

鳥類による森林植生の改変とその影響  
～アオサギの集団繁殖地を例として～

北海道大学大学院 水産科学研究科  
博士課程 環境生物資源科学専攻

上野裕介

大型動物による物理環境の改変は、しばしば群集構造や生態系機能を大きく変化させる（例えば、ビーバーや大型の草食動物など；Lawton 1994, Wright et al. 2003）。鳥類のなかでも大型のサギ類やウ類は、森林に巨大な繁殖コロニー（集団繁殖地）を形成するため、森林の生物群集や生態系に影響を及ぼしていると考えられる。近年、これらサギ類やウ類の繁殖の伴う樹木や林床の植物への影響がしばしば問題となっているものの、詳細な調査が行われることはほとんどなかった。このような樹木や林床の植物に対するサギ類やウ類の繁殖活動の影響を明らかにするためには、少なくとも以下の2つの問いに答える必要があるだろう。まず、1) 彼らは、どのような木に巣をかけるのか？そして彼らが営巣すると、2) 樹木や林床の植物はどのような影響を受けるのか？前者については営巣木の選好性を、そして後者については彼らの営巣が樹木と林床植物に及ぼす影響とそのプロセスを明らかにする必要がある。

世界中に分布するサギ類の一種、アオサギ (*Ardea cinerea*) は樹上で営巣を行う。この際、アオサギの営巣場所選好性に、巣のかけやすさや給餌のしやすさといった樹木の物理的な構造（例えば、樹木の太さ、高さ）だけでなく、森林の中央部あるいは周辺部といった森林内における樹木の位置や他個体の過去の繁殖の指標である周辺の古巣の存在といった営巣場所の空間構造が影響を及ぼしていると考えられる（例えば、Voisin 1991, 安藤 1993）。アオサギの営巣が樹木に影響を及ぼすプロセスには、以下の2つが考えられる。まずアオサギは、巣を掛けることによって、樹木への物理的な負荷（加重）を与えたり、巣の周りの枝や葉を折り取ったりすることで、直接的に営巣木の成長を阻害していると予想される。また、アオサギは巣の直下とその周辺の林床に排泄物を大量に落とすことで（上野ら 2002）、土壌中の栄養塩量を増加させ(Mun 1997)、営巣木だけでなく周囲の樹木の成長や、林床の植物にも影響していると予想される。

著者らは、これまで北海道東部の厚岸町にあるアオサギの繁殖コロニーにおいて、6年間にわたって調査を行ってきた。そこで本報告書では、これらのデータを加え、北海道厚岸町愛冠のミズナラ林にあるアオサギのコロニーとその周辺の林床において、まず、1) アオサギの繁殖が林床の植物に及ぼす影響、つまりアオサギの営巣密度と林床の植物の現存量の関係を明らかにするとともに、2) アオサギの営巣密度と林床の植物の種多様性の関係を明らかにする。また、アオサギの営巣木選考性と営巣に伴う樹木への影響を明らかにするために、北海道標茶町塘路のカラマツ林にあるアオサギのコロニーにおいて、3) アオサギはどのような木に営巣するのか？つまり、樹木の物理的な構造（樹高、樹径）と樹木の空間配置（樹木、古巣の空間分布）が営巣場所選択に及ぼす影響を明らかにし、次に4) アオサギの繁殖と樹木の成長量の関係、つまりアオサギの営巣行動（枝葉の折り取り）やフンが樹木の成長量に及ぼす影響を明らかにすることを目的とした。

## 方法

### 1. アオサギが林床植物のバイオマスに及ぼす影響

調査は、北海道厚岸町愛冠（43°00'N、144°51'E）の落葉広葉樹林にある繁殖コロニー（長さ約150×幅約20m）とその周辺の森林において、2001～2005年のアオサギの繁殖期間中の5～7月に行った（図1）。この繁殖コロニー（長さ約150×幅約20m）の直下には小さな沢（幅1m、深さ5cm）が流れており、この沢に沿って調査地を設けた（図1）。この調査地は標高30～70mに位置しており、両側は急峻な傾斜地となっている。この地域でのアオサギ繁殖は、全て本調査区内の繁殖コロニーで行われており、3～7月に産卵期、および育雛期を迎える（上野 2002）。繁殖コロニー内のアオサギ

