また第4章の結果は、越冬期間中のハンビロガモの採餌環境が比較的狭い範囲に限られている、すなわち定住性が強いことを示唆していた。越冬期間中のハンビロガモが家族単位の比較的小さな群に分散することは、Cramp *et al.* (1986) の中でも紹介されている。また本種の定住性については Tietje and Teer (1988) も報告している。このような傾向は、本種が飛来する湖沼における採餌可能な動物プランクトンの量とも関係しているのかも知れない。この点に関しては、今後本種1個体当たりの餌の要求量と採餌可能な動物プランクトンの密度あるいはカロリー量などとの関係に着目した研究を行って検証してみる必要があるであろう。いずれにしても本種がその嘴の構造の特性を活かして動物プランクトンを主要な餌とし、他のカモ類と餌を競合せずに越冬期間を過ごしているという可能性は、強く支持されたと言える。

一方、今回繁殖地の例として調査を行ったセレンガデルタでは、動物プランクトンの現存量は極めて少なく、安定同位体比の測定結果もハンビロガモがそれを採餌している可能性を否定するものであった。餌として可能性の高い水生生物は他のカモ類が餌としてよく利用するカゲロウとユスリカの幼虫であった。

ここまでの議論では、ハンビロガモが他のカモ類と比べてどれだけ小さなサイズの水生生物まで餌として利用できるかという視点から議論を行ってきた。しかし、その逆の視点、つまりハンビロガモが採餌可能な餌の最大サイズはどの程度のものなのかという視点からの研究はなされていないのである。過去の食性の記録の中にはハンビロガモの胃内容物から小型の魚 (*Cyprinus carpio*) が検出されたというものもある (Phillips 1986)。Nudds and Bowlby (1984) が定めたカモ類の餌の6段階のサイズは、1) <2.5mm、2) 2.6~7.5mm、3) 7.6~12.5mm、4) 12.6~20.0mm、5) 21~40mm、6) 41~60mm、というものであった。セレンガデルタで優占していたカゲロウあるいはユスリカの幼虫、Phillips (1986) に記載されていた小型の魚などは、このカテゴリーの中では第3番目以上に入るもので、少なくともかなり大型のサイズの生物まで採餌できる可能性はあると考えられる。第4章のセレンガデルタの結果も、ハンビロガモが常に動物プランクトンなど微小な甲殻類を主要な餌として生活しているのではないことを示すものである。

こうしたこれまでの知見と今回の各章で示した結果は、ハンビロガモが他のカモ類と同様に、サイズの面でいえばむしろ他のカモ類以上に幅広い餌を利用可能であることを示していると考えらるべきであろう。カモ類の食性に関する既存の研究と本研究の結果をもとに、餌のサイズ、採餌環境として利用可能な水域の栄養状態 (trophic state) をめぐるハンビロガモと他のカモ類との関係を模式的に示すと、図5-1のようになると予想される。一般的には DuBow (1988) が示したようにカモ類の餌量は繁殖期には質・量ともに豊富であり、越冬期には減少すると考えられる。そのため越冬地では餌をめぐる競争がきびし

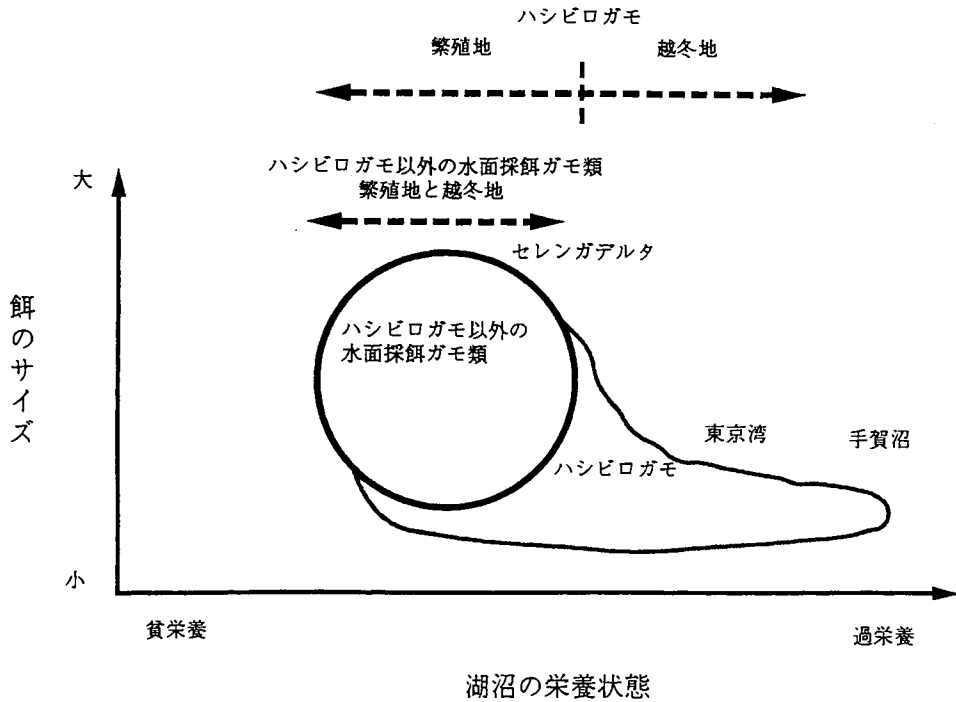


図5-1. ハシビロガモと他の水面採餌ガモ類の食性と湖沼の栄養状態の関係を示す概念図。

くなり、各種類毎に利用する採餌環境あるいは餌生物が分かれる傾向が強くなる(羽田1962 a)。その場合には他の種類が利用できない動物プランクトンを採餌できるというハシビロガモの食性は、本種にとって非常に有利なものとなる可能性が高い。一方、餌が豊富に存在する繁殖地では特に動物プランクトンに依存する必要がなく、むしろ他のカモ類と同様に多様な餌生物を必要に応じて採餌できることが有利であると考えられる。山階鳥類研究所所蔵の標本をみると、ハシビロガモの雛は孵化直後には他のカモ類と同様の嘴の形態をしている。本種特有の嘴の形態はその後の1ヶ月の間に形成されるが、この間は成鳥が採餌するように動物プランクトンを採餌することはできない。こうした点から見ても繁殖に際して動物プランクトンだけが豊富な水域を選択することは本種にとって不利である。

北アメリカを中心に行われてきたハシビロガモの食性に関する研究では、本種は微小甲殻類を主要な餌とする size-specific filter feeder であると認識されてきた。しかし、本研究で示したように本種はそうした size-specific filter feeder としての特徴を備えているだけでなく、他の多くのカモ類が主に利用している水生生物を餌として利用できる能力も維持している。したがって、本来雑食性という採餌特性を持つカモ類の中で、嘴の濾過機構を発達させたハシビロガモは、フラミンゴ類のようにその食性を特殊化したのではなく、むしろ利用可能な餌の幅を広げたと理解するべきである。またそれに伴い、利用可能な採餌環境や生息地の幅も広げることができたといえる。

謝 辞

まずこの研究を行うきっかけを下さった山階鳥類研究所の黒田長久所長に感謝します。また長きにわたるこの研究を行うことを認めていただいた指導教官、京都大学生態学研究センターの手塚泰彦教授には厚く御礼申し上げます。手賀沼ではさらに以下の皆様に様々な形で援助を頂きました。手賀沼における調査全般にわたって、我孫子市環境保全課および公園街路課の諸氏には便宜を計っていただきました。小池ポートセンターの小池勝彦氏、東京都鳥獣保護員の藤村仁氏、東邦大学の勝間秀樹氏、塩原竹志氏、高橋隆氏、宮内達郎氏、中村博氏、加藤秀男氏、その他多くの同大学生物学科の諸氏、池田（旧姓：和知）昌江氏、中川智久氏、今関真由美氏、都立園芸高校の佐藤達夫氏、フリーバンダーの石本あゆみ氏（現在：山階鳥類研究所）、京都大学大津臨湖実験所（現：京都大学生態学研究センター）の川合理氏には野外調査時に多くの援助をしていただきました。特にカモ類の捕獲に際して、流しもちの使用法に関して琵琶湖の漁師松岡正一氏にご指導いただき、実際の捕獲時には上記の皆様他に京都大学生態学研究センターの上田孝明氏、我孫子市職員の斉藤安行氏、新田茂人氏、上沼漁業協同組合の方々に援助していただきました。神奈川県自然保護センターの川村優子氏には沿岸植生の観察に際して助言していただき、我孫子市の課税課および沼南町の税務課では沼沿岸の空中写真の閲覧を許可していただきました。データの処理に当たっては近藤わか氏に助力していただきました。金沢大学の川幡佳一氏にはケンミジンコ類の種の同定をしていただき、消化管内容物から得られた藻類の同定は京都大学生態学研究センターの中西正己助教授にお願いしました。東京湾のハシビロガモは銚応用生物の橘敏雄氏のご厚意で提供していただくことができました。ロシアでの調査では、その機会を与えて下さった京都大学生態学研究センターの和田英太郎教授、国立環境研究所の河合崇欣氏、イルクーツク大学のO. Kozhova教授に感謝いたします。また現地調査に際してはV. Zhuravljov氏をはじめとするイルクーツク大学生物学研究所の諸氏の多大な援助を頂きました。安定同位体のサンプル測定に際しては、中央水産研究所の市川忠史氏のご厚意により同研究所低次生産研究室にある質量分析計（MA T-252）を使わせていただきました。黒田所長をはじめとする山階鳥類研究所の諸氏、斉藤（旧姓：今村）知子氏、手賀沼漁業協同組合の深山正巳氏、京都大学生態学研究センターの諸氏には論文をまとめるに当たり貴重なコメントをいただきました。特に関係する全ての投稿論文の校閲をしていただいた中西正己助教授と、安定同位体比測定法を紹介して下さり、関連する論文の作成に当たり徹底した指導をして下さった和田英太郎教授には厚く御礼申し上げます。

この原稿をまとめている最中、我孫子市議会議員（元我孫子野鳥を守る会会長）坂巻忠雄氏の計報が届きました。同氏には手賀沼での野外調査の際に、調査用の宿舎などの便宜を図って頂いたことをはじめとして多大な援助を受けました。この場を借りて謹んで哀悼の意を表したいと思います。

なお、この研究の第2章は総合開発機構（N I R A）、第3章は財団法人日本科学協会の笹川科学研究助成と文部省科学研究費補助金（一般研究C01540556）、第4章は日本B I C E R協議会（J A B I R P）と琵琶湖博物館準備室の助成を受けて実施したものです。

要 約

ハシビロガモ (*Anas clypeata*) は嘴に著しく発達した濾過機構を備え、その濾過機構を生かして微小な甲殻類 (<2.5mm) を主な餌としているものと考えられてきた。そのため本種の採餌行動と採餌環境は他のカモ類と異なり、水界生態系の中で特徴ある位置づけを示すことが期待された。本研究では、本種の嘴の形態に由来する食性の特徴と生息地の選択性について議論することを目的とした。そのために、1) 日本における越冬期間中のハシビロガモの摂食生態について検討し、2) 次に繁殖地であるシベリアにおける本種の摂食生態に関して調査研究を行い、ハシビロガモの嘴の特徴と食性及び生息地の選択性との関係について議論した。また本研究では、従来生態学的手法に加えて炭素・窒素安定同位体比の測定という手法を導入した食性解析を行った。この手法の長所は、同化された餌に基づいた食性解析が可能であるという点と、半減期の異なる臓器の同位体比を比較することにより、ある程度長期的な餌の変動の推定が可能であるという点にある。

日本における越冬期間中の本種の摂食生態の調査は主に手賀沼において行った。手賀沼は千葉県北東部に位置し、日本で最も富栄養化の進んだ湖沼の一つである。この手賀沼において、1986年10月から1992年3月までの期間にかけて、本種の飛来数の変動と採餌活動の季節的および日周期的変化、またその変動と動物プランクトン現存量の変動との関係を調査し、他のカモ類の沼の利用状況と比較検討した。次に沼内で捕獲した本種の消化管内容物の分析と、各種臓器及び動物プランクトンの炭素・窒素安定同位体比などを基に食性の解析を行った。その他、手賀沼と同様に富栄養化の進んだ羽田沖で捕獲された本種の各種臓器の窒素・炭素安定同位体比を測定し、手賀沼の個体との比較を行った。繁殖地の例としてはバイカル湖南東部に位置するセレンガデルタにおいて、1993年6月から7月にかけて繁殖期のカモ類および水生生物各種の生物試料を収集し、炭素・窒素安定同位体比の測定を行い、ハシビロガモと他のカモ類の食性を比較検討した。その結果、手賀沼では本種の個体数の増加と採餌活動の間には非常に強い正の相関 ($R^2 = 0.9$) があること、飛来数と沼における本種の分布は動物プランクトン現存量の変動と水平分布に対応していることが示唆された。これに対して他のカモ類の飛来数は狩猟期間中に最も多くなり、日中はほとんど採餌活動が観察されず、夜間はほとんど見られなかったことなどから、単に日中の休息と狩猟圧の回避の場としてしか沼を利用していないことが示唆された。また消化管内容物の解析結果および炭素・窒素安定同位体比の測定結果も、本種が沼の動物プランクトンを一定期間餌として有効に利用していることを示唆していた。また手賀沼 (筋肉: $14.1 \pm 1.4\%$, $n = 9$, $M \pm SD$) と羽田沖 ($4.0 \pm 1.7\%$, $n = 4$) の本種の窒素安定同位体比は大きな差を示し、本種が採餌場所として利用する富栄養化した水域の窒素循環系の特徴を反映する結果が得られた。このことは同時に、本種が越冬期間中比較的狭い水域を採餌環境として利用していることも示唆している。他方、セレンガデルタにおける同位体比の測定結果及び各種水生生物の現存量の割合は、本種が動物プランクトン以外の水生昆虫を主な餌として利用していることを示唆するものであった。

