

平成 22 年度 霧多布湿原学術研究助成報告書

亜寒帯汽水湖における渡り鳥の排泄による栄養塩再生の解明

北海道大学大学院 環境科学院
関口 郁恵

目次

第1章	緒言	・・・	1
第2章	火散布沼における渡り鳥の食物解析		
1.	目的	・・・	4
2.	方法	・・・	5
	2.1 調査域・調査地点		
	2.2 試料採取		
	2.3 処理・分析		
3.	結果	・・・	7
	3.1 目視観察		
	3.2 排泄物の炭素及び窒素安定同位体比		
	3.3 排泄物の顕微鏡観察		
	3.4 オオハクチョウ (<i>Cygnus cygnus</i>) の炭素及び窒素安定同位体比と消化管内容物		
4.	考察	・・・	9
	4.1 火散布沼におけるスズガモ (<i>Aythya marila</i>) の食性		
	4.2 火散布沼におけるオオハクチョウ (<i>Cygnus cygnus</i>) の食性		
第3章	火散布沼における渡り鳥の摂餌量・排泄量推定		
1.	目的	・・・	11
2.	方法	・・・	12
	2.1 観察及び試料採取		
	2.1.1 目視観察		
	2.1.2 試料採取		
	2.1.3 飼育実験		
	2.2 処理・分析		
	2.3 計算方法		
	2.3.1 炭素・窒素及びリン換算摂餌量		
	2.3.2 炭素・窒素及びリン換算排泄量		
3.	結果	・・・	15
	3.1 渡り鳥の個体数分布・変動		
	3.2 排泄物試料及び生物試料の炭素・窒素及びリン含有量		
	3.3 オオハクチョウ (<i>Cygnus cygnus</i>) の摂餌量・排泄量		

3. 4	スズガモ (<i>Aythya marila</i>) の摂餌量	
4.	考察	・・・ 18
4. 1	渡り鳥にとっての火散布沼の環境	
4. 2	複数のアプローチによる摂餌量の違い	
4. 3	冬期の炭素・窒素及びリン換算摂餌量・排泄量	
第4章	排泄物分解による栄養塩再生	
1.	目的	・・・ 22
2.	方法	・・・ 22
2. 2	実験方法	
2. 3	処理・測定方法	
3.	結果	・・・ 23
3. 1	現場実験	
3. 2	実験室実験	
4.	考察	・・・ 24
4. 1	無機態窒素の溶出・再生産	
第5章	総論	・・・ 26
謝辞		・・・ 27
引用文献		・・・ 28

第1章 緒言

沿岸浅海域は生物生産性が高く、単位面積あたりの一次生産量は外洋の約2~5倍、魚類生産では全海洋の50%を担っている(Ryther 1969)と言われ、人類の漁業活動においても重要な海域であることが知られている。しかし沿岸域は人間活動の影響を受けやすく(Nixon 1995)、1980年代以降富栄養化による赤潮の発生など、日本では高度経済成長の代償として沿岸域の環境悪化が深刻な問題となっている(門谷 2006)。また、この経済発展により沿岸域の埋め立て等による開発は著しく、湿地・干潟の減少により鳥類や底生生物をはじめ多くの海洋生物の生息環境が急激に減少し、その結果沿岸域における漁業生産の低下を招いた。

今後このような自然環境を少しでも保全し、さらに環境修復及び持続可能な沿岸域利用を行っていくためには、指標となりうる本来あるべき自然生態系の構造を知る必要がある。しかし沿岸域は、多くの基礎生産者が存在すると共に、陸域や外洋域の影響を受け、浮遊および底生系からなる複雑な生態系構造を有しており、これまでその構造を解明することは困難であった。そこで本研究では、沿岸域の生態系構造を把握するために、親生物元素の物質循環、特に食物網におけるエネルギーフローを解明することを目的とし、様々な環境諸因子と共に、とりわけ沿岸生態系における高次栄養段階者である鳥類に着目する。

海洋生態系・食物網において鳥類は高次栄養段階者であり、その餌生物である二次生産者、さらに基礎生産者に影響を及ぼしていることが予想される。生物生産過程の一つとして、摂餌に関しては、アサリ (*Ruditapes philippinaum*) など食用二枚貝である水産資源やホトトギスガイ (*Dreissena polymorpha*) をガンカモ類が捕食する「食害」を、底生生物の現存量変化から定量化した報告例 (Yamamuro *et al.* 1998; Hamilton *et al.* 1994; Lewis *et al.* 2007) やガンカモ類の捕食における殻長選択に関する研究 (Hamilton *et al.* 1999) がなされてきた。また火散布沼に近い厚岸湖においても水鳥類のベントス採餌量推定が行われている(堀・長谷川 2005)。一方排泄に関しては、乾燥地帯・熱帯域において、窒素質・リン酸質を多量に含有する海鳥の排泄物が化石化し、固形肥料「グアノ」として古くから利用されてきた。このように鳥類の排泄物には高い窒素・

リンが含有するために、閉鎖水域におけるガンカモ類を代表とする渡り鳥の排泄による栄養塩負荷や水質悪化が懸念され、その評価が試みられてきた (Manny *et al.* 1994, 黄 磯部 2007, 中村ほか 2008)。また、鳥類は陸上生態系と海洋生態系を繋ぎ、人間と同様に系外へ物質輸送する役割を果たしている。これまでも極地帯におけるペンギン類に関する研究 (Burger *et al.* 1978) やアオサギ (*Ardea cinerea*) 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 (上野ほか 2002) が報告されてきた。しかし、沿岸生態系における親生物元素の循環の観点からガンカモ類の摂餌・排泄の定量的評価をした知見は極めて乏しい。

本研究の調査対象域である火散布沼は、1955年に指定された厚岸道立自然公園(総面積 21000 ha)内にあり、環境省の「日本の重要湿地 500 選」にも選定されている。また日本国内に限らず国際的評価も高く、1993年6月に日本で5番目に「特に水鳥の生息地として国際的に重要な湿地に関する条約(通称 ラムサール条約)」に登録された霧多布湿原(総面積 2504 ha)に含まれている。同様に周辺の厚岸湖・別寒辺牛湿原、藻散布沼もラムサール条約登録されており、この北海道東部は国政・地方行政によっても自然環境が保持されている。

ラムサール条約調査報告書によると、火散布沼がラムサール条約登録湿地に選定された理由として、国の天然記念物で絶滅危惧Ⅱ類であるタンチョウ (*Grus japonensis*) の繁殖地やオジロシ (*Haliaeetus albicilla*)・オオワシ (*Haliaeetus pelagicus*) といった猛禽類の飛来地ということに限らず、ハクチョウや様々なカモ類といったいわゆるガンカモ類の越冬地であることが挙げられている。ガンカモ類は毎年10月頃から、ロシア連邦・シベリア地方の繁殖地から越冬するために日本へ渡り始めるが、火散布沼にも10月中旬頃から4月頃まで越冬個体が生息する。

一方、火散布沼では漁業活動も行われている。干潟域ではアサリ漁が行われており、その密度及び生物量は年間を通じて 8,000 individual/m² 及び 10 kg wet weight/m² の高水準を維持している (Komorita *et al.* 2009 and 2010)。また湖奥ではカキ、湖口ではウニの養殖業などが行われ、その年間漁獲量はそれぞれ 3 t, 35 t にのぼる (平成 21 年度：散布漁業^{たば}共同組合)。

さらに、近年沿岸域の開発による破壊で日本国内の分布が減少し、底生生物から魚類まで幅広い生物の生息環境として注目され、保全・復元活動が活発に実施されているアマモ場が湖内に存

在している。火散布沼では湖奥から湖中央部にかけてコアマモ (*Zostera japonica*) 群落、潮流が速い湖口周辺ではアマモ (*Zostera marina*) が主に分布している (国土地理院 2004)。このような有史以来保持されてきた自然生態系と漁業活動が行われているラムサール条約登録湿地において、高次栄養段階生物である鳥類 (水鳥) による摂餌と排泄の生物生産過程は、何らかの影響を与えていると推測される。

そこで本研究では、様々な環境諸因子の時空間変動を把握すると共に、亜寒帯汽水湖における親生物元素 (炭素・窒素及びリン) の循環過程に冬季生息する渡り鳥が与える影響を評価することを目的とした。

第2章 火散布沼における渡り鳥の食性解析

1. 目的

生態系構造及び食物網の解明には、生物間の捕食・被捕食関係を明らかにすることが重要である。また鳥類に関しては、餌生物を特定することにより初めて各生物の摂餌量を見積もることが可能となり、物質循環を定量する上で必要不可欠な情報である。

鳥類の食性解析は古くから研究されており (Swanson and Bartonek 1970)、主に補殺による食道及び前胃内容物といった消化管内容物の解析が主流となっていた。しかし、日本国内でこの従来の方法で行うには問題がある。それは、採食行動を確認した個体を確実に、統計処理が可能な個体数を一度に捕獲することは難しいこと、また生態系において相対的に個体数の少ない鳥類を補殺することは動物愛護の観点から率先して行われにくいということである。

そこで炭素及び窒素安定同位体比の測定が有効な手段として挙げられる。安定同位体比測定の利点は、①摂餌された生物ではなく、同化された生物に基づいた食性評価が可能であること、②試料採取が容易で、場合によっては対象となる個体を殺さずに試料が採取できること、③試料の採取方法によっては短期及び長期的食性変動について情報が得られるということである。

炭素安定同位体比は、一般的に捕食者の値は被食者（餌）の値に類似する傾向を示し、それらの同位体比の差が0~1‰高くなることが知られている (DeNiro and Epstein 1978)。また、窒素安定同位体比に関しては、その差は一般的に3~5‰高くなる (Minagawa and Wada 1984)。

本章では、従来の研究から判明している食物源を踏まえ、更に複数のアプローチを用いることで、鳥類の摂餌量を定量化する前提として、火散布沼で越冬する鳥類の餌生物を特定することを目的とした。今回は炭素及び窒素安定同位体比解析、鳥類の採食行動の目視観察、そして排泄物の顕微鏡観察を行った。

2. 方法

2.1 調査域・調査地点

本研究の調査対象域である火散布沼は、北海道東部厚岸郡浜中町に位置し（北緯 43 度 2 分 31，東経 145 度 1 分 5）、面積 3.56 km² の道東沿岸流の影響を受ける汽水湖である（元田 1950，国土地理院 2006）。水深が非常に浅く（平均水深 1 m，最大水深 2 m）、沼の南東端から長さ 1.5 km、最低幅 50 m の水路を通して太平洋と繋がっているという特徴がある（北海道環境科学研究センター 2005）。降雨時に数本の沢が出現するが、平常時は河川からの淡水流入が極めて小さいと考えられる。また集水域は主に葦などの植生に覆われた湿地と森林であり、人間活動の影響は限られている。火散布沼では太平洋の潮位変動に伴う潮汐運動があり、大潮干潮時には湖面積の約 5.3%にあたる約 0.19 km² の干潟が干出する。干潟面積の約 3 割は主に湖口部に位置する天然干潟が占める。残りのおよそ 7 割は 1987～2001 年に造成された人工干潟である。冬期（11 月～3 月）には厳しい気候によりしばしば湖中央から奥部にかけて海水面が結氷する特徴を有する（元田 1950）。このような特徴を持つ火散布沼の潮下帯において 16 の調査地点（St. 0～15）及び潮間帯において 3 つの調査地点（St. A, B, F）を設定した（Fig. 1）。

2.2 試料採取

目視観察は、2009 年 1,11 月の日中に火散布沼の岸壁で望遠鏡（Nikon, 60 ×）と双眼鏡（Nikon, 8 ×）を用いて行い、可能な限り鳥類が採食した生物をデジタルカメラ及びビデオカメラで記録した。

炭素及び窒素安定同位体比測定のために、鳥類の排泄物試料及び餌源と推定される海洋生物試料を採取した。排泄物試料は発見次第、湖岸・船着場、結氷した火散布沼氷上もしくは水柱で採取した。湖岸・船着場、氷上では排泄されてから比較的時間が経過していないと推定される排泄物を選び、デジタルカメラで撮影した後スパチュラを用いてファルコンチューブに採取した。水柱ではアクリルコアを用いて堆積物・水柱ごと採取し、陸上で排泄物のみをスパチュラで採取した（Fig. 2）。採集した排泄物試料は速やかに凍結保存した。鳥類の排泄物には高病原性鳥イン

フルエンザウイルスが保有されている可能性もあるので、慎重に取り扱うよう考慮した (e.g. 厚生労働省)。生物試料は餌源と推定され火散布沼で最も生物量が多い大型海草類であるアマモ (*Zostera marina*) 及びコアマモ (*Zostera japonica*) と懸濁物食二枚貝であるアサリ (*Ruditapes philippinarum*) を、地点を考慮せず湖内において直接手で採取した。

また、2009年11月に船着場で回収したオオハクチョウ (*Cygnus cygnus*) の自然死亡個体から消化管内容物 (食道及び砂嚢に取りこまれていた生物試料)・血液・筋肉組織を採取した。消化管内容物に関しては、ピンセットでほぐし、餌生物の種同定を行った。

2.3 処理・分析

生物試料は凍結乾燥しメノウ製乳鉢で粉末状にすり潰してから、 ^{12}C を多く含む脂質 (DeNiro and Epstein 1978) を除去する脱脂処理を行った。粉末をクロロホルム:メタノール混合液 (2:1) に1昼夜浸し、再び乾燥させた。

アサリの貝殻試料として、肉食部をピンセット等で除去した殻のみを凍結乾燥し、フードプロセッサもしくはメノウ製乳鉢で粉末状にすり潰した。 $\delta^{13}\text{C}$ 測定用に、1N塩酸に一昼夜浸した後、遠心分離し上澄み液を除去したのち蒸留水を加え、再び遠心分離処理した。この作業を3回繰り返し凍結乾燥させた。

排泄物試料は実体顕微鏡で目視観察をした後、凍結乾燥した。メノウ製乳鉢で粉末状にすり潰した試料約5 mgを1.4 mlクロロホルム:メタノール混合液 (1:1) に浸し、遠心分離処理した。この作業を4回繰り返し凍結乾燥した後、貝殻試料と同様に塩酸処理を施した (Kuwae *et al.* 2008)。

以上のように処理された各試料は元素分析計 (Thermo Quest, NC2500) に接続された質量分析計 (Thermo Quest, DELTA plus) により炭素及び窒素安定同位体比 ($\delta^{13}\text{C}$ ・ $\delta^{15}\text{N}$) を測定した。全ての同位体値は下式の通り、標準物質からの相対千分率で表示した。

$$\delta X = (R_{\text{sample}} / R_{\text{standard}} - 1) \times 1000 (\text{‰})$$

Xは ^{13}C または ^{15}N 、Rは $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ もしくは $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ 比であり、標準物質は炭素では Pee Dee Belemnite (PDB)、窒素では大気である。なお、使用機器の分析誤差は0.2 ‰以内であった。

