

日本の河川におけるアユ放流が
カワウの採食行動や分布に及ぼす影響

2 0 1 4 年 1 月

熊田 那央

日本の河川におけるアユ放流が
カワウの採食行動や分布に及ぼす影響

筑波大学大学院
生命環境科学研究科
生物圏資源科学専攻
博士（農学）学位論文

熊田 那央

目次

1 章	序論	3
2 章	アユの大量放流はカワウのねぐら・コロニーの分布に影響するか	8
3 章	採食場所でのアユ放流や釣りに対するカワウの反応—2 つの空間スケールによるアプローチ	9
3-1	背景	9
3-2	方法	10
3-2-1	カワウ分布調査	10
3-2-2	投網調査	12
3-2-3	統計解析	12
3-3	結果	14
3-3-1	カワウ分布調査	14
3-3-2	投網調査	14
3-3-3	河川区画とカワウ個体数の関係	15
3-3-4	投網でとれたアユの量と周囲のカワウ個体数の関係	16
3-4	考察	17
3-5	図表	21
4 章	カワウが利用する食物内容の季節変動とそれに伴う採食行動の変化	28
5 章	空間分布によって示されるアユを利用するカワウ，サギ類，釣り人の相互作用	28
6 章	総合考察	29

6-1	食物資源の変動が捕食者の分布や行動に与える影響	29
6-2	アユ放流によって変動するカワウの分布や行動が生態系に及ぼす影響	31
6-3	カワウによる放流アユへの被害軽減に向けて	33
6-4	図表	36
	摘要	38
	謝辞	41
	引用文献	43

1 章 序論

ウ類は世界中に広く分布する魚食性鳥類である．ヨーロッパに生息するカワウ *Phalacrocorax carbo* や，北米に生息するミミヒメウ *Phalacrocorax auritus* は，20 世紀前半から世界的に個体数を大きく減少させ，その後急激に回復した（De Nie 1995, Grémillet et al. 1995, Hatch 1995, Lindell et al. 1995, Weseloh et al. 1995）．日本のカワウにおいても，同様の個体数変動が観察されている．日本では 1950-1970 年代にかけて個体数が急激に減少し，推定個体数が約 3,000 羽となったが，1980 年代から増加に転じており，2000 年以降には，関東や中部近畿地方だけで合わせて 70,000-100,000 羽が観察されている（福田ら 2002, 亀田ら 2011, 坪井・芦澤 2012）．

近年の個体数の急激な回復は，人間社会との間に様々な軋轢を生じさせた．中でも，魚類の捕食による水産被害が特に問題とされている（Glahn & Stickley 1995, Glahn et al. 1995, Suter 1995, Bearhop et al. 1999, Boström et al. 2009）．ヨーロッパでは，カワウによる魚の採食が，養殖池（Kloskowski 2010）や，河川（Čech & Vejřík 2011），海（Leopold et al. 1998）で問題となっている．北米でも同様に，ミミヒメウによる魚類の採食が問題となっている（Glahn et al. 1995, Dalton et al. 2009）．

日本において水産被害の中で特に重要な魚種はアユ *Plecoglossus altivelis* である．アユは 1 年生回遊魚で，日本の河川での釣り対象魚としてとても人気の高い種である．自然下では秋に河川の下流部で孵化し，冬の間は海の沿岸部で過ごし，春になると河川を遡上して夏の間は河川の珪藻類などを食べて成長する．主に，夏から秋にかけての河川での生育期に釣りの対象となる．多くの河川において，地域の内

水面漁業共同組合によって河川への稚魚の放流が行われている．そのため，放流後からアユ釣りが始まるまでのアユの成長期にカワウに捕食されることが問題とされており，全国内水面漁業共同組合連合会の報告によると，カワウの被害やその対策にかかった費用は 2009 年には，1 億 4 千万円にのぼると言われている．被害減少のために，多くの対策や研究が行われている（成末ら 1999, 環境省 2004, 山本 2009, 水産総合研究センター 2010, 坪井 2010, 坪井・芦澤 2012）．

カワウとアユの関係について調べた研究では，カワウの胃内容物に占められる放流アユの量を調べた研究が多く（戸井田 2002, 鳥居・高野 2005, Takahashi et al. 2006, 手塚 2008, 芦澤・坪井 2011），その割合は 7-67%と地域によって様々である．このような地域による変動は，アユの放流量や分布によってカワウの利用頻度が異なるために生じると考えられる．しかし，アユの分布とカワウの分布や行動の関係を調べた研究は，栃木県鬼怒川水系での研究（藤岡・松家 2006, 松家・藤岡 2006）を除けばほとんどない．

動物の空間分布や行動の決定要因を理解することは生態学における基本的なテーマの 1 つである．決定要因の中でも，特に食物資源の分布は動物の行動や分布に大きな影響を及ぼす（Sutherland 1996, Fauchald 1999, Buchanan 2008）．食物資源と捕食者の空間分布には階層的な一致・不一致がみられ，一致するスケールは対象とする系によって異なってくる（Jaquet 1996, Benoit-Bird & Au 2003, Garcia & Ortiz-Pulido 2004）．また，あるスケールでは被食者と捕食者の分布が一致するが，別のスケールではその分布が一致しないというように，1 つの系内でも対象とするスケールによってその関係性が異なることはよく知られている（Logerwell et al. 1998, Fauchald et al. 2000）．こ

のような食物資源と捕食者の一致・不一致に空間分布のスケールによる違いが生じる要因には、対象とする系ごとに食物資源量の変動の大きさが異なること（Garcia & Ortiz-Pulido 2004）や、捕食者の資源の把握の限界と餌生物の回避行動（Fauchald et al. 2000）などが影響しており、捕食者の採食分布を考える際に空間スケールに注目することは重要である。しかし、これらの関係性は食物資源量と捕食者の分布を定量的にモニタリングする必要がある、重要性は指摘されているものの、その研究はあまり多くない。ウ類では、Grémillet et al. (2004) によって、グリーンランドに生息するカワウの採食場所と食物資源の分布との関係について、複数の空間スケールで調べられているが、どのスケールでも資源とカワウの分布について明確な関係を示せなかった。

また、空間スケールだけでなく、時間スケールによっても反応が異なる場合がある。Dalton et al. (2009) は、ニシン科回遊魚のエールワイフ *Alosa pseudoharengus* の遡上に対してミミヒメウがどのように反応するかを、湖の河口で採食するミミヒメウの個体数と、エールワイフの遡上数の関係から調べた。その結果、湖にエールワイフが遡上する 1 ヶ月だけ、河口にミミヒメウが大量に飛来し、エールワイフを採食していた。このことから、数ヶ月単位でみるとミミヒメウの分布と食物資源量は一致していると言えた。しかし、複数年通して観察すると、エールワイフの遡上量は年変動が大きく、多い年は少ない年の倍になるのに対し、ミミヒメウの飛来数は毎年変わっておらず、長い時間スケールではミミヒメウの分布と食物資源分布は一致しているとは言えなかった。

食物資源の変動に対する対応は、捕食者の分布変化だけでなく、採

食戦略の変化にもみられる．例えば，対象とする食物資源のスイッチングである（Dorn et al. 2011）．Paillisson et al.（2004）はフランス西部のグランリエウ湖のコロニーのカワウの採食行動をコロニーからの飛び立ちと採食場所がどこかを調べることで明らかにした．その結果，このコロニーのカワウが場所によって集団採食と単独採食を使い分けており，その要因として，食物資源の種類の違いや，エネルギー要求量の季節変化が影響していることを示唆した．

どのような時空間スケールで食物資源分布と捕食者の分布が一致するかに着目することは，漁業被害対策において明確な方針を得るためにも重要な視点である．例えば，Collis et al.（2002）では，河口からの距離の異なる2つのコロニーではミミヒメウの食性内容に占める漁業対象魚のサケ科魚類の割合が異なっていることが示された．このことは，コロニーによって管理方針を変える情報となる．また，Seefelt & Gillingham（2006）では，漁業対象魚のコクチバス *Micropterus dolomieu* の減少と相関して個体数が増加していたミミヒメウについて，食性内容と採食分布を同時に調べ，ミミヒメウがほとんどコクチバスを利用せず，分布も一致しないことから，両者の相関は因果関係のない偽相関であることを示した．これは，必要のない対策を抑止する情報となる．このような例から，有効な被害対策を構築する上で，カワウの採食行動や食性と，アユ放流と関係を様々な時空間的なスケールを明らかにすることが重要であると考えられる．そこで本研究では，放流アユとカワウを対象に，捕食者と食物資源の関係について，特に時空間スケールに着目して分布や，採食行動の変化を明らかにすることを目的とした．

本研究では，2章において関東地域の広域スケールにおいて，カワ

ウのねぐら・コロニーの分布とアユ放流の関係について議論する．3, 4, 5 章において，1 カ所の集団営巣地から採食に向かうカワウの群れと放流アユの関係に着目して議論する．3 章では，カワウの採食分布が放流アユによって影響を受けているかどうかを検討する．4 章では，アユ放流を含めた河川の魚類相の変化が，カワウの採食行動に与える影響を考察する．5 章では，アユを利用するカワウ，サギ類，釣り人の関係について議論する．

以上をふまえて総合考察では，食物資源の変動が捕食者の分布や行動に与える影響について，特にアユ放流に着目して考察する．また，アユ放流によって変動するカワウの分布や行動が生態系に及ぼす影響や，今後魚食性鳥類による放流魚の被害を減らすためにはどのような研究が必要とされるのかを考察する．

2 章 アユの大量放流はカワウのねぐら・コロニーの分布に影響するか

[本章については著作権を学術雑誌（日本鳥学会誌）に移譲しており、日本鳥学会の著作権ポリシーにより、刊行後 2 年を経過するまでは機関リポジトリでの公表はできないため要約版では割愛した。]

3 章 採食場所でのアユ放流や釣りに対するカワウの反応—2つの空間スケールによるアプローチ—

3-1 背景

2 章において、関東地域のカワウのねぐら・コロニーサイズの変動が、周囲で行われたアユの放流量に影響されていることを示した。ねぐら・コロニーの個体数増加率が放流に影響されることが示された放流開始から釣り解禁までの時期には、採食場所選択にもアユ放流の影響があるかもしれない。しかし、カワウの採食場所と、放流アユの関係について調べた研究は、栃木県鬼怒川水系で行われた例など、わずかなしかない（藤岡・松家 2006, 松家・藤岡 2006, 井口ら 2008）。カワウの採食からアユを守るためには、放流や、釣りの解禁など、時空間的に大きく変動する放流アユに対してカワウがどう反応しているのかを理解することが重要である。

捕食者と被食者のパターンは空間スケールに依存することがよく知られている（Mehlum et al. 1999, Fauchald et al. 2000, Tellería & Pérez-Tris 2003）。例えば、Fauchald et al. (2000) はウミガラスとシシヤモの空間分布を調べ、それが広い空間スケールでは重なっているが、狭いスケールでは重ならないことを示した。Amano & Katayama (2009) では、チュウサギが空間スケールの大きさにおいて異なる意思決定を行っていることを示した。捕食者と被食者の空間的な重なりを複数スケールで定量的に評価することは、階層的な捕食－被食関係を理解する上で有効なアプローチである（Fauchald et al. 2000）。

魚の放流や釣りは食物資源の分布や量の急速な変動をもたらす。カワウはねぐらから早朝採食場所に飛び立ち、採食場所で短距離飛行や潜水採食を繰り返す。そのため、カワウも階層的な意思決定を空間ス

ケールに依存して行っていると考えられる．このような意思決定は異なる空間パターンを作り出すと考えられるので，2つの空間的に異なるアプローチによって，カワウとアユの関係を調べることにした．

本章の目的は，アユの放流や釣り解禁などによって変動する河川の魚の量の変動とカワウの分布の関係について二つの空間スケールから明らかにすることである．大スケールでは，アユ放流の多寡で区別した河川の区分によって，カワウの分布が異なるかを調べた．小スケールでは，投網でとれたアユの量と周囲のカワウの個体数に関係があるのかを調べた．

