

アオサギを介した水域から陸域への  
物質輸送が陸上生物多様性に及ぼす影響

堀 正和\*・上野裕介\*・野田隆史\*・向井 宏<sup>+</sup>

(\*：北海道大学大学院 水産科学研究科 多様性生物学講座、

<sup>+</sup>：北海道大学北方生物圏フィールド科学センター厚岸臨海実験所)

## 緒 言

陸域と海洋（あるいは湖沼）の生態系は物質と生物の移動を介して、互いに影響を及ぼしあっていると考えられてきたが、これまでは前者が後者に及ぼす影響が注目されることが多かった。なぜなら水陸間の物質輸送の大部分をつかさどる水の流れは陸から海洋（あるいは湖沼）に向かうからである。しかし重力と逆行した海陸間の物質輸送も生物の移動によって生じている。

海（あるいは湖沼）と陸の間の物質輸送を担う生物は、遡河性回遊魚類、魚食性鳥類、海浜性の昆虫など多岐にわたるが（たとえば、Hilderbrand et al. 1999, 亀田 2001, Polis et al. 1997）、これらのうちで地球全体で見た場合の最も重要な輸送者は、水域から魚類として物質を取り出し、コロニーに戻って糞や餌を落とし、雛に食物を与えることで陸上生態系に物質を輸送する魚食性鳥類かもしれない。なぜなら彼らは、世界中のあらゆる地域に広く分布し、しばしば大きなコロニーを形成するからである。また、人間が農業生態系の生産性を向上させるための肥料の原料である磷鉱石は、太古の魚食性鳥類による海陸間の物質輸送の産物であり、その採掘開始前の埋蔵量は莫大であったことも、その根拠である。

本邦に広く生息するアオサギ (*Ardea cinera*) は、水域から陸域への物質輸送を担う鳥の一種である。本種は水辺で摂餌を行い、森林に繁殖コロニーを形成する。したがってコロニー内の林床には水域由来の物質から構成されるアオサギのペリット、残餌、排泄物、死体が供給されると考えられる。これらの供給物は、それを直接利用する生物を介して食物網構造と動態に影響していると考えられる。たとえば排泄物の供給は、土壤中に栄養塩を添加することで植物の現存量や種多様性を変化させているかもしれない。また、ペリット、残餌、死体の供給はそれを餌資源として利用する腐肉食性の甲虫の現存量や種多様性を変化させる可能性が考えられる。

そこで本研究では、アオサギによる水域由来の物質の輸送が林床の食物網構造に及ぼす影響の一端を知るために、アオサギによる林床へのペリット、残餌、排泄物、死体の供給

が（１）時間的及び空間的にどのように変化するのか、（２）これらを直接利用する植物及び腐肉食性の甲虫の現存量と種多様性に排泄物及び死体の供給が及ぼす影響、を明らかにすることを目的とした。

### 調 査 地

本調査は、北海道東部の厚岸町愛冠にある落葉広葉樹林（ $43^{\circ}00'N$ 、 $144^{\circ}51'E$ ）内の２箇所の谷あいの林床で行った（図１）。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 $20m$ ）があり、もう一方の調査地（対照区）にはアオサギの繁殖コロニーがない。ここでのアオサギは全て繁殖コロニー内で営巣し、繁殖コロニーから直線距離で約 $2km$ 離れた厚岸湖及び厚岸湾（図１）において魚類及び甲殻類を摂餌している（Maekawa 1995）。サギ区と対照区の間は直線距離で約 $800m$ である（図１）。サギ区及び対照区は標高 $30\sim70m$ で、林床には幅 $1m$ ほどの沢があり、沢の両側は急峻な傾斜地となっている。林床の植生は、蘚苔類、シダ類、種子植物、ササ類が主である。サギ区のコロニーでは、アオサギは３月から主にミズナラやカツラの樹冠に巣作りを始め、開葉期である５月までに巣作りを完了する。またアオサギは４～６月にかけて産卵し、ひなは５、６月にかえる。ひなは６、７月に巣立ちの時期を迎え、巣立ちの終わる８月以降にはコロニーにはアオサギは全く見られない。

