

独立行政法人港湾空港技術研究所

港湾空港技術研究所 報告

REPORT OF
THE PORT AND AIRPORT RESEARCH
INSTITUTE

Vol.51 No.3 December 2012

NAGASE, YOKOSUKA, JAPAN

INDEPENDENT ADMINISTRATIVE INSTITUTION,
PORT AND AIRPORT RESEARCH INSTITUTE

港湾空港技術研究所報告 (REPORT OF PARI)

第 51 卷 第 3 号 (Vol. 51, No. 3) , 2012 年12月 (December 2012)

目 次 (CONTENTS)

1. 鳥類の食性の探究による干潟生態系の保全と再生桑江朝比呂, 三好英一 3 (Coservation and Restoration of Intertidal Flat Ecosystems by Exploring Shorebird Foraging EcologyTomohiro KUWAE, Eiichi MIYOSHI)
2. 製鋼スラグ混合土の配合・混合条件がその力学特性に与える影響について平井壮, 水谷崇亮, 菊池喜昭, 川端雄一郎 77 (Study on Effect of Mixing Condition on Mechanical Properties of Mixture of Dredged Soil and Steel SlagSo HIRAI, Taka-aki MIZUTANI, Yoshiaki KIKUCHI, Yuichiro KAWABATA)

鳥類の食性の探究による干潟生態系の保全と再生

桑江 朝比呂*・三好 英一**

要 旨

干潟生態系の保全や再生をすすめるうえで、食物網の上位者である鳥類の保全が鍵をにぎる。干潟における典型鳥類種であるシギ・チドリ類は、採餌場として干潟を利用しているため、餌環境の保全や再生が重要となる。これまで、シギ・チドリ類は、干潟に生息するゴカイやカニなどの底生無脊椎動物を餌としていると定性的に報告されることが多かった。しかし、実際の餌生物を特定し定量的に調べることは、技術的に非常に困難であった。さらに、餌生物や採餌量の決定要因については、未解明な部分が多く取り残されていた。本研究では、以上の背景をふまえ、シギ・チドリ類の食性を定量的に実証し、干潟生態系の保全や再生を実施する際の技術的なポイントを提案することを目的とした。「鳥類の食性は研究手法的に困難」という隘路を打開するため、超望遠ビデオカメラによる採餌行動解析、糞の安定同位体比分析、採餌器官の形態解析など、様々な新たな観測技術や定量技術を開発して導入し、生態学、生理学、行動学、形態学、系統学といった様々な学問分野の融合を図りつつ検討した。シギ・チドリ類は、餌密度の高い干潟を飛来地として選択して採餌していた。餌生物の種類や捕捉速度は、その利用可能性によって決定していた。たとえば、餌密度が高いエリア（パッチ）を利用するときや、堆積物の硬さなどの環境制約が緩いときに、捕捉速度は高まった。本研究により、これまでまったく知られていなかった餌が世界で初めて解明された。具体的には、干潟堆積物表面に発達するバイオフィーム（微生物やそれが放出する多糖類粘液で構成された混合物の薄い層）が、小型シギ類の主食となっていることを示した。さらに、この未知の餌の摂食が、より広範な、多くの種にも当てはまる事実であることを示し、どのような要因でバイオフィームの摂食割合が決定されるのかを解明した。本研究により、餌生物に関する常識を覆すとともに、食物網構造の理解や、生態系の保全・再生のあり方に、パラダイム変換をもたらした。この新事実にもとづき、鳥類が提供する生態系サービスの持続的な享受を目標とした、干潟生態系の再生計画・設計に資する干潟の configuration（形状、構成、配置）を提案した。

キーワード：自然再生，生物多様性，生態系サービス，干潟の計画・設計・維持管理

* 沿岸環境研究領域 沿岸環境研究チームリーダー

** 沿岸環境研究領域 沿岸環境研究チーム 主任研究官

〒 239-0826 横須賀市長瀬 3-1-1 独立行政法人 港湾空港技術研究所
電話：046-844-5046 Fax: 046-844-1274 E-mail: kuwae@ipc.pari.go.jp

Conservation and Restoration of Intertidal Flat Ecosystems by Exploring Shorebird Foraging Ecology

Tomohiro KUWAE*, and **Eiichi MIYOSHI****

Synopsis

To date, macroinvertebrates such as worms, clams, crustaceans, and insects have been considered the principal prey of shorebirds. However, such prey cannot account for their complete diet. Here, we conducted field observations on shorebird foraging behavior on Japanese and Canadian tidal flats, analyzed chemical components of the bird droppings and prey items. One of the surprising discoveries is that many shorebird species, such as Dunlin (a very common species worldwide) and Red-necked Stint (very common in East Asia and Oceania), consume surficial intertidal biofilm, a hitherto unsuspected food comprised of microbes, their extracellular mucus substances, and detritus. This finding is the first in the world to demonstrate that biofilm feeding is indeed widespread. We estimate that the contribution of biofilm to total diet is up to 70%. Also, we revealed that the determinants of shorebird reliance of biofilm include shorebird body size, foraging rate, and phylogeny as well as biofilm density. Biofilm feeding by shorebirds means that “a critical missing link” between birds and biofilm in intertidal flat ecosystems has now been identified, which revises shorebirds’ trophic position and reveals new food web structures. Food web theory predicts that the biofilm-shorebird link stabilizes the food web structures and supports a persistent coexistence of basal species (biofilm), consumers (invertebrates), and predators (birds). Thus, declines in shorebird populations raise an alarm for far-reaching effects on the stability of whole ecosystems. This study can assist in recovering worldwide declines in shorebird biodiversity as well as conservation and restoration of the integrity of intertidal flat ecosystems. We propose ideal configurations applied to the planning and designing of intertidal flat restoration projects, in the light of benefits from ecosystem services provided by shorebirds.

Key Words: biodiversity; ecosystem services; planning, designing, and management of intertidal flats; sandpipers; plovers

* Head, Coastal and Estuarine Environment Research Group

** Senior Researcher, Coastal and Estuarine Environment Research Group

Corresponding author: Tomohiro Kuwae. Mailing address: 3-1-1, Nagase, Yokosuka 239-0826, Japan; Phone: +81-46-844-5046; Fax: +81-46-844-1274; E-mail: kuwae@ipc.pari.go.jp

目 次

要 旨	3
1. まえがき	7
1.1 水圏生態系の消失,生態系サービスと,干潟の保全・再生の経緯	7
1.2 シギ・チドリ類の減少と課題	8
1.3 生態系全体の持続的安定性に果たす役割	8
1.4 本研究の目的	8
2. 自然干潟および再生干潟に飛来する鳥類と採餌	9
2.1 まえがき	9
2.2 研究方法	9
2.3 結果:飛来した鳥類種とその行動	10
2.4 考察I:飛来数と飛来種を左右する要因	10
2.5 考察II:鳥類による生態系サービスの提供	13
2.6 あとがき	13
3. チドリ類の食性,行動生態とその決定要因	14
3.1 まえがき	14
3.2 研究方法	15
3.3 結果I:外部環境	18
3.4 結果II:採餌試行速度	18
3.5 結果III:捕捉成功率	19
3.6 結果IV:排泄までの時間	19
3.7 考察I:光(昼夜)の影響	20
3.8 考察II:餌密度の影響	23
3.9 考察III:温度の影響	23
3.10 考察IV:干出後の経過時間と風の影響	24
3.11 考察V:動画による採餌行動解析の利点	24
3.12 あとがき	24
4. シギ類の食性,行動生態とその決定要因	25
4.1 まえがき	25
4.2 研究方法	26
4.3 結果I:環境条件と捕捉された餌	28
4.4 結果II:採餌行動	29
4.5 考察I:採餌様式を選択	30
4.6 考察II:変化する環境条件に対する応答	32
4.7 あとがき	33
5. シギ・チドリ類における新たな餌としてのバイオフィルムの重要性	33
5.1 まえがき	33
5.2 研究方法	37
5.3 結果と考察I-採餌行動と舌の形態	42
5.4 結果と考察II-胃内容物解析	45

5.5	結果と考察 III - 安定同位体比からみたバイオフィームへの依存度	46
5.6	結果と考察 IV - 熱量からみたバイオフィームへの依存度	49
5.7	結果と考察 V - バイオフィームへの依存度を決定づける要因	50
5.8	舌の形態の系統解析によるバイオフィーム食の普遍性検証	51
5.9	シギ・チドリ類の進化に関する新たな概念モデルの提案	53
5.10	干潟生態系における新たな食物網構造の提案	54
5.11	シギ・チドリ類の渡りと巻貝類との競合に関連した地理的分布	56
5.12	泥質干潟の保全・再生の重要性	57
5.13	あとがき	57
6.	シギ・チドリ類の食性を考慮した干潟の保全と再生	58
6.1	まえがき	58
6.2	生態系サービスからとらえた理想の干潟像	58
6.3	保全や再生にかかる技術的なポイント	58
6.4	あとがき	61
7.	あとがき	61
7.1	本研究で得られた結果の概要	61
7.2	今後の課題	63
	謝辞	64
	参考文献	65
	用語集	75

1. まえがき

1.1 水圏生態系の消失，生態系サービスと，干潟の保全・再生の経緯

水圏生態系は，地球上の生態系においてもっとも危機に瀕している生息場 (habitat) の一つとして現在考えられている (Lotze et al., 2006; Worm et al., 2006; Halpern et al., 2008). 人間活動の影響による沿岸生態系の劣化は今もなお進行中であり，世界における塩性湿地の50%，マングローブの35%，サンゴ礁の30%，海草藻場の29%が消失もしくは劣化していると報告されている (Valiela et al., 2001; Millennium Ecosystem Assessment and World Resources Institute, 2005; Orth et al., 2006; United Nations Environment Programme, 2006; Food and Agricultural Organization of the United Nations, 2007; Waycott et al., 2009). 国内においてももちろん，高度成長期には，著しい沿岸の土地利用改変により，生態系そのものや，その場に存在していた生物多様性，そして生物資源が失われた (環境省編，2011a).

失われた水圏生態系を取り戻すための一環として，これまで日本では，干潟生態系の保全や再生が取り組まれてきた (運輸省港湾局編，1998; 海の自然再生ワーキンググループ，2003, 2007; 中村・石川編，2007). 生態系の保全や再生は，生態系サービス (生態系の自然な過程によって発現される生態系機能のうち，人類にとって価値のある機能) の持続的な享受がしばしばその目的とされる. これまでの干潟生態系の保全や再生は，魚介類の漁獲を中心とする「食料供給」といった生態系サービス (供給サービス) の享受を目的とする事例が数多かった (生態系工学研究会編，2007; 山本・古谷編，2007; 水産庁，2008; 生田ら編，2009; 瀬戸編，2009; 小路ら編，2011). また，水質浄化機能 (具体的には，富栄養化物質である窒素やリンの分解，無機化，変態，除去作用) が，干潟生態系を構成する底生無脊椎動物や微生物などによって発現していることが，ここ20年ほどの間に解明されてきた (たとえば Falcão & Vale, 1990; 青山ら，1996; 矢持ら，1997, 2003; Montani et al., 1998; 李ら，1998; Kuwae et al., 1998, 2003, 2006; Magni et al., 2000; 児玉ら，2000; Kuwae, 2001; Hiwatari et al., 2002; 桑江ら，2004; Otani et al., 2010; 一見ら，2011). したがって，「水質改善」といった生態系サービス (調整サービス) の享受も，干潟生態系の保全や再生の目的となってきた (海の自然再生ワーキンググループ，2003, 2007; 中村・石川編，2007; 山本・古谷編，2007; 小路ら編，2011).

一方，干潟が提供する生態系サービスとして，供給

サービスや調整サービスの他にも，野鳥観察に代表される「リクリエーション」といった文化的サービスが挙げられる (栗原，1980; 運輸省港湾局編，1998; 桑江ら，2003; Millennium Ecosystem Assessment and World Resources Institute, 2005; 中村・石川編，2007). 国内外で野鳥観察のために干潟を訪れる人は数多い. 国内有数のシギ・チドリ類の飛来地である，愛知県藤前干潟の埋め立て問題では，この生態系サービスの保全をめぐって論議され，最終的には埋め立て中止の判断がなされた (環境庁，1998; 名古屋市・名古屋港管理組合，1999). このことは，干潟生態系が提供する「価値の定量化が難しい」文化的サービスが，いかに我々にとってかけがえのない価値となっているかを示す証左であろう. したがって，鳥類は文化サービス提供の鍵種であるといえる. さらに，干潟において鳥類は，食物網*の頂点に位置する生物 (アンブレラ種) として認識されていることから (図1-1)，餌 (有機物) を干潟から採り上げることによる物質循環機能や食物網の形成といった基盤サービスも提供しているといえる.

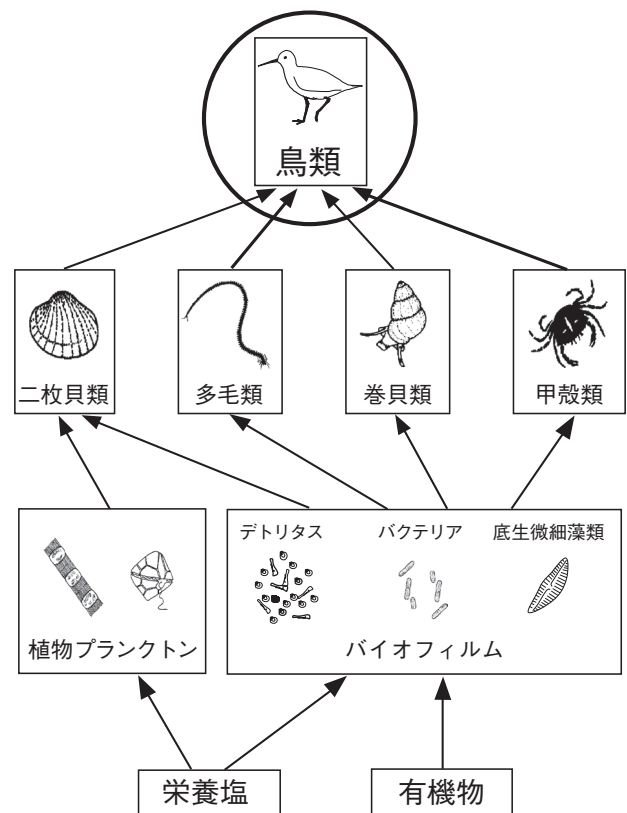


図1-1 これまで認識されてきた干潟生態系における典型的な食物網

1.2 シギ・チドリ類の減少と課題

シギ・チドリ類 (shorebird or wader) は、水圏生態系を生息場とする代表的な水鳥である。シギ・チドリ類には、小型 (<20 g) で嘴の短い (<2 cm) オバシギ類 (sandpiper) から大型 (>800 g) で嘴の長い (>20 cm) のシャクシギ類 (curlew) が含まれており、その体サイズや採餌器官は鳥類の中でももっともバリエーションに富み多様である (Colwell, 2010)。

干潟や湿地に飛来し採餌するシギ・チドリ類の急激な個体数の減少が、近年、世界中で顕在化している (Wetlands International, 2006; Amano et al., 2010)。日本においてもここ 20 年間に飛来数が 40 ~ 50% 減少したと報告されており (天野, 2006)、干潟・湿地生態系の保全や再生による飛来数の回復が喫緊の課題となっている。

餌場として干潟・湿地を利用するシギ・チドリ類の飛来数を回復させるためには、餌資源量の回復を促す方策が基本となるはずである。つまり、餌となる食物網の下位生物の生息場再生から取りかかる必要がある。したがって、シギ・チドリ類の生息場の再生は、沿岸環境の保全や再生において技術レベルの高い究極の目標であるといえる。しかし、現状の知見や技術では、目標達成はおぼつかない。それは、鳥類の飛来地選択などの行動特性や食性に関して未解明な部分が多いことに起因している (柳, 2006)。たとえば、再生された干潟に鳥類が飛来するのか、あるいは、そもそも鳥類は何を餌としているかなど、私たちが知らないことはあまりにも多い。

1.3 生態系全体の持続的安定性に果たす役割

生態系や生物多様性の保全にかかる学術分野では、近年、食う-食われるの関係 (食物網の構造)、特に上位捕食者の存在の重要性が指摘されるようになってきた。これは、(1) 上位捕食者は個体数がもともと少なく (Purvis et al., 2000)、狩猟や漁獲といった人間活動による捕食圧が強くなっていたため (Bamford, 1992; Johnson et al., 2007)、種の絶滅がしばしば上位捕食者から起きること (Byrnes et al., 2007)、そして (2) 上位捕食者は、生物群集の構造を形づくるうえで鍵となっていて、もし上位捕食者が絶滅してしまうと、食物を構成する他の生物群集の絶滅を加速させてしまうおそれがあること (Duffy, 2003; Estes et al., 2011)、といった理由による。つまり、生態系を形づくる食物網の構造や動態が、上位捕食者によっても大きく変わる事例 (top-down 効果) が、様々な生態系において示され始めたからである。それまでは、生態系の食物網の構造や動態は、その底辺を支える植物などの一次生産者による規定 (bottom-up 効果) が

支配的と考えられていた。それゆえ、近年顕在化しているシギ・チドリ類の個体数の世界的な減少は (Wetlands International, 2006; 天野, 2006; Amano et al., 2010)、top-down 効果を通じた生態系全体の劣化、すなわち、環境劣化や食物網構造の乱れ、または水圏生態系全体の生物多様性の減少を警告しているのかもしれない (O'Connell et al., 2000; Estes et al., 2011, Kuwae et al., 2012)。

以上の理解にしたがえば、干潟生態系の保全や再生においては、上位捕食者であり干潟の典型鳥類である、シギ・チドリ類の保全が鍵をにぎる。干潟生態系において上位捕食者である鳥類の食性の解明は、単に、現在世界中で激減している鳥類の個体数回復に関わる課題解決に寄与するだけではなく、干潟生態系全体の保全、すなわち、食物網を形づくる生物群集全体の安定的な存在を保証し、干潟生態系の生物多様性やその環境の持続的安定性につながると予測され始めたのである。しかしながら、鳥類の食性については研究手法的に困難であり、未解明な部分が多く残された課題である。

1.4 本研究の目的

以上の背景をふまえ、干潟生態系全体の保全や再生には、鳥類を頂点とする食物網の解明がきわめて重要との認識にいたった。したがって、本研究では、シギ・チドリ類の食性を定量的に実証することを目的とする。そして、鳥類の食性を考慮した干潟生態系の再生や保全を実施する際の、技術的なポイントを提案する。本課題に取り組むためには、「鳥類の食性の解明は研究手法的に困難」という隘路を打開することが必要不可欠である。そのため、望遠ビデオカメラによる採餌行動解析、糞の安定同位体比分析、採餌器官の形態解析など、様々な新たな観測技術や定量技術を開発して導入した。

2章では、餌の密度と飛来数との関係 (特に、鳥類が採餌のために干潟を利用しているかどうか、また、どのような採餌場所を選択しているのか)、ならびに、鳥類が採餌場所として、自然干潟と同様に、再生干潟も鳥類が利用するかどうかについて調べるため、自然干潟と再生された干潟に飛来する鳥類の個体数を比較する。そして、再生された干潟にも鳥類が飛来し、採餌していることを示すと同時に、飛来数と餌環境との関係性を示す。

3章から5章では、シギ・チドリ類の食性に関して検討する。3章では、日本のチドリ類の代表種であるシロチドリを例にして、鳥類の採餌行動の決定要因について検討する。4章では、日本のシギ類の代表種であるハマシギを例として、鳥類の採餌様式や捕捉速度の決定要因について検討する。5章では、新たな餌資源であるバイ

オフィルムを食するシギ・チドリ類の普遍性や、バイオフィルムへの依存度を決定する要因について検討する。

6章では、前章までに得られた知見や、既往の知見をとりまとめ、干潟の保全や再生において、シギ・チドリ類が提供する生態系サービスの持続的な享受を目標とした場合の「理想の干潟像」を、鳥類相やその行動特性から示す。つぎに、その目標を具現化するための技術的なポイントを、特に configuration (形状, 構成, 配置) の視点から提示し、干潟の計画・設計に資するアイデアを提案する。

7章では、1章から6章までに得られた結論を簡潔にとりまとめ、今後の課題を示す。

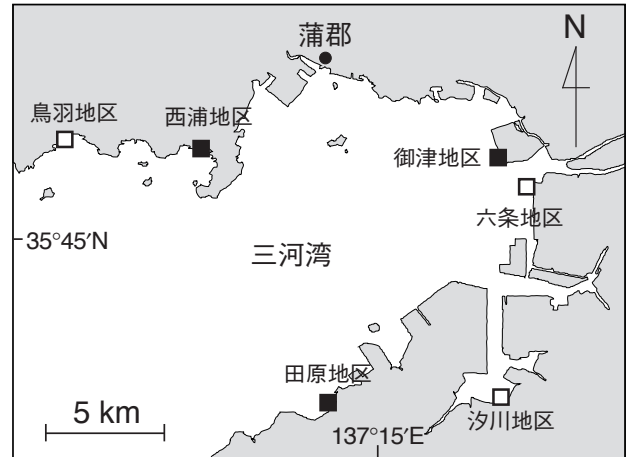


図 2-1 調査地 (愛知県三河湾の自然干潟と再生干潟)。

2. 自然干潟および再生干潟に飛来する鳥類と採餌

2.1 まえがき

鳥類が採餌のために干潟を利用しているかどうか、そして、もし採餌に利用しているとする、どのような採餌場所を選択しているのかといった課題、すなわち、餌の密度と飛来数との関係 (餌の多い場にはより多くの鳥類が飛来するか) の解明は、食性研究の基本となる。さらに、生態系の保全や再生にかかる技術課題に取り組むうえで、そもそも鳥類が採餌場所として、自然干潟と同様に再生干潟も利用するかどうかについては、その詳細なメカニズムの検討の前段階として、干潟再生の潜在的な可能性という意味合いからも調査しておくべき課題であると思われる。

以上の問題意識から、本章では、自然干潟と再生干潟における鳥類飛来数の相互比較をすることにより、鳥類の分布と餌生物との関係性 (相互作用) や、干潟の成立経緯 (自然干潟 vs 再生干潟) が飛来数に与える影響について検討することを目的とする。

国内の干潟における鳥類の飛来状況に関する報告例は数多いが (たとえば、環境省, 2011), 分布や飛来数を決定づける要因に関する検討例は、いまだに限られている (たとえば、森田ら, 1997; 千葉県土木部・千葉県企業庁, 1998; 名古屋市・名古屋港管理組合, 1999; Fujioka et al., 2001; 渡辺, 2001, 2006; 木村ら, 2002; 天野, 2006; Amano et al., 2010; Arakida et al., 2011; 西川, 2011; 荒木田, 2012; 佐久間, 2012)。また、鳥類の分布を検討するうえで、自然干潟と再生干潟とを比較した例も少ない (Brusati et al., 2001; 木村ら, 2002; 岡崎, 2002; 桑江ら, 2003; Armitage et al., 2007)。ここでは、干潟に飛来する鳥類群集 (特にシギ・チドリ類) の分布について、自然干潟ならびに再生干潟における観測データから検討する。

2.2 研究方法

自然干潟と再生干潟に飛来する鳥類数とその行動を調べるため、愛知県三河湾に位置する3カ所の自然干潟 (鳥羽地区, 六条地区, 汐川地区) と3カ所の再生干潟 (西浦地区, 御津地区, 田原地区) において (図 2-1), 2002年8月から2003年9月まで合計16回現地観測を実施した。3カ所の再生干潟はともに三河湾湾口 (中山水道) の浚渫砂 (中央粒径約 0.18 mm, シルト粘土分約 3%) をもちいて、1998年から2001年にかけて再生されている (西村ら, 2002)。一方、3カ所の自然干潟は再生干潟よりも細粒分が多い (シルト・粘土分 10% 以上)。調査地点のうち、御津地区については干潟として再生されたものの、2002年8月の時点以降は地盤高の低下により、堆積物が常時水没する浅場となった。

あらかじめ各調査地点に調査エリア (判別可能視程: 最大約 400 m) を設定し、エリア内に出現したすべての鳥類を調査対象とした。各観測日には、下げ潮時 (6~7時間) の間に飛来した各鳥類種の個体数と行動の様子 (採餌もしくは休息) を、1時間に1回望遠鏡 (30倍) または双眼鏡 (8~10倍) をもちいて、6カ所の干潟において同時に計測した。1時間ごとに計数された値のうち、最大値をその観測日における「最多飛来個体数」と定義した。また、調査時間内に出現した鳥類の全種数を、その観測日における「種数」と定義した。

鳥類の餌生物の生息密度を調べるため、2002年9月には、アクリルパイプ (内径 7.0 cm) により各干潟の堆積物を深さ 20 cm まで採取し ($n = 4 \sim 15$), 1 mm メッシュのふるいに残った底生無脊椎動物を同定して計数した。

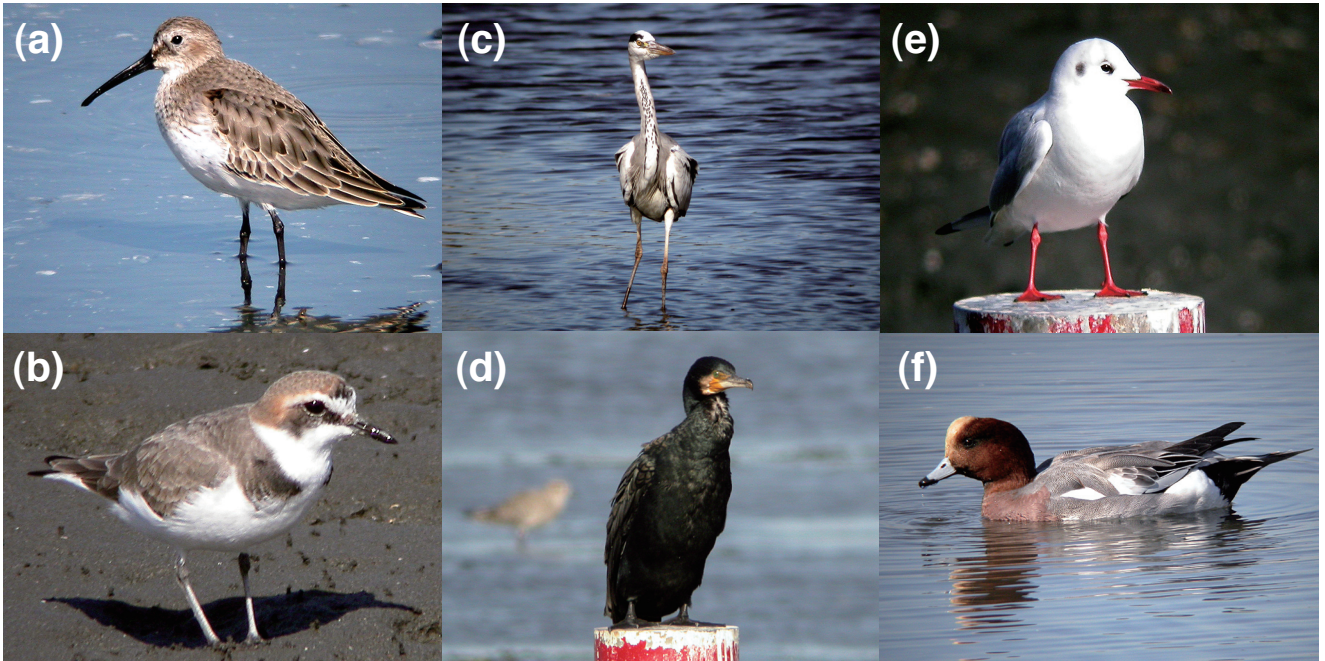


図 2-2 干潟に飛来した代表的な鳥類種. (a)：シギ類 (ハマシギ *Calidris alpina*), (b)：チドリ類 (シロチドリ *Charadrius alexandrinus*), (c)：サギ類 (アオサギ *Ardea cinerea*), (d)：ウ類 (カワウ *Phalacrocorax carbo*), (e)：カモメ類 (ユリカモメ *Larus ridibundus*), (f)：カモ類 (ヒドリガモ *Anas penelope*).

2.3 結果：飛来した鳥類種とその行動

自然干潟ならびに再生干潟に飛来した代表的な鳥類は、シギ類・チドリ類・サギ類・ウ類・カモメ類・カモ類であった (図 2-2)。優占種 (延べ 500 羽以上計数された鳥類) のうち、シギ・チドリ類に分類される種はハマシギ (*Calidris alpina*)、ダイゼン (*Pluvialis squatarola*)、シロチドリ (*Charadrius alexandrinus*) の 3 種、サギ・ウ類に分類される種はカワウ (*Phalacrocorax carbo*)、アオサギ (*Ardea cinerea*)、コサギ (*Egretta garzetta*) の 3 種、カモメ類に分類される種はユリカモメ (*Larus ridibundus*)、ウミネコ (*Larus crassirostris*)、セグロカモメ (*Larus argentatus*) などの 5 種、カモ類に分類される種は、スズガモ (*Aythya marila*)、ホシハジロ (*Aythya ferina*)、オナガガモ (*Anas acuta*)、ヒドリガモ (*Anas penelope*) などの 9 種であった (表 2-1)。

再生干潟における最多飛来個体数と種数は、自然干潟と比較し調査期間を通じて少なかった (図 2-3)。自然干潟では、サギ・ウ類とカモメ類が秋季に優占するのに対し、カモ類は冬季に優占していた (図 2-4)。シギ・チドリ類は季節による違いがみられなかった。自然干潟において冬季に最多飛来個体数が特に多かったのは (図 2-3)、カモ類が越冬のために群れで渡ってきたことによるものであった。

シギ・チドリ類の最多飛来個体数と種類数についても、自然干潟と比較し再生干潟のほうが少なかった (図 2-5)。2003 年冬季における西浦地区ならびに、夏季における西浦地区と田原地区において、10 羽を越えるシロチドリの飛来と採餌行動が確認された。

シギ・チドリ類、カモ類、サギ・ウ類、カモメ類の 4 つの分類群の中で、もっとも飛来個体数が多かったのはカモ類であった (表 2-1)。しかし、4 つの分類群中もっとも採餌個体数が多かったのは、シギ・チドリ類であった。シギ・チドリ類の採餌行動率は 88.1%であったのに対し、カモ類、サギ・ウ類、カモメ類の採餌行動率は 2.3 ~ 10.0%と非常に低かった。つまり、シギ・チドリ類は餌場として干潟を利用し、カモ類、サギ・ウ類、カモメ類は休息場として干潟を利用していた。

2.4 考察 I：飛来数と飛来種を左右する要因

シギ・チドリ類は餌場として干潟を利用していた (表 2-1)。このことから、その飛来数は餌の利用可能性、すなわち (1) 餌生物密度、(2) 採餌可能時間 (潮位)、(3) 干渉者 (人や同種を含めた他の生物個体) や猛禽類などの捕食者存在と深く関わっていることが予想される。本研究で調査した 6 カ所の干潟における立地環境を考慮すると、捕食者については大きな違いがないと考えられ

表 2-1 優占した鳥類種とその採餌行動率

種	総観察個体数 (A) (羽)	総採餌個体数 (B) (羽)	採餌行動率 (B/A) (%)
シギ・チドリ類			
ハマシギ <i>Calidris alpina</i>	15,112	13,676	90.5
ダイゼン <i>Pluvialis squatarola</i>	980	863	88.1
シロチドリ <i>Charadrius alexandrinus</i>	705	431	61.1
その他	507	279	55.0
Total	17,304	15,249	88.1
サギ・ウ類			
カワウ <i>Phalacrocorax carbo</i>	8,819	437	5.0
アオサギ <i>Ardea cinerea</i>	1,555	267	17.2
コサギ <i>Egretta garzetta</i>	515	233	45.2
その他	481	147	30.6
Total	11,370	1,084	9.5
カモメ類			
ユリカモメ <i>Larus ridibundus</i>	13,966	1,846	13.2
ウミネコ <i>Larus crassirostris</i>	5,335	31	0.6
セグロカモメ <i>Larus argentatus</i>	1,134	99	8.7
アジサシ <i>Sterna hirundo</i>	716	0	0.0
カモメ <i>Larus canus</i>	615	214	34.8
その他	364	33	9.1
Total	22,130	2,223	10.0
カモ類			
スズガモ <i>Aythya marila</i>	194,313	1,688	0.9
ホジハジロ <i>Aythya ferina</i>	66,913	1,131	1.7
オナガガモ <i>Anas acuta</i>	11,329	1,140	10.1
ヒドリガモ <i>Anas penelope</i>	9,066	1,208	13.3
オカヨシガモ <i>Anas strepera</i>	2,946	581	19.7
マガモ <i>Anas platyrhynchos</i>	2,093	462	22.1
ハシビロガモ <i>Anas clypeata</i>	1,705	178	10.4
カルガモ <i>Anas poecilorhyncha</i>	1,619	73	4.5
キンクロハジロ <i>Aythya fuligula</i>	776	20	2.6
その他	753	159	21.1
Total	291,513	6,640	2.3

るため、餌生物密度、採餌可能時間、そして干渉者について以下に検討する。

シギ・チドリ類（特に本研究の優占種であるハマシギ・ダイゼン・シロチドリ）は、干潟に生息する底生無脊椎動物のうち、硬い殻を持っていない種や小型種を好んで干出時に採餌する（たとえば Quammen, 1982; 桑原,

1991, 1996; Kalejta, 1993; 吉安・尾崎, 2002; Warnock et al., 2002; 渡辺, 2006）。調査地では、ゴカイ科 (Nereididae) の多毛類であるカワゴカイ類 (*Hediste* sp.) とコケゴカイ (*Ceratonereis erythraeensis*) そして、スナガニ科 (Ocypodidae) のコメツキガニ (*Scopimera globosa*) が出現していたので、このような生物種が餌の候補となり

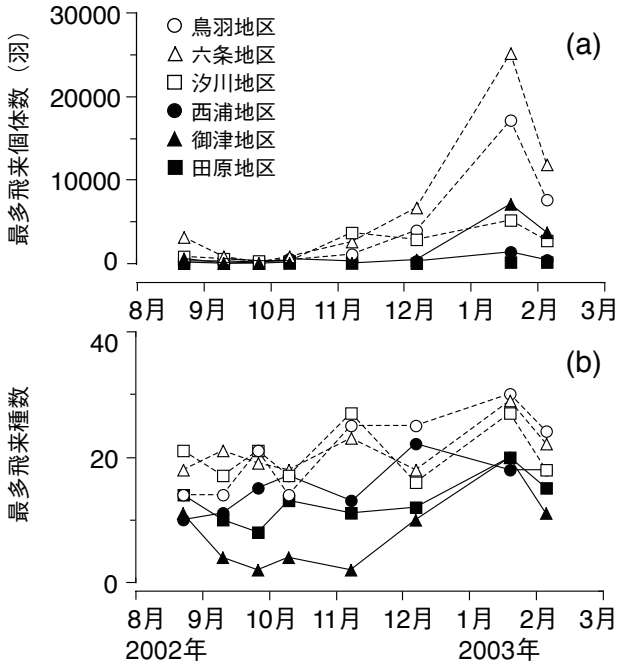


図 2-3 自然干潟（白印）ならびに再生干潟（黒印）における鳥類の最多飛来個体数と種数の経時変化

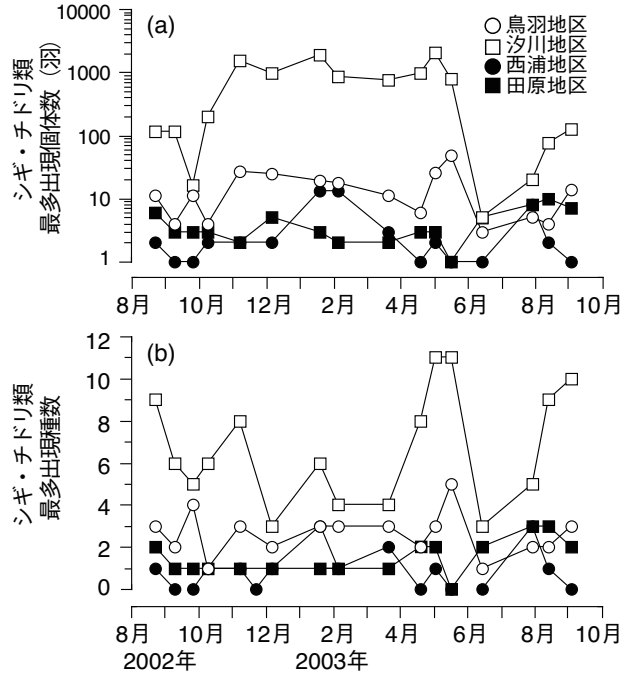


図 2-5 自然干潟（白印）ならびに再生干潟（黒印）におけるシギ・チドリ類の最多飛来個体数と種数の経時変化

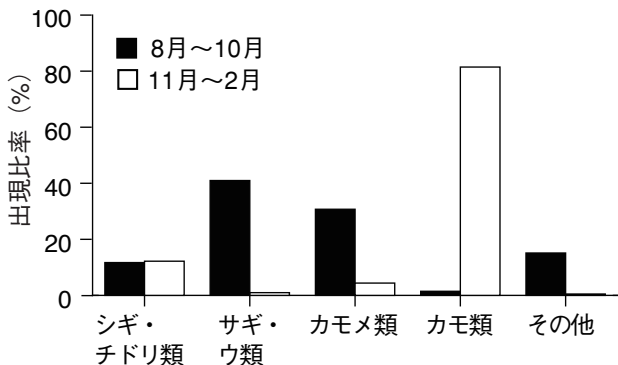


図 2-4 夏季から秋季(8月～10月)と秋季から冬季(11月～2月)における自然干潟に飛来した鳥類の分類群ごとの出現比率

える。そこで、大型で殻を持ち、シギ・チドリ類が利用に適していないと考えられる二枚貝類と巻貝類は餌生物から除外し、上記のゴカイ類ならびにカニ類をここでは餌生物と仮定して、その生息密度とシギ・チドリ類の最多飛来個体数との関係を調べてみた(図 2-6)。すると、最多飛来個体数の少ない再生干潟では、餌密度が低いことがわかる。餌密度が低い理由としては、再生干潟で使用された浚渫砂(シルト粘土分約 3%)が、餌生物であるゴカイ類ならびにカニ類の生息には、粗すぎたことが考えられる。実際、自然干潟のシルト粘土分は 10%

となっており、堆積物環境としては、自然干潟と再生干潟との間には当初から差がみられていた。ただし、餌密度と飛来数との相関関係はそれほど強くないようにみえる。既往例によると、餌密度と飛来数とに高い相関がみられているケースもあれば(たとえば Hicklin & Smith, 1984; Luckenbach, 1984, 木村ら, 2002), 相関がみられていないケースもある(Wilson, 1990; 森田ら, 1997)。また、再生干潟における餌密度が自然干潟より高いにもかかわらず、飛来数が再生干潟のほうが少ない事例もみられる(岡崎, 2002)。

先に述べたように、飛来数は餌密度以外にも、採餌可能時間や、他種間や同種内の干渉、あるいは捕食圧など、他の要因も関連していると考えられるため、ある意味当然の結果であるといえる。飛来数や分布を決定する要因の詳細な解明は今後の課題である。さらに、餌密度が同程度な場合、自然干潟と再生干潟に飛来する個体数が同程度となる事例(Brusati et al., 2001)の普遍性についても、実証的に研究をすすめる必要がある。

汐川地区におけるハマシギ・ダイゼン・シロチドリ類の飛来数の合計値と下げ潮潮位との関係をみると、飛来する潮位は 140 cm 以下であることがわかる(図 2-7)。汐川地区の干潟堆積物が干出する潮位も 140 cm 以下であることから、これらの鳥類は冠水時に飛来しないこと

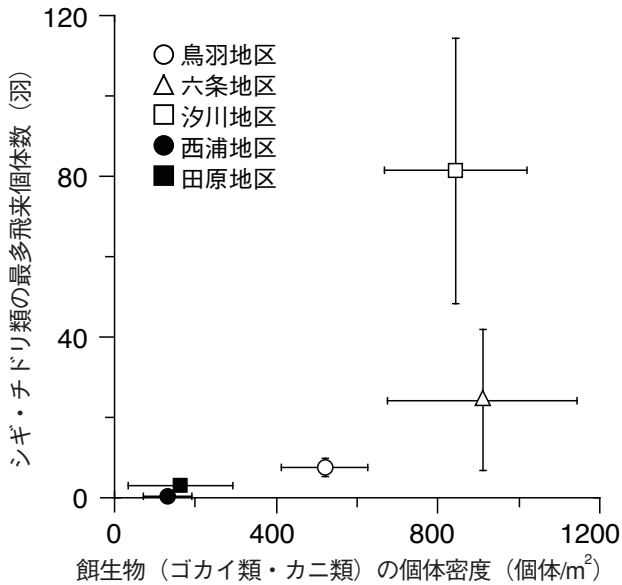


図2-6 2002年8月から9月におけるシギ・チドリ類の最多飛来個体数と2002年9月における餌生物（ゴカイ類・カニ類）との関係。白印は自然干潟，黒印は再生干潟。エラーバーは標準誤差を示している。

を示している。事実，常時冠水している御津地区においては，ハマシギ・ダイゼン・シロチドリが1羽も観察されていない。このことから，採餌可能時間の最大値は，干出時間によって決定していて，干潟堆積物の標高が高い場合ほど，シギ・チドリ類は採餌場所として潜在的に利用できることが示唆される。

2.5 考察II：鳥類による生態系サービスの提供

シギ・チドリ類は採餌行動率が88.1%と高く，かつ観察された総採餌個体数をもっとも多かった（表2-1）。この高い採餌行動率は，他の自然干潟や再生干潟で谷津干潟で観察された採餌行動率と一致している（桑原，1996; Brusati et al., 2001; 岡崎，2002; 吉安・尾崎，2002; Armitage et al., 2007）。このことからシギ・チドリ類は，他の鳥類種と比較して活発に採餌し，アンブレラ種として食物網の上位に位置づけられるとともに，物質循環や食物網形成の観点からも，重要な役割を果たしているといえる。

シギ・チドリ類は再生干潟にも少数ながら飛来し（図2-5），餌生物を採餌していた。特に，西浦地区においては冬季にシロチドリが群れて飛来し採餌していた。干潟そのものが存在せずシギ・チドリ類の飛来がなかった場所が，干潟再生により数年のうちに飛来し採餌する場所へと変化し，文化的サービスや基盤サービスといった

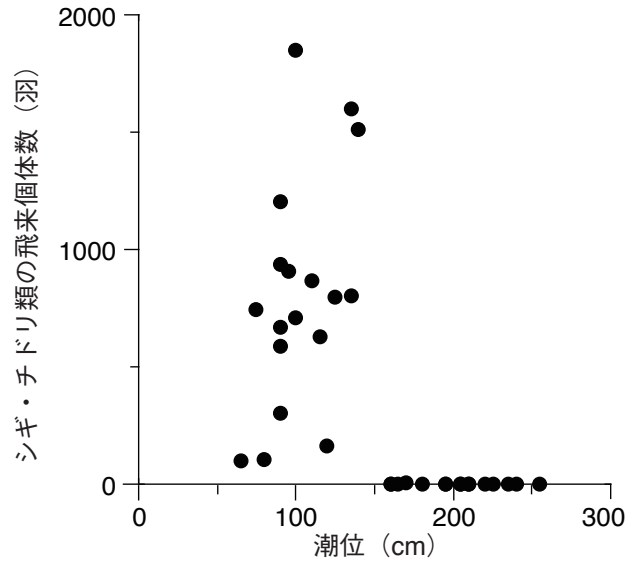


図2-7 汐川干潟におけるハマシギ・ダイゼン・シロチドリの飛来数の合計値と下げ潮潮位との関係。干潟堆積物が干出し始める潮位は140 cm。また，調査期間における最低潮位は65 cm。