3-2 方法

3-2-1 カワウ分布調査

本章の調査は山梨県の甲府盆地の富士川水系で行われた（図 3-1）．調査地は周囲を山地で囲まれ，海からの最短距離が 50km ある内陸部である．周囲を山で囲まれているために，カワウが調査地外から移入して採食を行うことはめったにないと考えられる．調査地を流れる河川の下流には堰などがあり，海からの天然アユの遡上はほとんどないため，河川内のアユは放流によるものがほとんどである．調査地内を流れる河川幅が 10-200m の河川を対象に，調査を行った．調査河川の総延長は 230km である．調査対象の河川を以下の 3つの区画に区切った．1つめに，河川に放流されたアユのほとんどは放流地点から 1km 以内にとどまるので（坪井 私信），放流地点から周囲 1km に含まれる河川を放流区画とした（総延長 59.5km）．この地域で放流が行われる場所は 30 年以上ほとんど変わっていない．2つめに，調査対象のうち，放流が行われた河川に含まれるが，放流区画以外の場所を放流河川

（総延長 61.6 km）とした．3 つめに，放流が行われていない都市部を流れる河川を小河川（総延長 109.2 km）とした（図 3-1）．調査河川においてカワウの分布調査を 10 日に 1 回ずつ 4/3-7/3 までに計 10 回行った．調査範囲内の河川である富士川とその 12 の支流を各調査で 2-3 日ずつかけて自動車か自転車によって踏査した．発見されたカワウの GPS ロケーションと個体数とその行動を記録した．潜水と遊泳を繰り返しているときは採食とし，泳いでいるだけの時は休息とした．調査は日の出 30 分後から日没前 30 分までの間に行った．2010 年には，調査人数の関係から富士川は調査地から外した．車での調査の際には，一人が車をゆっくりと運転し，もう一人が河川のカワウを探した．河川にかかる橋では車を止めて探した．都市部を流れる小河川では，自転車を利用して調査を行った．調査を行う河川の順序はランダムに調査毎に変えたが，天気や他の状況にも依存した．

カワウは富士川の支流である笛吹川の河畔林でねぐらをとり，繁殖をおこなっている（下曽根コロニー 35°35'46"N, 138°33'56"E, 図 3-1）．2009 年には，約 150 ペアのカワウが 4 月から 7 月にかけて繁殖を行った．しかし，このコロニーでは，山梨県水産技術センターによって放流アユの被害防除のために，偽卵へのおきかえによる繁殖抑制が行われている．そのため，毎年，8-17 羽しかヒナは巣立たない（Tsuboi & Ashizawa 2011）．調査地内に，他のコロニーやねぐらはないので，カワウの採食範囲が 20-25km といわれていることから（Platteeuw & VanEerden 1995, Paillisson et al. 2004），下曽根コロニーから 20-25km 以内を調査範囲とした．地域の内水面漁業組合が，アユ放流後に河川で追い払いを行っているが，定量的な努力量の調査などは行わなかった．

調査時期をアユの放流などのイベントに合わせて4つに分けた。1つめに4月4日から4月9日までの放流が始まる前の時期を「放流前」、2つめに4月21日から5月10日までの放流期間中を「放流中」、3つめに5月11日から6月20日までの放流が終わってから釣りが解禁するまでの期間を「放流後」、最後に6月21日から7月10日までのアユ釣りが解禁された期間を「釣り期間」とした。4月10日から4月20日までの期間は、河川によって放流が行われた場所と行われていない場所が混ざっていたので、どの期間からも外した。この時期に行われた調査の結果は、解析から除いた。

3-2-2 投網調査

カワウの分布調査とは別の日に、10回の投網による魚の調査を行った（表3-1）。笛吹川で5地点、釜無川で5地点、塩川で2地点の計12カ所（図3-1）で9mmメッシュの網を用いて投網を行った。調査地点は放流が行われた河川において、投網を行うことができる深さや流速の場所から選んだ。最初の調査時の川幅は $42.6\text{ m} \pm 19.3$ （平均±標準偏差，以下同様），水深は $0.55\text{ m} \pm 0.18$ ，流速は $0.84\text{ m/s} \pm 0.24$ であった。それぞれの調査地点で一人の調査者が5回投網を行い，捕獲した個体全てについて種，全長，体重を記録した。

アユの放流量，放流地点のデータを3つの内水面漁業共同組合から収集した。放流されたアユの大きさは10cm，8g程度であった。

3-2-3 統計解析

放流アユの量とカワウの個体数について2つのスケールで解析した。大スケールでは，アユの放流や，釣り解禁などの調査時期や，3つの

河川区画によってカワウの個体数が変動するかを一般化線形モデルによって調べた．解析には R の MASS パッケージを使用した (R Development Core Team 2009)．応答変数にカワウの個体数，説明変数に放流時期，放流区画，その交互作用を入れたモデルを作成した．リンク関数が log の負の二項分布を仮定した．オフセット項として区画毎の河川長をいれた．モデルの説明力を判断するために AIC を用いた．

小スケールでは，各地点において投網でとれたアユの量とその周囲のカワウの個体数の関係について調べた．カワウの分布調査と，アユの量の調査には時間的なずれがあったが (最大 8 日間 表 3-1)，アユが縄張りをはる性質をもち，放流された場所からあまり短期間で移動しないため，そのずれについては考慮しなかった．投網地点から 100m から 1km までの 100m 刻みと，2km の各円内に含まれるカワウの個体数と中心の投網地点でとれたアユの量について解析を行った．円内に含まれるカワウの個体数が 0 になることが多かったので，Zero-inflated Poisson models (以下 ZIP モデル) を用いた．ZIP モデルは二つの部分からなる混合モデルで，カワウの個体数を応答変数としたポアソンモデルと，在不在を応答変数としたロジスティックモデルの二つのサブモデルの混合として解析される．このモデルはゼロが極端に多いカウントデータなどの時に，ポアソンモデルよりも適切であるとされている (Martin et al. 2005)．モデルのパラメータは WinBUGs (Spiegelhalter et al. 2003) を用いてベイズ推定した．事前分布は無情報とし，平均 0 の分散 0.001 の正規分布を設定した．11,000 回繰り返し，10 回毎にサンプリングを行い，3 chain で 3,000 サンプルを得た (サンプリングの最初は初期値によるかたよりの多いのでデータを捨てた．これを以下 burn in とする．今回は 1,000 サンプル)．サンプ

ルプロットと R_{hat} の値から収束診断を行った． R_{hat} の値が 1.1 以下であると収束していると考えられると言われている（Gelman et al. 2003）．

3-3 結果

3-3-1 カワウ分布調査

10 回の調査で 825 個体のカワウが発見された（調査回毎の平均と標準偏差 82.5 ± 21.8 ）．219（26.5%）羽が採食，417（50.5%）が休息，186（22.5%）が飛行中の個体だった．調査回毎の総観察数は，調査期間を通して安定しており，大きな季節的変動はみられなかった（F test: $F = 1.04$, $df = 659$, $P = 0.608$; KS test: $D = 0.0616$, $P = 0.1636$ ）（図 3-2）．繁殖ペアのうち一個体は巣にとどまっていると考ええると，河川で観察できると考えられる最大羽数 150 羽のうち 33-80% を発見することができた．飛行中のカワウは以降の解析から除いた．

6 回の調査中に 197 人の釣り人がいた（ 32.8 ± 17.6 ）．うち，135（68.5%）人は放流区画，48（24.3%）人は放流河川，14（7.1%）人は小河川でみられた．

3-3-2 投網調査

1,687 匹（23.3 kg 湿重量）の魚を 10 回の投網で捕獲した（ 2.33 ± 1.30 kg）．11 種（68.5% のアユ，9.6% のウグイ *Tribolodon hakonensis*，8.8% のオイカワ *Zacco platypus*，6.9% のアマゴ *Oncorhynchus masou ishikawae*，2.8% のアブラハヤ *Phoxinus lagowskii steindachneri*，1.6% のイワナ *Salvelinus leucomaenis japonicus*，1.3% のカマツカ *Pseudogobio esocinus esocinus*，0.2% のカジカ *Cottus pollux*，0.2% のニ

ジマス *Oncorhynchus mykiss*, 0.1%のヨシノボリ類, 0.004%のモツゴ *Gnathopogon elongates elongatus* が捕獲された. 全長の平均と分散は $108 \text{ mm} \pm 31$ で, 多くの個体はカワウの胃内容からみられるサイズの範囲に入っていた (7–60 cm: Cramps & Simmons 1977).

投網でとれたアユの量は調査開始から6月中旬までは増加し続けたが, アユ釣りが解禁されると急激に減少した (図 3-3). アユの量を調査回で説明するモデルと調査回とその二乗項で説明するモデルの二つのモデルの比較を行った. この二つのモデルのどちらの当てはまりが良いかで, アユの量が直線的に変化しているか, 山型に変化しているかを判定した (Forsman et al. 2008). アユの量の変化は直線的ではなく (調査回: effect size = 182.6, SE = 108.1, $P = 0.13$), 二乗項をいれたモデルのほうが説明力が高かったので, 一山型といえた (調査回²: effect size = -83.6, SE = 32.7, $P < 0.05$; 調査回: effect size = 1,102.3, SE = 372.1, $P < 0.05$). 一個体あたりのアユの重量は二回目の調査の 8.7 g (± 2.3) から最後の調査の 28.5 g (± 14.1) まで増加した. 対照的に, アユ以外の魚の重量は調査期間を通じて直線的に増加し (調査回: effect size = 148.5, SE = 23.7, $P < 0.05$), アユが減少した最後の二回の調査はそれ以前の2倍になった.

3つの内水面漁業協同組合が, 合わせて 6,210kg のアユを放流区画の 49 地点に 4 月 10 日から 5 月 14 日の間に放流した. 笛吹川では, 2,000kg のアユが 12 地点に放流された. 釜無川では, 2,810kg のアユが 21 地点に, 塩川では 1,400kg のアユが 16 地点に放流された. 最大一地点に 80kg, 最小 10kg が放流された.

3-3-3 河川区画とカワウ個体数の関係

図 3-4 に河川区画毎のカワウの個体数の季節変動を示す．放流区画のカワウの個体数は放流前から放流中にかけて増加し，その後減少した．放流河川では釣り解禁の時期には，カワウの個体数が最も多かった．小河川ではどの時期も他の二つの区画に比べてカワウの個体数は少なかった（Steel-Dwass multiple test, $P < 0.05$ ）．

河川区画と調査時期でカワウの個体数を説明する GLM において（表 3-2），調査時期，河川区画，その交互作用の全てを含んだフルモデルが最も説明力の高いモデルであった（表 3-2）．このモデルの当てはまりを示す $\text{pseudo } R^2$ の値は 0.23 であった．調査区画と調査時期の交互作用項を含まないモデルはフルモデルに比べて AIC がとても大きいことから，交互作用項が重要であるといえる（表 3-2）．このことは，河川区画によって，カワウの個体数の季節変動のパターンが異なることを示している（図 3-4）．特に，放流区画でカワウが放流前から放流中に増加し，その後減少したのに対して（放流前 14 羽，放流中 57，47 羽，放流後 16，28，30 羽，釣り解禁 16，16，9 羽），放流河川では釣り解禁の時期までカワウの数が多かった（図 3-4）．調査時期のみを説明変数にいったモデルの AIC は 238.77 で Null モデルの AIC (233.38) よりも大きく，季節的な変動はみられなかった（表 3-2）．対照的に，河川区画のみを説明変数にいったモデルは Null モデルよりも AIC が低く（207.29），区画によってカワウの個体数には違いがあった（表 3-2）