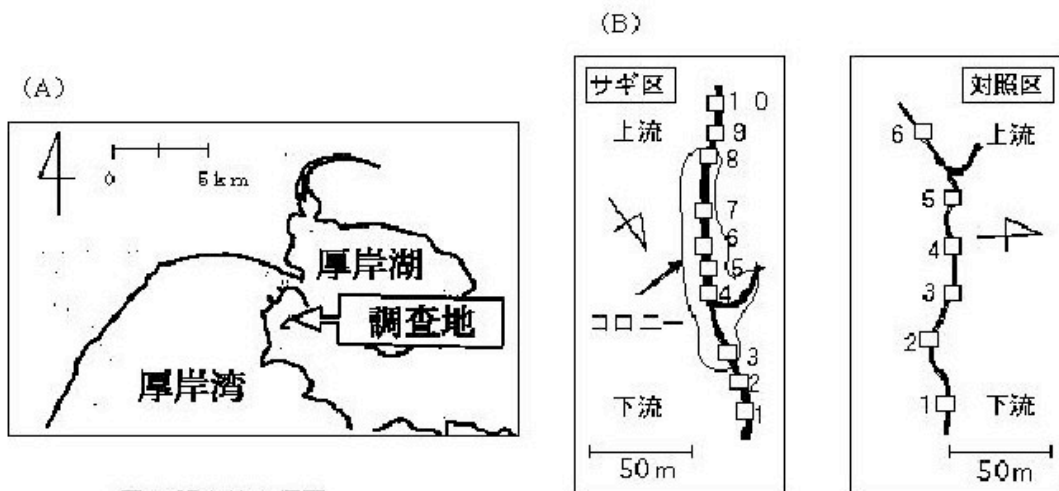


図 1 調査地の概要

(A) 調査地の位置 (B) サギ区及び対照区の調査地点の空間配置

## 方 法

### <野外調査>

林床へのアオサギの排泄物と死体の供給速度と、植物及び腐肉食性甲虫の現存量と種多様性を明らかにするために、サギ区の林床に10地点と対照区の林床に6地点の調査地点(10×10m)を設けた(図2)。このうち、サギ区ではコロニー直下の林床(コロニー内)に6地点、直上にコロニーのない林床(コロニー外)に4地点の調査地点を設定した。各調査地点間の距離は、13～52mとした。

各調査地点において、2000年と2001年の繁殖期である5～7月及び非繁殖期である8、9月に以下の調査を行なった。

#### 1. アオサギの巣の密度

2000年と2001年の5月に各調査地点(10×10m)の直上にあるアオサギの巣を数え、巣の密度を求めた。

#### 2. アオサギによる水域由来物質の供給量

##### a) アオサギの排泄物と残餌、ペリットの供給速度

林床に高さ70×直径2cm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×深さ5.2cm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、皿内に入ったものを排泄物と残餌、ペリットに分類した。これらを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。排泄物と残餌、ペリットの供給量の測定は2000年5～7月及び9月と2001年4月及び6～9月に毎月1回行なった。また調査地点内をくまなく観察し、残餌とペリットの存在の有無、その内容を確認した。

##### b) アオサギの死体の供給速度

2000年5～9月と2001年4～9月の期間、1ヶ月毎に各調査地点(10×10m)の内側の林床に新たに出現したアオサギの死体を数え、死体の供給速度(個体数/月

／100m<sup>2</sup>) を求めた。

### 3. 林床の生物の現存量と種多様性

#### a) 植物のバイオマス及び種数

各調査地点の林床に1×1mの永久コドラートをランダムに3ヶ所に設置した。2001年6～9月の期間、1ヶ月毎にそれぞれの永久コドラート内に出現した全ての植物(シダ類、種子植物)の種を記録した。また、それぞれの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、ササ類を除く種子植物、及びササ類)に分け、生活型ごとに個体数を数えた。このとき、高さ5cm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5cm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月及び9月に生活型(シダ類123個体、種子植物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、2001年6～9月の各月ごとに求めた。得られた値を平均し、それぞれの永久コドラートごとに植物の平均バイオマスを求めた。