は、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）において魚類や甲殻類などを摂餌している（Maekawa 1995, Hori and Hasegawa 2005）。

調査区内の林床に、10×10 m の調査地点をコロニーの内側に 5 地点、コロニー外側に 5 地点の計 10 地点設置した（図 1）。なお各調査地点間の距離は 15～52 m である。そして各調査地点において、アオサギの営巣密度と林床植物の現存量の関係を以下の方法によって調べた。

2001～2005 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（巣数/100 m<sup>2</sup>）を求めた。次に、2001 年 6 月に、各調査地点の林床に 1×1 m の永久コドラート（方形枠）を 3 ヲ所設置した。この永久コドラート内に出現した樹木を除く全ての維管束植物について、以下のようにしてバイオマスを求めた。まず、永久コドラート内に出現した植物を生活型ごとに 3 つ（シダ類、広葉型植物、およびササ類）に分け、これら生活型ごとに個体数を数えた。ただしこのとき、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、高さを測定した。ここで得られた値を、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って求めておいた乾燥重量と高さのアロメトリー式（シダ類:  $\text{dry weight (g)} = 0.071 \times \text{height (cm)} - 1.936$ ,  $P < 0.0001$ ,  $n = 123$ ; 広葉型植物:  $\text{dry weight (g)} = 0.121 \times \text{height (cm)} - 2.794$ ,  $P < 0.0001$ ,  $n = 87$ ; ササ類:  $\text{dry weight (g)} = 0.230 \times \text{height (cm)} - 3.158$ ,  $P < 0.0001$ ,  $n = 98$ ) に代入し、これに先ほど求めておいた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に出現した林床植物のバイオマス（g 乾重/m<sup>2</sup>）を推定した。

## 2. アオサギが林床植物の種多様性に及ぼす影響

調査は、前段の林床植物のバイオマス調査と同じく北海道厚岸町愛冠（43°00'N、144°51'E）の落葉広葉樹林にある繁殖コロニー（長さ約150×幅約20m）とその周辺の森林において、2001～2005年のアオサギの繁殖期間中の5～7月に行った（図1）。林床植物のバイオマスの調査の際に用いた、各調査地点の林床に設置した1×1mの永久コドラート内に出現した樹木を除く全ての維管束植物について、出現した植物種を記録した。

なお、解析は以下の手順で行った。林床植物の種多様性は、アオサギの繁殖の影響、特にアオサギのフンの影響を受けていると考えられる。つまりアオサギのフンの量が同程度の場所では、そこに生える林床植物の種も共通すると考えられる。そこで、アオサギのフンと林床植物の種多様性の関係を明らかにするために、林床へのフンの供給量の最も多かった2001年について（上野 未発表データ）、アオサギのコロニーの内外における種多様性の類似性とフンの量の関係を、そしてフンの供給量の年変化がコロニー内での種多様性の変化に及ぼす影響を明らかにするために、コロニー内での種多様性の年変化の類似性とフンの量の関係を調べた。ここで林床植物の種多様性の類似性は、以下の指標を用いて比較した。ただし  $S_A$  と  $S_B$  は、A 地点、B 地点におけるそれぞれの出現種数を表し、 $S_{AB}$  は A 地点と B 地点に共通して見られた種数を示している。このとき類似度は、0～1の値をとり、1であればA地点とB地点の間ですべての種が共通しており、0であれば一切の共通種がないことを意味している。

$$\text{類似度} : \quad 2 S_{AB} / (S_A + S_B) \quad (\text{Krebs 2001})$$

さらに地点間におけるフンの量の違いを見るために、地点ごとのアオサギのフンの量の差の絶対値を求め、フンの量の非類似度とした。

$$\text{非類似度} : \quad [F_A - F_B]$$

次に、林床植物の類似性が高い（共通種が多い）地点同士では、アオサギの

フンの量も似ているのかどうかを知るために、この林床植物の類似度とフンの量の非類似度の関係性を Kendall の順位相関分析 (Quinn & Keough 2002) によって調べた。

