



— 原著論文 —

日本を越冬地および中継地とする2種の長距離移動性ガン類の餌資源植物：窒素含量の時系列変動

溝田智俊^{1,*}・嶋田哲郎²

1 岩手大学農学部 〒020-8550 岩手県盛岡市上田三丁目18-8

2 宮城県伊豆沼・内沼環境保全財団 〒989-5504 宮城県栗原市若柳字上畑岡敷味17-2

(2006年10月4日受付；2006年12月14日受理)

キーワード：ガン類，餌植物，窒素含量，栄養蓄積，長距離移動。

日本鳥学会誌

Japanese Journal of
Ornithology

© The Ornithological Society
of Japan 2007

Chitoshi Mizota¹, Tetsuo Shimada². 2007. Temporal changes in the nitrogen concentration of food plants of Greater White-fronted Goose and Bean Goose during the 2005/2006 migration and wintering seasons in Japan. *Jpn. J. Ornithol.* 56: 40–50.

Abstract. Nitrogen acquisition by Greater White-fronted and Bean geese from late autumn to early spring, was studied in Japan. Samples of food plants were collected from eight major locations throughout late autumn 2005 to early spring 2006, and analyzed for nitrogen content. Major food sources were waste rice grains, post-harvest soy beans and corn and secondary rice stems, together with several wild grasses and barley/wheat sprouts growing on rice fields. The nitrogen content of food species eaten by the geese just prior to spring migration was considered sufficiently high for their needs, being comparable to plant nitrogen contents documented from the Arctic breeding areas. The analysis indicates the potential importance of food source nitrogen as a criterion for site selection during migration and wintering. The importance for the geese of being able to eat foods with high nitrogen content following a long-distance migration is discussed on the basis of existing references.

Key words: Food source plants, White-fronted Goose, *Anser albifrons*, Bean Goose, *Anser fabalis*, migration, Nitrogen content, Nutrient acquisition.

¹ Faculty of Agriculture, Iwate University, Ueda 3-18-8, Morioka 020-8550, Japan.

² The Miyagi Prefectural Izunuma-Uchinuma Environmental Foundation, 17-2 Shikimi, Wakayanagi, Kurihara, Miyagi 989-5504, Japan.

はじめに

窒素は動物の生命活動に必須の多量元素の1つである。鳥類は餌を通して、主として有機態の形態で窒素栄養を摂取する。鳥類一般の餌の種類は多岐にわたるが、大部分のガン類は雛、幼鳥および成鳥に関係なく、基本的に植物資源から窒素を摂取同化しなければならない。餌窒素の含量は植物の種、部位および生長段階などによって著しく変動するので、摂食現場で植物体の摂食部位を確認した上で餌窒素含量を評価することが重要であ

る。

長距離移動性の鳥類の次世代は卵の形で産み落とされ、雛が誕生して飛び立つまでに、たんぱく質の質量が卵に比べて2桁ほど短期間に増大する。そのため、繁殖地におけるガン類は窒素に富み、加えて消化性の高い餌資源を選択的に摂取する戦略を展開することが知られている(Gauthier *et al.* 2003, Cadieux *et al.* 2005)。

表1はこれまでに報告されている長距離移動性ガン類の餌植物の窒素含量について、世界の既往の研究資料を総括したものである。ここで数千kmを渡る長距離移動性のガン類の分布はほぼ北半球に限られ、南半球からは報告例が存在しない。表

* E-mail: mizota@iwate-u.ac.jp

1 から北極海沿岸の高緯度にあるガン類繁殖地（ロシアおよびカナダ）の草本類の乾物窒素は低いもので1.4%、高いもので3.5%と報告されている。ガン類の繁殖地での営巣密度は一般的に低いので、植物窒素の給源である土壌窒素資源の枯渇は問題になってはいない。しかしながら、コロニーを形成して営巣するハクガン *Anser caerulescens* では、繁殖密度の増加にともなう採食圧の増加によって植生破壊を生じている繁殖地もあり (Jefferies *et al.* 1994)、土壌窒素資源に影響を及ぼしている可能性もある。ガン類の繁殖期（雛の誕生）は餌資源植物の若い芽だし期と一致しており、この時期に窒素が地上部に濃集し、繁殖期の主要な餌植物（数種の主要な種、属）となっている (Cadieux *et al.* 2005)。このカナダとロシアの北極圏での雛の主要な餌資源は共通の属（主にスゲ類）に由来している（表1）。一方で、極東アジアの温帯および冷温帯域は、アメリカ合衆国およびメキシコと並んで北半球に生息する長距離移動性ガン類の主要な越冬地および中継地であるが、表1の総括から明らかのように、東アジア地域（中国東部、朝鮮半島および日本）を生息域とするガン類の餌資源に関する情報は著しく乏しい。

日本列島は亜熱帯、温帯から冷温帯域にあって、秋から翌春まで長距離移動性ガン類、特にマガン *A. albifrons* およびヒシクイ *A. fabalis*（2亜種）の重要な越冬地および中継地となっている。これらは稲の収穫後の低地水田内とそれを取りまく畦で昼間に摂食、夜間は近隣の氷結しない沼や湖で峙をとる生活をする。ガン類はいわゆる水鳥であるために、越冬地の条件として峙の完全凍結がない事に加えて、滞在期間中を通して確実に餌をとれる場所が峙の近隣に存在することが重要であり、日本各地の越冬地はこのような条件を満たした場所である（宮林 1994）。

日本列島内でガン類の越冬地および中継地の餌資源に関する定量的な情報は非常に限られている（表1）。宮城県伊豆沼での稲 *Oryza sativa* の落ちモミ（嶋田ら 2002）、北海道宮島沼での稲落ちモミと幼小麦 *Triticum aestivum* の茎葉 (Amano *et al.* 2004) および新潟県福島潟での稲ヒコバエ軸（渡辺ら 2005）（いずれも低地水田）の3例が報告されているに過ぎない。北極圏ツンドラ地域の繁殖地の主要な餌資源が野生の草本類であることとは異なり、温帯域の日本ではガン類の主要な越冬期餌資源は、秋に収穫を終えた稲モミや稲のヒコバエ、秋撒き小麦類など、すべて人為起源の餌資源