3. 結果

3.1 目視観察

ベントス食性鳥類に関して、干潮時に干潟上 (St. A, B) でスズガモ (*Aythya marila*) は、アサリ (*Ruditapes philippinarum*) を捕食していた。湖底まで潜水してアサリを嘴で掴み、潜水後飲み込みやすいように、嘴中での向きを変えている行動が観察された。ホオジロガモ (*Bucephala clangula*) は人間を避ける傾向にあり、観察地点から遠くで潜水して捕食している様子が見られたが、餌生物を確認することができなかった。植物食性鳥類に関しては、オオハクチョウ (*Cygnus cygnus*)、オナガガモ (*Anas acuta*)、ヒドリガモ (*Anas penelope*) が観察された。オオハクチョウは、アマモ (*Zostera marina*) を摂餌している様子がよく観察されたが、海藻類であるアナアオサ (*Ulva pertusa*) を摂餌している時もあった。またオナガガモ及びヒドリガモは、水上で海藻類を摂餌している様子が観察されたが、餌生物の種の特定までは至らなかった。またオナガガモに関しては、陸上付近の湿地でも捕食している様子が見られた。

3.2 排泄物の炭素及び窒素安定同位体比

排泄物の炭素及び窒素安定同位体比 ($\delta^{13}\text{C} \cdot \delta^{15}\text{N}$) は全体で分布範囲が $\delta^{13}\text{C}$ で -24.66 ~ -0.589 ‰、 $\delta^{15}\text{N}$ で 1.86 ~ 7.46 ‰であった (Table1)。スズガモ及びベントス食性鳥類の排泄物の $\delta^{13}\text{C}$ は1個体 (-7.13 ‰) を除き、平均 -1.09 ± 0.39 ‰ ($n=8$) だったが、 $\delta^{15}\text{N}$ は2.0 ‰付近と7.5 ‰付近で大きく二極化した。オオハクチョウの排泄物の $\delta^{13}\text{C} \cdot \delta^{15}\text{N}$ は、 -8.73 ± 1.49 ‰、 6.20 ± 0.32 ‰ ($n=5$) だったが、同じ植物食性鳥類であるオナガガモは同時期に同じ地点で採集したにも関わらず、 $\delta^{13}\text{C}$ が -24.66 ~ -9.08 ‰と他種よりも個体による差異が大きかった。次に、目視観察ができ今回測定した餌生物と梶原 (2004) が測定した火散布沼に現存する植物の δ

$^{13}\text{C} \cdot \delta^{15}\text{N}$ の結果を排泄物と比較すると (Fig. 3)、排泄物と餌生物の値はほぼ同程度を示した。オオハクチョウの排泄物はアマモの値とほぼ一致しており、スズガモ及びベントス食性鳥類の排泄物試料の半数はアサリの値と近い $\delta^{13}\text{C} \cdot \delta^{15}\text{N}$ を示した。オナガガモは、個体によって陸域性植物もしくは海洋性植物を採食したため、 $\delta^{13}\text{C}$ の違いが生じたと考えられる。

3.3 排泄物の顕微鏡観察

スズガモ及びベントス食性鳥類の全ての排泄物には、細かく破碎されたアサリの貝殻と粒径 1 mm 程度の砂利が多数含まれていた (Fig. 4)。オオハクチョウの排泄物からはアマモが観察されたが、他の植物食性鳥類の排泄物は、消化によってすり潰されており植物の原型を留めておらず、種同定ができなかった。

3.4 オオハクチョウ (*Cygnus cygnus*) の炭素及び窒素安定同位体比と消化管内容物

オオハクチョウの消化管内容物、血液、筋肉組織及び排泄物の炭素及び窒素安定同位体比 ($\delta^{13}\text{C} \cdot \delta^{15}\text{N}$) を Table 2 及び Fig. 5 に示した。摂食直後の食道内にあったアマモの葉条部の $\delta^{13}\text{C} \cdot \delta^{15}\text{N}$ は、火散布沼で採取し付着珪藻を除去したアマモの葉条部よりそれぞれ-1.8 ‰、4.0 ‰低くなった。また、食道と砂嚢でのすり潰し前・後と消化が進むにつれて、 $\delta^{13}\text{C}$ は大幅に低下したが、 $\delta^{15}\text{N}$ はあまり変化しなかった。脱脂処理する前に蒸留水で洗浄した消化管内容物と未洗浄のものの $\delta^{13}\text{C} \cdot \delta^{15}\text{N}$ は、未洗浄の消化管内容物試料がより低い値を示した。血液と筋肉組織の $\delta^{13}\text{C}$ は同値で、 $\delta^{15}\text{N}$ はわずかに血液の方が高かった。

消化管内容物に関して、食道中にはアマモが含まれており (Fig. 6a)、砂嚢のすり潰し前の試料には陸上シダ植物であるスギナ (*Equisetum* sp.) の孢子茎 (ツクシ) も観察された (Fig. 6b)。すり潰し後の試料は同じくスギナと推定される植物が見られた (Fig. 6c)。

4. 考察

4.1 火散布沼におけるスズガモ (*Aythya marila*) の食性

スズガモ、キンクロハジロ (*Aythya fuligula*) のようなベントス食性の潜水性カモ類であるハジロ属は、二枚貝を丸呑みし、砂嚢内の筋肉で貝殻ごとすり潰すことで、肉食部を消化し体内へ栄養として吸収する。そのため、スズガモの排泄物からアサリの貝殻が観察されたことは、スズガモがアサリを捕食していた証拠に他ならない。そして炭素及び窒素安定同位体比の結果に関して、アサリの貝殻の $\delta^{13}\text{C}$ は、ほぼスズガモ及びベントス食性鳥類の排泄物試料の値と一致していた。しかし排泄物試料の $\delta^{15}\text{N}$ は二極化し、アサリの貝殻の $\delta^{15}\text{N}$ よりも低い個体もあった。この原因として考えられるのは、尿成分である。鳥類は主に尿酸を主体として尿素・アンモニアなどを糞と一緒に排泄するが、この尿成分は体内で代謝されて同位体分別の影響を受けている成分である。今回は、この尿成分を除去するための脱尿酸処理を行うことで、尿成分を除去した排泄物(糞)の $\delta^{13}\text{C} \cdot \delta^{15}\text{N}$ は、実際摂取した餌生物の $\delta^{13}\text{C} \cdot \delta^{15}\text{N}$ と一致すると仮定していた (Kuwaie *et al.* 2008)。これは摂取した餌生物が消化・吸収される過程で同位体分別が起きないという前提がある。一般的に、同位体分別は脱アミノ反応など体内における代謝時に起こるため (B. Fly 2006; 南川・吉岡 2006)、消化器官における高分子有機物に伴う同位体分別は起きないという前提はもっともである。しかし、今回はこの仮定に当てはまらない結果が出た。原因は不明であるが、脱尿酸処理が不十分であった可能性がある。しかし、火散布沼における採食行動観察、排泄物の顕微鏡観察、炭素及び窒素安定同位体比の結果を統合的に考えると、火散布沼で越冬するスズガモの主要な餌生物はアサリであると断定できるだろう。

4.2 火散布沼におけるオオハクチョウ (*Cygnus cygnus*) の食性

オオハクチョウの排泄物の炭素及び窒素安定同位体比 ($\delta^{13}\text{C} \cdot \delta^{15}\text{N}$) は、アマモとほぼ同値を示しており、排泄物の顕微鏡観察からもアマモを捕食していたことになる。しかし、自然死亡個体の消化管内容物には、アマモだけではなく、スギナも含まれていた。これは、従来考えられ

てきたオオハクチョウの食性と矛盾しない。犬飼 (1942) は、北海道に生息するオオハクチョウを 164 個体解剖し、消化管 (主に砂嚢) 内容物を調べた。その結果は 70 個体の消化管内は空で、36 個体はアマモの根部及び地下茎、14 個体はイヌスギナ (*Equisetum palustre* L.) の根部及び地下茎、残りはガマ (*Typha latifolia*)、トクサ (*Equisetum hyemale* L.)、ツルヨシ (*Phragmites japonica*)、ヨシ (*Phragmites australis*)、バイカモ (*Ranunculus nipponicus*)、カワゴケ (*Fontinalis hypnoide*) など陸上植物から水中植物まで様々であった。今回の自然死亡個体は、火散布沼周辺の陸地と湖内の複数箇所にて採食したため、消化管ごとに異なる餌生物が含まれていたと考えられる。その結果、 $\delta^{13}\text{C} \cdot \delta^{15}\text{N}$ も食道内容物ではアマモが、砂嚢内容物ではスギナがそれぞれ値に反映して消化管ごとで異なる $\delta^{13}\text{C} \cdot \delta^{15}\text{N}$ を示したのであろう。

今回の結果から火散布沼で越冬するオオハクチョウはアマモとスギナを採食していることは明らかである。しかし、排泄物の $\delta^{13}\text{C} \cdot \delta^{15}\text{N}$ と顕微鏡観察の結果からアマモを採食している個体が多いこと、そして冬季は降雪により陸上に植生しているスギナが雪下に入り、採食できない可能性が高いことから、冬季の火散布沼におけるオオハクチョウの主要な餌生物はアマモと結論づけた。

第3章 火散布沼における渡り鳥の摂餌量・排泄量推定

1. 目的

海洋生態系、特に沿岸浅海域の生態系において鳥類は様々な種の魚類や底生生物を大量に捕食し、沿岸域食物網の最高次栄養段階者の位置を占めている。近年、鳥類のような群集間を移動する生物が生物群集の維持機構に対し、大きく影響を与える場合があることがわかり (Polis *et al.* 1996)、さらに実際に、野外で鳥類による底生生物への捕食圧が測定された結果、その捕食圧は沿岸域の生物群集構造と動態を制御するほど強い場合があることが報告されている (Hamilton 2000)。そのため現在では、生物群集構造と動態の理解のために水鳥類の影響を解明することが求められている (Hamilton 2000)。このような経緯から、エネルギー方程式と観察値による水鳥類の底生生物摂餌量の推定が行われてきた (堀・長谷川 2005)。しかし、野外の鳥類個体数、鳥類の個体重量、及び餌となる底生生物の含有カロリー量を計測するだけで摂餌量を推定するエネルギー方程式では、カロリー要求量と別の側面で採餌量の決定要素となりうる栄養元素 (例えば必須炭素、窒素及びリン量) 要求を無視せざるをえないといった信頼度の低い一面もあると言われている (堀・長谷川 2005)。また、直接観察による摂餌量の推定では底生生物群集に対する量的インパクトは評価できるが、調査域の環境に対する物質循環の観点から評価する質的インパクトについては議論できない。さらに、鳥類の摂餌及び排泄は、別々に評価報告されていることが多く、同じ環境下で一貫した鳥類の生物生産過程に関する知見は極めて少ない。

そこで本章では、親生物元素の循環過程の観点から、火散布沼における鳥類の摂餌及び排泄量を定量化し、亜寒帯汽水湖の物質循環に対する影響を評価することを目的とした。また今回は特に、植物食性鳥類のオオハクチョウ (*C. cygnus*) 及びベントス食性鳥類のスズガモ (*A. marila*) について考察した。

2. 方法

2.1 観察及び試料採取

2.1.1 目視観察

湖内に生息する鳥類の個体数変動を把握するために、2008年12月及び2009年1月、2009年10月から2010年3月まで個体数計測を実施した。原則として日の出直後に連続2～4日間、船上から望遠鏡（Nikon, 60×）と双眼鏡（Nikon, 8×）を用いて計測し、可能な限り種類・分布を記録した。湖内を船で移動する際は、群れと一定の距離を置き、船の航行による刺激で群れが飛ばないように注意した。また、火散布沼に最も近い厚岸郡浜中町内の榊町アマダスにおける観測期間中の気象情報を気象庁ホームページより収集した。

摂餌頻度を調べるために採食行動の観察も行った。火散布沼では厚岸湖と同様に、水鳥類の多くは最干潮前後に岸近くで採餌しており（堀・長谷川 2005）、観察時間は湖内で摂餌を開始してから最干潮までの約2時間を目安とした。観察には望遠鏡とビデオカメラを用い、摂餌した餌の種類と潜水性カモ類に関しては潜水回数及び積算時間を記録した。なお今回は、貝類を嘴に咥えて水中から上がった動作を潜水と定義した。

2.1.2 試料採取

炭素、窒素及びリン含有量を測定するために、湖内で排泄物試料及び餌生物試料を採取した。採集方法は、第3章に準ずる。

2.1.3 飼育実験

オオハクチョウ (*Cygnus cygnus*) の摂餌量・排泄量を実測するために、2010年9月17～30日まで札幌市円山動物園の飼育個体を用いた摂餌量・排泄量測定実験を行った。通常、白鳥池で飼育されているオオハクチョウ1個体をプール付きの屋内展示室に隔離した。火散布沼で採取し凍結保存しておいたアマモ (*Zostera marina*) を解凍した後、食べやすいように包丁で裁断してから湿重量を測定し、毎日定時に飼育個体に給餌した。同時に前日食べ残したアマモを回収し、湿

重量を測定した。排泄物は、アマモを給餌する前に展示室内で回収し、実験室で 60 °C のオーブンで乾燥後、乾重量を測定した。そして、一日当たりの摂餌量と排泄量を求めた。

2. 2 処理・分析

排泄物及び餌生物試料は凍結乾燥しメノウ製乳鉢で粉末状にすり潰してから、全有機炭素及び全窒素 (TOC/N) の測定用サンプルとして、1 N 塩酸 (HCl) を添加し一昼夜静置後、蒸留水を加え遠心分離処理 (3000 rpm×5 min) を施し上澄み液を捨てる作業を 3 回繰り返し、無機態炭素を炭酸塩として除去した。その後再び凍結乾燥し、元素分析計 (Fisons, NA-1500NC) による乾式灰化法にて測定した。

全リン (TP) に関しては、サンプル瓶に精秤した試料をマッフル炉で 500 °C で 2 時間灰化させ、放冷後 1 N 塩酸 (HCl) 10 ml を添加し、1 分間超音波処理を施し、更に 80 °C で保温されたサンドバスで 30 分間抽出した。その後、抽出液を蒸留水で 50 ml に希釈し、一昼夜室温で自然沈殿させた。遠心分離処理 (3000 rpm×5 min) した上澄み液 1 ml を蒸留水で 20 ml に定容した後、分解溶液中の全リン (TP) をリン酸塩として比色定量した (Menzel and Corwin 1965)。

2. 3 計算方法

2. 3. 1 炭素・窒素及びリン換算摂餌量

本研究では、第 2 章の結果に基づき、オオハクチョウは火散布沼に現存するアマモのみを、スズガモは、アサリのみを摂餌したと仮定した。

オオハクチョウの摂餌量は以下のように求めた。

$$F(d) = F(S) \times (100 - zW) / 100$$

$$F(X) = Z(X) \times F(d) / 1000$$

$F(d)$: 1日当たりの乾燥重量摂餌量 (g dry weight /individual /day)

$F(S)$: オオハクチョウの1日当たりのアマモの湿重量摂餌量 (g wet weight /individual /day)

$F(X)$: 1日当たりの X (炭素、窒素またはリン) 換算摂餌量 (g /individual /day)

zW : アマモの含水率 (%) (梶原 2007)