### 3. アオサギの営巣木の選好性とその要因

調査は、北海道標茶町塘路 (43°09'N、144°30'E) にあるカラマツの人工林において、2002～2004年のアオサギの繁殖期終了後に行った (図1)。本カラマツ林は平坦地に作られた人工林であり、全てのカラマツは上層木である。本林分内のカラマツは、いずれも樹齢 (約40から50年と推定されている) および樹径はおおむね類似しているが、林内には多くの倒木や枯死木がみられるため、その生育密度は一様ではない。一部のカラマツには、アオサギが営巣しており、彼らの繁殖コロニー (約120×80m、営巣数; 2002年184巣, 2003年251巣, 2004年201巣) が形成されている (澁谷ら 2004) (図2)。

調査林分内にある全てのカラマツ (営巣木227本、非営巣木617本) について、アオサギの営巣木選好性を明らかにするために、営巣木自体の特性として胸高直径と樹高を、樹木の空間配置の指標として森林内における樹木の位置とアオサギの営巣の有無を記録した (図2)。

解析は以下の手順で行った。アオサギの営巣密度は2002年から2003年にかけては増加していたのに対し、2003年から2004年にかけては減少していた。この営巣密度の増減は、森林内の要因ではなく、そのほかの要因 (例えば、越冬地の環境、個体群動態など (Hancock & Kushlan 1984, Voisin 1991)) の影響を受けた結果と考えられる。そこでこれらの要因の効果を排除するために、アオサギの営巣密度が増加および減少した期間それぞれについて、

個々の樹木ごとに営巢の有無をロジット変換し(Quinn & Keough 2002)、営巢確率に換算した上で、これを応答変数に、そしてアオサギの営巢場所選択に影響すると考えられる樹高、樹径、樹木の孤立度、周囲の古巢からの距離、前年の巢の有無を予測変数として、ロジスティック重回帰分析を行った(Sokal & Rohlf 1995, Quinn & Keough 2002)。このとき、上述の5つの予測変数の組み合わせを変えたロジスティック重回帰式(全32通り)を作成し、いずれのモデルが最適であるかを、赤池の情報指数(AIC)を用いて判定した。なお樹木の孤立度は、ある樹木*i*の全ての木に対する孤立度を次の式によって求めた。ただし、 $d_{ij}$ は2本の樹木(樹木*i*と樹木*j*)の間の距離の関数を表し、この $S_i$ の値が小さいほど、樹木*i*が孤立していることを示している。

$$\text{孤立度の計算式： } S_i = \sum \exp(-d_{ij}) \quad (\text{Hanski 1999})$$

#### 4. アオサギが樹木の成長量に及ぼす影響

調査は、前項と同じく、北海道標茶町塘路(43°09'N、144°30'E)にあるカラマツの人工林において、2003年から2005年のアオサギの繁殖期終了後に行った(図1)。調査林分内にあるカラマツ844本(営巢木227本、非営巢木617本)のうち145本(営巢木62本、非営巢木83本)について、樹木の肥大成長量を測定するために、2003年に成長バンドを取り付けた。その後、1年以上が経過した2004年と2005年に過去1年間の肥大成長量を計測した。

アオサギの繁殖活動が樹木に及ぼす影響の強さは、巢のサイズによって変化する可能性があると考えられる。そのため、すべての巢を写真に収め、巢の高さと写真上での巢のサイズから実際の巢のサイズを推定した。またアオサギの繁殖活動が樹木に及ぼす影響は、営巢木だけでなく、フンが飛散することで、

周辺の樹木にも及んでいると考えられる。このため営巣木からのフンの最大飛散距離を記録し、この最大飛散距離（およそ半径10m以内）内にある営巣数が林床へのフンの落下量を反映すると考え、周辺の営巣数と巣のサイズをアオサギによる樹木への影響の強さの指標とした。樹木の成長量は、樹径（胸高直径）や周辺の樹木の密度などのアオサギ以外の影響も受けていると考えられる。そこで、アオサギ以外の影響の指標として、樹径と樹木の周辺半径10m以内の樹木の密度を求めた。ここで対象とする周辺の樹木の密度を半径10m以内としたのは、本調査地におけるカラマツの樹冠の最大サイズが半径5mであったことから、個体が相互に影響を及ぼしうる範囲をその2倍と仮定したためである（上野 未発表データ）。

