

## アオサギによる海から森への物質輸送が森の生物に及ぼす影響

北海道大学大学院水産科学研究科 上野裕介

海洋から陸域への物質流入では、重力と逆行した方向で生じるため、動物が物質を運ぶ媒介となることが多い（動物を介した物質輸送については、亀田(2001)の総説に詳しい）。海洋から陸域へ物質を輸送する生物は、遡河性回遊魚類（例えば、室田 1995, Ben-David et al. 1998, Helfield and Naiman 2001, Hilderbrand et al. 1999, Hocking and Reimchen 2002）や、魚食性鳥類（例えば、Smith 1978, Bedard et al. 1980, Lindeboom 1984, Polis and Hurd 1996, Polis et al. 1996, 1997, Sánchez-Piñero and Polis 2000, 堀ら 2002）、昆虫類（Polis et al. 1996, Nakano and Murakami 2001）、ウミガメ（Bouchard and Bjorndal 2000）など多岐にわたるが、これらの中でも、世界中に広く分布し、移動能力も高い魚食性鳥類は主要な輸送者の一つである。事実、彼らによって陸域へ運ばれる海洋由来のリンの量は、地球全体で年間  $10^4 \sim 10^5$  t にも及ぶことが知られている（Hutchinson 1950）。このような魚食性鳥類によって水域から陸域へ運ばれる物質の量は、その行動や個体群動態に依存して時空間的に変化していると考えられる。

日本において普通に見られる魚食性鳥類としてアオサギ (*Ardea cinerea*) が挙げられる。本種は水辺で摂餌を行い森林に繁殖コロニーを形成し（Voisin 1991）、繁殖コロニー直下の林床へ水域由来の物質からなる彼らの排泄物を大量に供給する（上野ら 2002）。林床へ供給されたアオサギの排泄物は土壌中の栄養塩量を増加させることで、林床の植物に影響しているかもしれない。

そこで、北海道東部厚岸湾岸にあるアオサギの繁殖コロニーとその周辺の森林において、アオサギによる海洋からの物質輸送が林床の生物群集に及ぼす影響を明らかにするために、以下の2項目について研究を行った。まず、(1) アオサギの営巣密度と林床への排泄物の供給量の時空間変異を明らかにし、次に(2) 林床植物の現存量と種多様性の空間パターンの年変異、およびそれらのプロセスの推定を行った。

### 調査地

本調査は、北海道厚岸湾近く ( $43^{\circ} 00' N$ ,  $144^{\circ} 51' E$ ) の落葉広葉樹林内にある2カ所の谷あいの林床で行った (図 1)。2カ所の調査地は標高  $30 \sim 70$  m で、それぞれの中央には幅  $1$  m ほどの沢が流れており、沢の両側は急峻な傾斜地となっている。2カ所の調査地のうち、一方の調査地(サギ区)にはアオサギの繁殖コロニー(長さ約  $150 \times$  幅約  $20$  m)がある。もう一方の調査地(対照区)はサギ区と直線距離で約  $800$  m 離れている。この地域のアオサギは全てサギ区内の繁殖コロニーで営巣し、3～7月の繁殖期間

に産卵、育雛している。アオサギは繁殖コロニーから直線距離で約2 km離れた厚岸湖および厚岸湾（図1）において魚類および甲殻類を摂餌している（Maekawa 1995）。

## 方 法

### 1 野外調査

調査は2000～2003年のアオサギの繁殖期間中に行った。10×10 mの調査地点をサギ区と対照区の林床に、それぞれ10地点と6地点設置した（図.1）。各調査地点間の距離は13～52 mである。各調査地点において、（1）アオサギの営巣密度、（2）アオサギによる林床への排泄物の供給量、（3）林床植物の現存量と種数を調べた。

#### 1. 1 アオサギの営巣密度

2000～2002年の5月に各調査地点（10×10 m）の真上にあるアオサギの巣を数え、営巣密度を求めた。

#### 1. 2 林床へのアオサギの排泄物の供給量

排泄物の供給量を以下の方法で求めた。2000～2003年の4～10月に毎月1回、各調査地点（10×10 m）の林床に高さ70×直径2 cmの塩化ビニル製のパイプを3本たて、それぞれの先端に直径30.5×高さ5.2 cmのプラスチック製の皿を水平に固定した。この皿を2～4日後に回収し、皿内に入った排泄物を60℃で2日間乾燥させ、乾燥重量を測定した。この乾燥重量をもとに、1日あたりの排泄物の供給速度（g/日/m<sup>2</sup>）を求めた。