$Z(X)$: アマモの X (炭素、窒素またはリン) 含有量 (mg/g)

また、スズガモの摂餌量は以下のように求めた。

$$F(w) = rW \times A \times T$$

$$F(m) = 0.053 \times F(w) - 0.0115$$

$$F(X) = R(X) \times F(m) / 1000$$

$F(w)$: スズガモの1日当たりのアサリ湿重量摂餌量 (g wet weight /individual /day)

$F(m)$: アサリの肉食部乾燥重量摂餌量 (g dry weight /individual /day) (Komorita *et al.* 2010)

$F(X)$: 1日当たりの X (炭素、窒素またはリン) 換算摂餌量 (g /individual /day)

rW : *R.philippinarum* の平均湿重量

A : スズガモの1時間当たりのアサリの摂餌個体数 (individuals/ hour)

T : スズガモの総摂餌時間 (hour/ day)

$R(X)$: アサリの X (炭素、窒素またはリン) 含有量 (mg/g)

2. 3. 2 炭素・窒素及びリン換算排泄量

オオハクチョウ及びスズガモの排泄量は以下のように求めた。また本研究では、排泄は火散布沼内でのみ行われたと仮定した。

$$E(I) = W(I) \times G / 100 \times 1000$$

$$E(X) = F(I, X) \times E(I) / 1000$$

$E(I)$: 1日当たりの鳥類 I (オオハクチョウまたはスズガモ) の排泄量 (g dry weight / individual / day)

$E(X)$: 1日当たりの X (炭素、窒素またはリン) 換算排泄量 (g / individual / day)

$W(I)$: 鳥類 I (オオハクチョウまたはスズガモ) の体重 (kg)

G : 鳥類の体重に対する1日当たりの排泄量の割合 (%)

$F(I, X)$: 鳥類 I の排泄物の X (炭素、窒素またはリン) 含有量 (mg / g)

3. 結果

3. 1 渡り鳥の個体数分布・変動

火散布沼で確認された水鳥類は渡り鳥と留鳥も含めて計 17 種であった (Table.3)。渡り鳥の個体数は 2009 年 10 月 21 日から 2010 年 3 月 30 日まで不定期に計測したが、複数の種類が高密度に湖内で分布することが多く、種別での計測が困難であったため、ハクチョウ類 (オオハクチョウ) とカモ類として計測し、可能な限り、種類ごとの個体数を記録した。計測中最大でハクチョウ類で 846 羽、カモ類で 7446 羽飛来していた (Fig. 7)。火散布沼ではハクチョウ類に関して、10 月から 11 月中旬にかけて増加し、2 月下旬まで 579 ± 137 個体 (2009 年 10 月 21 日 ~ 2010 年 2 月 16 日) が越冬していたと考えられる。2 月下旬には火散布沼以南から北上してきた個体が一時的に増加するが、3 月に入ると急激に減少した。カモ類に関しては、計測開始以来、10 月下旬

に個体数が最大値に達し、植物食性カモ類がベントス食性カモ類よりも多く飛来した。それ以降は総個体数・植物食性カモ類の個体数は減少し、12月から3月にかけて平均個体数は 704 ± 201 個体（2009年12月8日～2010年3月30日）となり、植物食性カモ類とベントス食性カモ類の割合はほぼ同様であった。また2009年10月23日から2010年1月8日までのハクチョウ類とカモ類の個体数と最低気温は有意な正の相関を示した（Fig. 8）。これは渡りの南下時期である10月から1月上旬にかけて、生息地域の気温が低下すると南下する個体数が増えるということになる。また、2010年1月18～20日や2月15～17日の連続観測している期間に急激に気温が低下すると、個体数が急激に増加した。これは植田（2007）による、低温が生息水域の結氷に関係するためハクチョウ類・カモ類の生息状況に最低気温が影響するという報告に一致する。

また、火散布沼と日本各地の代表的な汽水湖の渡り鳥の傾向を比較するために、ハクチョウ類とカモ類の個体数割合及び湖面積に対する個体数密度を計算した（Table 4; 環境省 緑の国勢調査 第39回ガンカモ類の生息調査 2008年1月13日実施）。この結果から火散布沼における渡り鳥全体に対するハクチョウ類は3年連続で約50%を占めており、他の汽水湖に比べ、多い傾向が見られた。また湖面積に対する渡り鳥の総個体数密度では、道内のラムサール条約登録湿地である亜寒帯汽水湖に比べ、高い傾向にあることがわかった。

3. 2 排泄物試料及び餌生物試料の炭素・窒素及びリン（C/N/P）含有量

排泄物試料は、ベントス食性のカモ類より植物食性のカモ類の炭素及び窒素含有量が高かった（Table 1）。これは、ベントス食性カモ類の排泄物には炭酸カルシウムが主成分である貝殻が多いことから重量当たりのC/N/P含有量が少なく、植物食性のカモ類には未消化で繊維質が残った大型草藻類が含まれていたためだと考えられる。リン含有量に関してはオオハクチョウが最も多かった（ 6.07 ± 3.42 mg, $n=11$ ）。ガンカモ類の排泄物中のC/N/P含有量の違いは、鳥類の種類や生息地域による差よりも食物による差が大きいと報告されており（中村ほか 2009）、今回の結果もそれと一致する。

3.3 オオハクチョウ (*Cygnus cygnus*) の摂餌量・排泄量

オオハクチョウの炭素・窒素及びリン換算摂餌量を求めるにあたって、 $F(S)$ (オオハクチョウの1日当たりのアマモの湿重量摂餌量) に野生個体を飼育実験して算出された文献値 (Mathiasson 1973)、同化効率と餌生物及び排泄物の灰分含率から算出し、エネルギー含有量、基礎代謝量から見積もった摂餌量 (一見 2009)、本研究の飼育実験結果の3つの値を用いて計算した。その結果、Mathiasson (1973) の値は 3600 g wet weight /individual /day、一見 (2009) の値は 6540 g wet weight /individual /day、飼育実験では 777 ± 209 g wet weight /individual /day ($n=6$) となり、一見 (2009) が求めた摂餌量は飼育実験結果の8倍以上となった (Table 5)。

この3つの値を用いて炭素・窒素及びリン換算摂餌量 $F(X)$ を求めると、炭素換算で $37.02 \sim 311.58$ g /individual /day、窒素換算 $3.52 \sim 29.59$ g /individual /day、リン換算で $0.65 \sim 5.51$ g /individual /day となり、エネルギー含有量と基礎代謝量から見積もった値は2つの飼育実験値よりも高く、また両飼育実験においても野生個体と飼育個体によって差異が見られた。

次に排泄量に関しては、飼育実験では排泄後に飼育個体が排泄物を踏みつける、排泄物に多量の砂利が付着したため、1日当たりの排泄量をうまく測定することができなかった。そこで、今回は一般的な鳥類の体重に対する1日当たりの排泄量の割合 (%; G) 2.25 %を用いて計算した (Sanderson and Andeson 1978)。オオハクチョウの体重は、9.5 kg (Kim *et al.* 1996) を用いた。その結果、1日当たりの排泄量は 213.8 g dryweight /individual /day となり、炭素・窒素及びリン換算排泄量はそれぞれ 60.2 ± 16.9 , 5.9 ± 5.1 , 1.3 ± 0.73 g /individual /day ($n=11$) となった (Table 6)。

3.4 スズガモ (*Aythya marila*) の摂餌量・排泄量

火散布沼における摂餌頻度と摂餌したアサリの殻長から、 $F(w)$ (スズガモの1日当たりのアサリの湿重量摂餌量) を求めた (Table 7)。スズガモが St. A において1時間当たり24個体のアサリを採食している様子が観察された。また、スズガモの嘴の長さとの比較及び一見 (2009) の報告により、スズガモは殻長 30 mm 前後のアサリを摂餌していると推測された。冬期 (10月) の火散布沼における殻長 30 mm 前後のアサリの平均湿重量 (貝殻を含む) は 6.03 ± 1.22 g (平均

殻長 30.93 ± 1.73 mm, $n=59$; 関口 未発表) で、摂餌時間が 1 日 7 時間 (堀・長谷川 2005) と仮定すると、 $F(w)$ は 1013 g wet weight /individual /day と見積もられた。次に $F(m)$ (アサリの肉食部乾燥重量摂餌量) は、 53.7 g dry weight /individual /day となった。一見 (2009) はエネルギー含有量、基礎代謝量から見積もったアサリの肉食部湿重量摂餌量を 349 g wet weight /individual /day と報告しており、肉食部の含水率 42.9% (梶原 2007) から乾燥重量摂餌量を求めると、 199.2 g dry weight /individual /day となる。今回の結果は、エネルギー含有量、基礎代謝量から見積もった摂餌量の約 4 分の 1 となった。また、 $F(m)$ から算出された炭素・窒素及びリン換算摂餌量はそれぞれ 24.7 ± 0.84 , 5.8 ± 0.49 , 0.53 ± 0.10 g /individual /day となった。

排泄量はオオハクチョウと同様に求めた (Table 8)。スズガモの体重は 1.0 kg であることから (Feuntaun and Marion 1994)、1 日当たりの排泄量 (貝殻を含む) は 22.5 g dry weight /individual /day となった。そして炭素・窒素及びリン換算排泄量はそれぞれ 2.4 ± 0.50 , 0.20 ± 0.20 , 0.068 ± 0.076 g /individual /day ($n=8$) となった。

4. 考察

4.1 渡り鳥にとっての火散布沼の環境

冬期火散布沼に結氷するにも関わらず、他のラムサール条約登録湿地である亜寒帯汽水湖に比べ、1 月の個体数密度が高く、特に全個体数に対するハクチョウ類の割合が高かった。このような傾向となった要因が 3 点考えられる。第一に火散布沼が住宅密集地などの人的影響が極めて少ない環境であるということである。火散布沼の湖口周辺は、人口 735 人の集落があるものの、鳥類に刺激を与えるような騒音を発生する施設などはない。また、湖奥は森林に囲まれており自然環境が保持されている。第二に、ベントス食性鳥類及び植物食性鳥類の餌資源が豊富である点である。特に、アマモとコアマモ (*Z. japonica*) の沼内総現存量は夏期 (8 月) に 122 tC に達するほどである (濱田 2005)。そのため、餌を巡っての種間競合も起こりづらいと考えられる。そして最後に挙げられるのは、火散布沼の水深が浅い点である。平均水深が 1 m であり、最干潮

時には水深は更に浅くなり、干潟は干出する。オオハクチョウやベントス食性のカモ類は潜水もしくは頭部を水柱に沈めることで底生生物を捕食する。そのため水深が浅ければ、捕食にかかる運動量を抑えることができ、なおかつ容易に餌生物を捕食しやすいという利点が多いと考えられる。以上の要因から火散布沼は面積 3.56 km² と小規模な汽水湖にも関わらず、渡り鳥の越冬に適した環境となっているのだろう。

4. 2 複数のアプローチによる摂餌量の違い

オオハクチョウの飼育実験によって求められた 1 日当たりの摂餌量と Mathiasson (1973) の報告値及びエネルギー含有量、基礎代謝量から見積もった摂餌量 (一見 2009) は、大きな差異があった。まず、飼育実験による摂餌量の直接計測では、飼育実験個体の運動量は野生個体に比べ少ないため、代謝量が低下した結果、摂餌量も少量で十分エネルギーを補えた可能性がある。今回の飼育実験と Mathiasson (1973) が行った実験方法はほぼ同じではあったが、今回用いた個体は動物園の飼育状態になってから 5 年以上経過している個体であり、飼育施設の都合上、風切羽を切断しているため飛翔能力がなくなっていた。そのため、野生個体に比べ運動量及び代謝量が低下していったと考えられる。一方 Mathiasson (1973) は、捕獲した野生個体を 5 個体で実験を行った。自然環境での生息状態に比べ、動物園飼育下では運動量も多少低下すると推測されるが、長期間飼育状態にあった個体よりもその影響は低く、また個体差も考慮して実験している。今回の飼育実験結果と比較すると、Mathiasson (1973) の結果がより信頼性が高いと示唆された。次にエネルギー含有量、基礎代謝量から摂餌量を見積もる際は、1) 鳥類が要求するエネルギーが個体維持のみに利用されているか、2) 使用するエネルギー方程式の仮定は摂餌量推定を行う鳥類に適合しているか詳細に考慮する必要がある (堀 長谷川 2005)。一見 (2009) は、渡り及び越冬中のオオハクチョウを対象にしているため、1) の条件は十分満たしていると考えられる。しかし、2) に関しては詳細な判定をするのは難しく、更にエネルギー方程式では鳥類の基礎代謝量や摂餌した餌のエネルギー含有量の時間変異性など、推定誤差が生じる要因を多数含んでいる。そのため、時には実測値と比べ、過大評価した推定値を算出してしまう場合があるのだろう。

今回の飼育実験結果では過小、一見(2009)の推定値では過大評価となる要因をそれぞれ含んでいるため、現時点では Mathiasson (1973) の実測値がオオハクチョウの摂餌量の信頼性が高いデータであると考えられる。現在の日本では、Mathiasson (1973) の同一の実験を実施するのは法規制上困難であるが、より自然条件に近い状態での飼育実験が行われることが望ましい。また、目視観察や海鳥の生態研究では一般的に用いられているデータロガーによるより詳細な摂餌量推定法の開発できれば、自然条件下の野生個体を対象にすることができらるだろう。これはスズガモの結果からも同様なことが言える。

4.3 冬期の炭素・窒素及びリン換算摂餌量・排泄量

オオハクチョウとスズガモの推定した1個体1日当たりの炭素・窒素及びリン換算摂餌量・排泄量と火散布沼における個体数から、冬期(10月下旬~2月下旬)の総摂餌量・排泄量を見積もった。オオハクチョウは 579 ± 137 個体が130日間、火散布沼内でのみ摂餌・排泄を行ったと仮定すると、摂餌量が12.9 tC, 1.23 tN, 0.23 tP、排泄量が4.44 tC, 0.23 tN, 0.079 tPとなった。次にスズガモは、カモ類の個体数変動が450~7446個体と大きいことから、南下期・安定期・北上期と区切って計算した(Table 9)。また植物食性カモ類とベントス食性カモ類の割合はほぼ同様であったことから、今回はカモ類の全個体数の1/2をスズガモと仮定した。その結果、摂餌量が2.69 tC, 0.63 tN, 0.06 tP、排泄量が0.24 tC, 0.020 tN, 0.0069 tPとなった。

この鳥類2種による摂餌量を火散布沼の漁業活動と比較した。火散布沼では、アサリが主要漁獲対象となっており、2007~2009年で 53.05 ± 0.32 t/year(散布漁業共同組合)の漁獲量となっている。この漁獲量から Komorita *et al.* (2010) のアサリの肉食部乾燥重量換算式を用いて肉食部だけの漁獲量を計算し、更にアサリの炭素・窒素及びリン含有量を掛け合わせて、炭素・窒素及びリン換算漁獲量を算出した。その結果、火散布沼ではアサリ漁で年間1.38 tC, 0.32 tN, 0.03 tPが親生物元素として漁獲されたと推定された(Table 10)。この結果とアサリを主要な餌生物とするスズガモの親生物元素換算摂餌量を比較すると、アサリ漁よりおよそ2倍上回っている。そして火散布沼で主要な鳥類であるオオハクチョウとスズガモの合計摂餌量と比較すると、アサリ漁