であることがこれらの限られた情報からも注目される。特に農用地では窒素肥料が作付け前に土壌に施用されるので、餌資源となった収穫落ちこぼれといえども窒素の含量はいわゆる北極圏域の草本類の窒素よりも高いことが予測され、このことはガン類が日本列島内で越冬地および中継地を選択する際の重要な要因となっていることを示唆している。

南北に長い日本列島内の越冬地（緯度の違いとしておよそ8度）では、摂食環境がこれら越冬地および中継地間で必ずしも同一ではない。越冬期の秋から春先にかけては積雪や気温などの気象条件によって、また中継地では春先気温が上昇するにつれて餌植物の種組成や生長速度が変動するために、餌植物の多様性が推定されるが、日本国内の主要な越冬地および中継地についての系統的な調査と解析はこれまで行なわれていないのが現状である。餌資源の情報は今後増大すると推定されるガン類の個体数の維持、適切な越冬地の人為的な創設と越冬地の管理技術の構築に際して不可欠の要因である。

日本と同亜種 *A. a. frontalis* の北アメリカ大陸のマガンでは、体組織分析の結果、冬から春の渡り直前にかけて体重の増加とともに脂肪やタンパク質が増大し、特にメスでその傾向が顕著に認められる (Ely & Raveling 1989)。脂肪は餌に含まれる炭水化物類から摂取後に鳥の体内で合成可能である。一方、たんぱく質の主要な構成元素は窒素であるが、鳥類は大気的主要成分である窒素ガス、土壌や環境水に溶存する無機態の窒素を取り込んでたんぱく質を生合成する能力を持ち合わせていない。北アメリカ大陸での既往研究から、ガン類が渡り前に体内のたんぱく質量を増大させるのは、餌に含まれる有機態窒素の形態で環境から積極的に摂取した結果にほかならない。しかし、渡り直前にどのような窒素含量の餌を実際に摂取しているのか、北半球全体の越冬地および中継地にわたってこれまで調査分析成績が欠落している。

本研究の目的は、日本列島内の越冬地および春先の中継地における2種のガン類の主要な餌資源に含まれる窒素含量を測定し、ガン類の越冬から渡り時期にかけての時系列変動を考察したものである。

表1. 長距離移動性ガン類の餌資源に含まれる窒素
 Table 1. Nitrogen content of food source plants for long-distance migratory geese
 [カナダおよびアメリカ合衆国][Canada and USA]

調査研究対象地域名 ¹⁾ Location for study	ガン類の一般名 (種名) Common name of goose (species)	利用形態 Habitat	植物種 Species of plant	餌資源 Food source		文献名 References
				植物当り窒素 (%)	DM (%)	
1. La Perouse Bay, Canada (58°04'N, 94°03'W)	Lesser Snow Goose (<i>Anser caerulescens caerulescens</i>)	繁殖地 Breeding	<i>Puccinellia phryganodes</i> <i>Carex subspathacea</i> <i>Stellaria humifusa</i>	1.4~2.6 2.4~2.7 1.6~2.2		Bazely & Jefferies (1985, 1989)
2. Bylot Island, Canada (72°53'N, 79°55'W)	Greater Snow Goose (<i>Anser caerulescens atlanticus</i>)	繁殖地 Breeding	Grass2種, Two grasses Sedge2種, Two sedges Forb4種, Four forbes	ND		Gauthier <i>et al.</i> (2003)
3. Wapusk National Park, Manitoba, Canada (58°34'N, 94°26'W)	Lesser Snow Goose	繁殖地 Breeding	<i>Puccinellia phryganodes</i> <i>Carex aquatilis</i>	1.7 (塩性地) (Salt marsh) 0.5 (淡水地) (Fresh-water marsh)		Ngai & Jefferies (2004)
4. Nunavik, Canada (59°31'N, 77°36'W)	Canada Goose (<i>Branta canadensis interior</i>)	繁殖地 Breeding	<i>Carex aquatilis</i> <i>Eriophorum</i> spp.	2.5~3.5		Cadieux <i>et al.</i> (2005)
5. Cook Inlet, Alaska, USA (61°15'N, 150°30'W)	Lesser Snow Goose Canada Goose (<i>Branta canadensis</i>)	中継地 Stopover	記載なし No description	ND		Zacheis <i>et al.</i> (2002)
6. Iowa-Missouri Texas Louisiana, USA	Lesser Snow Goose	越冬地 Wintering	(トウモロコシ地帯) Corn area (水田地帯) Rice paddy (塩性湿地) Salt marsh	ND ND ND	未測定 未測定 未測定	Alisauskas & Hobson (1993)
7. Middle Rio Grande New Mexico, USA (33°48'N, 106°53'W)	Lesser Snow Goose Ross's Goose (<i>Anser rossii</i>)	越冬地 Wintering	トウモロコシ Corn アルファルファ Alfalfa	14.4mg-N/g 湿重 Wet basis 8.3 mg-N/g 湿重 Wet basis		Post <i>et al.</i> (1998)
[ヨーロッパ][Europe]						
1. Saltholm, Denmark	Greylag Goose (<i>Anser anser</i>)	繁殖地 Breeding	<i>Puccinellia maritima</i>	2~4		Fox & Kahlert (1999)
2. Loch of Strathberg, north-east Scotland, UK	Pink-footed Goose (<i>Anser brachyrhynchus</i>)	ねぐら Roosting	記載なし No description	ND		Patterson & Fuchs (2001)

