

隣接する湖沼間で異なる貝類を利用する
キンクロハジロ (*Aythya fuligula*) 越冬個体群
の餌利用特性とその影響

2007

関谷義男

目次

第 1 章 序論	3
第 2 章 越冬湖沼間における餌資源の違いと キンクロハジロの餌利用特性	10
2-1 はじめに	10
2-2 調査地	12
2-3 材料と方法	13
2-4 結果	15
2-5 考察	17
第 3 章 越冬湖沼間におけるキンクロハジロ个体群の 形態的分化と餌資源との関係	30
3-1 はじめに	30
3-2 材料と方法	32
3-3 結果	33
3-4 考察	34
第 4 章 消化器官構造の季節変化と餌資源との関係	43

4-1	はじめに	43
4-2	材料と方法	45
4-3	結果	46
4-4	考察	47
第5章	総合考察	53
5-1	消化器官構造と餌利用特性との関係	53
5-2	キンクロハジロ越冬個体群間の形態的相違を生み出す要因	54
	摘要	56
	謝辞	58
	引用文献	59

第1章 序論

同種の個体群間には様々な変異があり、海洋や山脈などが個体群間の自由な遺伝子交流を阻害するとき、例えば、大陸と周辺の島嶼に分布する個体群間には、しばしば亜種レベルまで分化した大きな変異が見られる。移動能力が低い生物では、河川などより小規模な障害物でも移住が妨げられるので、比較的狭い範囲内であっても複数の亜種に分化し得る。また、個体群間に特定の地理的障害が見られない場合であっても、分布域が広い種の場合は、クラインと呼ばれる変異の地理的勾配が見られることがある。代表的なものに、ベルクマンの法則として知られる、低緯度から高緯度地域に向かって恒温動物の体サイズが徐々に大型化する現象がある。例えば、北米大陸に分布するオジロジカ (*Odocoileus virginianus*) は高緯度地域にいくほど体サイズが大型化する。あるいは、恒温動物の突出部が気候が寒冷な地域に移るにつれて小型化するクラインは、アレンの法則として知られている。これらのクラインは、体表面積を考えると、温暖な地域では大きく、寒冷な地域では小さくなることから、地域的な気候の違いに対して適応的であるとされている (Endler 1977)。

以上のような地理的傾斜を示す連続的変異に対し、地理的同一条件化において多型を示す場合がある。例えば、魚類では同種内で沿岸域に分布し底生生物を捕食するタイプと、沖合域に分布しプランクトンを捕食するタイプに分かれ、それぞれのタイプは顎や鰓耙の構造が異なる事例が多数報告されている (Malmquist *et al.* 1992, Schluter and McPhail 1993, Robinson and Wilson 1994, Wimberger 1994)。また、鳥類では、嘴サ

イズに多型を示すアカクロタネワリキンパラ (*Pyrenestes ostrinus*) が知られており、大型の嘴を有するグループは大型で硬い種子に対する採餌時間が短く、小型の嘴を有するグループは小型で柔らかい種子に対する採餌時間が短い (Smith 1987)。この大型・小型の嘴サイズは分断性選択を受け、餌資源が減少し、競争の影響が増す乾期には選択圧が高まることが知られている (Smith 1993)。これら同種内に見られる資源利用の違いに基づく多型では、種間比較の場合に考えられる系統的制約は無く、同所的に分布する種のように異なった環境において異所的進化後に分布域が重なった可能性は少ないので、環境要因の違いによる同所的な個体群分化の理解に有用と考えられている (Skúlason and Smith 1995)。

渡り鳥のように、一年の間に越冬地と繁殖地という異なる地域を利用する種の個体群では、繁殖地で同じ個体群に属する個体が必ずしも越冬地で同じ個体群に属するとは限らず、逆に、越冬地で同じ個体群に属する個体が必ずしも繁殖地で同じ個体群に属するとは限らないことから、越冬地と繁殖地で個体群の構成が変化する可能性がある。この点で、定住性の高い動物種と比較し、個体群の分化プロセスが複雑な季節的移動を行う動物種を扱った研究は進んでいなかった。

Yamamuro *et al.* (1998) および Oka *et al.* (1999) が報告した、キンクロハジロ (*Aythya fuligula*) の越冬個体群間に見られる消化器官形態の相違は、渡り鳥の個体群分化を取り扱う上で注目に値する。キンクロハジロは日本で越冬する潜水性カモ類の一種で、宍道湖と中海という隣接する汽水湖で越冬するにもかかわらず、その筋胃重量が宍道湖個体群では70–73 g、中海では 36–39 gと2倍程度の差があった。主要な餌は、宍

道湖ではヤマトシジミ (*Corbicula japonica*) (出現頻度 80–97%)、中海ではホトトギスガイ (*Musculista senhousia*) (出現頻度 90–100%) であり、キンクロハジロの筋胃重量の違いは、これら餌となる貝の種類の違いを反映したものと考えられた。

宍道湖と中海は隣接しており地理的相違が少ないため、キンクロハジロの越冬個体群が受けた餌資源の相違による影響の評価に適しており、季節的移動を行う動物種における資源利用に関わる形質と個体群分化との関係を理解する上で貴重な機会を提供する。また、繁殖期に偏りがちであったガンカモ類の研究において、越冬期に蓄積した脂肪により、雌では卵生成や抱卵に (Ankney and MacInnes 1978, Raveling 1979)、雄ではテリトリー防衛のためのエネルギーとして利用する (Baldassarre and Bolen 1994) など、越冬期の重要性が近年指摘されており、ガンカモ類の越冬生態の解明に対しても本地域のキンクロハジロ越冬個体群は有用である。

キンクロハジロは、ハクチョウ・ガン・カモ類を含むガンカモ科のハジロガモ属に属する潜水ガモである。日本国内で見られる同属のカモ類には、スズガモ (*Aythya marila*) やホシハジロ (*A. ferina*) がある。キンクロハジロは、極北部を除くユーラシア大陸北部全般で繁殖し、地中海沿岸から中央アジア・インド・中国南部・韓国・日本・東南アジアなどで越冬する。通常、オスは1年、メスは1–2年で繁殖を開始し (Johnsgard 1978)、繁殖地に対する定着性は強い (Newton and Campbell 1976)。ラトビアのエングレ湿原における追跡調査では、ほぼ全ての生残メスが前年の繁殖場所に戻っている (Bengtson 1972)。キンクロハジロの最長生存記録は、フランスにおいて野生個体で15歳6ヶ月、飼育個体で18歳7ヶ月である (Ibanez 1991)。キンクロハジロの形態的特徴は、マガモ類に

比較して幅広の胸骨を持ち、水面上での波浪に対する安定性に寄与している。さらに胸骨は腹部後方まで伸びており水圧に耐える構造となっている（羽田 1963）。潜水時は翼は使用せず、脚による推力を用いる。そのため蹼と脚筋が発達している。アスペクト比の小さい翼と高い翼面荷重により、離陸には長距離の滑走を必要とするので、狭い水域を好まないとされる。

キンクロハジロは雑食性であり、主に水深0.6 – 3 mまで潜水して水性無脊椎動物（軟体動物、甲殻類、水生昆虫）や水生植物を餌とするが、沿岸部の越冬地域では貝類が主要な餌となっている（Cramp and Simmons 1977）。また、ヨーロッパの淡水域では、近年増殖したカワホトトギスガイ（*Dreissena polymorpha*）が餌の大半を占めている事例が報告されている（Pedroli 1982, de Vaate 1991, Hamilton and Ankney 1994）。カモ類のように、餌を丸呑みして筋胃で砕いて消化する鳥類が貝類のような硬い餌を利用するには大型の筋胃が必要とされる。例えば、コオバシギ（*Calidris canutus*）に貝類を与えたとき、筋胃サイズが採餌量の制限要因となる（van Gils *et al.* 2003）。しかし、消化器官はタンパク質回転率が高く、最もエネルギーを消費する組織である（McBride and Kelly 1990）ことから、大型の消化器官を維持するためのコストは大きい。また、渡り鳥にとっての消化器官は、渡り飛行時には余分な重量となり、より多くの飛行エネルギーを消費してしまう。このような場合、鳥類は消化器官構造を可塑的に変化させることで対応する。例えば、オオソリハシシギ（*Limosa lapponica baueri*）やコオバシギ、ハジロカイツブリ（*Podiceps nigricollis*）では、渡りの前に消化器官重量の減少が起こる（Piersma *et al.* 1993, Battley and Piersma 1997, Jehl 1997, Piersma and Gill

1998)。

従って、硬い餌を利用する渡り鳥に対しては、特に消化器官構造の急速な変化が要求されると思われるが、近年の研究によって鳥類の筋胃は急速に変化ができる能力を有することが明らかになってきた。例えば、柔らかいペレットを餌として与えていたコオバシギを硬い貝であるムラサキイガイ (*Mytilus edulis*) に変えて飼育すると、筋胃重量は6.2日で1.47倍になり (Dekinga *et al.* 2001)、ウズラ (*Coturnix japonica*) では、餌中に消化できない繊維質を45%加えることで筋胃重量は14日で1.82倍に増加し、その変化は可逆的である (Starck and Rahmaan 2003)。このような、鳥類の筋胃が有する急速なサイズ変化を可能とする能力を考慮すると、Yamamuro *et al.* (1998) および Oka *et al.* (1999) によって報告されたキンクロハジロの筋胃重量の宍道湖と中海の間で見られた大きな差異は、キンクロハジロが越冬期を通じて一定の湖沼を利用するために生じたとは必ずしも言えない。なぜなら、越冬期の途中で越冬湖沼を変えて餌の変化が起きたとしても、それに伴って筋胃サイズは急速に変化してしまい、その変化は十分に検出できないと思われるからである。

一方、渡り鳥は渡りを行う前に採餌量を増加させ、渡り飛行に必要なエネルギーや栄養素を体内に蓄積しなければならない (Alerstram and Lindstrom 1990, Blem 1990, Biebach 1996)。そのためには、単位時間あたりの採餌量を増加させる必要があるが、もし渡り鳥が余剰の消化能力を有していない場合には、単位時間あたりの採餌量の増加は採餌効率を低下させると予想される。Dykstra and Karasov (1992) は、イエミソサザイ (*Troglodytes aedon*) を対象に、一日あたりの採餌量を増加させて、消化器官形態、

消化物の体内保持時間、消化酵素活性、栄養吸収率の変化を調べた結果、小腸長の増加がその主要な対処手段であることを確認している。しかし、筋胃と比較し、小腸の変化はより時間を要することが多い。例えば、マガモ (*Anas platyrhynchos*) は、40%の繊維質を含む餌を与えることで、筋胃重量は10日で2倍程度まで増加する。一方、小腸長は10日以降も伸張し続け、25日で約1.3倍に達した (Kehoe *et al.* 1988)。この実験は25日以降は行われなかったが、少なくとも餌の変化に対する構造変化が、筋胃では10日程度で最大に達するのに対し、小腸では最低25日は必要になることを示している。

消化器官の効率的な維持には、キンクロハジロが渡りを行っている時期には小型の消化器官を持ち、その後、餌の特性に応じた消化器官構造に変化する必要がある。宍道湖・中海で越冬するキンクロハジロでは、柔らかい貝を利用する中海個体群では筋胃の変化をあまり必要としないが、硬い貝を利用する宍道湖個体群では筋胃が急速に大型化できれば効率的である。鳥類における消化器官の特性を考えると、キンクロハジロの筋胃は餌の特性から要求される変化に良く対応できる可能性が高いが、小腸では筋胃と比較して、より時間的コストがかかるだろう。そのため、キンクロハジロが餌から受ける制約は筋胃よりも小腸の方が強い可能性がある。しかし、貝類を餌とする鳥類の研究は、主として筋胃に注目しており、小腸から受けるは制約に関して取り扱うことはほとんど無く、宍道湖・中海で越冬するキンクロハジロ個体群の小腸に関する情報も全く得られていないのが現状である。

本研究の目的は、宍道湖・中海で越冬するキンクロハジロの各湖沼における餌資源とその利用状況を把握し、それに対する消化器官構造の対応を明らかにすること、さらに、

キンクロハジロが各湖沼にどの程度特化しているかを解明し、資源の相違が個体群の分化過程に果たす役割を理解することである。

第2章で、まず宍道湖と中海における餌資源の特定とその動態の把握、消化器官構造に影響を与える餌特性を定量化を行い、同時に、キンクロハジロの餌利用特性を把握する。

第3章では、消化器官構造のように可逆的に変化することのない、体サイズと頭骨形態の特性から見た各湖沼個体群の特徴づけを行う。

第4章では、筋胃重量および小腸長さの越冬期間内における季節変化を調べ、各湖沼の餌資源に対する消化器官構造の可塑性による順応過程の特徴を明らかにする。

以上の結果を総合し、第5章では、キンクロハジロ越冬個体群が各湖沼で効率的な餌利用を行うために消化器官構造がどの程度特化しているかを評価する。それによって越冬地における資源の相違が個体群の分化過程にどのような役割を果たすのかを考察する。

第2章 越冬湖沼間における餌資源の違いと

キンクロハジロの餌利用特性

2-1 はじめに

鳥類の消化器官構造は、餌から様々な影響を受ける。キンクロハジロが沿岸域で越冬する場合、主要な餌は貝類である (Cramp and Simmons 1977)。宍道湖と中海においても、キンクロハジロの胃内容物中にはそれぞれヤマトシジミとホトトギスガイの出現頻度が高い (Yamamuro *et al.* 1998, Oka *et al.* 1999)。キンクロハジロのように、餌を丸飲みにし、それを筋胃で砕いて消化処理を行うタイプの鳥類は、貝類の硬さが筋胃サイズに大きな影響を与え、硬い貝類を利用する場合は大型の筋胃を、柔らかい貝類を利用する場合は小型の筋胃を持つ (e.g. Piersma *et al.* 1993)。また、餌のエネルギー含有率が低いほど採餌量が増加するため、消化吸收の場である小腸への負荷も増加する。そのため、多くの鳥類において、餌のエネルギー含有率の低下により小腸長の増加が起きる [鳴鳥類7% - 40% (Kenward and Sibly 1978, Dykstra and Karasov 1992, Brugger 1991); 家禽類 10% - 30% (Fenna and Boag 1974, Savory and Gentle 1976a,b); ガンカモ類 30% (Kehoe *et al.* 1988)] ことが報告されている。ヤマトシジミとホトトギスガイでは、全湿重あたりのエネルギー含有率がそれぞれ0.291 kJ/g、0.856 kJ/gと大きな差がある (Oka *et al.* 1999) ため、キンクロハジロの小腸が受ける負荷量も湖沼間で大きく異なると考えられる。

貝類を餌とする場合、サイズの違いによる貝殻硬さとエネルギー含有率の変化に注意

する必要がある。例えば、硬さの指標である貝殻を破砕するのに要する力は、ムラサキイガイでは殻長の2.4乗に比例して増大し (Piersma *et al.* 1993)、全重量に対する身の割合は殻長が5 mm程度では8%であるのに対し、42 mm程度になると4%まで低下する (Bustnes and Erikstad 1990)。その他、潜水ガモ類のような翼面荷重の高い鳥類では、体内に取込む貝殻量の増加が体重増加を引き起こし、離陸性能の低下をもたらすおそれがある (Guillemette 1994) ことや、キンクロハジロの貝類の取込方法は貝類のサイズによって変化する [小型の貝類では嘴内で水流を発生させて濾し取り (suction-feeding)、大型の貝類は一つ一つ拾い上げる (de Leeuw and van Eerden 1992)] ことから、貝類のサイズは行動面にも影響を与えている。実際に、カワホトトギスガイを捕食するキンクロハジロではサイズ選択的であり (Pedroli 1981, Draulans 1982, 1984, 1987, de Leeuw 1992)、選好するサイズは、最適採餌理論 [MacArthur and Pianka (1966) によって定式化] が予測する処理時間あたりの取込エネルギー量を最大にするサイズと良く一致していた (de Leeuw and van Eerden, 1992)。これは、貝類のサイズが採餌効率にも影響すること示唆している。

従って、キンクロハジロの餌利用特性を把握には、餌の種類と、餌が貝類である場合にはそのサイズに関する情報を得ることが重要である。宍道湖と中海におけるキンクロハジロの餌利用特性として餌項目の出現頻度が報告されている (Oka *et al.* 1999) が、出現頻度は、胃内容物中に存在する量に関わらず、たとえ少量の餌項目であっても出現したことになるため、餌の選好性を反映せず (Baldassarre and Bolen 1994)、餌利用特性の把握に適していない。また、貝類の硬さに関しては、ヤマトシジミの方がホトトギ

スガイより定性的に硬いという情報があるのみで、定量的評価はなされていない。

そこで本章では、宍道湖と中海におけるキンクロハジロの餌資源と実際に利用した餌項目の重量割合を明らかにし、キンクロハジロの選好する餌を明らかにする。そして主要な餌となっている貝類の硬さの定量評価を行う。また、貝類のサイズに関する利用特性として、両湖沼における貝サイズの選択性とその季節変化を解析する。

