

鳥を頂点とした厚岸湖生物群集の食物網構造に関する研究

その1：鳥の摂餌動態と摂餌量推定



堀 正和⁺・長谷川夏樹^{*}

(⁺：東京大学大学院農学生命科学研究科生物多様性科学、

^{*}：北海道大学北方生物圏フィールド科学センター厚岸臨海実験所)

緒言

Elton (1927)が生態系内の生物群集の基礎構造として一次生産者→一次消費者(植食者)→二次以上の消費者(肉食者)への食物連鎖に基づく栄養段階構造を提唱して以来、生態学者たちの多くはこの Elton の概念を前提に生態系を捉え続けてきた。例えば栄養段階構造に当てはまらない他の物質や生産物を半ば無視し、生物群集はこの栄養段階構造に基づく生態系の内的プロセスによって維持されるとみなすことによって、生態系を半閉鎖系として扱った(例えば Hairston et al 1960, Oksanen et al. 1981)。ところが近年の Polis らの研究(詳細は Polis and Strong 1996, Winemiller and Polis 1996, , Polis et al. 1996, 1997, Polis 1999 にあり)により Elton 以来の栄養段階構造に基づく生態系・群集観の問題点が指摘され、生物群集構造の再検討が行われた。その結果、生態系内の生物群集は閉鎖系ではなく、生態系間で生じる物質や生物の移入といった外的プロセスが普遍的に存在し、時には生物群集の構造や機能に対して外的プロセスが内的プロセスよりも重要になることが明らかになった。このような背景から、近年では様々な生態系間で生じる相互作用(外的プロセス)が生態系機能や生物群集構造に及ぼす影響について解明することが重要であるとの認識がなされている。

生態系間で生じる相互作用に着目した近年の研究の中では、特に陸域生態系と水域生態系(海洋と湖沼)間での生物と物質の移動がそれぞれの生態系に及ぼす影響について関心が集まっている(向井 2002)。陸域から水域へは主にデトリタスや栄養塩などの物質が河川を通して供給され(重力に沿った受動的プロセス)、一方水域から陸域へは主に遡河性魚類や水生昆虫、水鳥などの生物が水域由来の生産物を運ぶ(重力に逆らう能動的プロセス)。最近の研究により、これら陸域と水域生態系間で生じる物質と生物の移入が生物群集の形成維持機構に重要な役割を果たすことが明らかにされつつある(Polis

and Hurd 1996, Goni et al. 1997, Polis et al. 1997, Hilderbrand et al. 1999, Tilman 1999, Sanchez-Pinero and Polis 2000, 亀田 2001, Hori and Noda 2001, 堀ら 2002, Sabo and Power 2002)。

最近では、水域と陸域間で生じる物質・生物の移入のバランスが人間活動によって崩れ始めている(Chapin III et al. 2000)。この原因として、人間活動が陸上から水域へ流れる栄養塩や物質を増加させ(例えば Quay et al. 1992, Carpenter et al. 1998)、一方で水域から陸域へ物質を輸送する生物を減少させていることが考えられる(例えば Evans and Nettleship 1985, Higuchi et al. 2000, Collar et al. 2001)。そのため、陸域から供給される物質が水域に余剰に蓄積されつつある。例えば生物の必須元素であるリン(P)の場合、生物による陸上への回帰がなければ、陸域から水域に排出されたリンの約80%が深海に沈積・埋没してしまう(門谷 2003)。さらに、現時点で陸上に残されているリン資源はあと50~100年程度しかもたないと言われているにも関わらず、リン鉱石の化学肥料への利用など、人間活動がリン資源のさらなる水域への流出に拍車をかけている(門谷 2003)。このような事実は、陸域-水域間での物質・生物の移入量が大きく変化し、その変化によって陸域、水域双方の生物群集の構造と動態が激変する可能性を示している。従って、陸域から水域への物質供給量、および水域から陸域への物質回帰量とその動態を明らかにすることが現時点での重要な課題であると考えられる。

北海道東部の厚岸湖では、陸域から栄養塩、有機残渣や土砂等が主に別寒辺牛川水系より流入し、一方で水鳥や人間(漁労活動)により水域の生産物が陸域へ持ち出されている。陸域から水域へ供給される物質質量の変化が水棲生物群集へ及ぼす影響については、現在様々な側面から解明されつつある(例えば向井ら 2002, 飯泉と鈴木 2002)。その一方で、水域から陸域への物質輸送量の変化が陸上生物群集に及ぼす影響については殆ど解明され

ていない。このような事実から、近年の堀ら（2002）の研究により厚岸湖周辺で繁殖するアオサギが湖内で魚類を採餌し、コロニー周辺の山林へフンとして水域由来生産物を供給することで森林生物群集に影響を及ぼすことが解明された。加えて、厚岸湖ではアオサギの他にも多くの水鳥が採餌していることから、これらの結果は他の水鳥類を介しても水域の生産物が陸域へ供給されることを示唆している。このような厚岸湖ですべての水鳥類を介した水域から陸域への物質輸送量とそのプロセス、及び陸上生物群集に及ぼす影響を明らかにすることは、陸域-水域間での物質・生物の移出入が生態系機能や生物群集の維持機構に果たす役割の解明に大きく寄与すると考えられる。そこで本研究では、水鳥類による水域からの物質輸送が陸域、水域双方の生物群集の形成維持機構に

及ぼす影響を明らかにする一端として、1) 厚湖内で採餌する鳥類の種組成、2) 種毎の摂餌量の季節変異を解明することを目的とした。

調査地

厚岸湖は北海道東部の太平洋側に面した汽水湖である。この厚岸湖では、季節的に多数の水鳥たちが飛来し、様々な水生生物を採食している。厚岸湖は大部分が水深 1～2 m 程度で水鳥の採餌に適した湖であるが、多くの水面をカキ・アサリ養殖に利用しているため、水鳥の分布は特定の位置に偏る傾向がある。これら、水鳥たちが集まる箇所のうち 4 地点を本研究の調査地点に設定し（図 1）、各調査地点で鳥の摂餌動態と水生生物の食物連鎖