生態系サービスが提供されることを意味する。

東京港野鳥公園や大阪南港野鳥園では，干潟再生後，時間経過とともにシギ・チドリ類が安定して飛来するようになっている（運輸省港湾局，1998）。西浦地区や田原地区においても，シギ・チドリ類の飛来状況について今後モニタリングしていく必要がある。その際には，種数の増加に注視する必要があると思われる。というのは，一般に再生された場における生物種数の増加は，個体数の増加よりも遅い傾向がみられるためである（桑江，2005; Moreno-Mateos et al., 2012）。

2.6 あとがき

本章では，干潟に飛来するシギ・チドリ類の個体数と餌の密度との関係や，干潟の成立経緯（自然干潟 vs 再生干潟）が飛来数に与える影響について検討することを目的として，再生干潟と自然干潟における観測データを比較しながら検討した。以下に得られた結果の要点を示す。

(1) シギ・チドリ類は，干潟での採餌行動率が88.1%と高く，採餌のために飛来していた。他の鳥類種と比較して，干潟上で採餌行動が活発であり，食物網や物質循環の観点から重要な役割を担っていると予想される。

(2) シギ・チドリ類の飛来個体数は，餌生物密度や潮位



図 3-1 シロチドリ (*Charadrius alexandrinus*)

といった要因で決定される、餌生物の利用可能性と関連している可能性がある。

- (3) シギ・チドリ類は、再生後数年の干潟にも少数ながら飛来し、餌生物を採餌する。
- (4) 再生干潟における堆積物の粒径が粗く、餌生物の密度が低いことと、再生干潟に飛来するシギ・チドリ類の個体数が少ないことは、関連している可能性がある。

3. チドリ類の食性、行動生態とその決定要因

3.1 まえがき

前章では、シギ・チドリ類が、採餌のために干潟に飛来していることを示した(表 2-1)。そして、飛来数は、餌生物の密度と関係がある可能性が示唆された(図 2-6)。しかしながら、その餌生物とは、実際いったい何か、そして、シギ・チドリ類の採餌行動や、餌の捕捉速度は、どのような要因によって決定づけられているのか、といったシギ・チドリ類の食性に関する知見は、いまだ十分ではない。そこで、本章では、日本に飛来するチドリ類のなかで典型種であるシロチドリ (*Charadrius alexandrinus*) (図 3-1) を取り上げ、その食性や、環境条件との関係について検討する。

堆積物中に隠れている餌生物や逃避行動をとる餌生物を採餌するシギ・チドリ類のような捕食者は、当然ながら捕捉の失敗を経験する。そのような捕食者の捕捉速度(単位時間あたりの捕捉数)は、採餌試行速度(単位時間あたりの試行数)と捕捉成功率(捕捉数/試行数)によって決定される。したがって、適応度(子孫繁栄)*に直接的に深く関連する捕捉速度を、採餌試行速度と捕捉成

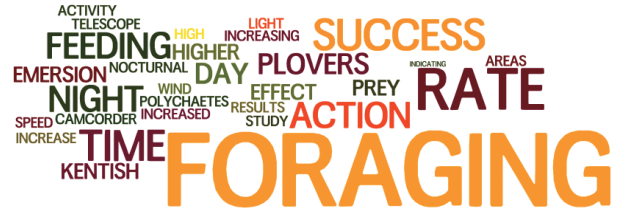


図 3-2 本章のキーワード

功率に分割し、それぞれを決定づける要因について検討することは、当該捕食者の採餌行動生態を理解する助けとなると考えられる。

シギ・チドリ類において、捕捉速度に関する環境制約については、特に餌密度との関連について様々な既往研究がなされている。(たとえば, Goss-Custard, 1970, 1977; Wilson, 1990; Kalejta & Hockey, 1994; Zharikov & Skilleter, 2003; Lourenço et al., 2005)。しかしながら、他の環境制約についてはそれほど多くの研究例はない(Pienkowski, 1983a, 1983b; McNeil et al., 1992; Turpie & Hockey, 1993; Kuwae et al., 2010)。環境制約のなかでも、光(昼夜)の影響は、温帯で越冬するシギ・チドリ類にとっては重要である。というのは、温帯の冬期は、昼の長さが短く、かつ日潮不等により昼間の干出時間が短いため、採餌可能時間が制約され、昼間のみの採餌では一日に必要な熱量が賅えないことがあるためである(McNeil et al. 1992, Mouritsen, 1994)。

採餌試行速度を決定づける要因としては、隠れている餌生物を特定する手がかりの頻度や、その手がかりを検出する捕食者の能力があげられる。たとえば、干潟上のチドリ類は、視覚を使って、ほんの短時間に起きる堆積物表層での餌生物の動きや、巣穴からの間隙水の流出を検出し、捕捉する(Pienkowski, 1983c; Esselink & Zwartz, 1989)。手がかりの頻度は、餌生物の活性と餌生物の密度に依存している。餌生物の活性は光、温度、潮汐など外部環境条件に影響を受ける(たとえば Pienkowski, 1983c; Yokoyama, 1988; Deschênes et al., 2005)。チドリ類は大きな目を持ち、網膜の視覚感度も高いため、形態的にも生理的にも夜間の視覚による採餌にうまく適応しているといわれているものの(Rojas de Azuaje et al., 1993, 1999; Thomas et al., 2006)、やはり夜間は、昼間と比較して視覚感度や視力が低下すると考えられる。さらに、風や降雨は、堆積物表面の水たまりを乱すため、チドリの視覚による手がかりの検出に対し、ノイズとして妨害する(Pienkowski, 1983a; Piersma,

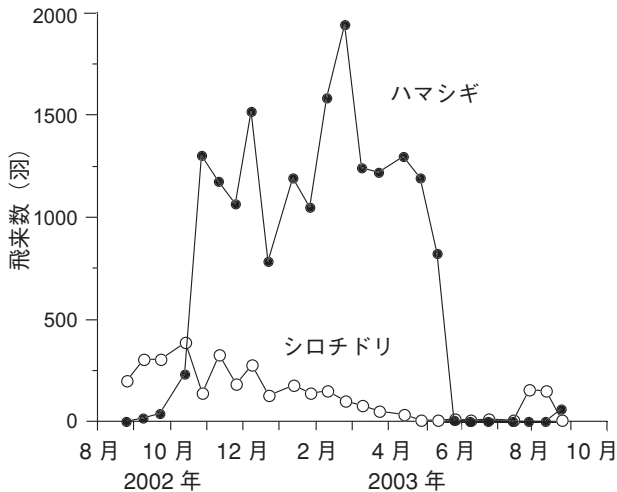


図3-3 調査地（千葉県木更津市地先，盤洲干潟）におけるシロチドリとハマシギの飛来数（未発表データ）。

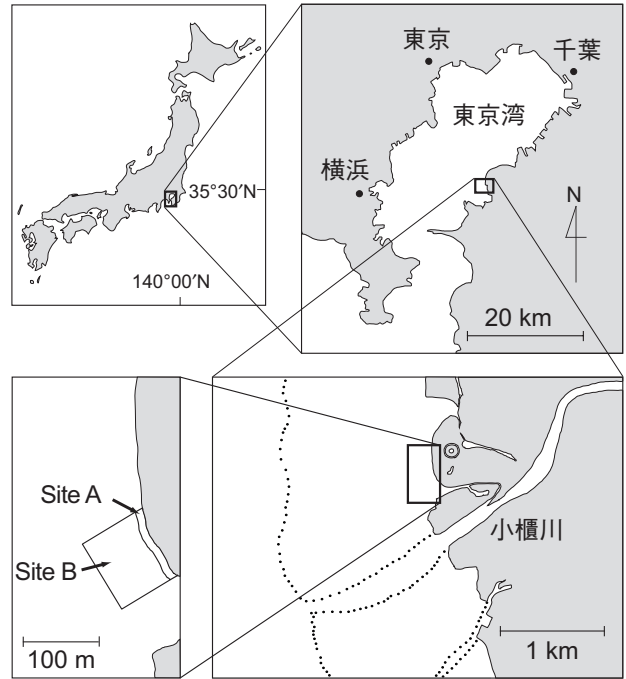


図3-4 調査地と調査エリア（千葉県木更津市地先，盤洲干潟）。点線は最干潮時の汀線位置を示す。

1987)。

捕捉成功率を決定づける要因としては、餌生物の逃避能力や、採餌試行速度と同様、隠れている餌生物から発生する手がかりの頻度が挙げられる (Backwell et al., 1998; Hugie, 2004)。手がかりが多い場合には、捕食者はより信頼性の高い手がかりを厳密に評価して選択することが可能になるため、結果として捕捉成功率は高まると予想される。捕捉成功率を高めることにより、採餌に必要な熱量コストを節約することができ、効率的な採餌が達成できる。すなわち、投入熱量あたりの純獲得熱量は増える。そのような採餌行動の調整は、捕食者の戦略の重要な部分であろう (Ydenberg & Hurd, 1998)。

これまで、シギ・チドリ類の採餌行動は、望遠鏡（光学倍率 20～60 倍）をもちいた目視観察によって実施されてきた。しかしながら、小型のシギ・チドリ類においては、ミリメートルスケールから (Mercier & Gaskin, 1985) マイクロメートルスケール (Zwarts et al., 1990; Sutherland et al., 2000; Elnor et al., 2005) のサイズの生物も餌とする、微小生物食 (microphagy) であることが知られており、望遠鏡の倍率では、広大な干潟で餌捕捉の現地観測をするのにしばしば不十分となる。さらに、目視観察では再解析が不可能であるため、データの客観性や精度に関する問題は避けられない。このような問題を解決するため、本研究では望遠ビデオシステムをもちいた手法を開発し導入した。

本章では、千葉県木更津市盤洲干潟において越冬するシロチドリ (図3-1) を題材とし、採餌試行速度と捕

捉成功率を現地観測し、得られたデータを統計モデルをもちいて解析することにより、「光、採餌場所、温度、干出後の経過時間、そして、風速がシロチドリの採餌試行速度と捕捉成功率に影響を与える」という仮説を検証する。具体的には、「採餌試行速度と捕捉成功率は、手がかりの頻度が増加する場合（高餌密度、高温のとき）、もしくは手がかりの検出力が高まる場合（昼間、弱風のとき）に高まる」との予測を立て、検証する。本章のキーワードを図3-2に示す。干潟で越冬するシギ・チドリ類は、一潮汐という短い時間スケールの間に劇的に変化する環境条件を経験するため、この仮説を検証するためのデータを効率的に取得できることから、好適な題材である。シロチドリは偏性の視覚捕食者であり、日本周辺干潟で越冬するチドリ科の鳥類のなかでも普遍的にみられる種である。調査時には、毎年 400～600 羽程度のシロチドリと 2,000 羽程度のハマシギ (*Calidris alpina*) が盤洲干潟において越冬していた (図3-3)。

3.2 研究方法

(1) 調査場所

調査地である盤洲干潟 (35°24.8'N, 139°53.9'E) は、東京湾の東海岸に位置する 7.6 km² の砂質干潟である (図3-4)。現場は、潮汐振幅が 0.5～1.6 m の半日周期の潮



図3-5 撮影機材。デジタルビデオカメラ (XL1S, Canon 製) に単焦点望遠レンズ (EF 400 mm f/2.8L IS USM, Canon 製) を接続している様子 (カナダ Boundary Bay)



図3-7 排泄直後のシロチドリの熱赤外線ビデオ映像。背景 (現場温度) と比較し糞 (矢印) の温度が高いため、鮮明なコントラストが得られ、排泄速度の測定が可能となる (千葉県木更津市地先盤洲)。

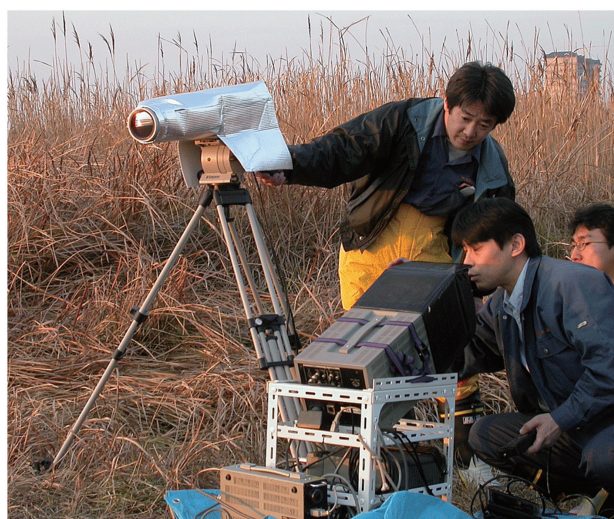


図3-6 熱赤外線デジタルビデオカメラ (ThermaCAM SC-3000, FLIR Systems 製) を用いた撮影の様子 (千葉県木更津市地先盤洲)

汐で、底面勾配は約 7/10,000 (0.07 cm/m) と小さい。調査エリアは盤洲干潟内でもっとも標高が高い。すなわち、盤洲干潟の中で、もっとも干出時間が長く、鳥類の採餌可能な時間ももっとも長い場所である。調査エリアには、海岸線沿いにヨシ (*Phragmites australis*) が群生している以外に、大型の植生はない。

堆積物の性状により、調査エリアを二分割し、岸寄りのサイトを Site A (岸から 0 ~ 10 m × 岸沿いに 100 m) 沖寄りのサイトを Site B (岸から 10 ~ 80 m × 岸沿いに

100 m) とした。両サイトの堆積物粒子は、中央粒径が 220 ~ 270 μm の、よくソートされた細砂で特徴付けられるが、Site A と Site B におけるシルト・粘土分は、それぞれ 4% と 1%、全有機物量 (TOC) はそれぞれ 0.29% と 0.06% となっており、Site A において細粒分と TOC が多いのが特徴である。

2003 年 1 月 27 日から 2 月 1 日と、2004 年 1 月 19 日から 1 月 24 日の新月大潮の干出時間に現地観測を実施した。シロチドリの潜在的な捕食リスクは低く、ハヤブサ類は観測期間中には確認されなかった。

(2) 行動調査

昼間の採餌試行、餌捕捉、排泄の各行動を、望遠ズームレンズ (EF 100-400 mm f/4.5-5.6L IS USM, Canon 製) もしくは単焦点望遠レンズ (EF 400 mm f/2.8L IS USM, Canon 製) とレンズアダプター (EF Adaptor XL, Canon 製) を接続した可視光デジタルビデオカメラ (XL1S, Canon 製) で録画した。より望遠が必要な場合は、焦点拡張レンズ (Extender EF 1.4 × II もしくは EF 2.0 × II, Canon 製) をもちいた。このシステムにより、720 ~ 5,760 mm の焦点距離 (光学倍率で 20.6 ~ 164.6 倍) が得られた (図 3-5)。記録されたビデオ画像を、スローモーションやストップモーションによって繰り返し再生することで、通常 0.2 秒以内に終了する、シロチドリの非常に速い一連の採餌行動を検出することが可能となった。

夜間における採餌試行と排泄の各行動を、望遠レンズ (画角 $5^\circ \times 3.75^\circ$, 焦点距離約 400 mm, 光学倍率約 11.4 倍)

を接続した熱赤外線デジタルビデオカメラ (ThermaCAM SC-3000, FLIR Systems 製, 量子ウェル赤外光検出器付き) を使用した (図 3-6)。餌の捕捉については, この熱赤外線カメラをもちいても明確にすることができなかった。というのは, 外温 (変温) 動物である餌生物は, 外気温 (バックグラウンド) と同程度の温度であるため, 熱赤外線によっては十分に強調されないからである。一方, 排泄された糞の温度は外気温よりずっと高いため, 排泄の様子は熱赤外線画像によって明確に検出できる (図 3-7)。したがって, 本研究では排泄速度を捕捉 (摂取) 速度の近似値とみなした。これは, 摂取速度は排泄速度に比例する (便秘や下痢はない) との仮定をおいている。

ビデオに記録する個体は無作為に選び, 同一個体の記録は避けた。小さな餌の捕捉を見逃さないようにするため, 十分に拡大撮影できた個体のみをデータ解析にもちいた。

シロチドリの採餌様式は, 「つつき採餌」(嘴の先端を堆積物の表面に接触する行動) と「突き刺し採餌」(嘴を堆積物の内部まで刺し込む行動) に分類される。しかし, 本研究において実際に観察された採餌様式は, つつき採餌が 98.4% を占めたことから, 両方の採餌様式をひとまとめにして解析した。採餌試行速度は, 単位時間当たりの試行数として算出した。ただし, 採餌以外の行動, すなわち, 休息, 飛行機への警戒 (調査地近隣に飛行場がある), 干渉競争 (非常にまれ) に費やした時間は, 単位時間から除いた。各個体の観察時間は 4.1 ± 2.4 分 (平均 \pm 標準偏差, $n = 178$) であった。

(3) 環境条件

底生無脊椎動物の密度を測定するため, 2003 年と 2004 年の調査期間中に, 両サイトにおいて, アクリルパイプ (内径 7 cm \times 長さ 25 cm) をもちいてコアサンプルを堆積物深さ 20 cm まで採取した (各 $n = 4$, 全部で $n = 16$)。各コア中の堆積物を 1 mm メッシュの篩でふるい, ふるい上に残った底生無脊椎動物を 10% の中性ホルマリン溶液で固定し, 後の分析まで保存した。

光量子計 (MPQ-1, 三洋測器製) を現場に設置し, 光強度を測定した。本研究では, 光強度の測定値がゼロのときを「夜間」, ゼロ以外のときを「昼間」と定義した。気温と風速のデータは, 調査場所から約 3 km 北の地点で気象庁によって毎時測定されたデータを利用した。ただし, 風速については, 現地で実際に測定された断続的なデータを較正用データとし, 対数則と地形粗度をもちいて現地風速に補正した (Davenport, 1961)。撮影された動画像から, 各潮汐ごとの干出時刻と冠水時刻を確認した。

(4) 統計解析

採餌試行速度におよぼすサイトの影響 (Site A vs Site B, カテゴリーデータ), 光の影響 (昼間 vs 夜間, カテゴリーデータ), 温度の影響 (連続データ), 干出後の経過時間の影響 (連続データ), そして風速の影響 (連続データ) を検討し, 採餌試行速度の予測モデルを構築するために, 一般化線形モデル (GLM) をもちいた。様々な GLM 構造における誤差の等分散性と正規性を, Crawley (2005) によって評価した。その結果, ガウス型の確率分布, 恒等 (identity) リンク関数, そして採餌試行速度の値を対数変換したデータを応答変数としたモデル構造が最適であることが判明したため, それを解析にもちいた。節約の原則 (parsimony) と科学的妥当性 (plausibility) の原則に照らして予測変数の候補を前もって選択した (Burnham & Anderson, 2002)。その結果, フルモデルとして, すべての説明変数 (昼夜, サイト, 温度, 干出後の経過時間, 風速, そして二次の交互作用項 (ただし, 連続データ \times 連続データの交互作用項は除く) を含めた (Pienkowski, 1983a; Piersma, 1987; McNeil et al., 1992)。フルモデルの説明変数の組み合わせを様々に変えることにより, 候補モデルを作成した。各候補モデルにおける予測の良さ (goodness of prediction) を比較するため, 赤池情報量基準 (AIC) をもちいた。サンプル数とフルモデルにおける説明変数の数との比が 40 未満であったため, バイアス補正された AIC (AICc) をもちいた (Hurvich & Tsai, 1989)。もっとも予測が良かったモデルは最小の AIC (AIC_{min}) を示し, モデル間の AIC 値の違いは相対的な予測の良さの違いを示す。したがって, モデル i に対し, AIC 差 (Δ_i) は $AIC_i - AIC_{min}$ と算出される。しかしながら, もっとも予測が良いモデルの選択には, 不確実性がともなうため, ベストモデル一つだけにとづいた推定では偏り (バイアス) が生じる可能性がある (Burnham & Anderson, 2002)。そのようなモデル選択における偏りを低減するため, 信頼集合をもちいた複数のモデルによる推定を実行した。信頼集合として, 候補モデルのなかから $\Delta_i < 4$ のモデルのみを選択した。これは, $\Delta_i > 4$ のモデルは, 真のモデルを近似することがほとんどあり得ないからである (Burnham & Anderson, 2002)。

信頼集合における相対尤度を求めるため, Akaike weight (w_i) を算出した (Burnham & Anderson, 2002)。 w_i は, モデル i が信頼集合においてもっとも予測が良いとして選択される確率である。各説明変数の選択確率は, 信頼集合においてその変数が含まれている, すべてモデルの w_i を足し合わせることで求めた。このような w_i で重み付けされたモデル平均の手法を, 係数の推定にもも

ちいた。すなわち、係数 β_j に対し、モデル平均された係数推定値 $\bar{\beta}_j$ は、

$$\bar{\beta}_j = \sum_{i=1}^R w_i \hat{\beta}_{j,i}^+ \quad (1)$$

ここに、 $\hat{\beta}_{j,i}^+$ はもし説明変数 j がモデル i に含まれている場合の β_j の推定値であり、含まれていない場合はゼロである (Burnham & Anderson, 2002)。 $\bar{\beta}_j$ の標準誤差は

$$SE(\bar{\beta}_j) = \sum_{i=1}^R w_i \sqrt{SE(\hat{\beta}_{j,i}^+)^2 + (\bar{\beta}_j - \hat{\beta}_{j,i}^+)^2} \quad (2)$$

係数推定におけるバイアスは

$$SE(\bar{\beta}_j) / |\bar{\beta}_j| \quad (3)$$

として求めた。本研究においては、説明変数の選択確率が0.9以上かつ係数推定のバイアスが<1.2の場合、その説明変数はモデルによって強く支持されているとみなした。

捕捉成功率を決定づける要因を検討し、予測モデルを構築するため、二項分布でロジット (logit, ロジスティック関数の逆関数) リンク関数のGLMをもちいた。フルモデルに含めた説明変数は、サイト、温度、干出後の経過時間、風速、そして二次の交互作用項 (ただし、連続データ×連続データの交互作用項は除く) である。昼夜については、先述のとおり夜間の餌捕捉データが取得できなかったため、説明変数に含まれていない。フルモデルは過分散 (overdispersion) であったため、モデル構造として疑似二項分布を選択した。候補モデルにおける予測の良さを比較するためにQAICc (疑似二項分布用のAICc) をもちいた (Burnham & Anderson, 2002)。その他のモデル選択と複数モデル推定などの手順は、採餌試行速度と同一である。

排泄速度の測定では、打ち切りデータ (つまり、ビデオ映像による観測時間内に、排泄を起こさなかった個体が存在) があったため、単純に排泄数/観測時間として算出された排泄速度をもちいて統計解析すると、大きな誤差と不確実性が生じてしまう。そこで、「生存分析」を実行し、予測モデルを構築した。すなわち、排泄が確認された個体に対しては排泄が起きるまでの時間、確認されなかった個体に対しては打ち切り時間 (全観測時間)、さらに、打ち切りパラメータ (2値データで、排泄が確認された個体は1、確認されなかった個体は0) をもちいて解析した。もし、一回の観測時間中に二度以上排泄が起きた場合には、初めの排泄が起きるまでの時間をも

ちいた。様々な確率分布を比較した結果、Weibull分布がもっとも残差が小さかったためモデル構造に採用した (Crawley, 2005)。フルモデルとして、昼夜、温度、干出後の経過時間、風速、そしてに二次の交互作用項 (ただし、連続データ×連続データの交互作用項は除く) を説明変数として選択した。なお、両サイトを行き来して採餌する個体が存在し、かつ、餌の摂取と排泄との間に時間差 (消化器官通過時間) があることから、サイトごとの排泄速度は区別できなかった。したがって、サイトは説明変数から除外した。その他のモデル選択と複数モデル推定の手順は、採餌試行速度と同一である。以上、すべての統計解析は、統計解析ソフトウェアR 2.1.1 (R Development Core Team, 2005) をもちいた。

3.3 結果 I : 外部環境

観測期間中に降雨はみられなかった。温度は-3.1~11.6°C、風速は毎秒0.0~7.2 mの範囲を記録した。干出時間は、昼間が5.8±1.2時間/日 (平均±標準偏差, $n=10$) で、夜間が9.7±0.9時間/日であった (平均±標準偏差, $n=10$)。

ゴカイ科 (Nereididae) の多毛類であるカワゴカイ類 (*Hediste* sp.) とコケゴカイ (*Ceratonereis erythraeensis*) そして、スナガニ科 (Ocypodidae) のコマツキガニ (*Scopimera globosa*) が底生無脊椎動物群集の中で優占種となっていた。動画像において、各シロドリ個体が一番目に食べた餌を特定したところ、上記の餌だけが検出され (多毛類: 78.8%, コマツキガニ: 21.2%), 既往研究と一致していた (吉安・尾崎, 2002)。捕捉された多毛類のほとんどは、伸展体長で10~40 mm、体幅が1 mm以下であった。餌生物 (多毛類+カニ類) の密度は、Site Aにおいてコアあたり3.5±0.7個体 (平均±標準誤差, $n=8$)、Site Bにおいてコアあたり0.3±0.2個体 (平均±標準誤差, $n=8$) であった。餌の密度は、Site AとSite Bともに、2003年と2004年との間に有意な差がみられなかった (Site A, Mann-Whitney U -test, $U_{4,4}=3$, $P=0.144$; Site B, $U_{4,4}=4$, $P=0.127$, U は統計量, P は有意確率で, <0.05の場合に統計的に有意であるとみなしている, 以降同様)。しかし、2003年と2004年ともに、Site Aの密度はSite Bより有意に高かった (2003, $U_{4,4}=0$, $P=0.013$; 2004, $U_{4,4}=1$, $P=0.036$)。

3.4 結果 II : 採餌試行速度

採餌試行速度に関するモデル推定の結果は、サイト、温度、風速、そしてサイトと風速の交互作用項 (選択確率: 1.00, バイアス: 0.2~0.7) の影響を強く支持した (表

表 3-1 シロチドリにおける採餌試行速度の予測モデル選択結果。選択されたモデルに含まれる説明変数は「x」として示している。TAE：干出後の経過時間， Δ_i ： $AIC_i - AIC_{best}$ として算出されたAICの差， w_i ：Akaike weight（信頼集合において、モデル*i*がもっとも予測の良いモデルとして選択される確率）， $\bar{\beta}$ ：モデル平均された係数推定値で、カテゴリーデータ（サイトと昼夜）における $\bar{\beta}$ は、切片の差（例えばサイト：Site A - Site B，昼夜：夜間 - 昼間）を示す、交互作用項における $\bar{\beta}$ は、傾きの差を示す。例えば、Site Bにおける風速の傾きは0.021（windの $\bar{\beta}$ に記述されている）、Site Aは-0.100（site × windの $\bar{\beta}$ に記述されている）+ 0.021となる。SE($\bar{\beta}$)： $\bar{\beta}$ の標準誤差，バイアス：係数推定値のバイアスで、 $SE(\bar{\beta})/|\bar{\beta}|$ として算出。

	サイト	温度	風速	TAE	光	サイト× 風速	サイト× 温度	サイト× 光	サイト× TAE	光× 温度	AIC _c	Δ_i	w_i
AIC best	x	x	x			x					62.79	0.00	0.21
	x	x	x	x		x					63.59	0.81	0.14
	x	x	x			x	x				64.38	1.59	0.09
	x	x	x		x	x		x			64.84	2.05	0.08
	x	x	x		x	x					64.86	2.07	0.07
	x	x	x	x		x	x				64.87	2.09	0.07
	x	x	x	x	x	x		x			64.88	2.09	0.07
	x	x	x	x		x			x		65.67	2.88	0.05
	x	x	x	x	x	x					65.69	2.90	0.05
	x	x	x	x	x	x	x	x			65.88	3.10	0.04
	x	x	x		x	x	x	x			66.15	3.36	0.04
	x	x	x	x	x	x		x		x	66.24	3.46	0.04
	x	x	x		x	x	x				66.37	3.59	0.04
選択確率	1.00	1.00	1.00	0.47	0.43	1.00	0.29	0.27	0.05	0.04			
$\bar{\beta}$	0.610	0.019	0.021	-0.005	0.016	-0.100	0.006	-0.054	0.000	-0.001			
SE($\bar{\beta}$)	0.133	0.008	0.014	0.007	0.041	0.034	0.012	0.091	0.001	0.002			
バイアス	0.2	0.4	0.7	1.5	2.7	0.3	2.1	1.7	4.0	2.4			

3-1). すなわち、(1) 餌密度の高い Site A のほうが餌密度の低い Site B より採餌試行速度が速く ($\bar{\beta}$ が正, 図 3-8(a)), (2) 温度の上昇に伴い、採餌試行速度が上昇し ($\bar{\beta}$ が正, 図 3-9(a)), そして (3) Site A では風速が上昇すると採餌試行速度が低下する ($\bar{\beta}$ が負, 図 3-10(a)), Site B ではやや上昇することを支持した ($\bar{\beta}$ が正). 一方、モデル推定結果は昼夜 (図 3-8(a)), 干出後の経過時間 (図 3-11(a)), そして他の交互作用の影響をほとんど支持しなかった (選択確率: 0.04 ~ 0.47, バイアス: 1.5 ~ 4.0).

3.5 結果 III: 捕捉成功率

昼間における捕捉成功率に関するモデル推定の結果は、サイト (選択確率: 1.00, バイアス: 0.3) の影響を強く支持し、干出後の経過時間と温度 (選択確率: 0.78 ~ 0.88, バイアス: 0.5 ~ 0.6) の影響をやや支持した (表 3-2). すなわち、餌密度の高い Site A のほうが餌密度の低

い Site B より捕捉成功率が高く ($\bar{\beta}$ が正, 図 3-8(b)), 干出後の時間経過に伴い、捕捉成功率が上昇し ($\bar{\beta}$ が正, 図 3-11(b)), そして温度上昇に伴い、捕捉成功率が低下すること ($\bar{\beta}$ が負, 図 3-9(b)) を支持した. 一方、モデル推定結果は、風速 (図 3-10(b)) や他の交互作用が捕捉成功率に与える影響をほとんど支持しなかった (選択確率: 0.09 ~ 0.52, バイアス: 1.1 ~ 2.3).

3.6 結果 IV: 排泄までの時間

排泄までの時間に関するモデル選択の結果は、昼夜の影響のみを強く支持した (表 3-3, 選択確率: 1.00, バイアス: 1.0). モデルから予測された排泄までの時間は、昼間で 20.8 ± 0.6 分 (平均 ± 標準誤差, $n = 110$), 夜間で 9.5 ± 0.4 分 (平均 ± 標準誤差, $n = 68$) であった (図 3-12). 一方、モデル推定結果は、他の変数の影響についてほとんど支持しなかった (選択確率: 0.11 ~ 0.59, バイアス: 1.2 ~ 2.9).

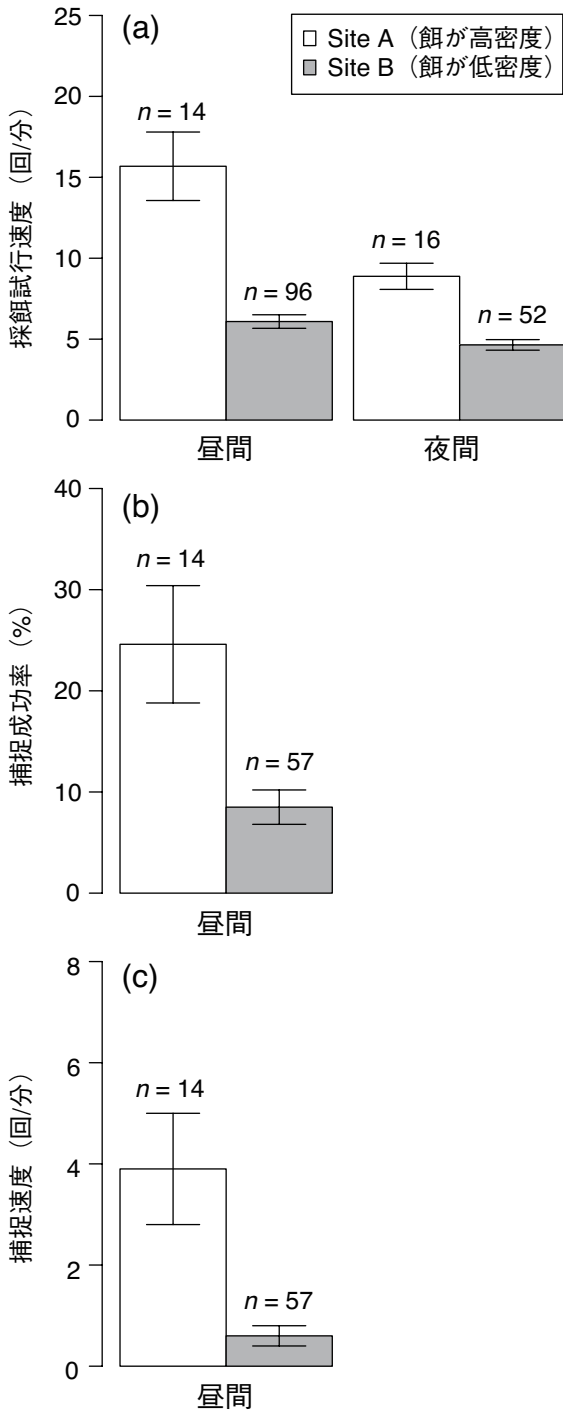


図3-8 シロチドリの昼間と夜間における採餌試行速度 (a), 捕捉成功率 (b), そして昼間における捕捉速度 (c). エラーバーは標準誤差を示す.

3.7 考察I: 光 (昼夜) の影響

モデル推定では, 採餌試行速度に関して昼夜の影響をほとんど支持しなかった (表3-1). これは, シロチドリが大きな目と網膜 (視覚受容器) を持ち (Rojas de

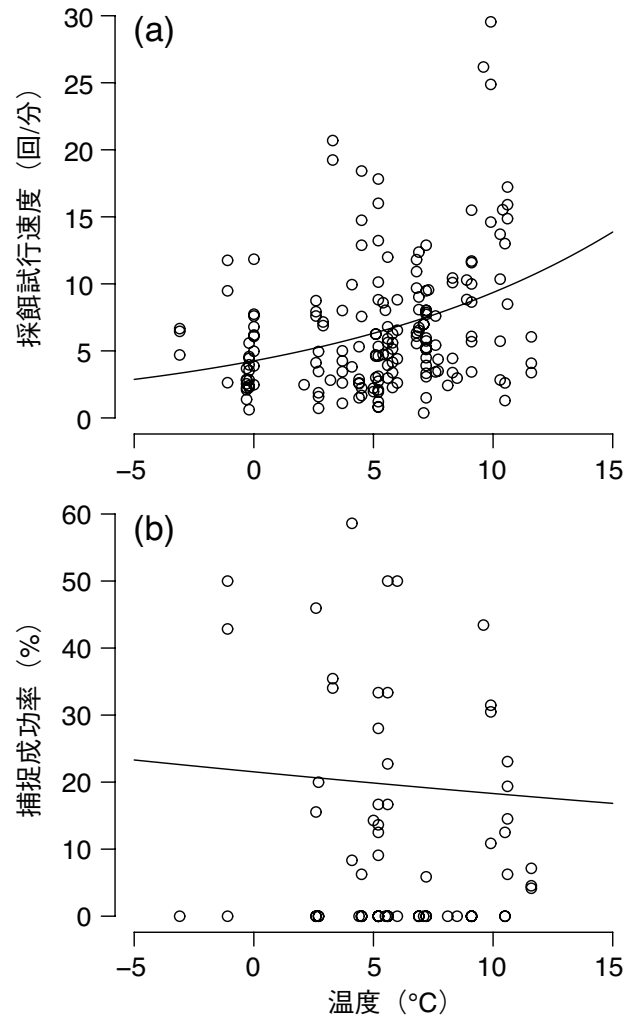


図3-9 温度と, シロチドリの採餌試行速度 (a) ならびに捕捉成功率 (b) との関係. 他の環境条件の影響を排除した図ではないことに留意. 近似線はモデル推定によって得られた予測式 (表3-1, 表3-2) を示す.

Azuaje et al., 1993; Thomas et al., 2006), 視覚による夜間の餌探索によく適応していることを示している. Rojas de Azuaje et al. (1999) は, 鳥類の網膜電図, 網膜感度, 桿体視細胞/錐体視細胞比など, 網膜の構造と機能を調べ, チドリ類とセイタカシギ類は夜間視によく適応していると結論づけている.

昼間に比べ, 夜間のほうが排泄までの時間が短い (夜間のほうが排泄速度が速い) ことを支持するモデル推定結果がえられた (表3-3). もし, 排泄速度が捕捉速度と正の関係を持つと仮定すると, 夜間のほうが昼間より捕捉速度が速いことが示唆される. 捕捉速度が単純に排泄までの時間 (夜間: 9.5 ± 0.4 分, 昼間: 20.8 ± 0.6 分) の

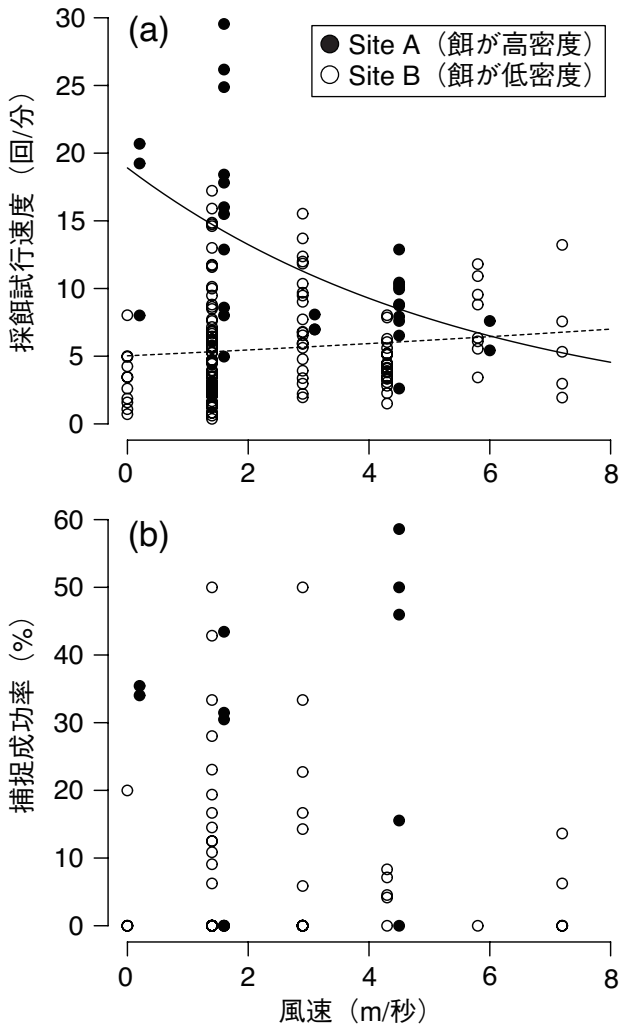


図3-10 風速と、シロチドリの採餌試行速度 (a) ならびに捕捉成功率 (b) との関係。Site A のデータ (●) は、見やすいように少しずらして示している。他の環境条件の影響を排除した図ではないことに留意。近似線はモデル推定によって得られた予測式(表3-1,表3-2)を示す。ただし、モデル推定で支持されなかった関係 (b) には近似線を示していない。

逆数に比例すると仮定すると、夜間における捕捉速度は、昼間より2.2倍速いことになる。本研究が実施された時期の夜間における採餌可能時間(干出時間)は、昼間より1.7倍長い。したがって、シロチドリは、昼間の3.7倍(2.2 × 1.7)の餌、すなわち、一日の捕捉数の79%を夜間に捕捉していた可能性がある。

この証拠と、採餌試行速度におよぼす昼夜の影響が支持されないモデル推定結果をあわせると、昼間より夜間のほうが捕捉成功率が高いことが示唆される。夜間の捕捉速度が2.2倍速いとすると、夜間における捕捉成功率は、

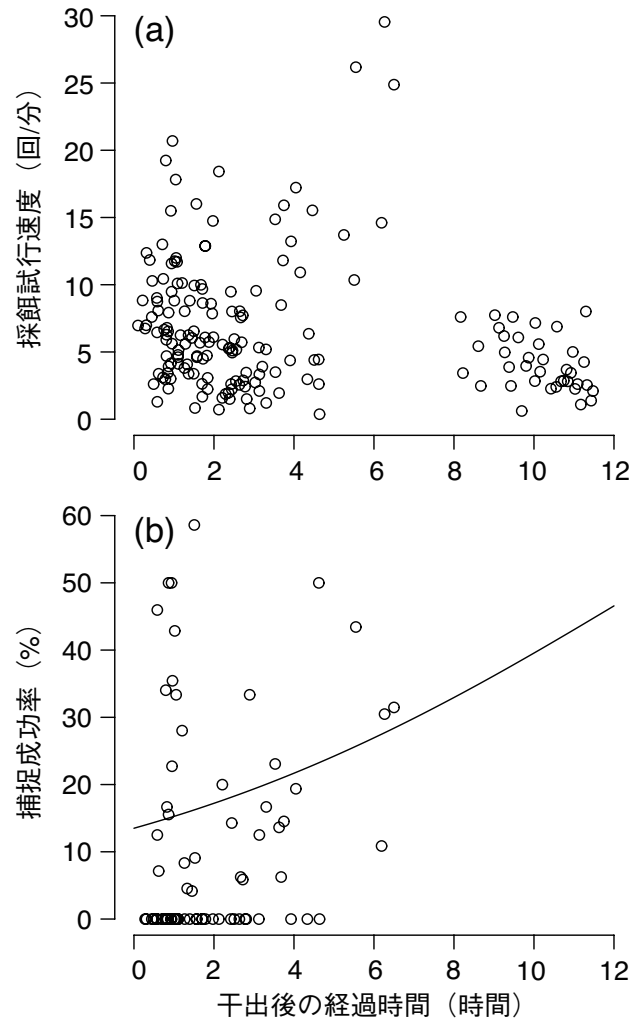


図3-11 干出後の経過時間と、シロチドリの採餌試行速度 (a) ならびに捕捉成功率 (b) との関係。他の環境条件の影響を排除した図ではないことに留意。近似線はモデル推定によって得られた予測式(表3-2)を示す。ただし、モデル推定で支持されなかった関係 (a) には近似線を示していない。

Site Aで54%、Site Bで19%にまで上昇する。これらの成功率は、ダイゼン (*Pluvialis squatarola*) において観測された既往研究例に匹敵する値(22~58%)となる(Baker, 1974; Turpie & Hockey, 1993; 桑原, 1996)。

排泄までの時間が、昼間に比べて夜間のほうが短い理由は、夜間における餌生物の活性が高いことで説明できるかもしれない。シロチドリが補足した餌の78.8%を占めたゴカイ科の多毛類は、夜行性であることがよく知られている (Last & Olive, 1999; 2004)。ただし、餌の21.2%を占めたスナガニ類の昼夜行性については、不明確であるとの報告がある (Gherardi & Russo, 2001)。多

表 3-2 シロチドリの昼間における捕捉成功率の予測モデル推定結果. 表の見方は表 3-1 を参照.