2-2 調査地

宍道湖（面積 87 km²、平均水深 5.4 m）と中海（面積 79 km²、平均水深 4.5 m）は日本の南西部、山陰地方に位置する富栄養の汽水湖で、両湖沼は大橋川で連結され（両湖沼の間隔は約7 km以下）、上流は斐伊川から淡水が流入し、下流は境水道で日本海と連結した沿岸潟湖によるシステムを形成している（図2-1）。その構造から、宍道湖は海水のおよそ1/10 程度、中海はおよそ1/2 程度の塩分濃度となる。そのため、両湖沼におけるベントス相は大きく異なり、宍道湖では内在性二枚貝のヤマトシジミ、中海では表在性二枚貝のホトトギスガイなどの大型ベントスが優占する（Nakamura *et al.* 1988, Sawamura *et al.* 1993）。本地域では、ヤマトシジミは年間約7700 tあまり水揚げされ【平成16年漁業・養殖業生産統計（農林水産省）からの見積もり】、ホトトギスガイも同様に豊富に存在する（Yamamuro 1998）ことから、それらを餌として多数の *Aythya* 属カモ類（キンクロハジロ *A. fuligula*、スズガモ *A. marila*、ホシハジロ *A. ferina*）が渡来する。また両湖沼は越冬期を通して湖面の凍結も起こらず、日本最大級のガンカモ類越

冬地となっており、中でもキンクロハジロは最も優占する種となっている [宍道湖 12,100羽、中海15,600羽 (2000年1月) (環境省 2006)]。

2-3 材料と方法

採餌行動観測により、キンクロハジロが餌場として通常利用していた場所 (水深 1.0 m - 1.2 m) を宍道湖および中海からそれぞれ4地点を選定した (図2-1)。湖底に存在する底生生物の密度を、この4地点からの採泥サンプルにより決定した。2001年度冬期 (2001年11月 - 2002年3月) に毎月1回 (4地点×3回繰り返し) を鋤簾 (32×34×15 cm, メッシュサイズ 1 mm) を用いて採泥した。採泥サンプルは、回収後に直ちに冷凍庫まで輸送し、冷凍保存 (-20 °C以下) した。その後、実験室において解凍し、1 mmメッシュのふるいを用いて泥・砂等を取り除いたものをソーティングして、底生生物を回収した。得られた底生生物は、ペーパータオルで表面の水分を拭き取り、湿重を電子天秤を用いて0.001 gまで秤量した後、直ちに70%アルコールで固定した。

キンクロハジロの検体は、2001年度冬期に漁網によって混獲された個体、宍道湖22個体 (male $n = 15$, female $n = 7$)、中海46個体 (male $n = 19$, female $n = 27$) を、キンクロハジロが溺死後1日以内に漁師から入手した個体を用いた。入手後直ちにキンクロハジロの胃内容物を、嘴から筋胃直前に至るまでの消化管内にあったものと筋胃内から取り出したものに分けた。胃内容物は、ペーパータオルで表面の水分を拭き取り、湿重を電子天秤を用いて0.001 gまで秤量した後、直ちに70%アルコールで固定した。

採泥サンプルから得られた底生生物と胃内容物中の餌生物は、原則として、種または属のレベルまで同定し、貝類は殻長をデジタル・ノギスを用いて0.01 mmまで測定した。

また貝殻の硬さは、アルミ製の平板上に貝を載せて破碎し、そのときにかかった力をデジタル・フォースゲージ (IMADA, DSP-50) を用いて0.1 kgまで測定した。

貝サイズの選択性は、パラメータの大きな変化によってもあまり影響されない (Lechowich 1982) とされる Vanderploeg and Scavia (1979) の electivity index (E^*) を用い、その算出式は以下の通りである。

$$E_i^* = [W_i - (1/n)] / [W_i + (1/n)]$$

ここで n は餌の種類数、 W_i は $(r_i / p_i) / \sum(r_i / p_i)$ より求められ、 r_i は胃内容物に含まれる餌*i*の割合、 p_i は環境中における餌*i*の割合を表す。この指数の範囲は-1 ~ +1で、プラス値のときは正の選択、マイナス値のときは負の選択を表す。なお、選択指数が+1となる場合は、 $r = 1$, $n = \infty$ となる非現実的な状況下しかあり得ない。筋胃内に含まれる貝は、小型のものほど破碎され易く、大型のものに偏る可能性があるため、 E^* の算出には、嘴から筋胃直前までの胃内容物に限定し、 r_i および p_i は湿重量の割合から求めた。

貝サイズ選択性に利用する胃内容物を嘴から筋胃直前までの胃内容物に限定したため、筋胃内のみに餌が存在する検体は利用できず、利用可能な検体数が減少した。そのため、各期に十分な検体数が含まれるよう、越冬期間を3期に任意区分した。その区分と検体数を、前期は11月 - 12月 (宍道湖 $n = 6$, 中海 $n = 14$)、中期は1月 - 2月中旬 (宍道湖 $n = 4$, 中海 $n = 9$)、後期は2月下旬 - 3月 (宍道湖 $n = 5$, 中海 $n = 13$) とし、底生生物は、

前期を11月、中期を1月、後期を3月のデータを用いて解析した。

また、貝サイズは、ヤマトシジミとホトトギスガイでは外形の特徴が異なる（ヤマトシジミと比較してホトトギスガイは殻長に対する殻高が低いため細長い）ので同じ数値では区分せず、越冬期間を通して各サイズに属する貝の個数（図2-10）が大きく相違しないよう任意区分した。その結果、ヤマトシジミでは、小サイズ（1.00-6.20 mm）、中サイズ（6.21-12.40 mm）、大サイズ（12.41-18.46 mm）と区分し、ホトトギスガイでは、小サイズ（1.00-4.99 mm）、中サイズ（5.00-9.99 mm）、大サイズ（10.00-19.60 mm）と区分した。

2-4 結果

各湖沼における底生生物とキンクロハジロの胃内容物の組成は、宍道湖では、底生生物および胃内容物共に越冬期間を通してヤマトシジミが99%以上を占めており、胃内容物中でわずかに認められたのは、腹足類 [カワザンショウガイ (*Assiminea japonica*)、ムシヤドリカワザンショウ (*A. parasitologica*)、カワグチツボ (*Fluviocingula nipponica*)] であった (図2-2)。中海では、底生生物はホトトギスガイが越冬期前期に97%を占めるが、後期には80%まで減少し、ホトトギスガイ以外の二枚貝類 [ウネナシトマヤガイ (*Trapezium litatum*)、ソトオリガイ (*Laternula limicola*)、チヨノハナガイ (*Raeta pulcholla*)、アサリ (*Ruditapes philippinarum*) 等] や腹足類 [カワグチツボ、エドガワミズゴマツボ (*Stenothyra yedogawaensis*)、アラムシロガイ (*Hinia festiva*)

等]が増加した。胃内容物の組成でも同様な傾向を示し、ホトトギスガイが越冬前期は96%を占めるが、後期には78%まで減少し、ホトトギスガイ以外の二枚貝類 [アサリ、ウネナシトマヤガイ] や腹足類 [アラムシロガイ、カワグチツボ、エドガワミズゴマツボ]が増加した (図2-3)。両湖沼共に、底生生物中には多毛類が認められた(宍道湖1%以下, 中海0.4% - 8%)が、胃内容物中からは全く検出されなかった。この偏りには、消化性の良い多毛類が胃内容物分析時には既に消化されていた可能性が考えられる。底生生物の密度は、越冬期前期には中海の方が宍道湖より高いものの、中期から後期にかけて急激に減少した。Yamamuro *et al.* (1998)はこの中海における底生生物の急激な減少を、ハジロガモ類 (キンクロハジロ、スズガモ、ホシハジロ)の体重から概算される代謝エネルギー量から推定して、ハジロガモ類の捕食圧が主な要因とした。一方、宍道湖の底生生物の密度は越冬期を通して比較的安定しており、中期から後期は中海よりもその密度が高かった (図2-4)。

2種の貝類におけるサイズと硬さの関係は、ヤマトシジミはホトトギスガイに比較して著しく硬く、またサイズの増加と共に硬くなる傾向が見られた。5 - 20 mmの範囲では、ホトトギスガイの硬さは最大サイズであってもヤマトシジミの最小サイズの硬さに達することはなく、貝サイズに関わりなくヤマトシジミの方が約5 - 10倍硬いことが明らかになった (図2-5)。このサイズと硬さとの関係に基づき、キンクロハジロの利用する貝サイズから平均的な貝の硬さを求めると、キンクロハジロの宍道湖個体は中海個体群と比較して平均的な貝類の硬さが約10 - 50倍高い (図2-6)。

宍道湖におけるヤマトシジミに対するサイズ選択性は、越冬期前期は中サイズに正の

選択性が見られるのに対し、中期以降は大サイズが正に選択され、中サイズは逆に負の選択性を示した（図2-7）。後期は、さらに中サイズは負の選択性が増加し、大サイズは正の選択性が増加した。小サイズは常に負の選択性を示し、季節の進行と共に負の選択性が高まった。一方、中海におけるホトトギスガイの場合は、小・中サイズは常に負の選択性を示し、大サイズは中期に正の選択性を示すが、一定した変化の傾向は見られなかった（図2-8）。ヤマトシジミとホトトギスガイのサイズ分布の季節変化は図2-9に示す。

2-5 考察

キンクロハジロの餌利用として、宍道湖では底生生物がほぼヤマトシジミで占められており、胃内容物もヤマトシジミのみであった（図2-2）。それに対し中海では中期から後期にかけてホトトギスガイから腹足類（主にアラムシロガイ）の割合が増加した（図2-3）。これは中海の餌密度が、越冬中期から後期にかけて減少した（図2-4）ためと思われる。全湿重に対する貝の身の重量割合で見たとき、ホトトギスガイに比べ、アラムシロガイは約1/3であり（関谷 未発表）、餌質は低いので、中海では餌環境の条件が劣化していた。それに対して宍道湖におけるヤマトシジミの越冬中期から後期にかけての減少量は少ない（図2-4）ため、宍道湖は越冬期が進行するにつれて中海と比較すると良い条件になっていった。

ホトトギスガイはサイズの変化に対して、大きな硬さの変化が見られないが、ヤマト

シジミはサイズの大型化に伴って硬さも急激に増加した (図2-5)。キンクロハジロが利用していたヤマトシジミの硬さも越冬期が進むにつれて増加しており、これはより大型のヤマトシジミを季節の進行と共に利用するためである。同時に宍道湖個体群では、貝サイズ選択性も中サイズから大サイズにシフトが起きている (図2-7)。一般に、最適採餌理論から予測される動物に選好される餌は、餌の処理時間あたりに得られるエネルギー量が高く、環境中に豊富に存在し、探索時間が少なくてすむとされる。これを貝類のサイズに関して考えると、例えば、カワホトトギスガイを利用するキンクロハジロにおける処理時間あたりに得られるエネルギー量は、貝サイズと共に増加し利用できる最大サイズの7~9割程度でピークを迎える (Draulans 1982, 1984)。これをヤマトシジミに当てはめると、大サイズの貝が獲得エネルギーから見た価値の高い餌に相当する。しかし、硬さの点で大サイズは不利であり、その影響が越冬前期に大サイズのヤマトシジミが負に選択されたことに現れていた可能性がある。その後、キンクロハジロが大サイズのヤマトシジミに順応することで選好性のシフトが起きたと考えられる。

一般に、餌が豊富なときに餌選択性の絶対値が増加し、餌が少ないときはゼロに近づく傾向がある (Werner and Hall 1974, Elner and Hughes 1978)。Draulans (1982) は、ベルギーのサンド・ピットにおけるカワホトトギスガイを用いた野外実験により、キンクロハジロの貝サイズ選択性が餌密度が高いほど増加することを報告している。宍道湖・中海の餌密度は越冬期の進行に伴って減少するので (図2-4)、越冬後期の選択性の絶対値は越冬前期よりも減少する可能性が高い。しかしヤマトシジミの中サイズと大サイズの選択性を見ると、越冬前期では中サイズを選好し、大サイズを避ける傾向があっ

たのに対し、中期から後期にかけては選好サイズが中サイズから大サイズにシフトし、選択性の絶対値は越冬後期にかけて増加していく。中海においては選好サイズのシフトは見られず、越冬後期の中サイズと大サイズを選択性の絶対値は減少している。これは、硬い貝であるヤマトシジミを利用する宍道湖個体群では、貝サイズ選択性は餌密度の減少による影響より、キンクロハジロが硬さに順応し、越冬期の進行に伴ってより大型の貝を選好したことを示唆している。

その他にキンクロハジロのサイズ選択性を変化させる要因としては水深が考えられ、De Leeuw and Van Eerden (1992) は、カワホトトギスガイを用いた給餌実験により、キンクロハジロは水深が増すに従って、小サイズの貝に対しては正に、大サイズの貝に対しては負に選好性が増加することを報告している。本研究で使用したキンクロハジロの検体は、越冬期間を通して一定地点の水深約2–3 mに設置された刺網で混獲されたものである。様々な水深で採餌していたキンクロハジロが混獲された可能性があるが、採餌地点の平均的水深が越冬3期間で大きく異ならない限り水深の影響は少ないと考えられる。刺網は定点に固定されていたので、採餌地点の平均的水深を越冬3期の間で異ならせる原因は特に見あたらなかったが、より正確に貝サイズ選択性を評価するためには、採餌地点の平均的水深のバラツキが十分少なくなるよう、キンクロハジロの検体数を増加させる必要があるだろう。

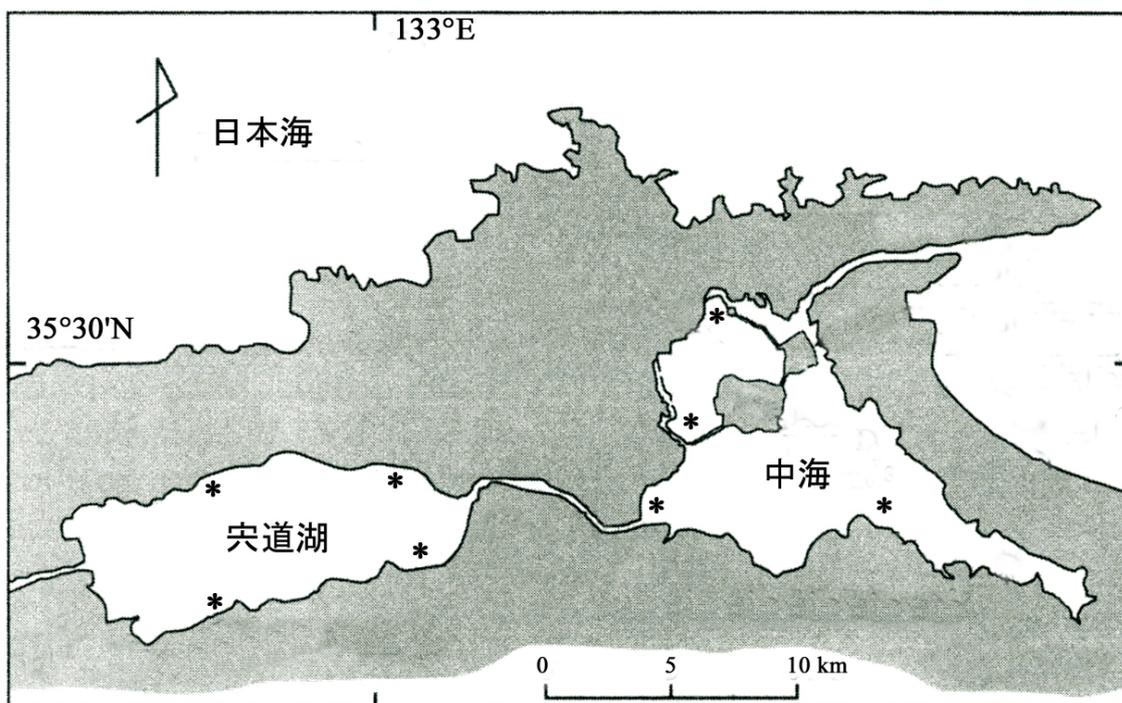
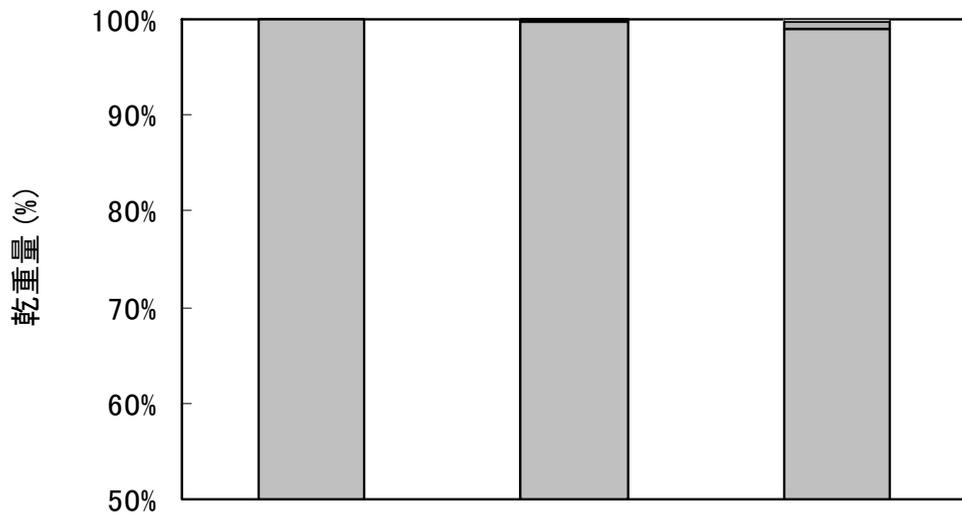