以上の結果から、ハシビロガモは越冬期間中、他のカモ類が餌として利用できない動物プランクトンなどの微小な甲殻類を餌として有効に利用できることが実証された。この能力は、一般に餌生物の現存量が低下する越冬期において他のカモ類と競争することなく大量の餌を得ることができるという点で有効である。他方、繁殖地においては、本種は他の

種類と同様に多様な水生生物を餌として利用可能なことが示唆された。

したがって、本種の嘴の形態は他の種類が利用できない微小な甲殻類を餌として利用可能にしたといえる。その一方で、他の種類と同様に多様な水生生物を餌として利用するというカモ類本来の雑食性という採餌特性をも保持していると考えられる。以上の結果及びこれまでの他の研究を総合して考えた場合、本種はこれまでいわれていたように微小な甲殻類を主な餌とするだけではなく、他のカモ類と同様に多様な餌生物を利用できる性質も備えており、その意味ではカモ類の中で特に広い食性を持ち、生息地として利用できる水界生態系の自由度を拡大することに成功した種類であるといえることができる。

引用文献

- 我孫子野鳥を守る会. 1972-1992. ほーほーどり(1)-(104).
- 我孫子野鳥を守る会. 1994. 手賀沼の鳥-20年の観察記録-. 我孫子野鳥を守る会, 我孫子.
- Alisauskas, R. T. and Hobson, K. A. 1993. Determination of lesser snow goose diets and winter distribution using stable isotope analysis. *J. Wildl. Mgmt.* 57:49-54.
- Allan, D. J. 1976. Life history patterns in zooplankton. *Am. Nat.* 110:165-180.
- Allouche, L. and Tamisier, A. 1984. Feeding convergence of gadwall, coot and the other herbivorous waterfowl species wintering in the Camargue: a preliminary approach. *Wildfowl* 35:135-142.
- Anderson, B. W. and Ohmart, R. D. 1988. Structure of the winter duck community on the lower Colorado river: patterns and processes. In Weller, M. W. (ed.) *Waterfowl in winter*, pp191-236. Univ. of Minnesota Press, Minneapolis.
- 浅間茂. 1989. 手賀沼の生態学. 嵩書房, 流山.
- 浅間茂・山城隆. 1987. ガンカモ類とCOD値との関係. *Strix* 6:96-102
- Bartonek, J. C. 1968. Summer foods and feeding habits of diving ducks in Manitoba. Ph. D. Thesis. Univ. Wisconsin, Madison.
- Bartonek, J. C. and Hickey, J. J. 1969. Food habits of canvasbacks, redheads, and lesser scaup in Manitoba. *Condor* 71:280-290.
- Bellrose, F. C. 1976. Ducks, geese and swans of North America. Stackpole Books, Harrisburg.
- Bogdan, K. G. and Gilbert, J. J. 1982. Seasonal patterns of feeding by natural populations *Keratella*, *Polyarthra*, and *Bosmina*: Clearance rates, selectivities, and contributions to community grazing. *Limnol. Oceanogr.* 27:918-934.
- Brooks, J. D. and Dodson, S. I. 1965. Predation, body size and competition of plankton. *Science* 150:28-35.
- 千葉県水質保全研究所. 1981. 手賀沼の汚濁と生態系. 千葉県水質保全研究所研究資料29. 千葉.
- 千葉県水道局. 1985-1993. 水質年報. vol. 9-17.
- Cifuentes, L. A., Sharp, J. H. and Fogel, M. L. 1988. Stable carbon and nitrogen biogeochemistry in the Delaware estuary. *Limnol. Oceanogr.* 35:1102-1115.
- Collias, N. E. and Collias, E. C. 1963. Selective feeding by wild duckling of different species. *Wilson Bull.* 75:6-14.
- Comita, G. W. and Schindler, D. W. 1963. Calorific values of microcrustacea. *Science*

- 140:1394-1396.
- Cowell, B. C. 1970. The influence of plankton discharge from an upstream reservoir on standing crops in a Missouri River reservoir. *Limnol. Oceanogr.* 15:427-441.
- Cramp, S. and others (eds) 1986. Handbook of the birds of Europe the middle east and North Africa. vol. 1, Ostrich to ducks. Oxford University Press, New York.
- Crome, F. H. J. 1985. An experimental investigation of filter-feeding on zooplankton by some specialized waterfowl. *Aust. J. Zool.* 33:849-862.
- Demott, W. R. and Kerfoot, W. C. 1982. Competition among cladocerans: nature of the interaction between *Bosmina* and *Daphnia*. *Ecology* 63:1949-1966.
- DeNiro, M. J. and Epstein, S. 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochim. Cosmochim. Acta* 42:492-506.
- DeNiro, M. J. and Epstein, S. 1981. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochim. Cosmochim. Acta* 45:341-351.
- Dillon, O. W. Jr. 1957. Food habits of wild ducks in the ice-marsh transition area of Louisiana. *Proc. Annual Conf. Southeastern Assoc. Game and Fish Commissioners Meeting, Mobile, Alabama.* 11:114-119.
- DuBowy, P. J. 1985. Feeding ecology and behavior of post breeding male Blue-winged Teal and Northern shovelers. *Can. J. Zool.* 63:1292-1297.
- DuBowy, P. J. 1988. Waterfowl communities and seasonal environments: Temporal variation in interspecific competition. *Ecology* 69:1439-1453.
- Dumont, H. J., I. Van de Velde, and Dumont, S. 1975. The dry weight estimate of biomass in a selection of Cladocera, Copepoda and Rotifera from the plankton periphyton and benthos of continental waters. *Oecologia* 19:75-97.
- Estep, M. L. and Vigg, S. 1985. Stable carbon and nitrogen isotope tracers of trophic dynamics in natural populations and fisheries of the Lahontan lake system, Nevada. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42:1712-1719.
- Euliss, N. H. Jr. and Harris, S. W. 1987. Feeding ecology of Northern Pintails and Green-winged Teal wintering in California. *J. Wildl. Mgmt.* 51:724-732.
- Euliss, N. H. Jr., Jarvis, R. L. and Gilmer, D. S. 1991. Feeding ecology of waterfowl wintering on evaporation ponds in California. *Condor* 93:582-590.
- Fry, B., Anderson, R. K., Entzeroth, L., Bird, J. L. and Parker, P. L. 1984. ^{13}C enrichment and oceanic food web structure in the northwestern Gulf of Mexico. *Contrib. Mar. Sci.* 27:13-47.
- Gardarsson, A. 1979. Waterfowl populations of Lake Mývatn and recent changes in numbers and food habits. *Oikos* 32:250-270.
- George, D. G. 1976. Life cycle and population of *Cyclops vicinus* in a shallow eutrophic reservoir. *Oikos* 27:101-110.
- Goldman, D. C. and Fisher, H. I. 1962. Functional anatomy of the feeding apparatus in waterfowl (Aves:Anatidae). South Illinois University Press, Calbondale.
- 羽田健三. 1952. 湖沼の生産量を指標する雁鴨科鳥類の棲み分けについて (豫報). *陸水学雑誌* 16:96-105.

- 羽田健三. 1954. 内水面に棲息する雁鴨科鳥類に於ける生態・Kineto-adaptation並びにAllometryに関する研究Ⅰ. 湖沼標識を指標する群集としての棲み分けについて. 信州大学教育学部研究論集 4:139-158.
- 羽田健三. 1955. 内水面に棲息する雁鴨科鳥類に於ける生態・Kineto-adaptation並びにAllometryに関する研究Ⅱ. 雁鴨科鳥類集団の社会生態学的研究—すみわけ構造の解析を中心として—. 信州大学教育学部研究論集5:1-32.
- 羽田健三. 1962 a. 内水面に生活する雁鴨科鳥類の採食型と群集に関する研究 XⅢ. 雁鴨科鳥類の食物. 生理生態10:98-129.
- 羽田健三. 1962 b. 内水面に生活する雁鴨科鳥類の採食型と群集に関する研究 XⅣ. 雁鴨科鳥類の群集. 信州大学教育学部紀要12:63-85.
- Haney, J. F. 1988. Diel patterns of zooplankton behavior. Bull. mar. Sci.43:583-603.
- Haney, J. F. and Hall, D. J. 1973. Sugar-coated *Daphnia*: A preservation technique for Cladocera. Limnol. Oceanogr. 18:331-333.
- Hansen, A. and Jeppesen, E. 1992. Life cycle of *Cyclops vicinus* in relation to food availability, predation, diapause and temperature. J. Plankton Res. 14:591-605.
- Hanson, M. A. and Butler, M. G. 1994. Response to food web manipulation in a shallow waterfowl lake. Hydrobiologia 279/280:457-466.
- Hargeby, A., Andersson, G. A., Blindow, I. and Johanson, S. 1994. Trophic web structure in a shallow eutrophic lake during a dominance shift from phytoplankton to submerged macrophytes. Hydrobiologia 279/280:83-90.
- 服部明彦・大津正恵・小池勲夫. 1983. 東京湾における窒素の分布・代謝と収支. 地球化学17:33-41.
- Hayes, J. M. 1982. Fractionation et al. An introduction to isotope measurements and terminology. Spectra 8:3-8.
- Heitmeyer, M. E. and Fredrickson, L. H. 1981. Do wetland conditions in the Mississippi Delta hardwoods influence mallard recruitment? Trans. North Am. Wildl. Nat. Resour. Conf. 46-57.
- 樋口広芳・村井英紀・花輪伸一・浜屋さとる. 1988. ガンカモ類における生息地の特性と生息数との関係. Strix 7:193-202.
- Hobson, K. A. 1986. Use of stable-carbon isotope analysis to estimate marine and terrestrial protein content in gull diets. Can. J. Zool. 65:1210-1213.
- Hobson, K. A. 1990. Stable isotope analysis of marbled murrelets: evidence for freshwater feeding and determination of trophic level. Condor 92:897-903.
- Hobson, K. A. 1991. Stable-isotopic determination of the trophic relationships of seabirds: preliminary investigations of alcids from coastal British Columbia. Montevecchi, W. A. and Gaston, A. J. (eds.), Studies of high-latitude seabirds. 1. Behavioral, energetic, and oceanographic-aspects of seabird feeding ecology, pp16-20. Can. Wildl. Serv. Spec. Publ., Ottawa.
- Hobson, K. A. and Montevecchi, W. A. 1991. Stable isotopic determination of the trophic relationships of Grate Auks. Oecologia 87:528-531.
- Hobson, K. A. and Sealy, S. G. 1991. Marine protein contributions to the diet of northern

- saw-whet owls on the Queen Charlotte Islands: a stable-isotope approach. *Auk* 108:437-440.
- Hobson, K. A. and Clark, R. G. 1992a. Assessing avian diets using stable isotopes I: turnover of ^{13}C in tissues. *Condor* 94:181-188.
- Hobson, K. A. and Clark, R. G. 1992b. Assessing avian diets using stable isotopes II: factors influencing diet-tissue fractionation. *Condor* 94:189-197.
- Hobson, K. A. and Welch, H. E. 1992. Determination of trophic relationships within a high Arctic marine food web using $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ analysis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 84:9-18.
- Hobson, K. A. and Clark, R. G. 1993. Turnover of ^{13}C in cellular and plasma fractions of blood: implications for nondestructive sampling in avian dietary studies. *Auk* 110:638-641.
- Hobson, K. A., Alisauskas, R. T. and Clark, R. G. 1993. Stable-nitrogen isotope enrichment in avian tissues due to fasting and nutritional stress: implications for isotopic analysis of diet. *Condor* 95:388-394.
- Hobson, K. A., Piatt, J. and Pitocchelli, J. 1994. Using stable isotopes to determine seabird trophic relationships. *J. Animal Ecol.* 63:786-798.
- 本間恵子. 1991. 手賀沼に飛来するカモ類の季節的個体数変動について. 東邦大学理学部生物学科卒業論文.
- 堀内讚位. 1929. 日本鳥類狩猟法. 三省堂, 東京.
- 保坂三継. 1990. 東京湾における *Gymnodinium nagasakiense* TAKAYAMA et ADACHI の出現. 日本プランクトン学会報37:69-75.
- 保坂三継・高山尚子・平井正風・権田基・原慶明. 1991. 東京湾におけるラフィド藻 *Chattonella* sp. (球形シャットネラ) の出現. 日本プランクトン学会報38:1-8.
- 星野七郎. 1986. 手賀沼の今昔. 嵩書房, 流山.
- 星野七郎. 1989. 手賀沼の詩—水と土と人と—. 嵩書房, 流山.
- 細見正明・須藤隆. 1992. 手賀沼における窒素およびリンの収支. 水環境学会誌15:105-112.
- Hoyo, D. J., Elliot, A. and Sargatal, J (eds.) 1992. Handbook of the birds of the world. vol. 1, Ostrich to ducks. Lynx editions, Barcelona.
- Hurlbert, S. H., Loayza, W. L. and Moreno, T. 1986. Fish-flamingo-plankton interactions in the Peruvian Andes. *Limnol. Oceanogr.* 31:457-468.
- 池田真次郎. 1956. 日本産鳥類の食性について. 鳥獣調査報告第15号, 農林省林野庁, 東京.
- 岩渕聖. 1988. 手賀沼におけるハンビロガモ *Anas clypeata* の採餌行動および食性の季節変化. 日本大学農獣医学部畜産学科卒業論文.
- Jenkin P. M. 1957. The filter-feeding and food of flamingos (POHENICOPTERI). *Phil. Trans. R. Soc. Ser. B* vol. 240:401-493.
- 柿沢良三. 1988. 手賀沼の鳥相特に水鳥の渡来生息状況 (定期センサス結果). 山階鳥類研究所 (編). 手賀沼1990年代の課題—鳥と人との共存—. pp 29-43. (財) 山階鳥類研究所, 我孫子.
- Kawabata, K. and Defaye, D. 1994. Description of planktonic copepods from Lake Kahoku-gata, Japan. *Jpn. J. Limnol.* 55:143-158.
- Kerekes, J. J. (ed.) 1994. Aquatic birds in the trophic web of lakes. Proceedings of a symposium held in Sackville, New Brunswick, Canada, in August 1991. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. (reprint from *Hydrobiologia* vols. 279/280, 1994)