	サイト	TAE	温度	風速	サイト× 温度	サイト× TAE	サイト× 風速	QAIC _C	Δ_i	w_i
AIC Best	x	x	x					107.09	0.00	0.16
	x	x	x	x				107.16	0.07	0.16
	x	x	x		x			108.31	1.22	0.09
	x	x	x	x	x			108.33	1.24	0.09
	x							108.78	1.69	0.07
	x	x	x	x			x	109.12	2.03	0.06
	x	x						109.19	2.10	0.06
	x	x	x	x	x	x		109.36	2.27	0.05
	x			x				109.47	2.38	0.05
	x	x	x			x		109.48	2.39	0.05
	x	x	x		x	x		109.53	2.44	0.05
	x	x	x	x		x		109.60	2.51	0.05
	x	x		x				109.86	2.76	0.04
	x	x	x	x	x		x	110.42	3.33	0.03
選択確率	1.00	0.88	0.78	0.52	0.31	0.20	0.09			
$\bar{\beta}$	1.412	0.210	-0.102	-0.072	-0.061	0.034	0.012			
SE($\bar{\beta}$)	0.393	0.104	0.059	0.076	0.092	0.078	0.024			
バイアス	0.3	0.5	0.6	1.1	1.5	2.3	2.0			

表 3-3 シロチドリの排泄までの時間の予測モデル推定結果. 表の見方は表 3-1 を参照.

	光	TAE	温度	風速	光× TAE	光× 温度	AIC _C	Δ_i	w_i
AIC best	x	x			x		695.15	0.00	0.21
	x		x				695.73	0.58	0.16
	x	x					696.66	1.51	0.10
	x						697.04	1.89	0.08
	x		x			x	697.13	1.98	0.08
	x	x	x		x		697.20	2.05	0.07
	x	x		x	x		697.22	2.07	0.07
	x	x	x				697.40	2.25	0.07
	x		x	x			697.81	2.66	0.05
	x			x			698.29	3.14	0.04
	x	x		x			698.49	3.34	0.04
	x	x	x		x	x	698.97	3.82	0.03
選択確率	1.00	0.59	0.46	0.21	0.39	0.11			
$\bar{\beta}$	-1.275	-0.069	-0.026	-0.009	0.113	-0.009			
SE($\bar{\beta}$)	1.231	0.106	0.043	0.027	0.138	0.019			
バイアス	1.0	1.5	1.7	2.9	1.2	2.2			

毛類の卓越した夜行性により、シロチドリは夜間における手がかりの利用可能性が増加し、捕捉成功率が高まって効率的な採餌を達成したのかもしれない。一方、もし

餌生物による夜間の活性が手がかりの頻度を増加させたとすると、採餌試行速度も昼間より夜間のほうが増加すると予想できる。しかし、本研究ではそうならなかった。

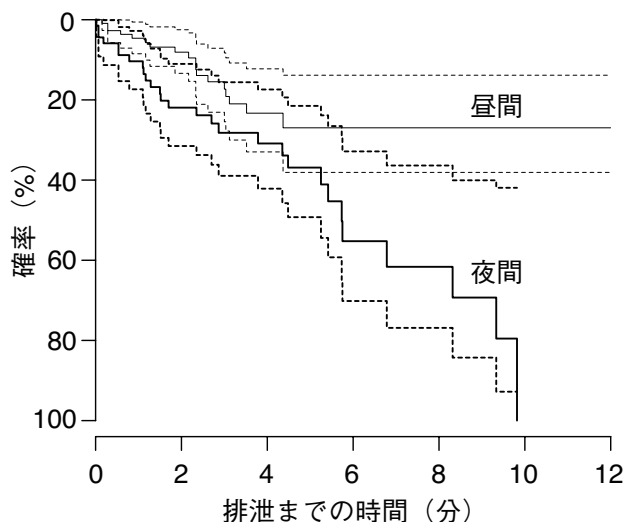


図3-12 シロチドリにおける排泄までの時間の「生存分析」による確率線。実線は平均値、破線は95%信頼区間を示す。

その理由としては、夜間における視力や感度低下といった制約により、手がかりの検出力が低下し、頻度増加の効果が打ち消されていた可能性がある。

シギ・チドリ類において、夜間の排泄速度に関する定量データ、そして、現場における捕捉速度が昼間より夜間のほうが速いことを示した本研究は、知る範囲において最初の研究例である。既往の研究では、夜間における捕捉速度について、ミヤコドリ (*Haematopus ostralegus*)、チュウシャクシギ (*Numenius phaeopus*)、そしてダイゼンの報告例があり (Goss-Custard & Durell, 1987; Zwart & Dirksen, 1990; Turpie & Hockey, 1993)、いずれも昼間のほうが夜間より速いか、もしくは同程度であり、本研究結果とは異なる結果となっている。

シギ・チドリ類における夜間採餌の意義については二つの仮説が報告されており (McNeil et al., 1992)、その一つは「補充仮説」、すなわち、温帯で越冬するシギ・チドリ類にとっては、日長が短く採餌時間が制限され熱量収支をバランスさせるには不十分なため、夜間採餌は必要な熱量を補うためであるという見方であり (たとえば Goss-Custard, 1977)、もう一つは「選好仮説」、すなわち、夜間採餌のほうがより利得があるから夜間を好んで採餌するという見方である。本研究成果は、夜間における餌の利用可能性の増加に促進され、シロチドリが熱量摂取のための主要な活動を夜間にしていたと考えられるため、選好仮説を支持するものである。

3.8 考察II：餌密度の影響

モデル推定の結果から、採餌試行速度と捕捉成功率においてサイトの影響が支持された (表3-1, 表3-2)。サイト特性から判断して、この影響は餌密度の差で説明可能かもしれない。高い餌密度が採餌試行速度 (2.2倍) と捕捉成功率 (2.9倍) の両方を高め、結果的に捕捉速度に相乗効果 (6.5倍) をもたらしたと考えられる (図3-8(c))。採餌試行速度と捕捉成功率に対して餌密度が正の影響をおよぼす理由としては、それぞれ、視覚的な手がかりの頻度増加と、より信頼性のある手がかりを評価し選択できることによるものと考えられる (Goss-Custard, 1970; 1977; Turpie & Hockey, 1993; Kalejta & Hockey, 1994; Zharikov & Skilleter, 2003; Lourenço et al., 2005)。

3.9 考察III：温度の影響

モデル推定の結果から、採餌試行速度と温度との間には、正の関係が支持された。しかし、捕捉成功率と温度との間には、負の関係が支持された (表3-1, 表3-2)。この負の関係は、当初の仮説、すなわち、「高温になると餌生物の活性が高まり、手がかりの頻度が高くなるため、チドリがより信頼性の高い手がかりを評価できるようになり、結果として捕捉成功率が上昇する」という仮説とは反対の結果となった。これは、高温になると、手がかりの頻度が上昇すると同時に、餌生物が補食から逃れる能力も高まったことによるものと推察される。

既往の研究では、シギ・チドリ類の捕捉速度と温度の関係性は不明瞭であった (たとえば Pienkowski, 1983b)。しかし、本研究では、捕捉速度を採餌試行速度と捕捉成功率の二つの要素に分割することによって、そのメカニズムを明らかにすることができたと考えられる。

温度の上昇に伴い採餌試行速度が上昇したのは、餌であった多毛類の活性が温度上昇によって高まり (たとえば Pienkowski, 1983c; Yokoyama, 1988; Deschênes et al., 2005)、結果として手がかりの頻度が増加したためと思われる。さらに、温度が低いときには、活性の低下に加え、多毛類は堆積物の深くまで潜るため (Evans, 1979; Esselink & Zwarts, 1989)、手がかりの頻度がなおさら低くなり、採餌試行速度が低下するのであろう。

もしチドリの体温調節 (外部温度が低いほど、内温動物は熱量を必要とする) コストが影響するのであれば、温度が低下するほど採餌試行速度が上昇するはずであるが、本研究では反対の結果が得られている。したがって、体温調節の影響を受けていないと判断される。

一方、温度と捕捉成功率との間の負の関係は、餌の逃避活性 (シギ・チドリ類の嘴が届かない深さまでの移動)

によって説明可能と思われる。温度の上昇によって、餌生物の移動速度が高まるため、チドリの餌捕捉の失敗が多くなるのであろう。

3.10 考察Ⅳ：干出後の経過時間と風の影響

モデル推定結果から、「干出後の経過時間は採餌試行速度に影響を与える」という仮説は支持されなかった（表3-1）。干出後の経過時間は、堆積物表面の乾燥化と関連し、餌生物の活性に影響を与えられられる。たとえば、多毛類カワゴカイ属の一種 (*Hediste diversicolor*) は、干出直後で堆積物表面に十分な水分が保たれている間は堆積物表面にいるが、時間経過とともに水分が減少してくると、堆積物の奥深くへ移動することが知られている (Dierschke et al., 1999)。しかしながら、本研究の調査地では、干出後の時間が経過しても、毛細管現象の発達により、堆積物の含水率が変化しないことが報告されている (Kuwaie et al., 2003; Sassa & Watabe, 2007)。それゆえ、堆積物表面における底生無脊椎動物の活性は、干出後の経過時間の影響を受けず、結果として、採餌試行速度に影響を与えなかったのかもしれない。

干出後の経過時間が捕捉成功率とやや関連している結果は（表3-2）、細い多毛類を採餌するダイゼンの研究事例と一致している (Pienkowski, 1983b)。しかし、その科学的メカニズムの解明は、今後のさらなる研究を待たなければならない。一つの可能性としては、干出後の時間が経過し、つぎの冠水時間に近づくにつれて、チドリが冠水間の採餌できない状況に備えるために、捕捉速度を高めることがあげられる。

風は堆積物上の潮だまり表面を乱して「ノイズ」として作用し、チドリが視覚によって手がかりを検出するのを妨害すると考えられる (Pienkowski, 1983a; Piersma, 1987)。さらに、強風によって、チドリは、たとえば頭を風上方向に向けるなど、体勢を整えなければならなくなる。このようなことから、採餌行動が抑制され、風が採餌試行速度に負の影響を与えた理由が説明される（表3-1）。ただし、餌が低密度の場合は、そのような負の影響は見られず、理由も不明であった。

3.11 考察Ⅴ：動画による採餌行動解析の利点

本研究で開発した、望遠ビデオシステムを利用した手法によって、採餌行動をより正確に測定することが可能となった。これは、記憶画像を再解析できることや、高倍率（本研究では光学倍率 164.6 倍）が得られる点による。さらに、ストップモーションモードによる動画再生は、シギ・チドリ類の非常に速い採餌行動を解明するう

えで非常に役立つ (Rubega & Obst, 1993)。実際、シロチドリによって捕捉された細い多毛類は、堆積物からつまみ出されて飲み込まれるまでの、わずかな間しか視認することができないが、その時間はたったの2～4フレーム、すなわち 0.07～0.13 秒程度である。したがって、通常モードによる動画再生では、捕捉された餌を見逃してしまうと考えられる。試みとして、2003年1月30日に撮影された動画を通常モードで再生してみた。その結果、ストップモーションモードで検出された多毛類のわずか $50 \pm 5\%$ (平均 \pm 標準偏差, $n = 3$) しか、通常モードでは検出できなかった。この通常モードによる過小評価の結果は、採餌行動研究に普段もちいられる望遠鏡による目視観察では、小さい餌生物もしくは細い餌生物の捕捉速度を過小評価してしまうことを示唆している。このことから、小さい餌生物を高速で採餌するシギ・チドリ類の研究における、望遠ビデオカメラの優位性を示すことができた。

さらに、夜間調査においては、熱赤外線ビデオによって排泄物を検出できた。というのは、排泄物の温度は外部温度と大きな差があるからである。夜間における餌生物の捕捉速度を測定するのは、外部照明や光感度増幅器をもちいてもほとんど不可能であるといわれている (Robert & McNeil, 1989)。そのような状況において、熱赤外線ビデオによって排泄速度を測定可能になったことで、排泄速度を捕捉速度の近似値とした研究の発展が、今後期待できる。

3.12 あとがき

本章では、日本の干潟に飛来するチドリ類のなかで典型種である、シロチドリの食性について検討した。具体的には、採餌試行速度（試行数/時間）と捕捉成功率（捕捉数/試行数）が、光（昼夜）、餌密度、温度、干潟堆積物の干出後の経過時間、そして風速によってどのような影響を受けるかについて検討した。昼間は望遠可視光ビデオカメラ、夜間は熱赤外線ビデオカメラをもちいて現地観測を実施した。得られた主要な結論は、以下のとおりである。

- (1) 望遠ビデオカメラで得られた映像を、繰り返し再生やストップモーション再生することにより、シギ・チドリ類の採餌行動を、従来の目視による観察よりも正確に記録することができた。
- (2) シロチドリは、餌生物（多毛類やカニ類）の高密度のエリアで、採餌試行速度や捕捉成功率を高め、相乗効果として捕捉速度を高めていた。温度が上昇すると、採餌試行速度は高まったものの、捕捉成功率

様式のシフトに関して、現地調査による定量的な証拠はこれまで示されていない。

シギ科に属する小型のシギ・チドリ類は、「つつき採餌」と「突き刺し採餌」の二つの主たる採餌様式をもちいて、視覚と触覚の両方により採餌する (Burton, 1974)。ただし、表面張力輸送やバイオフィーム食み (Elner et al., 2005; Estrella et al., 2007; Kuwae et al., 2008) といった採餌様式を持つ鳥類も存在する。つつき採餌は堆積物表面の餌を食べる行動である。一方、突き刺し採餌では、嘴を堆積物内部へ挿入し、堆積物深くの餌を食べることが可能となる。餌生物は隠れていたり鉛直的に素早い移動が可能であることも多いため、餌の捕捉には失敗もともなう (前章, Kuwae, 2007)。

動物は、報酬とコストの二律背反 (トレードオフ) のなかで採餌にかかる意志決定をするといわれている (Gerritsen & Heezik, 1985; Mouritsen & Jensen, 1992; Durell, 2000)。突き刺し採餌は、餌の捕捉成功率 (捕捉数 / 試行数) の面からは、つつき採餌よりもより報酬が得られるかもしれない、というのは、堆積物中の餌の探索がつつき採餌よりも深く、探索範囲が広いからである (Myers et al., 1980; Mouritsen & Jensen, 1992; Pawar et al. 2012)。しかしながら、突き刺し採餌は、時間とエネルギーの点からつつき採餌よりもコストが高く (Gerritsen & Heezik, 1985)、堆積物粒子との摩擦による嘴の摩擦耗の潜在的リスクも、より高いかもしれない (Durell, 2000)。

堆積物への突き刺しやすさ (penetrability) は、突き刺し採餌をするシギ・チドリ類にとっては大きな環境制約となっている。したがって、より突き刺しやす、すなわち柔らかい堆積物環境を嗜好する (Grant, 1984; Gerritsen & Heezik, 1985; Mouritsen & Jensen, 1992)。突き刺しやすさは、嘴の挿入にかかるコストのほか、餌の検出と捕捉にも影響を与える。それは、突き刺しにくい堆積物環境では、堆積物内部での餌の探索や捕捉時の嘴の動きが制限されるためである (Myers et al., 1980)。一方、干潟堆積物の突き刺しやすさは、サクシオン (大気圧に対する負の間隙水圧) * の発達に伴い、干出後に低下する (Hryciw & Dowding, 1987; Sassa & Watabe, 2007)。したがって、透水性の高い砂質の堆積物環境では、つつき採餌と突き刺し採餌における相対的な利得損失は、潮位に依存しているとの仮説が成り立つ。

そこで本章では、東京湾の砂質干潟の一つである盤洲干潟の越冬期におけるハマシギの採餌様式決定について検討する。本章のキーワードを図 4-2 に示す。ハマシギは、採餌様式の種類とシフトに関する実証研究を実施

するうえで理想的な題材であると考えられる。というのは、他のシギ・チドリ類と比較して、環境変化に対する採餌様式の応答がより柔軟であるからである (Baker & Baker, 1973)。望遠レンズを取り付けたデジタルビデオカメラにより (前章, Kuwae, 2007)、干潟堆積物の干出直前から冠水直後まで採餌試行速度 (試行数 / 単位時間) と捕捉速度 (捕捉数 / 単位時間)、そして摂取速度 (摂取熱量もしくは栄養量 / 単位時間) を測定し、以下の二つの仮説を検証する。

- (1) 投入した採餌コスト (採餌試行数) に見合う報酬 (捕捉速度もしくは摂取速度) が得られるように、ハマシギは採餌様式を選択している
- (2) 潮位によって変化する餌の利用可能性や堆積物の突き刺しやすさに応答し、ハマシギは採餌様式をシフトさせている

4.2 研究方法

(1) 調査場所

2003年1月27日から2月1日と、2004年1月19日から1月24日の新月大潮の干出時間に現地観測を実施した。調査地と観測サイトは前章と同一 (盤洲干潟) である (図 3-4)。現場の詳細は、前章を参照されたい。ハマシギは日本周辺の干潟で越冬するシギ・チドリ類のなかで典型種であり、盤洲干潟における越冬個体群は、平均1,200羽、ピーク時には2,000羽程度に達する (図 3-3)。ハマシギにとって潜在的な捕食リスクとなる、ハヤブサ類は観測期間中には確認されなかった。

堆積物の性状により、調査エリアを二分割し、岸寄りのサイトを Site A (岸から 0 ~ 10 m × 岸沿いに 100 m) 沖寄りのサイトを Site B (岸から 10 ~ 80 m × 岸沿いに 100 m) とした。両サイトの堆積物粒子は、中央粒径が 220 ~ 270 μm の、よくソートされた細砂で特徴付けられるが、Site A と Site B におけるシルト・粘土分は、それぞれ 4% と 1%、全有機物量 (TOC) はそれぞれ 0.29% と 0.06% となっており、Site A において細粒分と TOC が多いのが特徴である。このシルト・粘土分や TOC の違いが、両サイトにおける底生無脊椎動物の密度に違いをもたらしている (前章, Kuwae, 2007)。

具体的には、ゴカイ科 (Nereididae) の多毛類カワゴカイ類 (*Hediste* sp.) とコケゴカイ *Ceratonereis erythraeensis* そして、スナガニ科 (Ocypodidae) のコメツキガニ (*Scopimera globosa*) が底生無脊椎動物の中で優占し (前章, Kuwae, 2007)、かつ、現場で撮影した動画の解析 (後述) から判断すると、これらの生物種が実際に捕捉された餌となっていた。これらの餌生物密度

は、Site A で 909 ± 177 個体/ m^2 (平均 \pm 標準誤差, $n = 8$), Site B で 65 ± 43 個体/ m^2 (平均 \pm 標準誤差, $n = 8$) となっており, Site A のほうが Site B よりも 10 倍以上高かった。現場に生息し, かつハマシギに利用されていなかった底生無脊椎動物としては, ウミナナ科のホソウミナナ (*Batillaria cumingii*) が 130 ± 82 個体/ m^2 (平均 \pm 標準誤差, $n = 16$), フタバシラガイ科の二枚貝類が 520 ± 184 個体/ m^2 (平均 \pm 標準誤差, $n = 16$) であった。端脚目ドロクダムシ科の *Corophium* は, 小型シギ類の主要な餌であることが多いが (Hicklin & Smith, 1984), 本研究の調査時には生息が確認されなかった。さらに, 他の小型の底生無脊椎動物 (サイズが数 mm 程度) も, 調査時には生息が確認されなかった。底生無脊椎動物密度や堆積物環境に関する, 広域の空間変動については, 以下を参照されたい (Kuwaie et al., 1998, 2003, 2006; Sassa & Watabe, 2007, 2008)。

(2) 行動調査

前章と同様, デジタルビデオカメラ (XL1S, Canon 製), 望遠ズームレンズ (EF 100-400 mm f/4.5-5.6L IS USM, Canon 製) もしくは単焦点望遠レンズ (EF 400 mm f/2.8L IS USM, Canon 製) とレンズアダプター (EF Adaptor XL, Canon 製), より望遠が必要な場合は, 焦点拡張レンズ (Extender EF 1.4 \times II もしくは EF 2.0 \times II, Canon 製) をもちいて, 採餌試行ならびに餌捕捉行動を観測した (図 3-5, Kuwaie, 2007)。このシステムでは, 720 ~ 5,760 mm の焦点距離 (光学倍率で 20.6 ~ 164.6 倍) が得られ, 数 mm の微小な無脊椎動物の捕捉も検出可能である。記録されたビデオ画像を, スローモーションやストップモーションによって繰り返し再生することで, 通常 0.2 秒以内に終了する, ハマシギの非常に速い一連の採餌行動を検出した。

動画記録する個体をランダムに選択した。各個体は, 足輪などでマークされていないが, 嘴や羽のパターンなど形態の画像解析により個体識別は可能であり, 同一個体の繰り返し測定は避けられた。データ解析には, 小さな餌の捕捉が判別できるよう, 十分に拡大され鮮明な画像のみをもちいた。

ハマシギの採餌行動を「つつき採餌」(嘴の先端を堆積物表面に一回接触する行動) と, 「突き刺し採餌」(嘴を堆積物内部へ入れ込み引き抜く一回の行動, もしくは堆積物内部に嘴を入れたまま, 高速で嘴を繰り返し動かす行動) に分類した。単位観測時間あたりの試行回数として採餌試行速度を算出した。ただし, 休息, 警戒, そして干渉競争 (非常にまれ) は, 単位時間から除いた。各個体をできる限り 1.5 分以上連続して追跡しながら観測

した。各個体の観察時間は 1.7 ± 2.6 分 (平均 \pm 標準偏差, $n = 168$) であった。

(3) 摂取速度の測定

動画の画像解析により, ハマシギの嘴の長さ (露出嘴峰長) と捕捉された餌生物のサイズ (多毛類の伸展体長とスナガニ類の甲羅長) を測定した。ハマシギのふしょ (踵 (かかと) から趾 (あしゆび) 上部まで) の長さ (26 mm) を基準長とした (ふしょ長の個体変異は小さいため) (Prater et al., 1977)。調査地で餌生物 (多毛類: *Hediste* sp., *C. erythraeensis*, コメツキガニ: *S. globosa*) を採取し, 多毛類については伸展体長と乾燥重量との関係, コメツキガニについては甲羅長と乾燥重量との関係を測定した。採取したサンプルを粉碎し, 熱量, 炭素量, そして窒素量の測定に供した。燃烧式熱量計 (CA-4PJ, Shimadzu) をもちいて熱量を測定した。炭酸塩を除去するために, 1 M の塩酸をもちいて酸処理を施した後, 元素分析計 (Flash EA 1112, Thermo Electron) をもちいて全有機炭素量と全窒素量を測定した。以上, 捕捉された餌サイズ, サイズと重量との関係式, そして重量ベースの熱量や栄養量, の三つの値を乗じることによって, 熱量もしくは栄養ベースの摂取速度を算出した。

(4) 環境条件

気温と風速については, 前章と同様, 調査場所から約 3 km 北の地点で気象庁によって毎時測定されたデータを利用した。ただし, 風速については, 現地で実際に測定された断続的なデータを校正用データとし, 対数則と地形粗度をもちいて現地風速に補正した (Davenport, 1961)。撮影された動画像をもちいて, 各潮汐ごとの干出時刻と冠水時刻 (いずれも, 汀線の完全通過が基準) を目視で決定した。

堆積物の硬さを Sassa & Watabe (2007) と Sassa & Watabe (2008) にしたがって測定した。具体的には, 携帯型せん断ベーン計 (Model SH-63B, 丸東製作所) 堆積物表面 (深さ 0 ~ 4 cm) のベーンせん断強度*を硬さの指標とした。このベーン計は直交する二つのベーン羽根 (幅 20 mm, 高さ 40 mm, 厚さ 0.8 mm) を有している。堆積物にベーン羽根を刺して旋回させる速さを 60° /分以下に制御し, せん断強度を測定した。近隣で別途測定した強度から, 本手法による測定精度は ± 0.2 kPa と推定された。断続的に測定されたデータを, 干出後に時間変化するサクシオン*の連続観測データと現場におけるサクシオン-せん断強度の関係をもちいて (Sassa and Watabe, 2007, 2008), 連続データに変換した。

(5) 統計解析

全採餌行動 (つつき採餌 + 突き刺し採餌) に占めるつ

表 4-1 ハマシギによって捕捉されていた餌生物の乾燥重量, 熱量, 炭素量, 窒素量 (平均 ± 標準偏差). n はサンプル数, U は統計量, P は有意確率 (<0.05 を有意とみなす) を示す.

	乾燥重量 (mg/ 個体)	熱量 (kJ/g 乾重)	炭素 (mg C/g 乾重)	窒素 (mg N/g 乾重)
多毛類	10.0 ± 16.8	21.0 ± 1.9	416.1 ± 18.8	124.0 ± 7.8
n	92	14	34	34
コメツキガニ	35.9 ± 48.1	11.4 ± 0.4	311.6 ± 18.3	69.6 ± 4.6
n	18	5	23	23
U	329	70	782	782
P	<0.0001	0.0002	<0.0001	<0.0001

つき採餌の比率 (POPt_a) におよぼすサイト (Site A vs Site B, カテゴリーデータ), 干出後の経過時間 (連続データ), 温度 (連続データ), そして風速 (連続データ) の影響を調べるため, 二項分布でロジット (logit, ロジスティック関数の逆関数) リンク関数の一般化線形モデル (Generalized Linear Model, GLM) をもちいた. 基本的な手順は前章と同様である. フルモデルとして, すべての説明変数 (サイト, 干出後の経過時間, 温度, 風速, ならびに二次の交互作用項 (ただし, 連続データ × 連続データの交互作用項は除く) を含めた (Pienkowski, 1983a; Piersma, 1987; McNeil et al., 1992). フルモデルの説明変数の組み合わせを様々に変えることにより, 候補モデルを作成した. 候補モデルの予測の良さを比較するため, 赤池情報量基準 (AIC) をもちいた. フルモデルは過分散 (overdispersion) であったため, モデル構造として疑似二項誤差分布を選択した. サンプル数とフルモデルにおける説明変数の数との比が 40 未満であったため, バイアス補正された AIC (QAICc) をもちいた (Burnham & Anderson, 2002; Hurvich & Tsai, 1989). モデル選択における偏りを低減するため, 信頼集合をもちいた複数のモデルによる推定を実行した. 信頼集合における相対尤度を求めるため, Akaike weight (w_i) を算出した (Burnham & Anderson, 2002). w_i は, モデル i が信頼集合においてもっとも予測が良いとして選択される確率である. 各説明変数の選択確率は, 信頼集合においてその変数が含まれている, すべてモデルの w_i を足し合わせることで求めた. 本研究においては, 説明変数の選択確率が 0.9 以上の場合, その説明変数はモデルによって強く支持されていると見なした. 以上, すべての統計解析は, 統計解析ソフトウェア R 2.1.1 (R Development Core Team, 2005) をもちいた.

4.3 結果 I: 環境条件と捕捉された餌

調査期間中に降雨はみられなかった. 温度は - 3.1 °C から 11.6 °C, 風速は毎秒 0.0 ~ 7.2 m の範囲を記録した. 干出時間は, Site B のほうが Site A より約 0.6 時間長かった. Site B における最大干出時間は 6.9 時間であった. 堆積物の硬さは, 干出直後に 0.6 kPa, 干出 7 時間後には 2.3 kPa を記録し, 干出後の時間経過にともない硬くなった.

全撮影動画を解析した結果, ハマシギが捕捉した餌は, ゴカイ科 (Nereididae) の多毛類のカワゴカイ類 (*Hediste* sp.) とコケゴカイ (*Ceratonereis erythraeensis*) (82.9%, $n = 92$), スナガニ科 (Ocypodidae) のコメツキガニ (*Scopimera globosa*) (16.2%, $n = 18$), そして大型緑藻類のアオサ (*Ulva* sp.) (0.9%, $n = 1$) と特定された. 小型の底生無脊椎動物など, その他の餌は特定されなかった.

ハマシギの採餌行動の観察からは, 表面張力採餌 (嘴の開度を増加させることによる, 表面張力を利用した嘴先端から口腔への食物輸送) やバイオフィーム採餌 (少ない歩行と嘴の開閉による食物のより分け) は見られなかった. 捕捉された多毛類は, 体幅が 1 mm 以下であった. その捕捉された多毛類の伸展体長は, つつき採餌で 46.2 ± 39.7 mm (平均 ± 標準偏差, $n = 43$), 突き刺し採餌で 32.2 ± 28.5 mm ($n = 49$) であり, 二つの採餌様式間に有意差はなかった (Mann-Whitney U -test, $U = 1253$, $P = 0.119$). 捕捉されたコメツキガニは, つつき採餌では甲羅幅が 4.1 ± 2.0 mm ($n = 9$) であり, 突き刺し採餌では 3.8 ± 1.7 mm ($n = 9$) で, 二つの採餌様式間に有意差はなかった ($U = 43$, $P = 0.863$).

得られた餌サイズ (L mm, 多毛類においては伸展体長, コメツキガニにおいては甲羅長) と乾燥重量 (w mg) との関係は, 指数関数形 ($w = aL^b$) がよくあてはまった (多毛類: $a = 0.0061$, $b = 1.8874$, $r^2 = 0.72$, $n = 129$; コメツキガニ: $a = 0.4545$, $b = 2.8457$, $r^2 = 0.94$, $n = 88$).

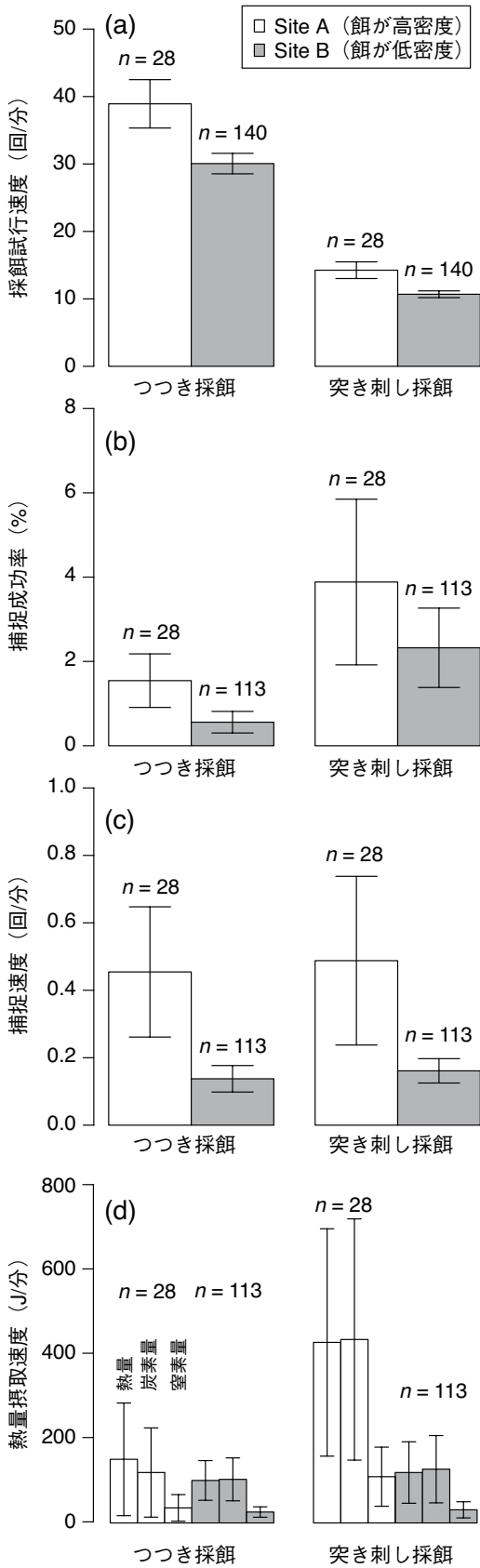


図 4-3 ハマシギの採餌試行速度 (a), 捕捉成功率 (b), 捕捉速度 (c), そして摂取速度 (d). エラーバーは標準誤差を示す.

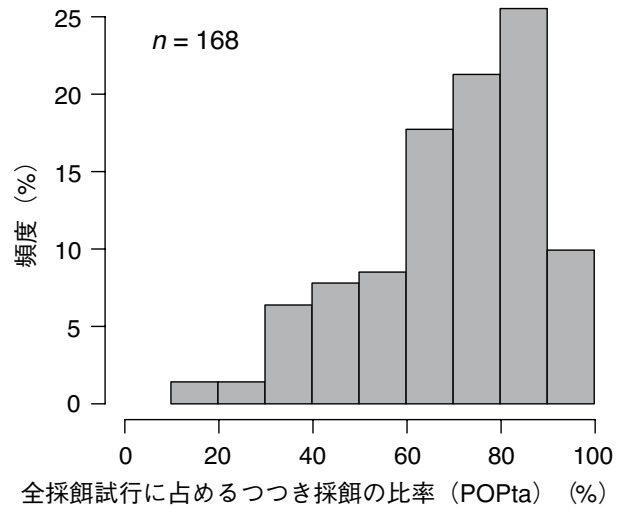


図 4-4 ハマシギの全採餌試行に対するつつき採餌の比率の頻度分布

捕捉されたコマツキガニの乾燥重量は、多毛類よりも大きい値を示した。一方、多毛類に含まれる熱量と栄養量は、乾燥重量ベースでみると、コマツキガニよりも多かった (表 4-1)。

採餌様式間で、捕捉された餌に特化 (specialization) は見られなかった。すなわち、採餌様式間で、捕捉された餌の比 (多毛類 / コマツキガニ) には有意差がみられなかった (Wilcoxon matched-pair signed-rank test, $W = 3043$, $P = 0.217$, $n = 41$, W は統計量, P は有意確率で, <0.05 の場合に統計的に有意であるとみなしている, 以降同様)。

4.4 結果 II : 採餌行動

つつき採餌の試行速度は、Site A と Site B の両サイトにおいて、突き刺し採餌の試行速度よりも速かった (Site A: $W = 61$, $P < 0.0001$, Site B: $W = 2437$, $P < 0.0001$) (図 4-3(a))。つつき採餌による捕捉成功率は、両サイトともに突き刺し採餌より低かったが、Site B のみ有意差がみられた (Site B: $W = 22576$, $P = 0.027$, Site A: $W = 1286$, $P = 0.089$) (図 4-3(b))。

捕捉速度は、両サイトにおいてつつき採餌と突き刺し採餌との間に有意差がみられなかった (Site A: $W = 371$, $P = 0.615$; Site B: $W = 6806$, $P = 0.216$) (図 4-3(c))。さらに、摂取速度についても、両サイトともつつき採餌と突き刺し採餌との間に有意差がみられなかった (熱量: Site A: $W = 372$, $P = 0.632$; Site B: $W = 6829$, $P = 0.187$; 炭素: Site A: $W = 372$, $P = 0.632$; Site B: $W = 6830$, $P = 0.187$) (図 4-3(d))。

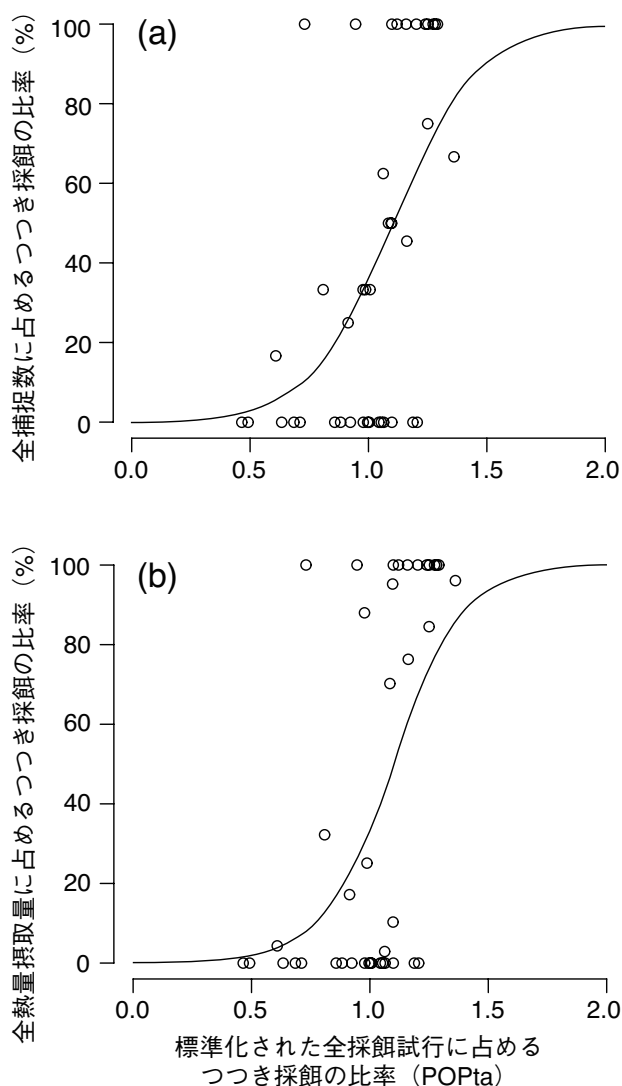


図 4-5 ハマシギの全捕捉餌数に占めるつつき採餌の比率 (POPt_c) と標準化された全採餌試行に占めるつつき採餌の比率 (POPt_a) との関係 (a), ならびに全熱量摂取量に占めるつつき採餌 (POPt_{ei}) と標準化 POPt_a との関係 (b). 標準化 POPt_a は、各個体の POPt_a/ 調査個体群における POPt_a の中央値 (73.0%) として算出した (図 4-4 参照). すなわち、他の個体より相対的につつき採餌が多かった個体は、>1 として示される. y 軸の 0% や 100% に多くのプロットがみられるのは、比率を算出するうえでデータが一つ ($n = 1$) であったことによる. ただし、それでも両図の関係性は統計的に有意.

= 0.186, 窒素 : Site A: $W = 372, P = 0.632$; Site B: $W = 6829, P = 0.187$) (図 4-3(d)).

調査個体群において、全採餌試行に占めるつつき採餌

の比率 (POPt_a) は $70.4 \pm 17.8\%$ (平均 \pm 標準偏差) であった (図 4-4). その頻度分布は単峰型であり、個体群内における採餌様式の特化 (specialization) が明確な二峰型は示されなかった. さらに、POPt_a と嘴長 (二項分布 GLM, $P = 0.977, n = 41$), 全捕捉数に占めるつつき採餌の比率 (POPt_c) と嘴長 (二項分布 GLM, $P = 0.325, n = 41$), 全熱量摂取量に占めるつつき採餌の比率 (POPt_{ei}) と嘴長 (二項分布 GLM, $P = 0.689, n = 41$) との間にも、有意差はみられなかった.

ここで、調査個体におけるつつき採餌の相対的な嗜好性を示すため、各個体の POPt_a/ 調査個体群における POPt_a の中央値 (73.0%) を「標準化 POPt_a」と定義した. すなわち、他の個体より相対的につつき採餌が多かった個体は、>1 として示される. 標準化 POPt_a と POPt_c との間には、統計的に有意な関係がみられた (二項分布 GLM, $P = 0.0107, n = 41$) (図 4-5(a)). また、標準化 POPt_a と POPt_{ei} との間にも、正の関係がみられた (二項分布 GLM, $P = 0.0064, n = 41$) (図 4-5(b)). つまり、つつき採餌に対し、より多くのエフォートを割いた個体ほど、それに比例してつつき採餌における捕捉数が多くなっていて、その逆も同様であった.

POPt_a に関するモデル推定結果は、干出後の経過時間の影響のみを支持した (選択確率: 1.00) (表 4-2, 図 4-6). サイト、温度、風速など、他の説明変数はほとんど支持されなかった (選択確率: 0.03 ~ 0.69).

4.5 考察 I: 採餌様式の種類

様々な採餌様式におけるコストと報酬のトレードオフの状況のもと、採餌者は選択肢のなかから採餌様式を選択する (Bautista et al., 2001). 本研究結果では、突き刺し採餌はつつき採餌よりも捕捉成功率 (捕捉数 / 採餌試行数) が高かった (図 4-3(b)) (ただし Site B のみ統計的に有意な結果であり、Site A ではサンプル数が少なく、統計的な差を検出できなかったことに留意する必要がある). この結果は、突き刺し採餌が、より堆積物の深くまで餌を探索する様式のため、つつき採餌よりも餌の利用可能性が高まったためと考えられる (Myers et al., 1980; Mouritsen & Jensen, 1992; Pawar et al. 2012). しかしながら、突き刺し採餌はつつき採餌よりも、採餌時間や熱量消費、また嘴を堆積物に突き刺すことによる嘴の摩耗リスク (Durell, 2000) の点から、コストがかかり、結果として採餌試行速度 (試行数 / 時間) がつつき採餌よりも遅かった (図 4-3(a)). このような採餌様式選択におけるトレードオフにより、ハマシギはつつき採餌と突き刺し採餌から同程度の採算性、すなわち、捕捉速度

表 4-2 ハマシギの全採餌試行に占めるつつき採餌の割合 (POPta) の予測モデル推定結果. 選択されたモデルに含まれる説明変数は「x」として示している. TAE: 干出後の時間, Δ_i : $AIC_i - AIC_{best}$ として算出された AIC の差, w_i : Akaike weight (信頼集合において, モデル i がもっとも予測の良いモデルとして選択される確率).