表1. Continued
Table 1. Continued

調査研究対象地域名 ¹⁾ Location for study	ガン類の一般名 (種名) Common name of goose (species)	利用形態 Habitat	植物種 Species of plant	餌資源 Food source		文献名 References
				乾物当り窒素 (%)	DM (%)	
3. North Norfolk, UK	Dark-bellied Brent Goose (<i>Branta bernicla bernicla</i>)	越冬地 Wintering	<i>Puccinellia maritima</i> <i>Triglochim maritima</i> <i>Lolium perenne</i>	1.9~3.5		Hassal & Lane (2005)
[ロシア・北極圏西部] [Russia, western Arctic region]						
1. Kolokolkova Bay	Barnacle Goose (<i>Branta leucopsis</i>)	繁殖地 Breeding	<i>Fescuca richardsonii</i> <i>Duportia psilosantha</i> <i>Puccinellia phryganodes</i> <i>Carex</i> spp. [ほか]	1.6~4.1		van der Graaf <i>et al.</i> (2004)
[ロシア・北極圏東部] [Russia, eastern Arctic region]						
1. Avtat Kuul 川流域	Greater White-fronted Goose (<i>Anser albifrons frontalis</i>)	繁殖地 Breeding	<i>Eriophorum vaginatum</i> <i>Carex aquatilis</i> <i>C. cryptocarpa</i>	ND		池内 (1996)
[日本] [Japan]						
1. 伊豆沼・宮城 (38°43'N, 141°05'E)	Greater White-fronted Goose (<i>Anser albifrons frontalis</i>)	越冬地 Wintering	稲の落ちモミ, 畦の雑草 Rice grain, grasses	ND		嶋田ら (2002)
2. 宮島沼・北海道 (43°20'N, 143°43'E)	Greater White-fronted Goose (<i>Anser albifrons frontalis</i>)	中継地 Stopover	稲の落ちモミ Rice grain 小麦の葉 Wheat leaf	1.3 3.9~6.0		Amano <i>et al.</i> (2004)
3. 福島沼・新潟 (37°54'N, 139°15'E)	Bean Goose (<i>Anser fabalis middendorffii</i>)	越冬地 Wintering	稲の再生稈の根元 Base of secondary rice stem	1.1		渡辺ら (2005)

1) 緯度経度は原著に記載がある地点のみ表記 Cited from original references
ND = not described. 未記載.

材料と実験方法

1) 日本周辺の極東地域における2種のガン類の地理的な分布特性と移動経路

これまで日本で記録されたガン類は、シジウカラガン *Branta canadensis*, コクガン *B. bernicla*, ハイイロガン *A. anser*, マガン, カリガネ *A. erythropus*, ヒシクイ, ハクガン, ミカドガン *A. canagicus*, サカツラガン *A. cygnoides* の9種である (日本鳥学会 2000). このうち, まとまった群れとして飛来するのは, コクガン, マガン, ヒシクイ (2亜種: 以下, 亜種ヒシクイ *A. f. serrirostris* とオオヒシクイ *A. f. middendorffii* とする) である (宮林 1994). 本研究ではマガン, 亜種ヒシクイおよびオオヒシクイを調査対象とした. この2種のガン類には体重に明確な差がある. 成鳥で最も大きいのはオオヒシクイで3.5~5.3 kg, 次いで亜種ヒシクイで2.8~4.2 kg, マガンでは2.1~2.4 kg である (Kear 2005).

マガンは5亜種が認められ, 日本に飛来する亜種 *A. a. frontalis* は北アメリカ・マッケンジー川からアラスカまで, およびベーリング海を越えて東シベリアのツンドラ地帯で繁殖し, 北アメリカ中西部と東アジアでそれぞれ越冬する (Kear 2005).

ヒシクイはユーラシア大陸に広く分布し, 北極圏とそれに接するツンドラ地域で繁殖する. 5亜種が認められ, ツンドラ地帯で繁殖する「ツンドラ型」とその南のタイガ地帯で繁殖する「タイガ型」に大きく分けられる. 日本に飛来するツンドラ型の亜種ヒシクイとタイガ型のオオヒシクイはカムチャツカ半島で繁殖すると推定されている (宮林 1994).

2種のガン類のうち, もっとも個体数の多いマガンは9月下旬頃から日本列島に飛来し, 最寒期を通して2月上旬まで越冬地に滞在する (Takekawa *et al.* 2000). 2月中旬に北上を開始したマガンは, 春の主な渡り経路として, 秋田県八郎潟と小友沼, ついで4月上旬に北海道ウトナイ湖, さらに北上して宮島沼を経由する. その後, 4月下旬~5月上旬に日本を去り, カムチャツカ半島を経由し, 更に北上して北極圏まで長距離移動することが知られている. この渡り経路はまた, 亜種ヒシクイとオオヒシクイの渡り経路のひとつと考えられており (宮林 1994), 両亜種は日本を飛び立った後, カムチャツカ半島まで到達する.

分析の対象としたこれら2種のガン類の餌植物資源の採取地点は, 宮林 (1994) を参考に日本の越冬地と中継地を代表するように選定した (図1).