3-3-4 投網でとれたアユの量と周囲のカワウ個体数の関係

投網でとれたアユの量とその周囲で観察されたカワウの個体数の関係は，空間スケールによって異なっていた．周囲 100-800m のカワ

ウの個体数を中心のアユの量で説明する ZIP モデルでは，係数の 95% 信用区間が正負両方をまたいでおり，意味のある相関はみられなかった（表 3-3）．900m，1km，2km のスケールでは，95%信用区間が全て正の値をとっていたので，アユの量とその周囲のカワウの個体数には正の相関がみられた（表 3-3）．ただし，900m-2km のスケールでの pseudo R^2 の値はそれぞれの 0.39，0.33，0.35 であった．

3-4 考察

カワウの個体数密度は，河川区画や調査時期によって変動していた．特に，放流区画における放流時期の増加は顕著だった（図 3-4）．このことから，大量のアユ放流は 1 つの流域の 1 カ所のコロニーを利用する繁殖時期のカワウの採食場所選択に影響するといえた．カワウが一日に 500g の魚を利用する（佐藤ら 1988）とした時，調査地における 6,210kg という放流アユの量は，300 羽のカワウの 40 日以上の資源量となる．さらに，アユは放流後も河川で急速に成長するので，実際に利用できる量はさらに増加すると考えられる．これまでの研究によって，放流や産卵遡上などの魚の量の急速な増加が，カワウやミミヒメウの集合を促進することが示されている（Kennedy & Greer 1988, Dalton et al. 2009）．放流期間中，10 羽以上のカワウが放流地点やその周囲で集団採食を行っているのをたびたび観察した．しかし，アユ釣りが解禁されると，おそらくそのうちのカワウのうち何割かは放流区画から放流河川に採食場所をかえたと考えられる．この要因は 2 つあると考えられる．1 つは，放流区画で行われるアユ釣りによって，放流アユが急速に減少したためである．これは，投網でとれたアユの量の急速な減少から示唆される（図 3-3）．2 つめに，アユ釣りの釣り人

は通常カワウを嫌って追い払うので、その存在によって放流区画でカワウが採食しにくくなったためである。この2つの要因を分離することはできないが、これらの結果から、魚の量と、釣り人の存在の両方が影響して、大スケールでカワウの採食場所選択が変化したと考えられる。

栃木県鬼怒川水系で行われたアユとカワウの関係の研究では、本章と異なる結果が示されている(松家・藤岡 2006)。栃木では、約 50-250 羽のカワウが 3 月下旬から 4 月中旬まで調査を行った 46km の河川区画で観察されていたが、アユのほとんどが放流された 4 月下旬にはそのほとんどがみられなくなった。この結果の違いの原因には、2 つの調査地間の地理、追い払い、アユ放流量という 3 つの違いがあると考えられる。本調査地は、周囲を山で囲まれており、下曽根コロニーの個体は他の個体群と隔離されていた。一方栃木では、他の周囲のコロニーとの行き来があったと考えられる。さらに、人によるカワウの追い払いが栃木のほうが山梨県よりも多かったのかもしれない。300 羽以上のカワウが利用する栃木のねぐらでは、夜間のねぐらでの追い払いが 4 月に地域の内水面漁業共同組合によって行われた。一方、本調査地の山梨では、攪乱することによって管理がしにくい場所に新たなコロニーが形成されないように、下曽根コロニーは管理されていた。3 つめに、本調査地の放流区画に放流されたアユの量は、栃木県での放流量よりも河川長あたりの量が 2 倍近く多い(本調査地 103kg/km に対して栃木では 60kg/km)。このような 3 つの要因等によって、2 つの地域での結果の違いが生じたと考えられる。しかし、日本の内水面において、魚の量と人間の攪乱がカワウの生息地選択に影響していることは明らかである。

投網でとれたアユの量とその周囲のカワウの個体数の関係では、中心からの半径が大きい時（900m, 1km, 2km）には周囲のカワウの個体数とその中心でとれたアユの量に正の相関がみられた。一般的に、空間スケールが小さいほど時間スケールの短い生態プロセスに依存して、餌密度が変動する（Fauchald et al. 2000, 綿貫 2004）ので餌生物と捕食者の分布が観察しづらくなる。実際、井口ら（2008）は本章の調査地と同じ水系でカワウが採食している場所のアユの量と、その近くのアユの量を同時に投網で調べて比較した。その結果、本章よりも短い時空間スケールにおいて、アユの量とカワウの存在には弱いが正の相関があることが示された。さらに、投網をつかった魚のサンプリングは、カワウが利用できる河川の範囲全てをカバーできていないので、カワウの資源量としての魚の量を正確に反映するには不十分であったかもしれない。また、今回の投網の調査ではアユを主要な対象としていたが、他の魚種もカワウには重要であったかもしれない。

カワウとアユの関係について、2つの空間的に異なるアプローチを用いた。これは、コロニーから採食地に飛び立つ際意思決定と、採食場所での移動の意思決定を大まかに反映していると考えられる。大スケールでは、カワウがどの採食場所に行くのかをアユの放流や釣りの解禁などに影響して変更しているかを調べた。放流区画を放流中に、他の時期に比べて多く利用していたことはアユの放流や釣りが大スケールでのカワウの採食地選択に影響していることの強い証拠となった。小スケールのアプローチでは、900m以上の半径のスケールにおいては、投網でとれたアユの量と周囲のカワウの個体数について正の相関がみられたが、それ以下のスケールではみられなかった。この結果によって、採食中の短い移動時の意思決定にもアユの量が影響し

ていたことを示唆したが、今回の調査設計では、その解像度に限界があったと考えられる。

本章での結果から、カワウはアユが多く生息する場所で採食を行っていることが示された。しかし、このことによるアユへの影響はそこまで大きくなかったかもしれない。まず、投網でとれたアユの量はカワウが放流場所で採食しているにも関わらず釣り解禁まで増加し続けていた（図 3-3）。次に、本調査地と同じ水系で捕獲されたカワウの胃内容物にしめるアユの割合は 17%であり、今回投網でとれたアユの量の 68%よりもずっと低い割合であった。カワウはジェネラリストであり、その胃内容の食物割合は採食した河川での魚種組成を反映すると言われているが（亀田ら 2002, Lorentsen et al. 2004, Casaux et al. 2009）、アユは相対的に捕獲しにくいのかかもしれない。水槽実験によると、アユの遊泳速度は他の魚種よりも早く、カワウに食べられにくかった（田中 2011）。その上、本調査地では、偽卵の置き換えによる繁殖抑制によって、このコロニーのカワウの食物資源要求量は減少している（坪井・桐生 2007）。さらに、放流後には、地域の内水面漁業共同組合によってカワウの追い払いが頻繁に行われている。この事が、カワウを放流場所で採食しにくくさせたと考えられる。

カワウは採食場所をアユの放流や釣りなどによって変化する魚の availability によって変動させていた。あるスケールにおいては、アユの現存量とカワウ個体数には正の相関がみられたものの、アユの現存量は釣りが解禁されるまで増え続けていた。結論として、カワウにとってアユは重要な食物資源であるが、カワウからアユへ及ぼす影響は釣り人が及ぼすものに比べてずっと小さかった。

3-5 図表

表 3-1. カワウ分布調査と投網による魚の調査の実施日と調査時期

		調査時期									
		放流前	(除外 ¹⁾	放流中		放流後				釣り期間	
カワウ		4 月	4 月	4 月	5 月	5 月	5 月	6 月	6 月	6 月	7 月
		3-5	12-14	24-26	4-5	16-17,19	27-29	6,9	16-18	22,24-25	2-3
投網調査		4 月	4 月	4 月	5 月	5 月	5 月	6 月	6 月	6 月	7 月
		6	18	28	12	19	26	4	11	29	8

¹河川によってアユの放流の有無が異なったので、この回の調査は解析から除いた

表 3-2. 放流区画，調査時期，その交互作用項によってカワウの個体数を説明する GLM モデルの AIC. ΔAIC は Null モデルとの AIC の差を示す.

モデル	AIC	ΔAIC
時期 + 区画 + 時期×区画	202.63	-30.75
区画	207.30	-26.09
時期 + 区画	210.63	-22.75
Null モデル	233.38	0.00
時期	238.77	5.38

表 3-3.投網でとれたアユの量を説明変数，その周囲のカワウの個体数を応答変数とした ZIP モデルのうち，カワウの個体数を応答変数としたサブモデルの結果．説明変数のアユの量のパラメーターの値についてサンプル平均と 95%信用区間をスケール毎に示した．

半径 ¹	サンプル平均	95% 信用区間
100 m	-2.50	-10.9 - 3.04
200 m	0.64	-1.45 - 2.4
300 m	0.02	-1.06 - 0.96
400 m	0.50	-0.37 - 1.3
500 m	-0.13	-0.84 - 0.53
600 m	0.18	-0.47 - 0.77
700 m	0.27	-0.38 - 0.86
800 m	0.52	-0.07 - 1.07
900 m	0.59	0.01 - 1.13
1 km	0.41	0.01 - 0.78
2 km	0.57	0.22 - 0.91

¹ 投網を行った地点を中心として，カワウの個体数を集計する範囲の円の半径

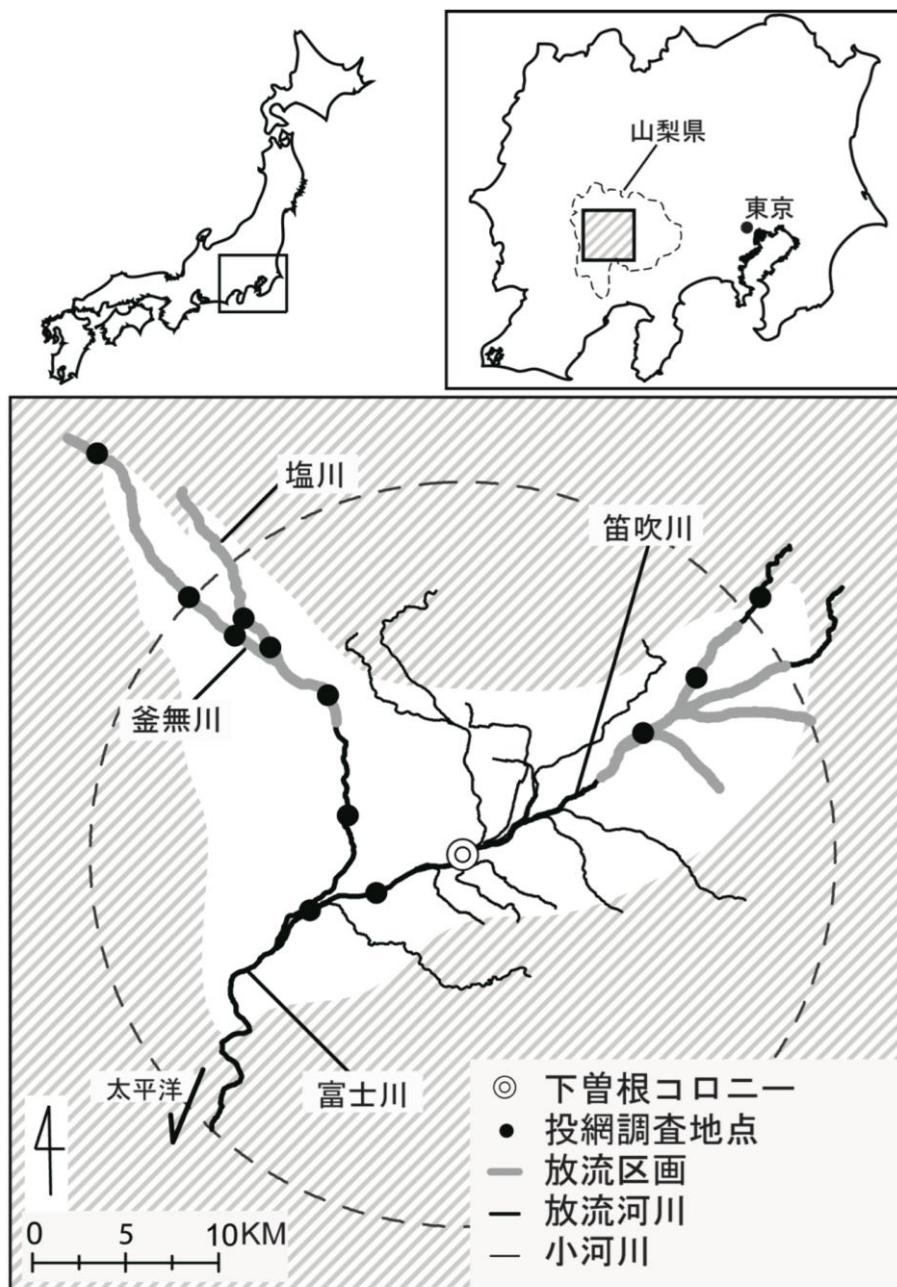


図 3-1. 調査地地図. 分布調査を行った河川を三つの河川区画に分けて示した. 斜線の部分は山地で, カワウがほとんど利用しない. 下曽根コロニーから 20km の円を点線で示した.