	TAE	サイト	温度	風速	サイト × TAE	サイト × 温度	サイト × 風速	QAIC _c	Δ_i	w_i
AIC Best	x	x	x					254.03	0.00	0.16
	x	x						254.44	0.41	0.13
	x	x		x				255.19	1.16	0.09
	x		x					255.19	1.16	0.09
	x	x	x	x				255.24	1.21	0.09
	x							255.26	1.22	0.09
	x			x				255.60	1.56	0.07
	x		x	x				255.99	1.96	0.06
	x	x	x			x		256.21	2.18	0.05
	x	x			x			256.32	2.29	0.05
	x	x	x	x			x	257.14	3.10	0.03
	x	x		x	x			257.22	3.19	0.03
	x	x	x	x	x			257.26	3.23	0.03
	x	x	x	x		x		257.45	3.41	0.03
選択確率	1.00	0.69	0.54	0.43	0.11	0.08	0.03			

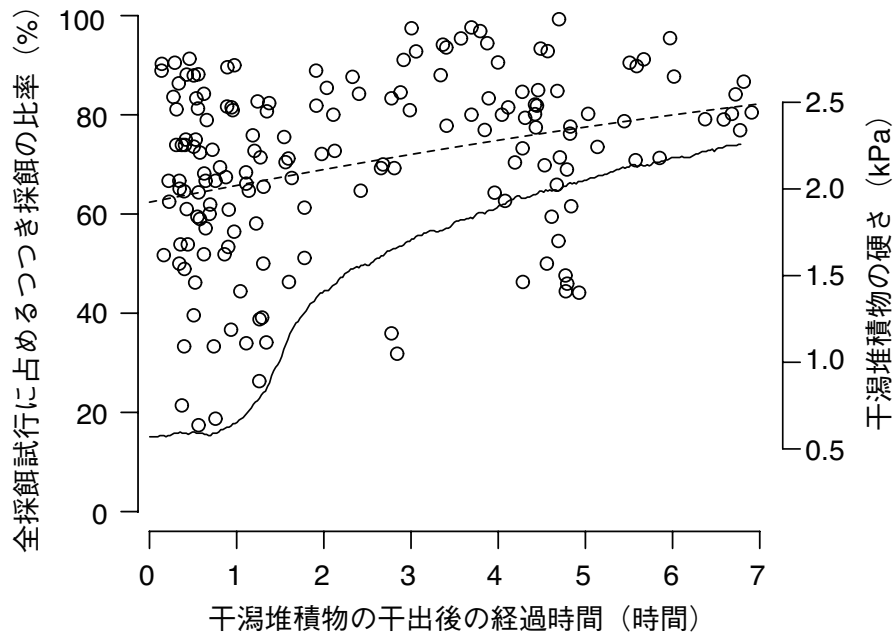


図 4-6 ハマシギの全採餌試行に占めるつつき採餌の比率 (POPta) と, 干出後の経過時間との関係. 破線は, 一般化線形モデル (表 4-2) によって支持された予測を示す. 重ね合わせた実線は, 調査地における堆積物の硬さ (ベンセン断力) の変化を示す (右側の y 軸).

(捕捉数/時間) (図4-3(c)) や摂取速度(熱量もしくは栄養摂取量/時間)を結果として達成していた(図4-3(d)). 多毛類とカニ類の捕捉数の比について、二つの採餌様式の間有意な差はみられなかったため、多毛類とカニ類の利用可能性(見つけやすさや捕捉しやすさなどの要因によって決まる)についても、二つの様式間で差がみられないことが示唆される。ただしもちろん、多毛類とカニ類のサイズや形態を考慮すると、各々の餌の見つけやすさはかなり異なっているかもしれない。

標準化された全採餌行動に占めるつつき採餌の比率(POPta)と全捕捉数に占めるつつき採餌の比率(POPtc)との間にみられた関係(図4-5(a))と、標準化POPtaとの関係と全熱量摂取量に占めるつつき採餌の比率(POPte)との間にみられた関係(図4-5(b))は、ハマシギが効率的に採餌様式を選択していることを示している。すなわち、つつき採餌により多くのエフォートを割いている個体は、そのエフォートに比例した応分の餌生物数や熱量を、つつき採餌から得ていることを意味し、その逆も同様である。このような結果になった理由として、二つ考えられる。一つには(1)採餌様式に関して、各個体が特化している(スペシャリスト採餌者*)、すなわち、各個体は、つつき採餌専門もしくは突き刺し採餌専門になっている、もう一つは(2)各個体は、採餌様式に関して柔軟性があり(ジェネラリスト採餌者*)、時空間的に変化する餌の利用可能性を常に評価し、採餌様式を調整している、のどちらかであると予想される。シギ・チドリ類においては、採餌器官の形態や採餌技術の習熟度に関して個体間の差がみられる場合には、スペシャリスト採餌者となっていることがよくある(Durell, 2000)。しかしながら、スペシャリスト採餌者によっては本研究の結果を説明できないと考えられる。その理由は、もし本研究で調査した個体群がスペシャリスト採餌者で占められていたとすると、POPtaの頻度分布が二峰型になるはずであるが、実際は単峰型の分布であったからである(図4-4)。さらに、嘴の長さは、POPta, POPtc, そしてPOPteiのいずれとも関連性がみられなかったため、採餌器官形態の影響もみられなかったことも、スペシャリスト採餌者説の反証となる。ただし、POPtaの頻度分布が、つつき採餌に偏った分布を示していることから、調査した個体群が全体としてつつき採餌のスペシャリストになっている可能性、すなわち、個体群内や個体群間のばらつきによってスペシャリストからなる局所個体群が形成されている可能性を、完全に排除することはできない。しかしながら、POPtaの頻度分布の偏りは、後述による採餌場所の環境制約(堆積物の硬さの時間変化)

によって引き起こされる、ジェネラリスト採餌者による柔軟な採餌様式の可塑的な行動がもたらした結果であると考えerるほうが妥当である(もちろん、種や個体群によって、採餌様式や堆積物粒径の選好性に違いがみられる可能性もある)。

以上の議論から、ハマシギはより高い摂取速度を達成するため、「適切」に採餌様式を選択しシフトさせている、と結論づけられる。ただし、採餌様式を「最適」にシフトさせていたか、すなわち、最適採餌理論を支持していたか(採餌様式をシフトさせることによって、実際に最大摂取もしくは最小採餌コストを達成していたか)については、本研究結果からは不明である。

採餌者の適応度*の観点から、採餌場所(パッチ)や採餌物の選択と同様に、採餌様式を選択にかかる意志決定は重要であると考えられる。本研究では、採餌様式の適切な調整に関する実証的な証拠を示すことができた。このことは、採餌パッチ選択に関する「理想採餌者」*仮説(van Gils et al., 2006)を、採餌様式選択にも拡張できる可能性を示唆している。

4.6 考察II: 変化する環境条件に対する応答

ハマシギは環境条件の変化に応答して採餌様式をシフトさせた。干出後の時間経過にともない、ハマシギは全採餌に占めるつつき採餌の比率を増加させた(表4-2, 図4-6)。干出後に変化する環境条件として、(1)堆積物の乾燥化による餌生物の移動(Dierschke et al., 1999)もしくは餌生物の活性の変化(Esselink & Zwartz, 1989)と(2)堆積物の硬さ(嘴の突き刺しやすさ)の変化(Hryciw & Dowding, 1987; Sassa & Watabe, 2007)が予想される。これらの要因は、通常、互いに絡み合いながら、シギ・チドリ類の餌の利用可能性や採餌行動に影響を与えている。このため、潮汐が引き金となる採餌様式のシフトのメカニズムは、堆積物深さごとの餌の利用可能性の変化であると、まずは予想される。しかし、この予想は、本研究では以下の二つの理由により該当しないと考えられる。第一に、もし干出後の乾燥化に対応して多毛類が堆積物のより深くまで移動する現象に応答し、ハマシギが採餌様式を調整するのであれば、つつき採餌の比率は干出後の時間経過とともに低下するはずであるが、本研究では反対に増加した。第二に、調査地における堆積物の含水率は、潮汐に応じて変化しない(Kuwaie et al., 2003; Sassa & Watabe, 2007)。

潮位の低下が引き金となって地下水位が低下し、サクシオンが発達して堆積物表層の有効拘束圧*(等方的に作用する圧力)が増加することにより、潮間帯の透水性

の高い堆積物が硬くなることは、地球物理学あるいは水理学では知られているメカニズムである (Hryciw & Dowding, 1987; Sassa & Watabe, 2007). 実際、ベーンせん断応力として示される堆積物の硬さは、干潟堆積物の干出7時間後 (2.3 kPa, 図4-6) のほうが、干出直後 (0.6 kPa) よりも約4倍も硬い。干出直後で堆積物が硬くない時間帯は、鳥類は突き刺し採餌とつつき採餌の両方を使うことが可能であり、実際、つつき採餌の比率は、干出直後にはばらついている (図4-6)。しかし、干出後の時間が経過し堆積物が硬くなるにつれて、採餌様式を自由に選択できなくなり、干出7時間後では、つつき採餌の比率が約80%に収束している。したがって、突き刺し採餌からつつき採餌へのシフトは、餌生物の利用可能性自体の変化というよりは、堆積物の硬さという環境制約にもとづいた応答であることが示唆される。

本研究により、短い時間スケール (一潮汐間) における、ジェネラリスト採餌者による、環境条件の変化に対応した個体ベースの適応的* (可塑的) な採餌行動が示された。したがって、個体群ベースではよく知られている、柔らかい堆積物を採餌パッチとして選好する事実に (Myers et al., 1980; Gerritsen & Heezik, 1985; Mouritsen & Jensen, 1992), 新たな理解を追加したことになる。適応的な採餌をするうえで、ジェネラリスト採餌者には様々な利点があると考えられるが、干潟のように環境条件が急激かつ劇的に変化する場においては、特にその利点が強調されるものと考えられる。

シギ・チドリ類の個体数の世界的な減少により (Wetlands International, 2006; Amano et al., 2010), 採餌にかかる行動学や生態学の理解を深める必要性が高まっている。採餌様式の制約は、利用可能な餌生物の選択範囲を狭め、種間や種内の資源分割*を弱めると予測される (Durrell, 2000)。したがって、「堆積物の硬さがシギ・チドリにとって環境制約」という本研究から得られた知見は、泥質干潟のような柔らかい潮間帯の生息場の保全や再生が、突き刺し採餌をするシギ類にとっては特に重要であることを示唆している。無論、シギ・チドリ類にとっての生息場所の相対的価値は、様々な報酬とコストのトレードオフによって変化するものの (たとえば, Warnock et al., 2002), 突き刺し採餌をするシギ類にとっては、硬い堆積物のもとで突き刺し採餌が役に立たなくなると、堆積物表面の餌をめぐるチドリ類との競合の結果として、適応度*が低下してしまうこともあるだろう。

4.7 あとがき

本章では、日本の干潟に飛来するシギ類のなかで典型

種である、ハマシギの食性について検討した。具体的には、採餌様式について選択肢を持っている捕食者が、環境条件の変化に応じて、餌の摂取速度が高まるように採餌様式をシフトさせるとの予測を検証するため、「つつき採餌」(堆積物表面の無脊椎動物を食べる)と「突き刺し採餌」(嘴を堆積物に刺し込み、深い所の無脊椎動物を食べる)の二つの採餌様式を持つハマシギにおける、採餌試行速度 (試行数/単位時間)、捕捉速度 (捕捉数/単位時間)、そして摂取速度 (熱量もしくは栄養量/単位時間)を干潟において測定した。本章で得られた主な結論を以下に示す。

- (1) ハマシギは、餌生物 (多毛類やカニ類) の高密度のエリアで、捕捉速度を高めていた。
- (2) ハマシギは干出後の時間経過に伴い、突き刺し採餌からつつき採餌へ様式をシフトさせていた。これは、堆積物へ嘴が突き刺しにくくなる (堆積物が硬くなる) ことにより、エネルギーや時間コストが増加し、突き刺し採餌の効率が低下することと関連していると思われる。
- (3) 環境制約が捕食者の採餌様式の柔軟性を低下させていた。そのような状況下で、ハマシギは摂取速度を高めるために、個体ベースで採餌様式を適切に調整していた。すなわち採餌様式に関する可塑的で適応的な採餌行動が実証された。
- (4) つまり、これまで採餌パッチ選択において提唱されていた「理想的な採餌者」という概念が、採餌様式選択へも拡張可能であることを示唆している。
- (5) 突き刺し採餌をするシギ類にとっては、硬い堆積物は採餌様式の制約になることから、泥質干潟のような柔らかい潮間帯の生息場の保全や再生が重要である。

5. シギ・チドリ類における新たな餌としてのバイオフィルムの重要性

5.1 まえがき

これまでの章ですでに述べたように、干潟に飛来するシギ・チドリ類の主要な餌は、ゴカイ類、甲殻類、貝類などの底生無脊椎動物のうち、目視できるサイズの生物 (マクロベントス, 1 mm以上のサイズ) であると考えられてきた (たとえば Burton, 1974; Reise, 1985; Zwarts et al., 1990; Skagen & Oman, 1996; Nuka et al., 2005; Kuwae, 2007; Iwamatsu et al., 2007; Kuwae et al., 2010; Colwell 2010) (図1-1)。しかしながら、シギ・チドリ類の中でも世界的に個体数の多い、小型シギ類 (<30 g)



図 5-1 本章のキーワード



図 5-2 干潟堆積物の表面に発達するバイオフィルムを歯ブラシで採取する様子

に関する食性解析の既往研究では、非常に速い消化や高速のつつき行動といった特性により、採餌物が全く確認できないか、もしくは確認された採餌物では必要とされる熱量に満たないケースがほとんどであった。

この謎を解明するため、本章では、「未知の餌」を探索する。本章のキーワードを図 5-1 に示す。具体的には、無脊椎動物や一部の限られた脊椎動物（ハゼ類など）の餌としてこれまで認識されていたバイオフィルムに世界で初めて着目する。バイオフィルムとは、微細藻類、バクテリア、およびそれらが細胞外に放出する多糖類粘液で構成された数 μm から数百 μm 程度のごく薄い層の総称であり (Characklis & Marshall, 1990)、静穏な干潟堆積物の表面によく発達する (図 5-2)。バイオフィルムが有する物質循環やエネルギーフローといった生態学的な機能は、バイオフィルム内に共生する生物間の複雑な相互作用によって決まっている (Battin et al., 2003)。

さらに本章では、食性を理解することが、どのようにその食物網全体に影響を与えるかについて論じる。また、各鳥類種における食性の違いが、進化の文脈において

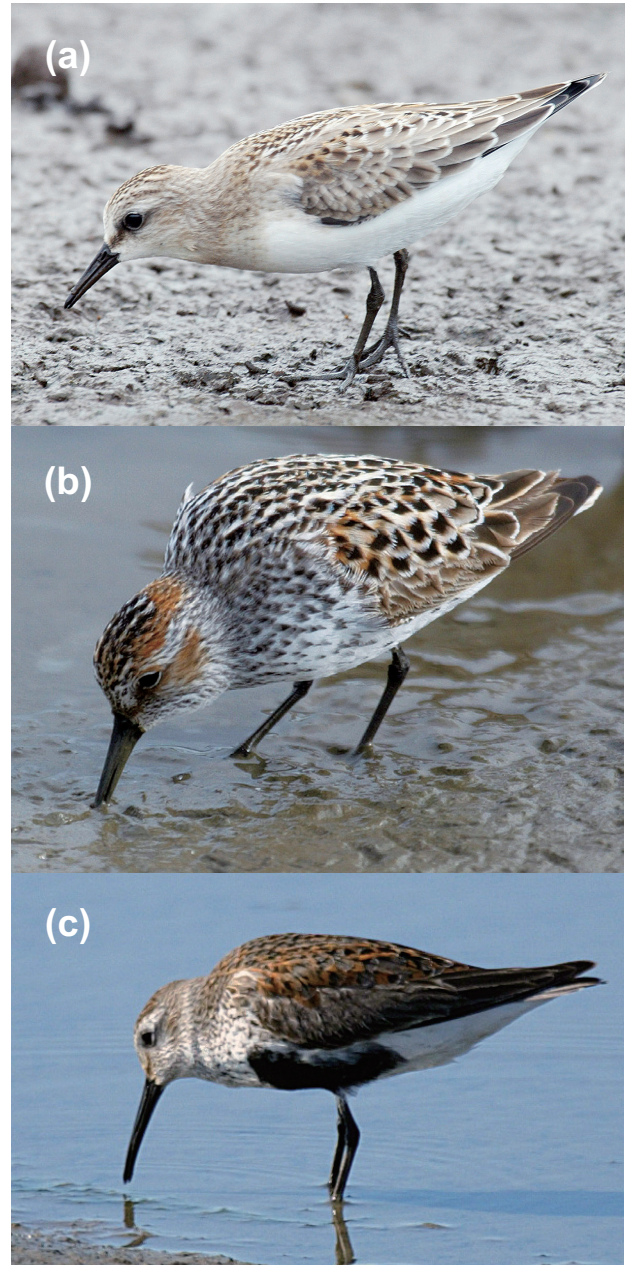


図 5-3 食性の調査対象種。トウネン (*Calidris ruficollis*) (a)、ヒメハマシギ (*C. mauri*) (b)、ハマシギ (*C. alpina*) (c)。

のような意味合いをもつのかについて論じ、適応度*や個体数の回復を考えるうえで鍵となりうることを示す。

アプローチは以下のとおりである。安定同位体比解析 (生態学) や熱量収支 (生理学)、採餌行動の動画解析 (行動学)、採餌器官 (形態学) と系統解析 (系統学) といった様々な学問分野の融合を図ることによって、シギ・チドリ類におけるバイオフィルム食の可能性や普遍性を実証する。そして、シギ類におけるバイオフィルムへの依

表5-1 調査地と調査項目

調査地	緯度	経度	項目	種	採取日	サンプル数	
コムケ湖 日本	44°16.7'N	143°29.0'E	動画撮影	トウネン	2008年8月	98	
			糞	トウネン	$\delta^{15}\text{N}$	2008年8月	22
					$\delta^{13}\text{C}$	2008年8月	35
			底生微細藻類		$\delta^{15}\text{N}$	2008年8月	15
					$\delta^{13}\text{C}$	2008年8月	22
			表層堆積物		$\delta^{15}\text{N}$	2008年8月	10
					$\delta^{13}\text{C}$	2008年8月	19
					熱量	2008年8月	10
			有機混合物		$\delta^{15}\text{N}$	2008年8月	19
					$\delta^{13}\text{C}$	2008年8月	26
			底生無脊椎動物		$\delta^{15}\text{N}$	2008年8月	24
					$\delta^{13}\text{C}$	2008年8月	24
風連湖 日本	43°21.3'N	145°17.6'E	動画撮影	トウネン	2008年8月	10	
			糞	トウネン	$\delta^{15}\text{N}$	2008年8月	31
					$\delta^{13}\text{C}$	2008年8月	32
			底生微細藻類		$\delta^{15}\text{N}$	2008年8月	12
					$\delta^{13}\text{C}$	2008年8月	12
			表層堆積物		$\delta^{15}\text{N}$	2008年8月	12
					$\delta^{13}\text{C}$	2008年8月	17
					熱量	2008年8月	15
			有機混合物		$\delta^{15}\text{N}$	2008年8月	30
					$\delta^{13}\text{C}$	2008年8月	30
			底生無脊椎動物		$\delta^{15}\text{N}$	2008年8月	16
					$\delta^{13}\text{C}$	2008年8月	16
大阪南港 日本	34°38.1'N	135°24.0'E	動画撮影	トウネン	2009年5月	38	
			糞	トウネン	$\delta^{15}\text{N}$	2009年5月	40
					$\delta^{13}\text{C}$	2009年5月	40
			底生微細藻類		$\delta^{15}\text{N}$	2009年5月	6
					$\delta^{13}\text{C}$	2009年5月	6
			表層堆積物		$\delta^{15}\text{N}$	2009年5月	10
					$\delta^{13}\text{C}$	2009年5月	10
					熱量	2009年5月	5
			有機混合物		$\delta^{15}\text{N}$	2009年5月	23
					$\delta^{13}\text{C}$	2009年5月	23
			底生無脊椎動物		$\delta^{15}\text{N}$	2009年5月	30
					$\delta^{13}\text{C}$	2009年5月	30
Roberts Bank カナダ	49°03.5'N	123°09.1'W	動画撮影	ヒメハマシギ	2005年4月 ²	56	
			糞	ヒメハマシギ		2005年5月	46
						2006年4月	66
					$\delta^{15}\text{N}$	2005年5月 ¹	105
					$\delta^{13}\text{C}$	2005年5月 ¹	107
					$\delta^{15}\text{N}$	2006年4月	40
					$\delta^{13}\text{C}$	2006年4月	40
			底生微細藻類		$\delta^{15}\text{N}$	2006年3月 ²	12
					$\delta^{13}\text{C}$	2006年3月 ²	12
					$\delta^{15}\text{N}$	2006年5月 ²	24
					$\delta^{13}\text{C}$	2006年5月 ²	24
					$\delta^{15}\text{N}$	2005年5月 ¹	20
					$\delta^{13}\text{C}$	2005年5月 ¹	20
			表層堆積物		熱量	2005年5月 ¹	20
					$\delta^{15}\text{N}$	2006年3月 ²	12
					$\delta^{13}\text{C}$	2006年3月	12
					$\delta^{15}\text{N}$	2006年5月	23

表 5-1 調査地と調査項目 (続き)

調査地	緯度	経度	項目	種	採取日	サンプル数
			有機混合物	$\delta^{13}\text{C}$	2006年5月	23
				$\delta^{15}\text{N}$	2006年5月 ²	12
				$\delta^{13}\text{C}$	2006年5月 ²	12
			底生無脊椎動物	$\delta^{15}\text{N}$	2006年3月	30
				$\delta^{13}\text{C}$	2006年3月	30
				$\delta^{15}\text{N}$	2006年5月	3
				$\delta^{13}\text{C}$	2006年5月	3
Boundary Bay カナダ	49°04.1'N	122°58.0'W	動画撮影	ハマシギ	2005年2月	88
					2006年3月	32
				ヒメハマシギ	2005年4月	96
			糞	ハマシギ	2005年2月	33
				$\delta^{15}\text{N}$	2005年2月	34
				$\delta^{13}\text{C}$	2005年2月	34
				$\delta^{15}\text{N}$	2006年3月	41
				$\delta^{13}\text{C}$	2006年3月	41
				$\delta^{15}\text{N}$	2006年4月	10
				ヒメハマシギ	2006年4月	10
				$\delta^{13}\text{C}$	2006年4月	10
			底生微細藻類	$\delta^{15}\text{N}$	2006年3月	6
				$\delta^{13}\text{C}$	2006年3月	6
				$\delta^{15}\text{N}$	2006年5月	23
				$\delta^{13}\text{C}$	2006年5月	29
			表層堆積物	$\delta^{15}\text{N}$	2006年3月	12
				$\delta^{13}\text{C}$	2006年3月	12
				熱量	2006年3月	12
				$\delta^{15}\text{N}$	2006年5月	12
				$\delta^{13}\text{C}$	2006年5月	12
				熱量	2006年5月	12
			有機混合物	$\delta^{15}\text{N}$	2006年3月	12
				$\delta^{13}\text{C}$	2006年3月	12
				$\delta^{15}\text{N}$	2006年3月	6
				$\delta^{13}\text{C}$	2006年5月	6
			底生無脊椎動物	$\delta^{15}\text{N}$	2006年3月	5
				$\delta^{13}\text{C}$	2006年3月	5
				$\delta^{15}\text{N}$	2006年3月	3
				$\delta^{13}\text{C}$	2006年3月	3
盤洲 日本	35°24.8'N	139°53.9'E	動画撮影	ハマシギ	2003年1月 ³	1
					2004年1月 ³	27
			糞	$\delta^{15}\text{N}$	2009年2月	28
				$\delta^{13}\text{C}$	2009年2月	27
			底生微細藻類	$\delta^{15}\text{N}$	2009年2月	15
				$\delta^{13}\text{C}$	2009年2月	18
			表層堆積物	$\delta^{15}\text{N}$	2009年2月	17
				$\delta^{13}\text{C}$	2009年2月	31
				熱量	2009年2月	22
			底生無脊椎動物	$\delta^{15}\text{N}$	2010年10月	4
				$\delta^{13}\text{C}$	2010年10月	4
				$\delta^{15}\text{N}$	2010年10月	10
				$\delta^{13}\text{C}$	2010年10月	10

¹ Kuwae et al. (2008) から引用

² 一部 Kuwae et al. (2008) から引用

³ Kuwae et al. (2010) から引用

存度が、シギ類の形質（体サイズや行動といった特性）やバイオフィーム密度、さらには進化上の歴史（系統的な制約）によって決定していることを示す。さらに、シギ・チドリ類によるバイオフィーム食がもたらす意義について、生態学的な側面（雑食者が、食物網の構造や安定性、または種間の相互作用にどのような影響を与えるのか、また、全球規模のシギ・チドリ類の分布にどのような影響を与えているか）、進化学的な側面（採餌にかかる適応放散*の結果、シギ・チドリ類がどのように多様化したのか）、そして、保全生態学的な側面（シギ・チドリ類の個体数の回復にかかる泥質干潟の保全や再生の重要性）の三つの側面から検討する。

5.2 研究方法

(1) 調査地とサンプル採取

太平洋岸に位置する合計6カ所の泥質干潟（北海道紋別市コムケ湖、北海道根室市風蓮湖、大阪南港野鳥園、カナダ国バンクーバー近郊Roberts Bank干潟）ならびに砂質干潟（千葉県木更津市盤洲干潟、カナダ国バンクーバー近郊Boundary Bay干潟）において、3種の小型シギ（トウネン *Calidris ruficollis*、ハマシギ *C. alpina*、ヒメハマシギ *C. mauri*、図5-3）の様々な渡りの時期における食性について、採餌行動の動画解析、炭素窒素安定同位体比の解析、そして熱量収支解析により検討した（表5-1）。

環境省によるシギ・チドリ類の個体数カウント調査によると（環境省、2011）、日本に飛来するシギ類では、ハマシギ、トウネン、そしてミユビシギが優占種となっていて、チドリ類ではシロチドリ、メダイチドリ、ダイゼンが優占種となっている。個体数ではハマシギが圧倒的で、春期では40,000羽を超えている。したがって、国内外でもっとも個体数の多く、地球上の三つのフライウェイ*すべてに分布しているハマシギとシロチドリ、そして、アジア・オーストラリアフライウェイでもっとも個体数が多く、我が国でも飛来数の多いトウネンの三種が典型種であることから、研究の対象とすることとした。さらに、これらの種は、アジア・オーストラリアフライウェイで個体数の減少速度がもっとも速い種の一つであり（Amano et al., 2010）、保全的な見地からも注目する必要がある種となっている。

各調査地における対象種の飛来数の概数は以下のとおりである。

- ・コムケ湖、秋季、トウネン：200～1,400羽（環境省、2010, 2011, 2012）

- ・風蓮湖、秋季、トウネン：200～900羽（環境省、2010, 2011, 2012）
- ・大阪南港野鳥園、春季、トウネン：200～400羽（環境省、2009, 2010, 2011）
- ・Roberts Bank、春季、ヒメハマシギ：～>100,000（平均30,000～70,000）羽（Butler et al, 1987; Gratto-Trevor et al., 2011）
- ・Boundary Bay、春季、ヒメハマシギ：10,000～180,000（平均56,000）羽（Butler, 1992）
- ・Boundary Bay、冬季、ハマシギ：13,000～58,000（平均32,000）羽（Butler, 1992）
- ・盤洲干潟、冬季、ハマシギ：400～800羽（環境省、2010, 2011, 2012）

視覚的に判断し、新鮮なシギの糞を干潟堆積物上で採取した。堆積物表面に形成されているバイオフィームが、シギ類の食物源にどのくらい寄与しているのかを調べるため、歯ブラシをもちいて表層約1mmまでの堆積物を採取した（図5-2）。歯ブラシを使用したのは、堆積物表面に起伏がある現場において、約1mmという薄層を起伏に合わせて採取するため、そして、実際にシギ類がバイオフィームを採取する際に利用する、モップ状の舌先の形態（後述）を模倣するためである。目視観察により、採取した堆積物中に底生無脊椎動物が含まれていないことを確認した。干潟堆積物（深さ0～2cm）を採取し、1mmメッシュの篩をもちいて採取堆積物をふるい、篩上に残った有機物の混合物を、視認できるサイズの潜在的な食物源とみなして採取した。その混合物を検鏡した結果、イトゴカイ類 (*Capitella*) などの小型底生無脊椎動物、底生無脊椎動物の棲管、デトリタス*（生物の死骸）が含まれていた。スコップをもちいて堆積物内在性の無脊椎動物を採取した。すべてのサンプルを乾燥して粉碎させた後、炭素窒素安定同位体比、全有機炭素量（Total Organic Carbon, TOC）、全窒素量（Total Nitrogen, TN）、そして熱量の分析に供した。

採取した表層約1mmまでの堆積物の一部をもちいて、底生微細藻類を抽出した（Kuwaie et al., 2008）（図5-4）。採取した表層堆積物をトレイの上に厚さ5mm程度になるように広げ、ナイロンスクリーン（65μmメッシュ）で覆った。スクリーンの上を、あらかじめ約450°Cで燃焼させ有機物を除去した石英ウールで覆った。その上を、孔径0.45μmのフィルターで濾過した海水でスプレーし、湿潤状態を保ちながら一晩養生した。そして、スクリーンを通過し石英ウールへ鉛直移動した底生微細藻類を、石英ウールごと回収して乾燥させた後、安定同位体比の

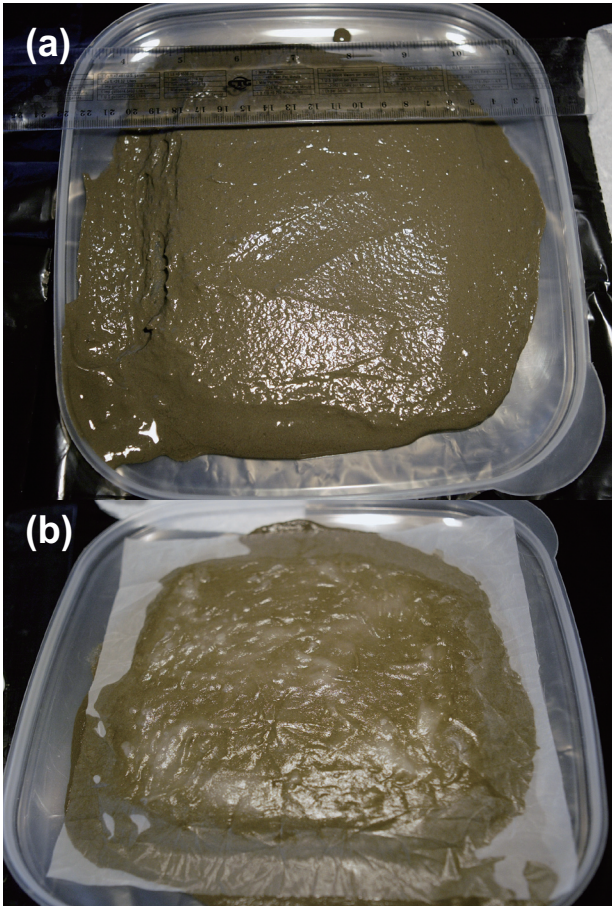


図5-4 底生微細藻類の抽出の様子。養生直前 (a) ならびに養生後 (b)。底生微細藻類が鉛直移動して集まっている石英ウールを分析に供する。



図5-5 ヒメハマシギ (*Calidris mauri*) の胃内容物を取り出している様子

分析に供した。

(2) 採餌行動の撮影と動画解析

採餌試行速度 (つつき速度) と餌の捕捉速度を定量化

するため、採餌行動を動画撮影し、取得した画像を解析した。前章までと同様、望遠ビデオシステム (XL1S, Canon 製, 望遠ズームレンズ (EF 100-400 mm f/4.5-5.6L IS USM, Canon 製) もしくは単焦点望遠レンズ (EF 400 mm f/2.8L IS USM, Canon 製) とレンズアダプター (EF Adaptor XL, Canon 製), より望遠が必要な場合は、焦点拡張レンズ (Extender EF 1.4×II もしくは EF 2.0×II, Canon 製) をもちいて撮影した (図3-5, Kuwae, 2007)。このシステムでは、720~5,760 mm (光学倍率 20.6~164.6 倍) の動画像を得ることができるため、数 mm 程度のサイズの小型無脊椎動物も検出可能となる。小型シギ類の高速のつつき行動 (0.3 秒以内に一連の動作が完了) に対処するため、スローモーションモードやストップモーションモードにより、記録動画を繰り返し再生し、採餌行動を解析した。

(3) 胃内容物分析

2003 ならびに 2004 年の 4~5 月の春の渡りの時期に、カナダ国環境省からの許可を得て (Permit # 59-03-0398; permit # 59-03-0398 amendment #1 from Environment Canada) Roberts Bank 干潟においてヒメハマシギを採捕した。胃内容物を取り出し 80% エタノールで固定した (図5-5)。内容物の出現頻度ならびに胃内容物全量に対する割合について、可能な限り詳細な分類群ごとに記録した (Swynnerton & Worthington, 1940)。また、胃内容物サンプルを凍結乾燥し、安定同位体分析に供した ($n = 9$)。さらに、別の胃内物サンプルを光合成色素分析に供した ($n = 9$)。

(4) 堆積物ならびに胃内容物の光合成色素分析

表層堆積物と胃内容物中の光合成色素構成を比較するため、高速液体クロマトグラフィー (HPLC) をもちいた (Mélédér et al., 2003; Mantoura & Llewellyn, 1983)。90%アセトンをもちいて光合成色素をサンプルから抽出後、グラスファイバーフィルター (GF/F) で濾過し、アンモニウムアセテートで希釈した。400~800 nm の波長帯で色素構成を検出した。

表層堆積物の全有機炭素 (TOC) や全窒素 (TN) に占める底生微細藻類の量を推定するため、Lorenzen (1967) の方法に従いクロロフィル *a* (Chl-*a*) を定量した ($n = 10$)。底生微細藻類中の炭素/Chl-*a* 比を 40 と仮定し (de Jonge, 1980)、定量した Chl-*a* から TOC 量に変換して底生微細藻類の TOC 量を推定した。また、Redfield 比 (炭素元素: 窒素元素 = 106:16) をもちいて底生微細藻類の TOC 量を TN 量に変換した (Redfield, 1932)。

(5) 安定同位体比の分析と解析

安定同位体比分析の前に、代謝によって同位体分別の



図 5-6 元素分析計が連結された安定同位体分析装置

影響を受けた糞中の尿成分（尿素・アンモニアなど）ならびに炭酸カルシウム（Cloern et al., 2002）を除去した（Kuwaie et al., 2008, 2012）。具体的な作業手順としては、粉碎して乾燥させた糞サンプルの一部（約 5 mg）を試験管に入れ、1.4 ml の 1:1 クロロホルム：メタノール溶液を注ぎ、1300 × g で 15 分間遠心機にかけ、上澄みを除去した。この処理を 4 回繰り返した。さらに、1M の塩酸を添加し一晩静置してサンプル中の炭酸カルシウムを除去した後、ホットプレート上で乾燥させ、余分な塩酸を除去した。元素分析計（Flash EA 1112, Thermo Electron 製）を連結した質量分析計（Delta Plus Advantage, Thermo Electron 製）をもちいて、炭素安定同位体比（ $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ）、窒素安定同位体（ $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ）、TOC、TN を分析した（図 5-6）。サンプルの安定同位体比と標準物質の安定同位体比との差（ δ で表現）を、解析データとしてもちいた。すなわち、

$$\delta^{13}\text{C}, \delta^{15}\text{N} (\%) = [R_{\text{sample}}/R_{\text{standard}} - 1] \times 10^3$$

ここに $R = ^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ または $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ である。米国サウスカロライナ州の Pee Dee 層から産出する矢石類（Pee Dee Belemnite）中の炭素ならびに大気中の窒素を標準物質とした。内部標準物質（L-ヒスチジン）の繰り返し分析から求めた分析精度（標準偏差）は、 $\delta^{13}\text{C}$ および $\delta^{15}\text{N}$ とともに <0.2% であった。

$\delta^{15}\text{N}$ 値をもちいて、食物網中の栄養位置*（trophic position）を求めた。その場の食物網における基底（栄養段階*が 1）が、各調査地における底生微細藻類とした場合と表層堆積物とした場合の両ケースについて推定し

た（Post, 2002）。栄養段階が 1 段階上がるにつれて $\delta^{15}\text{N}$ が 3.4% 上昇する経験則を採用した（Minagawa & Wada, 1984）。シギ類のバイオフィームへの依存度と栄養位置との関係について、Spearman の順位相関をもちいて検定した。

(6) 食物源の解析

採餌行動の動画解析や胃内容物分析から、各調査地におけるシギ類の食物源を、大型多毛類（*Hediste*, *Glycera*, *Arenicola* 属などのゴカイ類）、スナガニ類、小型無脊椎動物（ヨコエビ類、イトゴカイ類、クーマ類、昆虫類）、無脊椎動物の棲管、バイオフィームなど、三つまでのグループに絞り込んだ。

各食物源の寄与率を求めるために、三食物源混合モデル（IsoError）（Phillips & Gregg, 2001）をもちいた。具体的には、以下の三元一次連立方程式を解くことによって各食物源の割合 f を求めた。

$$\begin{cases} \delta^{13}\text{C}_{\text{DIET}} = f_{\text{FS1}}\delta^{13}\text{C}_{\text{FS1}} + f_{\text{FS2}}\delta^{13}\text{C}_{\text{FS2}} + f_{\text{FS3}}\delta^{13}\text{C}_{\text{FS3}} \\ \delta^{15}\text{N}_{\text{DIET}} = f_{\text{FS1}}\delta^{15}\text{N}_{\text{FS1}} + f_{\text{FS2}}\delta^{15}\text{N}_{\text{FS2}} + f_{\text{FS3}}\delta^{15}\text{N}_{\text{FS3}} \\ f_{\text{FS1}} + f_{\text{FS2}} + f_{\text{FS3}} = 1 \end{cases}$$

ここに、DIET は実際の摂取物（各食物源の混合物）、FS1, FS2, FS3 は 3 つの食物源である。ただし、食物源としてのバイオフィームの安定同位体比の値は、シギ類がバイオフィーム中の底生微細藻類をどの程度選択的に採餌するのかに大きく依存する。これは、底生微細藻類の炭素同位体比は、その他の構成要素（堆積物中のデトリタスなど）のそれと大きく離れていることによるためである。そのため、底生微細藻類の選択率を 0% から 100% と変化させ、試行錯誤により計算を実行した（Kuwaie et al., 2008）。

本研究では、前処理によって尿成分を除去した糞の安定同位体比が、実際の食物源の安定同位体比を反映していることを利用して解析した（Kuwaie et al., 2008）。糞をもちいる手法には二つの利点がある。すなわち、(1) 採餌物が吸収される過程で同位体分別がおきないこと、ならびに (2) 糞の更新時間（turnover time）が短いことである。一般に、同位体分別は低分子中の末端基が結合したり切断したりするときにおきるため、消化器官における高分子有機物の吸収時に同位体分別はおきない（Fry, 2006）。すなわち、未利用（未消化）の有機物が糞として排出されるのは確かであるものの、その未利用の有機物の安定同位体比と実際に同化された有機物の安定同位体比に差がみられないことが、利点の一つである。一般に食性解析でもちいられるサンプル部位（血液、肝



図5-7 熱量分析装置

組織、筋肉など)は同位体分別が生じ、その分別の程度は捕食者の飢餓状態などによって変化する(Fry, 2006)。したがって、糞をもちいる方法は、食物源推定における大きな不確実性の一つである同位体分別の心配がない点において優れているといえる。ただし、異化*過程における同位体分別は、アミノ酸に含まれる窒素が脱アミノ化の際に生じ、 ^{15}N が減少した代謝物(尿素、アンモニア)が生成される(Fry, 2006)。このため、これらの同位体分別の影響を受けた尿成分を、前処理により糞サンプルから除去する必要がある。尿酸は糞中の主要な窒素代謝物の可能性があるものの、脱アミノ化によって生成される生成物ではないため、同位体分別の影響は受けない。

さらに、糞の安定同位体比は、半更新時間が数時間であり、食物源を反映すると考えられる他のいかなる候補サンプル部位(血液、肝臓組織、筋肉など、数週間~数ヶ月)よりも短く、より直近の食物源が反映されることが、もう一つの利点である(桑江, 2008; Dietz et al., 2010)。更新時間の長い血液などをもちいた場合には、前の中継地における餌が反映されてしまう、いわゆる「carry over」効果が現れてしまう。したがって、たとえばバンクーバー近郊の干潟に春の渡りで飛来するヒメハマシギなど、当該中継地に約2~3日間(Ydenberg et al., 2004)とごく短期間しか滞在しない鳥類における食性を解析する際には、更新時間の短い糞をサンプルとしてもちいることは有効である。その他、血液や肝臓組織と比較した場合の糞の利点は、サンプルの採取時に野鳥を殺傷したりダメージを与えたりすることがない点である。

一方、糞サンプルを食物源の推定にもちいる場合の欠点は、食物源の消化率に差がみられる場合、糞の安定同

位体比は、消化率の低い食物源の寄与を過大評価してしまうことである(Sponheimer et al., 2003; Kuwae et al., 2008)。本研究のBoundary Bay干潟における越冬期のハマシギの糞サンプルと全血サンプルの値(Evans Ogden et al., 2005)のように、結果に差がみられないケース、すなわち消化率の問題が顕在化しないケースもあるが、一般に、各食物源の消化率に差がみられるのはよく起こりえることと思われる。消化しにくい硬い顎を持つゴカイ類を食物源の一つとしていたヒメハマシギの例では、胃内容物の安定同位体比と比較して、糞の安定同位体比がゴカイの安定同位体比寄りにシフトすることが確認されている(Kuwae et al., 2008)。一方、微生物やそれらが体外に放出した粘質多糖類で構成されているバイオフィームは、食物源のなかでもっとも消化率の高い成分の一つであると考えられる(Characklis & Marshall, 1989)。したがって、糞の安定同位体比をもちいた食物源の寄与の推定においては、バイオフィームの寄与を控えめに評価していることに留意する必要がある。

(7) 熱量収支解析

全食物源に占めるバイオフィームの寄与度の決定要因について詳細に検討するため、熱量収支モデルを構築した。熱量摂取速度に関する主要な説明変数として、行動形質(つつき速度)、形態形質(つつきあたりのバイオフィーム絡め取り量)、そして食物源の利用可能性(バイオフィーム密度、同化効率、採餌時間)を選択した。一方、熱量要求(代謝速度)に関する主要な説明変数として、形態形質(体重)ならびに渡りのステージ(脂肪蓄積)を選択した。これらの変数をもちいて、熱量要求に対するバイオフィームの寄与について推定した。

バイオフィームの含水率を、 60°C で24時間乾燥前後の重量差から求めた。バイオフィームの熱量密度の測定には、熱量分析計(CA-4PJ, Shimadzu製)をもちいた(図5-7)。液体パラフィンを助燃剤としてもちいた。

バイオフィームからの熱量摂取速度(kJ/日)について、以下の七つのパラメータを掛け合わせるにより求めた。

- ・ビデオ撮影によって観察されたつつき速度(回/分)
- ・つつきあたりのバイオフィーム摂取量(mg 湿重/つつき)
- ・バイオフィームの含水率(%)
- ・バイオフィームの熱量密度(kJ/g 乾重)
- ・同化効率(%)
- ・日中干出時における採餌可能時間(時間/日)
- ・採餌時間率

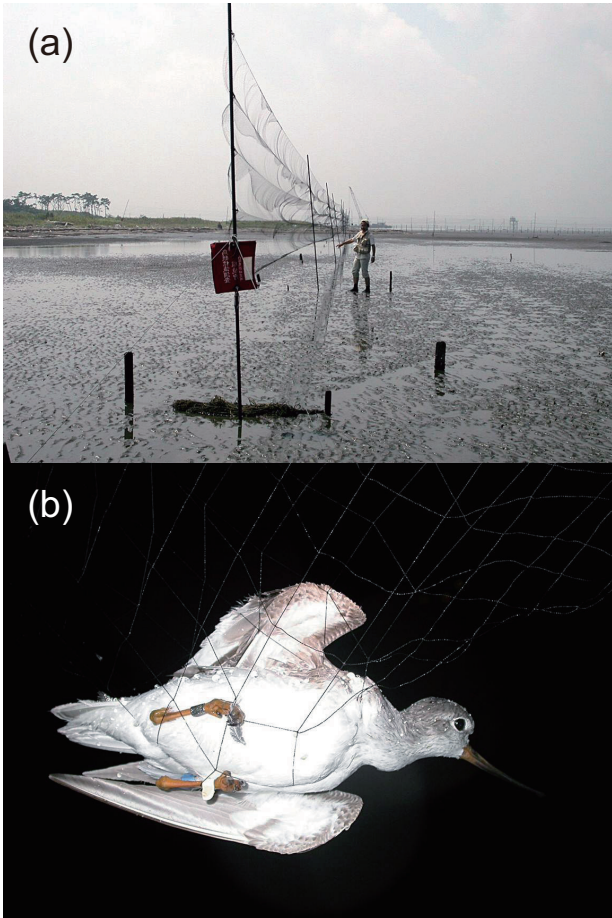


図5-8 かすみ網の設置の様子(盤洲干潟) (a) ならびに、網にかかったソリハシシギ (*Xenus cinereus*) (b)

同化効率は75%を採用した (Castro et al., 1989). これは、バイオフィームは消化率の高い有機物であることと (Characklis & Marshall, 1989), シギ・チドリ類における同化効率が鳥類種や食物源に依存せず、おおむね75%程度であるとの報告による (Castro et al., 1989). 採餌時間率は、採餌以外の休息、警戒、逃避などに費やす時間を考慮し、文献値から80%とした (Ntiamoa-Baidu et al., 1998). つつきあたりのバイオフィーム摂取量について、体重と舌先棘毛面積との関係 (後述, 図5-21) をもちいて, Elner et al., (2005) を補正することによって求めた. 熱量要求 (kJ/日) については、非砂漠環境下で体重の関数として導かれた相対成長式 (allometric equation) (Castro et al., 1992) とシギ類の体重 (Paulson, 1993) をもちいて基礎代謝速度 (basal metabolic rate) を算出し、その2.8倍の値を現場における熱量要求と仮定した (Tieleman & Williams, 2000). さらに、渡りの



図5-9 一時捕獲した鳥類 (トウネン *Calidris ruficollis*) の舌先を観察している様子

中継地においては、熱量蓄積による体重増加 (いずれのシギ種も 0.4 g/日と仮定) を考慮した (Warnock & Bishop, 1998; Williams et al., 2007). バイオフィームの寄与の過大評価を避けるため、体重増加を100%脂肪蓄積によるものと仮定し、体重増加に必要な熱量を16 kJ/日と算出した.