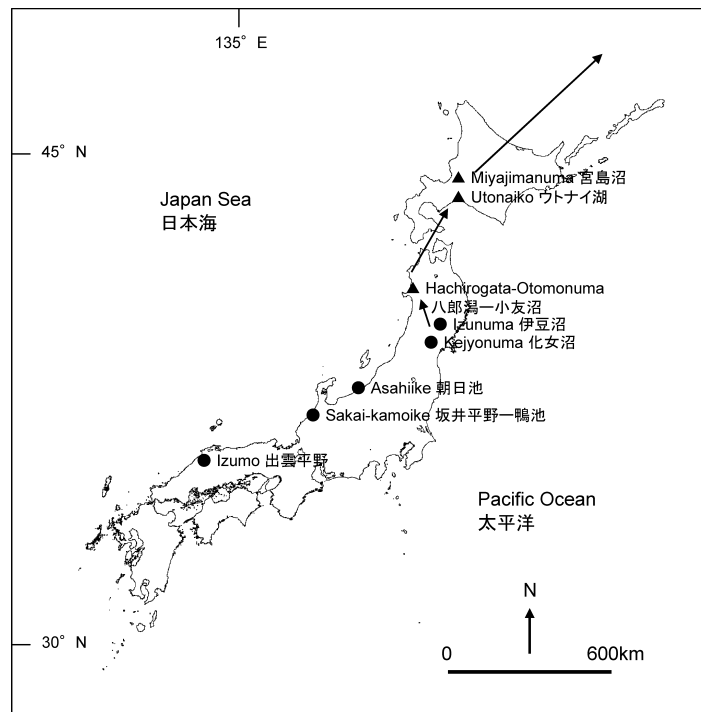


図1. 調査地. ガン類2種の越冬地 (黒丸) と中継地 (黒三角). 矢印は春先の渡りのルートを示す.
Fig. 1. A map showing an approximate location of wintering (closed circles) and staging (closed triangles) areas and spring migration routes (arrows) for two geese in Japan.

調査した越冬地および中継地については、越冬個体数をもっとも多い宮城県伊豆沼および化女沼を最初に、ついで西南日本に位置する島根県出雲平野、北上して福井県と石川県の境にまたがる坂井平野と片野鴨池、さらに北上して新潟県朝日池および春先の最初の中継地である秋田県八郎潟と小友沼、北海道に渡って苫小牧市ウトナイ湖、最後に美唄市宮島沼というように配列してある。ここで伊豆沼および化女沼周辺が越冬地の北限であり、これより南に朝日池、坂井平野および出雲平野が位置する。種ごとに地域的な分布に偏りがあり、オオヒシクイの多くが日本海側、多雪地帯の朝日池および坂井平野で越冬する一方で、亜種ヒシクイは化女沼で大多数のものが、出雲平野で少数（およそ100羽）が越冬する。マガンはこれらのすべての地点で越冬する。

2) ガン類の餌候補植物の採取と化学分析のための試料調整

日本の主要なガン類渡来地における餌植物資源の概要は、既往に宮林(1994)が取りまとめた報告書に一部記載がある。しかし発刊後、ガン類の越冬地と中継地を取りまく餌環境がそれまでと異なっていることが考えられるため、あらためて、著者らは2005年の11月から翌2006年5月までの期間に越冬地と中継地を踏査し、関連試料を採取した。

低地水田および火山性丘陵上の麦畑で摂食しているガン類の群れ（場所により個体数が100羽前後から2,000羽までさまざま）のうち、ほぼ1種で構成されている群れをまず現場で双眼鏡を用いて確認した。ガン類、特にマガンは時の沼や池から早朝飛び立って低地水田地帯の餌場に向い、餌場では数時間摂食する(Shimada 2002)。そこで早朝に越冬地内の摂食現場全体を踏査し、目視によって越冬地全体を代表するように採取するように心がけた。ここではほぼ1種からなる群れの摂食場所をまず特定した。当日の午後、あるいは夕方の適当な時間帯に再度現場に赴き、ガン類が畔入りする直前の頃を見計らって（朝から継続した摂食行動を確認）、摂食中のガン類の群れを追い払った後、現場に入って地表表面上に残された食痕を指標として餌植物を同定・採取した。

宮城県伊豆沼については嶋田と溝田が、化女沼については研究協力者の工藤邦彦氏が、また出雲平野については研究協力者の野津登美子氏と足立容子氏がこの作業を行なった。伊豆沼、化女沼お

よび出雲平野はガン類の滞在期間全体を通して時系列に採取できた。他の越冬地については2005年12月から翌年の3月までの例年になく多かった降雪のために、朝日池と坂井平野では飛来の当初と渡去直前の試料のみが得られた。ウトナイ湖については餌植物が採集可能であった。八郎潟と小友沼、および宮島沼の中継地については春の渡りの初めと繁殖地に渡る直前の餌植物を畠山正治氏と牛山克己氏のご案内とご協力の下で採取した。

摂食現場でガン類による食痕があると特定された餌資源については、適宜な量を採取し、105°Cの乾燥器中で2昼夜乾燥させた。ここで採取試料に偏りがないように水田や畑圃場、および河川敷や水田の畦では、農作物の収穫残渣および特定の餌植物群落のうちの無作為に選んだ数箇所から、数個体の試料を乾物相当量としておよそ10から250g程度採取、ひとまとめに混合して1試料とした。繰り返しの試料採取が可能な地点では、数kmあるいは十数km離れた場所で先と同様の方法で餌植物を採取した。餌表面に付着した土壌や枯損、腐敗した部分は手選による選別と水道水で軽く洗浄することによって除去した後、同様に乾燥させた。乾燥した餌試料は電動式粉碎機（Wonder Blender, 大阪ケミカル株式会社）を用いて微粉末にした。ここで試料の分取には偏りがないように特に4分法を繰り返して調整した。

3) 分析方法

乾燥した餌植物試料に含まれる全窒素は、微粉末50mgについて、熱濃硫酸と過酸化水素水によって分解、水蒸気蒸留(Kjeldahl distillation)、溜出アンモニア態窒素を混合指示薬入り2%ホウ酸—水—エタノール混合液10mlで捕捉し、濃度既知の希薄な硫酸溶液(2.5mM)で滴定することによって求めた(土壌養分測定法委員会1976)。

結果および考察

1) 越冬地におけるガン類餌植物資源の地理的な変動および窒素含量の時系列変動

越冬地におけるガン類の餌資源種類および窒素含量をみると、地域により、採取時期によって大きな違いが認められた(図2)。これらの越冬地および中継地全体にわたって最も重要な特徴として、ガン類は春先の渡去直前にはその地域内で得られる窒素に富んだ餌植物を選択的に摂食する傾向のあることが明瞭になった。まず、国内最大の越冬