図 2 - 1 調査地の概要。アスタリスク (*) は底生生物のサンプリングポイントを示す。

(a) 宍道湖の底生生物



(b) 宍道湖で越冬するキンクロハジロの胃内容物の組成割合

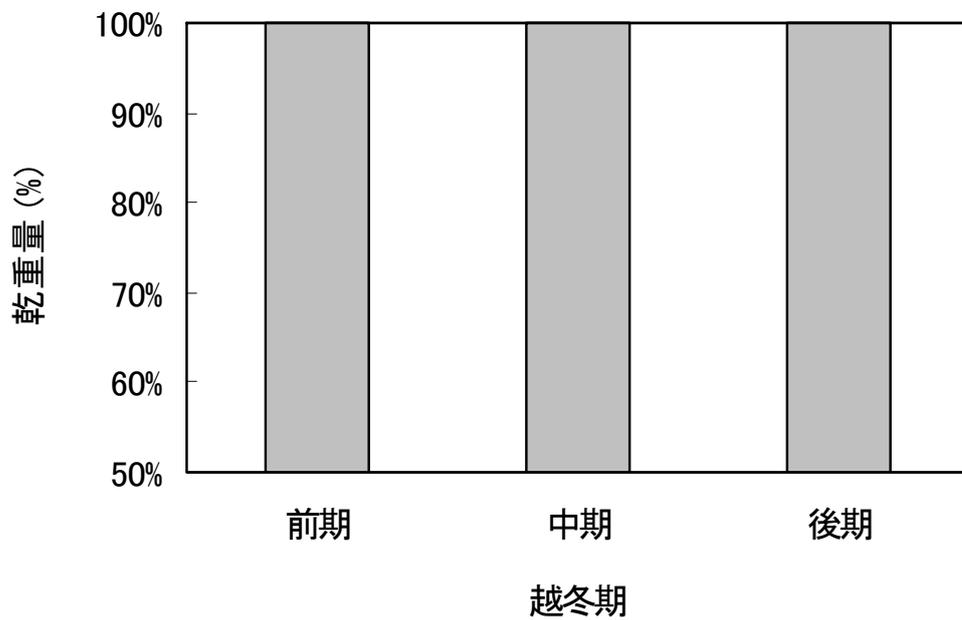
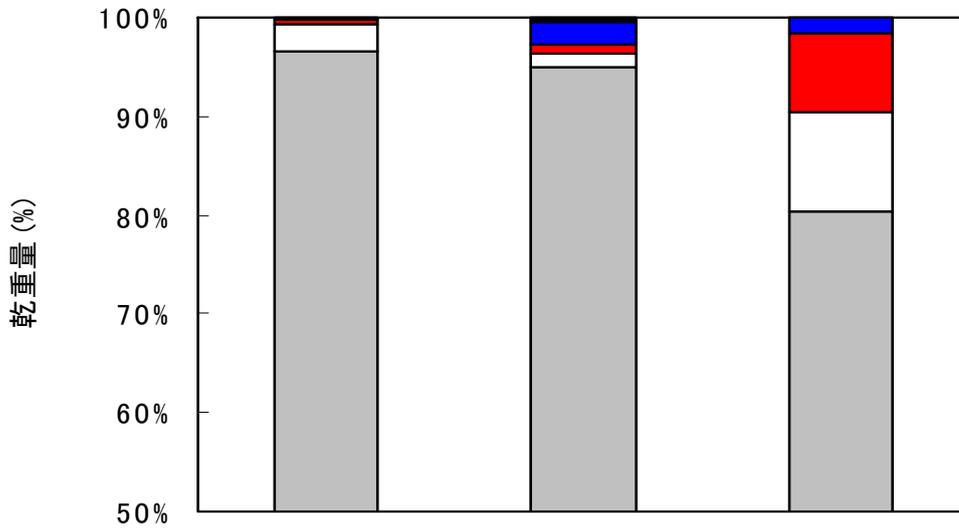