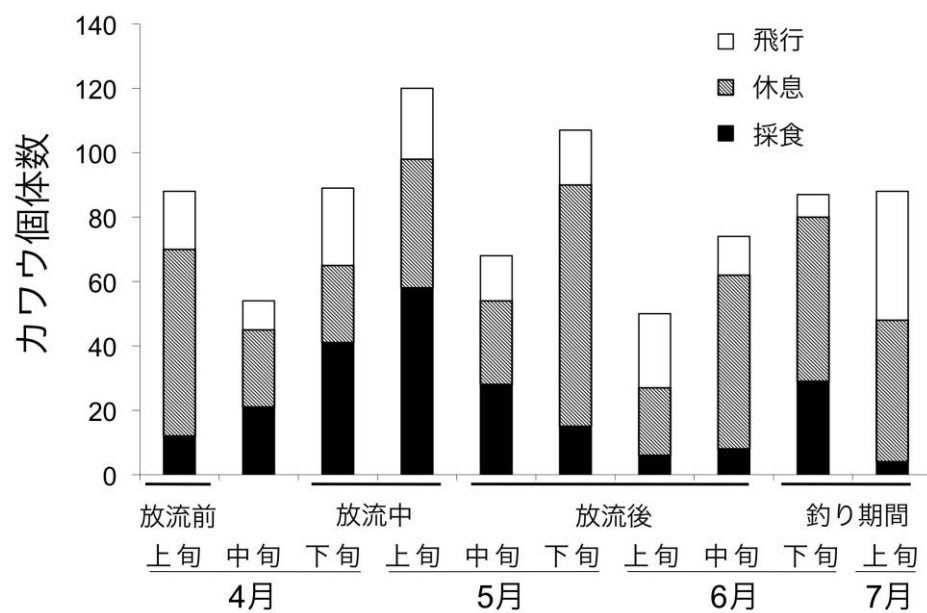


図 3-2. 調査河川で記録されたカワウの個体数と行動の季節変化.

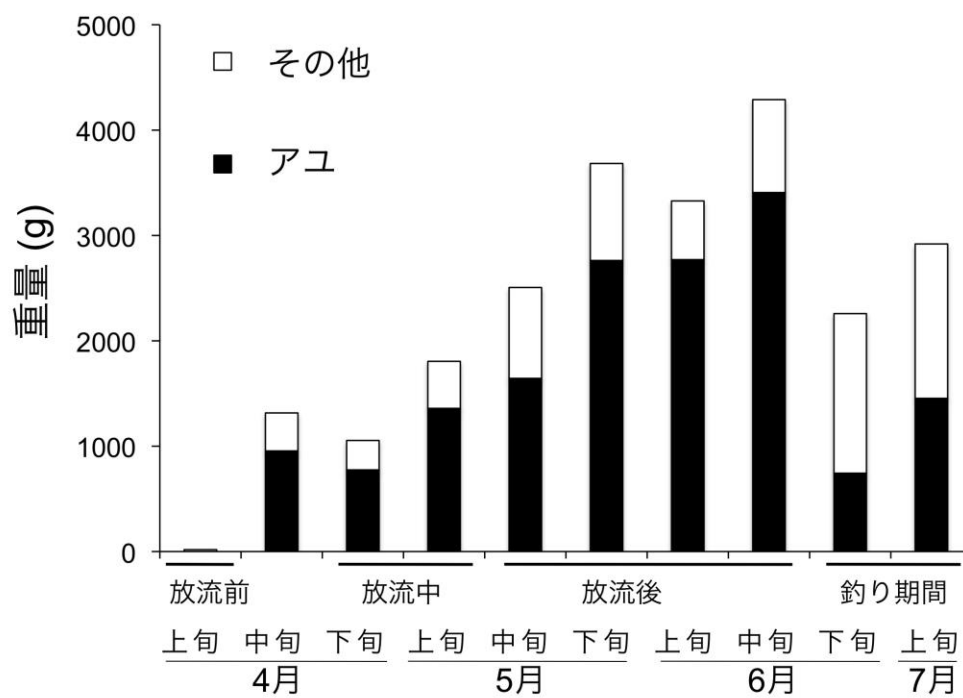


図 3-3. 投網で捕獲された魚の量の季節変化. アユとそれ以外の魚種すべてに分けて示した.

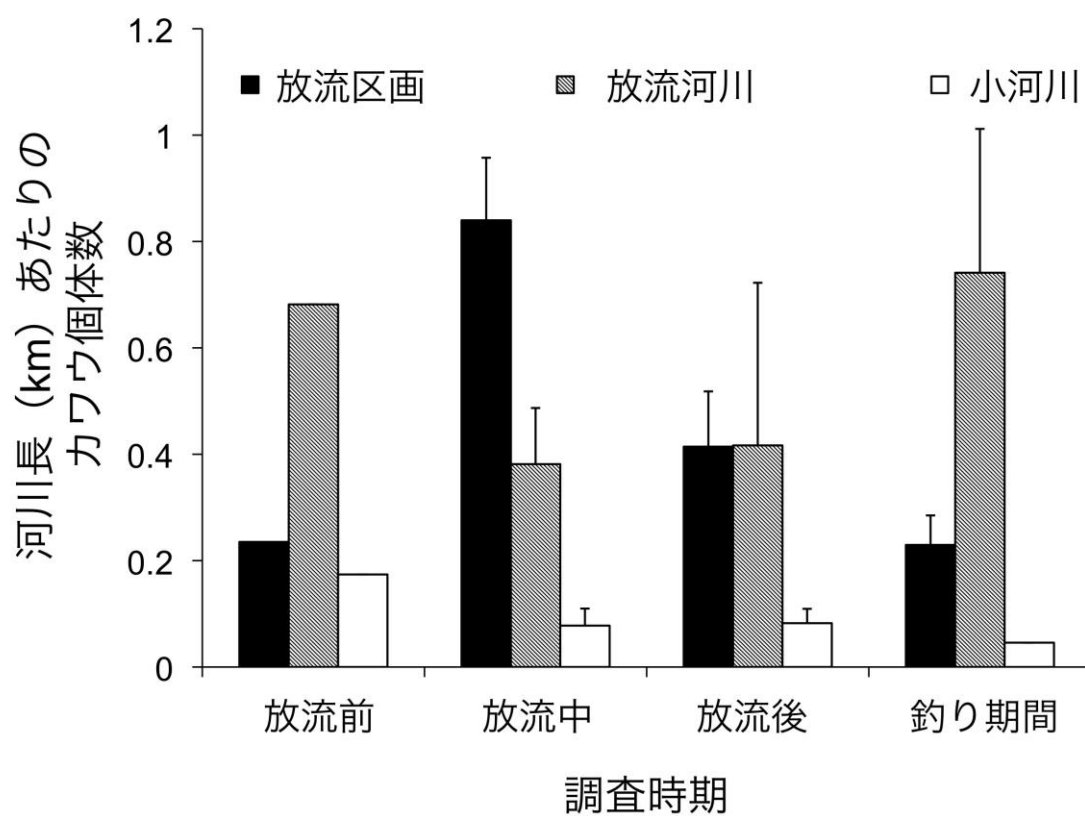


図 3-4. 河川区画，調査時期ごとに記録されたカワウの
個体数．時期ごとの平均を棒グラフで，標準偏差を線
で示した．

4 章 カワウが利用する食物内容の季節変動とそれに伴う採食行動の変化

[本章については投稿予定の学術雑誌が未発表原稿しか投稿を受け付けないため要約版では割愛した。]

5 章 空間分布によって示されるアユを利用するカワウ, サギ類, 釣り人の相互作用

[本章については投稿予定の学術雑誌が未発表原稿しか投稿を受け付けないため要約版では割愛した。]

6 章 総合考察

6-1 食物資源の変動が捕食者の分布や行動に与える影響

本研究によって、複数スケールでのカワウの分布が放流アユの変動に影響されていることを示した。2章では、放流期間中のねぐら・コロニーの個体数変動は、周囲のアユ放流量が多い場所ほど増加しやすい傾向を示した。3章では、複数スケールでカワウが採食場所選択を放流アユと一致させていたことを示した。ただし、空間的に狭いスケールではアユの量とカワウの分布に関して一致はみられなかった。さらに、アユの量だけでなく、それを含めた河川魚類の分布や種構成(4章)、共通の資源を利用するサギ類や釣り人の存在(5章)などの、食物資源の *availability* によってカワウの採食行動や分布が影響されていることを示した。

ねぐら・コロニーの分布という広域スケールから、採食場所における採食毎の場所選択という小スケールまで、複数のスケールにおいて1つの系で食物資源と捕食者の関係性について示すことができた。しかし、時空間的に小さいスケールについては、さらなる研究が望まれる。本研究では、採食場所における小スケールでの投網による放流アユの量と周囲のカワウの個体数の関係については一致がみられなかったが、投網調査とカワウの分布調査に時間的なずれがあったため、この不一致の要因が放流アユの逃避やカワウの認知能力などの生態的プロセスによって生じるものなのか、調査設計によるものなのかを分離することができなかった。これを明らかにすることができればこの系においてより理解が深まるだろう。

また、資源量の変動と採食行動の関係については、3季節の大まかな変動しか検討出来なかった。ペリットによる食性解析や、飛び立ち

調査については、本研究で行った調査よりも時間スケールを詳細にしてデータをとることが可能である。特にペリットについては、これまで行われてきた研究のほとんどがコロニー内の魚種組成（Casaux & Barreraoro 1993, Seefelt & Gillingham 2003, Lorentsen et al. 2004, Gagliardi et al. 2007, Casaux et al. 2009）やその季節変動（Dirksen et al. 1995, Keller 1995, Derby & Lovvorn 1997）、被害魚種の比率（Leopold et al. 1998, Dalton et al. 2009）を示した例であるが、ペリットの利点である非殺傷的に大量の食性データを得られる（Barrett et al. 2007）点と 1 個体の 1 日分という明確な単位毎の餌内容を扱える（Zijlstra & Vaneerden 1995）点を利用することで、より詳細に採食内容と行動について明らかにすることが可能かもしれない。カワウは機会的ジェネラリストであると言われているが、このようなジェネラリスト種が実際には食性内容に大きな変異をもった個体の集合であることは古くから知られている（綿貫 2004）。Pierotti & Annett（1991）は食性の個体変異があることが知られているセグロカモメ（Harris 1965, Watanuki 1992, Spear 1993）において、巣の周囲に落ちている吐き戻しの食性内容を解析した結果、コロニーの位置によって食性内容が違うことを明らかにした。ウ類においてもこのような個体間変異が存在するだろう。また、カワウは営巣中はもちろんねぐらにおいても決まった止まり木を利用する個体が多い（加藤・嶋 2009）ので、季節を変えて同じコロニー内で収集したペリットは同じ個体の集まりである可能性が高い。細かい時間スケールでペリットと飛び立ちデータの解析を行うことで、魚食性鳥類の採食行動について新たな知見を提供できるだろう。