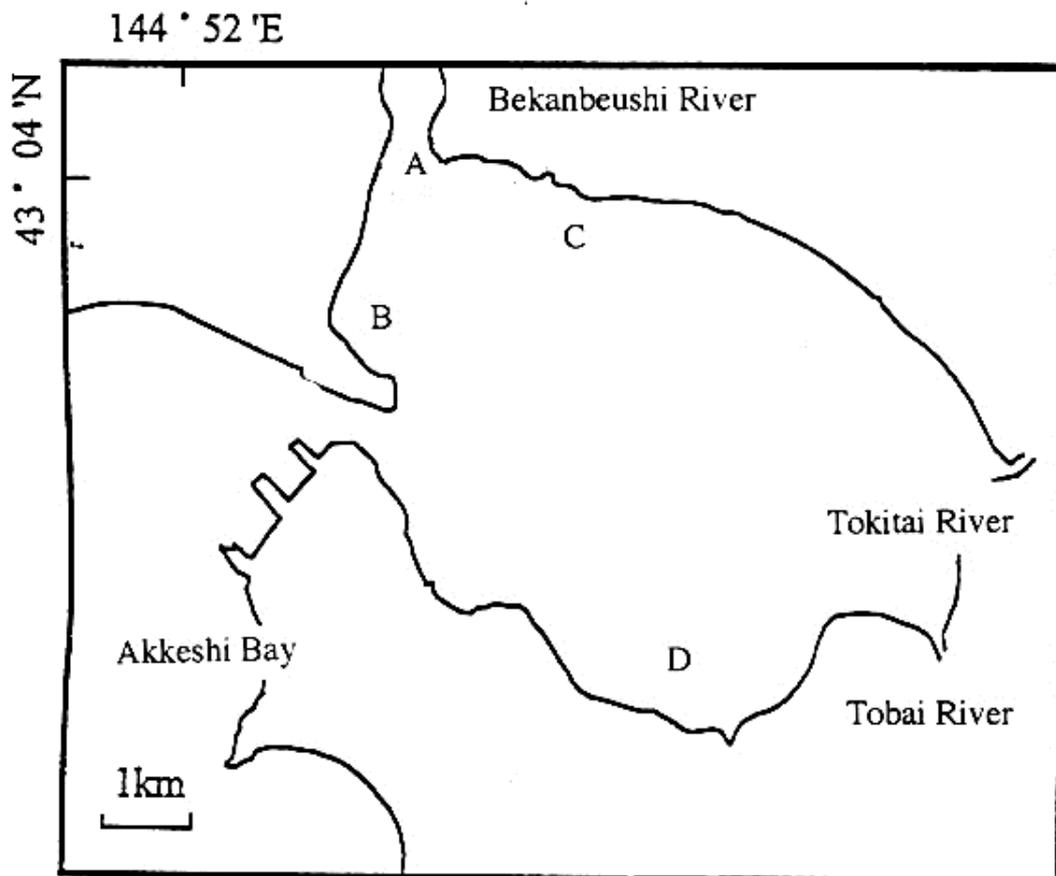


図 1. 北海道太平洋岸東部の厚岸湖内プロット(A, B, C, D).

の調査を以下の方法で行った。

方 法

鳥類の摂餌量調査>

2002年4月～2003年2月の期間において、春期（5～6月）、夏期（7～8月）、秋期（10～11月）、冬期（2月）の各季節に4日以上、各調査地点（図1）で鳥の摂餌活動の観察を行った。各観察日には、調査地点毎に摂餌を行った鳥の種別個体数を可能な限り記録し、各季節で個体数が多い種をその季節の優占種とした。但し、アオサギの場合では繁殖コロニーの営巣個体はすべて厚岸湖内で摂餌しているものとみなし、この営巣個体数を採餌個体数として用いた。また、季節ごとに各優占種の一日本あたりの摂餌時間を記録した。その後、各優占種を5個体ずつ、1個体当たり2時間観察し、各観察個体が採餌した餌の種類と個体数を記録した。海藻や海草など観察によって一箇体の識別が困難な餌種は、各鳥が口に加えた際の藻体一片を一箇体とみなした。さらに鳥による被食が確認された餌種については、あらかじめ鳥の採餌場所から個体をランダムに採集し、個体あたりの平均湿重量（g）を求めた。これらの記録データをもとにして、季節毎に(1)各優占種の一箇体あたりの摂餌量（g/day）と(2)各優占種全体の平均摂餌量（k g/day）を以下のように求めた；

$$Y_{jk} = \frac{1}{2} \sum_i^{n_{jk}} a_{ijk} b_{ik} t_{jk} \dots\dots\dots(1)$$

$$\bar{Y}_k = \frac{1}{l} \sum_j^l Y_{jk} m_{jk} \dots\dots\dots(2)$$

- i* : 餌種 *i*
- j* : 観察日 *j*
- k* : 優占種 *k*
- n_{jk}* : *j* 日における優占種 *k* の餌の種類数 (no./day)
- Y_{jk}* : 観察日 *j* における優占種 *k* の一箇体あたりの摂

餌量 (g/day)

\bar{Y}_k : 優占種 *k* の一日本あたりの平均摂餌量 (g/day)

a_{ijk} : *j* 日における優占種 *k* の餌種 *i* の採食個体数 (ind./day)

b_{ik} : 優占種 *k* の餌種の平均湿重量 (g)

t_{jk} : 優占種 *k* の観察日 *j* の総摂餌時間 (hr./day)

m_{jk} : 優占種 *k* の観察日 *j* の総個体数 (no./day)

l : 各季節の観察日数 (day)

なお、アオサギの摂餌観察データの一部は厚岸湖内でアオサギの採餌行動を調査した Maekawa (1995)の観察データを引用した。

鳥類の摂餌量推定>

各季節の優占種の摂餌量推定をより詳細なものにするために、各鳥の一日本あたりの必須カロリー量から一日の必要採餌量を計算し、実測データとの比較を行った。採餌量の計算には、各鳥の必須カロリー量を餌種のカロリー量 (kcal/g) で割ることで求めた。一般的に、動物は外部温度によって基礎代謝などにかかるカロリー量に変化するため、鳥の必須カロリー計算には、春期～夏期と秋期～冬期で異なる方程式を用いた。春期～夏期には、鳥の摂餌量計算では一般的な以下の Kooyman et al. (1982)の BER (Bird Energy Requirements) 方程式を用いた；

$$\text{BER} = 2.8 \text{ SMR (Standard Metabolic rate)}$$

さらに SMR には、以下のような Lasiewski and Dawson (1967) のアロメトリー式を用いた；

$$\text{SMR (kJ day}^{-1}\text{)} = 4.184 \times 78.3W^{0.723}$$

ここで *W* は対象の鳥の個体重量 (kg) である。この時、同化効率 は 約 73% と 近似 できる ため (Cooper 1980)、BER は 以下 の よう に 補 正 さ れ る ；

$$\text{BER} = 2.8 \text{ SMR} / 0.73$$

この一連の方程式で計算される値は妥当性があることが

認められている（例えば Oka et al. 1999）。

秋期～冬期においては、外部温度が低温時によく当てはまるといわれる Kendeigh et al. (1977)の DEM (Daily Existence metabolism)アロメトリー方程式を用いた；

$$\text{DEM (kJ g}^{-1} \text{ day}^{-1}) = 17.719 W^{0.5316}$$

ここで W は対象の鳥の個体重量 (g) であり、SMR 式の W とは単位が異なる。これに加えて、ERF(The Energy requirement of costly flapping flight : Furness and Cooper 1982)の計算も行った；

$$\text{ERF (kJ g}^{-1} \text{ hr}^{-1}) = 1.4 W^{0.67}$$

ここで、W は対象の鳥の個体重量 (g) である。これら DEM と ERF を加算したものが、低温時における水鳥の一日あたりの必須カロリー量に相当するといわれている（例えば Oka and Hamasoto 2001）。