図 2 - 2 宍道湖における (a) 底生生物と (b) キンクロハジロの胃内容物の組成割合。

■ ヤマトシジミ □ 二枚貝類 (ヤマトシジミを除く)
■ 多毛類 ■ 腹足類 ■ 甲殻類

(a) 中海の底生生物



(b) 中海で越冬するキンクロハジロの胃内容物の組成割合

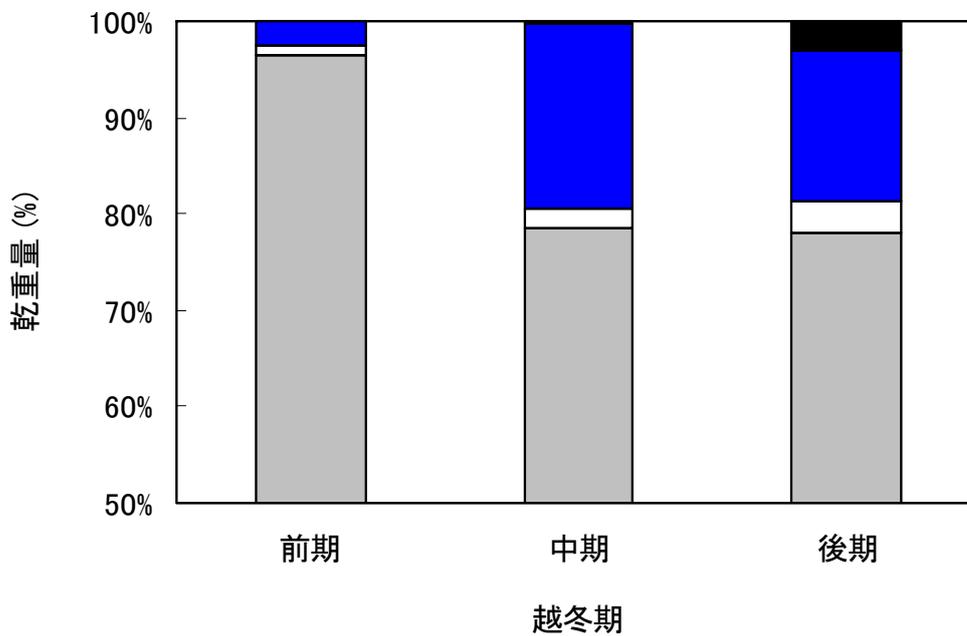


図 2 - 3 中海における(a)底生生物と(b)キンクロハジロの胃内容物の組成割合。

- ホトトギスガイ □ 二枚貝類 (ホトトギスガイを除く)
- 多毛類 ■ 腹足類 ■ 甲殻類

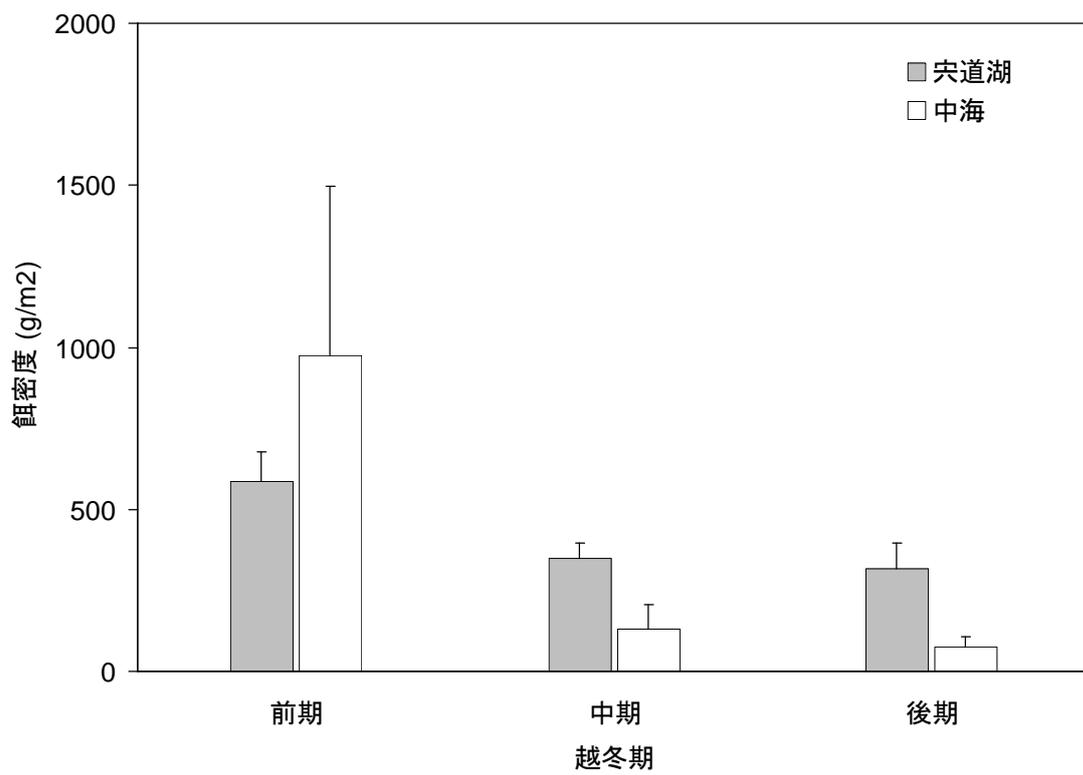


図 2 - 4 宍道湖と中海における利用可能な底生生物密度の時期的変化
バーは標準誤差を示す。

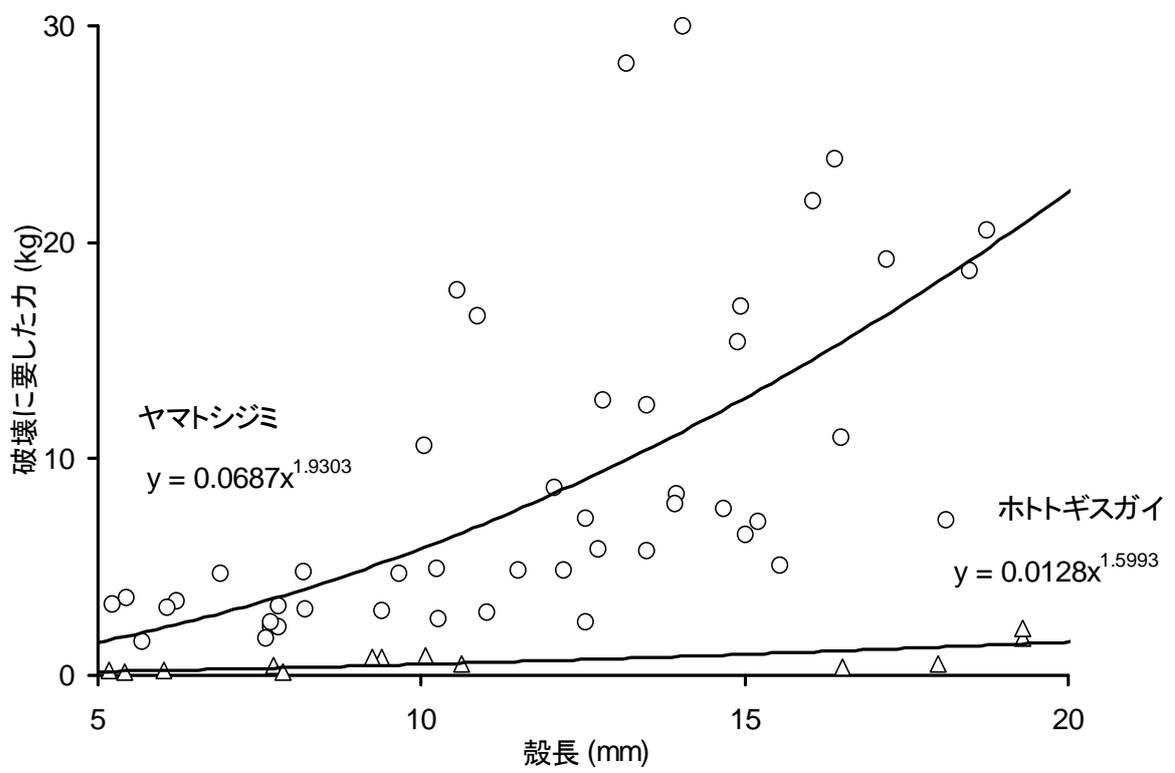


図 2-5 ヤマトシジミとホトギスガイの殻の硬度

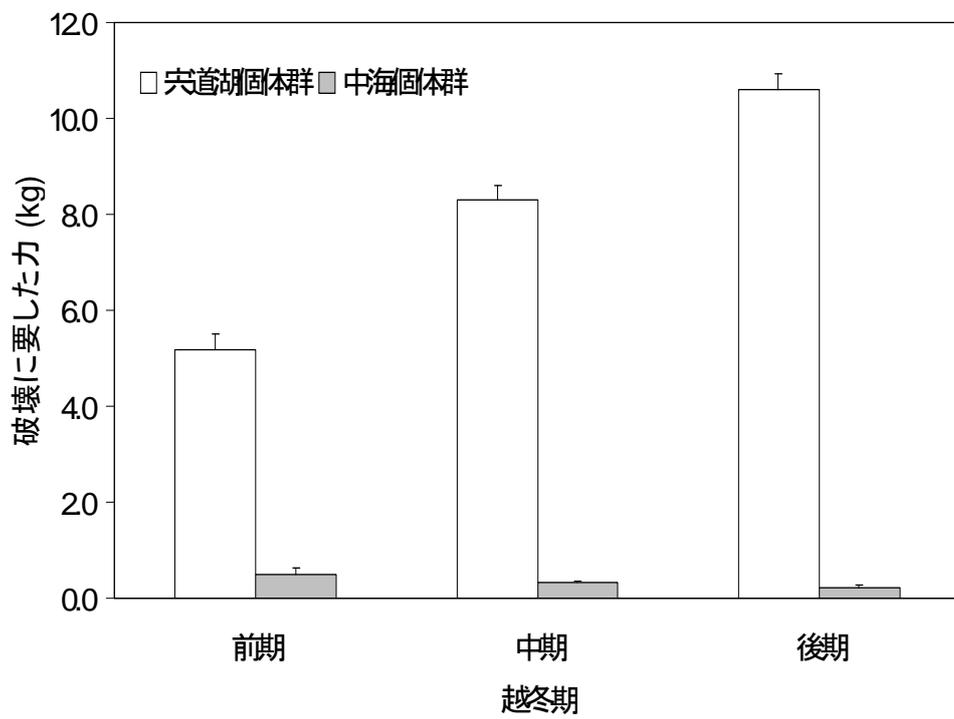


図 2-6 キンクロハジロにより採餌された貝殻の平均的硬度
バーは標準誤差を示す。

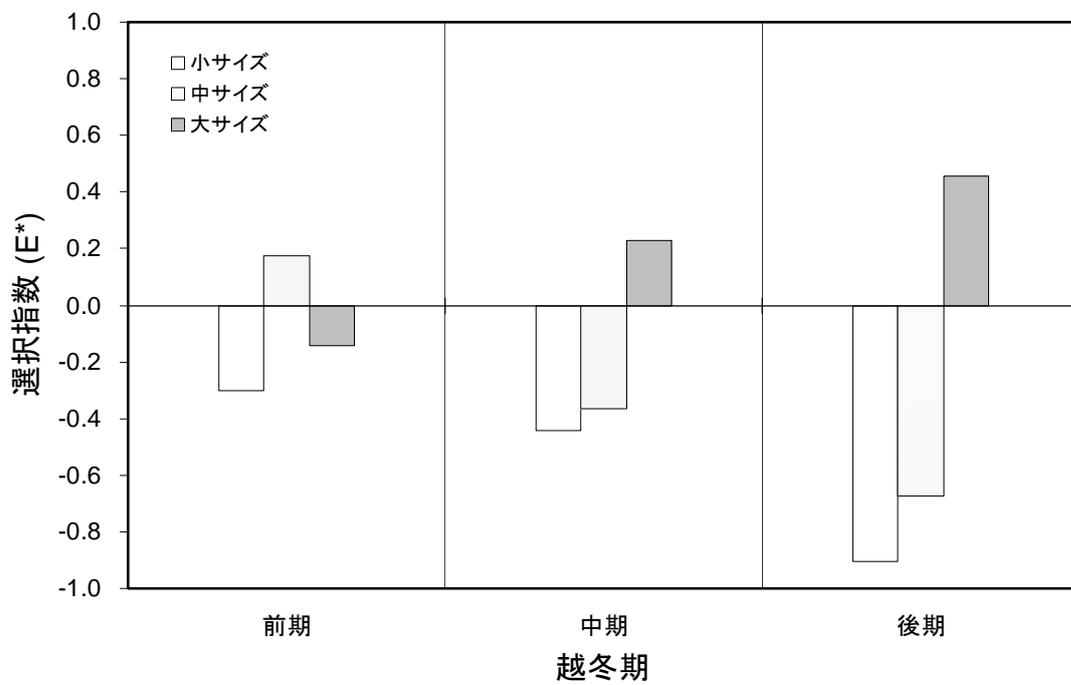


図 2-7 宍道湖におけるキンクロハジロのヤマトシジミに対するサイズ選択性

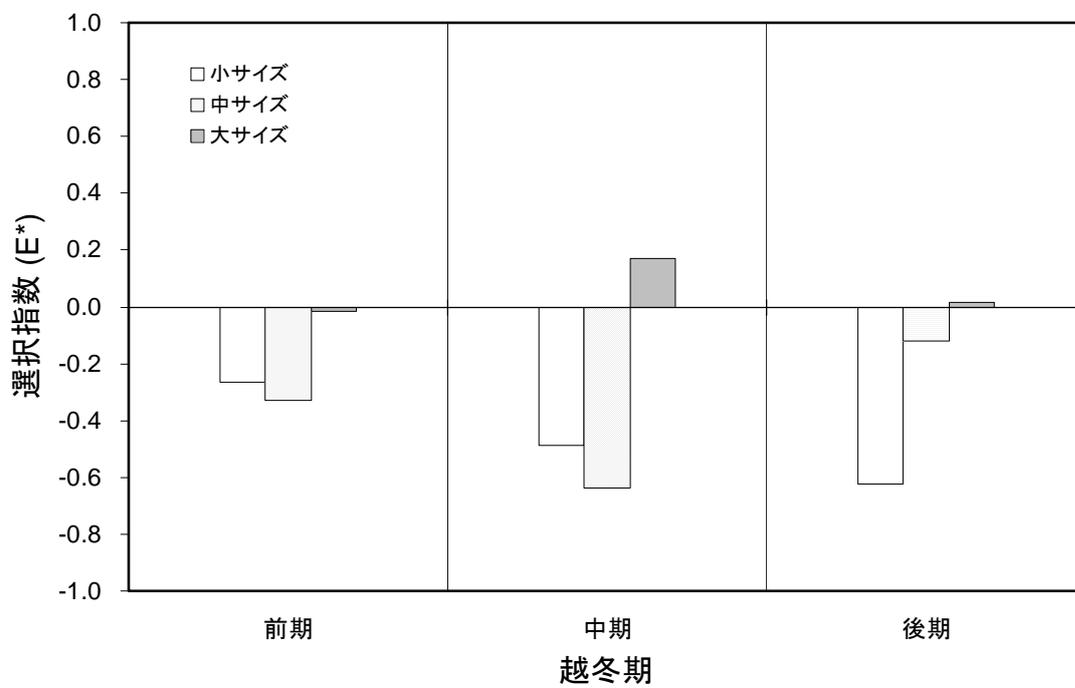
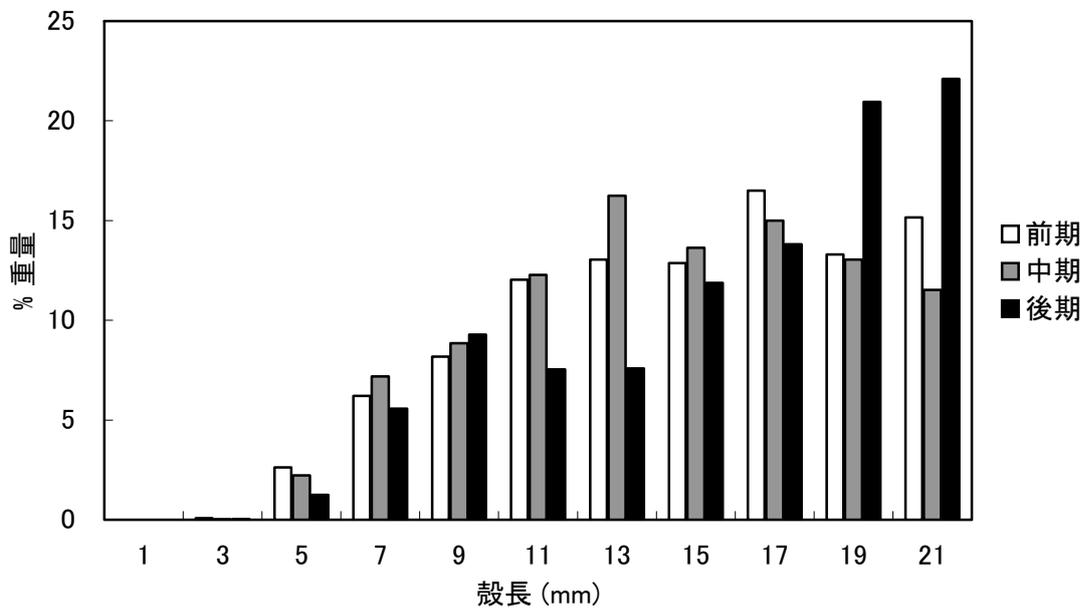


図 2-8 中海におけるキンクロハジロのホットガスガイに対するサイズ選択性

(a) ヤマトシジミ



(b) ホトギスガイ

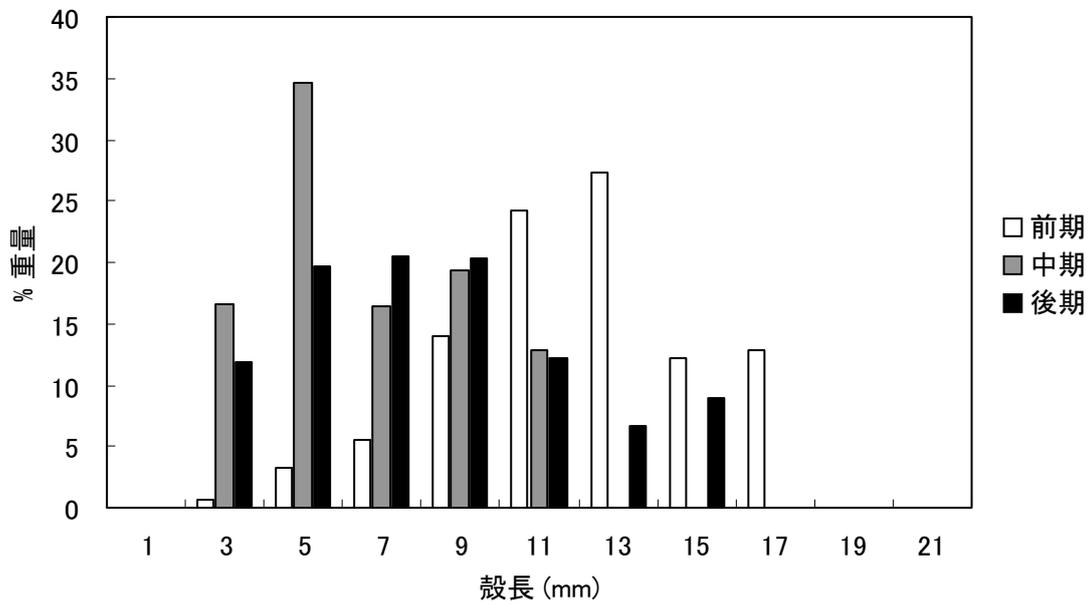
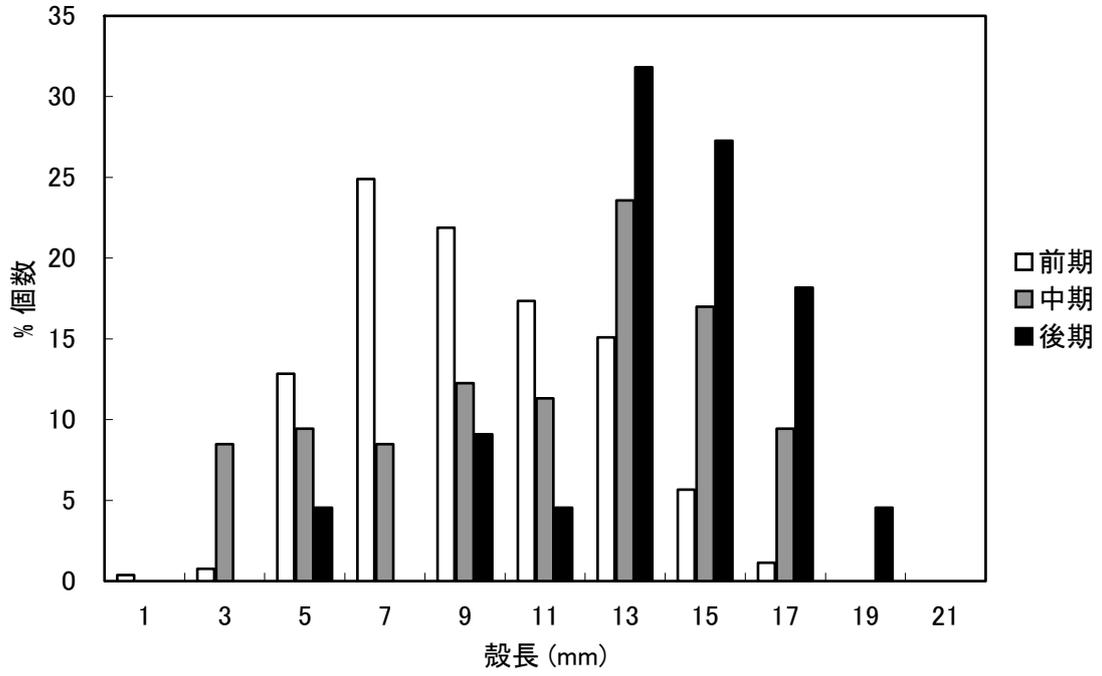


図 2-9 殻長に対する貝類の重量分布とその季節変化。

(a) ヤマトシジミ



(b) ホトギスガイ

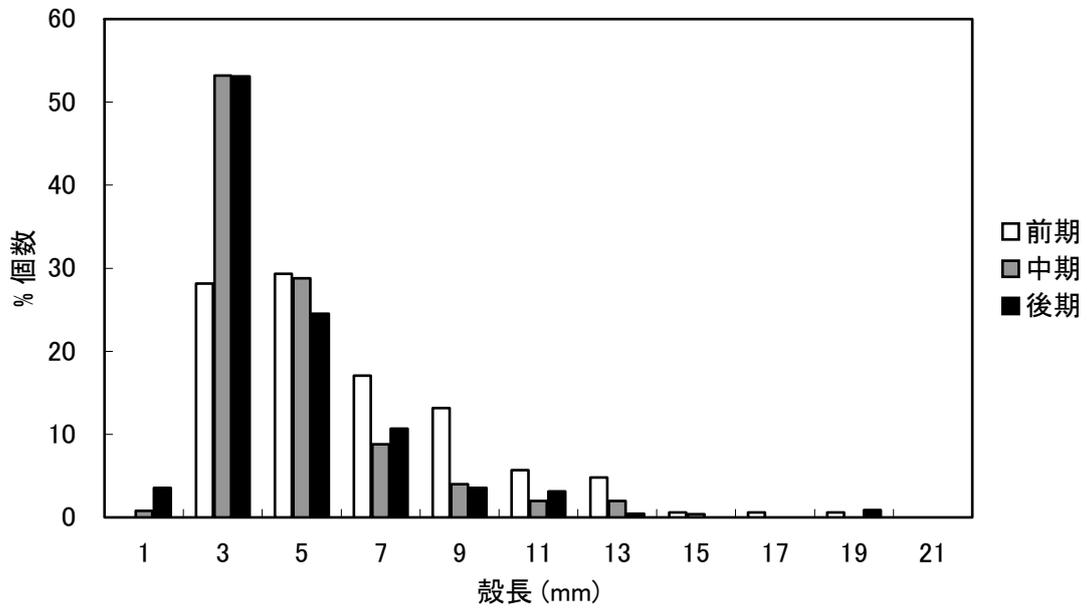


図 2-10 殻長に対する貝の個数分布。

第3章 越冬湖沼間におけるキンクロハジロ個体群

の形態的相違と餌資源との関係

3-1 はじめに

鳥類の嘴形態は、餌の利用と密接に結びついた形質であると考えられている。例えば、アトリ類のイスカ (*Loxia curvirostra complex*) には、餌となる針葉樹4種 (*Tsuga heterophylla*, *Pseudotsuga menziesii*, *Pinus ponderosa*, *Pinus contorta* var. *latifolia*) の球果に対応した嘴形態を持つ ”タイプ” が存在する (Benkman 1993)。また、種子食のアカクロタネワリキンバラは、嘴サイズに大・小の多型があり、大型の嘴を持つ個体は硬い種子 (*Scleria verrucosa*) を短時間で採餌でき、小型の嘴を持つ個体は柔らかい種子 (*Scleria* sp.) を短時間で採餌できる (Smith 1987)。アカクロタネワリキンバラの交配は嘴サイズに関して無作為に行われ (Smith 1987, 1990)、嘴サイズは、分断性選択を受けることが幼鳥の生存率の解析より、また単一の遺伝因子に支配されることが家系図の分析により示されている (Smith 1993)。

第2章で述べたように、キンクロハジロの主要な餌であるヤマトシジミとホトトギスガイには殻の硬さに大きな違いがあるが、両者は生活様式も全く異なっている。ヤマトシジミは埋在性で砂の底質を好み、夏季では2 cm程度、冬季では8 cm程度の深さの間に分布し (島根県水産試験場 1983)、一方、ホトトギスガイは湖底表面で貝同士が足糸により付着し合い、マット状に湖底を覆っている (Morton 1974)。従って、キンクロハジロはこれら貝種ごとに異なる採餌法を用いる必要がある。ヤマトシジミを利用する場合、

キンクロハジロは嘴で湖底を掘り、その中からヤマトシジミを取り出すと考えられる。一方、ホトトギスガイを利用する場合、マット状になったホトトギスガイの塊からその一部を嘴で挟み取り、水面まで上昇した後に、足糸から貝を嘴でより分けて食べる。このように、餌利用に関して、キンクロハジロは殻の硬さの違いだけではなく、湖沼ごとに異なる採餌手法を用いる必要があるため、嘴形態もその影響を受ける可能性がある。嘴は頭部と一体化しているため、餌利用を通してかかる選択圧は頭骨全体に及ぶ可能性が高い。また、頭骨は餌生物の探索・処理行動を行う上で重要となる感覚器官や脳を納める構造でもあることから、従来より分類学上重要視されてきた (Hanken and Thorogood 1993, Hanken and Hall 1993)。

そこで本章では、キンクロハジロの宍道湖個体群と中海個体群の形態的分化と餌利用特性との関係を明らかにするため、キンクロハジロの頭骨形態を幾何学的形態測定学 (geometric morphometrics) を用いて湖沼間比較を行った。この手法は、標識点 (形態構造を示す各個体間で相同な点) の空間配置情報を元に解析するので、距離情報だけ用いた場合に比べてより正確に形態特性を表すことができる (Rohlf and Marcus 1993)。実際、げっ歯類の亜種間交雑帯における頭骨変異 (Auffray *et al.* 1996) や、同種魚類における外形の個体群間比較 (Langerhans *et al.* 2003, O'Reilly and Horn 2004) では、同種内の変異を扱うことが可能であった。また、ガンカモ類は越冬期間中に多量の脂肪蓄積を行い越冬期間中に体重が増加するため、体サイズの指標として体重ではなく胸骨長を利用して頭骨形態と体サイズの関係を解析した。

3-2 材料と方法

1994年から2002年度の冬期に入手したキンクロハジロ、宍道湖22個体 (male $n = 14$, female $n = 8$)、中海28個体 (male $n = 12$, female $n = 16$) の頭骨を、幾何学的形態測定学を用いて湖沼間比較した。頭骨は、キンクロハジロ検体の頭部を、約90°Cで煮沸した後に、頭骨周辺に付着した筋組織・結合組織等を可能な限りピンセットで除去した。さらに細かく付着していた組織については、アルカリ性溶剤を含んだ水中に浸すことで除去した。胸骨はメスを用いて筋組織・結合組織等を取り除き、その中心線上で竜骨突起先端から胸骨後部までの距離をノギスを用いて、0.01 mmまで計測した。

この頭骨の背面観と側面観をデジタルカメラ (Nikon cool pix 4500) を用いてデジタル画像データ化した。デジタル画像データ上に、tpsDig v. 2.04 (Rohlf 2005) を用いて、全サンプル間で解剖学的あるいは幾何学的に相同で、頭骨外形を十分代表するよう背面観で6点、右側面観で9点の標識点を設けた (図3-1)。各頭骨サンプル間で対応する標識点間の距離の自乗和を最小化するように一般化プロクラステス解析によって合成し、スケール、位置、および方向の影響を除去した (Rolf and Slice 1990)。それらを薄板スプレインを用いて、一様成分と部分歪みを算出した。また、各頭骨サンプルの凶心サイズ (凶心と標識点間の距離の自乗和を全ての標識点に関して合計し、平方根をとったもの) を算出し、頭骨サイズの指標とした。以上の解析にはRelative warps v. 1.42 (Rohlf 2005) を用いた。そして得られた部分歪みと一様成分のそれぞれに関して多変量分散分析 (MANOVA) を行い、湖沼間での頭骨形状の差異を検定した。サイズの差異は凶心サイズの分散分析により検定した。これらの検定にはSPSS 11 for Windowsを用いた。また