また、近年では、動物に各種データ収集機器を直接取り付け、そこ

から大量の知見を得るバイオロギングの手法が発達しており（日本バイオロギング研究会 2009）、ウ類においても、GPS ロガーによる位置情報（Kotzerka et al. 2011, 日野・石田 2012）、加速度ロガーによる遊泳速度や体重変化の推定（Ropert-Coudert et al. 2006, Yoda et al. 2012）、ビデオロガーによる採食行動の直接観察（Cosolo et al. 2010）などの様々な試みが行われている。それによって、1 回の採食トリップあたりの採食時間や、採食量、採食場所の地形などの詳細な採食情報が明らかにされてきた。このような手法を用いることで、本研究で明らかにすることができなかった小スケールでの関係について調べることが可能となる。

6-2 アユ放流によって変動するカワウの分布や行動が生態系に及ぼす影響

カワウは 20 年間でその個体数を急速に回復した大型の魚食性鳥類である。個体数が急減する以前とは河川環境や、アユの放流状況なども大きく変わっており、そのような河川生態系において、大型の上位捕食者の個体数増加が与える影響は大きいと考えられる。これまで、森林被害や漁業被害との関連性に注目した研究以外では、カワウが生態系に及ぼす影響を調べた例には水域生態系から陸域生態系への栄養運搬者としての役割がある（石田 2002, Osono et al. 2002, Kameda et al. 2006, Kazama et al. 2013）。しかし、それ以外の影響についてはあまり調べられていない。本研究から明らかになったことから、カワウが河川生態系へと及ぼす影響について議論したい。

1 点目に、カワウを介した放流アユによる魚類群集への影響である。捕食者としての影響という面からは、放流アユへの被害に対する研究

が多く、他の魚類や、魚類群集全体へ及ぼす影響についてはあまり着目されていない。しかし、放流アユによってカワウの採食分布やねぐら・コロニー分布が変化するのであれば、それに伴って他の魚類への影響も変化するかもしれない。

3章において、河川の放流アユに対して、カワウが複数スケールで反応していたにも関わらず、胃内容（芦澤・坪井 2011）やペリット（4章）から検出されたアユの割合は、河川でのアユの比率よりも低く、アユの減少は顕著ではなかった（図 3-3）。この要因の1つとして、アユが他の魚類よりも遊泳速度が早く、カワウから食べられにくい（田中 2011）ためであることが示唆された。特に河川内に隠蔽物がない時にアユに比べてコイ科魚類がカワウから捕食されやすかった（田中 2011）。アユと雑食性魚類の間にはトロフィックカスケードによる一方的なアユへの正の関係がある（Katano et al. 2003, Katano et al. 2006）。主に珪藻類を利用するアユにとって、資源競争の相手である水生昆虫を捕食するウグイ、オイカワ、カマツカなどの雑食性魚類が存在することはアユの成長に正に働き（Katano et al. 2003, Katano et al. 2006）、逆にアユがいることで、水生昆虫が減少し、雑食性魚類の成長には負に働く（Katano & Aonuma 2001, Katano et al. 2003, Katano et al. 2006）。このような捕食者を介した間接効果は鳥類群集でも報告があり（Martin & Martin 2001, 江口・天野 2008）、特に江口・天野（2008）では、外来種であるソウシチョウの移入によって繁殖場所での捕食圧が高まることで、在来種のウグイスの繁殖成績が減少することを示している。アユとその他の雑食性魚類については、アユの放流による雑食性の魚類への負の効果から、放流に際して配慮が必要であることが指摘されているが（片野ら 2006）、アユ放流による河川へのカワウの

集合と、アユとコイ科魚類の捕食率の違いは、アユによるコイ科魚類への負の効果をカワウを介してより強める可能性を示唆している。

2点目に他の魚食性鳥類への影響である。サギ類の分布とカワウの分布には強い関係性がみられ、特にカワウが集団採食を行っている場合には、サギ類もその場所で多く採食していた(5章)。下曽根コロニーではアユの放流を含めた食物資源の変動によって、カワウが単独採食と集団採食を使い分けていた(4章)。このような集団採食の季節的変動や、カワウの採食分布の変化は、サギ類の分布にも大きく影響するだろう。鳥類の集団採食など、条件的に起こる種間の相互作用によって採食地での個体数増加や採食効率の増加がおこることはよく知られている(Gyimesi et al. 2012)が、どちらかの種の適応度や、個体群動態までに正の影響があるかどうかははっきりしていない(Dickman 1992)。しかし、増加しているカワウによる採食機会の創設効果によって、他の魚食性鳥類の個体群にも影響を及ぼす可能性はあるかもしれない。カワウと集団採食を行う鳥類には、サギ類の他にもコウノトリ *Ciconia boyciana* (絶滅危惧 I A 類, 環境省 2002) や、ヘラサギ類(クロツラヘラサギ *Platalea minor*: 絶滅危惧 I A 類; ヘラサギ *Platalea leucorodia major*: 情報不足, 環境省 2002) などの絶滅危惧種もいる(図 6-1)。これらの鳥類の個体群動態にカワウの分布や採食行動が影響する可能性もある。今後、カワウとの集団採食によって、どのような条件で採食効率が上昇するかや、適応度へ影響するかなどを検証していきたい。

6-3 カワウによる放流アユへの被害軽減に向けて

本研究を通じて、調査を行った下曽根コロニーにおけるアユ被害対

策の効果を間接的ではあるが示すことができた。2 章では、放流アユが多い地域では、3 月から 7 月の間にねぐら・コロニーの個体数増加がみられた。しかし、採食調査で対象としていた山梨県下曽根コロニーは、周辺でアユの放流があったコロニーであるにも関わらず、個体数の増加がみられなかったコロニーであった（図 6-2）。また、3 章で示した様に、カワウが放流アユに反応しているにも関わらず、アユの量が釣り解禁まで増加した要因の 1 つとしては、このような繁殖抑制などの対策の影響があったと考えられる。さらに、5 章で述べたように、追い払いや駆除が行われていないサギ類に比べて、カワウは釣り人との距離が伸びており、追い払いによるカワウの警戒心の向上によっても放流アユをカワウから守りやすくなっていたことを示した。下曽根コロニーは、カワウが初期から個体数増加した関東地域の中でも、漁業被害に対するカワウ対策が進んでいる場所である（坪井・桐生 2007, 坪井・芦澤 2012）。また、天然アユの遡上がほぼなく、カワウによる採食が放流アユへの被害につながりやすい地域でもある。被害を受けやすい地域であっても、繁殖抑制や追い払いといった現行の対策に一定の効果があることを魚の量、カワウの分布から示せた。

本研究によって、関東地域においては、被害を受けやすい地域でも適切な対策を行うことで対策が効果的であることが示せたことから、今後はより少ない労力で、被害を減少させるための情報が必要となるだろう。現在は、放流直後からアユ釣りの解禁までの期間中、放流場所全体で追い払いなどの対策を行うことが最も効果的であることが示されている（山本 2010）が、そのための人的、経済的コストは大きい。より短い期間、狭い場所での対策の強弱をつけることができれば省力化へとつながる。そのためには、6-4 節で述べたような 1 日単

位，数十メートルという小スケールでのアユ放流に対するカワウの採食分布の変化や，採食被害の多い時期の割り出しが重要になる．たとえば，ペリットの食性内容から，放流開始からの経過日数とアユの利用率の変動などが示せるかもしれない．

また，放流量が多いほど，放流時期にねぐら・コロニーのカワウの個体数が増加しやすかった（2章）．放流を行うことは漁業権を持つ内水面漁業共同組合の増殖義務をみたすために必要とされてきたが，近年では，天然アユの遡上が見込める河川において，アユを放流するのではなく河川の産卵場の整備等の河川環境整備によってこの義務を達成しようとする試みも増えている（高橋 2009，古川・高橋 2010）．このような試みによってアユの放流量を減らすことは，放流時期にその周囲を利用するカワウの個体数増加を抑制することにつながるかもしれない．また，河川環境整備などの取り組みを行った場合のカワウの反応の変化を調べるなど，今後は，放流アユとカワウだけの関係に着目するのではなく，河川内に占める放流アユの割合や，河川構造の違いがカワウの採食行動にどのような影響を与えるかといった関係を調べていく必要があるだろう．

6-4 図表



図 6-1. 上図：鹿児島県始良市で観察されたヘラサギ類，サギ類とカワウの集団採食
(<http://blog.goo.ne.jp/erinanadeshico/e/e528b3114eec94ed58b2f11ecba02088> から転載)

下図：山梨県南アルプス市で観察されたコウノトリ，サギ類とカワウの集団採食

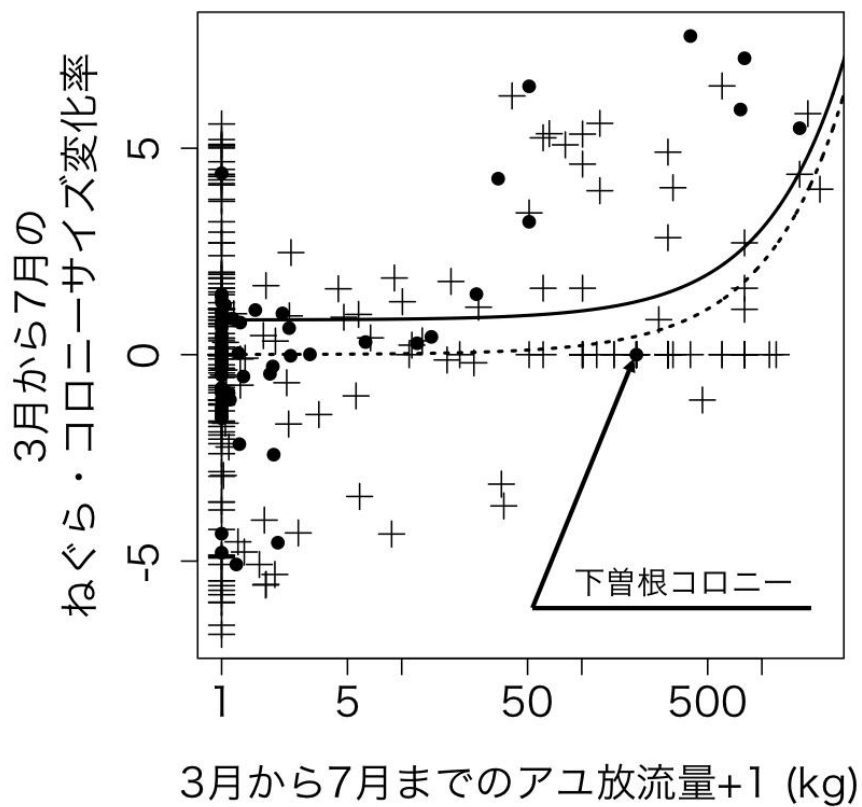


図 6-2. 2 章図 2-5 の，3 月から 7 月までのカワウ 1 羽あたりのアユ放流量と各ねぐら・コロニーの 3 月から 7 月のサイズ変化率の関係に下曽根コロニーの点の位置を示した。

摘要

ウ類は 1960 年代に世界的に個体数が急激に減少した後、1980 年以降個体数が回復した。それに伴い、人間社会との間に軋轢が生じている。特に放流魚の採食などの漁業被害が問題となっている。本研究では日本の内水面での重要な放流魚であるアユが魚食性鳥類のカワウの分布や行動にどのような影響を与えているかを明らかにすることを目的とした。

1 章では、カワウの生息数の変遷や人間社会との軋轢の内容や、軋轢を解消するためにこれまで行われてきた研究についてレビューした。さらに、今必要とされている情報とそれを提示するために本研究で行う内容について示した。

2 章では、関東地域という広い空間スケールでのカワウ個体数とアユ放流量の分布データを用いて、カワウの個体数やその変化率に放流アユが及ぼす影響を調べた。その結果、繁殖期前のカワウの空間分布にはその後に行われるアユ放流は影響していなかったが、繁殖期には周囲でアユが多く放流された地域ほど、カワウの個体数が増加した。これはアユ放流が繁殖成功率の向上や周囲からの移入をもたらすことを示唆している。