#### 1. 3 林床植物の現存量と種数

各調査地点の林床に1×1 mの永久コドラートをランダムに3カ所に設置した。それぞれの永久コドラート内に出現した全ての維管束植物の種を記録し、また同時に植物のバイオマスを以下のようにして求めた。まず、永久コドラート内に出現する植物を3つの生活型（シダ類、広葉型植物、およびササ類）に分け、生活型ごとに個体数を数えた。このとき、高さ5 cm未満の個体は除外した。次に、それぞれの生活型ごとに高さ5 cm以上の個体をランダムに10個体選び、高さを測定し、平均値を求めた。この平均値を2000年7月と9月に生活型（シダ類123個体、広葉型植物87個体、ササ類98個体）ごとの刈り取り調査により求めた高さと乾燥重量のアロメトリー式に代入し、個体数を掛け合わせることで、それぞれの永久コドラート内のバイオマス（g 乾重/m<sup>2</sup>）を推定した。これらの調査は、バイオマスについては2000～2003年の6月に、種数については2001年と2002年、及び2003年の6月に行った。

## 2 データ解析

まず、排泄物の供給量、林床植物の現存量と種数の時空間変化のパターンを明らかにするために、サギ区の調査地点のうち、2000～2002年のいずれの年にもアオサギの営巣があったコロニー中央部の3地点を「コロニー中央」とし、いずれの年にも営巣がなかった4地点を「コロニー外」、いずれかの年に営巣があったコロニー周辺部の3地点を「コロニー境界」とし（図1）、それぞれの地点群ごとにデータを集計した。

## 結 果

### 1 アオサギの営巣密度

アオサギの営巣密度は、コロニー中央に比べてコロニー境界で低かった（図2）。また、アオサギの営巣密度は、2000年と2001年に比べて2002年、2003年で低かった（図2）。

### 2 アオサギの排泄物の供給量

林床へのアオサギの排泄物の供給量は、調査を行ったいずれの年も、コロニー中央で最も多く、次にコロニー境界が多かった（図3）。また、アオサギの営巣がないコロニー外の地点では、いずれの年も排泄物の供給は見られなかった（図3）。排泄物の供給は、2002年が2000年と2001年に比べて少なく、さらに2003年にはまったく見られなかった（図3）。排泄物の供給量をコロニー全体で見た場合、その落下量は2000年では繁殖期全体で約12トンと推定できたのに対し、2003年はほとんど0であった。またいずれの年も、サギ区での各地点毎の排泄物の供給量は、アオサギの営巣密度の高い場所で多かった。

### 3 林床植物のバイオマスと種数

林床植物のバイオマスと種数は共に、サギ区のコロニー中央で最も少なく、コロニー境界、コロニー外、対照区の順に多くなっていた（図4，図5）。また、サギ区のコロニー中央部では、コロニー境界やコロニー外、および対照区で出現しなかった植物（例：ナギナタコウシュ、アオミズ、アキタブキ）が見られた。

## 考 察

### 1 アオサギの営巣密度と林床への排泄物の供給量の関係

アオサギの営巣密度は、コロニー中央に比べるとコロニー境界で低かった。そして、営巣密度の低かった2002年と2003年には、コロニー境界での営巣は認められなかつ

た。このような営巣密度の時空間変化は、捕食圧によって説明されるかもしれない。一般に鳥類では、コロニーの中央付近は周縁部に比べて、捕食の危険性が低い場合が多く

(Coulson 1968, Balda and Bateman 1972, Brown and Brown 1987)、繁殖個体がコロニー中央部を選好するため、営巣密度も周縁部よりコロニー中央部で高くなる例が知られている (Coulson 1968, Witenberger and Hunt 1985, Furness and Monaghan 1987, Kharitonov and Sigel-Causey 1988)。本調査地でも、2002年には、繁殖コロニー周辺でオジロワシ (*Haliaeetus albicilla*) によるアオサギに対する捕食行動が頻繁に観察された (上野：個人的観察データ, 私信：厚岸町水鳥観察館)。これに対応してアオサギの繁殖コロニーは縮小した (上野：未発表データ)。このことは、アオサギにおいてもオジロワシのような捕食者の存在がコロニーの営巣密度に影響を及ぼしていることを示唆している。