次に、鳥が採食した餌生物の種別カロリー量の測定を行った。まず、鳥が採餌を行った場所で鳥の餌生物のランダム採集を行い、室内に持ち帰って体サイズ（魚類；体長、甲殻類；頭胸甲長、二枚貝類；殻幅、mm）と湿重量 (g) を測定した。その後、カロリーメーター (O.S.K 220 微量熱量計；小川サンプリング株式会社) で種毎のカロリー (cal/g) を計測した。これら種毎のグラムあたりカロリーで鳥類の一日あたりの必須カロリー量を割ることによって、一日あたりの採餌量 (g/日) を算出した。

結 果

水鳥類の種組成と個体数

厚岸湖へ採餌のために飛来した水鳥類は計 19 種であり、餌タイプから大きく 4 つのギルドに分かれた (表 1)。捕食性鳥類では、春期にオジロワシが近隣のアオサギやオオセグロカモメコロニーで雛を採餌していた。また、冬期にはオオワシとオジロワシが衰弱したオオハクチョウやカモ類を捕食していたが、餌全体に占める他の鳥種の割合は低いと思われる。

魚食性鳥類では、アオサギは主に地点 D で採餌していた個体が多く、ニシン、トゲウオ類などの浮魚からハゼ、カジカ、ギンボなどの底魚、エビ類にいたるまで様々な餌生物を捕食していた。一方カモメ類は浮魚類の採食が観察されたが、トゲウオ類以外は同定することが不可能であった。ただ、泳ぎながら水面をすくう行動が多く観察されたので、シオムシ、ヨコエビ等の浮遊可能なベントスも捕食していることが推察された。また、潜水型魚食性鳥類のウミウ、カワアイサ、ウミアイサの摂餌活動は観察できたが、餌種を同定することは不可能であった。

ベントス食性鳥類では、秋期～冬期の間で潜水カモ類による活発な摂餌活動が地点 A～C で見られた。潜水中に飲み込んでいる餌種については同定できなかったが、銜えて浮上してきた餌種としてはアサリとエビジャコが大半を占め、その中でもアサリが圧倒的に多かった (写真 1)。ベントスの採食が確認された潜水カモ類のうち (表 1)、ホオジロカモだけが海藻のアオサの採食も行っていた。



写真 1. アサリを採食中のスズガモ。

植食性鳥類では、秋期以降に大多数の飛来が確認され、かれらの盛んな採餌行動が地点 A～C で観察された。オオハクチョウは湖内でアマモやコアマモなどの海草を主に採食し、淡水カモ類はコアマモの他に、アオサなどの海藻の採食が多く観察された。また、淡水カモ類の中には、オオハクチョウが採餌をしている場所の周辺でオオハクチョウの採食によって浮いてきた海草や海藻の藻片を水面で採食する個体もいた。さらに、淡水カモ類では

表 1 . 厚岸湖内で採餌行動が観察された鳥類 . 各餌タイプの詳細は巻末の付録にある .

採食ギルド	種	餌タイプ
捕食性	オオワシ	他種の幼鳥, 成鳥, 漁労廃棄魚
	オジロワシ	他種の雛, 幼鳥, 漁労廃棄魚
魚食性	アオサギ	浮魚, 底魚
	ユリカモメ	浮魚, ベントス?
	ウミネコ	浮魚, ベントス?
	オオセグロカモメ	漁労廃棄魚
	ウミアイサ	?
	カワアイサ	?
	ウミウ	?
ベントス食性	キンクロハジロ	ベントス
	スズガモ	ベントス
	ホシハジロ	ベントス
	ホオジロガモ	ベントス, 一年生藻類
植食性	オオハクチョウ	海草
	オナガガモ	水草, 藻類
	マガモ	水草, 藻類
	カルガモ	水草, 藻類
	コガモ	?
	ヒドリガモ	?

別寒辺牛川河口域まで入り込み、イトクズモなどの淡水性水草も採食していた。

これら 4 つの採食ギルドごとに個体数を調べた結果、春期～夏期と秋期～冬期の 2 シーズン間で総個体数に大きな違いが確認された (図 2)。春期～夏期においてはアオサギが最も優占し、秋期～冬期にかけてはオオハクチョウ、淡水ガモ類、潜水ガモ類が優占した。そこで、調査ができなかったオオハクチョウを除き、アオサギ、淡水ガモ類、潜水ガモ類の 3 つのギルドについて、それぞれの摂餌量を次に示す。

摂餌量推定 >

観察データより、水鳥類は厚岸湖内の水生生物を大量に採食していたことが明らかになった (表 2)。春期～夏期に優占するアオサギは一日あたり約 400g の魚類・甲殻類を採餌しており、アオサギ全体では一日あたり 100kg 前後程度の量を採食していた。秋期～冬期に優占するカモ類では、淡水ガモ類は一日あたり約 900g の水生植物を採餌しており、潜水ガモ類は一日あたり 1000g 前後のアサリを採餌していた。従って淡水ガモ類全体では一日あたり 7t 程度の量を採食しており、潜水ガモ類全体では一日あたり 5t 程度の量を採食していたことになる。これ