に対して炭素で 7.9 倍、窒素で 5.0 倍、リンで 7.3 倍の親生物元素を摂餌したということがわかった (Fig. 8)。

しかし、本研究では摂餌量及び排泄量を定量化することを試みたが、評価する上で考慮する点が 2 点挙げられた。一点目は鳥類の同化効率である。今回算出した摂餌量から排泄量を差し引いたものが全て鳥類の体内に取り込まれた同化量とすると、オオハクチョウの同化効率は乾燥重量で 61.9 % となり、炭素・窒素及びリン換算だと 60 % 以上と見積もられる。一般的に植物食性鳥類の同化効率は 30 % 前後と言われているので、今回の結果は摂餌量もしくは排泄量を過大・過小評価した可能性が高い。次に挙げられるのが、スズガモの摂餌量である。今回は、スズガモが嘴に咥えて体内へ取り込んだと目視で観察されたアサリのみを計測した。しかし本来、潜水性のカモ類は潜水してから湖底の堆積物中に嘴を差し込みながら水平移動することで、ベントスを主とした餌生物を捕食する。そのため、水中では目視観察した個体数よりも多いアサリを捕食した可能性が高く、今回算出した摂餌量は過小評価していると示唆される。この 2 点を踏まえ、今後評価の検討方法を熟考することが望ましい。

今回は、火散布沼で越冬する主要な鳥類 2 種だけの摂餌量・排泄量推定と主要な漁業であるアサリ漁との比較のみしか行わなかった。しかし、2 種類の渡り鳥だけでも人間活動と同等の影響力があると考えられた。今後、火散布沼で越冬する他種の主要な鳥類、例えばベントス食性鳥類であるホオジロガモ (*Bucephala clangula*) や大型草藻類を摂餌する植物食性鳥類であるヒドリガモ (*Anas penelope*) の評価ができれば、より詳細な渡り鳥全体のインパクトを見積もることができるだろう。また、漁業についても火散布沼ではカキ・ウニ養殖を行っており、これらの漁獲量とも比較することも必要であると考えられる。

第4章 排泄物分解による栄養塩再生

1. 目的

渡り鳥のように短期間で多数の鳥類が1箇所の閉鎖水域に集中的に集まれば、その排泄物がその系の物質循環に影響を与えかねないとこれまで考えられてきた。そのため、排泄物負荷と水域内の栄養塩挙動との関連が考察されてきた(黄・磯部 2007)。しかし、排泄物そのものの分解過程や栄養塩再生の解明を試みた研究例は陸域ではあるものの(中村 2002)、水域での知見はほぼ皆無に等しい。そこで、本章では火散布沼で採取した排泄物を温度帯の異なる現場及び室内実験で培養することで、分解過程のメカニズムを解明することを目的とした。

2. 方法

2.1 培養実験

現場及び実験室内で培養実験を実施した。2 L 容量のガラス瓶を GF/F フィルター(孔径 0.7 μm ; Whatman) で濾過した海水で満たし、そこに秤量したオオハクチョウ(*Cygnus cygnus*)及びスズガモ(*Aythya marila*)の排泄物、アサリ(*Ruditapes philippinarum*)の軟体部、アマモ(*Zostera marina*)を添加した。捕食者除去条件には、動物プランクトンを除去するために、目合い 300 μm のメッシュを透過した海水を使用した。さらに黒色ビニールテープで遮光されたガラス瓶を使用して暗条件になるボトルを用意した。実験条件は現場では 14 条件、室内では 5 条件である(Table 11)。現場実験では、2010 年 4 月に計 16 本のガラス瓶を火散布沼中央部(St.10)に沈めた鉄筋に括りつけ培養した。1 ヶ月毎にガラス瓶を回収して海水を分注し、再び湖内に沈めた。これを 2010 年 8 月まで 4 ヶ月間行った。また、実験開始時から終了までボタン型温度計を用いて、30 分間隔で St.10 における水温を計測した。実験室内では、2010 年 7 月から気温 5 $^{\circ}\text{C}$ に保たれたインキュベーター内で、12 時間毎の明暗条件で培養した。潮汐による影響を考慮して、毎日ガラス瓶を 20 回程度振り、海水を攪拌させた。海水は培養 12 日目、17 日目、24 日目、32 日目、60 日目に分注した。なお、毎回ガラス瓶から分注する時は添加試料が流出するのを防

止するために、瓶口からゴムチューブを差し込み、注射器で吸引して海水試料 200 ml を採取した。

2. 2 処理・分析

無機態栄養塩 (DIN ($\text{NH}_4\text{-N}$, $\text{NO}_2+\text{NO}_3\text{-N}$), DIP ($\text{PO}_4\text{-P}$), DISi ($\text{Si(OH)}_4\text{-Si}$)) の分析では、海水試料は GF/F フィルター (孔径 $0.7\ \mu\text{m}$; Whatman) で濾過した濾液を用いた。測定では自動栄養塩分析装置 (Technicon, Auto Analyzer II) を用いて比色定量した (Strickland and Parson 1972)。

3. 結果

3. 1 現場実験

現場実験における栄養塩濃度は形態または条件によって異なる挙動を示した (Fig. 10 and 11)。 $\text{NH}_4\text{-N}$ 濃度では、明暗条件共にアサリよりもスズガモの排泄物のほうが濃度は低かった。しかし同じ排泄物でもスズガモの排泄物がオオハクチョウの排泄物よりも溶出しており、最大で $620.0\ \mu\text{mol/L}$ にまで達した。また明条件のスズガモの排泄物に注目すると、 $\text{NH}_4\text{-N}$ 濃度が 30 日目以降低下するにつれて、 $\text{NO}_2+\text{NO}_3\text{-N}$ 濃度が上昇した。

しかし現場では、ガラス瓶のねじ口部に堆積物や多毛類が付着していたこともあり、実験中にコンタミネーションした可能性が高く、実験が成功したとは言い難い。

3. 2 室内実験

室内実験における栄養塩濃度は形態または条件によって異なる挙動を示した (Fig. 12)。 $\text{NH}_4\text{-N}$ 濃度では、明条件においてスズガモの排泄物がオオハクチョウ排泄物よりも溶出しており、最大で $434.8\ \mu\text{mol/L}$ にまで達した。しかし、同じスズガモの排泄物でも異なる挙動を示した。明条件のオオハクチョウの排泄物は 12 日目から 60 日目まで $1.6\sim 4.6\ \mu\text{mol/L}$ であり、スズガモの排

排泄物よりも安定していた。 $\text{NO}_2+\text{NO}_3\text{-N}$ 濃度は全条件で $0.18\sim 2.8 \mu\text{mol/L}$ の範囲で変動しており、DIN の中でもアンモニア態窒素より安定していた。 $\text{PO}_4\text{-P}$ 濃度は全条件で $0.27\sim 21.7 \mu\text{mol/L}$ の範囲で変動していた。明条件のアサリ・アマモでは、濃度の増減を繰り返していたが、明条件のスズガモ・オオハクチョウの排泄物では実験開始から 30 日目まで $\text{PO}_4\text{-P}$ 濃度が上昇したが、60 日目には 30 日目よりも低下した。 $\text{Si(OH)}_4\text{-Si}$ 濃度は、全条件で 0 日目の $4.8 \mu\text{mol/L}$ から 12 日目に $24.2\pm 2.0 \mu\text{mol/L}$ まで上昇し、30 日まで $23.6\sim 24.3 \mu\text{mol/L}$ と安定していたが、60 日目に $3.8\pm 3.7 \mu\text{mol/L}$ まで低下した。DIN/DIP 比は、明条件においてスズガモ及びアサリが、オオハクチョウ及びアマモに比べ相対的に高かった (Fig. 13)。また、 DISi/DIP は全条件でコントロールよりも低い値を示し、実験終了時には $0.15\sim 2.45$ と初期値 12.9 よりも大幅に低い値となった。

4. 考察

4. 1 無機態窒素の溶出・再生産

DIN の中でもアンモニア態窒素の排泄物からの分解が顕著に見られたのは、排泄物中の尿酸態窒素が無機態の $\text{NH}_4\text{-N}$ として分解されたからである。一般的に鳥類の窒素排泄形態は、硝酸態・アンモニア態・尿酸態・タンパク態窒素であり、特に、尿酸態窒素として主に排泄される。このため、PON としての排泄物に含まれる尿酸態窒素は濾過海水中の微生物の働きによって、まずアンモニア態窒素に生産されたと考えられる。スズガモの排泄物がオオハクチョウの排泄物よりも高濃度の $\text{NH}_4\text{-N}$ を示したのは、餌生物による違いであると推測される。ベントス食性カモ類であるスズガモは、砂嚢で二枚貝を殻ごとすり潰し、未消化分である貝殻及び固体排泄物と液体排泄物である尿を排泄する。一方、オオハクチョウの排泄物はアマモの未消化分が主で、ケイ素を主成分とした繊維質が残っており、見た目からも摂餌前のアマモと形態が変わらない。そのような未消化のアマモから無機態窒素に分解されるのは、ベントス食性カモ類の排泄物よりも時間を要すると考えられる。実験海水中の DIN/DIP 比は、スズガモの排泄物が植物プランクトンや底生珪藻を構成する N/P 比 16:1 (Redfield 1963)、10.1:1 (Montani *et al.* 2003) 以上の値であ

った。また、0日目から12日目にかけての $\text{NH}_4\text{-N}$ 分解速度は、 $10.9\sim 40.0\ \mu\text{mol/L/day}$ であった。火散布沼の基礎生産過程には窒素制限の影響を受けやすいと報告されている(菅 2011)。そして火散布沼における窒素の供給源は、主に冬期の $\text{NO}_2+\text{NO}_3\text{-N}$ 濃度が高い外海水(15~20 $\mu\text{mol/L}$; Kasai 2000)の流入と夏期の底生生物(アサリ)の排泄による $\text{NH}_4\text{-N}$ 再生産であると報告されてきた(小森田 2009, 菅 2011)。今回見られた鳥類の排泄物からの急速な $\text{NH}_4\text{-N}$ 再生産は、冬期における新たな窒素供給源となる可能性が示唆された。

今回の実験では現場における実験が難航し、課題が残る結果となった。また実験方法の再考する必要が出てきた。今回はエアレーションなどの酸素供給を行わなかったため、嫌氣的分解が発生し、自然状態の分解環境を再現できてはいなかった。また、排泄物は形状が柔らかいため、潮流などの連続的な物理的刺激によって分解がより進むと考えられる。今回の実験では、現場では鉄筋に強く括りつけたこと、実験室では実験期間中のほとんどを静置状態であったことから、本来の物理的刺激を受けにくくさせてしまった。より正確に分解過程を評価するためには、シェイカーで常に培養海水を振とうしながら、酸素供給をする必要があるだろう。

第5章 総論

本研究では、亜寒帯汽水湖の親生物元素循環過程に越冬する渡り鳥が与える影響を評価することを目的とした。

第2章における渡り鳥の食物解析により以下が考察された。

- ・ 排泄物の炭素及び窒素安定同位体比は捕食していた餌生物とほぼ同じ値を示すが、鳥類の食物解析においては一つの方法で特定するよりも、複数の方法で主要な餌を特定する必要がある。
- ・ 火散布沼では、オオハクチョウは大型草藻類であるアマモを、スズガモは懸濁物食二枚貝類であるアサリを主要な餌資源としている。

第3章における渡り鳥の摂餌・排泄による影響について以下が考察された。

- ・ 火散布沼は他のラムサール条約登録湿地と比較し、鳥類の生息密度が高いのは人的影響の少ない自然環境に加え、豊富な餌環境とそれを捕食するに適した浅い水深であるためである。そのため、火散布沼は餌場とねぐらの両方を兼ね備えた鳥類にとって理想的環境である。
- ・ オオハクチョウとスズガモを合わせた摂餌量は人間の漁業活動に匹敵する影響力を有し、特に火散布沼に冬季生息する渡り鳥全体のインパクトは更に大きいと示唆された。

第4章における鳥類の排泄物の栄養塩再生について以下が考察された。

- ・ 排泄物に含有する尿酸態窒素はアンモニア態窒素に急激に再生産されるため、排泄物の栄養塩再生では特に窒素の再生が速い。
- ・ 窒素制限の影響を受けやすい火散布沼において、鳥類の排泄物による窒素再生は新たな窒素供給源であると示唆された。

よって、火散布沼に越冬する渡り鳥は、摂餌によって系外へ親生物元素を輸送すると同時に、栄養塩再生産されやすい排泄物によって窒素供給の役割を果たしていると示唆された。

謝辞

本論文を取りまとめるにあたり、3年間指導教官として多くのご指導・ご鞭撻を賜った門谷茂教授に心から感謝の意を表す。

また、副査として本論文の校閲を引き受けて頂いた、岸道郎教授、工藤勲准教授に深く感謝致す。香川大学の一見和彦准教授には、副査を引き受けて頂くだけでなく、貴重なサンプルを提供して下さい、日頃から様々な助言を賜った。心より感謝申し上げます。

研究室に入る以前から鳥類及び物質循環に関する基礎知識について一から教えて頂くと共に、調査機材を快く提供して下さい下さった独立行政法人港湾空港技術研究所の桑江朝比呂博士に深く感謝致す。一見准教授・桑江博士の風蓮湖でのサンプリングに同行できたことは大変有意義な経験となった。

安定同位体比分析にあたり、多大なるご協力を頂いた杉本敦子教授、星野悠美氏に厚く御礼申し上げます。また同位体分析に際し、ご助言を頂いた伊藤元裕氏、平田和彦氏にも感謝致す。そして日頃から分析機器のメンテナンスを行って下さったアルファシステムの高橋氏に深く感謝致す。オオハクチョウの飼育実験に協力して頂いた札幌市円山動物園の山本秀明獣医師、高江洲獣医師、菅原先生に心より感謝申し上げます。

研究を進めるにあたり、調査に多大なるご協力を頂いた(有)シーベックの柴沼成一郎氏、また的確な指摘と共に温かく調査を支えてくださった西村組の山田俊郎氏に心より御礼申し上げます。そして中村部長、永坂前部長をはじめとする散布漁業共同組合の皆様にも全面的に調査にご協力して頂き、また励ましてくださったことを深く感謝致す。

本研究の一部は霧多布湿原学術研究助成で行われた。助成して下さった浜中町役場まちづくり課に厚く感謝申し上げます。

特に、小森田智大博士、梶原瑠美子博士、菅夏海博士、真名垣友樹氏、畑中紫臣氏、澤田光希氏、張間千鶴氏、飯田光穂氏には厳しい調査の中、大変お世話になった。また、照井健志氏、市野亜沙美氏、岩元綾香氏、森田康氏、安藤啓一氏をはじめ門谷研究室・工藤研究室、海洋生物生産環境学コースの諸先輩・後輩の皆様には、分析や日常生活を通して多くの協力を頂くと共に、様々なご助言を頂いた。また、3年間苦楽を共にした同期である重倉基希氏、田岡宏嵩氏、谷沢弘将氏にも深く感謝致す。

最後に6年間の学生生活を経済的・精神的に支援してくれた家族・友人に心から感謝する。

引用文献

B. Fly (2006) Stable Isotope Ecology. Springer

Burger A. E., Lindeboom, H. J., and Williams, A. J. (1978) The mineral and energy contributions of guano of selected species of birds to the Marion Island terrestrial ecosystem. S. Afr. J. Antarct. Res. 8: 59-70.