湖沼間での形態的特徴を、部分歪みスコアと一様成分による正準判別分析 (CVA) を用いて表した。この解析は多変量解析Mulcelを用いて行った。

3-3 結果

(1) 頭骨形態の個体群間での相違

キンクロハジロの頭骨形態に関して、宍道湖個体群と中海個体群の間には、背面観および側面観それぞれに明確な差異が確認された。背面観では、宍道湖個体群は有意に図心サイズが中海個体群より大きく (表3-1) (ANOVA $F=5.167$, $df=1$ $P=0.028$, $n=50$)、頭骨形状の一様成分にも有意な違いがあり (MANOVA $F_{2,45}=3.753$, $P=0.031$, $n=50$) (表3-2)、宍道湖個体群の方が中海個体群に比べて、相対的に嘴の幅に対する長さの割合が高くなっていた (図3-2)。側面観では(表3-2)、メスにおいて湖沼間で一様成分の剪断変形が有意に異なり (宍道湖 -1.55×10^{-3} , 中海 1.60×10^{-3} , post-hoc Tukey's HSD test $P=0.002$)、部分歪み成分は、湖沼間で異なる傾向があった (MANOVA $F_{12,35}=2.013$, $P=0.051$, $n=50$)。これら側面観における一様成分と部分歪み成分を用いて、キンクロハジロを越冬湖沼と性により分けた4グループの正準判別分析を行ったところ、有意な第1正準判別量 (CVA1) ($\chi^2=72.178$, $df=42$, $P=0.003$)、および2正準判別変量 (CVA2) ($\chi^2=41.417$, $df=26$, $P=0.028$) が得られ、グループ間変異のそれぞれ53.7%、45.7%を説明した (図3-3)。第1正準判別変量は宍道湖個体群と中海個体群の雌雄の判別に寄与しており、第2正準判別変量は両湖沼個体群の判別に寄与していた。第2正準判

別変量によって示される両個体群の頭骨（側面間）の特徴的な違いは、嘴の高さに関し、
宍道湖個体群のほうが中海個体群に比較して低くなっていた（標識点2 - 3の間隔が宍
道湖個体群で狭い）ことである（図3 - 4）。

(2) 頭骨形態と胸骨長との関係

キンクロハジロの宍道湖個体群は中海個体群より有意に胸骨長が長かった（図3 - 5）
（ANOVA $F=4.050$, $df=1$ $P=0.046$, $n=139$ ）。そして、胸骨長は頭骨の囟心サイズ（背
面観）と有意な正の相関があり（Pearson correlation coefficient $r=0.561$, $P<0.001$, n
 $=50$ ）、胸骨サイズを反映していた。一方、正準判別分析における頭骨形状（側面観）と
胸骨長との関係で、雌雄の分離に寄与した第1正準判別変量には胸骨長と有意な正の相
関があり（Pearson correlation coefficient $r=0.525$, $P<0.001$, $n=50$ ）、湖沼個体群の
分離に寄与する第2正準判別変量には胸骨長との相関関係は見られなかった（Pearson
correlation coefficient $r=-0.106$, $P=0.495$, $n=50$ ）。従って、キンクロハジロの頭骨
形状（側面観）は雌雄で異なるが、これは雌雄の胸骨サイズの違いに起因しており、一
方、雌雄共に見られる湖沼間の頭骨形状の相違は胸骨サイズに依存していないことが明
らかとなった。

3-4 考察

本地域で越冬するキンクロハジロの形態特性から、各湖沼個体群は以下のように特徴

付けられる。第一に、地中海で越冬するキンクロハジロと比較して、宍道湖で越冬するキンクロハジロの胸骨長（図3-5）および頭骨の図心サイズ（表3-1）が有意に大きいことである。頭骨の図心サイズと胸骨長との間には有意な相関関係が存在したので、頭骨と胸骨のサイズは独立したものではなく、両者共に体サイズの大型化を反映していると思われる。カモ類の体サイズは消化器官サイズと関連し、例えばウミガモ類5種（*Somateria mollissima*, *S. spectabilis*, *Melanitta nigra*, *Clangula hyemalis*, *Histrionicus histrionicus*）のように、大型の種ほど大型の筋胃を有していることが知られている（Goudie and Ryan 1991）。また、キンクロハジロと同属のハジロガモ属の種間比較では、大型の種ほど大型の貝を食べていた（Kehoe and Ankney 1985）。これらの傾向から考えて、宍道湖個体群の大型化は、大型の筋胃を持ち、大サイズのヤマトシジミの利用に適すると思われる。

キンクロハジロ個体群の第2の特徴は、両湖沼個体群間の頭骨形状に有意な違いがあることで、その違いの判別には、正準判別分析によって得られる第2正準判別量が有効であった（図3-3）。両湖沼個体群間には胸骨や頭骨サイズの違いがあることから、頭骨形状もそのサイズの違いに伴う可能性がある。その場合、宍道湖個体群と地中海個体群に見られた体サイズの違いは、頭骨形状に反映されて異なるシェイプとなる。そのため、より成長量が多く大型の個体が宍道湖で越冬し、成長量の少ない個体は地中海で越冬することで、湖沼間の形態差が生み出されるだろう。しかし、第2正準判別量と胸骨長の間には相関関係が見られないことから、この判別量は体サイズとは独立していた。これは、両湖沼間で胸骨長に関し、宍道湖で越冬するキンクロハジロは地中海で越冬するキンクロ

ハジロより有意に大きかったが、胸骨長の範囲には重複する範囲が存在した（図3 - 5）

ものの、同じ体サイズであっても宍道湖で越冬するキンクロハジロと中海で越冬するキ

ンクロハジロはシェイプが異なることを意味する。

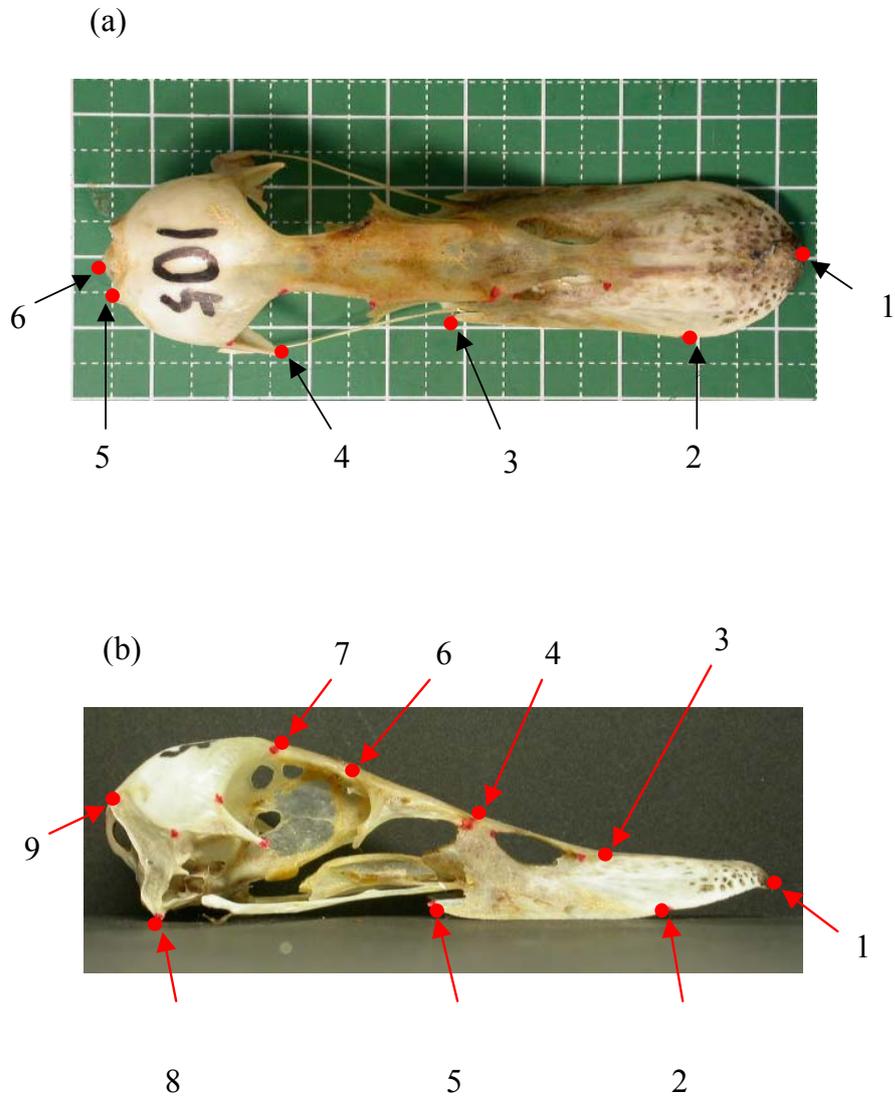


図 3-1 キンクロハジロの頭骨に対して設けられた標識点の配置

(a) 背面観

- 1: 切歯骨先端, 2: 切歯骨側面の背面溝との交点, 3: 上顎突起後端,
4: 眼窩縁突部, 5: 側後頭骨後端, 6: 上後頭骨後端

(b) 側面観

- 1: 切歯骨先端, 2: 切歯骨側面の背面溝との交点, 3: 鼻突起凹部, 4: 鼻突起後端,
5: 上顎突起後端, 6: 眼窩縁上側前部, 7: 眼窩縁最上部, 8: 側後頭骨下端,
9: 上後頭骨後端

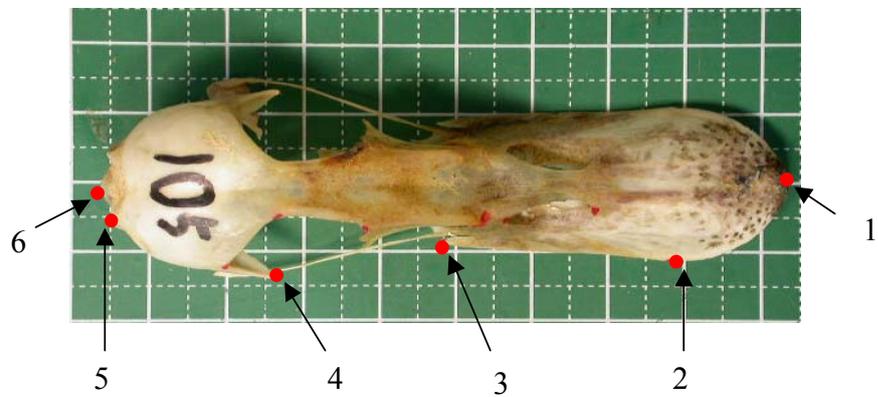
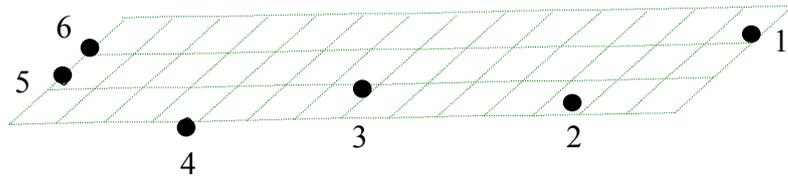
表 3 - 1 頭骨における図心サイズの分散分析表

	因子	F	df	P
背面観	湖沼	5.167	1	0.028
	性別	46.682	1	0.000
	湖沼 × 性別	0.004	1	0.949
側面観	湖沼	0.441	1	0.510
	性別	26.569	1	0.000
	湖沼 × 性別	2.740	1	0.105

表 3 - 2 頭骨シェイプの多変量分散分析表

	成分	因子	F	df	P
背面観	Uniform	湖沼	3.753	2, 45	0.031
		性別	2.262	2, 45	0.116
		湖沼 × 性別	0.260	2, 45	0.772
	Non-uniform	湖沼	0.568	6, 41	0.754
		性別	3.479	6, 41	0.007
		湖沼 × 性別	0.501	6, 41	0.804
側面観	Uniform	湖沼	3.959	2, 45	0.026
		性別	1.495	2, 45	0.235
		湖沼 × 性別	5.079	2, 45	0.010
	Non-uniform	湖沼	2.013	12, 35	0.053
		性別	3.021	12, 35	0.005
		湖沼 × 性別	1.412	12, 35	0.207