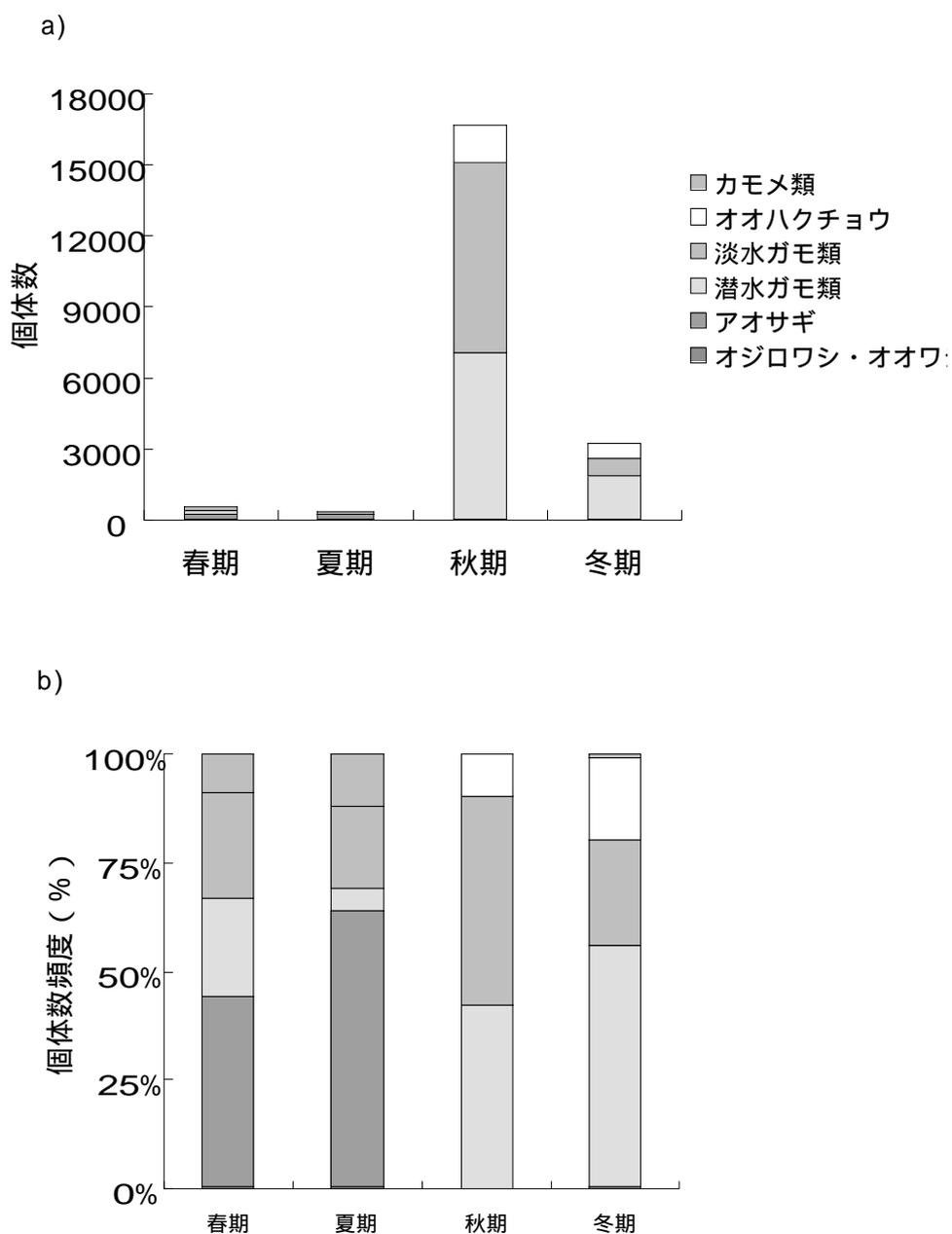


図2. 調査地点における季節別採餌個体数。a図は個体数を、b図は個体数の相対頻度を表す。淡水ガモ類はオナガガモ、カルガモ、マガモ、コガモ、ヒドリガモを含み、潜水ガモ類はホオジロガモ、キンクロハジロ、スズガモ、ホシハジロを含み、カモメ類はウミネコ、ユリカモメ、オオセグロカモメを含む。

らの実測データとの比較のために、次に各鳥の必須カロリー量から推定した必要餌量を表3に示す。全体的には、エネルギー方程式計算値は実測値と類似した値をとることが明らかになった。これらのうち、アオサギの餌生物（魚類及び大型甲殻類）のカロリーが一番高く、次に潜

水ガモ類の餌生物（アサリ）、最も低いのは淡水ガモ類の餌生物（アオサ）であった。また、必須カロリー量は淡水ガモ類で最も多く、アオサギが最も少なかった。従って、必須餌量は餌生物のカロリーが高くて必須カロリー量が少ないアオサギで最も少なく、餌生物のカロリー

表 2. 厚岸湖における観察データから計算された各季節の水鳥類の摂餌量. 計算方法の詳細は方法で言及している.

	春期	夏期	秋期	冬期
アオサギ				
平均摂餌量 (g/ind./day) 魚類・甲殻類	457.99	310.16	83.72	0.00
平均個体数 (ind./day)	252	206	13	0
総摂餌量 (g/day)	115413.48	63892.96	1088.36	0.00
淡水ガモ				
平均摂餌量 (g/ind./day) 海藻	312.90	153.44	563.58	432.92
海草	117.44	190.00	323.00	457.53
平均個体数 (ind./day)	137	61	8010	786
総摂餌量 (g/day)	58956.58	20949.84	7101505.80	699893.70
潜水ガモ				
平均摂餌量 (g/ind./day)	532.26	326.78	952.18	1183.60
平均個体数 (ind./day) 二枚貝(アサリ)	129	17	7057	1814
総摂餌量 (g/day)	68661.54	5555.26	6719534.26	2147050.40

表 3. 各鳥の必須カロリー量から計算された一日あたりの必要餌量.

	アオサギ	淡水ガモ類	潜水ガモ類
平均個体重(g)	1500	1000	850
必須カロリー量 (Kcal/ind./day)	421.87	983.53	906.48
餌生物カロリー平均 (kcal/g)	93.99	17.78	39.03
必須餌量 (g/ind./day)	448.87	1322.27	1004.61

が低く、必須カロリー量の多い淡水ガモ類で最も多くなっていたと考えられる。

考 察

水鳥の採餌量推定>

野外実測による鳥類の採餌量推定は観察上の制約から鳥の種類によっては非常に困難であると言われてきた。そのため、必然的に個体のエネルギー収支に基づく採餌量数定が多く用いられてきた節がある。例えばこれまで

の研究では、鳥の個体のエネルギー動態（多くの場合、基礎代謝と運動に必要なエネルギー（カロリー）を加算したもの）をもとに採餌量推定を行うことが多い（例えば Lasiewski and Dawson 1967, Kooyman et al. 1982, Quay et al. 1992）。今回の研究では、すべての採餌ギルドでエネルギー方程式より算出した値と直接観察による実測値とが類似していた。しかしながら、この事実はエネルギー方程式の計算値が正しいことを表しているわけではない。例えばアオサギの場合、実測値とエネルギー計算値が類似しているならば、以下のような矛盾が生じ