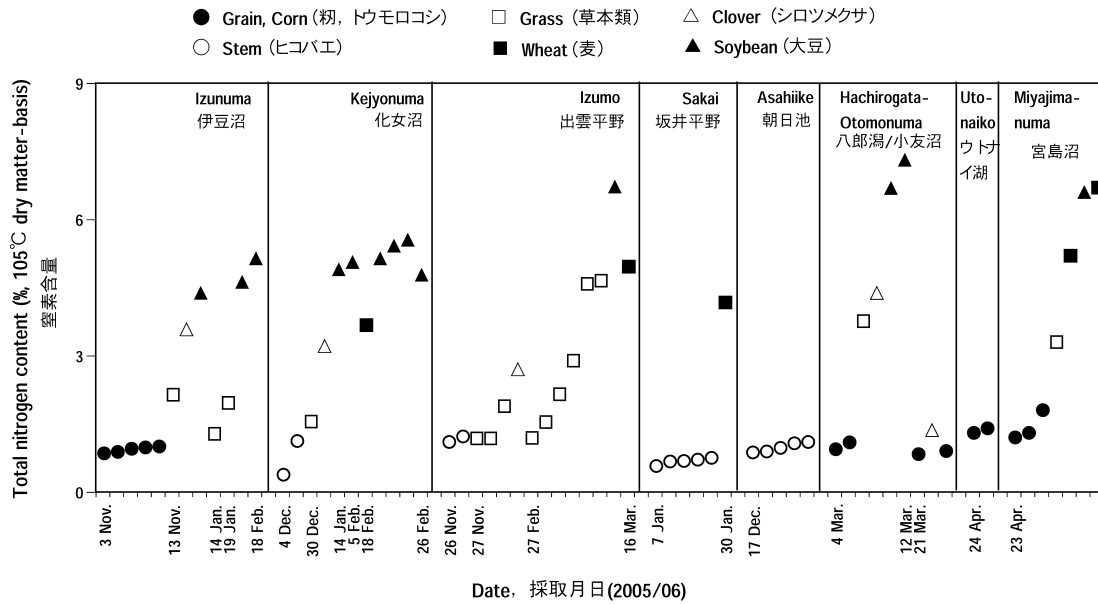


図2 2種のガン類（マガン、ヒシクイおよびオオヒシクイ）の主要な餌植物に含まれる窒素含量の時系列変動図。

Fig. 2. Temporal variations in the total nitrogen content of prompt food sources for two species of geese in Japan.

地である宮城県伊豆沼および内沼周辺では最大で約9万羽のマガンが越冬する。ここでは、刈り取り後の水田で稲モミやシロツメクサ *Trifolium repens*, ナガハグサ *Poa pratensis* およびノミノフスマ *Stellaria alsine var. undulate* などの水田畦の草本類地上部、大豆 *Glycine max* の種子などを摂食した。

伊豆沼周辺において、秋の飛来以降にマガンの個体数が最大に到達する11月初旬では、マガンの主要な餌資源である稲落ちモミの窒素含量は低く、およそ1%程度であった(0.9~1.0%)。11月中旬以降、気温の低下とともにガン類の餌資源植物が落ちモミに加えて次第に水田の畦に生育する草本類および大豆種子の摂食割合が増大していく傾向が目視によって確認された。伊豆沼周辺で越冬するマガンの群れは、飛来当初には水田の田面で落ちモミを食べる時間が多いが、春先の渡去直前には水田の畦で過ごす時間が多い(嶋田 2006)。ここで、図2の餌植物の凡例のうち、高い窒素含量域に突出した試料はすべてマメ科 *Fabaceae* 植物であった。大豆種子(3点)の窒素含量は4.4から5.1%、シロツメクサでは3.6%であった。

亜種ヒシクイの国内最大の越冬地である宮城県化女沼周辺(最大個体数:およそ6,000羽)では、亜種ヒシクイは水田を中心に活動し、稲の切り株、稲モミ、水田の畦の草本に加えて大豆や大麦 *Hordeum vulgare* 若葉など、多様な餌植物を摂食し

た。これら亜種ヒシクイは伊豆沼のマガンと類似の低地水田環境で越冬するが、その餌植物の窒素含量の時系列変化の傾向は伊豆沼とは顕著に異なる傾向が認められた。12月の初め、個体数の最大期においては、亜種ヒシクイは窒素含量の極めて低い稲株の根元部分(0.4%)に加えて、同様に窒素に乏しい稲落ちモミ(1.1%)を雪の中からくちばしで掘り起こして摂食した。その後、2005年を越して2006年の2月下旬の渡去直前の時期に向かって、低地水田の転作大豆圃場で立毛状態のまま越冬放棄された大豆種子、および機械収穫作業中に落下した大豆種子(窒素含量:4.8~5.6%)を集中的に摂食した。大豆種子は多くの脂肪に加えてたんぱく質と糖質に富むことがよく知られている(岩田 1965)。

化女沼周辺地域の亜種ヒシクイで観察された傾向と類似した窒素含量の時系列変動傾向が、西南日本暖地・日本海側に位置する出雲平野の亜種ヒシクイとマガンについても認められた。鳥根県出雲平野ではガン類は9月下旬に飛来し、稲刈り直後の斐伊川沖積平野で活動した。当初、亜種ヒシクイ(数は少ない)は大多数のマガンに混じって行動を共にし、河口に近い低地水田では、稲ヒコバエ基部の柔らかい部分とやや充実した稲ヒコバエ種子を、また春先の渡去前には低地水田で芽だし状態に成長したスズメノカタビラ *P. annua* とスズメノテッポウ *Alopecurus aequalis* を選択的に摂食