- Kerfoot, W. C. (ed.) 1980. Evolution and ecology of zooplankton communities. University Press of New England, Hanover.
- 清棲幸保. 1978. 日本鳥類大図鑑Ⅱ. 講談社, 東京.
- Kooloos, J. G. M., Kraaijeveld, A. R., Langenbach, G. E. J. and Zweers, G. A. 1989. Comparative mechanics of filter feeding in *Anas platyrhynchos*, *Anas clypeata* and *Aythya fuligula* (Aves, Anseriformes). *Zoomorphology* 108:269-290.
- Korschgen, C. E., George, L. S. and Green, W. L. 1988. Feeding ecology of canvasbacks staging in pool 7 of the upper Mississippi river. Weller, M. W. (ed.) *Waterfowl in winter*, pp237-249. Univ. of Minnesota Press, Minneapolis.
- Koste, W. 1978. Rotatoria. Die Rädertiere Mitteleuropas begründet von Max Voigt. I. Textband. Gebrüder Borntraeger, Berlin. Stuttgart.
- Krapu, G. L. 1979. Nutrition of female dabbling ducks during reproduction. In Bookhout, T. A. (ed.) *Waterfowl and wetlands—an integrated review*. Proc. 1977 Symp., Madison wis., Northcent. Sect., The Wildl. Soc. pp59-70.
- Krapu, G. L. 1981. The role of nutrient reserves in a millard reproduction. *Auk* 98:29-38.
- 倉沢秀夫・山岸宏・吉川正武・為政園野. 1970. 諏訪湖の動物プランクトン変化(1970年) I. プランクトンの数と量との優占種の比較. JIBP-PF 諏訪湖生物群集の生産力に関する研究, 経過報告, 3.41-53.
- 黒田長久. 1985. 水鳥の里, 手賀沼—我孫子移転に当たって—. *山階鳥研報*. 17:3-8.
- 小峯誠. 1990. 手賀沼における水禽類の環境利用と行動様式. 東邦大学理学部生物学科卒業論文.
- Lack, D. 1974. *Evolution illustrated by waterfowl*. Haper and Row, New York.
- Lampert, W. (ed.) 1985. Food limitation and the structure of zooplankton communities. *Ergebnisse der Limnologie*, 21. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchandlung, Stuttgart.
- Lewis, W. M. Jr. 1978. Comparison of temporal and spatial variation in the zooplankton of a lake by means of variance components. *Ecology* 59:666-671.
- Maier, G. 1989. The effect of temperature on the development times of eggs, naupliar and copepodite stages of five species of cyclopoid copepods. *Hydrobiologia* 184:79-88.
- Maier, G. 1990. The effect of temperature on the development, reproduction, and longevity of two common cyclopoid copepodids—*Eucyclops serrulatus* (Fisher) and *Cyclops strenuus* (Fischer). *Hydrobiologia* 203:165-175.
- 松原健司. 1992. 手賀沼におけるハンビロガモ *Anas clypeata* の消化管内容物. *陸水学雑誌*54:373-377.
- 松原健司・小峯誠・依田光雄・本間恵子・杉森文夫. 1993. 手賀沼で越冬するカモ類の個体数変動. 我孫子市鳥の博物館調査研究報告2:35-48.
- Matsubara, T., Iwabuchi, K., Sugimori, F and Aoyama, K. 1994. The relation between the feeding activity of wintering Shovelers (*Anas clypeata*) and the horizontal distribution of zooplankton in Lake Teganuma, Japan. *Hydrobiologia* 294:253-261.
- Matsubara, T., Noya, Y., Yoda, M., Komine, M., Honma, K., Mukaiyama, N., Aoyama, K. and Sugimori, F. 1996. A comparison of lake utilization pattern between planktivorous shovelers (*Anas clypeata*) and other dabbling ducks wintering in hypertrophic Lake Teganuma, Japan.

Hydriobiologia *in press*

- May, L. 1985. The use of procaine hydrochloride in the preparation of rotifer samples for counting. Verh. Internat. Verein. Limnol. 22:2987-2990.
- McAtee, W. L. 1922. Notes on the food habits of the shoveller or spoonbill duck (*Spatula clypeata*). Auk 39:380-386.
- Mckinnon, S. L. and Mitchell, S. F. 1994. Eutrophication and black swan (*Cygnus atraus* Lathan) population: tests of two simple relationships. Hydrobiologia 279/280:163-170.
- Miller, M. R. 1987. Fall and winter foods of Northern Pintails in the Sacramento valley, California. J. Wildl. Mgmt. 51:405-414.
- Minagawa, M. and Wada, E. 1984. Stepwise enrichment of ^{15}N along foodchains: Further evidence and the relation between ^{15}N and animal age. Geochim. Cosmochim. Acta 48:1135-1140.
- Minagawa, M., Winter, D. A. and Kapran, I. R. 1984. Comparison of Kjeldhal and combustion methods for measurements of nitrogen isotope ratios in organic matter. Analytical Chemistry. 56:1859-1861.
- Minagawa, M., Karasawa, K. and Kabaya, Y. 1986. Carbon and nitrogen isotope abundance in human feeding ecosystem. Chikyu-Kagaku (Geochemistry) 20:79.
- 南浩史. 1995. 炭素、窒素安定同位体比を利用した北太平洋におけるミズナギドリ科海鳥類4種の生物地球化学および生態学的研究. 北海道大学水産学部学位論文.
- Minami, H., Minagawa, M. and Ogi, H. Changes in stable carbon and nitrogen isotope ratios in sooty (*Puffins griseus*) and short-tailed (*P. tenuirostris*) shearwaters during their northward migration. Condor 94:181-188.
- Mitchell, S. F., Hamilton, D. P., MacGibbon, W. S., Bhashkaran, P. K. and Reynolds, R. N. 1988. Interrelations between phytoplankton, submerged macrophytes, Black swans (*Cygnus atratus*) and zooplankton in a shallow New Zealand lake. Int. Revue ges. Hydrobiol. 73:145-170.
- Miyake, Y. and Wada, E. 1971. The isotope effect on nitrogen in biochemical oxidation-reduction reactions. Res. Oceanogr. Works Jpn. 11:1-6.
- Mizutani, H., Fukuda, M., Kabaya, Y. and Wada, E. 1990. Carbon isotope ratio of feathers reveals feeding behavior of cormorants. Auk 107:400-403.
- Mizutani, H., Kabaya, Y. and Wada, E. 1991. Nitrogen and carbon isotope compositions relate linearly in cormorant tissues and its diet. Isotopenpraxis 27:166-168.
- Mizutani, H., Fukuda, M. and Kabaya, Y. 1992. ^{13}C and ^{15}N enrichment factors of feathers of 11 species of adult birds. Ecology 73:1391-1395.
- Moyle, J. B. 1961. Aquatic invertebrates as related to larger water plants and waterfowl. Minnesota Dept. Consev. Invest. Rept. No. 233.
- 向山宣秀. 1990. 手賀沼における橈脚類Copepodaの同定と消長に関する研究. 東邦大学理学部生物学科卒業論文.
- 中村博. 1991. 手賀沼における動物プランクトンの水平分布について. 東邦大学理学部生物学科卒業論文.
- 名越誠・川那部浩哉・水野信彦・宮地伝三郎・森主一・杉山幸丸・牧岩男・斉藤洋子. 1962. 川の魚

- の生活. Ⅲ. オイカワの生活史を中心にして. 京都大学理学部動物学教室・大津臨湖実験所・瀬戸臨海実験所 生理・生態学研究業績. 82:1-19.
- 日本野鳥の会研究センター. 1989. 第8回日本野鳥の会ガン・カモ・ハクチョウ類全国一斉調査(1989年)結果報告. 主に記録種・個体数と種別主要記録地の全国分布について. Strix 8:299-346.
- Nomura, H., Ishimaru, T. and Murano, T. 1993. Dense swarms of Calanoid copepods in Tokyo Bay, Japan. Bull. Plankton Soc. Jap. 39:147-149.
- 野谷靖浩. 1989. 手賀沼におけるハンビロガモ *Anas clypeata* の環境選択と採餌行動. 日本大学農獣医学部畜産学科卒業論文.
- Nudds, T. D. and Bowlby, J. N. 1984. Predator prey-size relationship in North American dabbling ducks. Can. J. Zool. 62:2002-2008.
- Odum, E. P. 1960. Premigratory hyperphagia in birds. Am. J. Clin. Nutr. 8:621-629.
- OECD 1982. Eutrophication of Waters, Monitoring, assesment and control. OECD, Paris.
- 小川浩史・小倉紀雄. 1990. 東京湾における水質変動(1980-1988年). 地球化学24:43-54.
- 岡奈理子. 1988. 沼および流域の開発が手賀沼の水禽類に与えた影響. 山階鳥類研究所(編). 手賀沼1990年代の課題—鳥と人との共存—, pp 71-98. (財)山階鳥類研究所, 我孫子.
- Palmer, R. A. (editor). 1976. Handbook of North American birds, Vol. 2. Waterfowl. Part I. Yale University Press, New Haven.
- Paulus, S. L. 1982. Feeding ecology of Gadwalls in Louisiana in winter. J. Wildl. Mgmt. 46:71-79.
- Paulus, S. L. 1984. Activity budgets of nonbreeding gadwalls in Louisiana. J. Wildl. Mgmt. 48:371-380.
- Pennock, J. R. 1987. Temporal and spatial variability in phytoplankton ammonium and nitrate uptake in the Delaware estuary. Estuarine Coastal Shelf Sci. 24:841-857.
- Perret, N. G. 1962. The spring and summer foods of the common mallard (*Anas platyrhynchos* L.) in south central Manitoba. M. S. Thesis. Univ. British Columbia, Vancouver.
- Phillips, J. C. (ed.) 1986. A natural history of the ducks. vol. 3. Dover Publications Inc., New York, (republication of the work originally published by the Houghton Mifflin Company in 1925).
- Rau, G. H, Mearns, A. J., Young, D. R., Olson, R. J., Schafer, H. A. and Kaplan, I. R. 1983. Animal 13C/12C correlates with trophic level in pelagic food webs. Ecology. 64:1314-1318.
- 斉藤源三郎. 1931. 千葉県共同狩猟地の概要(一), 三 手賀沼共同狩猟地. 鳥7:87-89.
- 斉藤安行・平岡考・百瀬邦和・鶴見みや古・大山紀子. 1992a. 手賀沼とその周辺の鳥類センサス結果報告Ⅰ—ヨシ原・水田・畑地・斜面林(1988-1991)—. 我孫子市鳥の博物館調査研究報告1:43-59.
- 斉藤安行・平岡考・百瀬邦和・鶴見みや古・大山紀子. 1992b. 手賀沼とその周辺の鳥類センサス結果報告Ⅱ—水面(1988-1991)—. 我孫子市鳥の博物館調査研究報告1:61-73.
- Sanderson, S. L. and Wassersug, R. 1990. Suspension-feeding vertebrates. Scientific American March:68-73.
- Sjöberg, K. and K. Danell 1982. Feeding activity of ducks in relation to diel emergence of