る。実測値とエネルギー計算値が類似する春期はアオサギが活発に採餌を行う繁殖最盛期にあたる（堀ら 2002）ため、厚岸湖で採餌している成鳥一個体は自身の個体維持のほかにも雛に与える分の餌を採食している。ところが、エネルギー計算値は個体の維持に必要なカロリー量しか含んでおらず、雛への給餌分も含む実測値と同程度であるはずがない。では、野外実測値と計算値のどちらが真実に近いのであろうか？繁殖最盛期の採餌量をヨーロッパのコロニーの研究例と比較してみると、殆ど実測値のほうと同程度の採餌量であった（Feunteun and Marion 1994）。また、全繁殖期を通した総採餌量で比較した場合でも、実測値から計算した総採餌量（ヨーロッパのコロニー：45.3kg, 実測値：44.8kg）と非常に類似した値をとっている（Feunteun and Marion 1994）。従って、観察実測の方が的確な値をとっており、エネルギー方程式が採餌量を過大評価して算出していると言える。

一方で、淡水カモ、潜水カモ類の場合は、採餌量が個体の基礎代謝と運動量のみで説明できるため、この研究での実測値とエネルギー方程式計算値との類似性は妥当かもしれない。実測値と計算値の一致を説明する理由として、カモ類の採餌量推定に用いたエネルギー方程式が非常に精巧なものであることが挙げられるであろう。広範囲の水面下で採餌を行う潜水型魚食性鳥類や潜水カモ類等の水鳥類では、観察実測が最も困難な種群であるために可能な限り詳細なエネルギー方程式を求めることが多い。例えば潜水カモ類の場合、温度依存的な個体の基礎代謝、運動量を測定するのに加え、組織内含有栄養塩類、脂肪量も計測することで詳細なエネルギー方程式が求められ、摂餌量が推定されている（Oka et al. 1999）。この場合、エネルギー方程式から計算された摂餌量は極めて正確な値をとることが言われており（Oka et al. 1999）、飼育摂餌実験から得られた値とも類似する（Oka, personal communication）。さらに Yamamuro et al. (1998) によれば、詳細なエネルギー方程式から計算された潜水

カモ類の摂餌量と、野外での餌生物量の減少がほぼ一致することが示されている。これらのことは、潜水カモ類や潜水型魚食性鳥類等の実測値を取ることが最も困難な水鳥類については、正確な値ではないが、目安値としては利用できる可能性を示唆している。

しかしながら、これらの淡水カモ類・潜水カモ類に多くの鳥種で用いられている一般的なエネルギー方程式を用いた場合（例えば Lasiewski and Dawson 1967）、エネルギー方程式算出値は実測値と類似した値をとらなかった。一般的なエネルギー方程式では、様々な時期の多様な鳥類に適合させるため、温度毎の基礎代謝など、鳥ごとの詳細な状況設定がなされていないことが原因であろう。結論として、摂餌量推定はできる限り観察実測から行うことが重要であると思われる。ただし、実測が不可能な場合にエネルギー方程式を用いるならば、種毎に詳細な状況設定がなされた上で用いる必要がある。

水鳥類の種組成の季節変化

厚岸湖で採餌する水鳥の種組成は季節的に大きく変化した。この理由として、第一に厚岸湖に飛来する水鳥類の殆どが渡り鳥であることが挙げられる。渡り鳥は大きく以下の2タイプ：1）春から夏にかけて厚岸湖周辺で繁殖し、冬に南下するタイプ（主に夏鳥）、2）秋口に北より厚岸湖に飛来して越冬し、春先に北上するタイプ（主に冬鳥）に分けられる。これに加え、渡りの最中に立ち寄るグループが2タイプあり（春先に立ち寄るタイプと秋に立ち寄るタイプ）、全体で4タイプの渡り鳥が厚岸湖に出現する。厚岸湖内の採餌個体数の季節変化（図2）はこの4つのタイプの入れ替わりによって生じていたと考えられる。ただ、この4タイプは種毎に決まっているわけではなく、同種内であっても各タイプにわかれることがある。例えば潜水カモ類、淡水カモ類では秋期に個体数が増加しているが、冬期には個体数が秋期の数分の1に減少している。これは秋期にやってきた個体のうち、

冬期に別の場所で越冬するものが去り、厚岸湖内で越冬する個体のみ残存していることを意味している。このような水鳥個体数の季節変化が、厚岸湖における水鳥と水生生物との生物間相互作用に季節変化を生じさせていることが考えられる。そこで、本研究の結果と他の研究例 (Maekawa 1995, Anonymous-a 2003, Albertsen and Mukai, unpublished data, Hori, unpublished data) から、便宜上水鳥類の個体数変化に合わせて次のように一年を季節に分けた ; 1) 4~6月 (91 日間)、2) 7~9月前半 (77 日間)、3) 9月後半~12月 (107 日間)、4) 1月~3月 (90 日間)。以下の考察ではこれらの季節ごとに厚岸湖全体での水鳥の摂餌量及び水鳥による陸上への水域由来物質輸送量を推定する。

水鳥による水域から陸域への物質輸送 >

厚岸湖内で優占する水鳥類が採餌した水域生産物量を、本研究で得られた各水鳥の摂餌量 (g/日) を用いて季節ごとに推定すると以下ようになる。まずアオサギの場合、摂餌量は繁殖期を含む 4~9月に多く、4~6月の期間で約 10.5t、7~9月前半の期間で約 4.9t、その他の期間で約 0.1t であった。従ってアオサギは年間で約 15.5t の湖内生産物を消費していることが推測される。次に淡水カモ類の摂餌量は 4~6月の期間で約 5.4t、7~9月前半の期間で約 1.6t、9月後半~12月の期間で約 760t、1~3月の期間で約 64.4t であるので、年間で約 830t の湖内生産物を消費していることになる。最後に潜水カモ類の摂餌量は 4~6月に約 6.3t、7~9月前半に約 0.5t、9月後半~12月の期間に約 720t、1~3月に約 200t であることから、年間で約 930t あまりの湖内生産物を消費していることが推察される。ただし、これらの値は観察地点でカウントされた個体数から推測された過小評価値であるので、厚岸湖全体ではさらに大きな値をとると考えられる。また、本研究ではオオハクチョウの摂餌量が明らかにできなかったが、他の地域ではアマモの場合に