3 章では、一つの繁殖地に集合するカワウの採食場所選択に放流アユが及ぼす影響を検証した。河川をアユ放流の多寡にもとづいて 3 つの区画に分け、各区画で採食するカワウの個体数変化を調べたところ、カワウはアユが放流された区画に集まるが、約 2 か月後に釣りが解禁されるとアユ放流区画から減少した。また、投網によって河川でのアユの現存量を調べ、その周囲のカワウの個体数との関係を調べたところ、投網調査地点からの半径が 900m から 2km という比較的大きいス

ケールでのみアユ現存量とカワウ個体数の間に正の相関がみられた。これらのことから、カワウは大きめの空間スケールではアユ放流に反応して採食場所を選んでいることが明らかとなった。しかし、アユの現存量は釣りが解禁されるまで増加し続けたことから、カワウによる放流アユへのインパクトはあまり大きくないことが示唆された。

4章では、アユ放流を含めた食物資源の変動がカワウの群れサイズや食物メニューにどのような影響を及ぼすかを、集団繁殖地からの飛び立ちパターンとペリット（未消化物の吐き戻し）からの餌生物同定によって調べた。春には集団で飛び立つことは少なかったが、夏から秋にかけて集団での飛び立ちが増加した。春には大きな魚が少し含まれたペリットから小さな魚が大量に含まれるペリットまで様々で、ザリガニも出現したが、夏から秋にかけてはどのペリットに含まれる耳石の数やサイズも似通うようになり、ザリガニはほとんど含まれなくなった。種組成も、秋にはペリット間のばらつきが小さくなった。カワウは、魚類の現存量や分布の変動に合わせて、春には越冬した魚類やザリガニを単独で採食し、夏から秋には河川で成長した魚類稚魚を集団で採食していたと推察される。また、ペリットに含まれるアユの比率の季節変動は、河川でのアユ増減と同調していたことから、カワウによるアユ捕食量をペリットから推定できることを示した。

5章では、放流アユを利用するカワウ、サギ類、釣り人の分布の相関関係を5つの空間スケールで調べた。カワウとサギ類はどのスケールでも強い正の相関がみられ、共同採食や資源場所情報の共有によって、カワウとサギ類が相互に誘引しているものと考えられた。釣り人に対する反応は種によって異なり、カワウは小さいスケールでは少数でも釣り人がいる区間からはいなくなっており、大きいスケールでは

釣り人の人数が増加すると減少した。サギ類では、一番大きい 10km スケールを除いて、釣り人が多いとサギ類は減少したが、減少程度はカワウよりも緩やかだった。このことは、カワウとサギ類への追い払い活動の違いが、釣り人への警戒性の種間差を生んでいることを示唆している。

6 章では、2 章から 5 章の結果を踏まえて、アユ放流がカワウの採食行動や分布に及ぼす影響について総合的に考察した。本研究では、関東一円という広域スケールから河川内での採食地選択という小スケールまで解析するという独自のアプローチにより、アユ放流がカワウの採食行動や分布の一面に影響していることを証明できた。この知見は、今後、より有効な被害防止策の開発に利用できるものである。

謝辞

本研究を進めるに際し、研究指導教員である筑波大学生命環境系の藤岡正博准教授には、研究テーマから本論文の作成に至るまで懇切丁寧な御指導をいただきました。厚く御礼を申し上げます。筑波大学生命環境系の上條隆志教授、清野達之准教授、徳永幸彦准教授には検討委員になっていただき、有益なご助言を賜りました。退職された中村徹名誉教授をはじめ、育林自然保護学研究室の方々には、調査への協力、有益なご助言や暖かい励ましをいただきました。特に有馬智子氏には調査や研究生活で多大なる支援をいただきました。諸澤崇裕氏、富永光氏をはじめ動物ゼミメンバーや鈴木康平氏にはゼミの場で有益な助言をいただきました。諸澤崇裕氏、荒木智子氏には、研究のための魚サンプルを提供いただきました。山梨県水産技術センターの坪井潤一氏、芦澤晃彦氏には、本研究に欠かせない調査に御協力くださり、研究についても貴重な助言をいただきました。山梨県峡北漁業共同組合の中込一氏、佐藤美代子氏、峡東漁業共同組合の保坂一弥氏をはじめ、山梨県富士川水系の内水面漁業共同組合の方々には調査をお許しく下さり、便宜を図っていただきました。本山裕樹氏には、調査の協力や資料の入手でご支援をいただきました。関東地域の内水面漁業共同組合の方々や、関東カワウ広域協議会には、貴重な資料をご提供いただきました。NPO 法人バードリサーチの加藤ななえ氏、高木憲太郎氏には、資料の入手の際に便宜を図っていただき、研究に対して貴重な助言や励ましをいただきました。東京大学農学生命科学研究科の樋口広芳名誉教授、宮下直教授、藤田剛助教、山口典之元特任助教（現長崎大学准教授）をはじめ、生物多様性科学研究室の皆様には本論文の基礎となる修士課程での指導やその後の貴重な助言をいただ

きました。松田亜希子氏，片山直樹氏，高木俊氏，柿沼薫氏には，研究への助言やはげまし，調査協力など多大なる支援をいただきました。高橋夢子氏には調査にご協力いただきました。森さやか氏には研究生活において支援をいただきました。福田道雄氏や，加藤栄里奈氏をはじめとした東京農工大学野生動物研究会のメンバーの方々にはカワウの研究を始めるきっかけをいただき，その後も多くの助言やはげましをいただきました。皆様の支援，助力に感謝を申し上げます。最後に学生生活を支えてくれた家族，友人に謝意を表します。

引用文献

- Aebischer NJ, Coulson JC & Colebrookl JM (1990) Parallel long-term trends across four marine trophic levels and weather. *Nature* 347: 753-755.
- Agoramoorthy G (1997) Apparent feeding associations between *Alouatta seniculus* and *Odocoileus virginianus* in Venezuela. *Mammalia* 61: 271-273.
- Amano T & Katayama N (2009) Hierarchical movement decisions in predators: effects of foraging experience at more than one spatial and temporal scale. *Ecology* 90: 3536-3545.
- Arcos JM & Oro D (1996) Changes in foraging range of Audouin's Gulls *Larus audouinii* in relation to a trawler moratorium in the western Mediterranean. *Colonial Waterbirds* 19: 128-131.
- 芦澤晃彦・坪井潤一 (2011) 魚類食害軽減のための繁殖抑制によるカワウ個体群管理. 山梨県水産技術センター事業報告書 38: 38-43.
- Barnard CJ & Sibly RM (1981) Producers and scroungers: a general model and its application to captive flocks of House Sparrows. *Animal Behaviour* 29:543-550.
- Barrett RT, Camphuysen K, Anker-Nilssen T, Chardine JW, Furness RW, Garthe S, Hüppop O, Leopold MF, Montevecchi WA & Veit RR (2007) Diet studies of seabirds: a review and recommendations. *ICES Journal of Marine Science* 64: 1675-1691.
- Bearhop S, Thompson DR, Waldron S, Russell IC, Alexander G & Furness RW (1999) Stable isotopes indicate the extent of freshwater

- feeding by Cormorants *Phalacrocorax carbo* shot at inland fisheries in England. *Journal of Applied Ecology* 36:75-84.
- Beauchamp G (1998) The effect of group size on mean food intake rate in birds. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 73: 449-472.
- Bélisle M (1998) Foraging group size: models and a test with Jaegers kleptoparasitizing Terns. *Ecology* 79: 1922-1938.
- Benoit-Bird KJ & Au WWL (2003) Prey dynamics affect foraging by a pelagic predator (*Stenella longirostris*) over a range of spatial and temporal scales. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 53: 364-373.
- バードリサーチ (2009a) 関東カワウモニタリング調査 (2009 年報告) (オンライン)
http://bird-research.jp/1_katsudo/kawau/kanto2009.html.
- バードリサーチ (2009b) 平成 20 年度魚食性鳥類であるカワウの移動実態の解明に関する研究委託業務報告書. 環境省, 東京.
- バードリサーチ (2011) カワウ生息状況調査マニュアル-ねぐら・コロニー編-. (オンライン)
http://www.bird-research.jp/1_katsudo/kawau/countmanuala.html.
- Boström MK, Lunneryd SG, Karlsson L & Ragnarsson B (2009) Cormorant impact on Trout (*Salmo trutta*) and Salmon (*Salmo salar*) migrating from the river Dalälven emerging in the Baltic Sea. *Fisheries Research* 98:16-21.
- Brager S (1998) Feeding associations between White-fronted Terns and Hector's Dolphins in New Zealand. *Condor* 100: 560-562.

- Buchanan M (2008) Ecological modelling: The mathematical mirror to animal nature. *Nature* 453: 714-716.
- Burnham KP & Anderson DR (2002) Model selection and multi-model inference: a practical information-theoretic approach. 2nd edn, Springer, New York, USA.
- Butler RW (1994) Population regulation of wading Ciconiiform birds. *Colonial Waterbirds* 17: 189-199.
- Cairns DK (1989) The regulation of seabird colony size: a hinterland model. *American Naturalist* 134: 141-146.
- Caraco T & Giraldeau LA (1991) Social foraging: producing and scrounging in a stochastic environment. *Journal of Theoretical Biology* 153: 559-583.
- Casaux RJ & Barrerao ER (1993) The diet of the Blue-eyed Shag, *Phalacrocorax atriceps bransfieldensis* feeding in the Bransfield Strait. *Antarctic Science* 5: 335-338.
- Casaux RJ, Di Prinzio CY, Bertolin ML & Tartara MA (2009) Diet of the Neotropic Cormorant *Phalacrocorax olivaceus* at West Chubut, Patagonia, Argentina. *Waterbirds* 32: 444-449.
- Čech M & Vejřík L (2011) Winter diet of Great Cormorant (*Phalacrocorax carbo*) on the River Vltava: estimate of size and species composition and potential for fish stock losses. *Folia Zoologica* 60:129-142.
- Collis K, Roby DD, Craig DP, Adamany S, Adkins JY & Lyons DE (2002) Colony size and diet composition of piscivorous waterbirds on the lower Columbia River: Implications for losses of juvenile

- salmonids to avian predation. Transactions of the American Fisheries Society 131: 537-550.
- Conner RN (1981) Seasonal-changes in woodpecker foraging patterns. Auk 98: 562-570.
- Cooper WE & Frederick WG (2007) Optimal flight initiation distance. Journal of Theoretical Biology 244: 59-67.
- Cosolo M, Ferrero Ea & Sponza S (2010) Prey ecology and behaviour affect foraging strategies in the Great Cormorant. Marine Biology 157: 2533-2544.
- Cramps S & Simmons KEL (1977) Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. Vol. 1. Ostrich to Ducks. Oxford Univ. Press, Oxford, UK.
- Dall SRX, Giraldeau L-A, Olsson O, McNamara JM & Stephens DW (2005) Information and its use by animals in evolutionary ecology. Trends in Ecology & Evolution 20: 187-193.
- Dalton CM, Ellis D & Post DM (2009) The impact of Double-crested Cormorant (*Phalacrocorax auritus*) predation on anadromous Alewife (*Alosa pseudoharengus*) in south-central Connecticut, USA. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 66: 177-186.
- Danchin E, Giraldeau L-A, Valone TJ & Wagner RH (2004) Public information: from nosy neighbors to cultural evolution. Science 305: 487-491.
- De Nie H (1995) Changes in the inland fish populations in Europe in relation to the increase of the Cormorant *Pharacrocorax carbo*

- sinensis*. Ardea 83: 115-122.
- Derby CE & Lovvorn JR (1997) Comparison of pellets versus collected birds for sampling diets of Double-crested Cormorants. Condor 99: 549-553.
- Dickman CR (1992) Commensal and mutualistic interactions among terrestrial vertebrates. Trends in Ecology & Evolution 7: 194-197.
- Dirksen S, Boudewijn TJ, Noordhuis R & Marteijn ECL (1995) Cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* in shallow eutrophic fresh-water lakes: prey choice and fish consumption in the non-breeding period and effects of large scale fish removal. Ardea 83: 167-184.
- Doligez B, Cadet C, Danchin E & Boulinier T (2003) When to use public information for breeding habitat selection? The role of environmental predictability and density dependence. Animal Behaviour 66: 973-988.
- Dorn NJ, Cook MI, Herring G, Boyle RA, Nelson J & Gawlik DE (2011) Aquatic prey switching and urban foraging by the White Ibis *Eudocimus albus* are determined by wetland hydrological conditions. Ibis 153: 323-335.
- Durant JM, Anker-Nilssen T & Stenseth NC (2003) Trophic interactions under climate fluctuations: the Atlantic Puffin as an example. Proceedings of the Royal Society B 270: 1461-1466.
- 江口和洋・天野一葉 (2008) ソウシチョウの間接効果によるウグイスの繁殖成功の低下. 日本鳥学会誌 57: 3-10.