- chironomids. Can. J. Zool. 60:1383-1387.
- Snedecor, G. W. and Cochran, W. G. 1989. Statistical Method, 8th edition. Iowa University press, Iowa.
- スネデガー, G. W. ・コ克蘭, W. G. 1990. 統計的方法 (原書第6版). 岩波書店, 東京.
- Sokal, R. R. and Rohlf, F. J. 1981. Biometry, 2nd edition. Freeman, New York.
- 杉森文夫. 1992. 過栄養湖におけるハシビロガモの摂食生態—手賀沼をモデルとして—. 平成3年度科学研究費補助金 一般研究C 研究成果報告書.
- 杉森文夫・松原健司・岩淵聖. 1988. 手賀沼におけるハシビロガモ *Anas clypeata* の採餌行動と陸学的環境との関係. 山階鳥類研究所 (編). 手賀沼1990年代の課題—鳥と人との共存—. pp49-68. (財) 山階鳥類研究所, 我孫子.
- 杉森文夫, 松原健司, 岩淵聖. 1989. 手賀沼に飛来するカモ類の環境利用と水質汚濁の関係. 山階鳥研報. 21:234-244.
- Suter, W. 1994. Overwintering waterfowl on Swiss lakes: how are abundance and species richness influenced by trophic status and lake morphology? Hydrobiologia 279/280:1-14.
- Suter, W. and Schifferli, L. 1988. Überwinternde Wasserfögel in der Schweiz und ihren Grengebieten: Bestandsentwicklungen 1967-1987 im internationalen Vergleich. Ornithol. Beob. 85:261-298.
- Swanson, G. A. and Bartonek, J. C. 1970. Bias associated with food analysis in gizzards of blue-winged teal. J. Wildl. Mgmt. 34:739-746.
- Swanson, G. A. and Sargeant, A. B. 1972. Observation on night-time feeding behavior of ducks. J. Wildl. Mgmt. 36:959-961.
- 高橋隆. 1987. 手賀沼の水質と生物—手賀沼水域の水質について—. 東邦大学理学部特別問題研究報告.
- 高橋和志. 1993. 植物プランクトンの生理生態と炭素同位体比. 遺伝47:21-26.
- Takahashi, K., Yoshioka, T., Wada, E. and Sakamoto, M. 1990. Temporal variations in carbon isotope ratio of phytoplankton in an eutrophic lake. J. Plankton Res. 12:799-808.
- Takahashi, K., Wada, E. and Sakamoto, M. 1991. Relationship between carbon isotope discrimination and the specific growth rate of green alga *Chlamidomonas reinhardtii*. Jpn. J. Limnol. 52:105-112.
- Takahashi, K., Wada, E. and Sakamoto, M. 1992. Carbon isotope ratio and photosynthetic activity of phytoplankton in the eutrophic Mikawa Bay, Japan. Ecol. Res. 7:355-361.
- 高村健二・菅谷芳雄・高村典子・花里孝幸・岩熊敏夫・安野正之. 1986. 手賀沼の水生生物現存量と一次生産量. 国立公害研究所報告96:45-57.
- Takamura, K. Y., Takamura, N., Yasuno, M. and Iwakuma, T. 1989. Primary production of phytoplankton and standing crops of zooplankton and zoobenthos in hypertrophic Lake Teganuma. Hydrobiologia 173:173-184.
- Tamieser, A. 1976. Diurnal activities of Green-winged Teal and Pintail wintering in Louisiana. Wildfowl 27:19-32.
- 田中正明. 1992. 日本湖沼誌. 名古屋大学出版会, 名古屋.
- Tietje, W. D. and Teer, J. G. 1988. Winter body condition of northern shovelers on freshwater

- and saline habitats. Weller, M. ed. Waterfowl in winter, pp 353-376. Univ. of Minnesota Press, Minneapolis.
- Toth, L. G. and Zankai, N. P. 1985. Feeding of *Cyclops vicinus* (Uljanin) (Copepoda:Cyclopoida) in Lake Balaton on the basis of gut content analysis. *Hydrobiologia* 122:251-260.
- UNESCO 1966. Determination of photosynthetic pigments in seawater. Report of SCOR/UNESCO Working Group 17, which met from 4 to 6 June 1964. Monographs on Oceanographic Methodology, 1, UNESCO, Paris.
- 上田真吾・小倉紀雄. 1989. 手賀沼における底泥の脱窒活性と沼の浄化に果たす役割. *陸水学雑誌* 50:15-24.
- Ulm, G. M. 1989. Variable life cycles in the freshwater copepod *Cyclops vicinus* (ULJANIN 1875) : Support for the predator avoidance hypothesis? *Arch. Hydrobiol.* 115:203-219.
- Urabe, J. 1989. Relative importance of temporal and spatial heterogeneity in the zooplankton community of an artificial reservoir. *Hydrobiologia* 184:1-6.
- Urabe, J. 1990. Stable horizontal variation in the zooplankton community structure of a reservoir maintained by predation and competition. *Limnol. Oceanogr.* 35:1703-1717.
- Vareschi, E. 1978. The ecology of Lake Nakuru (Kenya). I. Abundance and feeding of the lesser flamingo. *Oecologia* 32:11-35.
- Vareschi, E. and Jacobs, J. 1985. The ecology of Lake Nakuru. VI. Synopsis of production and energy flow. *Oecologia* 65:412-424.
- 和田英太郎. 1981. 窒素同位体比よりみた東部熱帯太平洋における窒素代謝の特性. *海洋科学*13:522-529.
- 和田英太郎. 1986. 生物関連分野における同位体効果—生物界における安定同位体分布の変動—. *RADIOISOTOPES* 35:136-146.
- 和田英太郎. 1988. 黒潮海域における窒素の動態. *水産海洋研究会報*52:133-137.
- 和田英太郎. 1993. 安定同位体は何を語るか. *遺伝*47:10-14.
- 和田英太郎・中村孝一. 1980. 土壌中の窒素・炭素同位体組成—有機物の続成過程に関連して—. *地球化学*14:7-15.
- Wada, E., Terazaki, M., Kabaya, Y. and Nemoto, T. 1987a. ^{15}N and ^{13}C abundances in the Antarctic Ocean with emphasis on the biogeochemical structure of the food web. *Deep-Sea Res.* 34:829-841.
- Wada, E., Minagawa, M., Mizutani, H., Tsuji, T., Imaizumi, R. and Karasawa, K. 1987b. Biogeochemical studies on the transport of organic matter along the Otsuchi River watershed, Japan. *Estuarine Coastal Shelf Sci.* 25: 321-336.
- Wada, E., Kabaya, Y., Tsuru, K. and Ishiwatari, R. 1990. ^{13}C and ^{15}N abundance of sedimentary organic matter in estuarine areas of Tokyo Bay, Japan. *Mass spectroscopy* 38:307-308.
- Wada, E. and Hattori, A. 1991. Nitrogen in the sea: Forms, Abundances and Rate Process. CRC press. Florida.
- Wada, E., Mizutani, H. and Minagawa, M. 1991. The use of stable isotopes for food web analysis. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition* 30:361-371.
- 和田英太郎・蒲谷祐子・三浦泰蔵. 1992. 養魚池における炭素・窒素同位体比の変動. *岩田勝哉*

- (編). 中国総合養魚に関する生態・生理学的研究. 海外学術研究 (03044075), pp58-65.
- 和田英太郎・杉本敦子・松原健司・山田佳裕・陀安一郎・宮島利宏・吉岡崇仁. 1993. 炭素・窒素同位体比測定システムの確立. 13C・15Nトレーサーの高精度・迅速・微量分析システムの確立. 和田英太郎編. 平成5年度試験研究(B)-成果報告書.
- 和田英太郎・半場祐子. 1994. 生元素安定同位体自然存在比 その研究の現状と展望. 生化学66:15-28.
- 和田英太郎・山田佳裕. 1994. 沈黙の同位体で探る湖の生態系. 化学49:719-723.
- 依田光雄. 1990. 手賀沼におけるハシビロガモ *Anas clypeata* の摂食生態. 東邦大学理学部生物学科卒業論文.
- Yoshii, K. 1995. Stable isotope analyses of ecosystems in Lake Baikal with emphasis on pelagic food webs. M. S. Thesis. Kyoto Univ, Kyoto.
- Yoshioka, T., Wada, E. and Saijo, Y. 1988. Analysis of lacustrine food web with natural carbon and nitrogen isotope ratios. Verh. Internat. Verin. Limnol. 23:579-578.
- Yoshioka, T., Hayashi, H. and Wada, E. 1989. Seasonal variations of carbon and nitrogen isotope ratios of plankton and sinking particles in Lake Kizaki. Jap. J. Limnol. 50:313-320.
- Yoshioka, T., Wada, E. and Hayashi, H. 1994. A stable isotope study on seasonal food web dynamics in a eutrophic lake. Ecology 75:835-846.

資 料

ここではまず第2・3章に付随する水質関係のデータについて示し、それに続いて第4章に関連する安定同位体についての議論を紹介する。

第2・3章に付随する水質関連資料

第2章の中で動物プランクトンの現存量を計算するもとなった各月、各地点における動物プランクトンの種構成を付表1に示す。同じく付表2には各調査時に測定された水質データを示した。この中の栄養塩のデータは高橋(1987)をもとにしている。第3章ではカモ類の沼の利用状況を比較検討することを主な目的としたので水質関連のデータは示していない。ここでは付表3として各調査時の各地点における水質データを示してある。1989年から1990年にかけての調査時と1990年から1991年にかけての調査時を比較すると、前者の方が水温の上昇が約2週間早く起きていることがわかる。この水温上昇の違いはおそらく、1989年から1990年にかけての越冬シーズン中の植物プランクトンの増殖を早め、動物プランクトンにとっての餌環境を向上させたと考えられる。その違いが2シーズン間でのケンジシコ類の密度にも影響した可能性は高い。越冬期間中複数の湖沼で同時にこのようなデータを収集し水禽類の飛来状況と比較することができれば、ハシビロガモに限らず越冬期間中の水禽類の生態を解明するうえで重要な知見が得られると期待できる。

付表1. 1986-1987年の調査時の各地点における動物プランクトンの種構成(その1)

Stn.1	861029	861120	861219	870111	870213	870309
<i>Brachionus rubens</i>					1.1	0.7
<i>B. leydigi</i>					3.9	1.4
<i>B. calyciflorus</i>	2.0	0.3		0.6		
<i>B. angularis</i>	27.7			1.1	0.6	7.7
<i>Brachionus</i> sp.						
<i>Keratera cochlearis</i>						
<i>K. valga</i>	0.3					
<i>Anuraeopsis fissa</i>						
<i>Lepadella</i> sp.						
<i>Lecane</i> sp.		0.6			1.7	
<i>Trichocerca</i> sp.	4.1					
<i>Asplanchna priodonta</i>		0.3				
<i>Synchaeta</i> sp.						
<i>Polyarthra</i> spp.		0.5				
<i>Filinia longiseta</i>	0.8	1.1	1.7	16.7	12.2	18.9
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>						
<i>Moina micrula</i>						
<i>Bosmina longirostris</i>						
<i>B. fatalis</i>						
<i>Chydorus</i> sp.			0.6			
<i>Alona</i> sp.						
Cyclopoid copepodid	0.3	0.3				
Nauplii	2.5	0.8		2.8	0.6	
Stn.2	861029	861120	861219	870111	870213	870309
<i>Brachionus rubens</i>					336.7	6.1
<i>B. leydigi</i>				0.6	105.6	42.8
<i>B. calyciflorus</i>	8.3	0.5			68.9	22.8
<i>B. angularis</i>	6.7	1.7			90.0	2.2
<i>Brachionus</i> sp.	2.8					
<i>Keratera cochlearis</i>	1.4	0.3				
<i>K. valga</i>	6.6	0.5				
<i>Anuraeopsis fissa</i>	2.5					
<i>Lepadella</i> sp.	2.8					
<i>Lecane</i> sp.	1.7	0.6	8.4			
<i>Trichocerca</i> sp.	3.6	0.6				
<i>Asplanchna priodonta</i>						
<i>Synchaeta</i> sp.						
<i>Polyarthra</i> spp.	6.4	4.1				
<i>Filinia longiseta</i>	14.2	0.8	17.9	5.0	1605.7	41.7
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>		0.3				
<i>Moina micrula</i>	1.7					
<i>Bosmina longirostris</i>						
<i>B. fatalis</i>						
<i>Chydorus</i> sp.						
<i>Alona</i> sp.						
Cyclopoid copepodid	1.1	0.3		0.6	1.1	
Nauplii			1.1	1.1	5.6	2.2

付表1. 1986-1987年の調査時の各地点における動物プランクトンの種構成(その2)

Stn.3	861029	861120	861219	870111	870213	870309
<i>Brachionus rubens</i>			26.7	73.9	1171.1	256.7
<i>B. leydigi</i>			2.2	2.2	2166.7	2543.3
<i>B. calyciflorus</i>	1135.7	320.0	9.4	11.7	224.5	1875.5
<i>B. angularis</i>	250.7	95.0	3.3	27.2	759.9	77.8
<i>Brachionus</i> sp.						
<i>Keratera cochlearis</i>	0.6					
<i>K. valga</i>	4.4	1.1				
<i>Anuraeopsis fissa</i>			0.6			
<i>Lepadella</i> sp.						
<i>Lecane</i> sp.		1.1	5.0			
<i>Trichocerca</i> sp.	0.6	28.7				
<i>Asplanchna priodonta</i>	16.1	17.0	1.1			
<i>Synchaeta</i> sp.						
<i>Polyarthra</i> spp.	531.7	117.3				
<i>Filinia longisetata</i>	384.3	90.3	271.7	482.0	5644.4	406.7
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	1.1					
<i>Moina micrula</i>						
<i>Bosmina longirostris</i>			0.6			
<i>B. fatalis</i>						
<i>Chydorus</i> sp.	1.7					
<i>Alona</i> sp.			1.1			7.8
<i>Moina micrula</i>	4.4					
Cyclopoid copepodid	3.3	0.6	1.1	1.7	25.5	2.2
Nauplii		3.9	2.2	1.1	15.6	5.6