約 3 6 0 0 gww/日と報告されている (Mathiasson 1973 in Supanwanid et al. 2001)。この値を用いて厚岸湖でのオオハクチョウが採餌する水域生産物量を推定すると 9月後半~12月前半では約 1 0 8 0 t、1~3月では 1 1 5 t と計算された。従って厚岸湖で優占する水鳥類全体では、数千 t あまりもの水域生産物を厚岸湖内で採餌していることになる。このうち、水鳥類はどのくらいの量を陸上へ輸送しているのだろうか? アオサギでは摂餌量の約 20~30% をフンとして排出していること (堀ら 2002)、同化効率が 20% 程度であること (Feunteun and Marion 1994) が明らかにされている。そのため摂餌量の 50% 程度が彼らのフンや体組織で陸上へ輸送されることが予測される。カモ類の場合も同化効率が低いため、(Yamamuro et al. 1998)、相当量のフンを排泄していると思われるが、カモ類の場合は採餌後ほとんど湖内で排泄を行うことから、排泄物は陸上への供給量へはあまり含まれない。そのためカモ類が陸上へ輸送する水域由来物質は体組織のみになる。一般的に長距離の渡りを行う鳥類では体組織の表現型可塑性が高く、わずかに数週間で体重が数倍になるほどに物質を体内の各組織に蓄積することが可能であることが言われており、カモ類にも当てはめることができる (Piersma and Lindstrom 1997)。したがって厚岸湖でも相当量の水域由来物質を体組織に蓄積していることが予測される。これらの情報をまとめると、水鳥類は少なくとも千 t あまりの水域由来物質を陸上へ運び上げていると考えられる。

水鳥の種組成と摂餌量の季節変化が明瞭に存在することは、水域から陸域へ運ばれる物質の質と量の季節変化が生じることを意味している。そして、夏鳥と冬鳥の間で陸上へ物質を輸送するプロセスが大きく異なると考えられる。なぜなら夏鳥の殆どは飛来地で繁殖を行い、そのため彼らが陸上へ運ぶ水域由来物質の殆どはフンや死体として湖周辺の繁殖地へ供給される。その一方で、冬鳥は摂餌した水域生産物を遠く離れた繁殖地へ自身の体

組織として運ぶからである。厚岸湖での夏鳥の優占種であるアオサギでは、近隣の山林で繁殖コロニーを形成するため、彼らが運ぶ水域由来物質の殆どがフンや雛の死体として陸上の繁殖コロニー内に落ちる。そのためコロニー外での単位面積あたりの水域由来物質はゼロに等しいが、コロニー内では極度に多くなる（堀ら 2002）。このような輸送形態は、比較的広い範囲の水域で摂餌し、取り込んだ物質をごく狭い範囲の陸域に集中させる特徴がある。例としては、コロニー繁殖を行う殆どの水鳥類が繁殖時期にこの輸送形態を示し、また産卵期に大挙して遡河するサケマス類などの遡河性魚類もこの輸送形態に含まれる(Shanchez-Pinero and Polis 2000, 亀田 2001, 堀ら 2002, 伊藤と中島 2003)。例えばメキシコ沿岸の島に生息する海鳥類(主にワシカモメなどのカモメ類)は、海洋由来の物質である排泄物や吐き戻し、死体、死卵をコロニー内の地面に供給していることが知られている (Polis and Hurd 1996)。また繁殖のために遡河するアラスカ東部のタイハイヨウサケが海洋由来の物質を遡河河川内や周辺の河畔林へ供給することが報告されている (例えば Hilderbrand et al. 1999)。この一極集中型の輸送によって運ばれた海洋由来物質は、輸送する動物の種類によって様々な影響を陸上生態系へ及ぼしている (Gillham 1960, Wootton 1991, 堀ら 2002, 上野ら 2002)。例えば、メキシコ沿岸の島に営巣する海鳥類は、土壌中の栄養塩濃度を上昇させることによって、植物のバイオマスを増加させる (Anderson and Polis 1999) 一方で、琵琶湖畔に営巣するカワウ (Phalacrocorax carbo) が、林床植物のバイオマスに及ぼす影響は負の効果が強い (亀田 2001)。これは排泄物、特に水鳥の排泄物は同じ場所へ蓄積される量的な負荷が大きく、また排泄物の化学組成に陸上生物に負の影響を及ぼす物質も含んでいるためであろう (質的負荷: Gillham 1960, Wootton 1991, 堀ら 2002)。これらの結果から、一極集中型の輸送形態を持つ鳥の場合は、輸送物質の質に依存して短期的、或

いは局所的に生物に対して悪影響を及ぼす場合があることが示唆される。しかしながら、現在人間活動で消費されているリン鉱石は太古に一極集中型の水鳥が自身のフン(グアノ)として水域から陸上へ輸送したことも考慮すると、陸上に栄養塩類を貯蓄するという点で長期的、或いは大所的には正の効果も期待できるかもしれない。

一方で冬鳥の優占種であるカモ類は、厚岸湖内で採食した水域由来生産物を自身の体組織に蓄え、地理的に遠く離れた繁殖地と繁殖地までの道筋に物質を供給することになる。内陸から沿岸域まで様々な地理的広がりで行う繁殖を行うカモ類は、沿岸域のみならず内陸にまで海洋由来物質を広範囲に分散させている。このような局所で採餌した物質をさらに広大な地球規模で輸送する広域拡散タイプの例としては、大集団で大規模な渡りを行う多くの水鳥類が当てはまる。もちろんこのタイプの水鳥類の中でコロニー繁殖を行うものは長距離輸送だけでなく、繁殖期には一極集中型の物質輸送も行う。広域拡散の場合では一極集中型の場合と比較して単位面積あたりの海洋物質供給量は圧倒的に少ないため、繁殖地以外の場所では陸上生物への局所的な影響は極めて小さいかもしれない。しかしながら単位面積あたりの負荷が少ないが故に負の影響が出ることなく供給された物質の殆どが陸上生物に利用されているとも考えられる。推測の域を出ないが、結果として大局的には大量の海洋由来物質が供給されるため、付加的な資源として陸上生物に利用されている可能性も排除できない。長距離分散の影響を調べた例はまだないので、様々な側面から研究がなされた後に判断せざるを得ないだろう。

結 論

近年の研究により、水鳥類は沿岸域生態系において予想以上に大量の餌生物を消費していることが明らかにされつつある。例えば Yamamuro et al. (1998)は、汽水湖に飛来する潜水ガモ類で一日当たり 3.5 t のシジミを消費

することを報告している。本研究により、厚岸湖でも水鳥類が大量の海洋生産物を消費し、陸上へ輸送している可能性が示唆された。これらのことは、水域からの水域生産物の搾取と陸域への物質輸送に対する水鳥類の寄与は大きいことを意味しているのかもしれない。そしてこのことは、陸域と水域間の相互作用の理解には、従来から強調されてきた物理的プロセスだけでなく、動物による物質輸送といった生物学的プロセスの解明も不可欠であることを示唆しているだろう。