つぎに、この熱量モデルをもちいて、バイオフィームの最大寄与を見積もるとともに、体重とTOC (バイオフィーム密度) の二つの説明変数に関する感度解析を実施した. 最大寄与を推定するため、(1) 観測結果 (後述) と既往文献にもとづき (Gillings et al., 2007), 最大つつき速度を240回/分、(2) 最大採餌可能時間を24時間、そして(3) 脂肪蓄積がゼロ、の三つを仮定した. また、バイオフィームの含水率ならびに熱量密度について、以下の観測された関係式をもちいてバイオフィームのTOCから推定した.

$$\text{含水率 (\%)} = 40.2 \times \text{TOC (\%)}^{0.2417}$$

$$(r^2 = 0.913, n = 10)$$

$$\text{熱量密度 (J/g 乾重)} = 392.31 \times \text{TOC (\%)}$$

$$(r^2 = 0.998, n = 19)$$

(8) 採餌器官の形態解析

宮城県亘理町に位置する鳥の海干潟 (38°18'N, 140°54.9'E) において、かすみ網をもちいて30種129個体のシギ・チドリ類を一時捕獲した (図5-8, 表5-2). 舌の形態をズームレンズ (EF-S18-55 mm f3.5-5.6 USM, Canon 製) を接続したデジタルカメラ (Kiss Digital N,

Canon 製) をもちいて写真撮影した (図 5-9)。取得した写真画像を解析し、舌先の棘毛の有無、棘毛長さ、舌先幅を計測した。舌先の棘毛形状を、半円 (舌先部) が欠けた半楕円と見立て、棘毛面積 (A) を次式により推定した (Kuwaie et al., 2012)。

$$A = \pi RL/2$$

ここに、 R は舌先幅の半分 (舌先の半径)、 L は棘毛長さである。

盤洲干潟で採取したトウネンの落鳥個体をもちいて、走査型電子顕微鏡撮影により舌の詳細な形態構造を観察した。冷凍保存しておいた個体標本を解凍後、2% グルタルアルデヒド/0.1M リン酸緩衝液にて固定し、さらに 4°C の条件下で 2% の OsO_4 /0.1M リン酸緩衝液にて 2 時間追固定した。つぎに、標本を 0.1M リン酸緩衝液で洗い流し、エタノールで脱水した。その後、イソアミルアセテートで置換し、臨界点乾燥後、オスミウム・プラズマコーティング機 (OPC80N, Filgen 製) をもちいて標本を昇華させた OsO_4 層で被覆し、走査型電子顕微鏡 (JEM-6320F, JEOL 製) をもちいて写真撮影した。

(9) 形態の系統解析

進化の過程における舌の形態の系統的な偏りと、舌の形態と体サイズとの関係性について検討した。近縁な種ほど形態は類似するため、ある形態を比較する場合、個々の種を「独立」として扱うには問題がある。したがって、種間の近縁関係 (系統) の影響を考慮する必要がある。ここでは、系統一般化最小自乗法 (phylogenetic generalized least squares method, Freckleton et al., 2002) をもちいることにより、データを系統補正した。この系統一般化最小自乗法では、最尤法によってデータや系統を最も適切な系統分岐長に変換し、パラメータ λ をもちいて表現する。 λ は 0 (形質が系統的に独立) から 1 (形質が系統樹に沿って進化) までの値をとり、舌形態の系統依存度を表現するとともに、体サイズとの関係性の解析において系統の影響を補正する。

はじめに、舌の棘毛長と棘毛面積の系統依存度について調べるため、 λ の値を算出した。対数尤度比をもちいて、 λ 値が有意に 0 もしくは 1 と違う値かどうかを検定した。つぎに、舌の棘毛長もしくは棘毛面積の平均値を従属変数、各鳥類種の平均体重を説明変数とし、系統一般化最小自乗法をもちいて回帰分析を実行した。系統依存度を調べるために最尤法をもちいて算出された λ 値は、回帰分析の λ 値とは異なることがあるため、毎回 λ 値を別々に算出して系統補正した。本研究では、線形の統計モデ

ル構造を採用した。その理由は、二次式よりも一次式のほうが補正赤池情報量基準 (AICc) の値が小さく、モデルの予測が良かったためである。以上の統計解析には、シギ・チドリ類における超系統樹 (Thomas et al., 2004) と、統計解析ソフトウェア R の解析パッケージ「caper」(R Development Core Team, 2011) をもちいた。

5.3 結果と考察 I—採餌行動と舌の形態

シギ類の採餌様式を観察すると、疎に分布するゴカイ類などの底生無脊椎動物を探索するときには、視覚を頼りにして歩き回る行動がみられた。しかし、バイオフィルムを採餌していると思われるときには、さほど歩き回らずとどまっていた。これは、干潟堆積物の表面上にある程度の広がりを持って密に分布しているバイオフィルムを狙う場合、歩き回りながらバイオフィルムのありかを探索する必要がないためであろう。

シギ類の一連の採餌様式は、以下に示すように、バイオフィルム採餌に機能的に適合した舌先と嘴をもちいた 0.3 秒程度で完了する非常に高速な行動であり、撮影した動画をスロー再生しないと確認できないほどの速さであった (図 5-10)。撮影した動画を解析すると、1 分間に 53 ~ 154 回の一連の採餌行動が確認された (表 5-3)。まず、嘴の先を 3 mm ほど開き、舌を使って表面の堆積物を絡めとっていた。その際、舌先を嘴よりさらに伸ばしていることもあった。つぎに、嘴の先を 1 mm くらいまで閉じた後かすかに開閉を繰り返すことにより、上下の嘴の間に挟まれた採取物を前後させていた。この嘴の動きにより、餌となる採取物中のバイオフィルムを不要物である鉱物粒子から選別しているようであった。実際、選別後の不要な鉱物粒子が、嘴の基部に団子状に付着している個体も観察された (図 5-10)。このような採餌様式は、ハシビロガモ (*Anas clypeata*) など濾過食のカモ類のそれと類似しているものの (Zweers et al., 1997)、シギ類ではこれまで知られていなかった様式である。

鳥類を一時捕獲して舌の形態を写真撮影し、さらに落鳥個体について走査型電子顕微鏡をもちいて観察した結果、シャクシギ類、オオソリハシシギ類、タシギ類、タマシギ類を除いたシギ・チドリ類には、舌の先端に濃密な棘毛がみられた (図 5-11, 表 5-2)。

以上のように、小型シギ類は、独特な採餌様式によりバイオフィルムを利用して採餌していた。この採餌様式は、表層堆積物からの効率的なエネルギーと栄養物質の抽出に適合していると考えられる (Elnor et al., 2005)。草や種子などを採餌する草食の鳥類は、舌を自由に口腔外に出す

表5-2 様々なシギ・チドリ類における舌先の棘毛の有無

種	学名	体重 (g) ¹	棘毛あり の個体数	調査 個体数	調査日と場所 ²	
オバシギ類 (Sandpipers)						
ヒバリシギ (Long-toed Stint)	<i>Calidris subminuta</i>	24	6	6	2010年8月	A
オジロトウネン (Temminck's Stint)	<i>C. temminckii</i>	24	1	1	2010年8月	A
トウネン (Red-necked Stint)	<i>C. ruficollis</i>	26	19	19	2009/2010年8月	A
			3	3	2002/2003年8月	B
ヒメハマシギ (Western Sandpiper)	<i>C. mauri</i>	27	5	5	1992年5月	C
			1	1	2000年5月	D
ミュビシギ (Sanderling)	<i>C. alba</i>	54	2	2	2010年8月	A
ハマシギ (Dunlin)	<i>C. alpina</i>	58	10	10	2010年8/10月	A
			5	5	1992年5月	C
			1	1	2000年5月	D
ウズラシギ (Sharp-tailed Sandpiper)	<i>C. acuminata</i>	67	4	4	2010年8月10月	A
コオバシギ (Red Knot)	<i>C. canutus</i>	120	1	1	2010年9月	A
オバシギ (Great Knot)	<i>C. tenuirostris</i>	155	4	4	2010年8月	A
キリアイ (Broad-billed Sandpiper)	<i>Limicola falcinellus</i>	37	2	2	2010年8月	A
エリマキシギ (Ruff)	<i>Philomachus pugnax</i>	180	1	1	2009年9月	A
キョウジョシギ (Ruddy Turnstone)	<i>Arenaria interpres</i>	108	7	7	2010年9-10月	A
クサシギ類 (Shanks)						
タカブシギ (Wood Sandpiper)	<i>Tringa glareola</i>	61	1	1	2010年9月	A
コアオアシシギ (Marsh Sandpiper)	<i>T. stagnatilis</i>	74	2	2	2010年8/9月	A
クサシギ (Green Sandpiper)	<i>T. ochropus</i>	80	1	1	2010年8月	A
アオアシシギ (Common Greenshank)	<i>T. nebularia</i>	180	2	5	2009/2010年8~10月	A
キアシシギ (Grey-tailed Tattler)	<i>T. brevipes</i>	108	5	5	2010年8/10月	A
イソシギ (Common Sandpiper)	<i>Actitis hypoleucos</i>	48	10	10	2009/2010年8月	A
ソリハシシギ (Terek Sandpiper)	<i>Xenus cinereus</i>	73	14	14	2009/2010年8月	A
タシギ類, オオソリハシシギ類, シャクシギ類, タマシギ類 (Snipes, Godwits, Curlews, and Painted-snipes)						
タシギ (Common Snipe)	<i>Gallinago gallinago</i>	100	0	1	2010年10月	A
オオジシギ (Latham's Snipe)	<i>G. hardwickii</i>	186	0	3	2010年8~9月	A
オオソリハシシギ (Black-tailed Godwit)	<i>Limosa limosa</i>	291	0	2	2010年8月	A
オグロシギ (Bar-tailed Godwit)	<i>L. lapponica</i>	320	0	1	2010年9月	A
チュウシャクシギ (Whimbrel)	<i>Numenius phaeopus</i>	380	0	1	2010年9月	A
タマシギ (Greater Painted Snipe)	<i>Rostratula benghalensis</i>	145	0	1	2010年8月	A
アジサシ類 (Terns)						
アジサシ (Common Tern)	<i>Sterna hirundo</i>	122	0	1	2010年10月	A
コアジサシ (Little Tern)	<i>S. albifrons</i>	55	0	2	2002年8月	B
チドリ類 (Plovers)						
シロチドリ (Kentish Plover)	<i>Charadrius alexandrinus</i>	41	2	2	2010年9~10月	A
メダイチドリ (Lesser Sand Plover)	<i>C. mongolus</i>	60	3	3	2010年8/10月	A
ダイゼン (Grey Plover)	<i>Pluvialis squatarola</i>	210	2	2	2010年9~10月	A

¹ Paulson (1993), del Hoyo et al. (1996) から引用² A: 鳥の海, B: 盤洲, C: Boundary Bay (Elner et al., 2005), D: Roberts Bank (Elner et al., 2005)

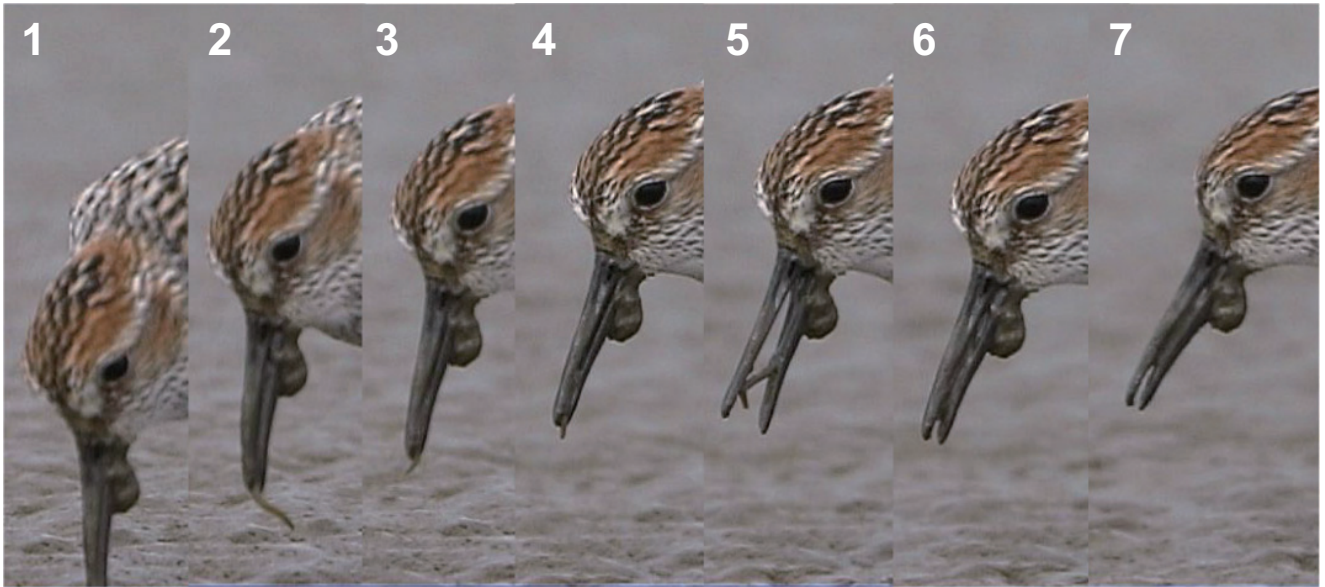


図5-10 望遠ビデオカメラを用いたヒメハマシギ (*Calidris mauri*) によるバイオフィルムの採餌行動のシーケンス画像 (1/30 秒ごとのショット)。上下の嘴をかすかに開閉させ、嘴の間にある堆積物からバイオフィルムをよりわける動作 (6と7) が数度繰り返される。この舌と嘴による一連の採餌行動により、機械的にバイオフィルムを抽出していると思われる。この写真のケースでは、不要となった堆積物中の鉱物粒子が、嘴の基部に付着しているとみられる様子が観察される。

表5-3 1日に必要な熱量 (Daily Energy Expenditure, DEE) と DEE に対するバイオフィルムの寄与 (平均 ± 標準誤差)。サンプル数は括弧内に示している。

調査地	種 ¹	つき速度 (回/分) (A)	バイオフィルム摂取量 ² (mg 湿重/回) (B)	バイオフィルム含水率 (%) (C)	バイオフィルム熱量 (kJ/g 乾重) (D)	バイオフィルム同化速度 ³ (kJ/分) (E)	利用可能な採餌時間 ⁴ (時間/日) (F)	バイオフィルム同化速度 ⁵ (kJ/日) (G)	1日に必要な熱量 ⁶ (kJ/日) (DEE) (H)	DEE に対するバイオフィルムの寄与率 ⁷ (%) (I)
コムケ湖	RS	114 ± 5 (98)	2.6	72.7 ± 1.3 (10)	2.4 ± 0.0 (10)	0.14 ± 0.01	7.0	60 ± 3	104	58 ± 3
風連湖	RS	79 ± 11 (10)	2.6	71.4 ± 0.5 (10)	5.1 ± 0.1 (15)	0.22 ± 0.03	8.9	119 ± 16	104	114 ± 16
大阪南港	RS	60 ± 5 ⁸ (38)	2.6	54.2 ± 0.3 (10)	0.5 ± 0.0 ⁸ (5)	0.03 ± 0.00 ⁸	15.0	19 ± 2 ⁸	104	19 ± 2 ⁸
Roberts Bank	WS	123 ± 5 (168)	2.6	48.8 ± 0.3 (6)	0.8 ± 0.0 (20)	0.10 ± 0.01	10.1	61 ± 3	106	58 ± 3
Boundary Bay	WS	154 ± 9 (96)	2.6	30.9 ± 0.5 (6)	0.3 ± 0.0 (12)	0.06 ± 0.00	10.8	39 ± 3	106	37 ± 3
Boundary Bay	DL	122 ± 7 (120)	2.3	30.9 ± 0.5 (6)	0.3 ± 0.0 (12)	0.04 ± 0.00	9.4	21 ± 2	147	14 ± 1
盤洲	DL	53 ± 4 (28)	2.3	24.6 ± 0.3 (22)	0.1 ± 0.0 (22)	0.01 ± 0.00	4.2	3 ± 0	147	2 ± 0

*1 RS: トウネン, WS: ヒメハマシギ, DL: ハマシギ. *2 Elner et al. (2005) ならびに舌の棘毛と体重との関係 (図5-21) を用いて算出. *3 $E = A \times B / 1000 \times (100 - C) \times D \times 0.75$ (同化率). *4 干出時間 $\times 0.8$ として算出 (本文参照). *5 $G = E \times F$. *6 体重と基礎代謝速度との関係を用いて算出 (本文参照). *7 $I = G / H$. *8 バイオフィルム密度の低い場所での採取のため、過小評価の可能性あり.

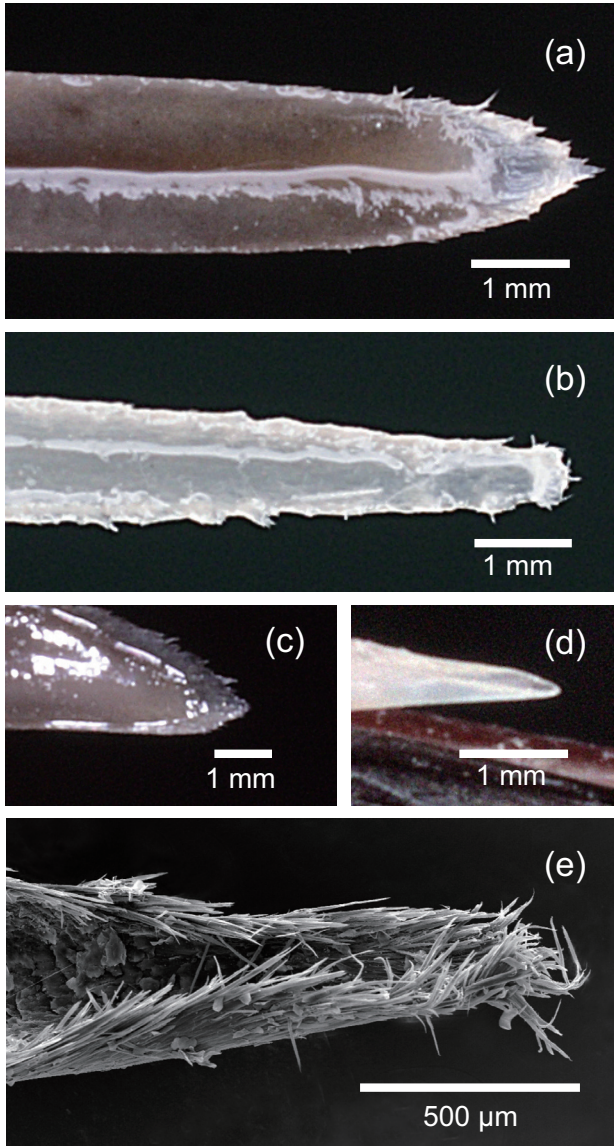


図5-11 (a) オバシギ類 (ウズラシギ *Calidris acuminata*), (b) クサシギ類 (ソリハシギ *Xenus cinereus*), (c) チドリ類 (メダイチドリ *Charadrius mongolus*), (d) シャクシギ類 (チュウシャクシギ *Numenius phaeopus*) における一時捕獲時の舌の接写写真ならびに (e) トウネン (*Calidris ruficollis*) の走査型電子顕微鏡写真。チュウシャクシギだけは舌先の棘毛がないことに注意。

ことが可能で、ブラシもしくは毛管状の突起が存在するといった報告もある (Harrison et al., 1964)。この特徴的な採餌行動から、採餌器官とりわけ舌の形態が、バイオフィルムの採餌に重要な役割を果たしていることが示唆される。また、ビデオ画像から判別可能なサイズの底生無脊椎動物 (>1 mm) の捕捉成功率が、わずか 14 ±

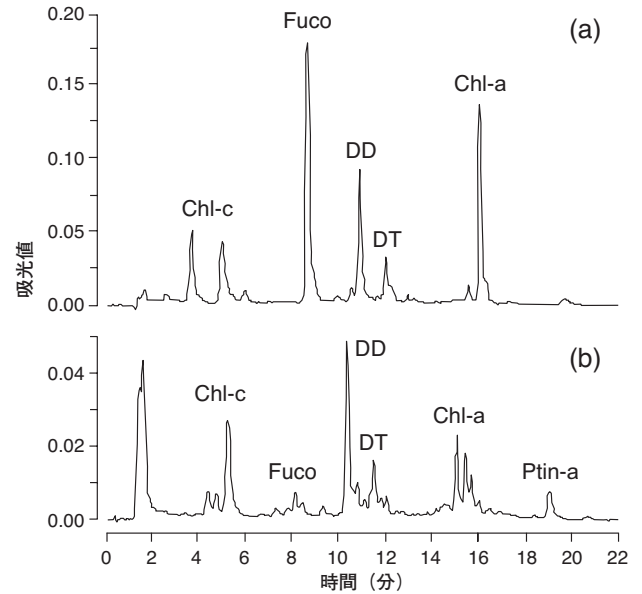


図5-12 干潟堆積物表面のバイオフィルム (a) およびヒメハマシギの胃内容物 (b) に含まれる光合成色素のHPLCクロマトグラム。クロロフィル *a* (Chl-*a*) やクロロフィル *c* (Chl-*c*) のほか、光合成補助色素のフコキサンチン (Fuco)、デアデオキサンチン (DD)、デアトキサンチン (DT) がみられることから、バイオフィルム中の底生微細藻類は珪藻類が主体であることがわかる。また、バイオフィルムと胃内容物には共通の色素がみられていること、そして、胃内容物ではChl-*a*の分解物であるフェオフィチン *a* (Ptin-*a*) が多くみられていることから、ヒメハマシギによるバイオフィルムの摂取や消化を示す証拠の一つと考えられる。

11%にとどまったとの報告とを考慮合わせると (Kuwae et al., 2008)、小型シギ類は底生無脊椎動物の採餌以外に労力のほとんどを割いている。このことも、バイオフィルム食を支持する証拠の一つであると考えられる。

5.4 結果と考察 II - 胃内容物解析

胃内容物は多量の堆積物で占められていた (容積率で $76 \pm 13\%$, $n = 9$)。一方、約 78% のサンプルから多毛類の顎や剛毛といった未消化物も観察された。HPLC をもちいた光合成色素の分析では、堆積物表面のバイオフィルムと全く同じ 23 種類の色素が、胃内容物からも検出された (図5-12)。さらに、堆積物表面と比較して、胃内容物中にはクロロフィル *a* (Chl-*a*) の分解物であるフェオフィチン *a* (Ptin-*a*) がより多くみられている。これは、ヒメハマシギがバイオフィルムを消化している証拠の一つと考えられる。既往研究からも、様々な小型シギ類の胃内容物から多量の堆積物が観察されている (Reeder,

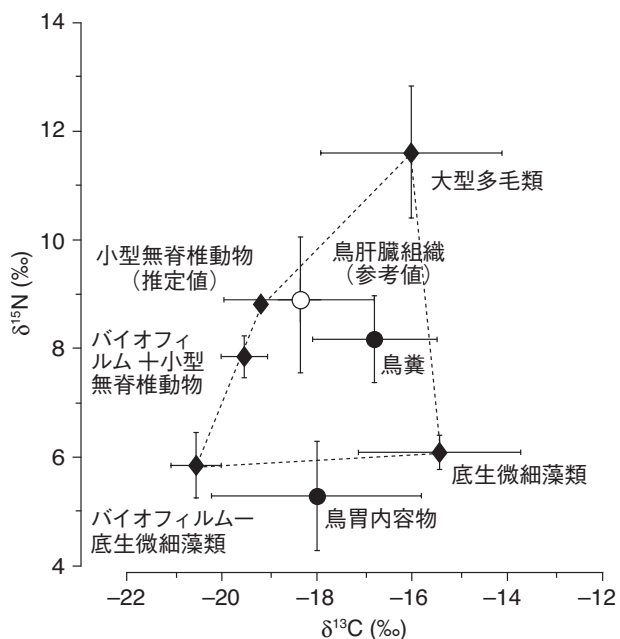


図5-13 ヒメハマシギの糞および胃内容物(●)と食物源(◆)の炭素窒素安定同位体比(Kuwaie et al., 2008を改変)。エラーバーは標準偏差を示す。肝臓組織の同位体比(○)は、同位体分別の影響を除去した値を示している(Minagawa & Wada, 1984)。肝臓組織の同位体比は、前の中継地もしくは越冬地の食物を反映したものと考えられるため、参考値にすぎないことに注意(本文参照)。

1951; Mathot et al., 2010)。これらは、シギ類におけるバイオフィーム食の普遍性を示唆していると考えられる。

さらに、前述の(1)速い採餌試行速度に加え、(2)胃の体積が1 ml以下と小さいこと(Kuwaie et al., 2008)、そして、(3)排泄速度が0.50回/分(Kuwaie et al., 2008)と他のシギ・チドリ類(0.05~0.5回/分)(Gonzalez et al., 1996; Zharikov & Skilleter, 2002)と比較し速いことから、小型シギ類が微小物食(microphagy)であり、採餌物が消化器官を速い速度で通り過ぎることを示唆している。

5.5 結果と考察 III - 安定同位体比からみたバイオフィームへの依存度

はじめに、鳥類のサンプル部位と炭素窒素安定同位体比の値との関係を検討する。例として、Roberts Bank干潟の春の渡り時期におけるヒメハマシギの糞と胃内容物の炭素窒素安定同位体比データを図5-13にプロットした。胃内容物の窒素同位体比がバイオフィームを構成している二つの要素の近くにプロットされていることから、摂取物はバイオフィームが主体であることが示唆される。また、糞の窒素同位体比が胃内容物の窒素同位体比より高い値を示しているのは、糞中に含まれるバイオフィームより相対的に消化率の低い、大型多毛類の未消化部分(たとえば顎など)の存在により、実際の摂取物よりも過大に反映され、大型多毛類の値の方へシフトしているためであると考えられる(Kuwaie et al., 2008)。なお、図5-13中に○印で示したシギ類の肝臓組織の同位体比(桑江, 2008)は、中継地における滞在時間(約2~3日)(Ydenberg et al., 2004)ならびに鳥類にお

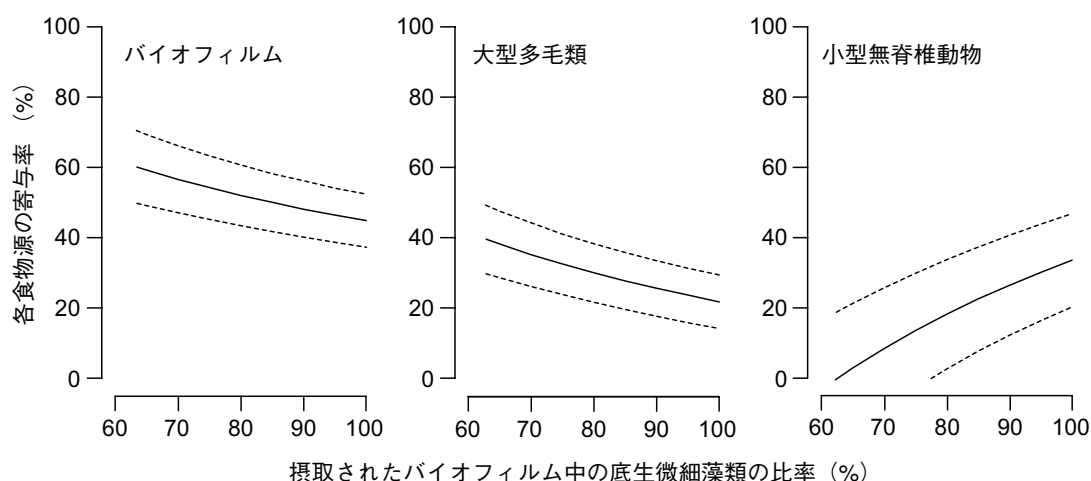


図5-14 食物源混合モデルによって算出されたヒメハマシギの各食物源の寄与率の一例(Kuwaie et al., 2008)。実線は平均値、点線は95%信頼区間を示す。バイオフィーム中の底生微細藻類の比率が0~60%の範囲では、小型無脊椎動物の寄与率が<0%になってしまうので示していない。

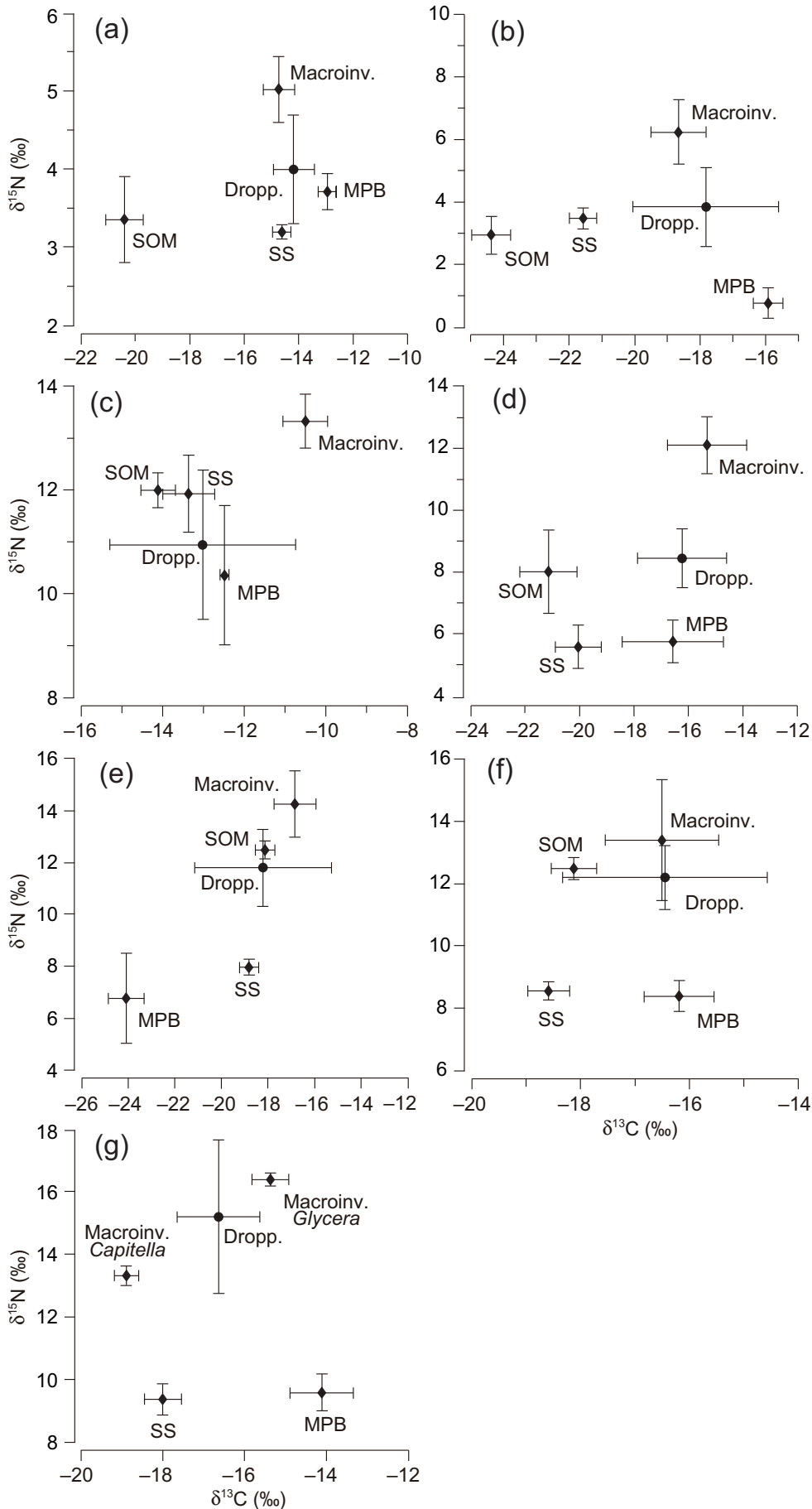


図 5-15 シギ類の糞 (Dropp.), 底生微細藻類 (MPB), 表層堆積物 (SS), 篩上に残った表層堆積物中の潜在的な食物源となりうる有機物の混合物 (SOM), そして底生無脊椎動物 (Macroinv.) の炭素窒素同位体比 (平均 ± 標準偏差). (a) コムケ湖, (b) 風蓮湖, (c) 大阪南港野鳥園, (d) Robert Bank, (e) 冬季における Boundary Bay, (f) 春季における Boundary Bay, (g) 盤洲. バイオフィームは MPB と SS から構成される. 各々のサンプル数は表 5-1 を参照.

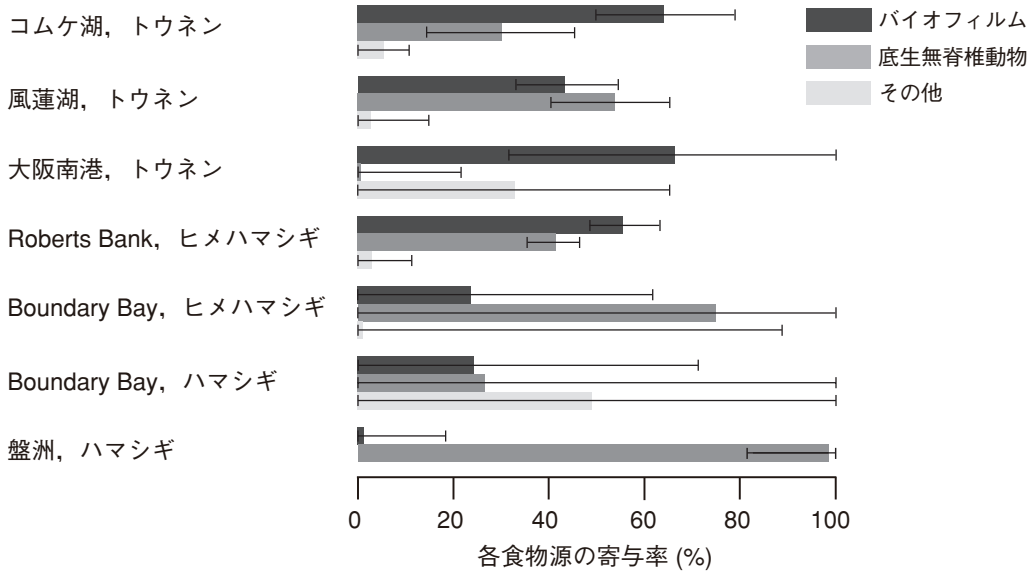


図 5-16 全食物源に占める各食物源の寄与率。エラーバーは 95% 信頼区間を示す。

る肝臓組織の半更新時間 (Fry, 2006) を考慮すると、前の中継地もしくは越冬地での摂取物の同位体比を強く反映していると考えられる。したがって、ここでは参考値にすぎないことに注意が必要である。

安定同位体比の結果をもちいた食物源混合モデルにより、ヒメハマシギの全食物源に対するバイオフィームへの依存度を解析した (図 5-14)。すると、バイオフィーム中の底生微細藻類の比率が 0 ~ 60% のとき小型無脊椎動物の寄与率が <0% になってしまい、モデルが不成立となった。したがって、ヒメハマシギが干潟表面のバイオフィーム中から摂取する底生微細藻類の比率は 60% 以上であると推定された。干潟表面に実際に存在するバイオフィーム中の底生微細藻類の比率は、炭素ベースで $7 \pm 2\%$ ($n = 10$)、窒素ベースで $11 \pm 4\%$ ($n = 10$) であったことを考え合わせると、ヒメハマシギはバイオフィーム中の底生微細藻類を選択的に摂取することが示唆された。このような底生微細藻類の選択摂取はエビ類においても報告されている (Abreu et al., 2007)。

つぎに、コオバシギ属の 3 種 (トウネン, ハマシギ, ヒメハマシギ) の全食物源に占めるバイオフィームへの依存度について、詳細に検討する。環太平洋に位置する六つの泥質および砂質干潟における、春と秋の渡りの時期ならびに越冬期の安定同位体比の結果を図 5-15 に示す。この安定同位体比の結果をもちいて食物源混合モデルにより推定された、全食物源に占めるバイオフィームの寄与率は、事例ごとに異なっていた (図 5-16)。

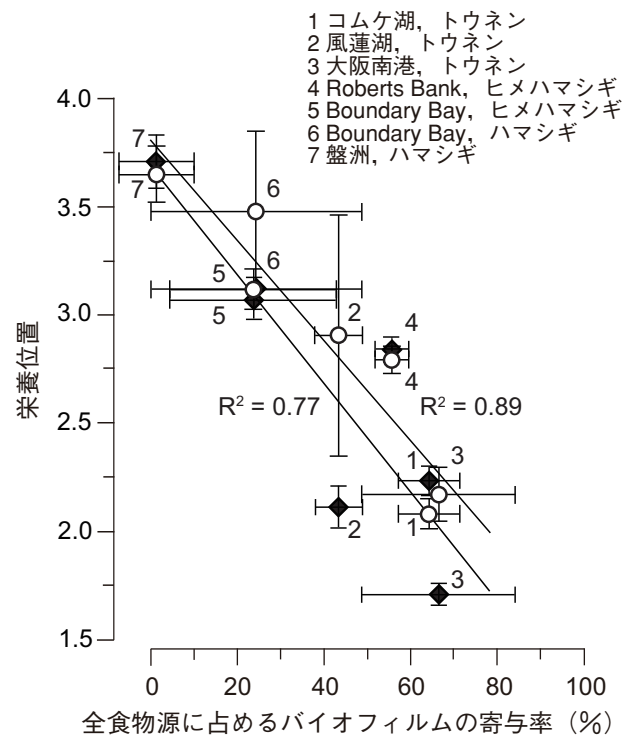


図 5-17 シギ類の栄養位置と全食物源に占めるバイオフィームの寄与率との関係。基底：底生微細藻類 (○), 表層堆積物中有機物 (◆)。エラーバーは標準誤差を示す。

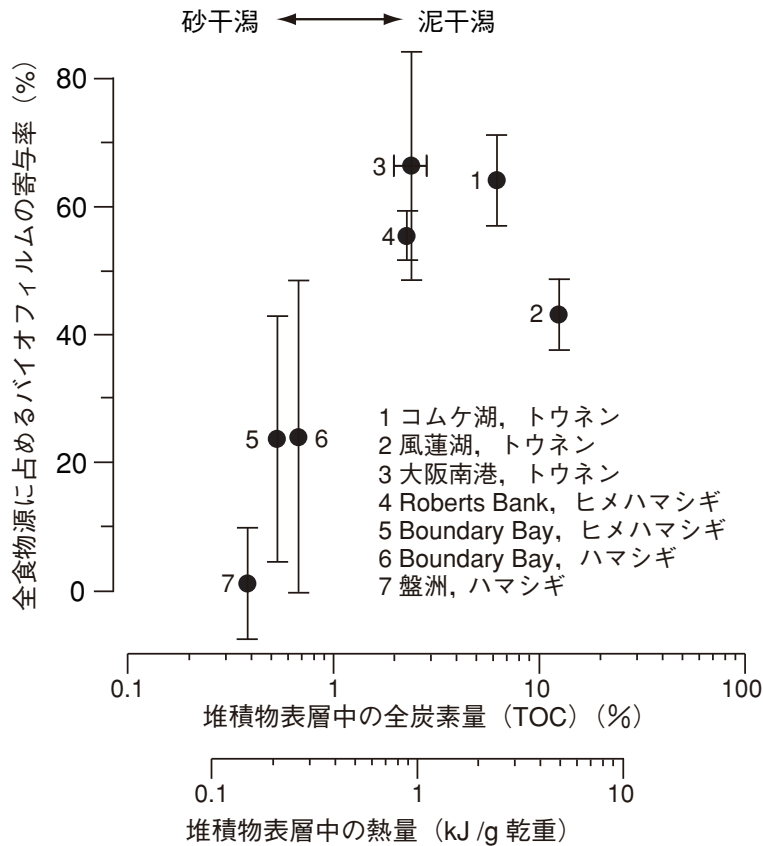


図5-18 全食物源に対するバイオフィルムの寄与率と表層堆積物中の全有機物量(TOC)や熱量との関係。エラーバーは標準誤差を示す。水平方向のエラーバーはTOC。

たとえば、秋の渡りの中継地としてコムケ湖に訪れたトウネンでは、バイオフィルムの寄与率は50～78% (95%信頼区間)であり、盤洲干潟へ越冬に訪れたハマシギにおけるバイオフィルムの寄与率は0～18%であった。後者における低いバイオフィルムへの依存度は、前章における採餌行動の観察結果と一致している (Kuwaie et al., 2010)。