Stn.4	861029	861120	861219	870111	870213	870309
<i>Brachionus rubens</i>			36.1	144.4	927.8	353.3
<i>B. leydigi</i>			0.6	1.7	2151.1	5133.3
<i>B. calyciflorus</i>	611.3	207.3	12.2	8.3	161.1	3780.0
<i>B. angularis</i>	296.0	169.7	10.5	9.4	282.2	1057.8
<i>Brachionus</i> sp.						
<i>Keratera cochlearis</i>	0.6					
<i>K. valga</i>	7.2	2.2				
<i>Anuraeopsis fissa</i>						
<i>Lepadella</i> sp.	0.6					
<i>Lecane</i> sp.						
<i>Trichocerca</i> sp.		69.7				
<i>Asplanchna priodonta</i>	12.8	37.7	5.0	0.6		
<i>Synchaeta</i> sp.						
<i>Polyarthra</i> spp.	233.2	147.3	0.6			
<i>Filinia longisetata</i>	231.0	99.3	419.4	325.0	3567.8	5377.8
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>						
<i>Moina micrula</i>	0.6					
<i>Bosmina longirostris</i>						
<i>B. fatalis</i>						
<i>Chydorus</i> sp.						
<i>Alona</i> sp.			0.6	1.1		
Cyclopoid copepodid	1.7	1.7		0.6	2.2	6.7
Nauplii	1.7	6.1	1.1		10.0	40.0

付表1. 1986-1987年の調査時の各地点における動物プランクトンの種構成 (その3)

Stn.5	861029	861120	861219	870111	870213	870309
Brachionus rubens		1.0	50.0	198.3	1586.7	188.9
B. leydigi			1.1	6.7	5588.9	3482.2
B. calyciflorus		446.0	12.8	14.5	148.9	1633.3
B. angularis		212.0	23.9	25.5	435.7	962.2
Brachionus sp.						
Keratera cochlearis		1.1				
K. valga		2.2				
Anuraeopsis fissa						
Lepadella sp.						
Lecane sp.		2.2	0.6			
Trichocerca sp.		86.0	0.6			
Asplanchna priodonta		47.7	5.0			
Synchaeta sp.						
Polyarthra spp.		390.7	1.7			
Filinia longisetata		265.0	918.4	778.9	3864.5	1270.0
Diaphanosoma brachyurum		3.9				
Moina micrula						
Bosmina longirostris						
B. fatalis						
Chydorus sp.						
Alona sp.						
Cyclopoid copepodid		0.6	1.1	0.6	26.7	5.6
Nauplii		9.3	16.1	5.6	33.3	41.1

Stn.6	861029	861120	861219	870111	870213	870309
Brachionus rubens			19.6	120.0	531.1	75.5
B. leydigi			10.6	14.4	6026.7	1020.0
B. calyciflorus		565.3	28.3	35.5	160.0	5771.1
B. angularis		176.7	81.1	233.3	646.7	673.3
Brachionus sp.						
Keratera cochlearis		0.6				
K. valga		2.8				
Anuraeopsis fissa						
Lepadella sp.						
Lecane sp.			0.6			
Trichocerca sp.		18.0				
Asplanchna priodonta		74.7	9.4			
Synchaeta sp.						
Polyarthra spp.		210.7	0.6			
Filinia longisetata		250.3	5676.7	3317.8	6424.5	4208.9
Diaphanosoma brachyurum						
Moina micrula						
Bosmina longirostris						
B. fatalis						
Chydorus sp.						
Alona sp.						
Cyclopoid copepodid		20.3	48.3	8.9	73.2	42.2
Nauplii		60.3	298.9	145.6	84.4	348.9

付表1. 1986-1987年の調査時の各地点における動物プランクトンの種構成 (その4)

Stn.7	861029	861120	861219	870111	870213	870309
Brachionus rubens			11.6	90.6	866.7	72.2
B. leydigi				30.7	6593.4	375.5
B. calyciflorus	487.7	62.7	25.6	36.7	293.3	1833.3
B. angularis	304.0	62.7	11.1	25.5	702.2	482.2
Brachionus sp.	10.0					
Keratera cochlearis	9.4	1.7	0.6			
K. valga	44.4	1.7				
Anuraeopsis fissa	0.6					
Lepadella sp.	0.6					
Lecane sp.	0.6		0.6			
Trichocerca sp.		4.4				
Asplanchna priodonta	88.4	10.5	6.7	0.6		
Synchaeta sp.			3.4			
Polyarthra spp.	968.3	110.3	0.6			
Filinia longiseta	1222.3	93.3	308.8	780.5	6808.9	764.5
Diaphanosoma brachyurum	3.9					
Moina micrula	0.6					
Bosmina longirostris		0.6				
B. fatalis		0.6				
Chydorus sp.						
Alona sp.				1.1		
Cyclopoid copepodid	20.9	8.8	5.5	1.1	84.5	18.9
Nauplii	85.8	10.1	11.1	10.0	68.9	72.2

第4章に関連する同位体の議論

ここでは安定同位体比の分別効果について基本的な解説を行い、その後第4章の議論で省略した手賀沼と東京湾の窒素循環の違いとそれが窒素安定同位体比におよぼす影響についての検討結果を示す。便宜上ここで示す文献は全て前述の引用文献中に含めて示してある。

第4章の冒頭で述べたように、生物体を構成する主要元素（水素・炭素・窒素・酸素など）の安定同位体は、外郭電子の数とその配列が同じために化学的に極めて似た性質を示す。しかし、原子核内にある中性子の数に差があるため質量数が異なり、各同位体分子は厳密な統計熱力学的性質の差を示し、物理化学的、生化学的過程において同位体効果 (isotope effect) を生ずることになる。それによって生じる同位体比の変動は同位体分別 (fractionation) といわれる (Hayes 1982)。化学の分野では同位体分別は反応速度定数の比で表される。重い同位体分子の反応速度定数を k' とすると、反応に際して基質が十分に存在し、その一部が生成物となる初期反応下では、

$$\text{同位体効果}(\alpha) = k/k' = R_{\text{(反応物)}} / R_{\text{(生成物)}}$$

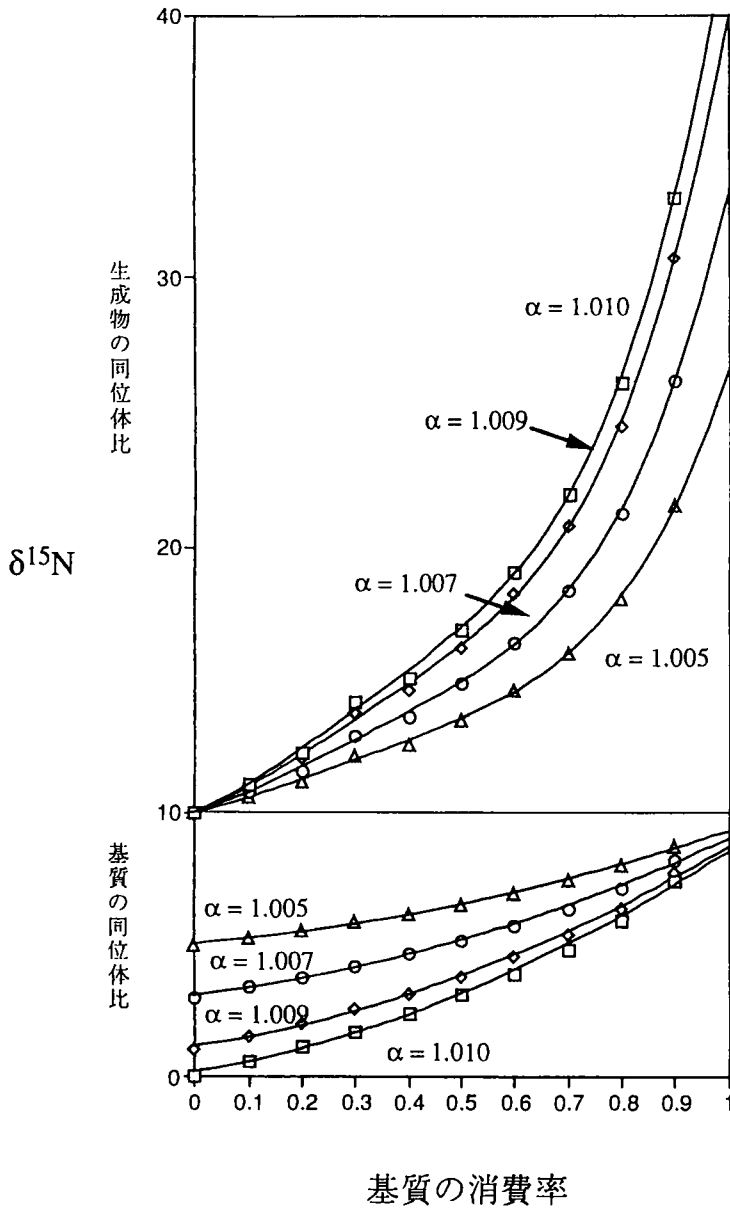
と表すことができる。ここでは炭素と窒素を問題としているので、 $R = {}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}$ または $R = {}^{15}\text{N}/{}^{14}\text{N}$ となる。

閉鎖系において基質の量が時間とともに減少していく場合には、生成物の同位体比は初期の反応物の量に対する生成物のフラクション (f) および α の関数となることが知られ

ている (和田1986, Wada and Hattori 1991)。反応が零次、または1次で進む場合、

$$a = \ln(1-f) / \ln(1-rf)$$

ここで $r = R_{(反応物)} / R_{(生成物)}$ 、と示すことができる。付図1には幾つかの α の値に対して上記の式を解くことによって得られる基質と生成物の同位体比の関係を示してある。以下では、こうした関係をもとにして手賀沼と東京湾における窒素循環の特徴を検討した結果を示す。



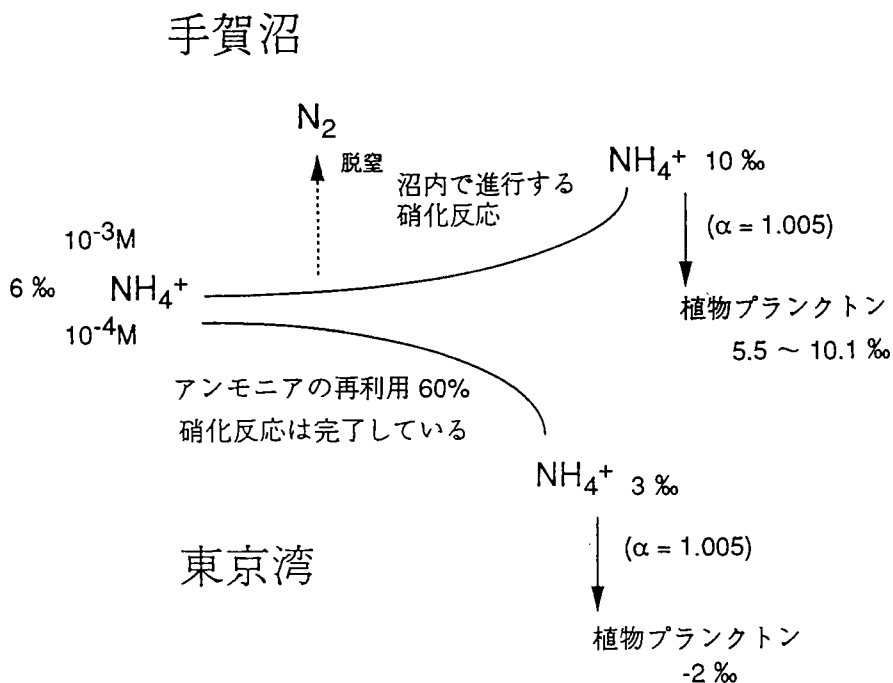
付図1. 手賀沼と東京湾に流入するアンモニア濃度と窒素同位体比に影響する諸要因の一覧.