(a) 尖道湖個体群



(b) 中海個体群

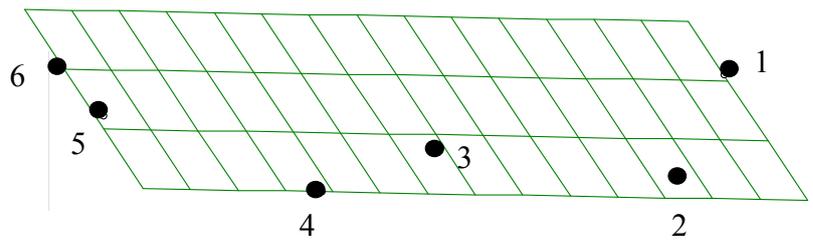


図 3-2 背面観の一様成分の変形

薄板スプラインを用いたグリッド表示で示す。

標識点の配置を中央の図に示す。

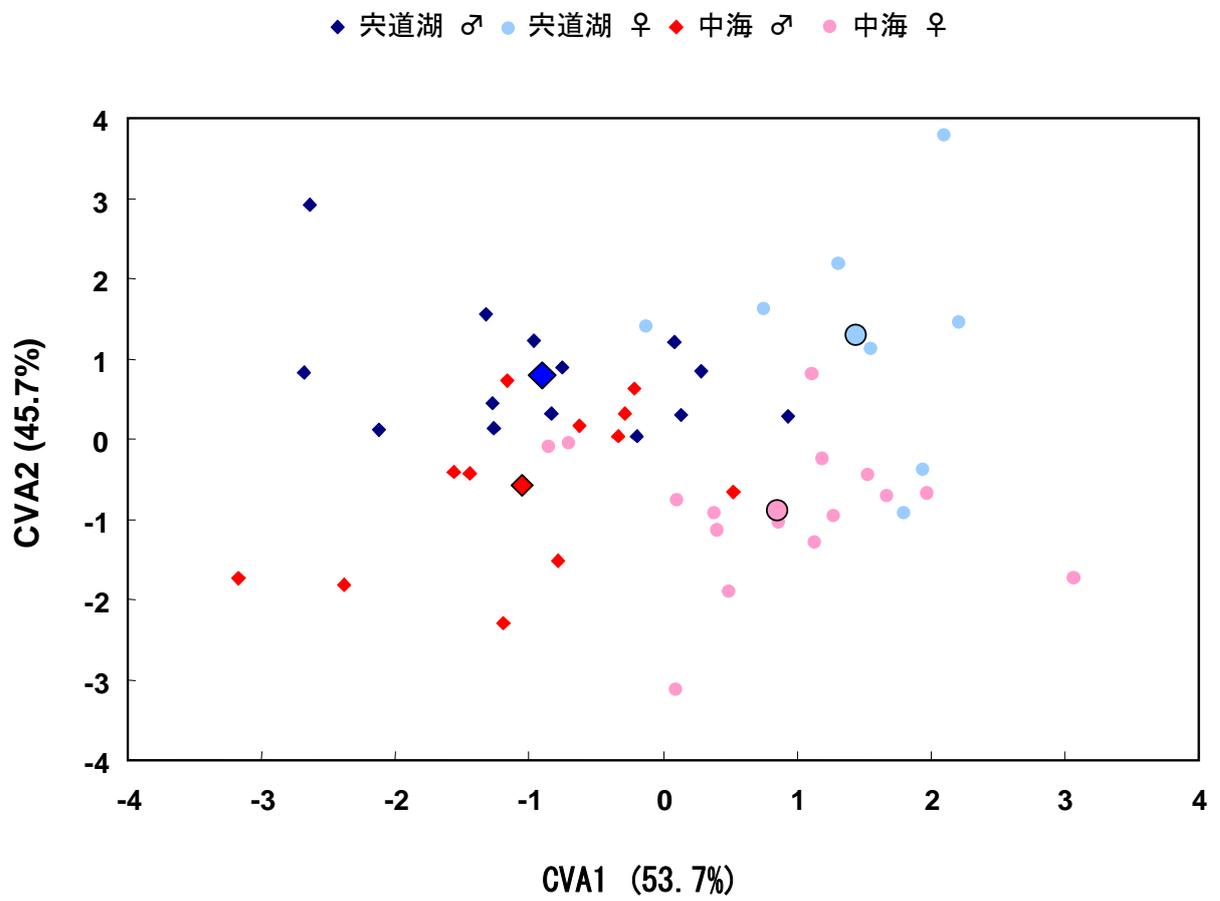


図 3-3 正準判別分析による宍道湖個体群と中海別個体群の分類 (側面観)
 大型のマークは平均値を示す。

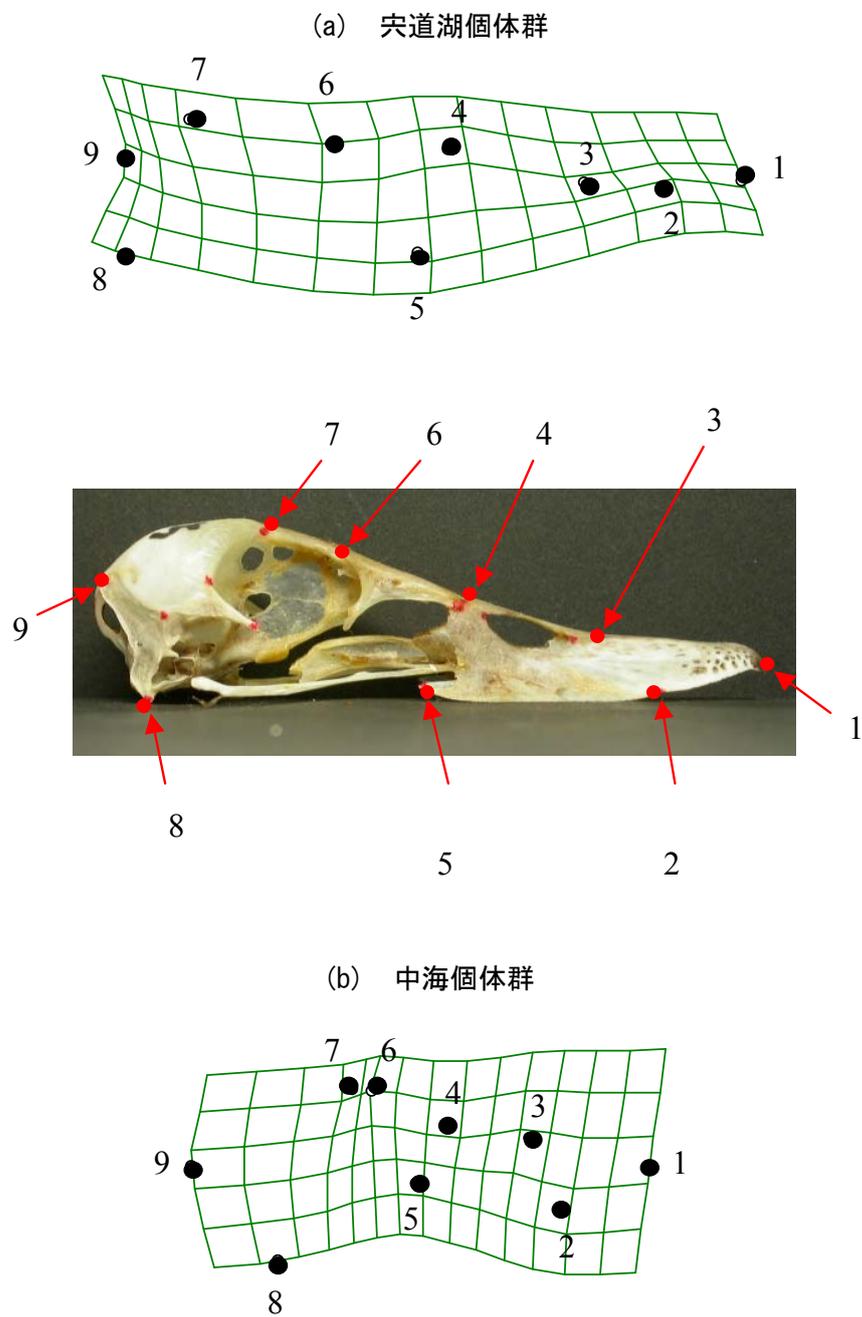


図 3 - 4 CVA2成分による頭骨側面観の変形
 薄板スプラインを用いたグリッド表示で示す。
 標識点の配置を中央の図に示す。

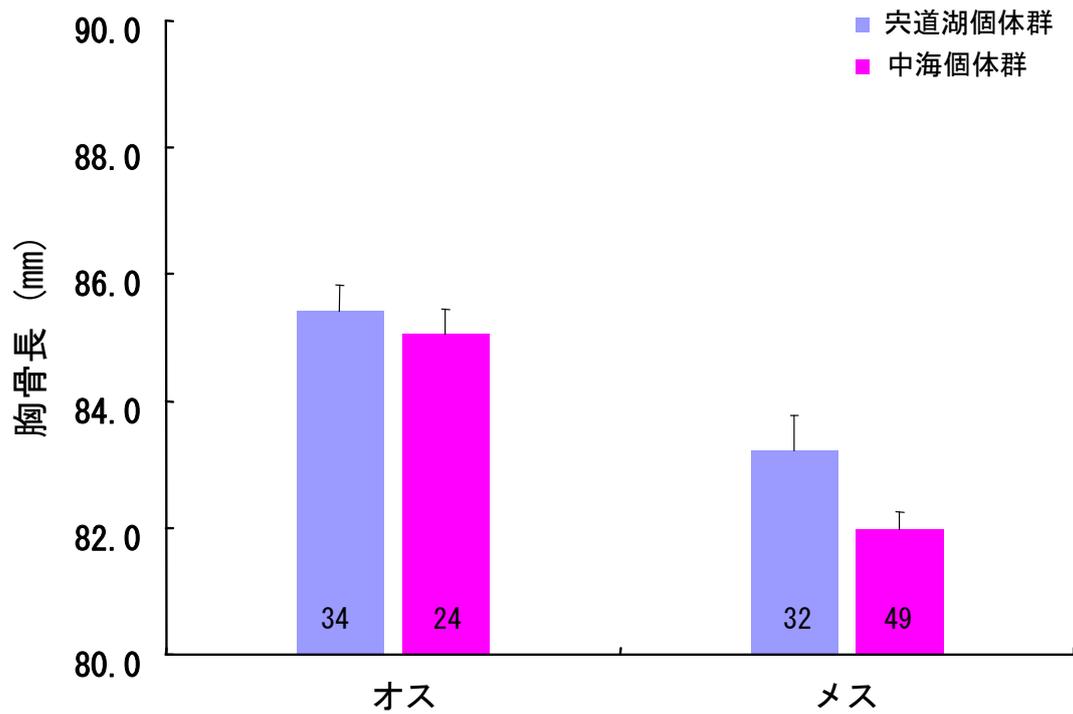


図 3-5 宍道湖個体群と中海個体群の胸骨長

バーは標準誤差、グラフ下部の数値はサンプル数を示す。

第4章 消化器官構造の季節変化と餌資源との関係

4-1 はじめに

第2章で紹介したように、宍道湖におけるキンクロハジロはヤマトシジミを、中海におけるキンクロハジロはホトトギスガイを餌として利用していたため、彼らの消化器官にかかる負荷は二つの点で大きく異なるだろう。一つは、貝殻を破砕するために必要な筋胃にかかる負荷であり、もう一つは、体内に取込む貝殻の処理に関する小腸への負荷である。

餌の硬さの違いは筋胃のサイズに反映されることが鳥類では知られている。シギ類19種を調べた例では、硬い殻を有する貝類を利用する種は柔らかい殻を有する貝類を利用する種に比べ、筋胃重量が体重とのアロメトリー関係から予測した重量より44%–89%大きいことが報告されている (Piersma *et al.* 1993)。また、硬い殻を有する餌 (cockles *Cerastoderma edule*) で飼育したコオバシギでは、大型の筋胃を持つ個体ほど、単位時間当たりの餌取込み量が増加することが明らかとなっている (van Gils *et al.* 2003)。このようなことから、硬い殻を有する貝を利用する宍道湖のキンクロハジロは大型の筋胃を持つ必要があるが、そのためには、飛行時のエネルギー消費量の増加に加え、体内で最もエネルギー消費とタンパク質回転率の高い組織である消化器官 (McBride and Kelly 1990) の維持にかかるコストの増大が伴うと思われる。鳥類では、この問題を筋胃サイズの急速な可逆的变化で対応する場合が知られている。例えば、ウズラ (*Coturnix japonica*) やコオバシギでは1週間程度で筋胃重量を2倍にし、再度、1週間程度で元の重

量まで減少させ、この変化を繰り返すことができる (Starck 1999, Dekinga *et al.* 2001, Starck *et al.* 2003)。

体内に取込む貝殻量の増加は、餌の単位重量当たりのエネルギー量の減少をもたらす。このような餌質の低下によって、小腸長さの増加をもたらす事例が多くの鳥類で報告されている [鳴鳥類7% - 40% (Kenward and Sibly 1978, Dykstra and Karasov 1992, Brugger 1991); 家禽類 10% - 30% (Fenna and Boag 1974, Savory and Gentle 1976a,b); ガン・カモ類 30% (Kehoe *et al.* 1988)]。消化効率は、栄養吸収を行う部位 (主に小腸) を通過する時間に依存するため (e.g. Penry and Jumars 1987)、小腸長の増加は餌質の低下を補う有効な手段と考えられる。例えば、低温暴露と強制運動によりイエミソサザイの一日あたりの採餌量を2.1倍増加させると、小腸長は21%増加した。小腸長に違いがなければ、一日あたりの採餌量の増加は体内での消化物保持時間を減少させるが、イエミソサザイの消化物保持時間に有意差は見られず、効率的な消化における小腸長の重要性が示唆された (Dykstra and Karasov 1992)。貝類を餌とするキンクロハジロは、不消化物である貝殻を消化器官内に多く取り込むことになるので、キンクロハジロも消化効率の低下を小腸長の増大によって補う可能性がある。

以上のような餌の違いからくる消化器官への負荷の違いを、キンクロハジロはどのように消化器官構造の変化によって対処しているかを明らかにするため、本章では筋胃重量と小腸長さの季節変化を調べる。

4-2 材料と方法

第1章で述べた2001年度の越冬期に回収した68検体に加え、同様な方法で入手した1999年度越冬期分の37個体（宍道湖, male $n = 8$, female $n = 3$; 中海, male $n = 12$, female $n = 14$ ）および2000年度越冬期分の46検体（宍道湖, male $n = 13$, female $n = 16$; 中海, male $n = 6$, female $n = 11$ ）を合わせ、総検体数151個体を用いて解析した。

キンクロハジロ検体の回収後、直ちに筋胃と小腸を取り出した。筋胃は表面の脂肪組織を取り除き、メスで切開して内容物を取り出した後、ペーパータオルで表面の水分を拭き取ってから電子天秤で湿重を計測した。小腸は表面にある脂肪組織を取り除き、張力をかけずに直線上に配置して長さを計測した。用いたサンプルは十分な弾力を有する新鮮な物だけに限定した。その結果、小腸長の解析に利用できた検体数は、宍道湖個体群で44個体、中海個体群で84個体である。

筋胃重量の季節変化は、湖沼（宍道湖・中海）、性別、年（1999年度・2000年度・2001年度）、季節（前期・後期）を因子とする4元配置分散分析により検定した。季節の区分は、1999年度と2000年度の検体では越冬中期の検体が少ないため、前期（11月 - 12月）と後期（2月下旬 - 3月）の2期とした。小腸長の季節変化に関しては、利用できる検体数が少なかったために、各湖沼毎に雌雄のデータをプールすることで十分なサンプル数を確保した。雌雄の体サイズ差 [雄の方がやや大型: body mass 990 g (male), 900 g (female)] の影響は、体サイズの指標である胸骨長を共変量とすることで補正し、年（1999年度・2000年度・2001年度）、季節（前期・後期）を因子とする共分散分析（ANCOVA）により検定した。しかし、宍道湖個体群では1999年度の検体数が少ない ($n =$

11) ため除外し、2000年度と2001年度のみで解析した。以上の統計解析はSPSS 11 for Windowsを用いて行った。

4-3 結果

キンクロハジロの筋胃重量は、全ての越冬年度において宍道湖個体群 (図4-1a, b) の方が中海個体群 (図4-1c, d) より大きく [post-hoc Tukey-Kramer test, $P < 0.001$ (1999年度); $P < 0.001$ (2000年度); $P < 0.001$ (2001年度)] (表4-1)、Yamamuro *et al.* (1998) や Oka *et al.* (1999) と同様の傾向を越冬期3年間に渡って確認した。そして、筋胃重量には季節変化 (表4-1) は見られなかった (4-way ANOVA, $F = 0.002$, $df = 1$, $P = 0.960$, $n = 151$)。越冬湖沼と越冬年度の間には交互作用が認められた (4-way ANOVA, $F = 5.272$, $df = 2$, $P = 0.006$, $n = 151$)。

キンクロハジロの小腸長さには有意な季節変化があり、越冬前期と越冬後期を比較すると、越冬後期に宍道湖個体群の小腸 (図4-2a, b) は短くなり (表4-2a) (2-way ANCOVA, $F = 6.392$, $df = 1$, $P = 0.017$, $n = 34$) (ただし1999年度は例数不足で除外)、中海個体群の小腸 (図4-2c, d) は長くなった (表4-2b) (2-way ANCOVA, $F = 5.324$, $df = 1$, $P = 0.024$, $n = 84$)。

4-4 考察

ヤマトシジミは貝殻が厚く、エネルギー含有率が低いので、キンクロハジロが必要とする餌量は増大し小腸長は一般的に増加すると考えられる。実際には、キンクロハジロの宍道湖個体群の小腸長は短くなり(図4-3)、中海個体群では長くなった(図4-4)。餌質の低下や多様な餌を利用する場合は小腸が長くなる現象は多くの報告があり(Karasov 1996)、中海個体群の小腸が長くなったのも、中海では越冬後期になるにつれて、餌密度が減少しホトトギスガイ以外の餌も利用し始めたこと(図2-3)、および越冬期の進行と共に起こる餌質の低下(ホトトギスガイに比較し、アラムシロガイなどの腹足類は可食部が少ない)に伴う小腸の対応であると考えられる。しかし、宍道湖側のキンクロハジロの小腸の長さは予想に反して減少した。この原因として、小腸内の貝殻破片の影響が考えられる。餌質の低下によって小腸長の増加が見られる実験では、餌質は繊維質の量で変化させている。しかし、宍道湖個体群の場合は貝殻破片量の増加であり、小腸内での性質が繊維質とは大きく異なる。それは、まず貝殻破片は殻が硬いほど、すなわち貝殻が厚いほどその破片サイズが大きくなる傾向を持つ(Piersma *et al.* 1993)ことである。キンクロハジロの小腸内容物をメッシュサイズ2mmのふるいで漉した場合、宍道湖個体群では重量割合で52.6% (n = 6) が残留するのに対し、中海個体群では2.9% (n = 5)であることから、ヤマトシジミの貝殻破片はホトトギスガイの貝殻破片より大きい。難消化性の小粒を動物に与え、それを体外に排出するのに要された時間から消化物サイズと小腸内の移送の関係を調べる、小粒のサイズが大きいほどその移送が阻害された(Argenzio *et al.* 1974, Guad 1980)。この関係から考えると、ヤマトシジミのような

硬くて小腸内でサイズの大きい貝殻破片を生じ易い貝では、小腸内での消化物の移動速度が低下し、最適な消化時間以上に消化物が小腸内に留まる可能性がある。その場合、小腸長の短縮化は効率的な消化に寄与するだろう。

小腸長の順応には筋胃に比較して時間がかかるので（マガモの場合は2.5倍以上、Kehoe *et al.*1988）、小腸長が湖沼によって正反対の方向に変化していることは、餌利用上の強い制約条件であると考えられる。これは、筋胃サイズの違いによって貝の硬さに対応するだけでは、ヤマトシジミとホトトギスガイのように非常に貝殻の量が異なる状況下では、効率的な貝類の利用に対する構造変化は不十分であり、むしろ小腸の対応が重要な制約条件であることを示唆している。