また、水鳥類の海洋から陸域への物質輸送形態は大きく分けて2つあり、一つは繁殖期に繁殖地へ集中させる短距離輸送と、もう一つは非繁殖期に越冬地と繁殖地間で行う長距離輸送があることが明らかになった。そしてそれぞれの輸送形態が季節的に入れ替わり、この輸送形態の季節変化によって海洋と陸域の生物群集に及ぼす影響が季節的に異なる可能性が示唆された。短距離分散の場合は殆どの場合海洋由来生産物の一極集中が生じるので、大量の海洋由来物質が陸上生物にすべて利用されず、幾分かは生物に利用されることなく蓄積していると思われる。一方で長距離輸送の場合は単位面積あたりの海洋由来物質供給量は少ないが広範囲に拡散させることによって地球規模の物質循環に関与している可能性がある。また、温帯域と極域付近間を渡ることから、より高い生産性を持つ地域から低い生産性の陸域へ物質を流入させているとも考えられる。従って、短距離分散は栄養塩を陸上に蓄積する役目、長距離分散は栄養塩を陸上へ回帰、拡散させる役目を担っているのかもしれない。

さらに、水域から陸域への物質流入における短距離輸送と長距離輸送間での顕著な違いは、短距離輸送は間接的に陸域から水域への物質流入に対して少なからず影響を及ぼしている可能性があることであろう。例えば一極集中型のアオサギは採餌水系の集水域内でコロニーを形成するため、アオサギによる水域からの物質流入量が集水域内の植生に影響を与え、植生の変化によって集水域か

ら水域への物質流入が変化することが推測される。一方で、陸域からの物質流入も間接的に水域から陸域への物質流入に影響を及ぼしている可能性も考えられる。厚岸湖内の予備調査の結果では、水鳥類は水域食物網の中でもテトライタスと海草(海藻)起源の食物連鎖から餌生物の殆どを搾取していたこと、テトライタスや海草(海藻)類は陸域からの流入する栄養塩や無機・有機残渣の影響を強く受けていたことが推察された。従って、陸域－水域生態系間相互作用の理解のためには、1) 陸域と水域相互の物質流入が相互の生態系に及ぼす影響を調べると同時に、2) それらにかかるフィードバック機構を解明することが必要であろう。これら二つのプロセスに果たす水鳥類の役割を確認することによって、水域－陸域間相互作用に果たす水鳥類の影響の全貌が明らかになると考えられる。

引用文献

- Anderson, W. B. and G. A. Polis. 1999. Nutrient fluxes from water to land: seabirds affect plant nutrient status on Gulf of California islands. *Oecologia* 118: 324-332.
- Anonymous-a. 2003. 厚岸水鳥観察館周辺鳥類リスト. 厚岸水鳥観察館, 厚岸町.
- Chapin III, F. S., E. S. Zavaleta, V. T. Eviner, R. L. Naylor, P. M. Vitousek, H. L. Reynolds, D. U. Hooper, S. Lavorel, O. E. Sala, S. E. Hobbie, M. C. Mack, and S. Diaz. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405: 234-242.
- Carpenter, S. R., N. F. Caraco, D. L. Correll, R. W. Howarth, A. N. Sharpley, and V. H. Smith. 1998. Non-point pollution of surface waters with phosphorus and nitrogen. *Ecological Applications* 8: 559-568.
- Collar, N. J., A. V. Andreev, S. Chan, M. J. Crosby, S. Subramanya, and A. Tobias. 2001. Threatened Birds of

- Asia: the birdlife international red data book Part A. Birdlife International, Cambridge, UK.
- Cooper, J. 1980. Energetic requirements for maintenance of a captive juvenile Great White Pelican. *Cormorant* 8: 17-19.
- Elton, C. 1927. *Animal Ecology*. Sidgwick and Jackson Press, London, UK.
- Evans, P. G. H. and Nettleship, D. N. 1985. Conservation of the Atlantic Alcidae. In *The Atlantic Alcidae* (ed. D. N. Nettleship and T. R. Birkhead), pp. 428-487.
- Feunteun, E., and L. Marion. 1994. Assessment of Gray Heron predation on fish communities: the case of the largest European colony. *Hydrobiologia* 278: 324-344.
- Furness, R. W., and J. Cooper. 1982. Interactions between breeding seabird and pelagic fish populations in the Southern Benguela region. *Marine Ecology Progress Series* 8: 243-250.
- Gillham, M. E. 1960. Destruction of indigenous heath vegetation in Victorian sea-bird colonies. *Australian Journal of botany* 8: 277-317.
- Goni, M. A., K. C. Ruttenberg, and T. Eglinton. 1997. Sources and contribution of terrigenous organic carbon to surface sediments in the Gulf of Mexico. *Nature* 389: 275-278.
- Hairston, N., F. Smith, and L. Slobodkin. 1960. Community structure, population control and competition. *American Naturalist* 94: 421-425.
- Higuchi, H., M. Nagendran, Y. Darman, M. Tamura, V. Andronov, M. Parilov, H. Shimazaki, and E. Morishita. 2000. migration and habitat use of oriental white storks from satellite tracking studies. *Global Environmental Research* 4: 169-182.
- Hilderbrand, G. V., T. A. Hanley, C. T. Robbins, and C. C. Schwartz. 1999. Role of brown bears (*Ursus arctos*) in the flow of marine nitrogen into a terrestrial ecosystem. *Oecologia* 121: 546-550.
- Hori, M., and T. Noda. 2002. Spatio-temporal variation of avian foraging in the rocky intertidal food web. *Journal of Animal Ecology* 70: 122-137.
- 堀 正和・野田隆史・上野裕介. 2002. 鳥を介した海から陸への物質供給機構. *月刊海洋* 34: 429-435.
- 飯泉 仁・鈴木健吾. 2002. 厚岸湖生態系における安定同位体比の分布. *月刊海洋* 34: 412-416.
- 伊藤富子・中島美由紀. 2003. サケマスのホッチャレガリ川とその周囲の生態系で果たしている役割—2002 年ごろまでの文献レビュー—. 平成 12~14 年度重点領域特別研究報告書 “森林が河口域の水産資源に及ぼす影響の評価”, 北海道立林業試験場・北海道立中央水産試験場・北海道立水産孵化場, 北海道.
- 亀田佳代子. 2001. 動物を介した生態系間の物質輸送. *化学と生物* 39: 245-251.
- Kendeigh, S. C., V. R. Dol'nik, and V. M. Gravrilov. 1977. Avian energetics. Pages 27-204 in J. Pinowski and S. C. Kendeigh editors. *Granivorous birds in ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Kooyman, G. L., R. W. Davis, J. P. Croxall, and D. P. Costa. 1982. Diving depths and energy requirements of King Penguins. *Science* 217: 726-727.
- Lasiewski, R. C., and W. R. Dawson. 1967. A re-examination of the relation between standard metabolic rate and body weight in birds. *Condor* 69: 13-23.
- Maekawa, S. 1995. Patch selection of the gray heron *Ardea cinerea* under tidal environments. MSc thesis, Hokkaido University, Sapporo, Japan.
- Mathiasson, S. 1973. A moulting population of nonbreeding mute swan,s with special reference to flight feather moult, feeding ecology and habitat