#### b) 腐肉食性甲虫の密度及び種数

各調査地点内の沢の両側の傾斜地にピットホール(直径5.5×高さ9.0cmのスチロール棒ビンに30%エチレングリコール溶液(防腐剤)30mlと脱出防止用に少量の洗剤を入れたもの)を10個ランダムに設置し、2～3日後に回収し、落下していた生物を採集した。ピットホールを設置する際、まず30×30cmにわたりリター層を取り除き、土壌表面を平らにした上で、スチロール棒ビンの口が土壌表面から高さ5mm以内になるように埋設した。採集した甲虫は10%ホルマリン溶液で固定し、顕微鏡下で種ごとに個体数を計数した。なおピットホールで採集した甲虫のうち、どの種が腐肉食性であるかは、野外でアオサギの死体についていた甲虫を直接採集することで確かめた。得られたデータから腐肉食性甲虫の相対密度として、1日あたりの採集個体数(／トラップ／日)を求めた。

またトラップごとに出現した種を記録した。腐肉食性甲虫の密度及び種数の調査は、2000年6月に行なった。

## 結 果

### 1. アオサギの巢の密度

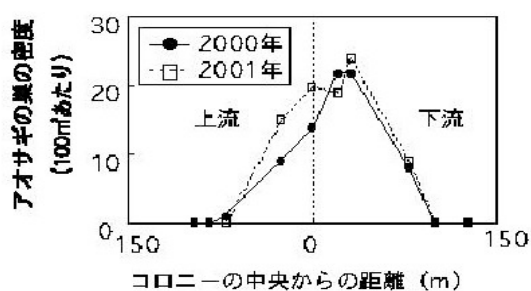


図2. サギ区でのコロニー中央からの距離と巢の密度の関係

アオサギの巢の密度は、2000年、2001年ともにコロニーの中央付近で多く、この地点から離れるにつれ徐々に減少していた(図2)。

### 2. アオサギによる水域由来物質の林床への供給量

#### a) アオサギの排泄物と残餌、ペリットの供給速度

アオサギによる林床への排泄物の供給は、サギ区のコロニー内で多く、コロニー外ではごくわずかに見られた(図3)。排泄物の供給量は、アオサギの営巣密度の高い地点で多く、この地点から離れるにつれ減少していた(図3)。また季節的には、繁殖期中期にあたる5月、6月に多く、繁殖期終了後の8月、9月にはみられなかった(図3)。

アオサギの残餌は、調査地点内でわずかに観察されたが、トラップ内への落下はなかった。またペリットは、調査地点内にも見られなかった。

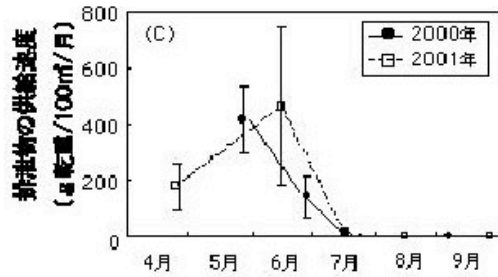
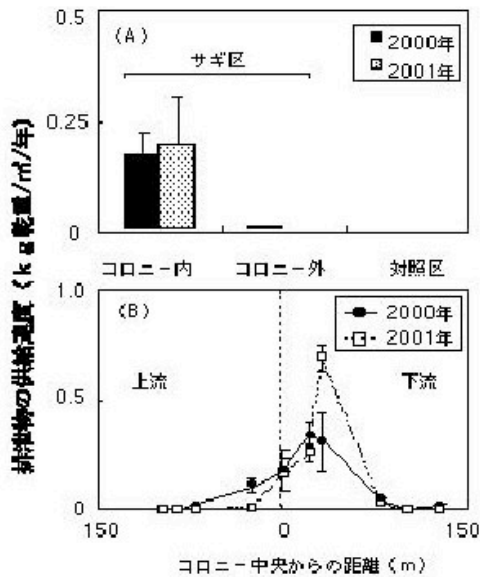