手賀沼と東京湾はいずれも非常に富栄養化の進んだ水域であり、大量のアンモニアや硝酸が供給されている系である（服部他1983、千葉県水道局1985-1993、小川・小倉1990）。植物プランクトンはアンモニアの濃度が $2\mu\text{M}$ を越える場合には、硝酸ではなく、アンモニアを窒素源として利用することが知られている（Pennock 1987, Cifuentes *et al.* 1988）。この傾向は手賀沼で特に顕著であると考えられる。手賀沼では過去10年間の平均でみた場合、2つの主要流入河川から供給されるアンモニアの濃度は2月で 11.7mM 、3月で 10.9mM 程度である。その濃度は下沼の中央部では 2.1mM あるいは 1.6mM に減少している。これに対して硝酸態窒素（亜硝酸を含む）の濃度は沼内の全サンプリングポイントでほぼ一定で、アンモニア態窒素のような流れの方向に沿った減少傾向は認められない（千葉県水道局1985-1993：図4-3）。一方東京湾では、手賀沼ほど高濃度ではないにせよ、主要流入河川である隅田川の河口域では1月から3月にかけて $20\sim 30\mu\text{M}$ 程度のアンモニアと硝酸態窒素が供給されていることが報告されている（服部他1983）。こうした無機態窒素の供給量から見て、東京湾においても植物プランクトンの主要な窒素源はアンモニア態窒素であると考えられる。

服部他（1983）によると、東京湾における植物プランクトンの無機態窒素の取り込みの半飽和値（ K_s ）は、 $0.3\mu\text{M}$ （アンモニア）、 $0.1\mu\text{M}$ （硝酸）、 $1.2\mu\text{M}$ （尿素）となっている。またアンモニアの取り込みの K_s 値は様々な水域で調べられており、その範囲は $0.01\sim 0.5\mu\text{M}$ 程度であることが知られている（Wada and Hattori 1991）。濃度に依存した無機態窒素の取り込みは Michaelis-Menten の式で表される。したがって手賀沼と東京湾のように極めて多量の無機態窒素が供給されている水域では、植物プランクトンの成長は窒素律速になることはないと考えられる。こうした条件のもとで高い植物プランクトンの生産性が維持され、それをもとに高密度の動物プランクトンが出現するというのが手賀沼の環境である。東京湾では動物プランクトンに関する十分な情報は得られなかった。しかしこの水域においても高密度の動物プランクトンのブルームが観察されており（Nomura *et al.* 1993）、手賀沼同様に動物プランクトンのパッチが形成されやすい水域であると予想される。

このように両水域に共通の窒素循環系の特徴が示唆されるにもかかわらず、2つの水域で得られたハシビロガモの $\delta^{15}\text{N}$ 値は大きな違いを示していた。このうち東京湾で得られた $\delta^{15}\text{N}$ 値については以下のように説明することができる。

人為的影響がほとんどない日本の河川水中の硝酸の $\delta^{15}\text{N}$ 値はおおよそ $2\sim 4\%$ であることが知られている（Wada and Hattori 1991）。一方、人為的影響を強く受けた生活廃水中のそれは約 6% となることが報告されている（Minagawa *et al.* 1986, Yoshioka *et al.* 1994）。多摩川など東京湾に流入する河川の流域では下水処理場が整っており、アンモニアから硝酸が生成される硝化反応はその処理の行程で効率よく進んでいると予想される。そのため、硝化反応に伴う同位体分別効果が湾内に流入するアンモニアの $\delta^{15}\text{N}$ 値に及ぼす影響は小さいものと考えられる。したがって植物プランクトンに取り込まれるアンモニアの $\delta^{15}\text{N}$ 値はおおよそ 6% であると考えられる。これに対して手賀沼では東京湾に比べてアンモニアの濃度は1オーダー高い（ 10^{-3}M ）。また集水域の下水処理能力も十分ではないために、硝化反応は沼の中で起こっていると期待できる。この場合、予想される同位体分別係数は最大で 1.020 となるので（Miyake and Wada 1971）、手賀沼で植物プランクトンに利用されるアンモニアの $\delta^{15}\text{N}$ 値は東京湾に比べて高くなるものと考えられる（付図2）。



付図2. 2月と3月の手賀沼における窒素安定同位体比の違いとそれを引き起こす諸要因.

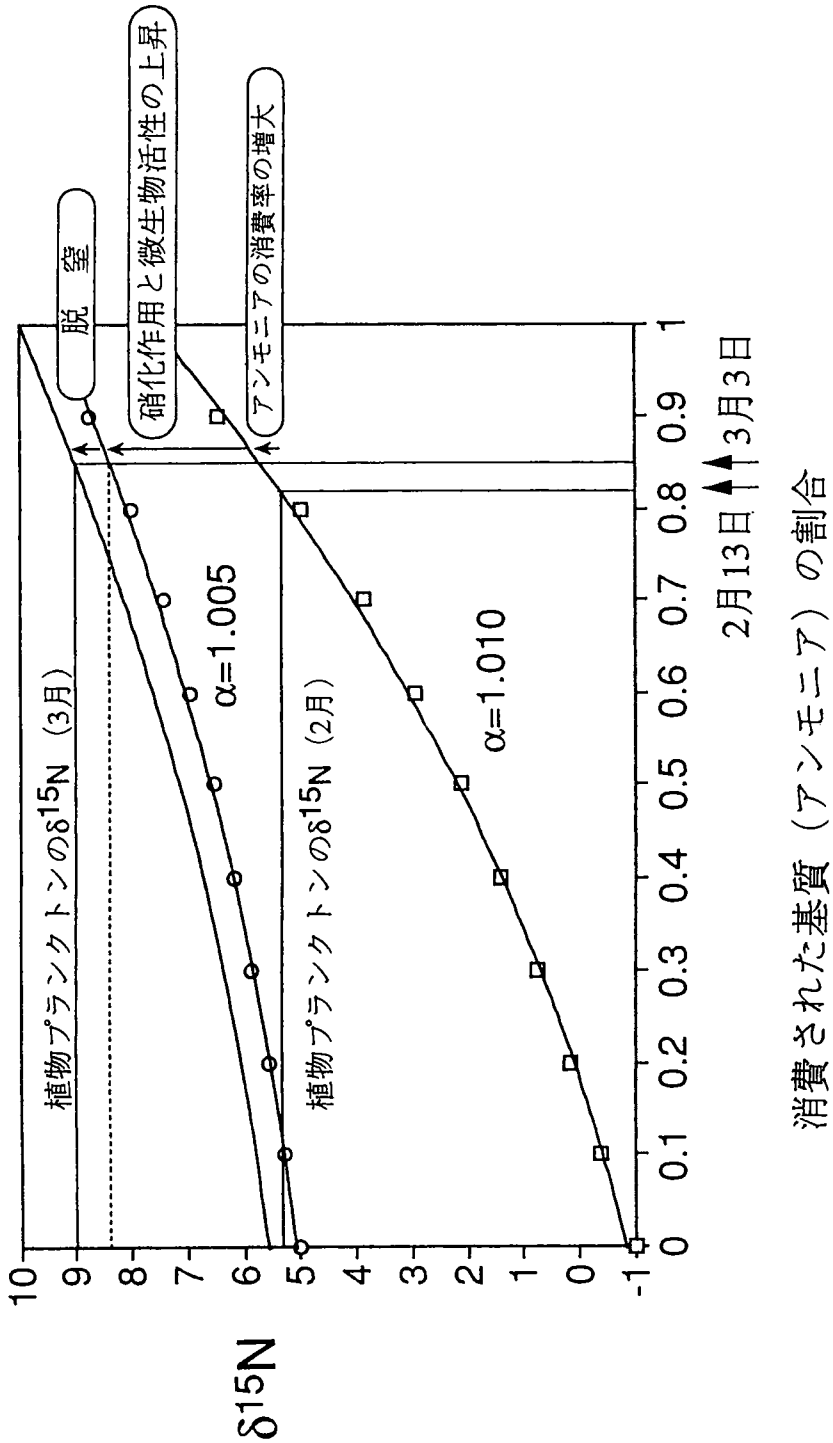
同位体の分別効果は植物プランクトンの栄養塩取り込み時にもおこることが知られている (Wada and Hattori 1991, Takahashi *et al.* 1992, 高橋 1993)。東京湾では約60%のアンモニアが植物プランクトンに再利用されている (服部他1983)。また潮汐の影響によって植物プランクトンが排出したアンモニアと底泥から供給されるアンモニアが生活廃水由来のアンモニアと混合されている状態にある。したがって、植物プランクトンは2種類のアンモニアを利用していることになる。すなわち、生活廃水由来の高い $\delta^{15}\text{N}$ 値(6%)を持つアンモニアと、植物プランクトンが排出した、または底泥から回帰した生活廃水中のそれと比較して低い $\delta^{15}\text{N}$ 値を持つアンモニアである。これまでの研究でも、隅田川河口域の有機懸濁物(POM)の $\delta^{15}\text{N}$ 値として -0.8% という非常に低い値がWada *et al.* (1990)によって報告されており(表4-3)、上記のようなアンモニアの取り込みが起きていることが示唆される。これに対して、既に述べたように食物網内における $\delta^{15}\text{N}$ 値の濃縮効果から予想されるハンビロガモの餌の $\delta^{15}\text{N}$ 値はおおよそ $0.7 \pm 1.0\%$ となる。これが動物プランクトンの $\delta^{15}\text{N}$ 値であると仮定すると植物プランクトンの $\delta^{15}\text{N}$ 値は -2% 程度になることが期待される(図4-5)。これらの値はWada *et al.* (1990)の報告したPOMの $\delta^{15}\text{N}$ 値(-0.8%)に非常に近いものであり、この推定が妥当なものであることを示唆している。本文と重複するが、このような低い $\delta^{15}\text{N}$ 値を示す生物は以下に示すようにごく限られた地域に生息するもの、あるいは特殊な窒素代謝系をもつものしかない。1) 本州の山岳地帯では窒素源は降水中の硝酸である(-6.6% : 和田・中村1980)。また植物による硝酸の取り込み時の同位体分別効果は小さいので、この地域の植物の $\delta^{15}\text{N}$ 値は硝酸のそれに近いものとなる(Wada and Hattori 1991)。2) 窒素固定を行う生物は大気中

の窒素（0%）を主な窒素源としており、窒素固定に伴う分別効果も小さいので（Wada and Hattori 1991）、その $\delta^{15}\text{N}$ 値はやはり大気のそれに近いものとなる。3）東京湾のように富栄養化の進んだ水域に見られる植物プランクトンが、前述の通り低い $\delta^{15}\text{N}$ 値を示す（Wada *et al.* 1987b, 1990, Wada and Hattori 1991）。以上の3タイプの中から冬期の東京湾に飛来するハンビロガモの採餌環境及び餌生物を考慮した場合、最後に示したものが最も妥当なものといえる。

手賀沼で得られた $\delta^{15}\text{N}$ 値の中で、 $150\mu\text{m}$ のメッシュで濾しとったサンプルの値は、前述のように植食性の動物プランクトンの $\delta^{15}\text{N}$ 値を反映していると考えられる。2月の場合このサンプルの $\delta^{15}\text{N}$ 値は8.8%なので、食物網における $\delta^{15}\text{N}$ 値の濃縮効果（Minagawa and Wada 1984, Wada *et al.* 1987a）から推定される植物プランクトンの $\delta^{15}\text{N}$ 値はおおよそ5.5%ということになる。植物プランクトンがアンモニアを取り込む際の同位体の分別係数は1.000から1.010の範囲にある（Wada and Hattori 1991）。2月の手賀沼の場合、過剰のアンモニアが供給されており、水温も低いことから、最も大きい分別係数1.010をとるのが妥当である。流入直前のアンモニア濃度と下沼中央部でのアンモニアの濃度との差が植物プランクトンによって取り込まれたと仮定すると、沼に流入したアンモニアの82%が消費されたということになる（図4-3）。これらの前提条件、1）推定された植物プランクトンの $\delta^{15}\text{N}$ 値（5.5%）、2）植物プランクトンがアンモニアを取り込む際の同位体の分別係数（1.010）、3）植物プランクトンによるアンモニアの消費率（82%）から植物プランクトンに取り込まれたアンモニアの $\delta^{15}\text{N}$ 値を計算するとおおよそ10%になる（付図3）。Estep and Vigg（1985）は、Lahontan Lake（北アメリカ、ネバダ）において植物プランクトンが取り込むアンモニアの $\delta^{15}\text{N}$ 値が9.0~17.6%の範囲の値で変動したことを報告しており、今回の推定値は特異なものではない。

2月と比較して3月のプランクトンの $\delta^{15}\text{N}$ 値は4~5%高くなっていた。これまでに述べた栄養塩の供給状態から見て、その濃度が植物プランクトンの増殖を制限する可能性はないと考えてよい。したがって増殖の制限要因は水温と光条件であると考えられる。千葉県水道局（1985-1993）の観測では、2月（6℃）から3月（10℃）にかけて水温は約4℃上昇する。日射量に関するデータは得られていないが、水温の上昇に対応する増加があるものと考えてよい。こうした環境条件の変化に伴い植物プランクトンの増殖速度が高くなるとすると、アンモニアの取り込み時の同位体分別効果は2月に比べて小さくなると考えられる。上田・小倉（1989）によれば、水温が10℃の場合、水中の窒素の4%が脱窒作用によって大気中に放出される。一般的な脱窒にともなう同位体分別係数（1.009, Wada and Hattori 1991）をもとに、この場合の水中の窒素の $\delta^{15}\text{N}$ 値の上昇分を計算すると約0.4%となる。また硝化活性もほぼ同様の効果をもって水中の窒素の $\delta^{15}\text{N}$ 値を高めていると考えられる。3月にはアンモニアの消費率は85%と2月のそれと比較して約3%高い。以上のことから植物プランクトンの同位体比を計算すると8~9%となり、動物プランクトンの $\delta^{15}\text{N}$ 値（13.4%）から推定される10.1%とほぼ近いものになる。ここまでの2月と3月の植物プランクトンの同位体比に関する議論は、付図3のように模式化することができる。こうした1ヶ月程度間の植物プランクトンの同位体比の上昇は諏訪湖でも確認されており（Yoshioka *et al.* 1994）、富栄養化の進んだ湖沼では短期間に起きる気候の変化が動植物プランクトンの同位体比に影響する可能性が高いと思われる。

以上の議論が第4章の手賀沼と東京湾でのハシビロガモとプランクトンの関係についての考察の前提となっている。



付図3.