なお、解析は以下の手順で行った。まず樹径の違いが樹木の成長量に及ぼす効果を排除するために、樹木の成長量を樹径で割り、樹木の相対成長率を求めた。次に、この樹木の相対成長率を従属変数とし、アオサギ以外の要因が樹木の成長量に及ぼす影響の指標として、樹径と樹木の周辺半径10m以内の樹木の密度を、そしてアオサギが樹木の成長量に及ぼす影響の指標として、巣のサイズ、および樹木の周辺半径10m以内にあるアオサギの巣の数を独立変数として重回帰分析を行った。なお本解析において、いずれの独立変数間にも、しばしば重回帰分析の結果を誤らせる原因となる多重共線性は検出されなかった（Quinn & Keough 2002）。

## 結果と考察

### 1. アオサギの繁殖活動が林床植物のバイオマスと種多様性に及ぼす影響

アオサギの営巣密度（巣数/100 m<sup>2</sup>）は、調査を開始した2001年が最も高く

(図 3 ;  $17.4 \pm 2.54$ , 平均値 $\pm$ 標準誤差)、その後 2002 年 ( $4.2 \pm 1.96$ )、2003 年 ( $3.6 \pm 2.20$ ) と減少し、2004 年以降は全く営巣が見られなかった。

林床植物のバイオマス (g 乾重/m<sup>2</sup>) は、アオサギの営巣密度の高かった 2001 年には、アオサギの営巣のあるコロニー内では、営巣のないコロニー外に比べて少なく (図 3 ; コロニー内 ;  $17.2 \pm 1.90$ , コロニー外 ;  $108.8 \pm 12.05$ )、両調査地間の差は、実に 6.3 倍に及んでいた。その後、アオサギの営巣密度が低下するにしたがって、両調査地間での林床植物のバイオマスの差は小さくなり、営巣が途絶えて 2 年目の 2005 年には、コロニー内・外の差は逆転した (図 3 ; コロニー内 ;  $194.9 \pm 37.10$ , コロニー外 ;  $147.7 \pm 17.87$ )。

林床植物の種多様性 (種数/m<sup>2</sup>) は、アオサギの営巣の見られた 2001 年~2003 年にかけては、コロニー内では、コロニー外に比べて少なく (図 4, 補足 1)、両調査地間の差は、およそ 2 倍であった。その後、アオサギの営巣が途絶えた 2004 年以降、両調査地間での種数の差は小さくなった (図 4, 補足 2)。林床へ落下したフンの量が最も多かった 2001 年には、アオサギのコロニーの内外における林床植物の種多様性の類似性とフンの量の非類似度は、有意な負の相関を持っていた (図 5 空間変異性 ; Kendall の順位相関,  $r = -0.698$ )。つまり、フンの量が同程度である場所ほど共通の植物種が出現する、すなわちコロニーの内外では種組成が大きく異なることがわかった (詳しい種組成は補足 1 の表を参照)。一方で、アオサギの営巣が途絶える前後では、アオサギの繁殖の影響を受けると思われるコロニー内での林床植物の種多様性の類似性の年変化とフンの量の年変化の非類似度の間には、有意な相関は認められなかった (図 5 時間変異性 ; Kendall の順位相関,  $r = -0.173$ )。つまり、アオサギの営巣が途絶えた後、フンの量が減少しても、コロニー内の林床植物の種組成は大きく変化しないことがわかった (詳しい種組成は補足 1, 2 の表を参照)。