De Niro MJ, Epstein S (1978) Influence of diet on the distribution of carbon isotope in animals. Geochim Cosmochimi Acta 42: 495-506.

De Niro MJ, Epstein S (1978) Mechanism of carbon isotope fraction associate with lipid synthesis. Science 197: 261-263.

Diana J. Hamilton, C. Davison Ankeney and Robert C. Bailey (1994) Predation of zebra mussels by diving ducks: an exclosure study. Ecology 75(2) p.521-531.

Diana J. Hamilton, Thomas D. Nudds and Jennifer Neate (1999) Size-selective predation of blue mussels *Mytilus edulis* by Common Eiders *Somateria mollissima* under controlled field conditions. The Auk 116(2) p.403-416.

Diana J. Hamilton (2000) Direct and Indirect effects of predation by Common Eiders and abiotic disturbance in an intertidal community. Ecological Monographs 70(1) p.21-43.

Kim D. C., Knud F., B. S. Petersen (1996) Feeding biology of Danish farmland birds: a literature study. Ministry of environment and energy, Denmark, Danish Environmental Protection Agency: 10.

Komorita T, Shibamura S, Yamada T, Kajihara R, Tsukuda M, Montani S (2009) Impact of low temperature during the winter on the mortality in the post-settlement period of the juvenile of short-neck clam, *Ruditapes philippinarum*, on the tidal flats in Hichirippu Lagoon, Hokkaido, Japan. Plankton Benthos Res 4: 31-37.

Komorita T, Kajihara R, Tsutsumi H, Shibamura S, Yamada T, Higaki N, Montani S (2010) Reevaluation of the nutrient mineralization process by infaunal bivalves (*Ruditapes philippinarum*) in a shallow lagoon in Hokkaido, Japan. J Exp Mar Biol Ecol 383: 8-16.

Manny, B. A., Jhonson, W. J., Wetzel, R. G. (1994) Nutrient additions by waterfowl to lakes and reservoirs-predicting their effect on productivity and water quality. Hydrobiologia 279/280: 121-132.

- Masumi Y., Nariko O., Jun'ichi H. (1998) Predation by diving ducks on the biofouling mussel *Musculista senhousia* in a eutrophic estuarine lagoon. *Mar Ecol Prog Ser* 174: 101-106.
- Mathiasson, S. (1973) A moulting population of nonbreeding mute swans, with special reference to flight feather moult, feeding ecology and habitat selection. *Wildfowl* 24: 43-53.
- Menzel, D. W., N. Crowin (1965) The measurement of total phosphorus in seawater based on the liberation of organically bound fractions by persulfate oxidation. *Limnol. Oceanogr.* 10: 280-282.
- Minagawa M, Wada E (1984) Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. *Geochim Cosmochimi Acta* 48: 1135-1140.
- Montani S., Magni P., Abe N. (2003) Seasonal and interannual patterns of intertidal microphytobenthos in combination with laboratory and areal production estimates. *Mar Ecol Prog Ser* 249: 79-91.
- Nixon SW (1995) Coastal marine eutrophication: a definition, social causes, and future concerns. *Ophelia* 41: 199-220.
- Polis, G. A., S. D. Hurd (1996) Allochthonous input across habitats, subsidized consumers and apparent trophic cascades: examples from the ocean-land interface. In *Food Webs: Integration of Patterns and Dynamics*, Polis G. A. and K. Winemiller (eds.), Chapman & Hall, New York, New York: 275-285
- Polis, G. A., D. Strong (1996) Food web complexity and community dynamics. *American Naturalist* 147: 813-846.
- Polis, G. A., R. D. Holt, B. A. Menge, K. O. Winemiller (1996) Time, space, and life history: influence on food webs. In *Food Webs: Integration of Patterns and Dynamics*, Polis G. A. and K. Winemiller (eds.), Chapman & Hall, New York, New York: 435-460.
- Redfield, A. C., Ketchum, B. H., Richard, F. A. (1963) The influence of organisms on the composition of sea-water. In: *the Sea*. (eds Hill, M. N., Wiley, J.). New York: 26-77.
- Ryther JH (1969) Photosynthesis and fish production in the sea. *Science* 166: 72-76.
- Sanderson, G. G., Anderson, W. L. (1978) Waterfowl studies at lake Sangchiris. *Illinois Natural History Survey Bulletin* 32(4): 656-690

Strickland, J. H. and T. R. Parsons (1972) A practical handbook of seawater analysis. Fish. Res. Bd. Canada Bull. Ottawa. 167: 1-311.

Swanson, G. A., J. C. Bartonek (1970) Bias associated with food analysis in gizzards of Blue-winged Teal. Journal of Wildlife Management 34: 739-746.

The Ramsar Convention on Wetlands

http://www.ramsar.org/cda/en/ramsar-feb-2011/main/ramsar/1'24943_4000_0__

T. Kuwae, P. G. Beninger, P. Decottignies, K. J. Mathot, D. R. Lund, R. W. Elner (2008) Biofilm grazing in a higher vertebrate: the Western Sandpiper, *Calidris mauri*. Ecology 89: 599-606.

Tyler L. Lewis, Daniel Elser, W. Sean Boyd (2007) Effects of predation by sea ducks on clam abundance in soft-bottom intertidal habitats. Mar Ecol Prog Ser 329 p.131-144

石射広嗣・秦野拓見・門脇麻人・桑江朝比呂・村上和男 (2009) 干潟域における水鳥と底生動物の摂餌による栄養物質除去能力の比較. 海洋開発論文集 25: 335-340.

一見和彦・松尾武芳・桑江朝比呂・柴沼成一郎・門谷 茂 (2009) 鳥類による底生生物の摂取量—風蓮湖に飛来するスズガモおよびオオハクチョウの事例—. 2009 年度日本ベントス学会・日本プランクトン学会合同大会講演要旨集: 88

犬飼哲夫 (1940) 北海道に於ける白鳥の食性. 動物学雑誌 52(2)

犬飼哲夫 (1942) 北海道の白鳥. 野鳥 9(8)

植田睦之 (2007) ハクチョウ類やカモ類の越冬数に積雪や気温がおよぼす影響. Bird Research 3: A11-A18.

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.

内田 映(1977) コハクチョウの食性. 日本の白鳥 4: 6-13

黄 光偉, 磯部雅彦 (2007) 渡り鳥集団飛来による閉鎖水域への栄養塩負荷推定に関する研究 土木学会論文集 B 63(3) : 249-254

岡 奈理子 (1998) 浅水域の prey-predator システム—二枚貝採食スペシャリストの潜水ガモとその捕食圧— 月刊海洋 30(5): 289-295

梶原瑠美子 (2004) 北海道大学水産学部卒業論文

梶原瑠美子 (2007) 亜寒帯汽水湖における安定同位体比を用いた物質循環過程の把握. 北海道大学大学院環境科学院 修士論文.

亀田佳代子 (2007) 陸上生態系と水域生態系をつなぐもの—海鳥類の物質輸送と人間とのかかわり—. 山岸 哲監修 保全鳥類学 京都大学学術出版会: 167-189.

環境省 渡り鳥の飛来状況

http://www.env.go.jp/nature/dobutsu/bird_flu/migratory/ap_wr_transit/index.html

環境省自然環境局生物多様性センター 第39回ガンカモ類の生息調査

<http://www.biodic.go.jp/gankamo/seikabutu/index.html>

気象庁 気象統計情報

<http://www.jma.go.jp/jma/menu/report.html>

桑江朝比呂 (2008) 干潟におけるシギ類の食物資源としての底生微生物皮膜. 富永 修・高井則之 編 水産学シリーズ 159 安定同位体スコープで覗く海洋生物の生態—アサリからクジラまで 恒星社厚生閣: 85-96

桑江朝比呂, 河合尚男, 赤石正廣, 山口良永 (2003) 三河湾の造成干潟および自然干潟に飛来する鳥類群集の観測とシギ・チドリ類が果たす役割 海岸工学論文集 50: 1256-1260

厚生労働省 糞便採取調査

<http://www.mhlw.go.jp/bunya/kenkou/kekkaku-kansenshou02/pdf/01-22-01b.pdf>

岩槻邦男 (1992) 日本の野生植物 シダ 平凡社

国土地理院 (2006) 湖沼湿原報告書 (霧多布地区). 国土地理院技術資料 D1-No.440: 2-7.

小森田智大 (2009) 亜寒帯汽水湖 (火散布沼) における懸濁物食二枚貝 (アサリ: *Ruditapes philippinarum*) の個体群動態が親生物元素 (C, N, P, Si) の循環過程に及ぼす影響. 北海道大学大学院環境科学院 博士論文.

菅 夏海・柴沼成一郎・山田俊郎・檜垣直幸・門谷 茂 (2011) 亜寒帯汽水湖の火散布沼（北海道）における栄養塩の時空間分布とその起源. 海の研究 20(1): 19-36.

散布漁業共同組合 (2007, 2008, 2009) 散布漁業統計. 火散布沼における各種漁業水揚げ実績報告.

中村雅子 (2002) ガンカモ類が水質に及ぼす影響～冬期灌水水田の施肥効果の可能性. 第2回冬期灌水水田シンポジウム講演要旨集: 26-29.

中村雅子・神谷 要・森口紗千子・相崎守弘 (2009) ガンカモ類の排泄物中の窒素 (N)、リン (P) 及び炭素 (C) の各含有率の比較. 日本鳥学会大会講演要旨集: 125.

日本の重要湿地 500 選

<http://www.sizenken.biodic.go.jp/wetland/>

濱田明美 (2005) 北海道火散布沼における大型草藻類現存量の推定と評価. 日本プランクトン学会・日本ベントス学会合同大会.

浜中町(2010) 町勢要覧資料: 4.

北海道環境科学研究センター (2005) 北海道の湖沼・改訂版. 北海道環境科学センター環境科学部地域環境科: 112.

堀正和, 長谷川夏樹 (2005) 沿岸域における水鳥類のベントス採餌量推定 日本ベントス学会誌 60: 12-22

松原健司 (2002) 鳥類の食性解析と安定同位体測定法. 山岸 哲・樋口広芳共編 これからの鳥類学 裳華房: 264-286.

南川雅男・吉岡嵩仁 (2006) 生物地球化学. 倍風館: 171

元田 茂 (1950) 北海道湖沼誌

門谷 茂 (2006) 瀬戸内海の生物生産に果たす陸起源のリン・窒素の役割. 沿岸海洋研究 43: 151-155.

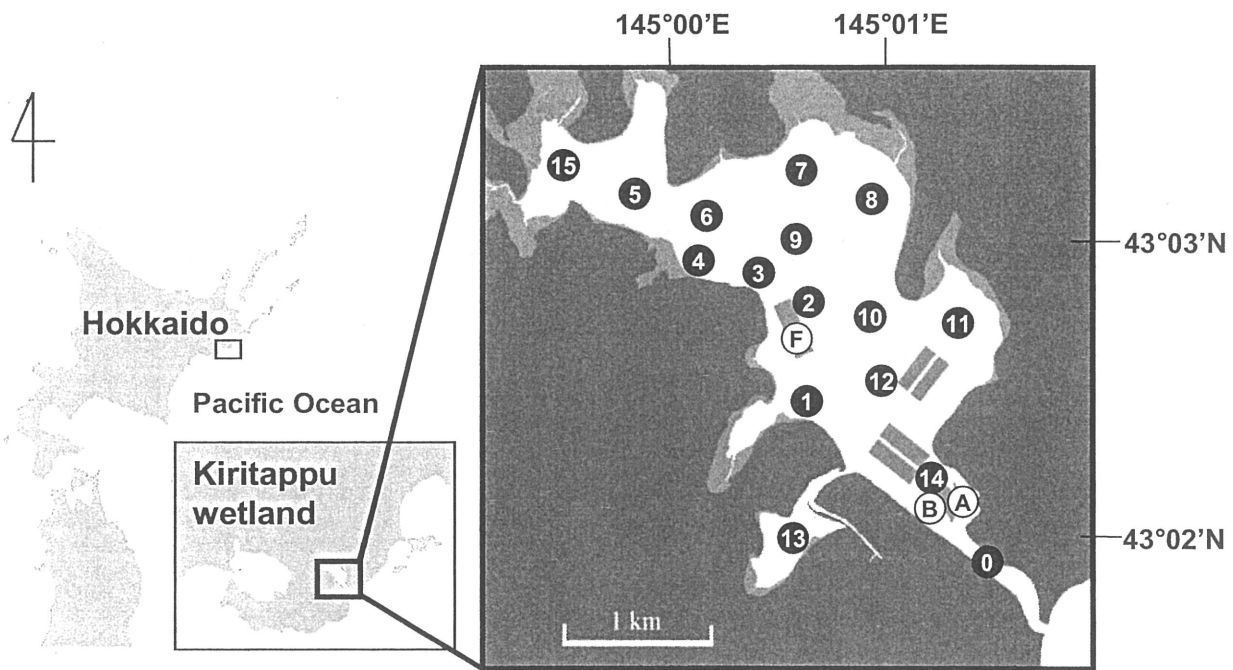


Fig. 1 Study area and sampling stations at Hichirippu-Numa in Hokkaido which is northern island in Japan. Stations described by numbers are at subtidal area in this lake. Stations described by A, B and F are at tidal area.

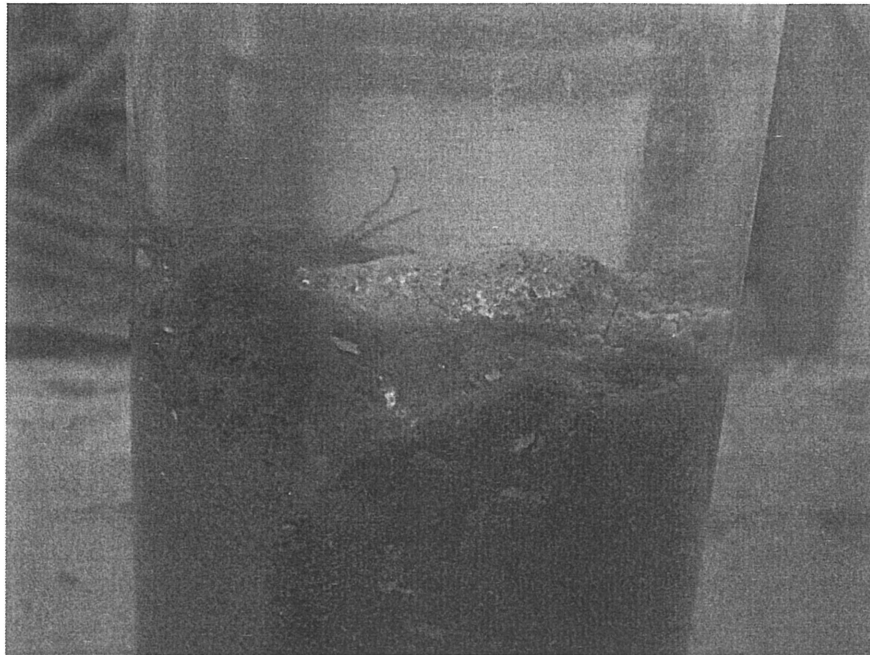


Fig. 2 Two pictures show the fecal of diving duck sampled by core sampler in water in Hichirippu-Numa.