図3. アオサギによる林床への排泄物供給量の時空間変化：(A) サギ区及び対照区における年変化，(B) サギ区でのコロニー中央からの距離との関係，(C) コロニー内での季節変化。誤差線は平均値±標準誤差

#### b) アオサギの死体の供給速度

アオサギによる林床への死体の供給は、サギ区のコロニー内でのみ見られた(図4)。死体の供給量は、2000年、2001年ともに、コロニーの中央付近で多く、この地点から離れるにつれ減少していた(図4)。また供給量は、繁殖期中期から後期にあたる6月、7月に多く、繁殖期終了後の8月、9月にはみられなかった(図4)。

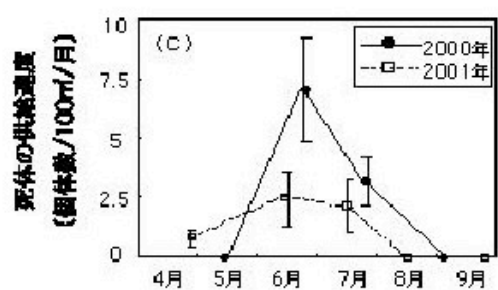
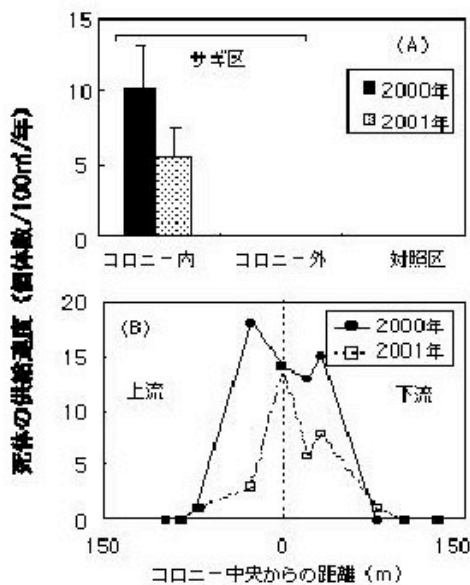


図4. アオサギによる林床への死体供給量の時空間変化：(A) サギ区及び対照区における年変化，(B) サギ区でのコロニー中央からの距離との関係，(C) コロニー内での季節変化。誤差線は平均値±標準誤差

### 3. 林床の生物の現存量と種多様性

#### a) 林床の植物のバイオマス及び種数

林床の植物のバイオマスと種数は、ともにサギ区のコロニー内で最も少なく、コロニー外、対照区の順に増加していた（図5，6）。またサギ区では、コロニーの中央付近で最も少なく、この地点から離れるにつれて増加していた（図5，6）。

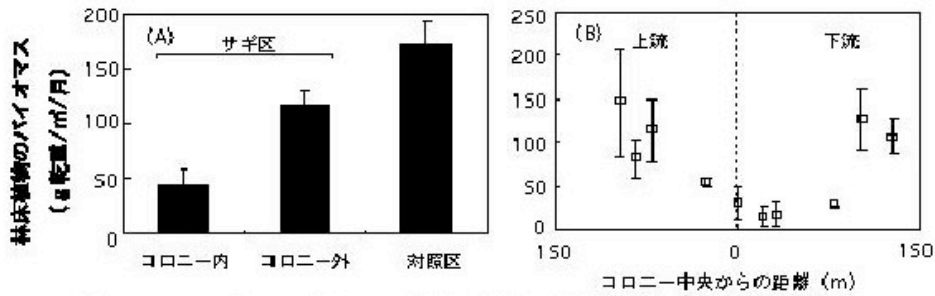


図5. 2001年6～9月における林床の植物の月平均バイオマスの空間変化  
(A) サギ区内のコロニー内外及び対照区の比較 (B) サギ区でのコロニー中央からの距離との関係