排泄物の供給量の空間変化は、いずれの年も、営巣密度だけでうまく説明された。その理由として、親個体による産卵数の調節によって、比較的年変異が少なくなっていると考えられる。

## 2 アオサギの排泄物が林床植物の現存量と種数に及ぼす影響

林床植物のバイオマスと種数は共に、排泄物の供給量の多いコロニー中央で最も少なかった。これは、排泄物の供給が環境ストレス強度を変化させたためと考えられる。このような魚食性鳥類の排泄物が植物群落に及ぼす影響は、まちまちである。例えば、琵琶湖畔の森林に営巣するカワウ (*Phalacrocorax carbo*) の排泄物が、林床植物のバイオマスに及ぼす影響は本調査地のアオサギの例と同様であるが (石田 1997)、メキシコ沿岸の島々に営巣する海鳥類の排泄物は、土壌中の栄養塩濃度を上昇させることによって、植物のバイオマスを増加させる (Anderson and Polis 1999)。このような鳥類の排泄物が陸上植物群落に及ぼす影響の違いは、排泄物の供給量の多少によって排泄物が正負の異なる影響を及ぼす (Sanchez-Piñero and Polis 2000, 堀ら 2002) ことや、排泄物の化学組成、植物の排泄物に対する耐性と栄養塩要求、および土壌中の栄養塩濃度の違いによって生じたと考えられる (上野ら 2002)。

また、排泄物の量の大きな年変化は、年によって植物に異なる影響を与えていたと考えられる。フンの多かった2000年および2001年には、コロニー中央部の調査コードラート内では全ての植物が枯れていた (個人的観察) が、フンの少なかった2003年には、一部の植物が枯れずに残っていた。この残っていた植物は、ナギナタコウシュ、アオミズ、アキタブキといった明るい場所を好むと考えられる種類であった。これは、アオサギの排泄物によって他の林床植物 (特にササ類) が枯死したことで、林床が明るくなったためと考えられる。

## 3 結 論

アオサギによる海洋から陸域への物質輸送では、アオサギの営巣密度に依存して、その

輸送量が大きく変化していた。排泄物の供給量の年変化は、林床植物に年によって異なる影響（枯死、新しい種の出現）を与えていた。これらのことは、アオサギによって海から森へもたらされた栄養が森の生物に及ぼす影響を知るためには、アオサギが盛んに子育てを行っている期間だけでなく、営巣を放棄し、海から森への栄養の供給の途絶えたあとにも注意する必要があることを示している。これらのことからアオサギは、短期的には林床植物を枯死させることで林床植物の現存量と種数を減少させるが、長い目で見ると海から森へ栄養を運ぶことで森の生物を豊かにしているかもしれない。今後は、海からもたらされた栄養が森の生物に及ぼす影響をより長い時間スケールで明らかにするために、アオサギによる海から森への栄養の流入が既に途絶えた場所で、森の生物がどのように変化していくのかを追跡していくことが必要だろう。

## 引用文献

- Anderson, W. B., and G. A. Polis. 1999. Nutrient fluxes from water to land: Seabirds affect plant nutrient status on Gulf of California islands. *Oecologia* **118**:324-332.
- Balda, R. P., and G. C. Bateman. 1972. The breeding biology of the Pion Jay. *Living Birds* **11**:5-42.
- Bedard, J., J. C. Therriault, and J. Berube. 1980. Assessment of importance of nutrient recycling by seabirds in the St. Lawrence Estuary. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **37**:583-588.
- Ben-David, M., T. A. Hanley, and D. M. Schell. 1998. Fertilization of terrestrial vegetation by spawning Pacific Salmon: The role of flooding and predator activity. *Oikos* **83**:47-55.
- Bouchard, S. S., and K. A. Bjorndal. 2000. Sea turtles as biological transporters of nutrients and energy from marine to terrestrial ecosystems. *Ecology* **81**:2305-2313.
- Brown, C. R., and M. B. Bomberger-Brown. 1987. Group-living in cliff swallows as an advantage in avoiding predators. *Behavioural Ecology and Sociobiology* **21**:97-107.
- Coulson, J. C. 1968. Difference in the quality of birds nesting in the center and on the edges of a colony. *Nature* **217**:478-479.
- Furness, R. W., and P. Monaghan. 1987. *Seabird Ecology*. Blakckie, Glasgow.
- Helfield, J. M., and R. J. Naiman. 2001. Effects of salmon-derived nitrogen on riparian forest growth and implications for stream productivity. *Ecology* **82**:2403-2409.
- Hilderbrand, G. V., T. A. Hanley, C. T. Robbins, and C. C. Schwartz. 1999. Role of brown bears (*Ursus arctos*) in the flow of marine nitrogen into a terrestrial ecosystem. *Oecologia* **121**:546-550.