Table 1 $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$, C, N and P contents for fecal sample of each species.

Species	Date	Place	Sampling method	Color and texture	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	C (mg/g)	N (mg/g)	P (mg/g)
Whooper swan (<i>Cygnus cygnus</i>)	2008/11/26	dock	pick up	green	-9.37	6.11	n.d.	n.d.	n.d.
	2008/11/26	dock	pick up	green	-8.70	5.70	207.88	15.98	4.81
	2009/1/26	shore near St.11	pick up	green	-9.51	6.38	255.97	16.34	0.845
	2009/1/26	shore near St.11	pick up	green	-9.90	6.25	254.81	16.37	2.53
	2009/1/27	shore near St.13	pick up	white and shell	-6.18	6.55	136.52	5.58	10.55
	2009/11/7	St.F	core sampler	green	n.d.	n.d.	382.41	10.53	1.91
	2009/11/7	St.13	pick up	green	n.d.	n.d.	379.36	21.62	8.58
	2009/12/22	St.13	pick up on the ice	green	n.d.	n.d.	239.29	42.90	8.46
	2009/12/23	St.14	pick up on the ice	green	n.d.	n.d.	298.02	18.06	4.32
	2009/12/24	St.15	pick up on the ice	green	n.d.	n.d.	245.52	33.80	6.07
	2010/2/16	dock	pick up	green	n.d.	n.d.	312.48	92.34	8.44
	2010/2/16	dock	pick up	brown	n.d.	n.d.	385.66	31.45	10.28
	Mean					-8.73	6.20	281.63	27.72
SD					1.49	0.32	79.20	24.02	3.42
n					5	5	11	11	11
Pintail (<i>Anas acuta</i>)	2008/10/28	shore near St.7	pick up	green	n.d.	n.d.	302.56	8.75	2.22
	2008/11/26	dock	pick up	green	-12.39	6.28	n.d.	n.d.	3.32
	2008/11/26	dock	pick up	brown	-24.66	2.28	500.46	30.88	6.10
	2008/11/26	dock	pick up	green	-10.06	3.58	421.90	25.27	4.22
	2008/11/26	dock	pick up	green	-9.08	3.10	358.83	26.49	4.13
	Mean					-14.05	3.81	395.94	22.85
SD					7.21	1.73	85.04	9.70	1.59
n					4	4	4	4	4
European wigeon (<i>Anas penelope</i>)	2009/1/28	dock	pick up	green	-12.10	4.68	42.85	6.21	2.51
	2009/1/28	dock	pick up	green	-15.12	4.35	91.90	14.83	2.33
	2009/10/28	dock	pick up	green	n.d.	n.d.	348.22	13.65	1.45
	2010/2/16	dock	pick up	green	n.d.	n.d.	204.63	17.73	1.74
	2010/2/16	dock	pick up	green	n.d.	n.d.	224.83	72.75	10.74
	Mean					-13.61	4.52	182.49	25.03
SD							119.85	27.01	3.93
n							5	5	5
Herbivorous duck sp.	2009/1/27	St.7	core sampler	green	-10.21	5.16	305.87	21.68	3.16
	2009/1/27	St.7	core sampler	green	-9.72	5.24	n.d.	n.d.	n.d.
	2009/1/27	St.7	core sampler	green	-10.92	4.97	n.d.	n.d.	n.d.
	2009/11/7	shore near St.7	pick up	green	-10.02	0.55	346.57	17.48	2.85
	2009/11/7	St.9	core sampler	green	n.d.	n.d.	227.39	14.76	1.71
	2009/11/7	St.13	pick up	grey	n.d.	n.d.	19.66	1.94	0.71
	2010/2/16	dock	pick up	green	-9.89	3.98	344.58	45.26	7.39
	Mean					-10.15	3.98	248.81	20.22
SD					0.46	1.98	136.89	15.82	2.55
n					5	5	5	5	5
Greater scaup (<i>Aythya marila</i>)	2008/12/17	dock	pick up	white and shell	-1.10	7.46	119.59	4.98	6.29
	2008/12/17	dock	pick up	white and shell	-0.900	7.30	106.63	3.93	10.09
	2009/11/26	dock	pick up	white and shell	n.d.	n.d.	105.27	2.93	1.07
	2009/11/26	dock	pick up	light green and shell	-7.13	2.83	60.67	9.61	2.44
	2009/11/26	dock	pick up	white and shell	-1.06	2.22	126.83	16.12	1.19
	2009/11/26	dock	pick up	white and shell	-1.29	1.80	120.00	1.95	1.15
	2009/11/26	dock	pick up	white and shell	-0.943	0.87	85.93	26.53	1.37
	2009/11/26	dock	pick up	white and shell	-0.914	2.05	120.35	4.03	0.613
	Mean					-1.91	3.50	105.66	8.76
SD					2.31	2.71	22.29	8.54	3.38
n					7	7	8	8	8
Diving duck sp.	2009/1/27	St.A	core sampler	white and shell	-1.92	6.77	89.30	1.27	1.01
	2009/1/27	St.A	core sampler	white and shell	-0.589	6.76	120.08	2.20	0.992
	Mean					-1.25	6.76	104.69	1.73

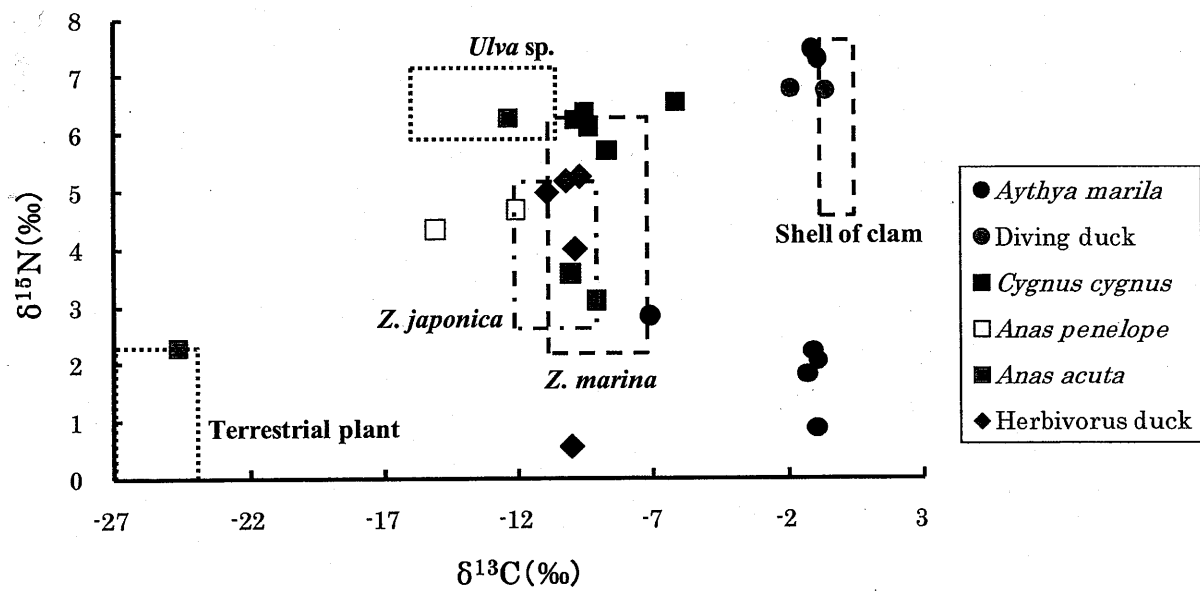


Fig. 3 $\delta^{13}\text{C}$ vs $\delta^{15}\text{N}$ dual plots for fecal samples of each species. Broken line shows the range of each prospective food.

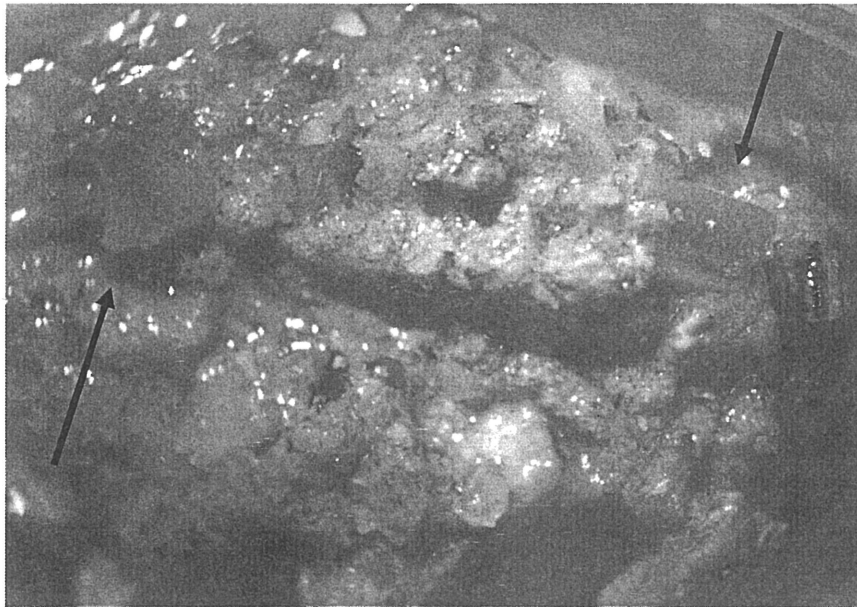


Fig. 4 The picture shows a fecal sample of *Aythya marila* at the microscopic observation. The shells of clam (*Ruditapes philippinarum*) in this fecal are indicated by arrows.

Table 2 $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ for contents of the esophagus and gizzard, grated content, blood, muscle and fecal of Swan (*Cygnus cygnus*).

Sample	Condition	$\delta^{13}\text{C}(\text{‰})$	$\delta^{15}\text{N}(\text{‰})$	
Seagrass (<i>Zostera marina</i>)				
Root	washed	-7.07	3.77	
Blade	washed	-6.96	6.72	
	non-washed	-9.09	6.10	
Content				
Root	in esophagas	non-washed	-8.83	3.77
Blade		non-washed	-8.44	2.64
Mixed		washed	-7.91	0.09
		non-washed	-11.96	2.77
Mixed	in gizzard	washed	-24.19	0.71
		non-washed	-26.41	1.57
Mixed	Grated	washed	-25.89	0.52
		non-washed	-28.18	2.05
Swan (<i>Cygnus cygnus</i>)				
Blood		-18.83	5.61	
Muscle		-18.83	4.76	
Fecal		-8.73±1.49(5)	6.20±0.32(5)	

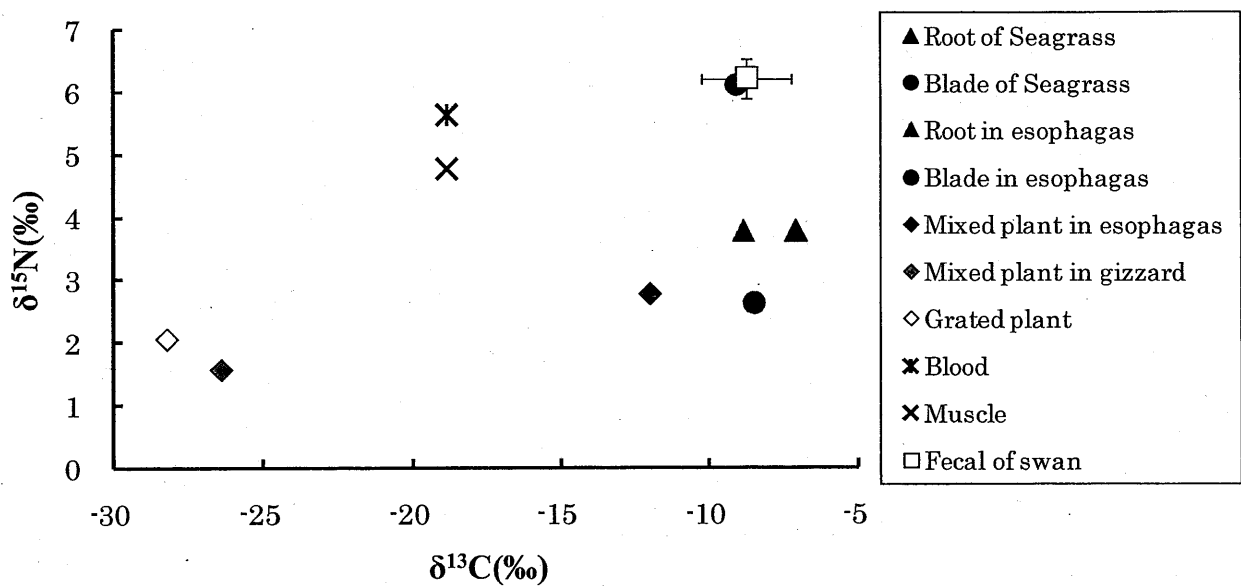


Fig. 5 $\delta^{13}\text{C}$ vs $\delta^{15}\text{N}$ dual plots for contents of the esophagus and gizzard, grated content, blood, muscle and fecal of Swan (*Cygnus cygnus*).