また、予想されたとおり、シギの栄養位置*は、全食物源に対するバイオフィルムへの依存度が高まるにつれて低下した (図5-17)。これは、基底 (栄養段階が1) を底生微細藻類とした場合と表層堆積物とした場合の両ケースとも同様であった (底生微細藻類: Spearman's rank correlation, $S = 108$, $r^2 = 0.89$, $P = 0.007$, $n = 7$; 表層堆積物: $S = 104$, $r^2 = 0.77$, $P = 0.024$, $n = 7$)。

ここで、全炭素 (TOC) 量もしくは熱量密度をバイオフィルム密度の近似値とみなし、さらに、堆積物粒径とTOCの関係 (Sakamaki & Nishimura, 2007) にもとづいて調査地を泥質干潟 (TOC >1%) と砂質干潟 (TOC <1%) の二つに区分した場合、バイオフィルム密度の高

い泥質干潟におけるシギ類のバイオフィルムへの依存度は、砂質干潟よりも有意に高かった (図5-18, One-way ANOVA: $df = 3.8$, $F = 19.89$, $P = 0.01252$)。

5.6 結果と考察 IV - 熱量からみたバイオフィルムへの依存度

バイオフィルムへの依存度を決定する要因をさらに深く検討するため、熱量モデルを構築してコオバシギ属3種の熱量収支を推定した (表5-3)。その結果、バイオフィルム密度が高い場所においてバイオフィルムの寄与率が高い結果となり、安定同位体比の結果から導き出された結果 (図5-18) と一致した。さらに、バイオフィルムへの依存度が体サイズやバイオフィルム密度によってどの程度変化するかを検討するため、上記でもちいた熱量モデルをもちいて感度解析を実施した (図5-19)。はじめに、観測結果にもとづき (表5-3)、つつき速度を120回/分、採餌可能時間を12時間と、通常よく観察される採餌行動を仮定すると、体重30g (ヒメハマシギ程度の体サイズ) の小型シギは、TOCが2% (泥質干潟の

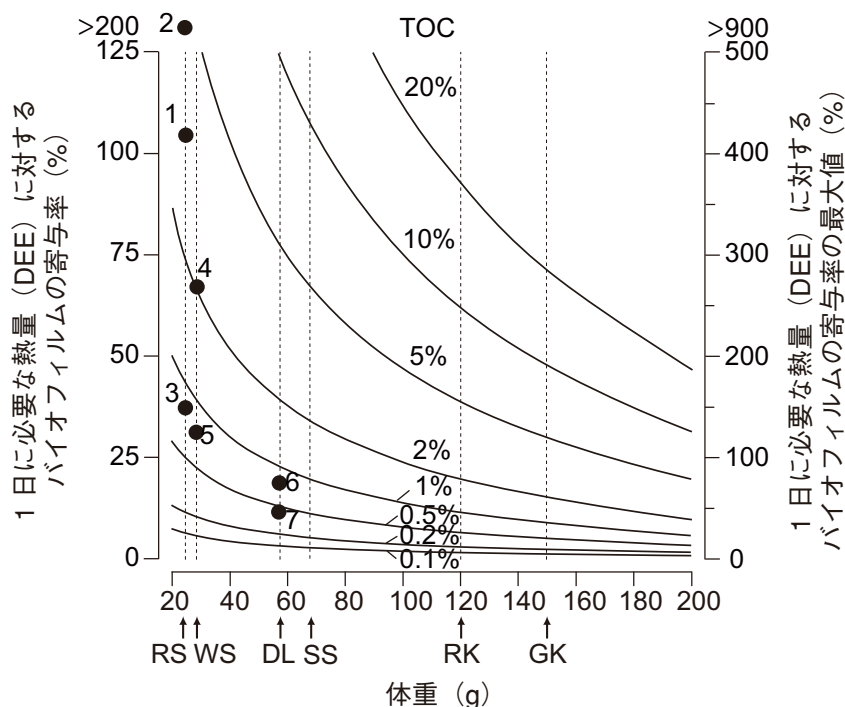


図5-19 必要熱量に対するバイオフィルムの寄与度の熱量モデル推定結果。観測にもとづいたケース（左軸）と予想最大ケース（右軸）。●は実測値をもとに算出された値。RS：トウネン *Calidris ruficollis*, WS：ヒメハマシギ *C. mauri*, DL：ハマシギ *C. alpina*, SS：ウズラシギ *C. acuminata*, RK：コオバシギ *C. canutus*, GK：オバシギ *C. tenuirostris*。

平均的な値、図5-18)のとき、一日に必要な熱量の60%以上をバイオフィルムから賄うことが可能であると推定された。一方、体重120g(コオバシギ程度の体サイズ)の中型シギは、同条件で20%以下しかバイオフィルムから賄うことができないと推定された。以上のことは、通常の採餌においては、バイオフィルムの寄与率が50%以上(すなわち主食)となり得るのは、体重が30g以下の小型シギが、バイオフィルムが高密度となる泥質干潟で採餌する場合に限られることを示唆している。この推定では、バイオフィルムの寄与度の過大評価を避けるため、鳥類が夜間採餌をしないと仮定した。しかし、夜間採餌の報告例も実際にはある(Warnock & Takekawa, 1996)。したがって、もし夜間採餌をしているならば、より多くの必要熱量をバイオフィルムから賄うことができることになる。

つぎに、観測結果と既往文献にもとづき(表5-2, Gillings et al., 2007), つつき速度の最高値として240回/分、採餌可能時間の最大値として24時間、中継地における脂肪蓄積はゼロと仮定して、バイオフィルムの最大寄与率を推定してみた。その結果、1日の必要熱量の

50%以上を賄うためには、バイオフィルム密度(TOC)が0.5%以下の砂質干潟の場合、シギの体重が50g以下(ハマシギ程度の体サイズ)の必要があると推定された。もし、シギの体重が120gの場合は、TOCが1%(砂質干潟の上限, Sakamaki & Nishimura, 2007)以下だと、最大寄与率でも1日の必要熱量の50%以上を賄うことはできないと推定された。これは、多量の熱量が必要な中型・大型のオバシギ属のシギは、バイオフィルム密度の低い砂質干潟において、主食となりえるほどの熱量を獲得することが不可能であることを示している。

5.7 結果と考察Vーバイオフィルムへの依存度を決定づける要因

これまで述べたとおり、安定同位体比と熱量収支の二つの独立したアプローチから、バイオフィルムの依存度について同様の結果を得ることに成功した。このことは、本研究結果の妥当性を示す証拠の一つであると考えられる。

シギ類のバイオフィルムへの依存度は時空間的に異なり、環境条件や鳥類の形質に影響を受けていることが判

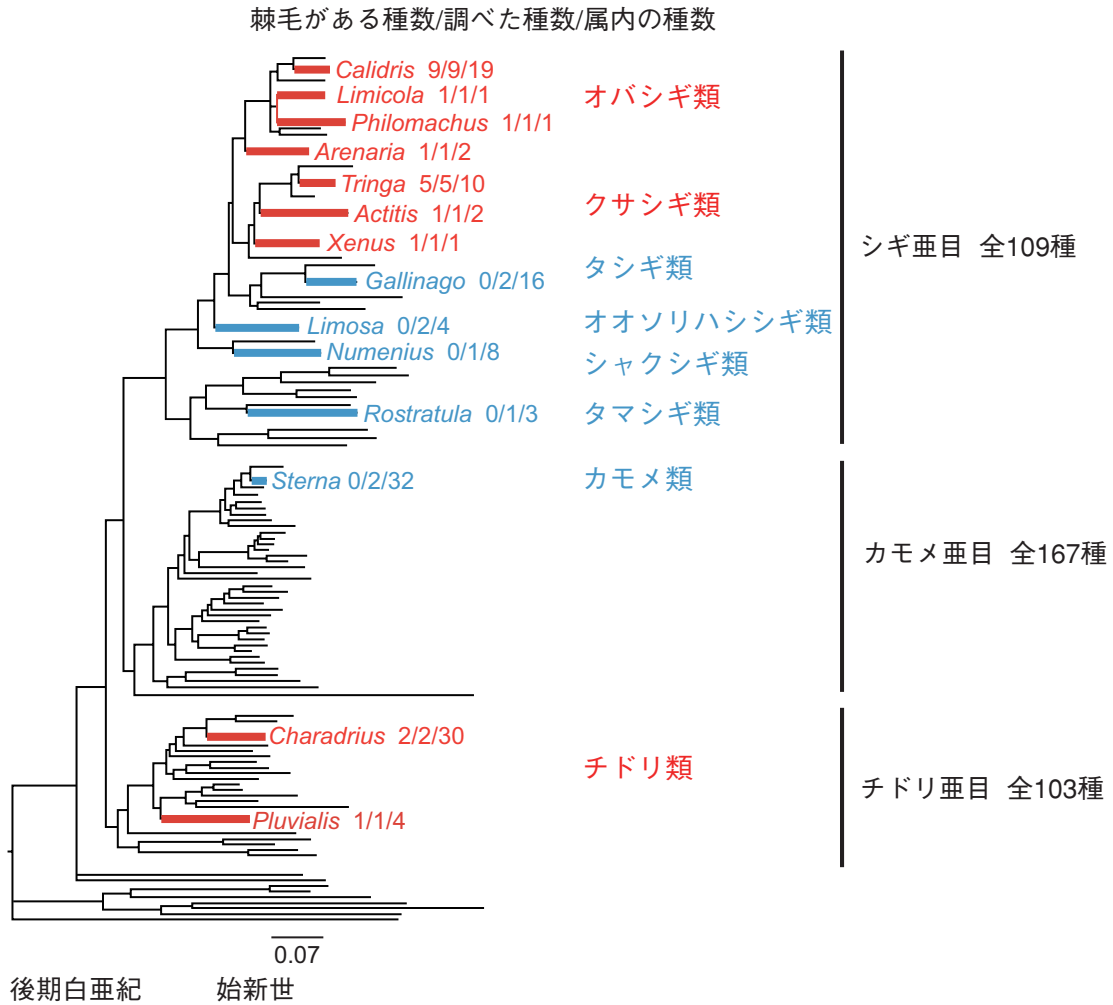


図 5-20 様々なチドリ目 (Charadriiformes) における舌先の棘毛の有 (赤色)・無 (青色) の系統関係. 亜目, 科グループ, 属における種数は Wetlands International (2006) より引用. 系統樹は Baker et al. (2007) より引用.

明した. すなわち, バイオフィーム密度の高い干潟ではバイオフィームへの依存度が高かった. この結果は既往の行動学的な証拠と一致している (Kuwaie et al., 2008, 2010). さらに, バイオフィームの寄与度は, 鳥類の体サイズが小型になるほど高まること熱量モデルから予測された. したがって, 体サイズの小さな鳥類がバイオフィーム密度の高い干潟で採餌する場合には, バイオフィームへの依存度が高まり, 場合によっては単食性*となることも予想される. しかし, が, 実際にはバイオフィームへの依存度は約 70% をピークとして頭打ちとなった (図 5-18). これは, バイオフィームは主食となり得るものの, 単食とはならないことを示している. つまり, シギは餌を適応的にスイッチすることを示している. この理由としては, (1) 潮の満ち干などの環境条件の変化による, 餌の利用可能性や採餌上の制約の変化に

対応した, 採餌場所 (パッチ) や採餌様式の変化, すなわち適応的な採餌行動の帰結 (Stephens & Krebs, 1986; Stephens et al., 2007; Kuwaie et al., 2010), (2) 栄養バランスや制限 (Raubenheimer & Simpson, 1997), (3) 餌の嗜好性 (Parsons et al., 1994) などが考えられる. 栄養バランスや嗜好性については, いまだ知見はほとんどなく, さらなる研究の進展が待たれるところである.

5.8 結果と考察 V-舌の形態の系統解析によるバイオフィーム食の普遍性検証

ここでは, 「舌先の棘毛がバイオフィーム採餌に重要な機能的役割を担っている」という先述の議論にもとづき, バイオフィームがどの程度シギ・チドリ類において広範に利用されているかについて, 形態の系統解析から検討する.

表5-4 系統一般化最小自乗法による(a)舌形態の系統依存度と(b)舌形態と体重との関係。λは0(形質が系統的に独立)から1(形質が系統樹に沿って進化)までの値をとる。

(a)

変数	λの最尤推定値	対数尤度の最大値	対数尤度 (λ = 0)	P	対数尤度 (λ = 1)	P
舌尖棘毛長	0.88	-0.23	-6.06	0.00063	-1.62	0.09491
舌尖棘毛面積	0.79	32.72	28.43	0.00340	29.00	0.00636

(b)

モデル：舌尖棘毛長 ~ 体重 λ = 0.74, AICc = -3.79, F = 12.2080, P = 0.00172

変数	推定値	標準誤差	t 値	P
(切片)	0.5242	0.1398	3.750	0.00090
体重	-0.0017	0.0005	-3.494	0.00172

モデル：舌尖棘毛面積 ~ 体重 λ = 0.66, AICc = -61.08, F = 5.4380, P = 0.0025

変数	推定値	標準誤差	t 値	P
(切片)	0.1345	0.0439	3.068	0.00499
体重	-0.0004	0.0002	-2.332	0.02772

棘毛の形態観察の結果(表5-2)をチドリ目(Charadriiformes)の系統樹(Baker et al., 2007)に重ね合わせてみると(図5-20), 舌尖の棘毛は, シギ科(Scolopacidae)とチドリ科(Charadriidae)に存在し, 多系統(複数の系統にまたがっている)であることが判明した。さらに, 系統モデル解析の結果, 棘毛の発達(棘毛面積)は, 系統的に沿って進化していることを示すλ = 1の対数尤度とは有意に異なり(P = 0.00636), 系統によって偏っていた(表5-4(a))。このことから, バイオフィームへの依存度も, 系統によって偏っていることが示唆される。

さらに, 系統の影響を除外して棘毛と体サイズとの関係を解析した結果, 棘毛の発達程度は体サイズと逆比例していた(表5-4(b), 図5-21)。すなわち, 相対成長と逆の関係になっていた。体サイズの小さい種ほど舌の棘毛が発達していることを示すこの結果は, 小型種ほどバイオフィームを食物源として利用するのに適合した採餌器官の形態を有していることを示唆している。

さらに, 棘毛がオバシギ類(sandpipers), クサシギ類(shanks), そしてチドリ類(plovers)だけに偏って

存在していた結果をより詳細に検討すると, これらのグループは, 主要な採餌様式が「つつき採餌(pecking)」という共通の特徴を持つ。一方, 棘毛を有していない他のグループでは, つつき採餌は主たる採餌様式ではない(Colwell, 2010)。さらに, 棘毛を持つグループは, 他のグループよりも種数が多く存在し(図5-20), 種多様性の高いグループである。このような「姉妹群比較法」から得られた二つの事実をふまえると, 棘毛の進化は, 新たなニッチ空間*の開拓による適応(Mitter et al., 1988; Schluter, 2000)と絶滅の低減(Owens, 1999)の帰結であるとの仮説が提示できる。ただし, 棘毛の機能的な役割が, バイオフィームを絡め取るだけであるとは断言できない(McLelland, 1979)。たとえば, 捕捉した餌を保持するためのフックの役割や, 堆積物粒子をより分け, 排除するための役割も, 棘毛は果たしているのかもしれない。

本研究では, オバシギ類におけるバイオフィーム食についてのみ実証した。オバシギ類に属するヒレアシトウネン(*Calidris pusilla*)においても, バイオフィーム食であることが, 別の研究グループによって最近示された

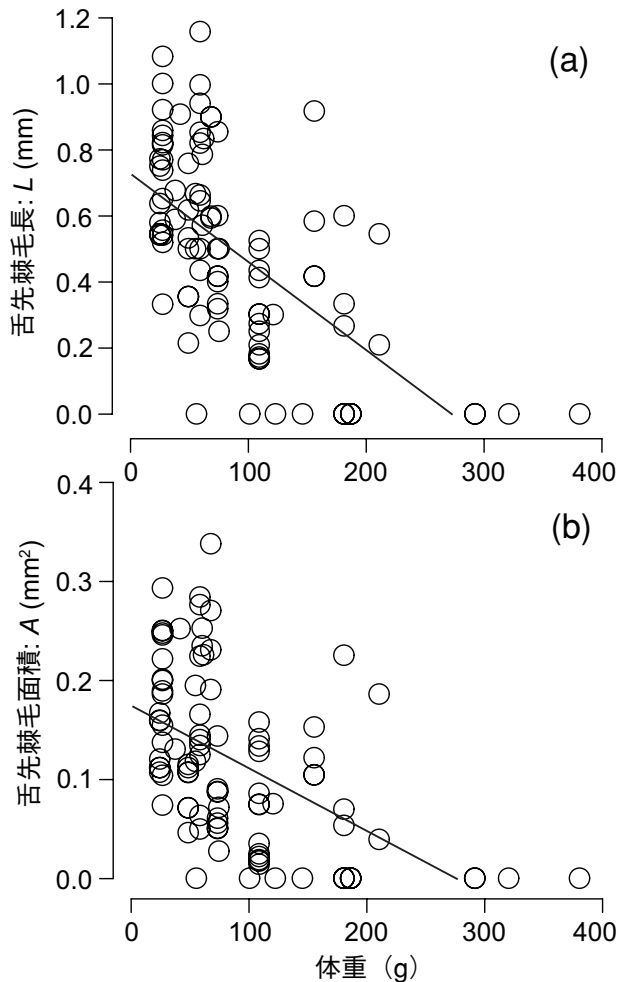


図5-21 舌先棘毛長と各鳥類種の平均体重との関係 (a) ならびに舌先棘毛面積と各鳥類種の平均体重との関係 (b). 予測式と統計量は表5-4を参照。

(Quinn & Hamilton, 2012). 棘毛が、オバシギ類以外のクサシギ類やチドリ類にも偏在している結果を考慮すると、これら二つのグループについても、今後バイオフィルムを食物源としているかどうか実証する必要がある。特に、チドリ類については、前章で述べたように、通常、視覚に依存し餌生物を狙い撃ちする採餌様式であるため (Kuwaie, 2007; Colwell, 2010)、採餌試行速度はオバシギ類のように速くない。したがって、チドリ類がある程度の熱量をバイオフィルムから賄うとすると、そのような狙い撃ち型の採餌様式から、つき速度の速い採餌様式へ変化させることが条件になると予想される。

5.9 シギ・チドリ類の進化に関する新たな概念モデルの提案

シギ科 (Scolopacidae) の鳥類は、管状の細い嘴を持つ。この機能的な採餌器官の形態については、堆積物や土壌の深い場所に生息する内在性の無脊椎動物を採餌するのに適応した結果であると、進化的な文脈からはこれまで説明がなされてきた (Colwell, 2010)。しかしながら、本研究によって新たに示されたように、バイオフィルムが小型シギ類の主食となりえる知見は、その機能形態的な適応の点からは、これまでの仮説に反するものとなる。

そこで、バイオフィルム食を進化的な観点から合理的に説明するため、ここに、新たな概念モデルを提案する (図5-22)。すなわち、舌先の棘毛が体サイズ依存 (体が小さい鳥類種ほど棘毛が発達) である結果 (図5-21) ならびに、オバシギ類 (sandpipers) の系統には棘毛がもれなく存在し、種数も多く含まれていた系統解析の結果 (図5-20) をふまえると、「シギ・チドリ類の進化において、採餌にかかる適応放散*の結果としての多様化が、体サイズが引き金となって起きた」という、新たな概念モデルである。チドリ目 (Charadriiformes) は共通の祖先を持ち、いくつかの採餌に関連する形質 (たとえば舌先の棘毛、大きな目、長い嘴など) をかつては共有していたはずである。その後、適応放散が進むなかで、同所に生息する種は、餌をめぐる競争の中で、採餌関連形質とともに多様化していったと考えられる。そのような形質のなかでも、体サイズそのものや、体サイズに関連したつき速度、採餌器官、そして消化器官は、シギ・チドリ類の採餌様式における多様化の鍵となり、餌資源分割 (食い分け, resource partitioning) といったニッチ分化*につながっていったのかもしれない。この概念モデルは体サイズをベースとしているため、系統グループという階層に限定されず、たとえば種や性別といった様々な階層を超越して広く通用するかもしれない (Carnicer et al., 2009)。

これまでの進化系統学の研究では、シギ類はチドリ目の祖先から種分化し、堆積物や土壌の深い場所に生息する内在性の大型の餌を利用するのに適応し、チドリ類は表層の餌を利用するのに適応したと考えられてきた (van Tuinen et al., 2004)。しかし、本研究結果からは、シギ類をひとくくりにした、これまでの食性の説明論理は破綻していることがわかる。むしろ、シギ類を体サイズによって区分し、「小型のシギ類は、消化器官が小さい制約から (van Gils et al., 2003)、大きくて硬い餌を諦め、バイオフィルムのような小さくて柔らかい餌を主食とするように進化した」と考えるほうが合理的である。このこ

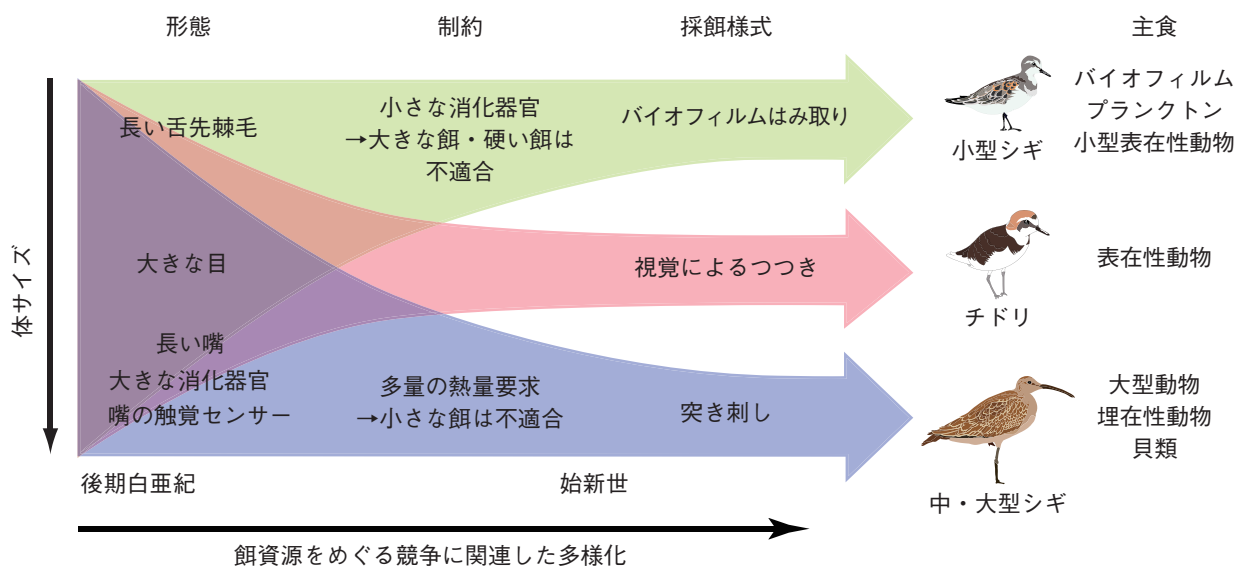


図 5-22 近縁種のグループは共通の祖先を持ち、いくつかの形質をかつて共有していた。しかし、適応放散が進む間に、同所に生息する種は餌をめぐる競争のなかで採餌関連形質とともに多様化していった。そのような形質の中でも、体サイズと採餌速度に関連したつつき速度、採餌器官、そして消化器官は、シギ・チドリ類の採餌様式における多様化の鍵となり、ニッチ分化につながっていったのかもしれない。

とはつまり、(1) 小型シギは大型のシギよりも嘴が短く消化器官が小さいことから、利用可能な餌のレパートリーの点では不利であるものの、(2) 大型の種は必要な熱量が多くバイオフィルムを利用するメリットがないため、(3) 餌資源分割の点からは、小型シギがバイオフィルムのような小さくて柔らかい餌を主食とすることに、進化上の利点があることを意味する。さらに、小型シギ類のなかでも、より小型の鳥ほど舌先の棘毛が発達している事実は、一回の採餌行動において、より多くのバイオフィルムを堆積物表面から絡め取ることが可能なことを意味することから、本研究の仮説、すなわち、体サイズに応じたニッチ分化説をより裏付けている。

以上の議論より、本研究の結果は、これまで教科書や図鑑で解説されていた、「シギは長い嘴をもちいて泥深くの餌をとり、チドリは泥表面の餌をとる」との説明に、見直しを迫ることになる。

ここで提案したモデルは、体サイズに立脚した食性の多様化の平均像である。しかし、時空間的に限定されたスケールにおいては、鳥類の適応的な採餌により (Stephens & Krebs, 1986; Valdovinos et al., 2010), 体サイズの異なる種間で餌生物を共有することは可能であると考えられる。

いずれにせよ、本研究成果によって、これまでのシギ・チドリ類におけるニッチ空間*のギャップが埋められ、

餌資源の広範性が解明された。シギ・チドリ類にみられる体サイズ (<20 g ~ >800 g) や採餌器官形態は、鳥類グループの中でもっとも多様性に富んでいることが知られているが (Colwell, 2010), そのような形質のバリエーションが、ニッチ分化の鍵となっているのかもしれない。

5.10 干潟生態系における新たな食物網構造の提案

生態系におけるネットワーク、すなわち、捕食-被食関係 (食物網)、競争、そして共生などの生物間の相互作用や、生物をとりまく環境と生物間の相互作用の理解は、生態学の中心的課題である (たとえば Pimm, 1991; Montoya et al., 2006; Kondoh, 2003, 2008)。なかでも、食物網の構造は、個体群や生態系の動態に大きな影響を与えると考えられている (Bascompte, 2010)。したがって、食物網構造の全容を特定し、生態学的な意義を評価することは、生態系のプロセスや機能を理解するうえで基本となる。

これまで、特に理論分野で発展してきた食物網構造研究では、ネットワーク構造 (ノードとリンク) が完全に既知であるとの前提にもとづいて解析されていた。しかしながら、そのような前提はしばしば保証されない。なぜなら、ネットワークの理解は、いまだ不完全であるからである。そのため、もし未知で重要なネットワークが現実の世界に存在する場合は、解析結果の信憑性に根本

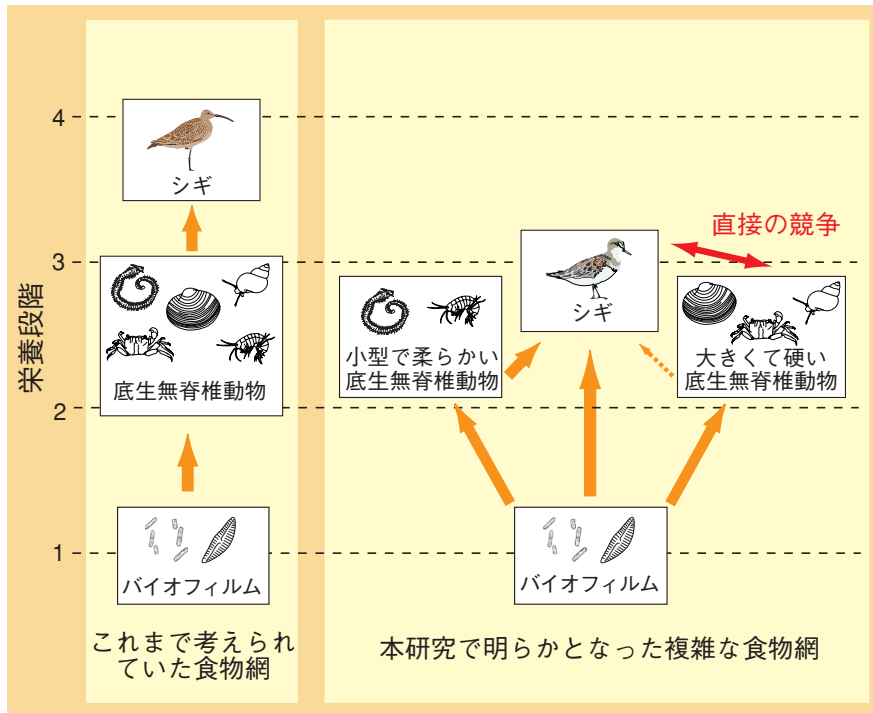


図 5-23 バイオフィルムを採餌する小型シギ類の発見により、小型シギ類が生息する生態系においては、小型シギ類の栄養段階が下がり、従来考えられてきた食物網よりも複雑になるという点において見直しが必要となる。具体的には、小型鳥類は、小さく柔らかい底生無脊椎動物とバイオフィルムの二つの餌をギルド内捕食*するとともに、捕食がほとんどできない餌、すなわちバイオフィルムを採餌する大型もしくは硬い底生無脊椎動物と競争関係となる。栄養位置は図 5-17 を参照。

的な問題が生じてしまう (Clauset et al., 2008)。

食物網構造の全容を解明する際に大きな妨げになるのは、生物間のリンクを特定するのが困難なことにある。一般に、新たな生物間の相互作用を発見するためには、膨大な実証研究が必要となる (Bascompte, 2010)。さらに、栄養リンク (捕食-被食関係) の有無は、形質 (形態や行動など) や、その系統的な制約、そして外部環境など、様々な要因によって決定されている (たとえば Kondoh, 2003; Cattin et al., 2004; Bukovinszky et al., 2008; Petchey et al., 2008; Carnicer et al., 2009; Ings et al., 2009; Valdovinos et al., 2010)。また、その多様な決定要因やその属性は、非線形に変化するため、結局は、リンクの有無や強さが様々な空間的そして時間的 (進化的な時間も含む) なスケールで変化する。このような理由により、新たな生物間のリンクの発見は、困難なものとなっている。

本研究では、鳥-バイオフィルムという未知で重要なリンクが実際に存在していること、さらには、その未知のリンクが広範に遍在していることを、膨大な実証デー

タによって初めて明らかにした。さらに、その未知のリンクの強度が、ノード特性 (捕食者の形質) やノード特性を決定する外部環境 (餌密度)、そして進化的な歴史 (系統上の制約) など、様々な要因によって制御されていて、時空間的、進化的に変化することを示した。

さらに、小型シギ類がバイオフィルムと無脊椎動物の両方を食べる雑食性であることが判明した。この事実は、従来考えられてきた干潟生態系の食物網構造を見直す必要があることを意味している (図 5-23)。つまり、本論文の冒頭で図 1-1 に示した干潟生態系における食物網は、図 5-23 のごとく修正されるべきである。具体的には (1) シギ類の栄養段階が下がる、(2) 群集レベルで見た場合に食物網が複雑となる、の二点である。鳥とバイオフィルムとの間の直接的なリンクの発見により、バイオフィルムの栄養段階を 1 (基底生物)、底生無脊椎動物の栄養段階を 2、そして鳥の栄養段階を 3 とする古典的で単純な食物連鎖系の見方 (Colwell, 2010) が変更されることになる。鳥-バイオフィルムという栄養リンクの存在により、バイオフィルム、底生無脊椎動物

物、そして鳥の三要素が、ギルド内捕食系 (intraguild predation module, 捕食者が中間捕食者と被食者の両方を捕食する雑食系) となる (図 5-23)。このように、食物網の基本構造が、鳥-バイオフィルムのリンクにより変わることから、本研究成果は、単なる「未知」のリンクの解明にとどまらず、多くの生態学的な意味合いを持つ「重要」なリンクの解明ということになる。

群集レベルにおいて、鳥-バイオフィルムのリンクがもつ生態学的な意味合いのもっとも単純な例は、バイオフィルムと鳥類と間の相互作用が伝わる速度である。理論予測では、間接的な生物間相互作用よりも直接的な生物間相互作用のほうが速く伝達するとされている (Yodzis, 1989)。したがって、鳥類とバイオフィルムの直接的な相互作用により、シギ・チドリ類の個体群動態は、従来考えられてきたよりも、バイオフィルム密度を決定する外部環境要因 (たとえば堆積物粒子径や波や流れなどの外力) (de Jonge & van Beusekom, 1995) に対してより速く応答すると考えられる。同様に、バイオフィルム密度の動態は、従来考えられてきたよりも、シギ・チドリ類の動態を決定する要因 (たとえば、シギ・チドリ類の捕食者やバイオフィルム以外の餌生物) に対してより速く影響を受けると考えられる。

しかしながら、生物間相互作用の伝達速度が速まることによって、環境変化に対してシギ・チドリ類やバイオフィルムの感受性が高まることを意味するわけではない。実際、生態学の理論から、ギルド内捕食系によって、バイオフィルム、底生無脊椎動物、鳥の三者の存在が安定する理由をいくつか示すことができる。第一に、ギルド内捕食系によって、栄養カスケード* (trophic cascading) が弱められ、基底生物 (バイオフィルム)、消費者 (底生無脊椎動物)、捕食者 (鳥) の三つの群集のより頑強な共存が支えられると、理論からは予測できる (Bascompte et al., 2005)。逆に、ギルド内捕食系の強度が弱まると、栄養カスケード効果が強くなり、栄養関係の劣化 (trophic degrading) を起こす可能性がある (Estes et al., 2011)。第二に、理論からは、複雑な生態系の安定性が、構成群集の熱量源 (有機物源)、生産速度、回転速度 (たとえばバイオフィルムは速くて底生無脊椎動物は遅い) といったパラメータの異質性や、捕食者 (鳥) の移動 (Rooney et al., 2006) や適応的な採餌 (多い方の餌生物を餌として選択) (McCann & Hastings, 1997; Kondoh, 2003; Valdovinos et al., 2010) によって支えられていると予測されている。

以上の二つの理論予測は、バイオフィルム-鳥のリンクの存在が前提となって成立しているため、本研究で解

明された未知のリンクは、現実の干潟生態系における食物網を安定化させる鍵となっているかもしれない。この文脈においては、シギ・チドリ類 (移動性の捕食者) の個体群の世界的な減少 (Wetlands International, 2006) は、生態系全体の安定性に広範な影響を与えうることを警告している (Estes et al., 2011)。

本研究で示されたように、未知の食物源が存在し、その捕食者が雑食である事例は、今後さらに増えていくと思われる。つまり、現在知られている食物網の複雑度は過小評価されており、ネットワークの構造と動態は、その一部しか明らかになっていないのであろう。したがって、今後の研究においては、実証研究と理論研究の融合により、未知のリンクを探索することが、現実の生態系ネットワーク構造や動態を紐解くために必要であると、ここに主張したい。理論研究は、現実の状況をシミュレートするために、形質やリンクの強度に関する実証データをさらに取り入れることができるし、統計学的に、そして計算工学的に未知で重要なリンクを特定することができるはずである (Clauset et al., 2008)。特に、未知リンクを含んだ場合と含まない場合における、ネットワーク構造や動態の感度解析をすることで、現実の世界における複雑で安定なネットワークのメカニズムを探索する助けになるとと思われる (Bascompte, 2010)。一方、実証研究は、ネットワーク研究にさらに焦点を当てることが十分可能である (たとえば McCann et al., 2005; Bukovinszky et al., 2008; Carnicer et al., 2009)。というのは、現状のネットワーク研究は、ほぼ理論モデリングで占められているからである。たとえば、実証研究は、安定同位体比や熱量収支解析により、現実のリンクの強度やそれを制御している要因、さらにはノード (形質) の特性やその時空間スケールにおける変動性を定量化することすることができる。

5.11 シギ・チドリ類の渡りと巻貝類との競合に関連した地理的分布

シギ・チドリ類の渡りの際には、中継地においては、体重の増加 (渡りのコスト) をもたらしそうなタンパク質を熱量源とするよりも、吸収後に速やかに熱エネルギーへ変換できる炭水化物のほうが重要である。そのため、炭水化物が豊富なバイオフィルムは (Characlis & Marshall, 1989)、中継地の食物源として好適であると考えられる。さらに、バイオフィルムは干潟生態系に限定されず、岩礁生態系、そして湖沼河川などの淡水生態系にも遍在している。したがって、長距離の渡りを行う場合の栄養摂取の不確実性 (餌不足のリスク) を低減する

ため、シギ・チドリ類は、バイオフィルムの利用可能性が高い中継地を好んで、渡りを行っているのかもしれない。

この文脈において、これまで謎であったマクロスケール（全球規模）における小型シギ類（<30 g）の分布がもしかすると説明できるかもしれない。すなわち、「なぜアフリカ・ユーラシアフライウェイにおける小型シギ類の個体数が、他のフライウェイより少ないのか」（Wetlands International, 2006）という問題である。図5-23に示すように、小型シギ類は、共通の餌資源であるバイオフィルムをめぐって、小型シギ類があまり捕食できない硬いもしくは大型のバイオフィルム食の底生無脊椎動物と競争関係になる。とりわけ、外力の静穏な潮間帯上部に発達するバイオフィルムをめぐって、*Hydrobia*のような小型巻貝と直接的に競合する（Bocher et al., 2007）。この*Hydrobia*は、アフリカ・ユーラシアフライウェイにおいて、特に個体群サイズが大きい（Bocher et al., 2007）、バイオフィルムに対し高い捕食圧を有しており、小型シギ類に負の影響を与えるかもしれない。さらに、小型シギは消化器官サイズの制約から、この巻貝に対してトップダウン効果（捕食による制御）を十分に発揮することができない（図5-22, 5-23）。一方、しばしば主食として巻貝を利用するコオバシギ（中型シギ）では（van Gils et al., 2003, 2005）、硬い殻のある餌を消化するために特別な消化器官を有し（Piersma & van Gils, 2011）、そのような負の影響はない。したがって、アフリカ・ユーラシアフライウェイにおける干潟生態系の食物網やそれを取り巻く環境は、小型シギよりも中型シギにより適しているかもしれない。

5.12 泥質干潟の保全・再生の重要性

泥質干潟においてバイオフィルムの密度が高く、かつシギのバイオフィルムへの依存度が高い結果は（図5-18）、バイオフィルムの形成の場ならびにシギの餌場として、泥質干潟が重要であることを示している。泥質干潟の重要性は、別の側面からも支持されている。その例としては、泥質干潟の特徴である柔らかい基質が、シギの突き刺し採餌（probing）を可能とすることや（前章, Kuwae et al., 2010）、東アジア-オーストラリアフライウェイにおける、ここ30年間のシギ・チドリ類の個体数減少が、黄海における中継地である泥質干潟の消失や環境劣化によって統計学的には説明できることなどである（Amano et al., 2010）。したがって、泥質干潟の保全や再生は、世界におけるシギ・チドリ類の個体群や多様性を回復させるための鍵となる対策と考えられる。

泥干潟やバイオフィルムの利用可能性を実際に保全するうえで重要な技術的な点を以下に提案する。第一に、バイオフィルムは外力が弱く堆積物の巻き上げなどが起きにくい静穏な場に発達する（de Jonge & van Beusekom, 1995）。すなわち、バイオフィルムの密度の維持や泥粒子の安定性を考えた場合、場の静穏性の担保が重要である。第二に、バイオフィルムの利用可能性を高めるような干潟・湿地の保全や再生策としては、たとえば地盤高を高くすること、また堆積物粒径をシルト・粘土に調整すること、あるいはバイオフィルム食の巻貝類などを人為的に除去することなどである。

5.13 あとがき

本章では、シギ類における未知の餌を探索した。またその重要性について論じた。また、食性を理解することが、どのようにその生態系全体の理解に影響を与えるかについて論じた。この発見を「未知の食物網の発見」としてとらえ、未知の食物網構造や上位捕食者の有無が、どのように生態系の安定性に影響を与えるのかといった、様々な生態系の保全や再生にも適用可能な新たな視点を導入することに成功した。さらには、食性がその鳥類にとってどのような進化上の意義があるのかについて論じ、適応度（子孫繁栄）や個体数の回復を考えるうえでキーとなりうることを示した。干潟生態系における食物網の基本構造と、シギ・チドリ類の進化の二点において、パラダイムの変換をもたらした。以下に要約する。

- (1) 干潟生態系において、複数種の小型シギ類が、これまで未知であった食物源であるバイオフィルムを採餌していることを、世界で初めて発見した。バイオフィルムへの依存度は時空間的に異なっていた。
- (2) シギ・チドリ類には、特有のブラシ状の舌先を持つ種が多く、この舌先をもちいてバイオフィルムを絡め取って採餌する行動が観察された。この特有の採餌器官の形態は、系統的に偏ったグループに限って広範に存在していた。また、体サイズが小型な鳥類種ほど発達していた。
- (3) 小型シギ類のバイオフィルムへの依存度は、鳥類の形質や環境条件によって決定していると考えられた。すなわち、鳥類の体サイズが小さく（採餌器官が発達していること、そして必要熱量が少ないこと）、バイオフィルム密度の高い干潟では、バイオフィルムへの依存度が高まると予想された。
- (4) 小型シギによるバイオフィルムを主食とする進化上の理由について検討した結果、体サイズにもとづく採餌行動と採餌器官形態が、多様化の鍵となり、ニッ

チ分化したと考えるのが合理的であるとの結論にいたった。すなわち多種との競争において、小型のシギは体サイズが小さく要求熱量が少なくすむため、バイオフィルムを新たな食物源として開拓し、バイオフィルムをより効率よくできるよう、舌先の棘毛が長く密に発達したと考えられる。

- (5) これまで考えられてきた、バイオフィルム-底生無脊椎動物-鳥の単純な食物連鎖系の構造ではなく、鳥が底生無脊椎動物とバイオフィルムの両方を餌とする雑食性（ギルド内捕食系）の食物網構造であることを解明し、食物網の基本構造に対して見直しを迫った。さらに、食物網の理論検討により、この基本構造は、鳥、底生無脊椎動物、バイオフィルムの三つの群集を安定化させる可能性があることがわかった。
- (6) 鳥-バイオフィルムのリンクによって、全球規模（フライウェイごと）のシギ・チドリ類の地理的分布の一部について、合理的に説明できることを示した。
- (7) バイオフィルムを育む泥質の干潟の保全が、個体数減少の著しいシギ・チドリ類の保全に有効である可能性を示した。

6. シギ・チドリ類の食性を考慮した干潟の保全と再生

6.1 まえがき

本章では、前章までの研究成果や既往の知見を統合し、シギ・チドリ類が提供する生態系サービスの持続的な享受を目標とした場合の「理想の干潟像」を、鳥類相やその行動特性から示す。つぎに、その目標を具現化するための技術的なポイントを提示し、干潟の計画・設計に資するアイデアを提案する。

6.2 生態系サービスからとらえた理想の干潟像

1章で述べたように、これまでの干潟生態系の保全と再生は、魚介類の漁獲を中心とする「食料供給」といった生態系サービス（供給サービス）の享受を目的とする事例が多い（生態系工学研究会編，2007；山本・古谷編，2007；水産庁，2008；生田ら編，2009；瀬戸編，2009；小路ら編，2011）。また、水質浄化機能が、干潟生態系を構成する底生無脊椎動物や微生物などによって発現しているため、「水質改善」といった生態系サービス（調整サービス）の享受も、保全や再生の目的となっている（海の自然再生ワーキンググループ，2003，2007；中村・石川編，2007；山本・古谷編，2007；小路ら編，2011）。