付表2. 水質データ一覧 (1986-1987その1)

Stn.1	861029	861120	861219	870111	870213	870309
透明度 (cm)		100.0	40.0	50.0	50.0	20.0
水温 (℃)	16.1	13.8	7.7	5.9	11.2	13.6
pH	7.1	7.1	7.2	7.3	7.3	7.3
溶存酸素 (mg/l)	2.2	2.7	8.8	4.2	2.9	6.8
クロロフィルa量 (ug/l)	12.7	11.4	7.5	35.4	4.7	19.6
硝酸態窒素 (mg/l)	0.39	0.38	1.54	1.11	1.11	0.84
アンモニア態窒素 (mg/l)	1.21	1.05	1.24	0.76	0.97	1.15
全窒素(mg/l)	6.90	8.00	4.32	8.40	6.88	9.04
リン酸態窒素 (mg/l)	2.18	3.18	0.51	2.22	0.86	0.75
全リン (mg/l)	2.21	3.92	0.66	2.56	1.18	1.36
Stn.2	861029	861120	861219	870111	870213	870309
透明度 (cm)		51.0	30.0	80.0	30.0	45.0
水温 (℃)	15.7	12.9	8.0	7.2	11.0	12.0
pH	7.6	8.2	6.8	7.3	8.5	7.3
溶存酸素 (mg/l)	3.5	3.2	9.0	2.4	14.3	9.7
クロロフィルa量 (ug/l)	34.0	12.4	2.4	5.3	246.5	12.4
硝酸態窒素 (mg/l)	0.91	1.09	2.99	0.96	0.85	1.32
アンモニア態窒素 (mg/l)	1.28	1.05	1.02	0.67	1.03	0.98
全窒素(mg/l)	5.10	7.98	6.52	8.84	8.64	9.00
リン酸態窒素 (mg/l)	0.58	0.51	0.37	0.87	0.49	0.43
全リン (mg/l)	0.76	0.50	0.71	1.16	1.30	0.84
Stn.3	861029	861120	861219	870111	870213	870309
透明度 (cm)		55.0	40.0	45.0	45.0	50.0
水温 (℃)	14.7	10.4	7.4	4.8	11.2	9.2
pH	9.2	9.0	7.2	8.6	7.9	7.6
溶存酸素 (mg/l)	17.1	16.3	8.6	16.4	10.1	9.1
クロロフィルa量 (ug/l)	699.8	206.1	100.9	259.5	223.1	100.2
硝酸態窒素 (mg/l)	1.13	1.00	1.88	1.49	0.85	0.76
アンモニア態窒素 (mg/l)	1.05	1.11	1.49	1.07	0.92	1.10
全窒素(mg/l)	6.28	6.18	7.20	7.76	8.48	9.52
リン酸態窒素 (mg/l)	0.26	0.40	0.41	0.39	0.53	0.75
全リン (mg/l)	0.64	0.59	0.73	0.76	1.19	1.10
Stn.4	861029	861120	861219	870111	870213	870309
透明度 (cm)		50.0	45.0	40.0	38.0	45.0
水温 (℃)	14.4	10.1	7.3	4.2	11.1	9.2
pH	9.5	9.3	7.5	9.0	8.4	8.6
溶存酸素 (mg/l)	17.8	15.9	9.9	20<	12.3	13.3
クロロフィルa量 (ug/l)	479.3	334.7	194.7	310.9	290.0	155.8
硝酸態窒素 (mg/l)	1.48	1.32	1.47	1.73	1.29	0.89
アンモニア態窒素 (mg/l)	0.65	0.98	1.50	1.08	1.27	1.20
全窒素(mg/l)	5.28	5.90	7.36	7.60	8.32	8.88
リン酸態窒素 (mg/l)	0.05	0.13	0.47	0.27	0.34	0.44
全リン (mg/l)	0.35	0.30	0.75	0.62	0.82	0.82

付表2. 水質データ一覧 (1986-1987その2)

Stn.5	861029	861120	861219	870111	870213	870309
透明度 (cm)		50.0	90.0	40.0	30.0	45.0
水温 (°C)		9.9	7.5	4.4	11.8	9.6
pH		9.6	8.2	9.1	8.0	8.6
溶存酸素 (mg/l)		15.7	14.2	20<	8.6	14.3
クロロフィルa量 (ug/l)		215.2	211.4	271.6	242.6	178.7
硝酸態窒素 (mg/l)		1.44	1.40	1.74	1.44	0.98
アンモニア態窒素 (mg/l)		0.76	1.28	1.09	1.33	1.46
全窒素(mg/l)		6.24	8.32	7.08	8.16	7.76
リン酸態窒素 (mg/l)		0.12	0.41	0.18	0.27	0.31
全リン (mg/l)		0.39	1.09	0.57	1.11	0.63

Stn.6	861029	861120	861219	870111	870213	870309
透明度 (cm)		38.0	29.0	35.0	20.0	35.0
水温 (°C)		10.3	7.1	4.8	12.0	9.0
pH		9.4	9.2	9.5	7.7	8.4
溶存酸素 (mg/l)		15.4	13.6	20<	6.6	11.9
クロロフィルa量 (ug/l)		251.1	235.8	404.4	244.2	90.3
硝酸態窒素 (mg/l)		1.28	1.53	1.74	1.28	1.08
アンモニア態窒素 (mg/l)		0.43	1.16	0.85	1.40	1.57
全窒素(mg/l)		3.98	6.40	6.84	8.40	9.00
リン酸態窒素 (mg/l)		0.09	0.23	0.30	0.24	0.22
全リン (mg/l)		0.41	0.60	0.45	1.06	0.62

Stn.7	861029	861120	861219	870111	870213	870309
透明度 (cm)		33.0	32.0	30.0	20.0	35.0
水温 (°C)	14.4	9.3	6.5	4.3	11.5	8.1
pH	9.2	9.3	9.2	9.4	7.8	8.8
溶存酸素 (mg/l)	11.5	14.7	12.4	20<	7.1	13.1
クロロフィルa量 (ug/l)	280.7	284.7	296.1	401.2	273.5	189.2
硝酸態窒素 (mg/l)	1.19	1.35	1.63	1.87	1.43	1.17
アンモニア態窒素 (mg/l)	0.01	0.35	1.01	0.63	1.39	1.50
全窒素(mg/l)	4.64	4.16	6.12	7.40	6.80	6.88
リン酸態窒素 (mg/l)	0.01	0.09	0.26	0.14	0.20	0.16
全リン (mg/l)	0.13	0.21	0.58	0.44	0.79	0.45

付表3. 水質関連項目データ一覧(1989-1990その1)

注) 空白は機械の動作不良などで測定しなかったことを示す。

調査日時	St.No.	水温(℃)	pH	透明度 (cm)	水深 (cm)	DO(mg/l)	20 μ Chl(ug/l)	原液 Chl(ug/l)
89/03/10	1	8.2	7.4	58	185		14.02	79.62
89/03/24	1	12.6	9.2	40	185		179.05	582.51
89/04/11	1	16.9	8.2	60	180		106.53	230.45
89/04/26	1	16.6	7.7	70	195		42.05	168.21
89/05/10	1	19.4	8.1	67	200		75.13	146.90
89/05/24	1	19.6	8.7	43	200		152.51	258.48
89/06/12	1	19.0	9.3	45	200		55.51	378.47
89/06/26	1	22.4	8.4	80	210		32.24	149.52
89/07/13	1	23.8	7.9	54	200		53.27	172.70
89/07/24	1	28.0	9.8	38	203		50.46	199.61
89/08/11	1	28.5	8.7	56	205		78.22	198.11
89/08/25	1	28.0	9.1	30	195		65.88	356.04
89/09/11	1	28.1	9.2	43	200		73.17	371.18
89/09/25	1	22.0	7.6	92	205		40.82	121.56
89/10/12	1	16.5	7.9	45	210	5.5	15.70	28.41
89/10/25	1	15.6	8.2	75	185	10.3	82.24	144.29
89/11/13	1	15.8	8.5	70	180	10.0	62.05	173.82
89/11/24	1	11.0	9.0	78	200	19.2	65.49	235.49
89/12/06	1	10.0		68	200	13.8	46.35	158.12
89/12/21	1	4.1		33	210	12.0	98.31	347.07
90/01/08	1	4.4	8.4	55	205	15.8	53.08	225.40
90/01/24	1	4.0	8.2	73	190	14.2	22.99	155.13
90/02/06	1	5.2	7.7	65	190	7.2	11.21	37.38
90/02/22	1	10.8	8.0	45	210	10.3	24.95	177.09
90/03/14	1	8.9	8.3	35	195	11.4	82.24	252.32
90/03/28	1	12.8	8.8	45	180	15.7	99.24	320.53
89/03/10	2	9.7	9.2	35	90		88.31	459.77
89/03/24	2	11.0	9.5	20	75		394.36	637.80
89/04/11	2	17.0	8.6	40	90		124.48	168.21
89/04/26	2	16.6	7.9	43	95		103.73	231.01
89/05/10	2	20.4	9.7	50	95		216.71	306.98
89/05/24	2	20.3	9.6	20	80		319.60	420.04
89/06/12	2	19.9	9.6	20	100		63.08	260.73
89/06/26	2	25.7	9.7	30	100		125.88	307.26
89/07/13	2	24.1	7.7	30	90		91.67	114.38
89/07/24	2	29.8	9.7	20	90		174.38	428.94
89/08/11	2	30.5	8.8	40	95		61.96	111.39
89/08/25	2	27.6	8.2	27	90		95.04	224.84
89/09/11	2	28.6	9.1	30	90		123.35	263.53
89/09/25	2	22.5	8.8	30	95		66.72	214.19
89/10/12	2	16.9		30	100	8.6	126.44	368.46
89/10/25	2	15.4	9.5	32	75	13.1	179.80	283.15
89/11/13	2	15.8	10.3	40	90	18.8	133.82	438.47
89/11/24	2	10.5	9.6	40	90	18.8	96.44	408.19
89/12/06	2	9.2		57	93	17.9	63.55	236.62
89/12/21	2	4.1		25	90	12.4	136.44	470.99
90/01/08	2	4.3	7.0	28	90	13.7	76.26	504.63
90/01/24	2	4.4	8.6	55	75	15.3	51.86	140.18
90/02/06	2	4.0	8.4	60	80	15.5	50.46	145.31
90/02/22	2	10.3	8.5	30	90	13.9	145.03	395.76
90/03/14	2	9.4	8.6	20	90	16.0	252.32	507.75
90/03/28	2	13.4	9.0	28	65	13.2	290.82	484.07

付表3. 水質関連項目データ一覧(1989-1990その2)

調査日時	St.No.	水温(℃)	pH	透明度 (cm)	水深 (cm)	DO(mg/l)	20μChl(ug/l)	原液 Chl(ug/l)
89/03/10	3	7.5	9.3	35	150		75.69	417.16
89/03/24	3	11.7	9.1	20	135		248.58	602.75
89/04/11	3	17.1	9.3	45	145		165.41	242.22
89/04/26	3	16.6	8.0	35	160		113.54	266.33
89/05/10	3	19.4	9.7	45	160		168.21	262.41
89/05/24	3	20.1	9.2	25	150		207.46	307.54
89/06/12	3	18.9	9.6	35	155		86.35	386.42
89/06/26	3	23.1	9.7	33	165		122.23	392.49
89/07/13	3	24.1	7.8	30	150		77.94	103.73
89/07/24	3	29.0		30	160		78.50	189.39
89/08/11	3	30.0	8.5	33	160		71.49	108.40
89/08/25	3	28.0	7.9	24	150		67.28	189.52
89/09/11	3	28.7	8.7	30	145		120.55	238.30
89/09/25	3	22.3	8.4	22	165		78.78	246.71
89/10/12	3	16.9		25	160	9.7	184.28	329.13
89/10/25	3	15.3	9.9	38	140	14.4	208.21	319.04
89/11/13	3	15.6	10.5	63	145	17.4	115.50	418.84
89/11/24	3	10.0	10.0	53	150	20.7	61.30	366.32
89/12/06	3	8.6		46	155	19.7	74.76	271.94
89/12/21	3	3.7		20	155	11.1	137.93	493.42
90/01/08	3	4.0	9.1	28	150	13.9	70.65	448.56
90/01/24	3	3.3	8.8	62	145	17.4	51.58	152.79
90/02/06	3	3.7	8.5	60	145	17.2	41.49	137.84
90/02/22	3	10.3	8.7	35	160	17.6	169.71	338.29
90/03/14	3	8.4	8.4	20	150	11.2	321.47	510.86
90/03/28	3	13.1	8.9	25	135	13.8	308.76	549.49
89/03/10	4	14.9	9.4	40	80		100.93	504.63
89/03/24	4	11.7	8.6	50	70		53.27	355.58
89/04/11	4	16.9	7.8	60	65		54.39	100.93
89/04/26	4	16.6	7.8	43	75		81.86	202.41
89/05/10	4	20.6	9.6	37	80		143.91	284.46
89/05/24	4	20.5	9.6	27	70		267.17	372.87
89/06/12	4	22.4	8.1	35	75		48.50	206.52
89/06/26	4	23.5	9.8	33	110		86.91	344.27
89/07/13	4	23.0	7.7	40	70		52.43	75.69
89/07/24	4	28.5		29	100		74.29	231.26
89/08/11	4	30.2	9.1	30	70		167.37	275.86
89/08/25	4	27.1	7.8	30	75		88.31	227.64
89/09/11	4	28.8	9.8	30	70		95.32	257.92
89/09/25	4	22.9	9.3	32	80		78.78	263.53
89/10/12	4	16.8		23	85	11.1	181.29	317.92
89/10/25	4	14.8	9.9	48	68	14.8	159.99	215.31
89/11/13	4	15.8	10.2	50	83	18.3	79.25	262.41
89/11/24	4	10.0	10.0	50	80	21.4	45.60	430.43
89/12/06	4	10.0		50	80	19.9	83.73	242.22
89/12/21	4	4.0		30	73	12.5	170.08	502.39
90/01/08	4	4.5	8.9	33	75	16.5	59.43	381.84
90/01/24	4	3.8	8.6	54	65	16.6	38.41	128.03
90/02/06	4	4.0	8.5	70	70	17.6	60.28	140.18
90/02/22	4	11.1	8.6	40	85	15.8	120.36	352.31
90/03/14	4	9.9	8.3	30	80	15.2	145.03	283.47
90/03/28	4	14.4	9.6	14	55		1386.80	3005.35