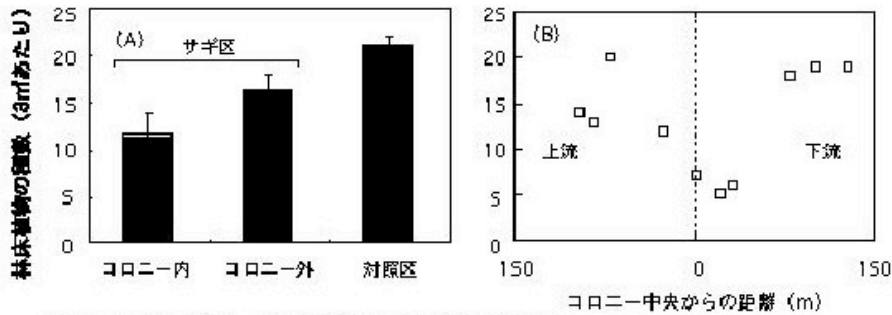


図6. 2001年6～9月における林床の植物の種数  
(A) サギ区内のコロニー内外及び対照区の比較 (B) サギ区でのコロニー中央からの距離との関係



b) 腐肉食性甲虫の密度及び種数

腐肉食性甲虫の密度と種数は、ともにサギ区のコロニー内で最も高く、サギ区のコロニー外、対照区の順に低くなっていた（図7，8）。またサギ区では、コロニーの中央付近で多く、この地点から離れるにつれて減少していた（図7，8）。

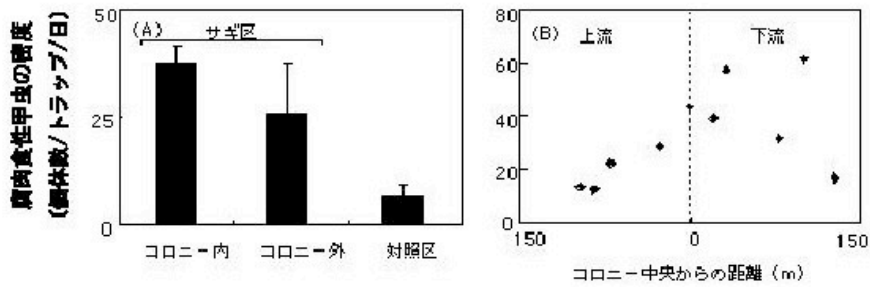


図7. 2000年6月における林床の腐肉食性甲虫の密度の空間変化  
(A) サギ区内のコロニー内外及び対照区の比較 (B) サギ区でのコロニー中央からの距離との関係

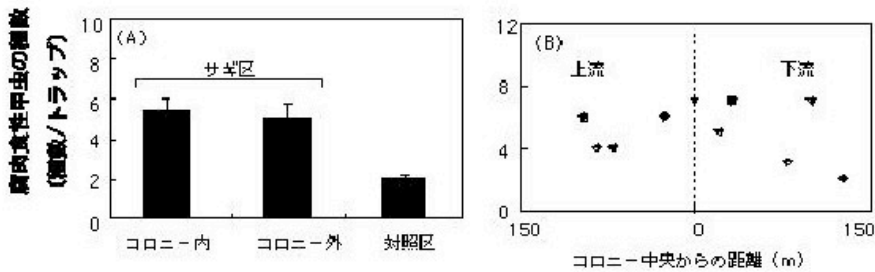


図8. 2000年6月における林床の腐肉食性甲虫の種数の空間変化  
(A) サギ区内のコロニー内外及び対照区の比較 (B) サギ区でのコロニー中央からの距離との関係