ここでは、シギ・チドリ類が提供する生態系サービスの持続的な享受を目標とした場合の「理想の干潟像」を考えることにする。シギ・チドリ類が提供する、リクリエーションなどの文化的サービス（栗原，1980；運輸省港湾局編，1998；桑江ら，2003；Millennium Ecosystem Assessment and World Resources Institute，2005；中村・石川編，2007），そして食物網におけるアンブレラ種（上位捕食者）として発揮する、捕食-被食関係を通じた物質循環機能や食物網の持続安定性といった基盤サービスをふまえると、シギ・チドリ類が提供する生態系サービスの持続的な享受を目標とした場合の理想の干潟像は、「様々な種のシギ・チドリが群れをなして飛来し採餌する干潟」と提案できる。これは、(1) 様々な種のシギ・チドリの飛来は、生物多様性の高さとともに野鳥観察（アメニティ）の点からも価値が高い、(2) 群れをなした飛来と採餌は、上位捕食者の雑食による食物網の安定性が一層強化されるとともに、アメニティの点からも価値が高い、といった理由による。

この理想像を具体的な姿におきかえてみると、春と秋の渡りの時期には、たとえばキアシシギ・トウネン・ハマシギが大群で渡ってきて採餌する干潟、冬の越冬時期には、たとえばハマシギ・ダイゼン・シロチドリが大群で採餌しながら越冬する干潟ということになる。

6.3 保全や再生にかかる技術的なポイント

鳥類の生息を目的とした干潟の再生事例として、仙台市蒲生干潟、大阪南港野鳥園、東京港野鳥公園などがあげられる。各々の事例では、現場環境や制約条件をふまえ、独自の技術によって再生がすすめられた（Natsuhara et al.，2005）。しかしながら、シギ・チドリ類の餌場の再生を目的とした、統一的な干潟の計画設計技術のガイドラインは、いまだ存在していない。

そこで以下に、シギ・チドリ類が提供する生態系サービスの持続的な享受を目標とした場合のサブ目標をまず提示する。つぎに、そのサブ目標を具現化するための干潟生態系の再生計画や設計に資する干潟の configuration（形状、構成、配置）を提案する。

シギ・チドリ類が提供する生態系サービスが、「採餌」によって提供されることは前述のとおりである。したがって、生態系サービスを最大限に享受することが目標であれば、「採餌量（採餌個体数×捕捉速度）の最大化」が達成されればよいことになる。

前章までの結果により、シギ類がバイオフィルムを餌としていて、その密度が高い泥質干潟ほど、よりバイオフィルムに依存していること（図5-18）、しかし、バ

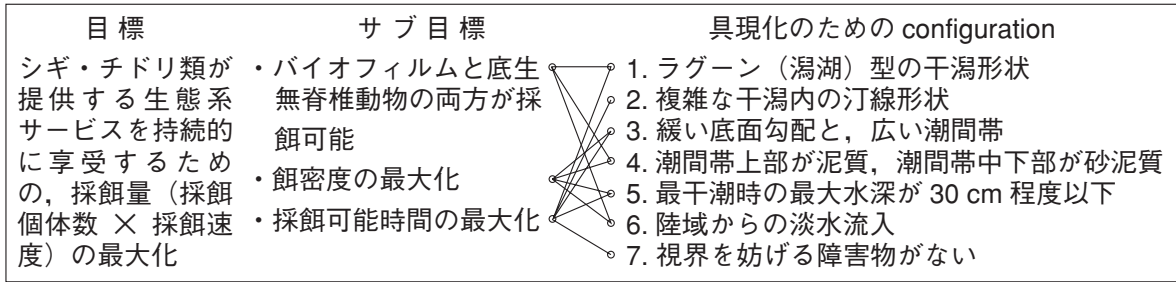


図 6-1 シギ・チドリ類が提供する生態系サービスの持続的な享受の最大化を目標とした場合のサブ目標と、そのサブ目標を具現化するための七点の configuration との関係

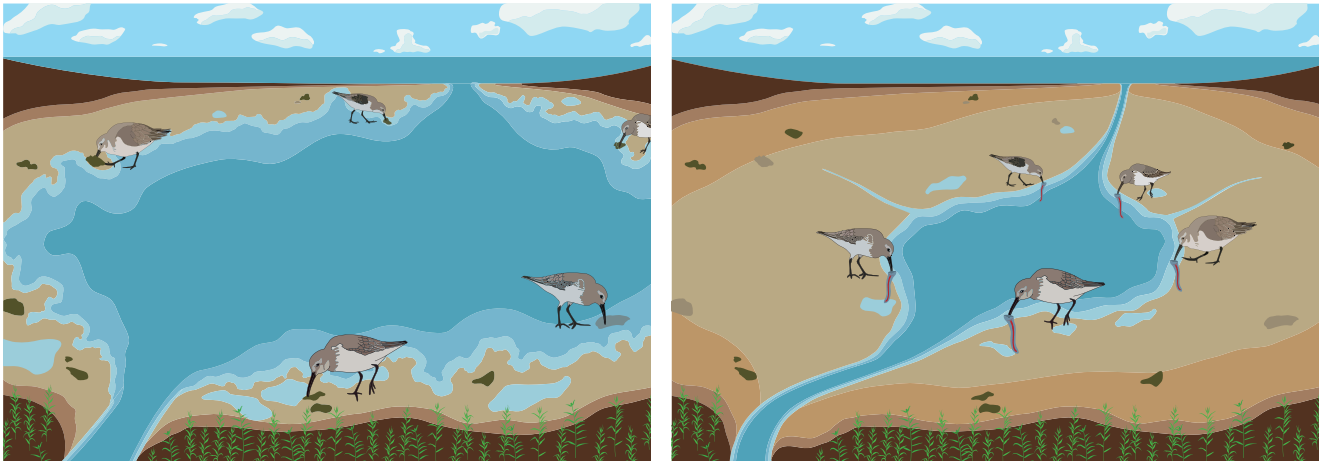


図 6-2 configuration を満たした干潟のイメージ図（左図が高潮時、右図が低潮時）。水の色分けは水深、堆積物の色分けは標高、潮間帯上部の濃い色はバイオフィームを示している。鳥類を相対的に大きく描いている。

イオフィームのみを専食することなく、少なくとも 30% 以上は、従来から知られていた底生無脊椎動物などを餌としていることが示された（図 5-16, 図 5-18）。そして、その底生無脊椎動物の密度が高い場所に鳥類は分布し（図 2-6）、速い捕捉速度を達成していた（図 3-8(c), 図 4-3(c, d)）。この結果や、最適採餌理論 (Stephens & Krebs, 1986) すなわち、好適な餌生物や場を選択する理論予測、そして前章までに示したとおり、餌の利用可能性、具体的には、採餌可能な餌密度が高く、採餌可能場の利用時間が長いと、全採餌量が増加することをふまえると（図 3-8(c), 図 4-3(c, d), Kuwae, 2007; Kuwae et al., 2008, 2010, 2012）、「採餌量の最大化」をねらうためには、

- ・ バイオフィームと底生無脊椎動物の両方が採餌可能
- ・ 餌密度の最大化
- ・ 採餌可能時間の最大化

の三つが重要であると考えられる（桑江・三好, 2012）。この三つのサブ目標を干潟再生において具現化するための configuration と、各サブ目標との関係を図 6-1 に提

案する。また、configuration を満たした干潟のイメージ図を図 6-2 に示す。なお、この提案は、国内における干潟再生事例や、埋立て遊休地の活用の可能性から、空間スケールとして数百 m ～数 km を想定しているが、基本概念はそれ以上のスケールにも適用可能と考えている。また、ここでは目標、サブ目標、configuration の相互関係をわかりやすくするため、採餌量の最大化を目標としている。しかし、シギ・チドリ類による採餌量が極端に多いと、かえって物質循環機能や食物網の持続安定性に支障をきたす可能性は排除できないため、必ずしも「最大化」が目標とはならないかもしれない。その場合は、採餌量の最大化を「適正化」あるいは「再生・保全」と読み替え、configuration の各項目を適宜調整することで適用可能である。

(1) ラグーン型の干潟形状

外海水との境界が狭いラグーン型の形状では、外海域と干潟との間に潮汐位相の時間遅れが生じる。この時間遅れにより、干潟外海域が高潮位となって採餌が不可能



図 6-3 汀線ぎわで採餌するヒメハマシギ (Roberts Bank 干潟)

となったあとも、干潟内では干出部が確保される。したがって、外海域で採餌していた鳥類のうち、さらに採餌が必要な個体は、干潟内へ飛来し引き続き採餌する可能性が高まる。実際、都市部に位置し、比較的面積が小さいにもかかわらず、国内有数の飛来地となっている大阪南港野鳥園、東京港野鳥公園、そして谷津干潟は、すべてこのラグーン型の形状となっており、鳥類が干潟内外の餌場を相互に利用していることが知られている（大阪南港野鳥園、未発表データ）。水位相の調節のために、開口部に水門を設けたり、複数のラグーンを水路で連結することも、検討されてよい。

さらに、前浜型の干潟と比較し、ラグーン型の干潟は波や流れなど外力の影響が緩和され、細粒分が流失しにくい静穏な環境となる。そのため、堆積物表層に発達するバイオフィルムの巻き上げや流出が抑制され、餌生物の密度が高まる。実際、日本沿岸の地形特性とシギ・チドリ類の生息適地との関係性をデータ解析した研究では、閉鎖度が高く、細粒分の多く含まれる堆積物を有する内湾が、潜在的な生息適地と判定されている (Arakida et al., 2011; 荒木田, 2012)。

(2) 複雑な汀線形状

小型シギ類は、汀線ぎわを好んで採餌する習性があるため (図 6-3, Colwell, 2010), 干潟底面の複雑な微地形によるタイドプールやみおすじの形成、そして汀線の延長化は、採餌可能なエリアを増やし、個体間の干渉競争を緩和するため、採餌可能時間を長くすると予想される。前章で述べたとおり、強風は採餌試行速度を低下させる (Kuwaie, 2007)。みおすじは、風よけになるため、効率的な採餌を促進するとの報告もある (Evans et al., 1984)。ただし、微地形は外力履歴などによって自然に形

づくられ、また絶えず変化する。したがって、微地形を積極的に設計するよりも、施工後の維持管理に注力するほうがよいかもしれない。

(3) 緩い干潟底面勾配

潮間帯が広いほど、利用可能な餌の全量が増加し、餌生物の多様性も高まることから好ましい。潮間帯を広くする方法のひとつに、底面勾配を緩くすることがあげられるが、これは地下水位を高く保ち、サクシオンの発達を抑制し、堆積物を柔らかく保つのに寄与する (Sassa & Watabe, 2007)。突き刺し型の採餌様式のシギ類にとっては、硬い堆積物は採餌上の環境制約となるため (前章, Kuwaie et al., 2010), 緩い底面勾配によって柔らかい堆積環境が維持されると同時に、採餌可能時間が長くなり、相乗効果が見込める。

(4) 潮間帯上部が泥質、潮間帯中下部が砂泥質

バイオフィルムの構成要素のひとつである底生微細藻類は、攪乱が弱く、光のよく届く浅い場所、すなわち潮間帯の上部 (岸近く) で発達する (Characklis & Marshall, 1990; Jesus et al., 2009; van der Wal et al., 2010; Orvain et al., 2012)。したがって、岸近くに泥質の堆積物を配置してバイオフィルム密度を高めるようにする。一方、水深が深くなる潮間帯中下部では、バイオフィルムの発達は潮間帯上部ほど見込めないため、ゴカイなど他の餌動物が多様に生息するよう、砂泥質の堆積物を配置し、堆積物環境の多様性 (空間異質性) を確保したほうがよいかもしれない。なお、ラグーン型の干潟形状では、先に述べたとおり外力の影響が弱まり、細粒分が堆積しやすい環境となる。そのような場所では砂泥質の流入は見込めないことから、潮間帯中下部に、砂泥質の土砂の投入が必要なケースもあると思われる。

(5) 最干潮時の最大水深が 30 cm 程度以下

ラグーン型の形状では、干潟外との海水交換率が低い。うえ、貧酸素水塊が発生しやすい条件でもあり、餌密度の低下を招く可能性がある。したがって、最干潮時の最大水深を浅くし、海水体積を減少させ、海水交換率を上昇させるとともに (ただし、干潟外海水の酸素濃度が高いことが条件)、大気からの酸素供給の効果を高めるのが望ましい。干潮時に完全に干出してもよいかもしれないが、常時水没する潮下帯が存在したほうが、環境の多様性が高まり、餌生物も多様化してより好ましいと考えられる。シギ・チドリ類は、脚の長さ以下の水深帯を利用するため (図 2-7, Baker, 1979; Ntiamoa-Baidu et al., 1998; Colwell, 2010), 小型であれば水深 2~3 cm 程度、大型であれば水深 30 cm までの範囲が、潮下帯の最大水深の目安となる (Taft et al., 2002)。各々の種は、わずか

な水深の差に応じて採餌場所を使いわけると (Athearn et al., 2012). 水深の調節のために、開口部に水門を設けることも、検討されてよい。

(6) 淡水の流入

下水や地下水の湧出など、陸域からの栄養塩供給は、干潟内の一次生産を向上させ (Jesus et al., 2009), bottom-up 効果により鳥類の餌となるバイオフィームや底生無脊椎動物の増加が期待できる。ただし、富栄養の海水が干潟外から流入する場合は、陸域からの栄養塩供給を考慮する必要はない。閉鎖性水域でしばしば問題となる、アオサ類の大発生とマット化による採餌場の減少を抑制するためにも、淡水流入は効果的かもしれない (Yamochi, 2012)。

(7) 視界を妨げる障害物がない

群れを形成する多くのシギ・チドリ類における採餌場、休息場、そしてねぐらの選択基準のひとつとして、視界の開放度が知られている (Pomeroy et al., 2007)。これは、周辺景観が開放的であるほど、猛禽類などの捕食者をいち早く発見できることで説明される。視界を妨げる後背地の背丈の高い植生や、干潟内の植生など、視界を妨げる可能性のある障害物は存在しないほうがよい。警戒時間が短く、近隣に休息場やねぐらが確保される開放的な場では、採餌時間は長くなると予想される。

6.4 あとがき

本章では、本研究成果や既往の知見を統合し、シギ・チドリ類が提供する生態系サービスの持続的な享受を目標とする干潟生態系の保全と再生を実施するうえでの、技術的なポイントを提示した。以下に要約する。

- (1) 鳥類が提供する生態系サービスからとらえた理想の干潟再生・保全像を「様々な種のシギ・チドリ類が群れをなして飛来し採餌する干潟」と提案した。
- (2) その生態系サービスが、シギ・チドリ類の「採餌」によって提供されることから、「採餌量 (採餌個体数×捕捉速度) の最大化」が達成されればよいことを示した。
- (3) 採餌量の最大化をねらうための「サブ目標」を三点指摘した。具体的には、バイオフィームと底生無脊椎動物の両方が採餌可能なこと、餌密度を最大化すること、そして、採餌可能時間を最大化することである。
- (4) サブ目標を具現化するための、干潟の計画・設計に資する、干潟の configuration (形状、構成、配置) を七点提案した。たとえば、ラグーン型の干潟とし、干潟底面勾配を緩くすること、などである。

7. あとがき

7.1 本研究で得られた結果の概要

本研究は、「干潟生態系全体の保全や再生には、鳥類を頂点とする食物網の解明がきわめて重要」との立場をとり、シギ・チドリ類の食性を定量的に実証することを目的とした。そして、シギ・チドリ類が提供する生態系サービスの持続的な享受を目標とする干潟生態系の再生や保全を実施する際の、技術的な配慮点を提案した。科学的な観点からの主要な成果は、未知の餌であるバイオフィームを世界ではじめて発見し、干潟生態系における食物網の基本構造と、シギ・チドリ類の進化の二点において、パラダイムの変換をもたらした点である。技術的な観点からの主要な成果は、シギ・チドリ類が提供する生態系サービスを最大限に享受するためには、採餌量の最大化が達成される必要があることを示し、それを具現化するための技術的なポイントを、configuration (形状、構成、配置) の視点から提示し、干潟の計画・設計に資するアイデアを提案した点である。以下に要約する。

第一に、干潟に飛来するシギ・チドリ類の個体数と餌の密度との関係や、干潟の成立経緯 (自然干潟 vs 再生干潟) の違いが飛来数に与える影響について検討することを目的として、再生干潟と自然干潟における飛来数を調査し、データを比較しながら検討した。

シギ・チドリ類は、干潟上では採餌にほとんどの時間を割いていた。つまり、採餌のために干潟を利用していた。

シギ・チドリ類は、再生後数年の干潟にも飛来し、餌生物を採餌していた。対象とした再生干潟における堆積物の粒径が粗く、餌生物の密度が低いことと、再生干潟に飛来するシギ・チドリ類が少なかったこととの関連性が示唆された。

第二に、シギ・チドリ類の食性とりわけ餌生物の特定、採餌試行速度、捕捉速度、採餌様式や、それらの決定要因を定量的に検討するため、日本の干潟における典型種である、シロチドリとハマシギを題材にして現地観測を実施した。

シギ・チドリ類のなかには、ミリメートルスケールの非常に小さな餌を、0.3 秒程度の非常に高速な採餌行動により捕捉する種も存在することがわかった。このような目視観察ではほとんど不可能な行動を定量化するため、本研究では、昼間は望遠可視光ビデオカメラ、夜間は熱赤外線ビデオカメラをもちいた現地観測システムを、新たに開発して導入した。繰り返し再生やストップモーション再生することにより、シギ・チドリ類の採餌行動を、従来の目視による観察よりも正確に記録することができ

た。

シギ・チドリ類は、餌の利用可能性が高まるときに、捕捉速度を高めていた。たとえば、餌生物（多毛類やカニ類）が高密度の場所や、夜行性の多毛類を主食とするシロチドリのケースでは夜間に、より多くの餌を捕捉していた。

採餌様式を複数持つ種では、環境条件の変化に応じて、適切に採餌様式を選択し調整していた。たとえば、干潟の干出後のサクシヨンの発達により、堆積物へ嘴が突き刺しにくくなる（堆積物が硬くなる）状況下で、ハマシギは摂取速度を高めるために、採餌様式を表面つつき採餌にシフトさせていた。すなわち採餌様式に関する可塑的で適応的な採餌行動が実証された。

突き刺し採餌をするシギ・チドリ類によっては、堆積物が硬いことは環境制約となるため、泥質干潟のような柔らかい潮間帯の生息場の保全や再生が重要であると考えられた。

第三に、望遠ビデオカメラを用いても、定量化できない餌、すなわち、肉眼では観察できないくらい微小な餌を小型シギ類が採餌していることを証明するため、糞の安定同位体比を用いた食性解析手法や熱量収支による解析手法を新たに開発して導入した。

その結果、複数種の小型シギ類が、ゴカイなど小動物の他に、バイオフィームと呼ばれる食物網の基底に位置する微生物をも食べることを世界で初めて発見した。人間の目には見えない、これまで誰も予想もし得なかったものを鳥類が餌としていて、さらには主食となっている場合があることを突き止めたということで、世界中の鳥類学者、生態学者、そしてナチュラリストを驚かせる新事実となった。

小型シギ類のバイオフィームへの依存度は、時空間的に異なっており、鳥類の形質や環境条件によって決定していると考えられた。すなわち、鳥類の体サイズが小さく（採餌器官が発達していること、そして必要熱量が少ないこと）、バイオフィーム密度の高い干潟では、バイオフィームへの依存度が高まることが示唆された。

第四に、未知の餌を探索することが、その生態系全体の理解にどのように影響を与えるかについて論じた。バイオフィーム-鳥の直接的なリンクの発見を「未知の食物網の発見」としてとらえ、未知の食物網構造や上位捕食者の有無が、どのように生態系の安定性に影響を与えるのかといった、様々な生態系の保全に適用可能な新たな視点を導入した。

具体的には、これまで考えられてきた、バイオフィーム-底生無脊椎動物-鳥という、単純な食物連鎖系の構

造ではなく、鳥が底生無脊椎動物とバイオフィームの両方を餌とする雑食性で、ギルド内捕食系を構成した食物網構造であることを解明し、食物網の基本構造に対して見直しを迫った。さらに、食物網の理論検討により、ギルド内捕食系は、鳥、底生無脊椎動物、バイオフィームの3つの群集を安定化させる可能性があることがわかった。

さらに、鳥-バイオフィームのリンクによって、全球規模（フライウェイごと）のシギ・チドリ類の地理的分布の一部について、合理的に説明できることを示した。

第五に、泥表面のバイオフィームを主食としていることを示した本研究成果により、これまで教科書や図鑑で解説されていた、「シギは長い嘴をもちいて泥深くの餌をとり、チドリは泥表面の餌をとる」シギ類をひとくくりにした、これまでの食性の説明論理は破綻していることが示された。したがって、説明論理に見直しを迫るため、適応度（子孫繁栄）や個体数の回復を考えるうえでキーとなりうる食性が、その鳥類にとってどのような進化上の意義があるのかについて論じた。

小型シギによるバイオフィームを主食とする理由について検討し、「体サイズという形質にもとづく採餌行動と採餌器官形態が多様化した結果、ニッチ分化（食い分け）が起きた」との説明が合理的であることがわかった。すなわち他種との競争において、小型のシギは体サイズが小さいため要求熱量が少なくすむので、バイオフィームを新たな食物源として開拓し、バイオフィームをより効率よくできるよう、舌先の棘毛が長く密に発達し進化したとする説明を提案した。

第六に、バイオフィーム食が、どの程度シギ・チドリ類に広範にみられる現象なのかを検討するため、「潜在的にバイオフィーム食を示す種は、バイオフィーム食に適合した採餌器官、すなわち、舌先に棘毛を有する」との仮説のもと、採餌器官の系統解析を実施した。

シギ・チドリ類には、特有のブラシ状の舌先を持つ種が多く、この舌先をもちいてバイオフィームを絡め取って採餌する行動が観察された。この特有の採餌器官の形態は、系統的に偏ったグループのみ広範に存在していた。また、体サイズが小型な鳥類種ほど発達していた。

第七に、本研究で得られた知見や、既往の知見をとりまとめ、シギ・チドリ類が提供する生態系サービスの持続的な享受を目標とする干潟生態系の保全と再生に資する理想の干潟像を明示するとともに、その目標を具現化するための技術的なポイントを提示した。

シギ・チドリ類が提供する、リクリエーションなどの文化的サービス、そして食物網におけるアンブレラ種（上

位捕食者)として発揮する捕食-被食関係による物質循環機能や食物網の形成や安定機能といった基盤サービスをふまえると、シギ・チドリ類が提供する生態系サービスの持続的な享受を目標とする場合の理想の干潟像は、「様々な種のシギ・チドリが群れをなして飛来し採餌する干潟」と提案した。

その生態系サービスが、シギ・チドリ類の「採餌」によって提供されることから、「採餌量(採餌個体数×捕捉速度)の最大化」が達成されればよいことを示した。

採餌量の最大化をねらうための「サブ目標」を三点指摘した。具体的には、バイオフィームと底生無脊椎動物の両方が採餌可能なこと、餌密度を最大化すること、そして、採餌可能時間を最大化することである。この三点のサブ目標を具現化するための技術的なポイントを、たとえば、ラグーン型の干潟とし、干潟底面勾配を緩くすること、など、configuration(形状、構成、配置)の視点から七点提示し、干潟の計画・設計に資するアイデアを提案した。

7.2 今後の課題

生態系の持続安定性の鍵をにぎる、鳥類などの上位捕食者をふまえた干潟の保全や再生を今後さらにすすめていく必要がある。そのうえで、本研究により明らかとなった課題について、食物網に関する科学的な側面と、保全や再生に関する技術的な側面にわけて、以下にまとめる。

(1) 食物網に関すること

本研究では、オバシギ類におけるバイオフィーム食についてのみ実証した。しかし、棘毛の有無が、オバシギ類以外にも、クサシギ類やチドリ類に偏在している結果を考慮すると、これら二つのグループについても、今後バイオフィームを食物源としているかどうか実証する必要がある。特に、チドリ類については、視覚に依存し餌生物を狙いうちする採餌様式であるため、採餌試行速度はオバシギ類のように速くない。したがって、チドリ類がある程度の熱量をバイオフィームから賄うとすると、つつき速度の速い採餌様式へ変化させることが必要となる。そのような採餌行動の変化についても、あわせて調べる必要がある。

本研究で示されたバイオフィームの依存度は最高でも70%程度であった(図5-18)。この結果は、バイオフィームの好適度の変化や、栄養バランスの保持などの理由により、バイオフィームのみを専食しない(できない)適応的な行動メカニズムが働いていることを予見させる。また、個々の調査地における同時期・同所の個体群ベースの結果を図5-18は示しているが、大きなばらつき

がみられていることから、バイオフィームの依存度には個体差が大きいことを予見させる。

本研究で予備的に示された結果をふまえると、バイオフィーム採餌の行動起因を解明するためには、第一に、適応的な行動(最適採餌理論)とバイオフィームへの依存度との整合性を検証することが必要不可欠である。第二に、適応進化は個体レベルで起きることを考えると、個体群レベルのみならず、個体レベル(体サイズ、採餌器官などの形態の個体差)の視点からもバイオフィームへの依存度を整合的に検証することが要不可欠である。すなわち、最適採餌理論ならびに個体レベルの形質の適応進化の観点からシギ・チドリ類におけるバイオフィーム採餌が合理的に説明できるか、食物網の構造といった生態学の視点に加え、熱量や栄養バランスなどの生理学、採餌器官の機能形態学や系統学の視点を融合させ、現地調査・実験・解析によって実証することが必要である。

適応的な採餌行動については、最適採餌理論を軸とした研究がかなり進展している。しかしながら、栄養バランスや嗜好性については、いまだ知見はほとんどない。これらの理論解析や、操作的な実験による実証研究が待たれるところである。

食物網の構造は、個体群や生態系の動態に大きな影響を与えると考えられていることから、生態系におけるネットワーク、すなわち、捕食-被食関係(食物網)、競争、そして共生などの生物間の相互作用や、生物をとりまく環境と生物の相互作用の理解は重要である。本研究で示されたように、未知の食物源が存在し、その捕食者が雑食である事例は、今後さらに増えていくと思われる。つまり、現在知られている食物網の複雑度は過小評価されており、ネットワークの構造と動態は、その一部しか明らかになっていないと思われる。したがって、今後の研究においては、実証研究と理論研究の融合により、未知のリンクを探索することが、現実の生態系ネットワーク構造や動態を紐解くために必要である。

そうすることで、食物網における主要なリンクの見落としや、生物の適応的な行動が、食物網全体の構造安定性や動態にどのような影響を与えるのかといった、生態学における中心的課題である食物網の複雑安定性に関する研究への貢献が期待できる。さらに、国内のシギ・チドリ類の個体数がここ20年間で約半減している理由や(天野, 2006)、上位捕食者の減少による生態系全体の劣化の詳細なメカニズムなど、生物多様性保全研究分野への貢献が期待できる。

(2) 干潟の保全や再生技術に関すること

本研究では、再生干潟ではシギ・チドリ類の飛来数が

少ないことが示された。これは、再生干潟で使用された浚渫砂の粒径（シルト粘土分約3%）が、餌生物であるゴカイ類ならびにカニ類の生息にとっては粗すぎたため、餌密度が低かったことが、大きな要因であると推測された。飛来数に関して、自然干潟と再生干潟との差異を比較する場合の理想は、その成立経緯（自然か再生か）だけが異なり、餌生物密度を含めた他のすべての要因が同一の条件のもと、飛来数を比較することである。そのような理想条件は想定できないとしても、せめて、餌密度が同程度の条件において、自然干潟と再生干潟に飛来する個体数が同程度となるのかについて、実証的に研究をすすめる必要がある。

さらに、飛来数は、餌密度以外にも、干潟の形状、勾配、粒径、標高などで決定づけられる採餌可能時間や（図6-1）、他種間や同種内の干渉、あるいは捕食圧など、他の要因も関連している。したがって、自然干潟や再生干潟に共通する、飛来数や分布を決定する要因の詳細な解明も、今後の課題である。

再生された干潟特有の課題としては、再生後の時間経過にともなう生態系の発達や成熟過程に関するモニタリングと、生態系の順応的な維持管理があげられる。再生された干潟に、すぐさま鳥類が飛来することはありえず、経過時間とともに徐々に飛来数が増加していくものと思われる。そのため、シギ・チドリ類の飛来状況について、長期間の持続的なモニタリングが重要となる。再生された場における生物種数の増加は、個体数の増加よりも遅い傾向がみられるため（桑江, 2005; Moreno-Mateos et al., 2012）、モニタリングの際には、種数の増加に注視する必要がある。

再生後のモニタリングをするうえで、飛来数や飛来種、または餌生物密度といった、従来まで実施されてきた出現種とその現存量のリストアップに加え、採餌行動といった動物の行動観察の有効性が、近年指摘されてきている（たとえば、Bautista et al., 2001; Armitage et al., 2007; Lindell, 2008; Berger-Tal et al., 2011）。これは、採餌が目的で鳥類が干潟を利用するのであれば、より速い摂取速度を達成している干潟ほど好適に再生されているのが合理的である一方、単に多くの飛来数が観察された場所が、採餌場として好適であるとは限らないこと（捕食者からの逃避や、本来の餌場が不適となった場合の代替などにより、一時的に飛来数が増加するケースを想定）といった理由により説明される。したがって、再生干潟において、本研究で開発した手法を用いてシギ・チドリ類の採餌行動や食性をモニタリングすることは、有効かもしれない（ちなみに、本研究において食性を調査した

大阪南港野鳥園は、再生干潟である）。

本研究において、シギ・チドリ類が提供する生態系サービスの持続的な享受をねらうために提案した configuration（形状、構成、配置）の有効性や妥当性について、現地調査や実験によって、実証的に飛来数、採餌行動、そして食性を検証することは、もちろん必要である。

提案した七点の configuration は、シギ・チドリ類が提供する生態系サービスの持続的な享受を目標とする干潟生態系の保全や再生技術のうち、本研究結果と関連する点のみを議論している。しかしながら、たとえば、干潟形成や飛来の歴史（かつて干潟があった場所や、飛来数が多かった場所は、潜在的に保全・再生措置が成功する可能性が高い）（西川, 2012）や空間異質性（内部における生態系や景観の多様性）の確保（Armitage et al., 2007; Athearn et al., 2012）、維持管理（たとえば、バイオフィームをめぐる競合生物（巻貝など）の密度調整、背丈の高い植生の刈り取り、アオサ類の除去、微地形や堆積物粒径の調整）など、干潟の保全や再生にあたり考慮すべき点は数多くあることに留意する必要がある。

さらに、七点の configuration は、鳥類以外の生物がベースとなる干潟生態系の機能や、様々な生態系サービスとの調和を目指したものではないことに留意する必要がある。実際の維持管理においては、順応的管理のメインフレームである、明確な目標と期待されるアウトカムにもとづく、熟慮されたモニタリングスキームが重要である（山本・古谷編, 2007; 瀬戸編, 2009; Lyons et al., 2008）。特に、様々な生態系サービス間には二律背反の関係がみられることが少なくなく、一方のサービスを楽しむとすると他方のサービスが犠牲になる場合がある。そのようなときに、明確な目標とアウトカムについて、関係者間で入念に検討し、合意しておくことは非常に重要である。

(2012年7月31日受付)

謝辞

本研究の着想段階にあった2001年の時点では、鳥学、動物生態学、系統学、食物網理論などがまったく専門外であり、まさに新たな研究分野への挑戦であった。したがって、本研究の様々な段階において、数多くの各専門家の方々のご指導やご協力に支えられてきた。お世話になった以下の方々に、記憶にある限り時系列順に、深く感謝いたします（敬称略）。志村英雄氏、尾崎清明氏、風間崇宏氏、原田俊司氏、益子理氏、田村満氏、山岡洋子氏、

茂田良光氏, 金井裕氏, 高井則之氏, 赤石正廣氏, 河合尚男氏, Robert (Bob) W. Elner 氏, Ronald C. Ydenberg 氏, Robert W. Butler 氏, Dieta R. Hanson (Lund) 氏, Kimberley J. Mathot 氏, Andrea C. Pomeroy 氏, Caz Tayler 氏, Peter G. Beninger 氏, Priscilla Decottignies 氏, Garry Grigg 氏, Moira Lemon 氏, W. Eric Davies 氏, R. Will Stein 氏, John Y. Takekawa 氏, 天野一葉氏, 一見和彦氏, 天野一葉氏, 松尾武芳氏, 大館和広氏, 守屋年史氏, 植田陸之氏, 桑原和之氏, 石井正春氏, 高田博氏, 細谷淳氏, 天野達也氏, 奴賀俊光氏, 近藤倫生氏, 服部卓郎氏。また, 現地調査, 試料分析, データ解析では, 佐々真志氏, 渡部要一氏, 細川真也氏, 井上徹教氏, 小沼晋氏, 神尾光一郎氏, 栗木秀治氏, 桑江明子氏, 岩館有希氏, 吉川正美氏, 久保田泰世氏, 近藤匡行氏, 加島(大浦)乃梨氏, 図の作成では, 斎藤愛美氏にご協力いただき, 深く感謝いたします。山崎浩之氏と天野達也氏には, 本稿に対して有益なご助言をいただき, 深く感謝いたします。本研究は, 港湾空港技術研究所萌芽的研究, (独)日本学術振興会海外特別研究員, (独)日本学術振興会科研費若手研究(A)(課題番号:20681023, 研究代表者:桑江朝比呂)ならびに基盤研究(B)(課題番号:24370016, 研究代表者:桑江朝比呂)の助成により実施された。

参考文献

- Abreu, P. C., E. L. C. Ballester, C. Odebrecht, W. Wasielesky, R. O. Cavalli, W. Granéli, and A. M. Anesio (2007): Importance of biofilm as food source for shrimp (*Farfantepenaeus paulensis*) evaluated by stable isotopes ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$), *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 347, pp. 88–96.
- 天野一葉(2006): 干潟を利用する渡り鳥の現状, *地球環境*, 11, pp. 215–226.
- Amano, T., T. Szekely, K. Koyama, H. Amano, and W. J. Sutherland (2010): A framework for monitoring the status of populations: an example from wader populations in the East Asian-Australasian flyway, *Biol. Conserv.*, 143, pp. 2238–2247.
- 青山裕晃・今尾一正・鈴木輝明(1996): 干潟域の水質浄化機能, *海洋*, 28, pp. 178–188.
- Arakida, H., H. Mitsuhashi, M. Kamada, and K. Koyama (2011): Mapping the potential distribution of shorebirds in Japan: the importance of landscape-level coastal geomorphology, *Aquat. Conserv. Mar. Freshwat. Ecosyst.*, 21, pp. 553–563.
- 荒木田葉月(2012): シギ・チドリ類の生息地管理に向けた広域モニタリングの活用手法の開発, 徳島大学博士学位論文, 93 p.
- Armitage, A. R., S. M. Jensen, J. E. Yoon, and R. F. Ambrose (2007): Wintering shorebird assemblages and behavior in restored tidal wetlands in Southern California, *Restor. Ecol.*, 15, pp. 139–148.
- Athearn, N. D., J. Y. Takekawa, J. D. Bluso-Demers, J. M. Shinn, L. A. Brand, C. W. Robinson-Nilsen, and C. M. Strong (2012): Variability in habitat value of commercial salt production ponds: implications for waterbird management and tidal marsh restoration planning, *Hydrobiol.*, 697, pp. 139–155.
- Baker, M. A. (1979): Morphological correlates of habitat selection in a community of shorebirds (Charadriiformes), *Oikos*, 33, pp. 121–126.
- Baker, A. J., S. L. Pereira, and T. A. Paton (2007): Phylogenetic relationship and divergence times of Charadriiformes genera: multigene evidence for the Cretaceous origin of at least 14 clades of shorebirds, *Biol. Lett.*, 3, pp. 205–209.
- Baker, M. C., and A. E. M. Baker (1973): Niche relationships among six species of shorebirds on their wintering and breeding ranges, *Ecol. Monogr.*, 43, pp. 193–212.
- Baker, M. C. (1974): Foraging behavior of black-bellied plovers (*Pluvialis squatarola*), *Ecology*, 55, pp. 162–167.
- Backwell, P. R. Y., P. D. O'hara, and J. H. Christy (1998): Prey availability and selective foraging in shorebirds, *Anim. Behav.*, 55, pp. 1659–1667.
- Bamford, M. (1992): The impact of predation by humans on waders in the Asia-Australasian flyway: evidence from recovery of bands, *Stilt*, 20, pp. 38–40.
- Bascompte, J., and C. J. Melián (2005): Simple trophic modules for complex food webs, *Ecology*, 86, pp. 2868–2873.
- Bascompte, J. (2010): Structure and dynamics of ecological networks, *Science*, 329, pp. 765–766.
- Battin, T. J., L. A. Kaplan, J. D. Newbold, and C. M. E. Hansen (2003): Contributions of microbial biofilms to ecosystem processes in stream mesocosms, *Nature*, 426, pp. 439–442.
- Bautista, L. M., J. Tinbergen, and A. Kacelnik (2001): To walk or to fly? How birds choose among foraging

- modes, Proc. Natl Acad. Sci. USA, 98, pp. 1089–1094.
- Berger-Tal, O., T. Polak, A. Oron, Y. Lubin, B. P. Kotler, and D. Saltz (2011): Intergrating animal behavior and conservation biology: a conceptual framework, Behav. Ecol., 22, pp. 236–239.
- Bocher, P., T. Piersma, A. Dekinga, C. Kraan, M. G. Yates, T. Guyot, E. O. Folmer, and G. Radenac (2007): Site- and species-specific distribution patterns of molluscs at five intertidal soft-sediment areas in northwest Europe during a single winter, Mar. Biol., 151, pp. 577–594.
- Brusati, E. D., P. J. DuBow, and T. E. Lacher, Jr. (2001): Comparing ecological functions of natural and created wetlands for shorebirds in Texas, Waterbirds, 24, pp. 371–380.
- Bukovinszky, T., F. J. F. van Veen, Y. Jongema, and M. Dicke (2008): Direct and indirect effects of resource quality on food web structure, Science, 319, pp. 804–807.
- Burnham, K. P., and D. R. Anderson (2002): Model Selection and Multimodel Inference: a Practical Information-Theoretic Approach, Springer, New York, 488 p.
- Burton, P. J. K. (1974): Feeding and the Feeding Apparatus in Waders, British Museum of Natural History, London, 150 p.
- Butler, R. W., G. W. Kaiser, and G. E. J. Smith (1987): Migration chronology, length of stay, sex ratio, and weight of Western Sandpipers, (*Calidris mauri*) on the south coast of British Columbia. J. Field Ornithol. 58, pp. 103–111.
- Butler, R. W. (1992): Abundance, distribution and conservation of birds in the vicinity of Boundary Bay, British Columbia, Technical Report Series No. 155, Pacific and Yukon Region, Canadian Wildlife Service, Environment Canada, 132 p.
- Byrnes, J. E., P. L. Reynolds, and J. J. Stachowicz (2007): Invasions and extinctions reshape coastal marine food webs, PLoS ONE, 2, e295.
- Carnicer, J., P. Jordano, and C. Melián (2009): The temporal dynamics of resource use by frugivorous birds: a network approach, Ecology, 90, pp. 1958–1970.
- Castro, G., N. Stoyan, and J. P. Myers (1989): Assimilation efficiency in birds - a function of taxon or food type, Comp. Biochem. Physiol., 92A, pp. 271–278.
- Castro, G., J. P. Myers, and R. E. Ricklefs (1992): Ecology and energetics of Sanderlings migrating to four latitudes, Ecology, 73, pp. 833–844.
- Cattin, M. F., L. F. Bersier, C. Banasek-Richter, M. Baltensperger, and J. P. Gabriel (2004): Phylogenetic constraints and adaptation explain food-webs structure, Nature, 427, 835–839.
- Characklis, W. G., and K. C. Marshall (1990): Biofilms, Wiley, 816 p.
- 千葉県土木部・千葉県企業庁 (1998) : 環境の補足調査によって把握した「市川二期地区・京葉港二期地区計画に係る環境の現況について」(要約版), (財)千葉県環境財団, 336 p.
- Clauset, A., C. Moore, and M. E. J. Newman (2008). Hierarchical structure and the prediction of missing links in networks, Nature, 453, pp. 98–101.
- Cloern, J. E., E. A. Canuel, and D. Harris (2002): Stable carbon and nitrogen isotope composition of aquatic and terrestrial plants of the San Francisco Bay estuarine system, Limnol. Oceanogr., 47, pp. 713–729.
- Colwell, M. A. (2010): Shorebird Ecology, Conservation, and Management, University of California Press, 328 p.
- Crawley, M. J. (2005): Statistics: An introduction using R, John Wiley & Sons, West Sussex, 327 p.
- Davenport, A. G. (1961): The spectrum of horizontal gustiness near the ground in high winds, Quart. J. Roy. Meteorol. Soc., 87, pp. 194–221.
- Deschênes J. G. Desrosiers, J. Ferron, R. Cloutier, and G. Stora (2005): Environmental influence on activity levels and behavioural allocation in the polychaete *Nereis virens* (Sars), J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 317, pp. 203–212.
- de Jonge, V. N. (1980): Fluctuations in the organic carbon to chlorophyll *a* ratios for estuarine benthic diatom populations, Mar. Ecol. Prog. Ser., 2, pp. 345–353.
- de Jonge, V. N., and J. E. E. van Beusekom (1995): Wind- and tide-induced resuspension of sediment and microphytobenthos from tidal flats in the Ems estuary, Limnol. Oceanogr., 40, pp. 766–778.
- del Hoyo, J., Elliott, A. & Sargatal, J. (1996): Handbook of the Birds of the World Vol. 3 Hoatzin to Auks, Lynx Edicions, 821 p.