- Ekman J & Rosander B (1987) Starvation risk and flock size of the social forager: When there is a flocking cost. *Theoretical Population Biology* 31: 167-177.
- Fauchald P (1999) Foraging in a hierarchical patch system. *American Naturalist* 153: 603-613.
- Fauchald P, Erikstad KE & Skarsfjord H (2000) Scale-dependent predator-prey interactions: the hierarchical spatial distribution of seabirds and prey. *Ecology* 81:773-783.
- Forsman JT, Hjernquist MB, Taipale J & Gustafsson L (2008) Competitor density cues for habitat quality facilitating habitat selection and investment decisions. *Behavioral Ecology* 19: 539-545.
- Forsman JT, Seppanen JT & Monkkonen M (2002) Positive fitness consequences of interspecific interaction with a potential competitor. *Proceedings of the Royal Society B* 269: 1619-1623.
- 藤岡正博・松家大樹 (2006) 栃木県内のアユ遊漁区域と非遊漁区域における夏期のカワウとサギ類の採食分布. *日本鳥学会誌* 55: 78-82.
- 福田道雄 (2002) 日本におけるカワウの繁殖生態. *日本鳥学会誌* 51: 116-121.
- 福田道雄・成末雅恵・加藤七枝 (2002) 日本におけるカワウの生息状況の変遷. *日本鳥学会誌* 51: 4-11.
- Furness RW & Birkhead TR (1984) Seabird colony distributions suggest competition for food supplies during the breeding season. *Nature* 311: 655-656.

- 古川 彰・高橋勇夫編 (2010) アユを育てる川仕事. 築地書館, 東京.
- Gagliardi A, Martinoli A, Preatoni D, Wauters LA & Tosi G (2007) From mass of body elements to fish biomass: a direct method to quantify food intake of fish eating birds. *Hydrobiologia* 583: 213-222.
- Garcia D & Ortiz-Pulido R (2004) Patterns of resource tracking by avian frugivores at multiple spatial scales: two case studies on discordance among scales. *Ecography* 27: 187-196.
- Gelman A, Carlin JB, Stern HS & Rubin DB (2003) Bayesian data analysis, second edn. Chapman and Hall/CRC, Boca Raton.
- Giraldeau LA & Caraco T (2000) Social foraging theory. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Glahn JF, Dixon PJ, Littauer GA & McCoy RB (1995) Food habits of Double-crested Cormorants wintering in the Delta region of Mississippi. *Colonial Waterbirds* 18 (Sp Publ 1): 158-167.
- Glahn JF & Stickley AR (1995) Wintering Double-crested Cormorants in the Delta region of Mississippi: Population levels and their impact on the catfish industry. *Colonial Waterbirds* 18 (Sp Publ 1): 137-142.
- Gochfeld M & Burger J (1982) Feeding enhancement by social attraction in the Sandwich Tern. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 10: 15-17.
- Götmark F, Winkler DW & Andersson M (1986) Flock-feeding on schools increases individual success in gulls. *Nature* 319: 589-591.
- Granadeiro JP, Monteiro LR, Silva MC & Furness RW (2002) Diet of

- Common Terns in the Azores, northeast Atlantic. *Waterbirds* 25: 149-155.
- Greig SA, Coulson JC & Monaghan P (1983) Age-related differences in foraging success in the Herring Gull (*Larus argentatus*). *Animal Behaviour* 31: 1237-1243.
- Grémillet D, Kuntz G, Delbart F, Mellet M, Kato A, Robin J-P, Chaillon P-E, Gendner J-P, Lorentsen S-H & Le Maho Y (2004) Linking the foraging performance of a marine predator to local prey abundance. *Functional Ecology* 18:793-801.
- Grémillet D, Schmid D & Culik B (1995) Energy requirements of breeding Great Cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis*. *Marine Ecology Progress Series* 121: 1-9.
- Grover JJ & Olla BL (1983) The role of the Rhinoceros Auklet (*Cerorhinca monocerata*) in mixed-species feeding assemblages of seabirds in the strait of Juan-de-fuca, Wasington. *Auk* 100: 979-982.
- Gustafsson L (1987) Interspecific competition lowers fitness in Collared Flycatchers *Ficedula Albicollis*: an experimental demonstration. *Ecology* 68: 291-296.
- Gyimesi A, van Lith B & Nolet BA (2012) Commensal foraging with Bewick's Swans *Cygnus bewickii* doubles instantaneous intake rate of Common Pochards *Aythya ferina*. *Ardea* 100: 55-62.
- Härkönen T (1986) Guide to the otoliths of the bony fishes of the northeast Atlantic. Danbiu Aps, Hellerup, Denmark.
- Harris MP (1965) The food of some *Larus* gulls. *Ibis* 107: 43-53.

Hatch JJ (1995) Changing populations of Double-crested Cormorants.
Colonial Waterbirds 18 (Sp Publ 1): 8-24.

日野輝明・石田 朗 (2012) GPS アルゴス追跡による東海地方のカワ
ウの行動圏と季節移動. 日本鳥学会誌 61: 17-28.

Hoffman W, Heinemann D & Wiens JA (1981) The ecology of seabird
feeding flocks in Alaska. Auk 98: 437-456.

Hutto RL (1981) Seasonal-variation in foraging behavior of some
migratory western Wood Warblers. Auk 98: 765-777.

井口恵一郎・武島弘彦 (2006) アユ個体群の構造解析における進展と
その今日的意義. 水産総合研究センター研究報告 別冊 5:
187-195.

井口恵一郎・坪井潤一・鶴田哲也・桐生 透 (2008) 放流アユ種苗を食
害するカワウの摂餌特性. 水産増殖 56: 415-422.

飯塚景記・片山知史 (2008) 日本産硬骨魚類の耳石の外部形態に関す
る研究. 水産総合研究センター研究報告 25: 1-222.

石田 朗 (2002) カワウのコロニーや集団ねぐらによる森林生態系へ
の影響. 日本鳥学会誌 51: 29-36.

Jaquet N (1996) How spatial and temporal scales influence understanding
of Sperm Whale distribution: a review. Mammal Review 26:
51-65.

Kameda K, Koba K, Hobara S, Osono T & Terao M (2006) Pattern of
natural N-15 abundance in lakeside forest ecosystem affected
by Cormorant-derived nitrogen. Hydrobiologia 567: 69-86.

亀田佳代子・牧野厚史・卯田宗平・瀬川也寸子 (2011) こまった！カ
ワウ-生きものとのつきあい方- 滋賀県立琵琶湖博物館 滋

賀.

亀田佳代子・松原健司・水谷 広・山田佳裕 (2002) 日本におけるカワウの食性と採食場所選択. 日本鳥学会誌 51:12-28.

環境省 (2004) 特定鳥獣保護管理技術マニュアル(カワウ編). 環境省, 東京.

環境省 (2002) 第四次レッドリスト (オンライン)

http://www.biodic.go.jp/rdb/rdb_f.html

片野 修・阿部信一郎・中村智幸 (2006) アユと河川生態系における他生物との関係. 水産総合研究センター研究報告 別冊 5: 203-208.

Katano O & Aonuma Y (2001) Negative effect of Ayu on the growth of omnivorous Pale Chub in experimental pools. Journal of Fish Biology 58: 1371-1382.

Katano O, Aonuma Y, Nakamura T & Yamamoto S (2003) Indirect contramensalism through trophic cascades between two omnivorous fishes. Ecology 84: 1311-1323.

Katano O, Nakamura T & Yamamoto S (2006) Intraguild indirect effects through trophic cascades between stream-dwelling fishes. Journal of Animal Ecology 75: 167-175.

Kazama K, Murano H, Tsuzuki K, Fujii H, Niizuma Y & Mizota C (2013) Input of seabird-derived nitrogen into rice-paddy fields near a breeding/roosting colony of the Great Cormorant *Phalacrocorax carbo*, and its effects on wild grass. Applied Geochemistry 28: 128-134.

加藤ななえ・嶋徹 (2009) カワウは自分のとまり場を占有しているか.

日本鳥学会講演要旨集, P23, 函館, 北海道.

- Kennedy GJA & Greek JE (1988) Predation by Cormorants, *Phalacrocorax carbo* (L.), on the salmonid populations of an Irish river. *Aquaculture Research* 19:159-170.
- Keller T (1995) Food of Cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* wintering in Bavaria, southern Germany. *Ardea* 83: 185-192.
- Kloskowski J (2010) Human-wildlife conflicts at pond fisheries in eastern Poland: perceptions and management of wildlife damage. *European Journal of Wildlife Research* 57: 295-304.
- Kohno H & Yoda K (2011) The development of activity ranges in juvenile Brown Boobies *Sula leucogaster*. *Ibis* 153: 611-615.
- Kotzerka J, Hatch SA & Garthe S (2011) Evidence for foraging-site fidelity and individual foraging behavior of Pelagic Cormorants rearing chicks in the Gulf of Alaska. *Condor* 113: 80-88.
- Kubetzki U & Garthe S (2003) Distribution, diet and habitat selection by four sympatrically breeding gull species in the south-eastern North Sea. *Marine Biology* 143: 199-207.
- Kumada N, Arima T, Tsuboi J, Ashizawa A & Fujioka M (2013) The multi-scale aggregative response of Cormorants to the mass stocking of fish in rivers. *Fisheries Research* 137: 81-87.
- Kushlan JA (1977) The significance of plumage colour in the formation of feeding aggregations of Ciconiforms. *Ibis* 119: 361-364.
- Lagler RF (1947) Lepidological studies 1. Scale characteristics of the families of Great Lakes fish. *Transactions of the American Microscopical Society* 66: 149-171.

- Laguë M, Tania N, Heath J & Edelstein-Keshet L (2012) The effects of facilitation and competition on group foraging in patches. *Journal of Theoretical Biology* 310: 88-96.
- Leitão RP, Caramaschi EP & Zuanon J (2007) Following food clouds: feeding association between a minute loricariid and a characidiin species in an Atlantic Forest stream, Southeastern Brazil. *Neotropical Ichthyology* 5: 307-310.
- Leopold MF, van Damme CJG & van der Veer HW (1998) Diet of Cormorants and the impact of Cormorant predation on juvenile flatfish in the Dutch Wadden Sea. *Journal of Sea Research* 40: 93-107.
- Lindell L, Mellin M, Musil P, Przybysz J & Zimmerman H (1995) Status and population development of breeding Cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* of the central European flyway. *Ardea* 83: 81-92.
- Logerwell EA, Hewitt RP & Demer DA (1998) Scale-dependent spatial variance patterns and correlations of seabirds and prey in the southeastern Bering Sea as revealed by spectral analysis. *Ecography* 21: 212-223.
- Lorentsen SH, Grémillet D & Nymoen GH (2004) Annual variation in diet of breeding Great Cormorants: does it reflect varying recruitment of gadoids? *Waterbirds* 27:161-169.
- Major PF (1978) Predator-prey interactions in two schooling fishes, *Caranx ignobilis* and *Stolephorus purpureus*. *Animal Behaviour* 26: 760-777.