## 考 察

### 1. アオサギによる林床への水域由来の物質の供給量の時空間パターン

アオサギは繁殖期、特にその中期に水域由来の物質として主に排泄物と死体を、コロニーの直下に供給していた。これまでに様々な生物が水域から陸域への物質輸送を担っていることが明らかになっている。例えばメキシコ沿岸の島に生息する海鳥は、海洋由来の物質である排泄物や吐き戻し、死体、死卵をコロニー内の地面に供給していることが知られている (Polis and Hurd 1996)。また繁殖のために遡河するアラスカ東部のタイヘイヨウウサケ (*Oncorhynchus* spp.) が、アラスカヒグマ (*Ursus arctos*) に捕食されることによつて海洋由来の物質を河畔林へ供給することが報告されている (Hilderbrand et al. 1999)。これらのことから、生物による水域から陸域へ輸送される物質の存在形態は、排泄物、死体、卵などの多岐に渡り、その構成は輸送する種に依存していると考えられる。また、ここにあげた全ての生物は比較的広い範囲の水域で摂餌し、取り込んだ物質をごく狭い範囲の陸域に集中的に輸送していた点で共通している。

### 2. アオサギによる林床への排泄物の供給が林床の植物に及ぼす影響

アオサギの排泄物の供給により、林床の植物のバイオマス及び種数は、大きく低下した。このような排泄物による植物群落への顕著な影響は、水域から陸域への物質輸送者のなかでも鳥類によってのみもたらされる現象であるが、その効果はまちまちである。例えば、琵琶湖畔に営巣するカワウ (*Phalacrocorax carbo*) 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と同様であるが (石田 1997, 亀田 2001)、メキシコ沿岸の島に営巣する海鳥類は、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)。このような陸上植物群落に及ぼす影響の違いは、鳥の排泄物の量とその化学組成、植物の排泄物に対する耐性と栄養塩要求、及びその土地の環境中の栄養塩利用可能性の違いによって生じたものと考えられる。

### 3. アオサギによる林床への死体の供給が腐肉食性甲虫に及ぼす影響

アオサギのコロニーの直下とその周辺では、腐肉食性甲虫の密度及び種数が上昇した。この多様性の増加は、餌要求量の多い大型の種の出現が可能になったためと考えられる。前述したメキシコ沿岸の島でも海鳥類は、死体を供給することで腐肉食者の密度を増加させることが明らかにされているものの (Polis and Hurd 1996, Sánchez-Piñero and Polis 2000)、種多様性への影響は調べられていない。本研究から魚食性鳥類による水域から陸域への物質輸送は、腐肉食者の餌制限を緩和することにより、そのギルド構造を変化させることが示唆された。このような水域由来の物質の供給が腐肉食者のギルド構造に及ぼす影響が一般的であるかどうかは環境条件の異なる地域で、様々な輸送生物を対象とした研究が行われた後に判断せざるを得ない。

### 4. 結 論

アオサギは、広範囲の水域に由来する物質を陸域の非常に狭い範囲に集中的に輸送していた。そのため陸域の生物群集への直接的効果は顕著であったものの、その影響はごく狭い空間スケールに限られていた。しかし、陸域生態系へのアオサギの影響は間接的なプロセスを介してより広範囲に及んでいる可能性もある。第一に考えられるプロセスが地下水や地表水による栄養塩輸送である。なぜならコロニー内を流れる沢では、リン酸塩濃度が非常に高くなっていたからである。第二に考えられるプロセスが腐肉食性甲虫の移動である。なぜなら腐肉食性昆虫の多くは飛翔能力が高いため、餌の少ない時期にはコロニーから離れた場所に移動し、その生物と捕食被食関係を持つ可能性があるからである。したがって、これら2つのプロセスの有無と重要性を確認することにより、アオサギによる水域からの物質輸送が陸域生態系に及ぼす影響の全貌が明らかになると考えられる。

## 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
- 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
- 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—. *名大森研* **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
- Maekawa, S. 1995. Patch selection of the gray heron *Ardea cinerea* under tidal environments. MSc thesis, Hokkaido University, Sapporo, Japan.
- 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, USA.
- 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. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **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