した。11月下旬のマガンの主要な餌資源である稲ヒコバエの基部の窒素含量は1.1~1.2%と低かった。

飛来後数週間が経過し、個体数が増加した段階で、亜種ヒシクイはマガンとは別行動をとり、斐伊川河川敷の採草地を餌場とするように移動した(野津登美子氏 私信)。出雲平野の亜種ヒシクイは最大約100羽前後で、河川や牧草地内の極めて限られた範囲で活動し、シロツメクサ、メリケナムグラ *Diodia virginiana*、イヌガラシ *Rorippa indica*の地上部と地下部を、また春先の渡去前にはシロツメクサやオオウシノケグサ *Festuca rubra*、スズメノカタビラの地上部を採食し、夜間は隣接する斐伊川の中洲上で畴をとった。渡りの直前には二条大麦および小麦の若葉がマガンと亜種ヒシクイによって摂食された。

亜種ヒシクイの餌窒素はマガンよりやや高い傾向が見えた(1.2~2.7%)。2005年12月20日および27日に採取したマガンの2個の試料を除くと、2006年2月下旬以降、マガンおよび亜種ヒシクイの餌植物の窒素含量は渡去直前までに急激に上昇した。出雲平野では一部に大豆の圃場(種子の窒素含量:6.7%)があるが、作付けされていた大豆の面積を勘案すると大豆種子はガン類の越冬期間中の餌資源としての寄与は大きくないと推定された。主要な餌植物は昼間の大部分の時間を過ごす河川敷および低地水田で新しく芽をだした各種の草本類(1.2~4.7%)によるものと解釈される。

新潟県朝日池周辺ではマガンが最大3,000羽越冬し、稲ヒコバエの柔らかい基部をもっぱら採食した。福井県坂井平野および石川県片野鴨池のマガンは最大2,000羽で、朝日池と同様に稲ヒコバエの基部を専ら採食するが、渡り直前にはこれに加えて低地水田の大麦若葉なども摂食した。朝日池(最大5,000羽)および坂井平野および片野鴨池のオオヒシクイ(500羽)は、マガンとは別の独立した群れをなして行動し、稲刈り後の水田で越冬期間を通じてもっぱら稲ヒコバエの基部を摂取した。ここでオオヒシクイ(最大500羽)の餌場は、九頭竜川の河川敷内に人工的に作られた低地水田で、朝日池と同様に稲ヒコバエの柔らかい基部を餌としていた。

これら多雪地域で越冬するガン類の餌植物についてみると、朝日池と坂井平野および片野鴨池のオオヒシクイはマガンとは別の独立した群れをなして行動し、稲刈り後の水田で越冬期間を通じて稲ヒコバエの基部を摂取した。越冬期間を通して、

日本のほかの越冬地と比較して、これらの稲植物体の窒素含量は顕著に低いことが特徴的であった(0.4~0.7%)。この2地域の越冬地は日本海海岸線のごく近傍に立地し、秋の終わりから冬季にかけて湿った降雪現象が継続する。低い気温の下で降水が継続するため、低地水田土壌の表面は湛水下にある。一部の地域では稲モミ殻暗渠が埋設されているが、土壌が重粘であるために冬季は湿田となっている。この時期の水田を取りまく畦には積雪があり、餌植物は埋没している。一方、本域では秋の稲の収穫が9月下旬で、稲収穫の後降雪が始まるまでのおよそ1ヶ月間は、平均気温が5℃を下回る日はほとんどない。そのため、地上部が刈り取られた稲から、いわゆる稲のヒコバエが発芽する。条件のよい圃場では約40cm程度まで成長し、完全ではないまでも穂には澱粉の集積が観察された。

坂井平野と朝日池で越冬するマガンとオオヒシクイの主要な餌植物は、以上のような状況を反映して稲ヒコバエの軟弱な基部と澱粉を含む穂である。渡辺ら(2005)も、これら2地域より緯度的に少し高い、新潟県福島潟を畴とするオオヒシクイについて類似の稲ヒコバエの基部を主要な餌資源として摂食することを報告している。餌の窒素含量が著しく低いため、これらの日本海海岸に近接した多雪地域では、ガン類の窒素栄養は非常に厳しい状況にあることがうかがえる。

2) 中継地におけるガン類餌植物資源の地理的な変動および窒素含量の時系列変動

2月下旬、越冬地から北上したマガンの主要な集団は、まず秋田県八郎潟と小友沼周辺に集結し、大規模干拓地と調整池、およびこれより少し北の内陸側に位置する東能代の小友沼を畴にして、周辺の低地水田環境で主として前年の稲落モミ、畦の数種の草本類(シロツメクサ、ハコベ *S. media*)、および限られた一部の地点では大豆種子を摂取して3月末まで滞在した。これらの地域の餌植物としては、稲落ちモミが最も窒素含量が低く(0.9~1.4%)、ハコベやシロツメクサで3.8~4.4%、大豆種子が最も高く6.7~7.3%であった。

3月上旬、ガン類(とりわけマガンとオオヒシクイ)は北海道苫小牧低地に位置するウトナイ湖に徐々に移動、ウトナイ湖と近隣の河川で畴をとり、ウトナイ湖の北東に展開する火山性丘陵地のデントコーン畑で、機械収穫残りのトウモロコシ *Zea mays* 子実(窒素含量:2.5~2.7%)を、およびさ

らに一部は東の厚真付近の水田で落モミを摂食する。4月下旬、デントコーン畑内での調査の折に、食い散らされたトウモロコシ軸の近傍にはガン類の風切り羽根が脱落しているのが観察された。