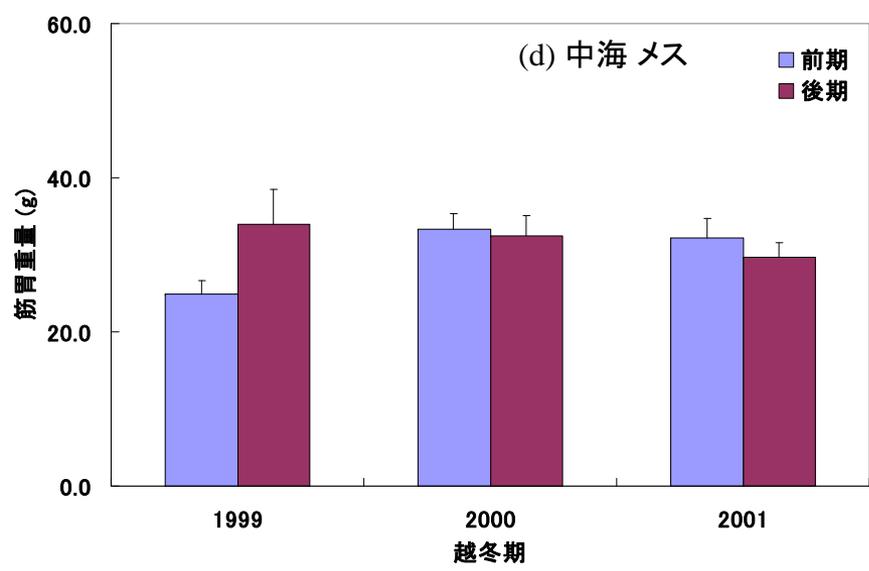
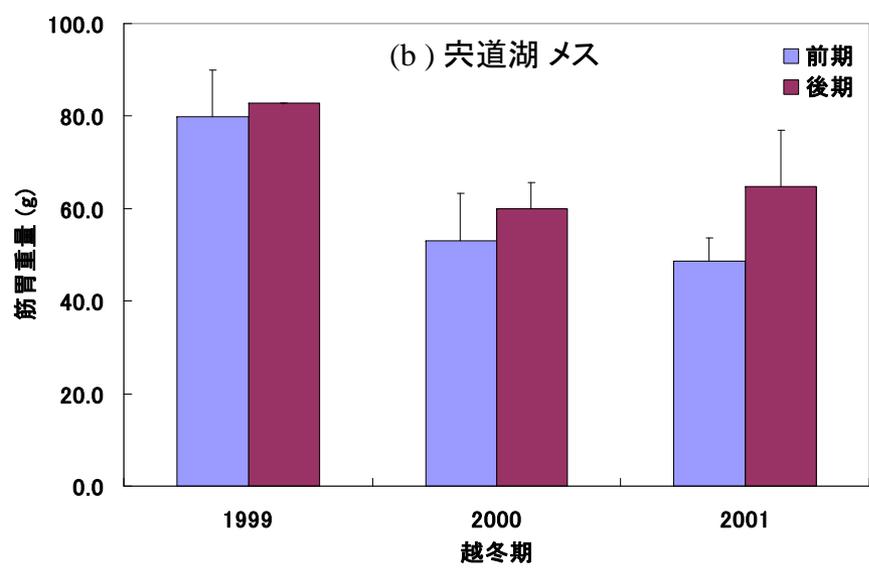
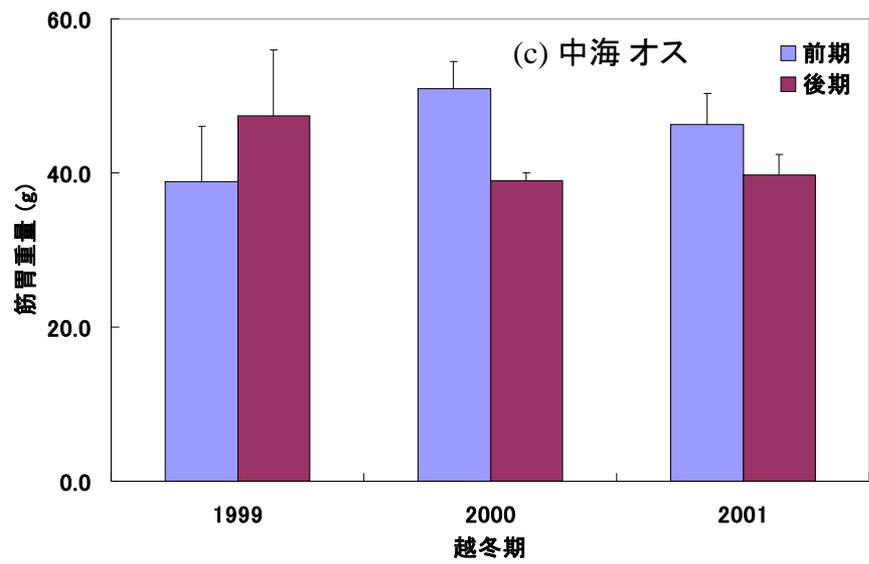
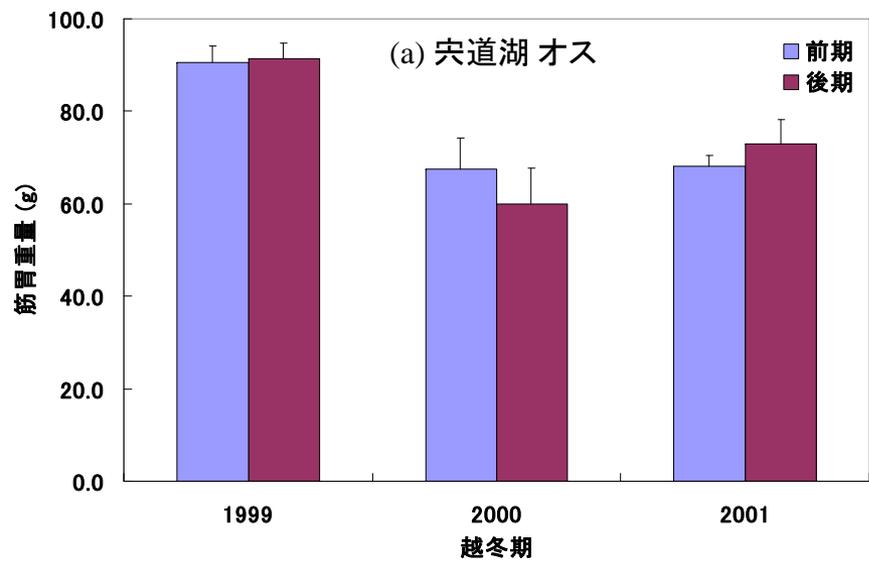


図 4-1 筋胃重量の季節変化
 バーは標準誤差を示す。

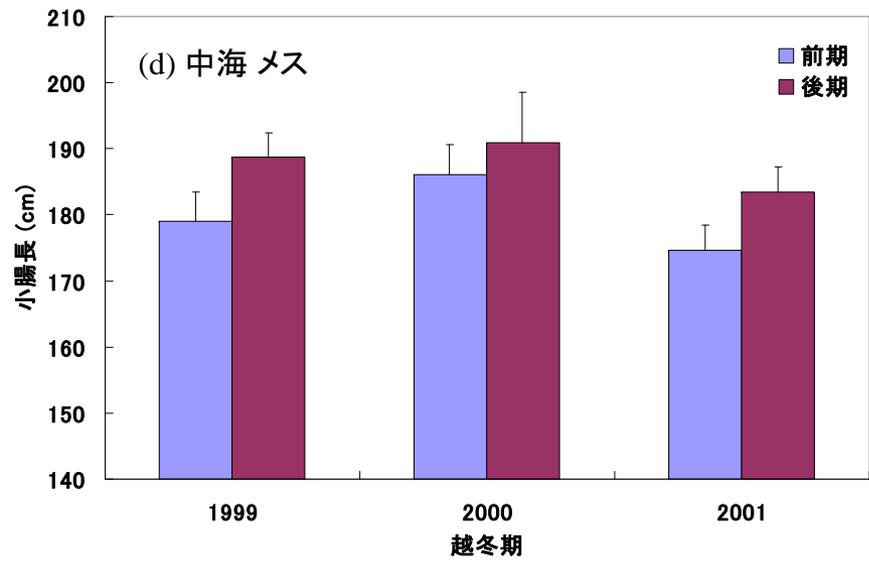
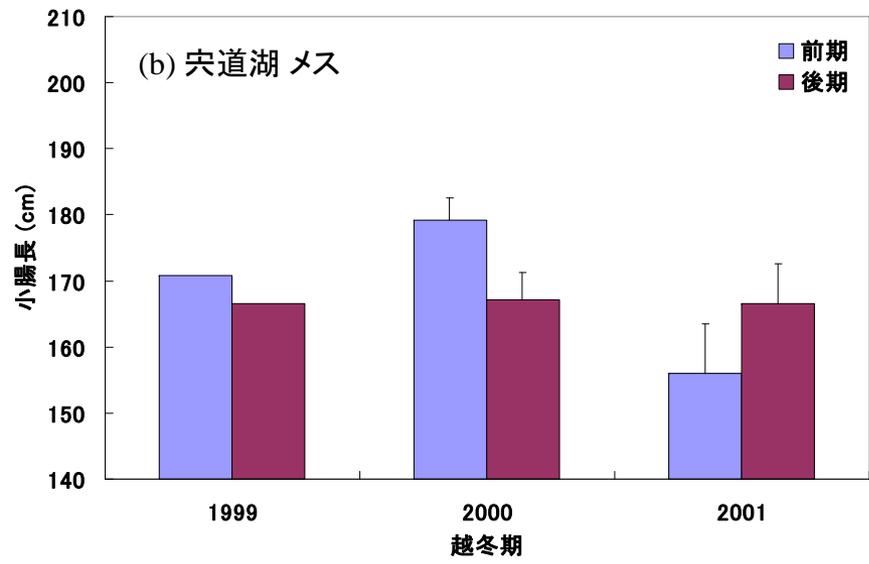
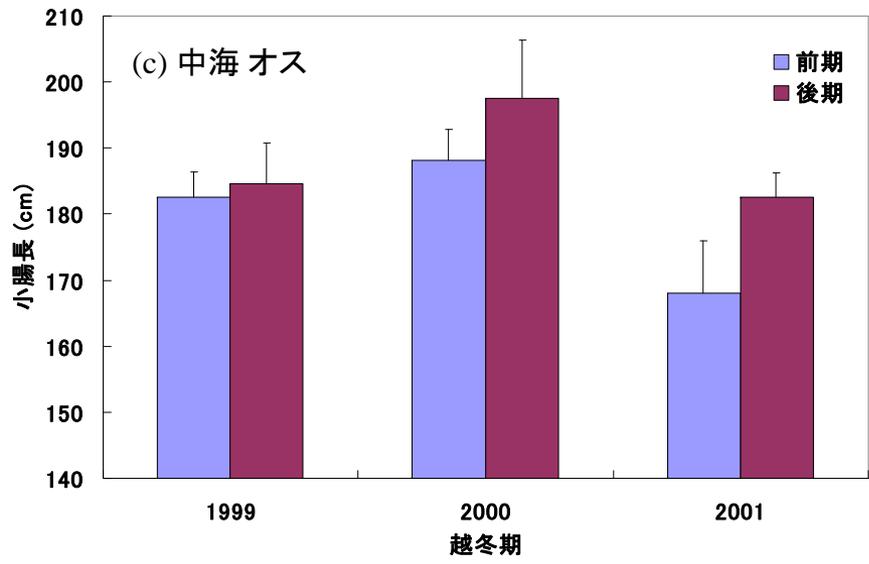
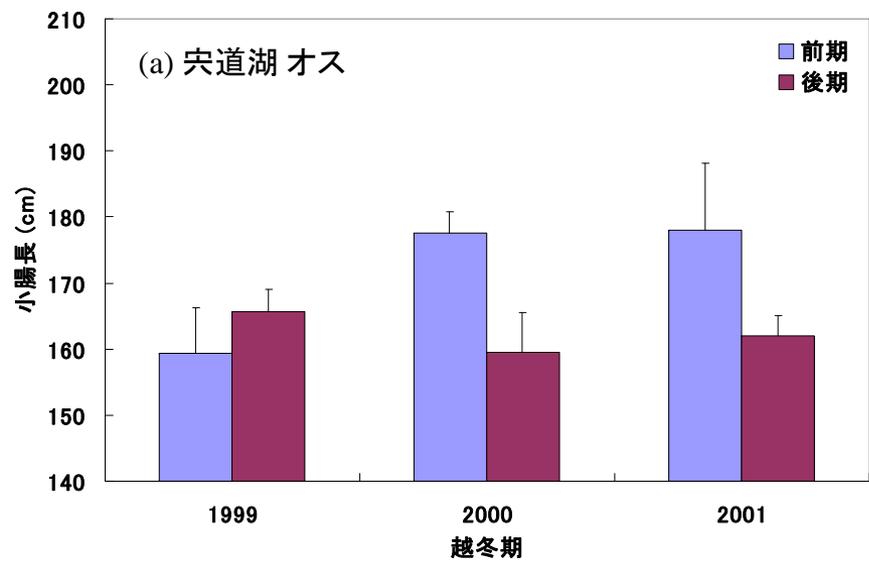


図 4-2 小腸長の季節変化
バーは標準誤差を示す。

表 4 - 1 分散分析によるキンクロハジロの筋胃重量に対する湖沼間比較と季節変動

Source	<i>F</i>	<i>df</i>	<i>P</i>
湖沼	137.038	1	< 0.0001
性別	24.927	1	< 0.0001
年	2.804	2	0.064
季節	0.002	1	0.960
湖沼 × 年	5.272	2	0.006

表 4 - 2 共分散分析によるキンクロハジロの各湖沼個体群における小腸長の季節変動

(a) 宍道湖個体群

Source	<i>F</i>	<i>df</i>	<i>P</i>
胸骨長	0.131	1	0.720
年	1.189	1	0.284
季節	6.755	1	0.015
年 × 季節	1.472	1	0.235

(b) 中海個体群

Source	<i>F</i>	<i>df</i>	<i>P</i>
胸骨長	0.819	1	0.368
年	5.724	2	0.005
季節	5.607	1	0.020
年 × 季節	0.435	2	0.649



図 4-3 宍道湖と中海に生息するキンクロハジロの筋胃サイズの違
右：中海個体群 左：宍道湖個体群

第5章 総合考察

宍道湖と中海で越冬するキンクロハジロは、越冬湖沼の餌資源とその季節的に対応した消化器官構造を有することで、餌資源を効率的に利用していると考えられた。また形態特性にも湖沼間で差異が見いだされた。これらがキンクロハジロの越冬個体群にどのような影響を与えるのかを、消化器官構造と餌利用特性との関係、また、それらと越冬個体群間の形態的相違との関係から考察する。

5-1 消化器官構造と餌利用特性との関係

日本最大のキンクロハジロ越冬地である宍道湖と中海は、キンクロハジロの移動能力から見るとわずか7km程度しか離れていないにもかかわらず、餌資源が全く異なり、キンクロハジロの消化器官構造も両湖沼間で大きく異なっていた。最も特徴的な違いは、殻の硬いヤマトシジミを利用する宍道湖個体群の筋胃が殻の柔らかいホトトギスガイを利用する中海個体群に比較して非常に大型で、重量で約2倍程度の差があったことであるが、この特徴は越冬初期から後期まで変化は見られなかった。それに対して、小腸長は有意な時期的変化を示し、宍道湖個体群では短縮化し、中海個体群では伸張した。またキンクロハジロの貝サイズ選択性は、中海個体群では時期的変化に明確な傾向を示さなかったのに対して、宍道湖個体群では選好する貝サイズが中型から大型の貝へとシフトする傾向が明らかとなった。この小腸長の時期的変化と貝サイズ選択性の時期的変化を対応付けて考えると、宍道湖個体群の小腸長の短縮化は貝サイズ選択性シフトに大き

な影響を与えていると推定できる。第4章より、宍道湖個体群における貝サイズ選択性のシフトは餌環境の変化によって起きる可能性は低いと考えられたこと、また、小腸は貝殻の排出速度を制限する可能性が高い（第5章 考察参照）ことから、キンクロハジロは越冬前期には小腸によって制約を受けていた大型のヤマトシジミを、小腸長が短縮していく中期から後期にかけてより効率的に利用可能になったと考えられる。すなわち、貝殻を破砕するための筋胃は可塑性の能力が高く、急速に餌に対応することができるが、小腸はより順応時間を必要とするため餌利用上の制約となり、貝サイズ選択性の季節変化が生じた可能性があるが、この点に関しては、今後、実験的検証等によるさらなる研究が必要である。

5-2 キンクロハジロ越冬個体群間の形態的相違を生み出す要因

キンクロハジロの頭骨形態は宍道湖個体群では細いタイプであり、中海個体群では幅広のタイプであった。また、キンクロハジロの餌となる二枚貝類は、湖沼間で生活形態の異なる埋在性のヤマトシジミと表在性ホトトギスガイであった。Goodman and Fisher (1962) は、頭骨形態は、グラスパー（餌をつかみ取る）は幅広で、ストレイナー（餌を濾し分ける）は細身であることを示している。この傾向は、キンクロハジロの採餌行動が宍道湖では砂の中からヤマトシジミを濾し分け、中海ではホトトギスガイをマットからつかみ取ることとよく対応する。キンクロハジロの頭骨形態は、形態形成の時期から考えて、既に繁殖地において異なる種内変異を有している可能性が高いため、本研究で示された宍道湖個体群と中海個体群間に存在した頭骨形態の相違は、各湖沼に

適した頭骨形態を持つキンクロハジロが越冬湖沼を選択した結果を示している可能性が高い。一般に、キンクロハジロ等のガンカモ類は越冬地でつがい形成するので (Soutiere *et al.* 1972, Armbruster 1982, Wishart 1983, Hepp and Hair 1984, Rave and Baldassarre 1989, Thompson and Baldassarre 1992)、各個体群に特有な頭骨形態には遺伝子レベルで相違が生じている可能性があるが、この点に関して本研究では十分な事例を示すことはできなかった。同じ湖沼で越冬する個体間でつがいが形成され易いと仮定すると、各越冬湖沼に適した遺伝的形質が維持され、宍道湖個体群と中海個体群の頭骨形態の特徴を維持する役割の一要因となり得るだろう。

本研究では、キンクロハジロの餌利用で、消化器官構造の可塑性はヤマトシジミとホトギスガイの利用に重要な役割をはたすことを示唆した。渡り鳥であるキンクロハジロの場合、越冬地に渡来した直後は小型の筋胃を持つと考えられるので、硬い殻を持つヤマトシジミを利用する宍道湖個体群は筋胃の大型化を短期間で行う必要があるだろう。一方、中海個体群ではその必要がないので、両個体群間には筋胃構造の可塑性に対する選択圧が異なる可能性がある。このような表現型の可塑性には環境効果だけでなく遺伝的要因の重要性が指摘されている (Stearns and Koella 1986)。消化器官の可塑性に関する遺伝的要因の効果の解明は今後の課題である。

摘 要

資源の違いに基づく種内変異は、個体群の分化にとって重要な因子である。従来の種内変異の研究は、定住性の動物に焦点を当てて研究がなされてきた。そのため、繁殖地と越冬地の間を季節的に移動する動物において、資源の違いに基づく種内変異が個体群分化に果たす役割に関する理解は、あまり進んでいなかった。ガンカモ類の一種、キンクロハジロ (*Aythya fuligula*) は、隣接する湖沼である宍道湖と中海を日本で最大の越冬地とするが、これらの湖沼は隣接しているにもかかわらず両湖沼間の餌資源の相違により、筋胃サイズが大幅に異なっていることが知られている。そのため、キンクロハジロの宍道湖と中海の個体群を比較することで、地理的影響を受けることなく、餌資源の違いと種内変異との関係、またその種内変異が個体群分化に与える影響を考察することが可能になる。