- selection. *Wildfowl* 24: 43-53.
- 向井 宏. 2002. 森と海の相互作用. *月刊海洋* 34:389-395.
- 向井 宏・飯泉 仁・岸 道郎. 2002. 厚岸湖水系における定常時と非定常時における陸域からの物質流入. *月刊海洋* 34: 449-457.
- 門谷 茂. 2003. 北海道沿岸海域の生物生産と環境. 第34回北洋研究シンポジウム講演要旨集: 1-4,水産海洋学会.
- Oka, N., and H. Hamasoto. 2001. Nutritional condition and muscular features of wintering long-billed murrelets in Japan. *The Condor* 103: 874-878.
- Oka, N., M. Yamamuro, J. Hiratsuka, and H. Satoh. 1999. Habitat selection by wintering tufted ducks with special reference to their digestive organ and to possible segregation between neighboring populations. *Ecological Research* 14: 303-315.
- Oksanen, L., S. D. Fretwell, J. Arruda, and P. Niemela. 1981. Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity. *American Naturalist* 118: 240-261.
- Piersma, T., and A. Lindstorm. 1997. Rapid reversible changes in organ size as a component of adaptive behaviour. *Trends in Ecology and Evolution* 12:134-138.
- Polis, G. A. 1999. Why are parts of the world green? Multiple factors control productivity and the distribution of biomass. *Oikos* 86: 3-15.
- Polis, G. A., and S. D. Hurd. 1996. Allochthonous input across habitats, subsidized consumers and apparent trophic cascades : examples from the ocean-land Interface. Pages 275-285 in G.A.Polis and K.Winemiller, editors. *Food Webs: Integration of Patterns and Dynamics*. Chapman Hall, New York, USA.
- Polis, G. A, and D. Strong. 1996. Food web complexity and community dynamics. *American Naturalist* 147: 813-846.
- Polis G. A., R. D. Holt, B. A. Menge, and K. O. Winemiller. 1996. Time, Space, and Life history: influence on Food webs. Pages 435-460 in G. Polis, and K. Winemiller, editors. *Food Webs: Integration of Patterns and Dynamics*. Chapman and Hall, New York, New York, USA.
- Polis, G. A., W. B. Anderson, and R. D. Holt. 1997. Towards an integration of land scape and food web ecology: the dynamics of spatially subsidized food webs. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28: 289-316.
- Quay, P. D., B. Tilbrook, and C. S. Wong. 1992. Oceanic uptake of fossil fuel CO₂: Carbon-13 evidence. *Science* 256: 74-79.
- Sabo, J. L., and M. E. Power. 2002. River-watershed exchange: effects of riverine subsidies on riparian lizards and their terrestrial prey. *Ecology* 83: 1860-1869.
- Sanchez-Pinero, F., and G. A. Polis. 2000. Bottom-up dynamics of allochthonous input: direct and indirect effects of seabirds on islands. *Ecology* 81: 3117-3132.
- Supanwanid, C., J. O. Albersen, and H. Mukai. 2001. Methods for assessing the grazing effects of large herbivores on seagrasses. Pages 293-312 in F. T. Short and R. G. Coles, editors. *Global seagrass research methods*. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.
- Tilman, D. 1999. Global environmental impacts of agricultural expansion: the need for sustainable and efficient practices. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA* 96: 5995-6000.

上野裕介・野田隆史・堀 正和. 2002. アオサギによる
海洋から陸域への物質輸送が林床の生物群集に及ぼ
す影響. 月刊海洋 34: 436-441.

Winemiller, K. O., and G. A. Polis. 1996. Food webs: What
do they tell us about the world? Pages 1-22 in G. Polis,
and K. Winemiller, editors. Food Webs: Integration of
Patterns and Dynamics. Chapman and Hall, New York,
New York, USA.

Wootton, J. T. 1991. Direct and indirect effects of nutrients
on intertidal community structure: variable
consequences of seabird guano. *Journal of
Experimental Marine Biology and Ecology* 73: 981-991.

Yamamuro, M., N. Oka, and J. Hiratsuka. 1998. Predation
by diving ducks on the biofouling mussel *Musculista
senhousia* in a eutrophic estuarine lagoon. *Marine
Ecology Progress Series* 174: 101-106.

付録1. 確認された各鳥の厚岸湖内餌メニューの詳細.

鳥の種	餌メニュー	餌種リスト
オジロワシ	他の鳥種の雛 他の鳥種の幼鳥・成鳥	アオサギ, オオセグロカモメ オオハクチョウ・オナガガモ
オオワシ	他の鳥種の幼鳥・成鳥	オオハクチョウ・オナガガモ
アオサギ	魚類 (タウエガジ科) 魚類 (ゲンゲ科) 魚類 (ニシキギンボ科) 魚類 (ハゼ科) 魚類 (カジカ科) 魚類 (クチバシカジカ科) 魚類 (トゲウオ科) 魚類 (カレイ科) 魚類 (ニシン科) 甲殻類 (エビジャコ科) 甲殻類 (テナガエビ科) 甲殻類 (アナジャコ科) 甲殻類 (タラバエビ科) 甲殻類 (モエビ科)	ムロランギンボ, ガジ ナガガジ ハコダテギンボ, タケギンボ ビリンゴ, ヘビハゼ シモフリカジカ, オクカジカ イソバテング イトヨ トウガレイ ニシン エビジャコ スジエビ類の一種 アナジャコ ホッケイエビ, スナエビ ツノモエビ
ユリカモメ・ウミネコ	魚類 (シラウオ科) 魚類 (トゲウオ科)	シラウオ イトヨ
キンクロハジロ・スズガモ・ ホシハジロ・ホオジロガモ	二枚貝類 (マルスダレガイ科) 二枚貝類 (オオノガイ科) 二枚貝類 (シオサザナミ科) 二枚貝類 (ニッコウガイ科) 二枚貝類 (チドリマスオ科) 甲殻類 (エビジャコ科) 海藻類 (アオサ科)	アサリ, エゾヌノメアサリ, ヒメマスオガイ エゾマスオ ケショウシラトリ チヨノハナガイ エビジャコ アナアオサ (ホオジロガモのみ)
オオハクチョウ	海草類 (アマモ科) 海藻類(アオサ科)	アマモ, コアマモ アナアオサ
オナガガモ・マガモ・カルガモ	水草類 (ヒルムシロ科) 水草類 (イトクズモ科) 海草類 (アマモ科) 海藻類 (アオサ科)	ヒロバノエビモ イトクズモ コアマモ アナアオサ