これらのガン類は、4月上旬になると美唄市の宮島沼と隣接する湖沼群に移動し、稲落ちモミを摂食するが、飛来当初と北半球の高緯度域へ渡去直前には低地水田の秋撒き小麦の地上部を摂食した。これまでに記載したほかの越冬地と中継地の例と類似して、稲落ちモミの窒素含量は低く(1.2~1.8%)、反対に秋撒き小麦の芽だしで5.2と6.7%、大豆種子で6.6%、畦の草本(スズメノカタビラ)で3.3%と窒素に富む傾向が明瞭であった。日本で、ガン類の摂食による農作物、特に麦の被害が顕在化しているのは、現在までのところ、この宮島沼、およびさきに述べた坂井平野と出雲平野の一部地域である。

3) 渡り直前の高窒素栄養摂取に対する生態学的意義付け

以上述べたように、日本の主要な越冬地および中継地で、ガン類が渡り直前に高い窒素栄養の餌植物を選択する傾向のあることが明らかになった。この研究では窒素栄養を餌に含まれる窒素の全量で評価したのであるが、ここで摂取した餌窒素が鳥の腸管を通じてどの程度吸収されるかが重要であることから、言い換えれば餌窒素の消化率を評価する必要がある。消化率は一定組成の餌を一定期間与えて室内環境下でガン類を飼育し、餌と排泄された糞窒素を解析する手法から求めることができる(たとえばAmano *et al.* 2004)。我々もこの手法を踏襲すべく、現在国内で数種のガン類が飼育されている仙台市八木山動物公園を始め、そのほか数施設に共同研究を申し出たが、鳥インフルエンザの蔓延の配慮から糞の施設外への持ち出し禁止措置のために計画を断念せざるを得なかった。転じて、天然記念物に指定されているガン類を捕獲して飼育実験を実現することは、学術研究以外の事象で多大な障壁が予測されること、また、先の野外での摂食行動の観察からは、新鮮な餌植物を飼育に必要な期間、絶えず供給することの困難性などを考慮して、飼育実験から得られる消化率の解析手法は現在の諸般の情勢から限界であるとの認識に至った。

渡りの直前期に、ガン類が高窒素の餌植物を選択する理由としては、繁殖地での新しい組織を作るためであると従前以下の2点から総括されてい

る(Ely & Dzubin 1994)。

a. メスについては、体の貯蔵たんぱく質の一部を繁殖地到着前に卵形成(マガンの場合、一腹4から7個の産卵)に移行させる必要があるため。

アラスカ北極圏でのマガン繁殖地の例によれば、抱卵期間は25日でメスのみが抱卵する。抱卵中、オスは巢の近くで随時待機し、キツネなどの捕食動物から身を守る役割分担を行なっている。ここでメスの抱卵期間中の体力消耗は蓄積脂肪で補償されると解釈されている。

b. 北極圏の繁殖地集団内で、換羽(羽毛の主成分はたんぱくケラチン)に向けてたんぱく質を蓄えておく必要があること。

雪解け間近の5月上旬に越冬地から到着し、非繁殖鳥のうち早いものは6月に入ると換羽を開始するが、この時期は現地の草本類を餌資源として十分に摂取・同化できていない時期と推定されるために、貯蔵たんぱく質のもつ意義は無視できないと推定される。

aの点については、その後、Gauthier *et al.* (2003)によるカナダ北極圏で繁殖するハクガンについての、炭素と窒素安定同位体自然存在比を使った解析法(鳥体内の貯蔵たんぱく質と繁殖現地の餌植物の同位体指標に明瞭な差が存在するため)によって確認されている。彼らによれば、卵たんぱく質のうちの20ないし33%は、繁殖地に到着するまでに体内に蓄積した貯蔵たんぱく質の転換に由来することがモデル計算から推察されている。しかし、同様の手法を用いて換羽における貯蔵たんぱく質の寄与割合の推定(前記bの点)も技術的に可能であるが、定量的な評価はこれまで行なわれていない。

越冬後期におけるガン類の餌資源が穀類から草本類や大豆へ転換することは、先に述べたたんぱく質だけではなく、エネルギー効率の観点(一定の質量の餌資源についてのエネルギー発生量)からも考察を加える必要がある。ここでは飼育実験と野外での摂食観察に基づく結果は異なっている。マガンの飼育実験(呉地・大津 1983)によれば、稲もみの方が草本(青菜)よりエネルギー効率が高い。一方、同様にマガンについての野外観察の結果(嶋田 2006)によれば、季節変動があり、越冬後期はさきの結果とは反対に草本類で稲もみよりも高い結果が得られている。ここで、飼育実験においては餌はマガンの食欲に応じて自由に摂食可能で、採食のためのコストが考慮されていない点が勘案されねばならない。実際の採食現場を反

映した採食効率を考慮すれば、嶋田 (2006) の結果に至ると思われる。いずれにしても、既存の野外観察の結果に基づくガン類の餌資源が越冬後期に高たんぱく質の草本類および大豆に移行するのは、エネルギー獲得の観点からも有利に働いているのかもしれない。

本研究を行なうにあたり、以下に記載した多くの方々から現地の案内とガン類餌資源関連の情報をご提供いただいた。工藤邦彦氏 (日本雁を保護する会)、野津登美子氏、足立容子氏 (ホシザキグリーン財団)、柳町邦光氏 (日本野鳥の会福井支部)、山田雅晴氏 (上越高校)、畠山正治氏 (おとも自然の会)、牛山克己氏 (美唄市役所)、江崎逸郎氏 (日本野鳥の会ウトナイ湖サンクチュアリーセンター)。また、2名の匿名査読者からの建設的なご意見は本論文の改訂にあたって有用でした。記して感謝申し上げます (順不同)。