これらのことから、アオサギの繁殖活動は、林床植物のバイオマスを減少させる方向に働き（図3）、その際、あわせて林床植物の種数を減少させ（図4）、種組成も変化させることがわかった（図5）。一方で、アオサギが営巣を放棄した後は、逆に林床植物のバイオマスを増加させるが（図3）、種数は数年後もなかなか回復せず（図4）、種組成もコロニーの周辺部とは異なっていた（図5）。このように、アオサギの営巣活動は、バイオマスに対しては正と負という相反する作用を持ち、種数に対しては営巣を放棄した数年後まで負の作用を持つことが明らかとなったが、その原因は定かではない。本研究において、アオサギの営巣期間にコロニー内で植物のバイオマスや種数が少なかった理由のひとつに、フンが葉に付着することで光合成を阻害することや、フンが土壌を介して影響した可能性（Ishida 2002）が考えられるだろう。本研究の結果とは対照的に、Mun（1997）はアオサギを含むサギ類の混合コロニーで行った調査から、営巣の行われているコロニー内においても林床植物のバイオマスが増加していたことを報告している。この増加について Mun（1997）は、サギ類のフンが土壌中の栄養塩量を増加させた結果だろうと述べている。本調査地においても、コロニー内では、コロニー外に比べて土壌中の栄養塩濃度が著しく高いことが確認されている（上野 未発表データ）。したがって、両研究間での植物への影響の違いが生じた理由が、いったい何に起因するものかは、現時点では情報が少ないために不明である。しかしながら、コロニー内における林床植物のバイオマスや種数の変化は、上記で挙げた土壌中の栄養塩量のみによって説明されるものではなく、その他、フンの影響を変化させると考えられる要因、例えばフンの量や、植物各種のフンに対する抵抗性の違い、気候帯（気温、降水量）、土壌の特性（栄養塩の組成、酸性 vs. アルカリ性、など）の影響を受けて変化していると考えられる。今後は、これらの要因についても詳細に調査を行うことが重

要であるだろう。

## 2. アオサギの営巣木の選好性とその要因

アオサギの営巣密度が増加した2002年から2003年にかけては、アオサギによるカラマツへの営巣の有無は、カラマツの樹高と巣の孤立度、前年の巣の有無を含むモデルによって、もっとも良く説明された（図6； $P < 0.0001$ ， $AIC = -835.100$ ， $n = 844$ ）。また予測変数の係数の値から、古巣があり、かつ樹高が高く、周辺の前年からの古巣から孤立していない木ほど、アオサギの営巣確率が高いことが明らかとなった（図6）。

アオサギの営巣密度が減少した2003年から2004年にかけては、アオサギによるカラマツへの営巣の有無は、カラマツの樹高と樹径、前年の巣の有無を含むモデルによって、もっとも良く説明された（図7； $P < 0.0001$ ， $AIC = -835.816$ ， $n = 844$ ）。また予測変数の係数の値から、古巣があり、かつ樹高が高く、太い木ほど、アオサギの営巣確率が高いことが明らかとなった（図7）。

これらのことから、いずれの年においてもアオサギの営巣場所選択には、営巣場所の物理的な構造（高さ、太さ）に加え、前年の巣の有無あるいは周辺の前年からの古巣の存在が重要であることが明らかとなった。このような前年の巣の存在を繁殖場所選択の指標とする鳥の例は、他にもいくつかの鳥で知られている（藤田 2002）。したがってアオサギの営巣木の選好性には、空間的な自己相関、つまり、アオサギが一度営巣を始めると、営巣木とその周辺の木では翌年の営巣確率が高まり、結果的に狭い範囲で、長期間、営巣が継続するという特徴があると予想される。

### 3. アオサギが樹木の成長量に及ぼす影響

アオサギの営巣は、樹木の成長に対して、樹冠部での繁殖活動の影響の指標として考えていた巣の大きさではなく、林床部へのフンの落下量の指標とした周辺の巣の密度が有意に樹木の肥大成長率を減少させていた (図 8 ;  $P=0.0010$ ,  $n=146$ )。またアオサギの繁殖の影響だけでなく、樹径そのものが樹木の肥大成長率を有意に増加させていた (図 8 ;  $P<0.001$ ,  $AIC=-835.816$ ,  $n=844$ )。