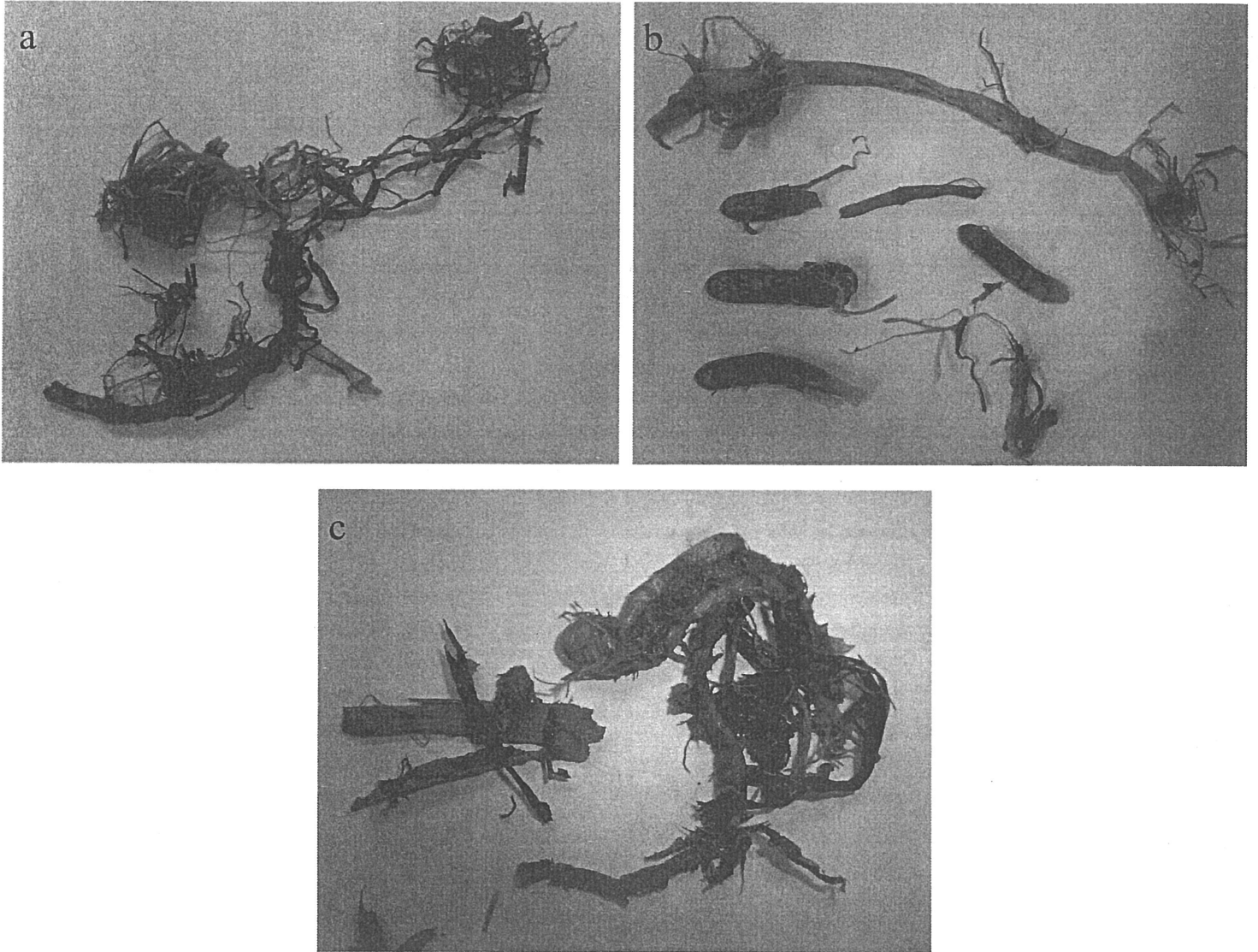


Fig. 6 Three pictures show gut contents of swan (*Cygnus cygnus*) was presumed dead in Hichirippu-Numa, seagrass (*Zostera marina*) which are contents of the esophagus(a), the plants like *Equisetum* sp. which are contents of the gizzard(b), and grated plants(c).

Table 3 Bird species observed foraging in Hichirippu-Numa.

Guild type	Tropho-species	Species	Major prey	
Predator	Sea eagle	Steller's sea eagle (<i>Haliaeetus pelagicus</i>)	Other avian species, fishery waste	
		White-tailed sea eagle (<i>Haliaeetus albicilla</i>)	Other avian species, fishery waste	
Omnivore	Crane	Japanese crane (<i>Grus japonensis</i>)	Fish, crustaceans, bivalves, insecta, algae	
Piscivore	Heron	Grey heron (<i>Ardea cinerea</i>)	Pelagic and benthic fish, large crustaceans	
		Gull	Black-headed gull (<i>Larus ridibundus</i>)	Pelagic fish, fishery waste
			Black-tailed gull (<i>Larus crassirostris</i>)	Pelagic fish, fishery waste
	Slaty-backed gull (<i>Larus schistisagus</i>)		Pelagic fish, fishery waste	
	Cormorant	Japanese cormorant (<i>Phalacrocorax capillatus</i>)	Pelagic and benthic fish	
	Merganser	Red-breasted merganser (<i>Mergus serrator</i>)	Pelagic and benthic fish	
		Goosander (<i>Mergus merganser</i>)	Pelagic and benthic fish	
Benthos feeder	Diving duck	Greater scaup (<i>Aythya marila</i>)	Bivalves	
		Goldeneye (<i>Bucephala clangula</i>)	Bivalves, algae	
		Long-tailed duck (<i>Clangula hyemalis</i>)	Bivalves, crustaceans, benthic fish	
		Common scoter (<i>Melanitta nigra</i>)	Bivalves, crustaceans, benthic fish	
Grazer	Swan	Whooper swan (<i>Cygnus cygnus</i>)	Seagrass and algae	
	Herbivorous duck	Pintail (<i>Anas acuta</i>)	Seagrass and algae	
		Mallard (<i>Anas platyrhynchos</i>)	Seagrass and algae	
		European wigeon (<i>Anas penelope</i>)	Seagrass and algae	
	Small duck	Green-winged teal (<i>Anas crecca</i>)	Unknown	

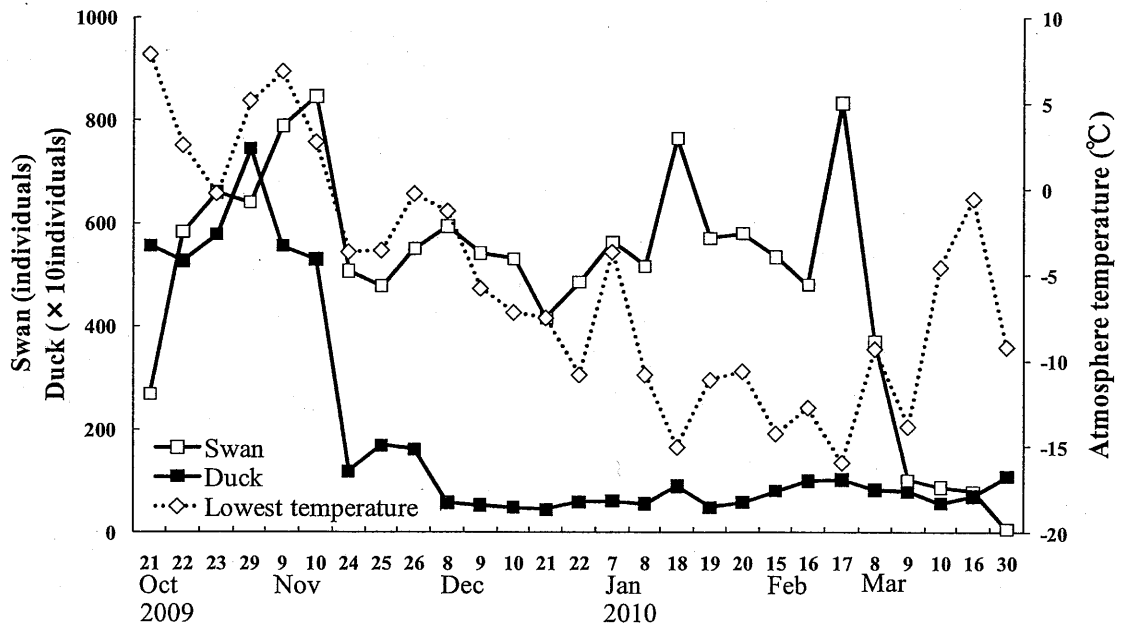


Fig. 7 Variations of population of birds and lowest atmosphere temperature at Sakaki-Machi near Hichirippu-Numa. Swan means *C. cygnus* and Duck means total duck of nine species.

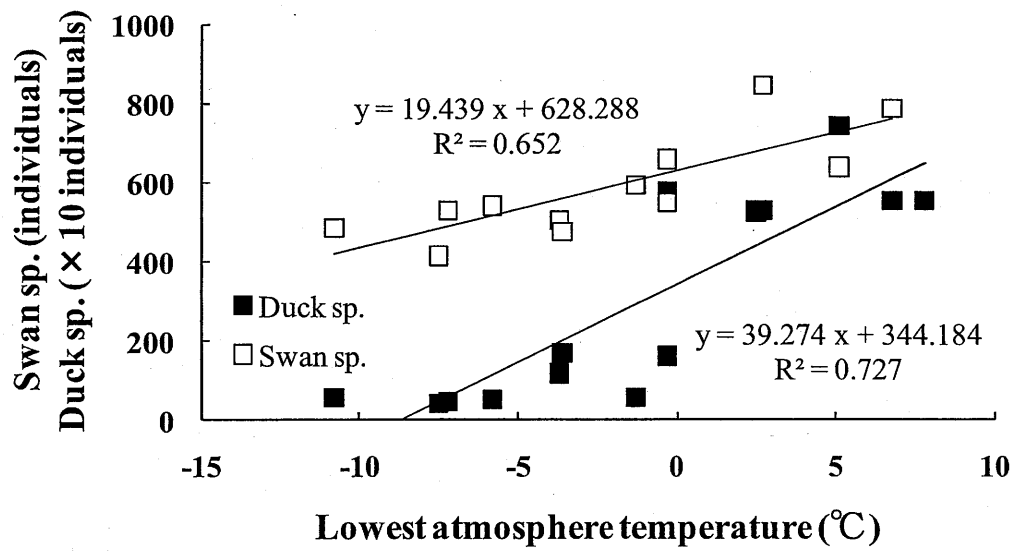


Fig. 8 Population of swan sp. and duck sp. vs lowest atmosphere temperature on 23th Oct~22th Dec 2009.

Table 4 Comparison of the population and the density of swan and duck between Hichirippu-Numa and other Ramsar sites in Japan.

Site	Prefecture	Area(km ²)	Date	Swan		Duck		Total	
				Population (%)	Density (individuals/km ²)	Population (%)	Density (individuals/km ²)	Population	Density (individuals/km ²)
Hichirippu-Numa	Hokkaido	3.6	2010.1.18	764 (45.6)	215	910 (54.4)	256	1674	470
			2009.1.26	590 (57.1)	166	422(41.3)	119	1012	284
			2008.1.13	351 (54.3)	99	296(45.7)	83	647	182
Lake Akkeshi	Hokkaido	32.3	2008.1.13	954 (33.5)	30	1896(66.5)	59	2850	88
Odaito	Hokkaido	61.4	2008.1.13	232 (5.5)	4	3996(94.5)	65	4228	69
Lake Komuke	Hokkaido	5.8	2008.1.13	0 (0)	0	564(100)	97	564	97
Lake Tofutsu	Hokkaido	9.3	2008.1.13	122 (28.7)	13	303(71.3)	33	425	46
Lake Mokoto	Hokkaido	1.0	2008.1.13	81 (35.8)	83	145(64.2)	148	226	231
Kasumigaura	Ibaraki	220.0	2008.1.13	785 (1.1)	4	64279(93.0)	292	69143	314
Lake Hamana	Shizuoka	65.0	2008.1.13	0 (0)	0	12737(100)	196	12737	196
Naka-umi	Shimane	86.2	2008.1.13	49 (0.2)	1	30496(99.8)	354	30546	354
Lake Shinji	Shimane	79.1	2008.1.13	434 (0.7)	5	63419(99.7)	802	63583	804

Table 5 Water content and C/N/P content of *Z.marina*, and Amount of prey consumed by *C.cygnus*.

<i>Zostera marina</i>			
Water content (%)		84.4	
Carbon content (mg/g)		305.4	
Nitrogen content (mg/g)		29.0	
Phosphorus content (mg/g)		5.4	
<i>Cygnus cygnus</i>			
Amount of prey consumed (g wetweight /individual /day)		3600	6540
	Mathiasson (1973)		Ichimi (2009)
Amount of prey consumed (g dryweight /individual /day)		561.60	1020.24
Amount of prey consumed as carbon (g /individual /day)		171.50	311.58
Amount of prey consumed as nitrogen (g /individual /day)		16.30	29.59
Amount of prey consumed as phosphorus (g /individual /day)		3.03	5.51
			777
			This study
			121.21
			37.02
			3.52
			0.65

Table 6 The mean and SD values of C/N/P content of fecal sample and amount of excretion by *C. cygnus*. (n) indicates number of samples.

Fecal sample of <i>Cygnus cygnus</i>	
Carbon content (mg/g)	281.6 ± 79.1 (11)
Nitrogen content (mg/g)	27.7 ± 24.0 (11)
Phosphorus content (mg/g)	6.1 ± 3.4 (11)
<i>Cygnus cygnus</i>	
Amount of excretion (g dryweight /individual /day)	213.8
Amount of excretion as carbon (g dryweight /individual /day)	60.2 ± 16.9 (11)
Amount of excretion as nitrogen (g dryweight /individual /day)	5.9 ± 5.1 (11)
Amount of excretion as phosphorus (g dryweight /individual /day)	1.3 ± 0.73 (11)

Table 7 The mean and SD value of C/N/P content of *R. philippinarum* and Amount of prey consumed by *A. marila*. (n) indicates number of samples.

<i>Ruditapes philippinarum</i>	
Carbon content (mg /g)	492.5 ± 14.9 (5)
Nitrogen content (mg /g)	115.4 ± 8.5 (5)
Phosphorus content (mg/ g)	10.6 ± 2.0 (4)
<i>Aythya marila</i>	
intake rate of <i>R.philippinarum</i> (individual /hour)	24
Total prey time (hour /day)	7
Amount of prey consumed (g wetweight /individual /day)	1013
Amount of prey consumed (g dryweight /individual /day)	53.70
Amount of prey consumed as carbon (g /individual /day)	26.4 ± 0.80 (5)
Amount of prey consumed as nitrogen (g /individual /day)	6.2 ± 0.46 (5)
Amount of prey consumed as phosphorus (g /individual /day)	0.57 ± 0.11 (4)

Table 8 The mean and SD values of C/N/P content of fecal sample and amount of excretion by *A.marila*. (n) indicates number of samples.

Fecal sample of <i>Aythya marila</i>	
Carbon content (mg /g)	105.7 ± 22.3 (8)
Nitrogen content (mg /g)	8.8 ± 8.5 (8)
Phosphorus content (mg/ g)	3.0 ± 3.4 (8)
<i>Aythya marila</i>	
Amount of excretion (g dryweight /individual /day)	22.5
Amount of excretion as carbon (g dryweight /individual /day)	2.4 ± 0.50 (8)
Amount of excretion as nitrogen (g dryweight /individual /day)	0.20 ± 0.20 (8)
Amount of excretion as phosphorus (g dryweight /individual /day)	0.068 ± 0.076 (8)

Table 9 Population of duck spp. during four periods categorized according to the movements of migratory birds: going south(stage 1 and 2), wintering(stage 3) and going north(stage 4).

Stage	Population of duck spp.	Days
1	5490±210	20
2	1503±270	20
3	583±127	60
4	950±157	30

Table 10 Amount of feed, drop and nutrient removal in a year (130days in winter) of swan and duck and amount of fish catch as C/N/P.

	Feed(t/year/lagoon)			Drop(t/year/lagoon)		
	C	N	P	C	N	P
<i>C.cygnus</i>	12.90	1.23	0.25	4.44	0.23	0.079
<i>A.marila</i>	2.69	0.63	0.06	0.24	0.02	0.007
Total of two species	15.59	1.86	0.31	4.68	0.25	0.086
Fish catch (clam)	1.38	0.32	0.03	—	—	—

Table 11 Conditions of incubation in field and laboratory.
 (2) shows two bottles of each condition.