付表3. 水質関連項目データ一覧 (1990-1991その1)

調査日時	St.No.	水温(℃)	pH	透明度 (cm)	水深 (cm)	DO(mg/l)	20μChl(ug/l)	原液 Chl(ug/l)
90/04/11	1	16.2	8.8	50	195	18.3	128.96	428.94
90/04/24	1	12.8	7.8	61	195	6.9	72.52	128.49
90/05/10	1	20.2	7.6	57	200	4.4	42.89	138.68
90/05/22	1	20.7	8.5	62	200	11.7	75.51	170.08
90/06/07	1	23.0	8.6	45	195	12.0	0.00	323.34
90/06/18	1	26.4	8.4	30	200	10.0	62.80	399.22
90/07/09	1	24.0	7.8	30	195	7.6	69.15	297.17
90/07/24	1	28.6	7.9	40	190	5.8	33.64	177.93
90/08/09	1	29.0	8.1	30	200	4.9	84.67	291.56
90/08/22	1	29.2	9.2	30	190	10.1	35.32	206.34
90/09/11	1	24.8	8.4	10	180	6.6	45.98	1199.90
90/09/27	1	20.9	8.2	20	200	5.8	38.98	405.20
90/10/11	1	17.7	7.7	100	200	6.5	25.79	63.55
90/10/25	1	16.7	8.2	52	180	10.1	82.61	245.31
90/11/06	1	16.5	7.6	56	210	6.9	31.40	101.67
90/11/22	1	13.4	8.0	55	185	6.0	45.14	168.21
90/12/04	1	12.6	7.9	100	200	4.9	9.21	21.03
90/12/20	1	7.2	8.1	65	190	15.9	53.83	271.94
91/01/11	1	5.0	8.3	58	200		68.97	268.01
91/01/25	1	6.0	8.2	45	190		26.17	128.96
91/02/08	1	6.0	8.2	70	180		35.04	130.83
91/02/21	1	5.3	7.9	50	180	9.1	25.23	106.07
91/03/07	1	9.7	8.3	63	180	13.9	29.90	142.79
91/03/20	1	11.1	8.2	65	170	15.4	32.52	148.27
91/04/15	1	16.1	8.1	50	200	10.0	38.88	330.56
91/04/25	1	17.3	7.9	65	200	6.1	139.05	222.78
91/05/10	1	19.0	8.6	35	195	7.5	151.51	393.74
90/04/11	2	18.1	9.3	25	90	19.9	520.89	827.34
90/04/24	2	15.8	8.7	32	90	13.5	249.51	435.94
90/05/10	2	20.9	8.8	32	95	12.7	153.63	318.66
90/05/22	2	22.1	9.0	45	85	15.3	104.66	216.80
90/06/07	2	23.5	8.0	30	95	6.5	0.00	134.57
90/06/18	2	26.4	8.5	27	95	7.2	76.63	242.97
90/07/09	2	23.8	8.1	20	90	6.4	99.43	263.53
90/07/24	2	29.1	8.1	18	95	4.0	127.84	396.23
90/08/09	2	29.2	8.1	30	90	7.7	120.36	232.75
90/08/22	2	29.5	9.2	20	100	9.5	86.35	295.30
90/09/11	2	25.0	8.9	20	85	9.0	44.30	186.90
90/09/27	2	21.7	8.8	20	100	8.0	65.79	236.74
90/10/11	2	17.5	8.3	45	105	8.2	44.30	155.50
90/10/25	2	16.0	8.7	40	90	9.9	82.61	207.93
90/11/06	2	16.4	8.4	30	110	11.1	56.35	303.25
90/11/22	2	12.6	8.4	26	85	13.7	112.14	363.99
90/12/04	2	11.1	8.0	30	95	11.2	31.96	191.57
90/12/20	2	6.1	8.7	40	90	16.2	57.57	358.29
91/01/11	2	4.5	8.6	40	100		48.50	521.45
91/01/25	2	5.5	8.3	50	90		50.46	229.89
91/02/08	2	5.0	8.4	43	85		68.78	191.11
91/02/21	2	4.8	8.1	30	80	11.7	65.60	225.21
91/03/07	2	9.6	8.7	28	90	16.2	116.25	372.30
91/03/20	2	12.3	8.3	43	80	8.7	75.76	212.44
91/04/15	2	15.6	8.2	45	100	6.8	80.24	211.07
91/04/25	2	16.9	9.2	30	100	9.7	87.22	317.73
91/05/10	2	19.9	9.1	30	95	11.7	114.13	421.15

付表 3. 水質関連項目データ一覧 (1990-1991その2)

調査日時	St.No.	水温(℃)	pH	透明度 (cm)	水深 (cm)	DO(mg/l)	20 μ Chl(ug/l)	原液 Chl(ug/l)
90/04/11	3	16.2	8.9	42	155	12.3	187.83	342.96
90/04/24	3	16.1	8.8	35	150	14.3	207.46	474.26
90/05/10	3	21.0	9.0	23	150	11.4	148.02	332.21
90/05/22	3	21.7	9.0	50	150	13.2	119.62	209.33
90/06/07	3	23.1	8.1	33	150	4.8	0.00	149.52
90/06/18	3	26.7	8.5	20	150	5.7	75.13	243.72
90/07/09	3	24.1	8.0	18	150	5.4	104.29	304.46
90/07/24	3	28.3	8.3	30	150	4.4	56.07	132.57
90/08/09	3	29.4	8.1	27	155	4.1	105.79	176.93
90/08/22	3	29.7	8.9	20	150	8.3	72.33	204.84
90/09/11	3	24.6	9.2	20	135	11.5	40.93	195.12
90/09/27	3	21.8	8.9	13	145	7.6	72.89	386.26
90/10/11	3	18.0	8.5	70	155	10.1	54.95	331.93
90/10/25	3	16.2	8.8	30	140	10.1	108.40	275.21
90/11/06	3	16.5	8.8	20	160	11.7	86.35	409.78
90/11/22	3	13.0	8.4	35	140	12.8	114.10	388.28
90/12/04	3	11.8	8.2	35	155	11.5	30.84	209.33
90/12/20	3	6.1	8.9	30	145	17.0	62.42	397.54
91/01/11	3	4.1	8.9	30	155		55.79	563.04
91/01/25	3	5.2	8.6	60	150		60.93	229.89
91/02/08	3	5.2	8.5	50	140		73.64	199.05
91/02/21	3	4.5	8.2	25	140	10.8	89.15	246.24
91/03/07	3	9.2	8.6	20	140	15.2	78.12	380.53
91/03/20	3	11.0	8.4	50	150	11.5	65.29	183.16
91/04/15	3	16.1	8.1	45	150	7.4	110.15	273.00
91/04/25	3	17.3	9.2	30	150	8.5	94.20	319.97
91/05/10	3	19.0	8.9	40	150	7.6	88.22	350.75
90/04/11	4	16.8	8.8	35	75	12.8	184.28	372.87
90/04/24	4	15.9	8.8	32	70	15.1	107.65	490.61
90/05/10	4	20.3	8.6	25	80	11.3	75.51	219.05
90/05/22	4	24.0	9.3	20	70	20.3	186.90	277.36
90/06/07	4	22.9	8.2	25	75	6.7	0.00	0.00
90/06/18	4	26.9	8.6	25	70	7.7	67.66	216.80
90/07/09	4	21.9	7.8	33	60	6.5	50.46	160.92
90/07/24	4	28.1	7.8	47	65	3.7	33.64	89.21
90/08/09	4	29.5	8.0	30	80	9.0	116.25	262.16
90/08/22	4	28.9	8.9	28	65	8.9	45.42	160.73
90/09/11	4	26.1	9.3	20	55	16.0	40.37	325.95
90/09/27	4	21.2	8.7	10	70	8.0	97.56	722.68
90/10/11	4	17.3	8.7	20	100	14.1	56.63	387.26
90/10/25	4	16.5	8.9	33	65	12.3	114.01	323.80
90/11/06	4	16.1	8.4	40	90	13.4	67.84	316.80
90/11/22	4	12.4	8.4	40	59	12.4	98.96	343.43
90/12/04	4	10.6	8.0	55	70	11.2	14.02	116.81
90/12/20	4	5.8		40	65	18.5	57.19	429.50
91/01/11	4	4.3	8.9	33	80		54.67	573.78
91/01/25	4	6.0	8.7	60	70		218.67	215.87
91/02/08	4	6.2	8.4	50	60		56.44	192.97
91/02/21	4	5.3	8.3	20	60	10.8	64.48	202.32
91/03/07	4	9.6	8.6	25	60	15.0	82.24	372.30
91/03/20	4	11.7	8.2	43	60	9.0	73.26	162.60
91/04/15	4	15.5	8.2	50	70	9.1	110.15	220.67
91/04/25	4	16.8	9.2	30	50	10.2	85.23	362.59
91/05/10	4	20.8	9.1	30	75	14.2	150.52	522.70

**Habitat selectivity and food habit wideness of shovelers (*Anas clypeata*)
in relation to their bill structure**

Matsubara Takeshi

Shovelers, *Anas clypeata*, differ from other ducks in having a specialized bill for sieving small crustaceans (less than 2.5 mm). Hence their feeding habit should be different from those of other ducks, and consequently, the trophic position of shovelers in aquatic ecosystem should differ from that of other ducks. This research focused on the relationship between the shovelers' unique bill structure and habitat selectivity, and their feeding habit both in wintering sites in Japan and a breeding site in Siberia. Research methods included not only traditional ecological techniques, but also carbon and nitrogen stable isotope analysis for feeding habits. The advantages of this method is that it allows analysis of assimilated food resources.

Research on feeding ecology during winter was conducted primarily at Lake Tega located in northern Chiba Prefecture and is one of the most eutrophicated lakes in Japan. From October 1986 to March 1992, the daily, weekly and seasonal changes in numbers and feeding habit of shovelers on Lake Tega were investigated. In addition, relationships between fluctuations in available zooplankton biomass and feeding behavior were investigated, and the shoveler data were compared to that for other duck species wintering on the lake. Finally, the data from Lake Tega was compared to that from Tokyo Bay, near Haneda International Airport. Research on the breeding site was implemented during June and July of 1993, at the Selenga Delta, located near southeastern Lake Baikal. Possible food organisms for breeding ducks were also collected and analyzed using the same methods in Japan.

The results showed a strong correlation between the biomass of available zooplankton near the water surface and number of shovelers at Lake Tega. Other species of ducks, however, were found to be using the lake mostly as a daytime resting site or as a refuge to escape hunting pressure. In addition, comparisons of Lake Tega and Tokyo Bay data suggested that wintering shovelers tend to form stable wintering flocks on highly eutrophic bodies of water. The data from the Selenga Delta, on the other hand, suggested that shovelers do not utilize zooplankton as a major food resource, but feed on various kinds of aquatic insects during the breeding season.

During winter, shovelers feed on large amounts of small crustaceans, which other duck species are unable to utilize. During the breeding season, however, they feed on various kinds of aquatic food resources, just like other duck species do. Shovelers thus have not only developed a special ability to utilize a unique food resource, but have also retained their typical duck feeding abilities. This combination allows them to utilize a wider range of food resources and food habitats than other ducks.

KEY WORD: shovelers, *Anas clypeata*, food habit variation, habitat selectivity, carbon stable isotope, nitrogen stable isotope

Center for Ecological Research, Kyoto University Shimosakamoto, Otsu, Shiga 520-01, Japan.