- Hocking, M. D., and T. E. Reimchen. 2002. Salmon-derived nitrogen in terrestrial invertebrates from coniferous forests of the Pacific Northwest. *Biomed Central Ecology* **2**:4.
- Hutchinson, G. E. 1959. Survey of existing knowledge of biogeochemistry. 3. The biogeochemistry of vertebrate excretion. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **96**:1-554.
- 堀正和, 野田隆史, 上野裕介. 2002. 鳥を介した海から陸への物質供給機構. *月刊海洋* **32**:429-435.
- 石田朗. 1997. カワウの生息が森林生態系に及ぼす影響 —カワウ生息地の維持・管理に向けての基礎的研究—. *名古屋大学森林研究報告* **16**:75-119.
- 亀田佳代子. 2001. 動物を介した生態系間の物質輸送. *化学と生物* **39**:245-251.
- Kharitonov, S. P., and D. Siegel-Causey. 1988. Colony formation in seabirds. *Current Ornithology* **5**:223-272.
- Lindeboom, H. J. 1984. The nitrogen pathway in a penguin rookery. *Ecology* **65**:269-277.
- Maekawa, S. 1995. Patch selection of the grey heron *Ardea cinerea* under tidal environments. MSc thesis, Hokkaido University, Sapporo, Japan.
- 室田武. 1995. 遡河性回遊魚による海の栄養分の陸上生態系への輸送 —文献展望と環境政策上の合意—. *生物科学* **47**:124-140.
- Nakano, S., and M. Murakami. 2001. Reciprocal subsidies: Dynamic interdependence between terrestrial and aquatic food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **98**:166-170.
- Polis, G. A., and S. D. Hurd. 1996. Allochthonous input across habitats, subsidized consumers and apparent trophic cascades: Examples from the ocean-land interface. Pages 275-285 in G. A. Polis and K. Winemiller, editors. *Food Webs: Integration of Patterns and Dynamics*. Chapman Hall, New York.
- Polis, G. A., R. D. Holt, B. A. Menge, and K. O. Winemiller. 1996. Time, space, and life history: influence on food webs. Pages 435-460 in G. A. Polis and K. Winemiller, editors. *Food Webs: Integration of Patterns and Dynamics*. Chapman Hall, New York.

- Polis, G. A., W. B. Anderson, and R. D. Holt. 1997. Towards an integration of landscape and food web ecology: the dynamics of spatially subsidized food webs. *Annual Review of Ecology and Systematics* **28**:289-316.
- Sánchez-Piñero, F., and G. A. Polis. 2000. Bottom-up dynamics of allochthonous input: Direct and indirect effects of seabirds on islands. *Ecology* **81**:3117-3132.
- Smith, V. R. 1978. Animal-plant-soil nutrient relationships on Marion island (subantarctic). *Oecologia* **32**:239-253.
- 上野裕介, 野田隆史, 堀正和. 2002. アオサギによる海洋から陸域への物質輸送が林床の生物群集に及ぼす影響. *月刊海洋* **32**:436-441.
- Voisin, C. 1991. *The Herons of Europe*. T & AD Poyser, London.
- Witenberger, J. F., and G. L. Hunt Jr. 1985. The adaptive significance of coloniality in birds, Pages 1-78 in D. S. Farner, J. R. King, and K. C. Parkes, editors. *Avian Biology Vol. VIII*. Academic Press, New York.