- Dierschke, V., J. Kube, and H. Rippe (1999): Feeding ecology of dunlins *Calidris alpina* staging in the southern Baltic Sea, 2. Spatial and temporal variations in the harvestable fraction of their favourite prey *Hediste diversicolor*, J. Sea Res., pp. 42, 65–82.
- Dietz, M.W., B. Spaans, A. Dekinga, M. Klaassen, H. Korthals, C. van Leeuwen, and T. Piersma (2010): Do red knots (*Calidris canutus islandica*) routinely skip Iceland during southward migration?, Condor, 112, pp. 48–55.
- Duffy, J. E. (2003): Biodiversity loss, trophic skew and ecosystem functioning, Ecol. Lett., 6, pp. 680–687.
- Durell, S. E. A. L. V. D. (2000): Individual feeding specialisation in shorebirds: population consequences and conservation implications, Biol. Rev., 75, pp. 503–518.
- Elnor, R. W., R. P. G. Beninger, D. L. Jackson, and T. M. Potter (2005): Evidence of a new feeding mode in Western Sandpiper (*Calidris mauri*) and Dunlin (*Calidris alpina*) based on bill and tongue morphology and ultrastructure, Mar. Biol., 146, pp. 1223–1234.
- Esselink, P. and L. Zwarts (1989): Seasonal trend in burrow depth and tidal variation in feeding activity of *Nereis diversicolor*, Mar. Ecol. Prog. Ser., 56, pp. 243–254.
- Estes, J. A., J. Terborgh, J. S. Brashares, M. E. Power, J. Berger, W. J. Bond, S. R. Carpenter, T. E. Essington, R. D. Holt, J. B. C. Jackson, R. J. Marquis, L. Oksanen, T. Oksanen, R. T. Paine, E. K. Pickett, W. J. Ripple, S. A. Sandin, M. Scheffer, T. W. Schoener, J. B. Shurin, A. R. E. Sinclair, M. E. Soulé, R. Virtanen, and D. A. Wardle (2011): Trophic downgrading of planet earth, Science, 333, pp. 301–306.
- Estrella, S. M., J. A. Maser, and A. Pérez-Hurtado (2007): Small-prey profitability: field analysis of shorebirds' use of surface tension of water to transport prey, Auk, 124, pp. 1244–1253.
- Evans Ogden, L. J., K. A. Hobson, D. B. Lank, and S. Bittman (2005): Stable isotope analysis reveals that agricultural habitat provides an important dietary component for nonbreeding dunlin, Avi. Conserv. Ecol., 1(1), 3 URL: <http://www.ace-eco.org/vol1/iss1/art3/>
- Evans, P. R. (1979): Adaptations shown by foraging shorebirds to cyclical variations in the activity and availability of their intertidal invertebrate prey. In: Naylor E., and R. G. Hartnoll (eds) Cyclic Phenomena in Marine Plants and Animals, Pergamon, Oxford, pp. 357–366.
- Evans, P. R., J. D. Goss-Custard, and W. G. Hale (1984): Coastal Waders and Wildfowl in Winter, Cambridge University Press, 342 p.
- Falcão, M., and C. Vale (1990): Study of the Ria Formosa ecosystem: benthic nutrient remineralization and tidal variability of nutrients in the water, Hydrobiol., 207, pp. 137–146.
- Fausch, K. D., S. Nakano, and S. Kitano (1997): Experimentally induced foraging mode shift by sympatric charrs in a Japanese mountain stream, Behav. Ecol., 8, pp. 414–420.
- Food and Agricultural Organization of the United Nations (FAO) (2007): The World's Mangroves 1980–2005. FAO Forestry Paper 153. FAO of the United Nations, Rome, Italy, 75 p.
- Freckleton, R. P., P. H. Harvey, and M. Pagel (2002): Phylogenetic analysis and comparative data: a test and review of evidence, Am. Nat., 160, pp. 712–726.
- Fry, B. (2006): Stable Isotope Ecology, Springer, 308 p.
- Fujioka, M., J. W. Armacost Jr., H. Yoshida, and T. Maeda (2001): Value of fallow farmlands as summer habitats for waterbirds in a Japanese rural area, Ecol. Res., 16, pp. 555–567.
- Gerritsen, A. F. C., and T. M. van Heezik (1985): Substrate preference and substrate related foraging behaviour in three *Calidris* species, Neth. J. Zool., 35, pp. 671–692.
- Gherardi, F., and S. Russo (2001): Burrowing activity in the sand-bubbler crab, *Dotilla fenestrata* (Crustacea, Ocypodidae), inhabiting a mangrove swamp in Kenya, J. Zool., 253, pp. 211–223.
- Gillings, S., P. W. Atkinson, S. L. Bardsley, N. A. Clark, S. E. Love, R. A. Robinson, R. A. Stillman, and R. G. Weber (2007): Shorebird predation of horseshoe crab eggs in Delaware Bay: species contrasts and availability constraints, J. Anim. Ecol., 76, pp. 503–514.
- Gonzalez, P. M., T. Piersma, and Y. Verkuil (1996): Food, feeding and refuelling of Red knots during

- northward migration at San Antonio Oeste, Rio Negro, Argentina, *J. Field Ornithol.*, 67, pp. 575–591.
- Goss-Custard, J. D. (1970): The responses of redshank (*Tringa totanus* (L.)) to spatial variations in the density of their prey, *J. Anim. Ecol.*, 39, pp. 91–113.
- Goss-Custard, J. D. (1977): The energetics of prey selection by redshank, *Tringa totanus* (L.), in relation to prey density, *J. Anim. Ecol.*, 46, pp. 1–19.
- Goss-Custard, J. D., and Durell, S. E. A. L. V. D. (1987): Age-related effects in oystercatchers, *Haematopus ostralegus*, feeding on mussels, *Mytilus edulis*. III. The effect of interference on overall intake rate, *J. Anim. Ecol.*, 56, pp. 549–558.
- Grant, J. (1984): Sediment microtopography and shorebird foraging, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 19, pp. 293–296.
- Gratto-Trevor, C., R. I. G. Morrison, B. Collins, J. Rausch, M. Drever, and V. Johnston (2011): Trends in Canadian shorebirds. Canadian Biodiversity: Ecosystem Status and Trends 2010, Technical Thematic Report No. 13. Canadian Councils of Resource Ministers. Ottawa, 32 p.
- Gutiérrez, N. L., R. Hilborn, and O. Defeo (2011): Leadership, social capital and incentives promote successful fisheries, *Nature*, 470, pp. 386–389.
- Halpern, B. S., S. Walbridge, K. A. Selkoe, C. V. Kappel, F. Micheli, C. D'Agrosa, J. F. Bruno, K. S. Casey, C. Ebert, H. E. Fox, R. Fujita, D. Heinemann, H. S. Lenihan, E. M. P. Madin, M. T. Perry, E. R. Selig, M. Spalding, R. Steneck, and R. Watson (2008): A global map of human impacts on marine ecosystems, *Science*, 319, pp. 948–952.
- Harrison, J. G. (1964): Tongue, In Thomson, A. L. (ed), *A New Dictionary of Birds*, Nelson, London, pp. 825–827.
- Helfman, G. S., and D. L. Winkelman (1991): Energy trade-offs and foraging mode choice in American eels, *Ecology*, 72, pp. 310–318.
- Hicklin, P. W. and P. C. Smith (1984): Selection of foraging sites and invertebrate prey by migrant Semipalmated Sandpipers, *Calidris pusilla* (Pallas), in Minas Basin, Bay of Fundy, *Can. J. Zool.*, 62, pp. 2201–2210.
- Hiwatari, T., K. Kohata, and A. Iijima (2002): Nitrogen budget of the bivalve *Mactra veneriformis*, and its significance in benthic–pelagic systems in the Sanbanse Area of Tokyo Bay, *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 55, pp. 299–308.
- Hryciw, R. D., and C. H. Dowding (1987): Cone penetration of partially saturated sands, *Geotech. Test. J.*, 10, pp. 135–141.
- Hugie, D. M. (2004): A waiting game between the black-bellied plover and its fiddler crab prey, *Anim. Behav.*, 67, pp. 823–831.
- Hurvich, C. M., and Tsai, C. L. (1989): Regression and time series model selection in small samples, *Biometrika*, 76, pp. 297–307.
- 一見和彦・濱口佳奈子・山本昭憲・多田邦尚・門谷茂 (2011): 新川・春日川河口干潟 (瀬戸内海備讃瀬戸) におけるリンの収支, *沿岸海洋研究*, 48, pp. 167–178.
- 生田和正・日向野純也・桑原久実・辻本哲郎 (2009): 水産学シリーズ 161 アサリと流域圏環境 – 伊勢湾・三河湾での事例を中心として –, 恒星社厚生閣, 162 p.
- Ings, T.C., J. M. Montoya, J. Bascompte, N. Blüthgen, L. Brown, C. F. Dormann, F. Edwards, D. Figueroa, U. Jacob, J. I. Jones, R. B. Lauridsen, M. E. Ledger, H. M. Lewis, J. M. Olesen, F.J. F. van Veen, P. H. Warren, and G. Woodward (2009): Ecological networks – beyond food webs, *J. Anim. Ecol.*, 78, pp. 253–269.
- Iwamatsu, S., A. Suzuki, and M. Sato (2007): Nereidid polychaetes as the major diet of migratory shorebirds on the estuarine tidal flats at Fujimae-Higata in Japan, *Zool. Sci.*, 24, pp. 676–685.
- Jesus, B., V. Brotas, L. Ribeiro, C. R. Mendes, P. Cartaxana, and D. M. Paterson (2009): Adaptations of microphytobenthos assemblages to sediment type and tidal position, *Cont. Shelf Res.*, 29, pp. 1624–1634.
- Johnson, C. N., J. L. Isaac, and D. O. Fisher (2007): Rarity of a top predator triggers continent-wide collapse of mammal prey: dingoes and marsupials in Australia, *Proc. Roy. Soc. B*, 274, pp. 341–346.
- Kalejta, B. (1993): Intense predation cannot always be detected experimentally: a case study of shorebird predation on nereid polychaetes in South Africa, *Neth. J. Sea Res.*, 31, pp. 385–393.
- Kalejta B, and Hockey PAR (1994): Distribution of shorebirds at the Berg River estuary, South Africa, in relation to foraging mode, food supply and environmental features, *Ibis*, 136, pp. 33–239.
- 環境庁 (1998): 藤前干潟における干潟改変に対する見解

- について (中間とりまとめ) .
- 環境省 (2009 ~ 2012) : モニタリングサイト 1000 シギ・チドリ類調査速報, 環境省自然環境局生物多様性センター .
- 環境省 (2011a) : 環境白書・循環型社会白書・生物多様性白書, 454 p.
- 木村賢史・西村 修・太田祐司・三嶋義人・柴田則夫・稲森悠平・須藤隆一 (2002) : 人工海浜再生後の魚類, 鳥類, 水辺植生の遷移に関する研究, 土木学会論文集, No. 720/VII-25, pp. 15-25.
- 児玉真史・松永信博・水田健太郎 (2000) : 干潟底泥・海水間の栄養塩フラックスに関する現地観測, 海岸工学論文集, 47, pp. 1126-1130.
- 栗原康 (1980) : 干潟は生きている, 岩波新書, 219 p.
- Kondoh, M. (2003): Foraging adaptation and the relationship between food-web complexity and stability, *Science*, 299, pp. 1388-1391.
- Kondoh, M. (2008): Building trophic modules into a persistent food web, *Proc. Natl Acad. Sci. USA*, 105, pp. 16631-16635.
- Kuwae, T., Y. Hosokawa, and N. Eguchi (1998): Dissolved inorganic nitrogen cycling in Banzu intertidal sandflat, Japan, *Mangrov. Salt Marsh.*, 2, pp. 167-175.
- Kuwae, T. (2001): Biogeochemical Roles of Benthic Microorganisms in Intertidal Sandflats, Ph.D. dissertation, Kyoto University, 93 p.
- Kuwae, T., E. Kibe, and Y. Nakamura (2003): Effect of emersion and immersion on the porewater nutrient dynamics of an intertidal sandflat in Tokyo Bay, *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 57, pp. 929-940.
- 桑江朝比呂・河合尚男・赤石正廣・山口良永 (2003) : 三河湾の再生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, pp. 1256-1260.
- 桑江朝比呂・三好英一・小沼晋・井上徹教・中村由行 (2004) : 干潟再生の可能性と干潟生態系の環境変化に対する応答 - 干潟実験施設を用いた長期実験 -, 港湾空港技術研究所報告, 43 巻, pp. 21-48.
- 桑江朝比呂 (2005) : 造成された干潟生態系の発達過程と自律安定性, 土木学会論文集 No.790/ VII - 35: pp. 25-34.
- Kuwae, T., K. Kamio, T. Inoue, E. Miyoshi, Y. Uchiyama (2006): Oxygen exchange flux between sediment and water in an intertidal sandflat, measured in situ by the eddy-correlation method, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 307, pp. 59-68.
- Kuwae, T. (2007): Diurnal and nocturnal feeding rate in Kentish plovers *Charadrius alexandrinus* on an intertidal flat as recorded by telescopic video systems, *Mar. Biol.*, 151, pp. 663-673.
- Kuwae, T., P. G. Beninger, P. Decottignies, K. J. Mathot, D. R. Lund, and R. W. Elner (2008): Biofilm grazing in a higher vertebrate: the Western Sandpiper *Calidris mauri*, *Ecology*, 89, pp. 599-606.
- 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, pp. 85-96, 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, 165 p.
- Kuwae, T., E. Miyoshi, S. Sassa and Y. Watabe (2010): Foraging mode shift in varying environmental conditions by dunlin *Calidris alpina*, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, Vol. 406, pp. 281-289.
- Kuwae, T., E. Miyoshi, S. Hosokawa, K. Ichimi, J. Hosoya, T. Amano, T. Moriya, M. Kondoh, R. C. Ydenberg, and R. W. Elner (2012): Variable and complex food web structures revealed by exploring missing trophic links between birds and biofilm, *Ecol. Lett.*, 15, pp. 347-356.
- 桑江朝比呂・三好英一 (2012) : 小型シギ類における未知の餌の探究を通じた干潟生態系の再生, 土木学会論文集, B2-68 (海岸工学), pp. I1176-I1180.
- 桑原和之 (1991) : 千葉県谷津干潟におけるチドリ科メダイチドリ *Charadrius mongolus* の食性, 千葉中央博自然誌研究報告, 1, pp. 29-31.
- 桑原和之 (1996) : 千葉県谷津干潟におけるチドリ科ダイゼン *Pluvialis squatarola* (Linnaeus) の採食行動と食性, 我孫子市鳥の博物館調査研究報告, 5, pp. 125-140.
- Last, K. S., and P. J. W. Olive (1999): Photoperiodic control of growth and segment proliferation by *Nereis (Neanthes) virens* in relation to state of maturity and season, *Mar. Biol.*, 134, pp. 191-199.
- Last, K. S., and P. J. W. Olive (2004): Interaction between photoperiod and an endogenous seasonal factor in influencing the diel locomotor activity of the benthic polychaete *Nereis virens* Sars, *Biol. Bull.*, 206, pp. 103-112.
- 李正奎・西嶋渉・向井徹雄・滝本和人・清木徹・平岡喜代典・岡田光正 (1998) : 自然および人工干潟の有機物浄化

- 能の定量化と広島湾の浄化に果たす役割, 水環境学会誌, 21, pp. 149–156.
- Lindell, C. A. (2008): The Value of Animal Behavior in Evaluations of Restoration Success, *Restor. Ecol.*, 16, pp. 197–203.
- Lister, B. C., and A. G. Aguayo (1992): Seasonality, predation, and the behaviour of a tropical mainland anole, *J. Anim. Ecol.*, 61, pp. 717–733.
- Lorenzen, C. J. (1967): Determination of chlorophyll and pheo-pigments: spectrophotometric equations, *Limnol. Oceanogr.*, 12, pp. 343–346.
- Lotze, H. K., H. S. Lenihan, B. J. Bourque, R. H. Bradbury, R. G. Cooke, M. C. Kay, S. M. Kidwell, M. X. Kirby, C. H. Peterson, and J. B. C. Jackson. 2006. Depletion, degradation, and recovery potential of estuaries and coastal seas, *Science*, 312, pp. 1806–1809.
- Lourenço, P. M., J. P. Granadeiro, and J. M. Palmeirim (2005): Importance of drainage channels for waders foraging on tidal flats: relevance for the management of estuarine wetlands, *J. Appl. Ecol.*, 42, pp. 477–486.
- Luckenbach, M. W. (1984): Biogenic structure and foraging by five species of shorebirds (Charadrii), *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 19, pp. 691–696.
- Lyons, J. E., M. C. Runge, H. P. Laskowski, and W. L. Kendall (2008): Monitoring in the context of structured decision-making and adaptive management, *J. Wildlife Management*, 72, 1683–1692.
- Magni, P., S. Montani, C. Takada, and H. Tsutsumi (2000): Temporal scaling and relevance of bivalve nutrient excretion on a tidal flat of the Seto Inland Sea, Japan, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 198, pp. 139–155.
- Mantoura, R. F. C., and C. A. Llewellyn (1983): The rapid determination of algal chlorophyll and carotenoid pigments and their breakdown products in natural waters by reverse-phase high-performance liquid chromatography, *Anal. Chim. Acta*, 151, pp. 297–314.
- Mathot, K. J., D. R. Lund, and R. W. Elner (2010): Sediment in stomach contents of Western Sandpipers and Dunlin provide evidence of biofilm feeding, *Waterbird*, 33, pp. 300–306.
- McCann, K. S., J. B. Rasmussen, and J. Umbanhowar (2005): The dynamics of spatially coupled food webs, *Ecol. Lett.*, 8, pp. 513–523.
- McCann, K., and A. Hastings (1997): Re-evaluating the omnivory-stability relationship in food webs, *Proc. R. Soc. Lond. B*, 264, pp. 1249–1254.
- McLelland, J. (1979): Digestive system. In King, A.S., and J. McLelland (eds) *Form and Function in Birds*, Vol. 1, Academic Press, London, pp. 69–90.
- McNeil, R., P. Drapeau, and J. D. Goss-Custard (1992): The occurrence and adaptive significance of nocturnal habits in waterfowl, *Biol. Rev.*, 67, pp. 381–419.
- Mélédér, V., L. Barillé, P. Launeau, V. Carrère, and Y. Rincé (2003): Spectrometric constraint in analysis of benthic diatom biomass using monospecific cultures, *Remote Sens. Environ.*, 30, pp. 386–400.
- Mercier, F. M., and Gaskin, D. E. (1985): Feeding ecology of migrating Red-necked Phalaropes (*Phalaropus lobatus*) in the Quoddy region, New Brunswick, Canada, *Can. J. Zool.*, 63, pp. 1062–1067.
- Millennium Ecosystem Assessment and World Resources Institute (2005): *Ecosystems and Human Well-being: General Synthesis*, Island Press, 160 p.
- Mitter, C., B. Farrel, and B. Wiegmann (1988): The phylogenetic study of adaptive zones: has phytophagy promoted insect diversification?, *Am. Nat.*, 132, pp. 107–128.
- Minagawa, M., and E. Wada (1984): Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age, *Geochim. Cosmochim. Acta*, 48, pp. 1135–1140.
- 南川雅男・吉岡崇仁 (2006) : 生物地球化学, 倍風館, 171 p.
- Montani, S., P. Magni, M. Shimamoto, N. Abe, and K. Okutani (1998): The effect of a tidal cycle on the dynamics of nutrients in a tidal estuary in the Seto Inland Sea, Japan, *J. Oceanogr.*, 54, pp. 65–76.
- Montoya, J. M., S. L. Pimm, and R. V. Solé (2006): Ecological networks and their fragility, *Nature*, 442, pp. 259–264.
- Moreno-Mateos, D., M. E. Power, F. A. Comín, and R. Yockteng (2012): Structural and functional loss in restored wetland ecosystems, *PLoS Biol.*, 10, e1001247.
- 森田美穂・金井裕・植田睦之・成末雅恵・小坂正俊・梶希代美 (1997) : 東京湾における底生生物の生息量と生息する鳥類との関係, *Strix*, 15, pp. 63–68.
- Mouritsen, K. N., and K. T. Jensen (1992): Choice of

- microhabitat in tactile foraging dunlin *Calidris alpina*: the importance of sediment penetrability, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 85, pp. 1-8.
- Mouritsen, K. N. (1994): Day and night feeding in Dunlins *Calidris alpina*: choice of habitat, foraging technique and prey, *J. Avian Biol.*, 25, pp. 55-62.
- Myers, J. P., S. L. Williams, and F. A. Pitelka (1980): An experimental analysis of prey availability for sanderlings (Aves: Scolopacidae) feeding on sandy beach crustaceans, *Can. J. Zool.*, 58, pp. 1564-1574.
- 中村充・石川公敏編 (2007) : 環境配慮・地域特性を生かした干潟造成法, 恒星社厚生閣, 140 p.
- 名古屋市・名古屋港管理組合 (1999) : 庄内川, 新川及び日光川河口に広がる干潟 - その機能と地形特性 -, 168 p.
- Natuhara, Y., M. Kitano, K. Goto, T. Tsuchinaga, C. Imai, K. Tsuruho, and H. Takada (2005): Creation and adaptive management of a wild bird habitat on reclaimed land in Osaka Port, *Landscape Urban Planning*, 70, pp. 283-290.
- Nebel, S., and G. J. Thompson (2005): Foraging behaviour of western sandpipers changes with sediment temperature: implications for their hemispheric distribution, *Ecol. Res.*, 20, pp. 503-507.
- Nuka, T., C. P. Norman, K. Kuwabara, and T. Miyazaki (2005): Feeding behavior and effect of prey availability on Sanderling *Calidris alba* distribution on Kujukuri Beach, *Ornithol. Sci.*, 4, pp. 139-146.
- 西川雄太 (2011) : 水田を利用するシギ・チドリ類の景観スケールでの生息環境選択. 東京大学農学部卒業論文, 14p.
- 西村大司・岡島正彦・加藤英紀・風間崇宏 (2002) : 浚渫土を用いた干潟再生による環境改善効果について, *海洋開発論文集*, 18, pp. 25-30.
- Norberg, R. A. (1977): An ecological theory on foraging time and energetics and choice of optimal food-searching method, *J. Anim. Ecol.*, 46, pp. 511-529.
- Ntiemoa-Baidu, Y., T. Piersma, P. Wiersma, M. Poot, P. Battley, and C. Gordon (1998): Water depth selection, daily feeding routines and diets of waterbirds in coastal lagoons in Ghana, *Ibis*, 140, pp. 89-103.
- O'Connell, T. J., L. E. Jackson, and R. P. Brooks (2000): Bird guilds as indicators of indication of ecological condition in central Appalachians, *Ecol. Appl.*, 10, pp. 1706-1720.
- 岡崎知治 (2002) 人工干潟は渡り鳥の餌場として機能しているか-天然干潟との比較-, 北海道大学水産学部卒業論文, 24 p.
- Orth, R. J., T. J. B. Carruthers, W. C. Dennison, C. M. Duarte, J. W. Fourqurean, K. L. Heck Jr., A. R. Hughes, S. Olyarnik, S. L. Williams, G. A. Kendrick, W. J. Kenworthy, F. T. Short, and M. Waycott (2006): A global crisis for seagrass ecosystems, *BioSci.*, 56, pp. 987-996.
- Orvain, F., S. Lefebvre, J. Montepini, M. Sébire, A. Gangnery, and B. Sylvand (2012): Spatial and temporal interaction between sediment and microphytobenthos in a temperate estuarine macro-intertidal bay, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 458, pp. 53-68.
- Otani, S., Y. Kozuki, R. Yamanaka, H. Sasaoka, T. Ishiyama, Y. Okitsu, H. Sakai, and Y. Fujiki (2010): The role of crabs (*Macrophthalmus japonicus*) burrows on organic carbon cycle in estuarine tidal flat, Japan, *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 86, pp. 434-440.
- Orvain, F., S. Lefebvre, J. Montepini, M. Sébire, A. Gangnery, and B. Sylvand (2012): Spatial and temporal interaction between sediment and microphytobenthos in a temperate estuarine macro-intertidal bay, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 458, pp. 53-68.
- Owens, I. P. F., P. M. Bennett, and P. H. Harvey (1999): Species richness among birds: body size, life history, sexual selection or ecology?, *Proc. R. Soc. Ser. B.*, 266, pp. 933-939.
- Parsons, A. J., J. A. Newman, P. D. Penning, A. Harvey, and R. J. Orr (1994): Diet preference of sheep: effect of recent diet, physiological state, and species abundance, *J. Anim. Ecol.*, 63, pp. 465-478.
- Pawar, S., A. I. Dell, and V. M. Savage (2012): Dimensionality of consumer search space drives trophic interaction strength, *Nature*, 486, pp. 485-489.
- Paulson, D. R. (1993): Shorebirds of the Pacific Northwest, University of Washington Press, 361 p.
- Petchey, O. L., A. P. Beckerman, J. O. Riede, and P. H. Warren (2008): Size, foraging, and food web structure, *Proc. Natl Acad. Sci. USA*, 105, pp. 4191-4196.
- Phillips, D. L., and J. W. Gregg (2001): Uncertainty in source partitioning using stable isotopes, *Oecologia*, 127, pp. 171-179.

- Pienkowski, M. W. (1983a): Changes in the foraging pattern of plovers in relation to environmental factors, *Anim. Behav.* 31, pp. 244–264.
- Pienkowski, M. W. (1983b): The effects of environmental conditions on feeding rates and prey-selection of shore plovers, *Ornis Scandinavica*, 14, pp. 227–238.
- Pienkowski, M. W. (1983c): Surface activity of some intertidal invertebrates in relation to temperature and the foraging behaviour of their shorebird predators, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 11, pp. 141–150.
- Piersma, T. (1987): Production by intertidal benthic animals and limits to their predation by shorebirds: a heuristic model, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 38, pp. 187–196.
- Piersma, T., and J. A. van Gils (2011): *The Flexible Phenotype*, Oxford University Press, 238 p.
- Pimm, S. L., J. H. Lawton, and J. E. Cohen (1991): Food web patterns and their consequences, *Nature*, 350, pp. 669–674.
- Pomeroy, A. C., R. W. Butler, and R. C. Ydenberg (2006): Experimental evidence that migrants adjust usage at a stopover site to trade off food and danger, *Behav. Ecol.*, 17, pp. 1041–1045.
- Post, D. M. (2002): Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions, *Ecology*, 83, pp. 703–718.
- Prater, A. J., J. H. Marchant, and J. Vuorinen (1977): *Guide to the Identification and Ageing of Holarctic waders*, British Trust for Ornithology, Tring, UK, 168 p.
- Purvis, A., J. L. Gittleman, G. Cowlishaw, and G. M. Mace (2000): Predicting extinction risk in declining species, *Proc. Roy. Soc. B*, 267, pp. 1947–1952.
- Quammen, M. L. (1982): Influence of subtle substrate differences on feeding by shorebirds on intertidal mudflats, *Mar. Biol.*, 71, pp. 339–343.
- Quinn, J. T., and D. J. Hamilton (2012): Variation in diet of Semipalmated Sandpipers (*Calidris pusilla*) during stopover in the upper Bay of Fundy, Canada, *Can. J. Zool.*, 90, pp. 1181–1190.
- Raubenheimer, D., S. J. Simpson (1997): Integrative models of nutrient balancing: application to insects and vertebrates, *Nutr. Res. Rev.* 10, pp. 151–179.
- Redfield, A. C. (1932): On the proportions of organic derivations in seawater and their relation to the composition of plankton, in R. J. Daniel (ed), *James Johnson Memorial Volume*, University Press of Liverpool, pp. 177–192.
- Reeder W. G. (1951): Stomach analysis of a group of shorebirds, *Condor*, 53, pp. 43–45.
- R Development Core Team (2005, 2011): *R: A Language and Environment for Statistical Computing* (R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2011). ISBN:3-900051-07-0, URL. <<http://www.R-project.org>>.
- Reise, K. (1985): *Tidal Flat Ecology*, Springer-Verlag, 191 p.
- Robert, M., and R. McNeil (1989): Comparative day and night feeding strategies of shorebird species in a tropical environment., *Ibis*, 131, pp. 69–79.
- Rojas de Azuaje, L. M., S. Tai, and R. McNeil (1993): Comparison of rod/cone ratio in three species of shorebirds having different nocturnal foraging strategies, *Auk*, 110, pp. 141–145.
- Rojas de Azuaje, L. M., R. McNeil, T. Cabana, and P. Lachapelle (1999): Diurnal and nocturnal visual capabilities in shorebirds as a function of their feeding strategies., *Brain Behav. Evol.*, 53, pp. 29–43.
- Rooney, N., K. McCann, G. Gellner, and J. C. Moore (2006): Structural asymmetry and the stability of diverse food webs, *Nature*, 442, pp. 265–269.
- Rubega, M. A. and B. S. Obst (1993): Surface-tension feeding in phalaropes: discovery of a novel feeding mechanism, *Auk*, 110, pp. 169–178.
- Sakamaki, T. and O. Nishimura (2007): Physical control of sediment carbon content in an estuarine tidal flat system (Nanakita River, Japan): a mechanistic case study, *Estur. Coast Shelf Sci.* 73, pp. 781–791.
- 佐久間保彦 (2012) : 水田・蓮田帯を対象とした小スケールでのシギ・チドリ類の採食地選択, 東京大学農学部卒業論文, 17 p.
- Sassa, S., and Y. Watabe (2007): Role of suction dynamics in evolution of intertidal sandy flats: field evidence, experiments, and theoretical model., *J. Geophys. Res.*, 112, F01003, DOI:10.1029/2006JF000575
- Sassa, S., and Y. Watabe (2008): Threshold, optimum and critical geoenvironmental conditions for burrowing activity of sand bubbler crab, *Scopimera globosa*, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 354, pp. 191–199.
- 生態系工学研究会編 (2009) : 大阪湾 - 環境の変遷と創造,

- 恒星社厚生閣, 137 p.
- 瀬戸雅文編 (2009): 市民参加による浅場の順応的管理, 水産学シリーズ 162, 恒星社厚生閣, 160 p.
- Schluter, D. (2000): *The Ecology of Adaptive Radiation*, Oxford University Press, 296 p.
- 小路淳・堀正和・山下洋編 (2011): 水産学シリーズ 169 浅海域の生態系サービス, 恒星社厚生閣, 150 p.
- Skagen, S. K., and H. D. Oman (1996): Dietary flexibility of shorebirds in the Western Hemisphere, *Can. Field Nat.*, 110, pp. 419-444.
- Sponheimer, M., T. Robinson, L. Ayliffe, B. Passey, B. Roeder, L. Shipley, E. Lopez, T. Cerling, D. Dearing, and J. Ehleringer (2003): An experimental study of carbon-isotope fractionation between diet, hair, and feces of mammalian herbivores, *Can. J. Zool.*, 81, pp. 871-876.
- Stephens, D. W., and J. R. Krebs (1986): *Foraging Theory*, Princeton University Press, New Jersey, 247 p.
- Stephens, D. W., J. S. Brown, and R. C. Ydenberg (2007): *Foraging*, University of Chicago Press, 608 p.
- 水産庁 (2008): 干潟生産力改善のためのガイドライン, 206 p.
- Sutherland, T. F., P. C. F. Shepherd, and R. W. Elnor (2000): Predation on meiofaunal and macrofaunal invertebrates by western sandpipers (*Calidris mauri*): evidence for dual foraging modes, *Mar. Biol.*, 137, pp. 983-993.
- Swynnerton, G. H., and E. B. Worthington (1940): Notes on the food of fish in Haweswater (Westmorland), *J. Anim. Ecol.*, 9, pp. 183-187.
- Taft, O. W., M. A. Colwell, C. R. Isola, and R. J. Safran (2002): Waterbird response to experimental drawdown: implications for multispecies management of wetland mosaics, *J. Appl. Ecol.*, 39, pp. 987-1001.
- Thomas, G. H., M. A. Wills, and T. Székely (2004): A supertree approach to shorebird phylogeny, *BMC Evol. Biol.*, 4, pp. 28.
- Thomas, R. J., T. Székely, R. F. Powell, and I. C. Cuthill (2006): Eye size, foraging methods and the timing of foraging in shorebirds, *Funct. Ecol.*, 20, 157-165.
- Tieleman, B. I., and J. B. Williams (2000): The adjustment of avian metabolic rates and water fluxes to desert environments, *Physiol. Biochem. Zool.*, 73, pp. 461-479.
- Turpie, J. K., and P. A. R. Hockey (1993): Comparative diurnal and nocturnal foraging behaviour and energy intake of premigratory Grey Plovers *Pluvialis squatarola* and Whimbrels *Numenius phaeopus* in South Africa, *Ibis*, 135, pp. 156-165.
- 海の自然再生ワーキンググループ (2003): 海の自然再生ハンドブック 第2巻干潟編, 国土交通省港湾局監修, ぎょうせい, 138 p.
- 海の自然再生ワーキンググループ (2007): 順応的管理による海辺の自然再生, 国土交通省港湾局監修, 294 p.
- United Nations Environment Programme (UNEP) (2006): *Marine and Coastal Ecosystems and Human Wellbeing: A Synthesis Report Based on the Findings of the Millennium Ecosystem Assessment*, UNEP, Nairobi, Kenya, 76 p.
- 運輸省港湾局 (1998): 港湾における干潟との共生マニュアル, 港湾空間高度化センター 港湾・海域環境研究所, 138 p.
- Valdovinos, F. S., R. Ramos-Jiliberto, L. Garay-Narváez, P. Urbani, and J. A. Dunne (2010): Consequences of adaptive behaviour for the structure and dynamics of food webs, *Ecol. Lett.*, 13, pp. 1546-1559.
- Valiela, I., J. L. Bowen, and J. K. York (2001): Mangrove forests: one of the world's threatened major tropical environments, *BioSci.*, 51, pp. 807-815.
- van der Wal, A. W. I., M. J. M. Dool, and P. M. J. Herman (2010): Spatial synchrony in intertidal benthic algal bio-mass in temperate coastal and estuarine ecosystems, *Ecosystems*, 13, pp. 338-351.
- van Gils, J. A., S. R. de Rooij, J. van Belle, J. van der Meer, A. Dekinga, T. Piersma, and R. Drent (2005): Digestive bottleneck affects foraging decisions in red knots *Calidris canutus*. I. Prey choice, *J. Anim. Ecol.*, 74, pp. 105-119.
- van Gils, J. A., T. Piersma, A. Dekinga, and M. W. Dietz (2003): Cost-benefit analysis of mollusc-eating in a shorebird. II. Optimizing gizzard size in the face of seasonal demands, *J. Exp. Biol.*, 206, pp. 3369-3380.
- van Gils, J. A., B. Spaans, A. Dekinga, and T. Piersma (2006): Foraging in a tidally structured environment by red knot (*Calidris canutus*): ideal, but not free, *Ecology*, 87, pp. 1189-1202.
- van Tuinen, M., D. Waterhouse, and G. J. Dyke (2007): Avian molecular systematics on the rebound:

- a fresh look at modern shorebird phylogenetic relationships, *J. Avian Biol.*, 35, pp. 191–194.
- Warnock, N., and M. A. Bishop (1998): Spring stopover ecology of migrant Western Sandpipers, *Condor*, 100, pp. 456–467.
- Warnock N, Page GW, Ruhlen TD, Nur N, Takekawa JY, Hanson JT (2002) Management and conservation of San Francisco Bay salt ponds: effects of pond salinity, area, tide, and season on pacific flyway waterbirds. *Waterbirds* 25:pp. 79–92.
- Warnock, S. E., and J. Y. Takekawa (1996): Wintering site fidelity and movement patterns of Western Sandpipers *Calidris mauri* in the San Francisco Bay estuary, *Ibis*, 138, pp. 160–167.
- 渡辺朝一 (2001) : 春期の水田におけるムナグロの採食地選択, *Strix*, 19, pp. 181–185.
- 渡辺朝一 (2006) : 春期の水田における農作業進行状態の違いに対するムナグロの採食行動・食物内容の変化, *Strix*, 24, pp. 23–30.
- Waycott, M., C. M. Duarte, T. J. B. Carruthers, R. J. Orth, W. C. Dennison, S. Olyarnik, A. Calladine, J. W. Fourqurean, K. L. Heck, Jr., A. R. Hughes, G. A. Kendrick, W. J. Kenworthy, F. T. Short, and S. L. Williams (2009): Accelerating loss of seagrasses across the globe threatens coastal ecosystems, *Proc. Natl Acad. Sci. USA*, 106, pp. 12377–12381.
- Wetlands International (2006): *Waterbird Population Estimates: Fourth Edition*, Wageningen, 239 p.
- Williams, T. D., N. Warnock, J. Y. Takekawa, and M. A. Bishop (2007): Flyway-scale variation in plasma triglyceride levels as an index of refueling rate in spring-migrating Western Sandpipers (*Calidris mauri*), *Auk*, 124, pp. 886–897.
- Wilson, W. H. Jr. (1990): Relationship between prey abundance and foraging site selection by Semipalmated Sandpipers on a Bay of Fundy mudflat, *J. Field Ornithol.*, 61, pp. 9–19.
- Worm, B., E. B. Barbier, N. Beaumont, J. E. Duffy, C. Folke, B. S. Halpern, J. B. C. Jackson, H. K. Lotze, F. Micheli, S. R. Palumbi, E. Sala, K. A. Selkoe, J. J. Stachowicz, and R. Watson (2006): Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services, *Science*, 314, pp. 787–790.
- Yamochi, S. (2012): Effects of desiccation and salinity on the outbreak of a green tide of *Ulva pertusa* in a created salt marsh along the coast of Osaka Bay, Japan, *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, in press.
- Ydenberg, R. C., R. W. Butler, D. B. Lank, B. D. Smith, and J. Ireland (2004): Western Sandpipers have altered migration tactics as peregrine falcon populations have recovered, *Proc. R. Soc. Ser. B.*, 271, pp. 1263–1269.
- Ydenberg, R., and P. Hurd (1998): Simple models of feeding with time and energy constraints, *Behav. Ecol.*, 9, pp. 49–53.
- 山本民次・古谷研編 (2007) : 水産学シリーズ 156 閉鎖性海域の環境再生, 恒星社厚生閣, 163 p.
- 矢持進・岡本庄市・小田一紀 (1997) : 砂浜や泥浜に優占する底生生物の底質浄化能力, 海岸工学論文集, 44, pp. 1176–1180.
- 矢持進・平井研・藤原俊介 (2003) : 富栄養浅海域における生態系の創出 - 人工干潟現地実験場での生物と窒素収支の変遷 -, 海岸工学論文集, 50, pp. 1246–1250.
- 柳哲雄 (2006) : 里海論, 恒星社厚生閣, 102 p.
- Yodzis, P. (1989): *Introduction to Theoretical Ecology*, Harper and Row, 384 p.
- Yokoyama, H. (1988): Effects of temperature on the feeding activity and growth rate of the spionid polychaete *Paraprionospio* sp. (form A), *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 123, pp. 41–60.
- 吉安京子・尾崎清明 (2002) : 小櫃川河口干潟におけるシロチドリ *Charadrius alexandrinus* の個体数の季節変動と餌内容, 山階鳥研報, 34, pp. 126–135.
- Zharikov, Y., and G. A. Skilleter (2002): Sex-specific intertidal habitat use in subtropically wintering Bar-tailed Godwits, *Can. J. Zool.*, 80, pp. 1918–1929.
- Zharikov, Y., and G. A. Skilleter (2003): Depletion of benthic invertebrates by bar-tailed godwits *Limosa lapponica* in a subtropical estuary, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 254, pp. 151–162.
- Zwarts, L., A. M. Blomert, B. J. Ens, R. Hupkes, and T. M. van Spanje (1990): Why do waders reach high feeding densities on the intertidal flats of the Banc d'Arguin, Mauritania?, *Ardea*, 78, pp. 39–52.
- Zwarts, L., and S. Dirksen (1990): Digestive bottleneck limits the increase in food intake of Whimbrels preparing for spring migration from the Banc d'Arguin, Mauritania, *Ardea*, 78, pp. 257–278.
- Zwarts, L., and P. Esselink (1989): Versatility of male curlews *Numenius arquata* preying upon Nereis

diversicolor: deploying contrasting capture modes dependent on prey availability, Mar. Ecol. Prog. Ser., 56, pp. 255-269.

Zweers, G. A., and J. C. Vanden Berge (1997): Evolutionary transitions in the trophic system of the wader-waterfowl complex, Neth. J. Zool., 47, pp. 255-287.

用語集

アンブレラ種：食物網の頂点に位置する生物種のこと

異化：分子を低分子化して、エネルギーを取り出す代謝のこと

栄養カスケード：食物連鎖をとおして様々な栄養段階の生物へ玉突き現象のように影響が伝わること

栄養段階：食物連鎖や食物網のなかで、基底を1とし、食う-食われるの関係が一つすすむにつれて、1ずつ増える段階のこと

栄養位置：食物連鎖や食物網のなかで、雑食の捕食者が存在する場合、栄養段階のように整数で各生物の段階を示すことができない。そういった場合に実数で示される、食物連鎖における各生物の相対的な位置のこと

ギルド内捕食：捕食者が中間捕食者と被食者の両方を捕食する雑食のこと

形質 (trait)：体サイズや行動といった生態的な特性のこと

サクション：大気圧に対する負の間隙水圧

シギ・チドリ類 (shorebird or wader)：渉禽類、チドリ目 (Charadriiformes) のうちのシギ亜目 (Scolopaci) とチドリ亜目 (Charadrii) に属する鳥類のこと

ジェネラリスト採餌者：広範な採餌行動や食性を持つ採餌者のこと。スペシャリスト採餌者の対語。

生態系サービス：生態系の自然な過程によって発現される生態系機能のうち、人類にとって価値のある機能

食物網 (food web)：食う-食われるの関係が、生態系内で網目状になっている様子のこと

スペシャリスト採餌者：採餌行動や食性が狭い範囲に限定された採餌者のこと。ジェネラリスト採餌者の対語。

単食性 (monophagy)：単一の餌のみを食物源とする食性

底生無脊椎動物 (invertebrate)：ゴカイ類、甲殻類、貝類など、堆積物中もしくは表面に生息する無脊椎動物のこと

適応度 (fitness)：子孫繁栄の程度

適応的：適応度が上昇する（子孫繁栄につながる）という意味合いでもちいている

適応放散 (adaptive radiation)：地質学的な時間スケールにおいて、急速に生物の多様化が進行すること

デトリタス (detritus)：生物の枯死体や死骸で構成される有機物の混合物

ニッチ空間 (niche space)：生物グループが利用できる特定の生息場所や資源のこと

ニッチ分化：一般に同じニッチを同時に異なった生物グループが占めることはできないので、時間や空間をすみわけたり、餌を食いわけたりすることによって共存が可能になる。そのようなすみわけや食いわけのこと。

バイオフィーム (biofilm)：堆積物や付着基盤の表層に形成される、微生物やそれらが体外に放出した粘質多糖類で構成されたごく薄い層。干潟堆積物や岩礁、港湾構造物の表面など、水圏に遍在する。

フライウェイ：地球規模の渡り鳥の主要な経路。シギ・チドリ類では、東アジア・オーストラリアフライウェイ、アフリカ・ユーラシアフライウェイ、アメリカフライウェイの三つの主なフライウェイがある。

ベーンせん断強度：シャフトの先端にあるベーンの回転抵抗から測定された、力を加えて（堆積物の）すべり破壊を生じさせようとするときの、すべり破壊に抵抗する最大応力度

有効拘束圧：地盤材料要素に、等方的に作用する圧力成分のこと

理想採餌者：本研究では、理想自由分布 (ideal free distribution) でもちいられている「理想」という意味合い。すなわち、餌の所在など採餌にかかる情報を、全部知っている状態の捕食者のこと。

港湾空港技術研究所報告 第51巻第3号

2012. 12

編集兼発行人 独立行政法人港湾空港技術研究所

発行所 独立行政法人港湾空港技術研究所
横須賀市長瀬3丁目1番1号
TEL. 046(844)5040 URL. <http://www.pari.go.jp/>

印刷所 株式会社シーケン

Copyright © (2011) by PARI

All rights reserved. No part of this book must be reproduced by any means without the written permission of the President of PARI

この資料は、港湾空港技術研究所理事長の承認を得て刊行したものである。したがって、本報告書の全部または一部の転載、複写は港湾空港技術研究所理事長の文書による承認を得ずしてこれを行ってはならない。

CONTENTS

1. Conservation and Restoration of Intertidal Flat Ecosystems by Exploring Shorebird Foraging Ecology
..... Tomohiro KUWAE, Eiichi MIYOSHI 3
2. Study on Effect of Mixing Condition on Mechanical Properties of Mixture of Dredged Soil and Steel Slag
..... So HIRAI, Taka-aki MIZUTANI, Yoshiaki KIKUCHI, Yuichiro KAWABATA 77