摘 要

日本列島には秋の終わりから早春にかけて、2種の長距離移動性のガン類が越冬と中継のために飛来する。南北に長い日本列島内で、代表的な越冬地および中継地8地点について、主要な餌資源植物の同定および窒素含量を時系列で解析した。日本におけるガン類の餌資源は、人為起源の農作物の収穫落ちこぼれ (稲落ちモミ、大豆種子、トウモロコシ)、イネのヒコバエおよび畦の草本類に加えて、渡去直前には地域によっては麦類の若葉、水田の雑草類であった。これらの越冬地および中継地における餌資源植物の窒素含量は、とくに越冬後期と中継地において顕著に増大する傾向が見いだされた。餌植物に含まれる窒素の含量は、既往に北極圏ツンドラ繁殖地で報告されている値に比較しうるほど高く、ガン類の長距離移動中の適地選択条件の一つである可能性が示唆された。長距離移動に伴った高窒素栄養摂取の生態学的な意義付けを、卵に転換する体たんぱく質の解析例および飼育実験と野外摂食によるエネルギー効率の二つの視点からの既往の資料に基づいて行なった。

引用文献

- Alisauskas RT & Hobson KA (1993) Determination of Lesser Snow Geese diets and winter distribution using stable isotope analysis. *J. Wildl. Manage.* **57**: 49–54.
- Amano T, Ushiyama K, Fujita G & Higuchi H (2004) Alleviating grazing damage by White-fronted Geese: an optional foraging approach. *J. Appl. Ecol.* **41**: 675–688.
- Bazely DR & Jefferies RL (1985) Goose faeces: A source of nitrogen for plant growth in a grazed salt marsh. *J. Appl. Ecol.* **22**: 693–703.
- Bazely DR & Jefferies RL (1989) Lesser Snow Geese and the nitrogen economy of a grazed salt marsh. *J. Ecol.* **77**: 24–34.
- Cadioux MC, Gauthier G & Hughes RJ (2005) Feeding ecology of Canada Geese (*Branta canadensis interior*) in sub-Arctic inland tundra during brood-rearing. *Auk* **122**: 144–157.
- 土壤養分測定法委員会 (1976) 土壤養分分析法. 養賢堂, 東京.
- Ely CR & Dzubin AX (1994) Greater White-fronted Goose (*Anser albifrons*). In: Poole A & Gill F (eds.) *The birds of North America*. No. 131. The Academy of Natural Sciences, Philadelphia. & The American Ornithologists' Union, Washington, D. C.
- Ely CR & Raveling DG (1989) Body composition and weight dynamics of wintering Greater White-fronted Geese. *J. Wildl. Manage.* **53**: 80–87.
- Fox AD & Kahlert J (1999) Adjustment to nitrogen metabolism during wing moult in Greylag Geese, *Anser anser*. *Funct. Ecol.* **13**: 661–669.
- Gauthier G, Bety J & Hobson KA (2003) Are Greater Snow Geese capital breeders? New evidence from a stable-isotope model. *Ecology* **84**: 3250–3264.
- Hassall M & Lane SJ (2005) Partial feeding preferences and the profitability of winter-feeding sites for Brent Geese. *Basic Appl. Ecol.* **6**: 559–570.
- 池内俊雄 (1996) マガン. 文一総合出版, 東京.
- 岩田久敬 (1965) 食品化学 各論. 養賢堂, 東京.
- Jefferies RL, Klein DR & Shaver GR (1994) Vertebrate herbivore and northern plant communities—reciprocal influences and responses. *Oikos* **71**: 193–206.
- Kear J (2005) *Ducks, Geese and Swans, Volume 1*. Oxford University Press, New York.
- 呉地正行・大津真理子 (1983) 越冬地におけるガン類の環境収容力の推定. (1) マガンのエネルギー要求量. *応用鳥学集報* **3**: 5–7.
- 宮林泰彦 (1994) ガン類渡来地目録 第1版. 雁を保護する会. 若柳, 宮城.
- Ngai JT & Jefferies RL (2004) Nutrient limitation of plant growth and forage quality in Arctic coastal marshes. *J. Ecol.* **92**: 1001–1010.
- 日本鳥学会 (2000) 日本鳥類目録 改訂第6版. 日本鳥学会, 帯広.
- Patterson IJ & Fuchs REM (2001) The use of nitrogen fertilizer on alternative grassland feeding refuges for Pink-footed Geese in spring. *J. Appl. Ecol.* **38**: 637–646.
- Post DM, Taylor JP, Kitchell JF, Olson MH, Schindler DE & Hering BR (1998) The role of migratory waterfowl as nutrient vectors in a managed wetland. *Conserv. Biol.* **12**: 910–920.
- Shimada T (2002) Daily activity pattern and habitat use of Greater White-fronted Geese wintering in Japan: factors of the population increase. *Waterbirds* **25**: 371–377.
- 嶋田哲郎・鈴木 康・石田みつる (2002) 糞分析法によ

- る越冬期のマガンの食性. *Strix* **20**: 137–141.
- 嶋田哲郎 (2006) 日本の水田生態系におけるマガン *Anser albifrons* の越冬戦略とその保全生態学的研究. 岩手大学博士学位論文. 岩手大学, 盛岡.
- Takekawa JY, Kurechi M, Orthmeyer DL, Sabano Y, Uemura S, Perry WM & Yee JL (2000) A Pacific spring migration route and breeding range expansion for Greater White-fronted Geese wintering in Japan. *Global Environ. Res.* **4**: 155–168.
- van der Graaf AJ, Lavrinenko OV, Elsakov V, van Eerden MR & Stahl J (2004) Habitat use of Barnacle geese at a sub-arctic salt marsh in the Kolokolkova Bay, Russia. *Pol. Biol.* **27**: 651–660.
- 渡辺朝一・奥崎政美・根岸由紀子 (2005) オオヒシクイに採食される稲再生稈根元部分と食べ残される上の部分の栄養成分. *山階鳥学誌* **37**: 11–13.
- Zacheis A, Ruess RW & Hupp J W (2002) Nitrogen dynamics in an Alaskan salt marsh following spring use by geese. *Oecologia* **130**: 600–608.