Condition		Field	Laboratory
Control	Light	C-L ○	○
	Dark	C-D ○	
Non-grazer	Light	G-L ○	
	Dark	G-D ○	
<i>Ruditapes philipinarum</i>	Light	P-L ○	○
	Dark	P-D ○	
Fecal sample of <i>Aythya marila</i>	Light	D-L ○(2)	○(2)
	Dark	D-D ○(2)	
<i>Zostera marina</i>	Light	Z-L ○	○
	Dark	Z-D ○	
Fecal sample of <i>Cygnus cygnus</i>	Light	S-L ○(2)	○(2)
	Dark	S-D ○(2)	

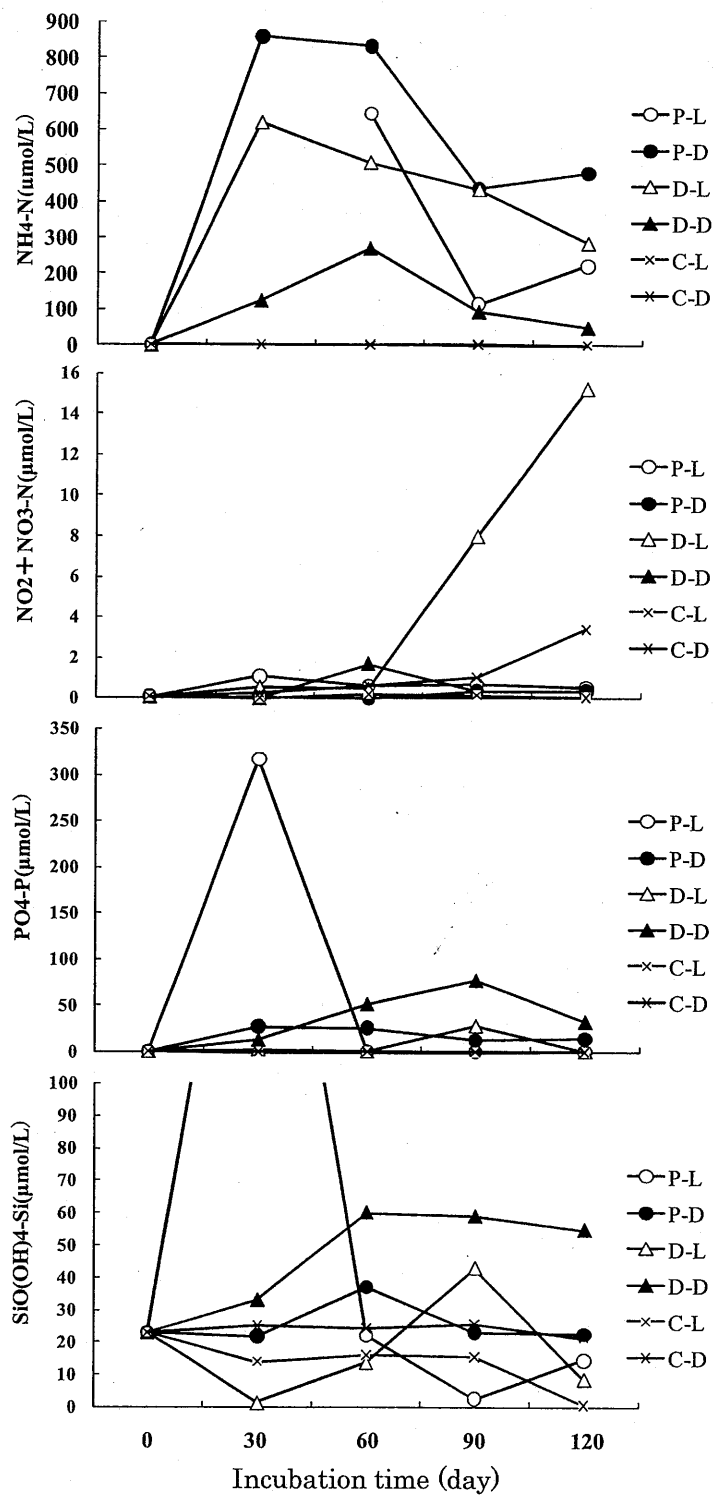


Fig.10 Spatial variations of nutrient in P, D and C conditions.

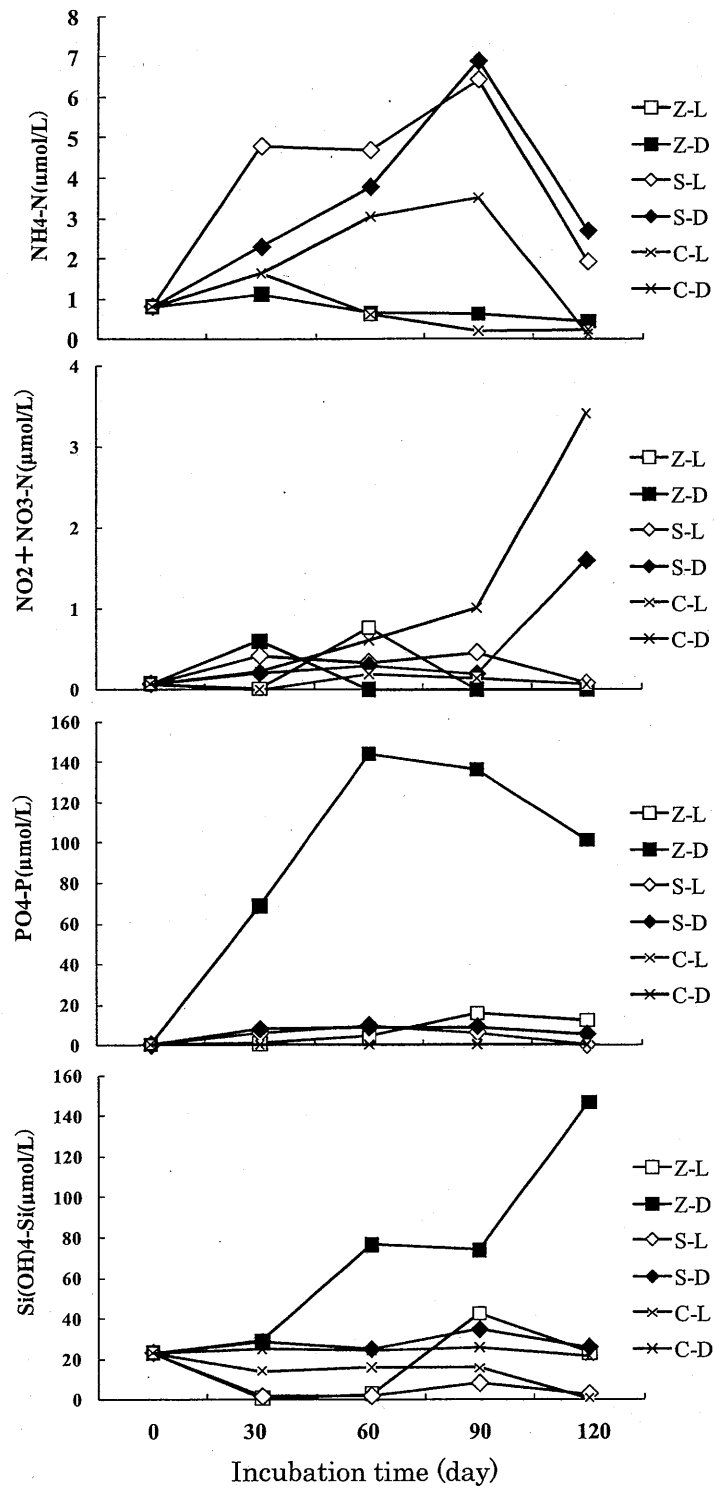


Fig. 11 Spatial variations of nutrient in Z, S and C conditions.

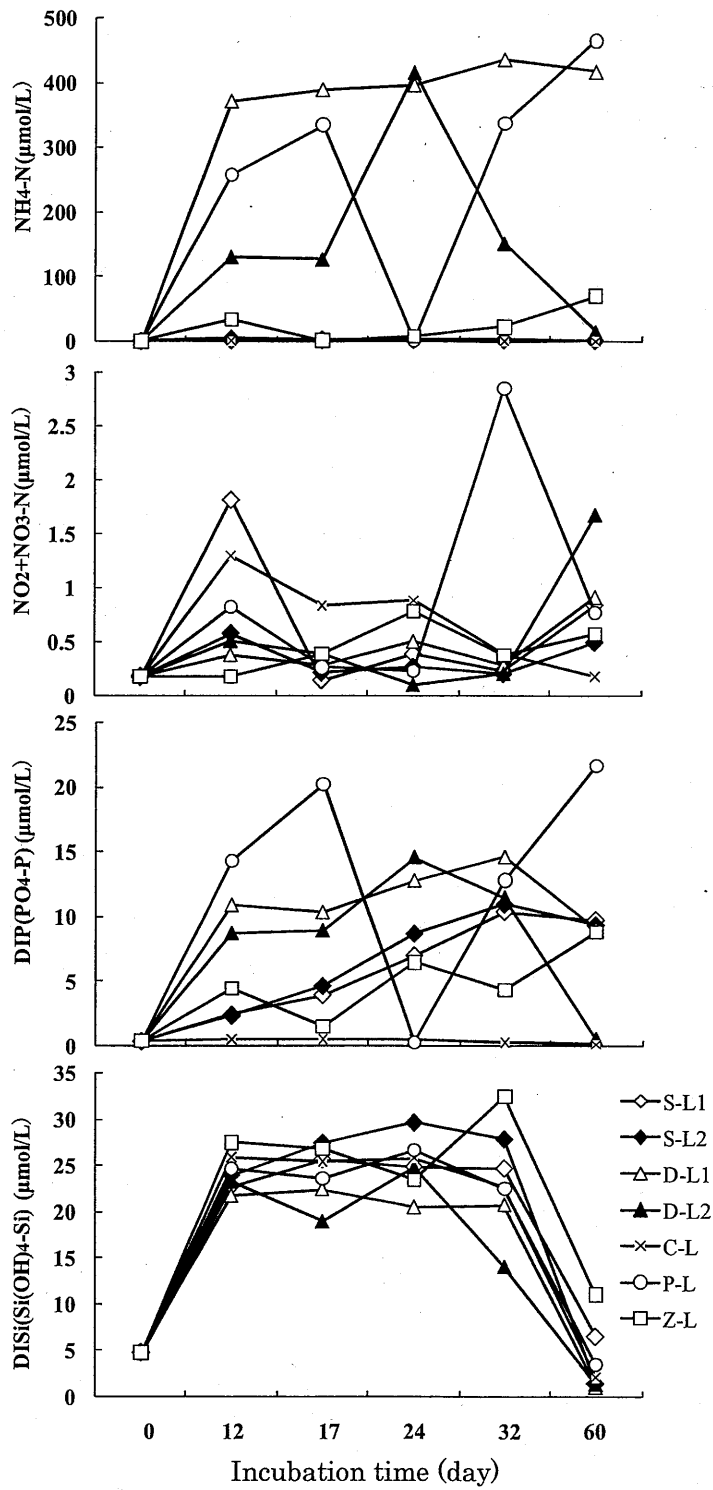


Fig. 12 Spatial variations of nutrient in each condition in laboratory.

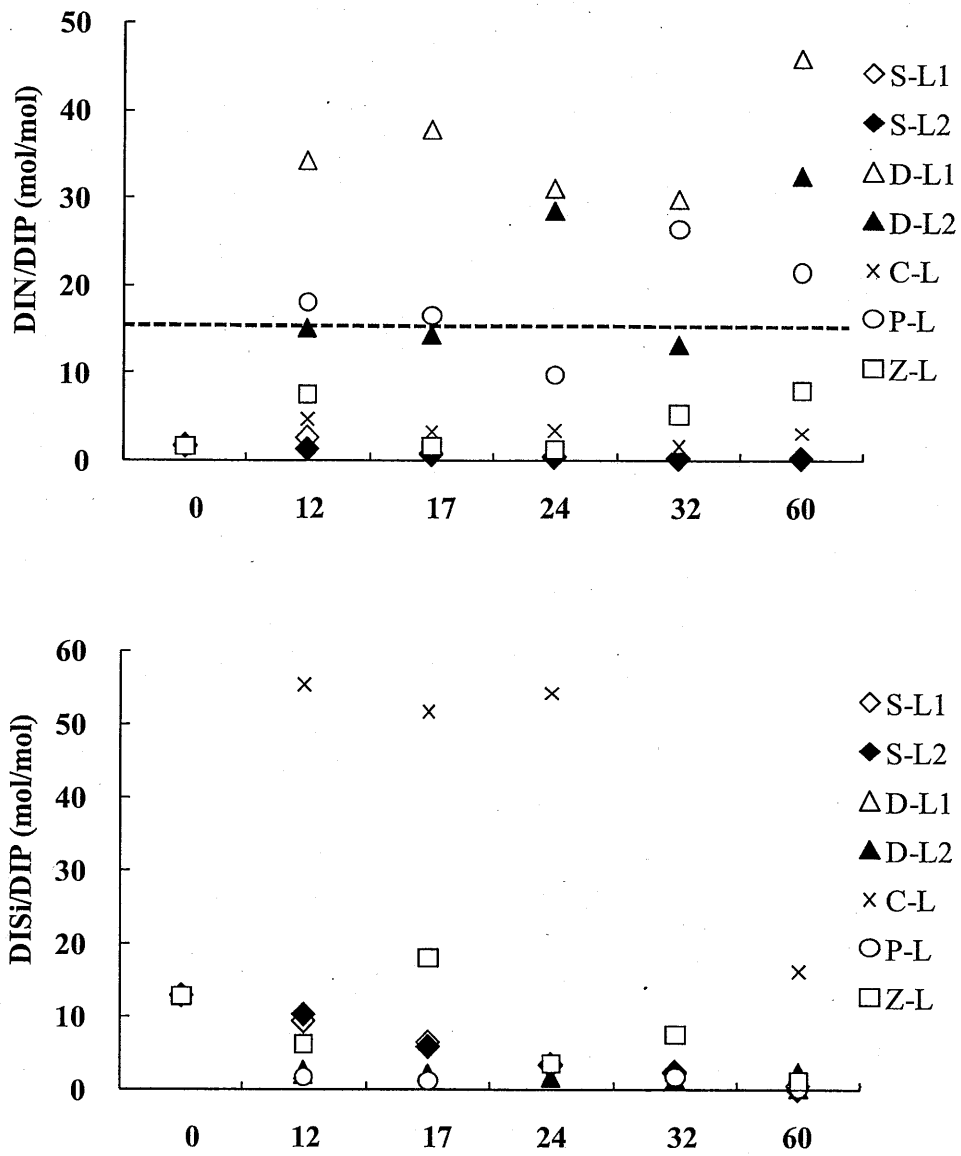


Fig. 13 Spatial variations of DIN/DIP and DISi/DIP in each condition in laboratory.