そこで本研究では、(1) キンクロハジロの両湖沼における餌資源とその利用状況を定量的に把握し、(2) 個体群間の形態的相違を調べ、(3) 餌資源に対する消化器官構造の対応を明らかにすることによって、越冬地におけるキンクロハジロの資源利用に基づく種内変異と個体群分化との関係を解析することを目的とした。

その結果、キンクロハジロは、宍道湖では埋在性で殻が硬いヤマトシジミ (*Corbicula japonica*) を、中海では表在性で殻の柔らかいホトトギスガイ (*Musculista senhousia*) を越冬期間を通して主たる餌としており、この二枚貝類の貝殻は約10倍の硬さの違いがあることが分かった。また、キンクロハジロの消化器官構造の違いは筋胃重量のみな

らず小腸長さも異なっており、越冬期間中に筋胃重量に変化は見られないものの、小腸長さでは、宍道湖個体群では短く、中海個体群では長くなっていくことが示された。それと同時に、硬い貝を利用する宍道湖個体群では貝サイズの選択性が中型から大型の貝にシフトし、柔らかい貝を利用する中海個体群では選択性の変化は見られるものの、同様なシフトは起こらなかった。このことから、硬い貝を利用するためには、筋胃サイズだけでなく、小腸長さも重要な役割を果たしている可能性が考えられた。また、両湖沼個体群間における頭骨形態の有意な相違が確認され、キンクロハジロの頭骨形態には変異があり、越冬湖沼選択時においてその頭骨形態変異が影響を及ぼしていることが示唆された。

謝 辞

本博士論文に関する研究を遂行するにあたり、新潟大学大学院自然科学研究科の平 英彰 教授ならびに関島恒夫 助教授に懇切な指導を賜った。また元新潟大学農学部教授の阿部 學博士に貴重な助言を賜った。

本研究を始めるにあたり、産業技術総合研究所地質情報研究部門の山室真澄 博士ならびに山階鳥類研究所鳥学研究室の岡 奈理子 博士に多大な協力を頂いた。また現地調査にあたっては、島根野生生物研究会の平塚純一 氏、作業場所を提供して頂いた宍道湖漁業協同組合参事の高橋正治 氏、検体収集に助力して頂いた宍道湖漁業協同組合組合員の金坂忠明 氏に深く感謝したい。

引用文献

- Alerstram T. & Lindstrom A. 1990. Optimal bird migration: the relative importance of time, energy and safety. In: Gwinner E. (ed) Bird Migration: Physiology and Ecophysiology: 331-351. Springer-Verlag, Berlin.
- Ankney C.D. & MacInnes C.D. 1978. Nutrient reserves and reproductive performance of female Lesser Snow Geese. *Auk* 95: 459-471.
- Argenzio R.A., Lowe J.E., Pickard D.W. & Stevens C.E. 1974. Digesta passage and water exchange in the equine large intestine. *Am. J. Physiol.* 226: 1035-1042.
- Armbruster J.S. 1982. Wood Duck displays and pairing chronology. *Auk* 99: 116-122.
- Auffray J.C., Alibert P. & Latieule C. 1996. Relative warp analysis of skull shape across the hybrid zone of the House Mouse (*Mus musculus*) in Denmark. *J. Zool., Lond.* 240: 441-455.
- Baldassarre G.A. & Bolen E.G. 1984. Field-feeding ecology of waterfowl wintering on the Southern High Plains of Texas. *J. Wildl. Manage.* 48: 63-71.
- Baldassarre G.A. & Bolen E.G. 1994. Waterfowl ecology and management. John Wiley & Sons, Inc., New York.
- Battley P.F. & Piersma T. 1997. Body composition of Lesser Knots (*Calidris canutus rogersi*) preparing for take-off on migration from northern New Zealand. *Notornis* 44: 137-150.

- Bengtson S.A. 1972. Reproduction and fluctuations in the size of duck populations at Lake Myvatn, Iceland. *Oikos* 23: 35-58.
- Benkman C.W. 1993. Adaptation to single resources and the evolution of Crossbill (*Loxia*) diversity. *Ecol. Monogr.* 63: 305-325.
- Biebach H. 1996 Energetics of winter and migratory fattening. In: Carey C. (ed) Avian energetics and nutritional ecology: 280-323. Chapman & Hall, New York.
- Blem C.R. 1990. Avian energy storage. In: Power M. (ed) Current Ornithology: 59-113. Plenum Press, New York.
- Brugger K.E. 1991. Anatomical adaptation of the gut to diet in Red-winged Blackbirds (*Agelaius phoeniceus*). *Auk* 108: 562-567.
- Bustnes J.O. & Erikstad K.E. 1990. Size selection of Common Mussels, *Mytilus edulis*, by Common Eiders, *Somateria mollissima*: energy maximization or shell weight minimization? *Can. J. Zool.* 68:2280-2283.
- Cramp S. & Simmons K.E.L. (eds) 1977. Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa: the birds of the Western Palearctic. Vol. 1: Ostrich to Ducks. Oxford University Press, Oxford.
- Dekinga A., Dietz M.W., Koolhaas A. & Piersma T. 2001. Time course and reversibility of change in the gizzard of Red Knots alternately eating hard and soft food. *J. Exp. Biol.* 204: 2167-2173.
- de Leeuw J.J. & van Eerden M.R. 1992. Size selection in diving Tufted Ducks *Aythya*

- fuligula* explained by differential handling of small and large mussels *Dreissena polymorpha*. *Ardea* 80: 353-362.
- de Vaate A.B. 1991. Distribution and aspects of population dynamics of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771), in the Lake IJsselmeer area (The Netherlands). *Oecologia* 86: 40-50.
- Draulans D. 1982. Foraging and size selection of mussels by the Tufted Duck, *Aythya fuligula*. *J. Anim. Ecol.* 51: 943-956.
- Draulans D. 1984. Sub-optimal mussel selection by Tufted Ducks *Aythya fuligula*: test of a hypothesis. *Anim. Behav.* 32: 1192-1196.
- Draulans D. 1987. Do Tufted Duck and Pochard select between sized mussels in a similar way? *Wildfowl* 38: 49-54.
- Dykstra C.R. & Karasov W.H. 1992. Changes in gut structure and function of House Wrens (*Troglodytes aedon*) in response to increased energy demands. *Physiol. Zool.* 1992: 422-442.
- Elnor R.W. & Hughes R.N. 1978. Energy maximization in the diet of the Shore Crab. *Carcinus maenas*. *J. Anim. Ecol.* 47: 103-116.
- Endler J.A. 1977. *Geographic Variation, Speciation, and Clines*. Princeton Univ. Press, N.J.
- Fenna L. & Boag D.A. 1974. Adaptive significance of the caeca in Japanese Quail and Spruce Grouse (Galliformes). *Can. J. Zool.* 52: 1577-1584.

- Goodman D.C. & Fisher H.I. 1962. Functional anatomy of the feeding apparatus in waterfowl (Aves: Anatidae). Southern Illinois Univ. Press, Carbondale.
- Goudie R.I. & Ryan P.C. 1991. Diet and morphology of digestive organs of five species of sea ducks wintering in Newfoundland. *J. Yamashina Inst. Ornithol.* 22: 1-8.
- Guard C.L. 1980. The reptilian digestive system: general characteristics. In: Schmidt-Nielsen K., Bolis L. & Taylor C.R. (eds) *Comparative Physiology: Primitive Mammals*: 43-51. Cambridge University Press, New York.
- Guillemette M. 1994. Digestive constraint in wintering Common Eiders (*Somateria mollissima*): implication for flying capabilities. *Auk* 111: 900-909.
- Hamilton D.J. & Ankney C.D. 1994. Consumption of zebra mussels *Dreissena polymorpha* by diving ducks in Lake Erie and St. Clair. *Wildfowl* 45: 159-166.
- 羽田健三 1963. 内水面に生活する雁鴨科鳥類の採食型と群集に関する研究. 雁鴨科鳥類の採食型. 信州大学教育学部研究論集 第14号. (羽田健三 編著. 1981. 鳥類の生活史. 築地書館)
- Hanken J. & Hall B.K. (eds) 1993. *The skull*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Hanken J. & Throrogood P. 1993. Evolution and development of the vertebrate skull – the role of pattern formation. *Trends Ecol. Evol.* 8: 9-15.
- Hepp G.R. & Hair J.D. 1984. Dominance in wintering waterfowl (Anatini): effects on distribution of sexes. *Condor* 86: 251-257.

- Ibanez F. 1991. Record de longevite en nature chez un Fuligule morillon *Aythya fuligula*? *L'oiseau Revue Française d'Ornithol.* 61: 260.
- Jehl J.R.Jr. 1997. Cyclical changes in body composition in the annual cycle and migration of the Eared Grebe *Podiceps nigricollis*. *J. Aian Biol.* 28: 132-142.
- Johnsgard P.A. 1978. Duck, Geese, and Swans of the World. Univ. Nebraska Press, Lincoln.
- Karasov W.H. 1996. Digestive plasticity in avian energetics and feeding ecology. In: *Avian Energetics and Nutritional Ecology*. Carey C. (ed) Chapman and Hall, New York.
- 環境省. 2006. 自然環境局生物多様性センター: ガンカモ科鳥類の生息調査. 生物多様性情報システム (<http://www.biodic.go.jp/J-IBIS.html>).
- Kehoe F.P. & Ankney C.D. 1985. Variation in digestive organ size among five species of diving ducks (*Aythya* spp.). *Can. J. Zool.* 63: 2339-2342.
- Kehoe F.P., Ankney C.D. & Alisauskas R.T. 1988. Effects of dietary fiber and diet diversity on digestive organs of captive Mallards (*Anas platyrhynchos*). *Can. J. Zool.* 66: 1597-1602.
- Kenward R.E. & Sibly R.M. 1978. Woodpigeon feeding behaviour at brassica sites. A field and laboratory investigation of Woodpigeon feeding behaviour during adoption and maintenance of a brassica diet. *Anim. Behav.* 26: 778-790.
- Langerhans R.B., Layman C.A., Langerhans A.K. & Dewitt T.J. 2003.

- Habitat-associated morphological divergence in two neotropical fish species.
Biological J. Linnean Society 80: 689-698.
- Lechowicz M.J. 1982. The sampling characteristics of electivity indices. *Oecologia* 52: 22-30.
- MacArthur R.H. & Pianka E.R. 1966. On the optimal use of a patchy environment.
Amer. Natur. 100: 603-609.
- Malmquist H.J., Snorrason S.S., Skúlason S., Jonsson B., Sandlund O.T. & Jónasson P.M. 1992. Diet differentiation in polymorphic Arctic Charr in Thingvallavatn, Iceland. *J. Anim. Ecol.* 61: 21-35.
- McBride B.W. & Kelly J.M. 1990. Energy cost of absorption and metabolism in the ruminant gastrointestinal tract and liver: a review. *J. Anim. Sci.* 68: 2997-3010.
- Morton B. 1974. Some aspects of the biology, population dynamics, and functional morphology of *Musculista senhousia* Benson (Bivalvia Mytilidae). *Pac. Sci.* 28:19-33.
- Nakamura M., Yamamuro M., Ishikawa M. & Nishimura H. 1988. Role of the bivalve *Corbicula japonica* in the nitrogen cycle in a mesohaline lagoon. *Mar. Biol.* 99: 369-374.
- Newton I. & Campbell C.R.G. 1976. Breeding of ducks at Lock Leven, Kinross.
Wildfowl 26: 83-102.
- Oka N., Yamamuro M., Hiratsuka J. & Satoh H. 1999. Habitat selection by

- wintering Tufted Ducks with special reference to their digestive organ and to possible segregation between neighboring populations. *Ecol. Res.* 14: 303-315.
- O'Reilly K.M. & Horn M.H. 2004. Phenotypic variation among populations of *Atherinops affinis* (Atherinopsidae) with insights from a geometric morphometric analysis. *J. Fish Biol.* 64: 1117-1135.
- Pedroli J.C. 1981. Les relations entre la Moule Zebree *Dreissena polymorpha* et les oiseaux aquatiques. PhD thesis. University of Neuchâtel.
- Pedroli J.C. 1982. Activity and time budget of Tufted Ducks on Swiss lakes during winter. *Wildfowl* 33: 105-112.
- Penry D.L. & Jumars P.A. 1987. Modeling animal guts as chemical reactors. *Am. Nat.* 129: 69-96.
- Piersma T. & Gill R.E. Jr. 1998. Guts don't fly: small digestive organs in obese Bar-tailed Godwits. *Auk* 115: 196-203.
- Piersma T., Koolhaas A. & Dekinga A. 1993. Interactions between stomach structure and diet choice in shorebirds. *Auk* 110: 552-564.
- Rave D.P. & Baldassarre G.A. 1989. Activity budget of Green-winged Teal wintering in coastal wetlands of Louisiana. *J. Wildl. Manage.* 53: 753-759.
- Raveling D.G. 1979. The annual cycle of body composition of Canada Geese with special reference to control of reproduction. *Auk* 96: 234-252.
- Robinson B.W. & Wilson D.S. 1994. Character release and displacement in fishes: a

- neglected literature. *Am. Nat.* 144: 596-627.
- Rohlf F.J. 2005. *Relative Warps v. 1.42*. Stony Brook, NY: Department of Ecology & Evolution, State University of New York.
- Rohlf F.J. 2005. *tpsDig v. 2.04*. Stony Brook, NY: Department of Ecology & Evolution, State University of New York.
- Rohlf F.J. & Marcus L.F. 1993. A revolution in morphometrics. *Trends. Ecol. Evol.* 8: 129-132.
- Rohlf F.J. & Slice D. 1990. Extension of the procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Zool.* 39: 40-59.
- Savory C.J. & Gentle M.J. 1976a. Effects of dietary dilution with fibre on the food intake and gut dimensions of Japanese Quail. *Br. Poult. Sci.* 17: 561-570.
- Savory C.J. & Gentle M.J. 1976b. Change in food intake and gut size in Japanese Quail in response to manipulation of dietary fibre content. *Br. Poult. Sci.* 17: 571-580.
- Sawamura T., Nakamura M., Nakano S. & Yamane K. 1993. Aquatic environment and macrobenthos community in Lake Nakaumi. *Bull. Shimane Prefect. Fish Exp. Stn.* 1991: 201-211.
- Schluter D. & McPhail J.D. 1993. Character displacement and replicate adaptive radiation. *Trends Ecol. Evol.* 8: 197-200.
- 島根県水産試験場. 1983. 赤潮対策技術開発試験報告書 5. 内水面赤潮対策技術開発試

験 汽水湖における赤潮対策技術開発試験.

Skúlason S. & Smith T.B. 1995. Resource polymorphisms in vertebrates. *Trends Ecol. Evol.* 10: 366-370.

Smith T.B. 1987. Bill size polymorphism and intraspecific niche utilization in an African finch. *Nature* 329: 717-719.

Smith T.B. 1990. African finch breeding randomly with respect to bill size. *Ecology* 71: 1246-1257.

Smith T.B. 1993. Disruptive selection and the genetic basis of bill size polymorphism in the African finch *Pyrenestes*. *Nature* 363: 618-620.

Soutiere E.C., Myrick H.S. & Bolen E.G. 1972. Chronology and behavior of American Widgeon wintering in Texas. *J. Wildl. Manage.* 36: 752-758.

Starck J.M. 1999. Phenotypic flexibility of the avian gizzard: rapid, reversible and repeated changes of organ size in response to change in dietary fibre content. *J. Exp. Boil.* 202: 3171-3179.

Starck J.M. & Rahmaan G.H.A. 2003. Phenotypic flexibility of structure and function of the digestive system of Japanese Quail. *J. Exp. Biol.* 2003: 1887-1897.

Stearns S.C. & Koella J.C. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in life-history traits: prediction of reaction norms for age and size at maturity. *Evolution* 40: 893-913.

- Tompson J.D. & Baladassarre G.A. 1992. Dominance relationships of dabbling ducks wintering in Yucatan, Mexico. *Wilson Bull.* 104: 529-536.
- Vanderploeg H.A. & Scavia D. 1979. Calculation and use of selectivity coefficients of feeding: zooplankton grazing. *Ecol. Modelling.* 7: 135-149.
- van Gils J.A., Piersma T., Dekinga A. & Dietz M.W. 2003. Cost-benefit analysis of mollusc-eating in a shorebird II. Optimaizing gizzard size in the face of seasonal demands. *J. exp. Biol.* 206: 3369-3380.
- Werner E.E. & Hall D.J. 1974. Optimal foraging and size selection of prey by the Bluegill Sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Ecology* 55: 1216-1232.
- Wishart R.A. 1983. Pairing chronology and mate selection in the American Widgeon (*Anas americana*). *Can. J. Zool.* 61: 1733-1743.
- Yamamuro M., Oka N. & Hiratsuka J. 1998. Predation by diving ducks on the biofouling mussel *Musculista senhousia* in a eutrophic estuarine lagoon. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 174: 101-106.