- Maniscalco JM, Ostrand WD, Suryan RM & Irons DB (2001) Passive interference competition by Glaucous-winged Gulls on Black-legged Kittiwakes: a cost of feeding in flocks. *Condor* 103: 616-619.
- Martin PR & Martin TE (2001) Ecological and fitness consequences of species coexistence: a removal experiment with Wood Warblers. *Ecology* 82: 189-206.
- Martin TG, Wintle BA, Rhodes JR, Kuhnert PM, Field SA, Low-Choy SJ, Tyre AJ & Possingham HP (2005) Zero tolerance ecology: improving ecological inference by modelling the source of zero observations. *Ecology Letters* 8:1235-1246.
- 松家大樹・藤岡正博 (2006) 利根川水系鬼怒川中流域におけるアユの放流がカワウの採食分布に与える影響. *日本鳥学会誌* 55: 67-77.
- McCarthy MA (2007) *Bayesian methods for ecology*. Cambridge University Press, New York.
- Mehlum F, Mehlum LH, Klusek Z & Decker MB (1999) Scale-dependent correlations between the abundance of Brunnich's Guillemots and their prey. *Journal of Animal Ecology* 68:60-72.
- Minta SC, Minta KA & Lott DF (1992) Hunting associations between Badgers (*Taxidea taxus*) and Coyotes (*Canis latrans*). *Journal of Mammalogy* 73: 814-820.
- 成末雅恵・福田道雄・福井和二・金井 裕 (1997) 関東地方におけるカワウの集団繁殖地の変遷. *Strix* 15: 95-108.
- 成末雅恵・松沢友紀・加藤七枝・福井和二 (1999) 内水面漁業におけ

- るカワウの食害アンケート調査. *Strix* 17: 133-145.
- Newton P (1985) A feeding association between a heteropteran bug and langurs. *Journal of Bombay Natural History Society* 81: 180-181.
- 日本バイオロギング研究会編 (2009) 動物たちの不思議に迫るバイオロギング. 京都通信社, 京都.
- Ohtsuka Y & Toquenaga Y (2009) The patch distributed producer-scrounger game. *Journal of Theoretical Biology* 260: 261-266.
- Oro D, Cam E, Pradel R & Martínez-Abraín A (2004) Influence of food availability on demography and local population dynamics in a long-lived seabird. *Proceedings of the Royal Society B* 271: 387-396.
- Osono T, Hobara S, Fujiwara S, Koba K & Kameda K (2002) Abundance, diversity, and species composition of fungal communities in a temperate forest affected by excreta of the Great Cormorant *Phalacrocorax carbo*. *Soil Biology & Biochemistry* 34: 1537-1547.
- Packer C & Ruttan L (1988) The evolution of cooperative hunting. *American Naturalist* 132: 159-198.
- Paillisson J-M, Carpentier A, Le Gentil J & Marion L (2004) Space utilization by a Cormorant (*Phalacrocorax carbo* L.) colony in a multi-wetland complex in relation to feeding strategies. *Comptes Rendus Biologies* 327: 493-500.
- Pierotti R & Annett CA (1991) Diet choice in the Herring Gull: constraints

- imposed by reproductive and ecological factors. *Ecology* 72: 319-328.
- Platteeuw M & Van Eerden MR (1995) Time and energy constraints of fishing behaviour in breeding Cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* at Lake IJsselmeer, the Netherlands. *Ardea* 83: 223-234.
- R Development Core Team (2009) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- R Core Team (2012). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Raman TRS (1997) Factors influencing seasonal and monthly changes in the group size of Chital or Axis Deer in southern India. *Journal of Biosciences* 22: 203-218.
- Reiczigel J & Rozsa L (2006) Flocker 1.0. [http://www. behav.org/flocker/](http://www.behav.org/flocker/).
- Reiczigel J, Lang Z, Rózsa L & Tóthmérész B (2008) Measures of sociality: two different views of group size. *Animal Behaviour* 75: 715-721.
- Richner H & Heeb P (1995) Is the information-center hypothesis a flop? *Advanced in the study of behaviour* 24: 1-45.
- Richner H & Heeb P (1996) Communal life: honest signaling and the recruitment center hypothesis. *Behavioral Ecology* 7: 115-118.
- Robert-Coudert Y, Grémillet D & Kato A (2006) Swim speeds of free-ranging Great Cormorants. *Marine Biology* 149: 415-422.

- Ross RM, Johnson JH & Adams CM (2005) Use of fish-otolith-length regressions to infer size of Double-crested Cormorant prey fish from recovered otoliths in Lake Ontario. *Northeastern Naturalist* 12: 133-140.
- Ruggiero RG & Eves HE (1998) Bird-mammal associations in forest openings of northern Congo (Brazzaville). *African Journal of Ecology* 36: 183-193.
- 佐藤 孝・皇甫 宗・奥村 純 (1988) カワウの採食量と基礎代謝率. *応用鳥学集報* 8: 58-62.
- Scott WB & Crossman EJ (1973) *Freshwater Fishes of Canada*. Bulletin 184, Fisheries Research Board of Canada, Ottawa.
- Seavy NE, Apodaca CK & Balcomb SR (2001) Associations of Crested Guinea fowl *Guttera pucherani* and monkeys in Kibale National Park, Uganda. *Ibis* 143: 310-312.
- Seefelt NE & Gillingham JC (2003) A comparison of three methods to investigate the diet of breeding Double-crested Cormorants (*Phalacrocorax auritus*) in the Beaver Archipelago, northern Lake Michigan. 4th Conference on Limnology and Water Birds, pp. 57-67. Springer, Sackville, Canada.
- Seefelt NE & Gillingham JC (2006) Foraging locations of Double-crested Cormorants in the Beaver Archipelago of northern Lake Michigan: Potential for impacts on Smallmouth Bass. *Waterbirds* 29: 473-480.
- Silverman ED, Veit RR & Nevitt GA (2004) Nearest neighbors as foraging cues: information transfer in a patchy environment. *Marine*

Ecology Progress Series 277: 25-35.

Spear LB (1993) Dynamics and effect of Western Gulls feeding in a colony of guillemots and Brandt's Cormorants. *Journal of Animal Ecology* 62: 399-414.

Spiegelhalter DJ, Thomas A, Best NG & Lunn D (2003) WinBUGS Version 1.4., Imperial College and MRC Biostatistics Unit, London.

水産総合研究センター (2010) カワウによる漁業被害防除技術の開発研究総括報告書. 水産総合研究センター, 上田.

Suter W (1995) The effect of predation by wintering Comrants *Phalacrocorax carbo* on Grayling *Thymallus thymallus* and Trout (Salmonidae) poulations – two case studies from Swiss rivers. *Journal of Applied Ecology* 32: 29-46.

Sutherland WJ (1996) From individual behaviour to population ecology. Oxford Univesity Press, New York.

高橋勇夫 (2006) ここまでわかったアユの本. 築地書館, 東京.

高橋勇夫 (2009) 天然アユが育つ川. 築地書館, 東京.

Takahashi T, Kameda K, Kawamura M & Nakajima T (2006) Food habits of Great Cormorant *Phalacrocorax carbo hanedae* at Lake Biwa, Japan, with special reference to Ayu *Plecoglossus altivelis altivelis*. *Fisheries Science* 72: 477-484.

田中 英樹 (2011) カワウの餌魚種選好性と採食場所特性の解明. ぐんまの農業研究と普及活動 13 (オンライン)
http://www.pref.gunma.jp/cate_list/ct00004760.html.

Tellería JL & Pérez-Tris J (2003) Seasonal distribution of a migratory bird: effects of local and regional resource tracking. *Journal of*

Biogeography 30:1583-1591.

手塚 清 (2008) カワウ対策事業：カワウ食性調査のとりまとめ．栃
木県水産試験場研究報告第 53 (オンライン)
http://www.pref.tochigi.lg.jp/g65/documents/h20_13.pdf.

戸井田伸一 (2002) 相模川水系におけるカワウ *Phalacrocorax carbo*
hanedae の食性．神奈川県水産総合研究所研究報告
7:117-122.

鳥居春己・高野彩子 (2005) 三重県で有害捕獲されたカワウ
Phalacrocorax carbo の胃内容物．奈良教育大学紀要 54:
57-60.

Tourenq C, Benhamou S, Sadoul N, Sandoz A, Mesléard F, Martin J-L &
Hafner H (2004) Spatial relationships between tree-nesting
heron colonies and rice fields in the Camargue, France. Auk
121: 192-202.

坪井潤一・桐生 透 (2007) 卵の置き換えがカワウの繁殖成功および
個体数に与える影響．日本鳥学会誌 56: 33-39.

坪井潤一・福田道雄・加藤七枝・斉藤成人・石田 朗・須藤明子 (2009)
標識されたカワウの本州内陸部への移入．日本鳥学会誌
58: 171-178.

坪井潤一 (2010) できることから始めよう! Let's カワウ対策．全国内
水面漁業共同組合連合会，東京．

Tsuboi J & Ashizawa A (2011) Seasonal decline of investment in egg
production with increasing food abundance on the Great
Cormorant in a riverfront colony. Ornithological Science
10:113-118.

- 坪井潤一・芦澤晃彦 (2012) 山梨県におけるカワウ繁殖コロニー管理.
日本鳥学会誌 61: 38-45.
- 土屋健児・風間健太郎・井上裕紀子・藤井英紀・新妻靖章 (2013) 中部地域におけるカワウの育雛期の食性の繁殖地および年による違い. 日本鳥学会誌 62: 57-63.
- 内田 和 (2006) アユの種苗放流が生物の多様性に与える影響. 水産総合研究センター研究報告 別冊 5: 175-177.
- Vickery WL, Giraldeau L-A, Templeton JJ, Kramer DL & Chapman CA (1991) Producers, scroungers, and group foraging. *American Naturalist* 137:847-863.
- Ward P & Zahavi A (1973) The importance of certain assemblages of birds as "Information-centres" for food-finding. *Ibis* 115: 517-534.
- Watanuki Y (1992) Individual diet difference, parental care and reproductive success in Slaty-backed Gulls. *Condor* 94: 159-171.
- 綿貫 豊 (2004) 特集:魚食性鳥類における採食生態の個体変異. 日本鳥学会誌 53:1-35.
- 綿貫 豊 (2010) 海鳥の行動と生態-その海洋生活への適応. 生物研究社, 東京.
- Weseloh DV, Ewins PJ, Struger J, Mineau P, Bishop CA, Postupalsky S & Ludwig JP (1995) Double-crested Cormorants of the Great Lakes: Changes in population size, breeding distribution and reproductive output between 1913 and 1991. *Colonial Waterbirds* 18 (Sp Publ 1): 48-59.
- Wrangham RW, Gittleman JL & Chapman CA (1993) Constraints on group

size in primates and carnivores: population density and day-range as assays of exploitation competition. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 32: 199-209.

山本麻希 (2009) カワウに立ち向かう～基礎から実践へ～. 全国内水面漁業共同組合連合会, 東京.

山本麻希 (2010) カワウに立ち向かう 2 ～基礎から実践へ～. 全国内水面漁業共同組合連合会, 東京.

Ydenberg RC & Dill LM (1986) The economics of fleeing from predators. *Advances in the Study of Behavior* 16: 229-249.

Yoda K, Tajima T, Sasaki S, Sato K & Niizuma Y (2012) Influence of local wind conditions on the flight speed of the Great Cormorant *Phalacrocorax carbo*. *International Journal of Zoology*. Vol. 2012, Article ID 187102, 7 pages.

Zijlstra M & Van Eerden MR (1995) Pellet production and the use of otoliths in determining the diet of Cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis*: trials with captive birds. *Ardea* 83: 123-131.