アオサギの繁殖活動は、枝葉を折り取るといった直接的な影響ではなく、林床に落とすフンを介して間接的に樹木の成長を阻害することが明らかとなったが、その理由には、いくつか考えられる。アオサギと同じく樹上で営巣するカワウのコロニーの場合は、カワウは枝葉を折り取ることによって上層木に対しては直接的に成長を阻害あるいは枯死させる一方で、林床の樹木の実生や陽樹に対しては、葉に付着したフンが光合成や呼吸を阻害することで結果的に枯死させることが明らかとなっている (Ishida 1997, 2002; 亀田 2001)。本研究において、樹木の折り取りの効果が検出されなかったのは、アオサギとカワウの巣材の利用様式の違いによって説明されるかもしれない。前者は、生枝を巣材として利用することはほとんどない (上野 個人的観察データ) のに対し、後者は頻繁に巣の周りの生枝を利用する (Ishida 1997)。このような両者の特性の違いが、樹木への直接的な負の影響の強さを決めているかもしれない。他方、サギ類やウ類のフンが、土壌を介して間接的に樹木の成長量に影響については未だ不明な点が多い。これまでにフンによる土壌中の栄養塩量の増加とそれに伴う栄養塩要素の構成比の変化が、樹木の栄養塩吸収機構に悪影響を及ぼす (例: 窒素過多) ことや、この栄養塩要素の構成比の変化が土壌中の重金属の析出や pH 値の変化を引き起こすことで、樹木の成長を阻害するといった可能性が指

摘されている (Ishida 2002)。しかしながら、これまでにサギ類やウ類が樹木の成長に及ぼす影響について調べられた例が極めて少ないために、残念ながら、そのプロセスが解明されるまでには至っていない。

#### 4. 結論

アオサギの営巣場所選択は、営巣場所の物理的な構造の特性に依存して決まるだけでなく、古巣の存在が営巣を促していることが明らかとなった。アオサギが営巣した木とその周りにある非営巣木は、アオサギのフンの影響を受け、成長が阻害されていた。これらのことからアオサギの営巣は、特定の樹木に営巣を続けることで、特定の樹木の成長や生残に影響を及ぼし、結果として、一定期間後に営巣木を変えることで、結果的に森林の動態（更新）に影響を及ぼしている可能性が示唆される。さらにアオサギの繁殖活動は、繁殖コロニー内の林床植物の現存量（バイオマス）や種数を減少させていたが、営巣が無くなった後には逆に林床植物の現存量を増加させていた。このようなアオサギによる樹木や林床植物への影響は、これらを餌や棲み家として利用する生物（例えば、植食性の昆虫、森林性の鳥類や哺乳類）にも影響を及ぼしているかもしれない。今後は、これらアオサギによる森林への影響が、どの程度の範囲にまで及んでいるのか？また、どの程度の時間スケールにわたって影響が継続しているのかを明らかにし、それらが森林の生物に及ぼす影響を明らかにしていくことが必要であるだろう。

#### 引用文献

安藤義範 (1993) サギ類 6 種のコロニー内における営巣場所選択. 日本鳥学会誌 41: 29-38.

- 藤田剛 (2002) 鳥類の営巣様式の様多様性. 『これからの鳥類学』(山岸哲・樋口広芳 編) pp.143-161. 裳華房.
- Hancock J & Kushlan J (1984) *The Herons Handbook*. Croom Helm, London & Sydney.
- Hanski I (1999) *Metapopulation Ecology*. Oxford University Press, New York.
- 堀正和, 長谷川夏樹 (2005) 沿岸域における水鳥類のベントス採餌量推定. 日本ベントス学会誌 60:12-22.
- Ishida A (1997) Seed germination and seedling survival in a colony of the common cormorant, *Phalacrocorax carbo*. *Ecol Res* 12: 249-256.
- Ishida A (2002) *Kawau no koronii ya syuudannegra niyuru sinrinseitaikei heno eikyo* (A review of studies on effect of the Great Cormorant (*Phalacrocorax carbo hanedae*) colonies and roost on forest ecosystem). *Jpn J Ornitholo* 51: 29-36 (in Japanese with English synopsis).
- 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.
- Krebs CJ (2001) *Ecology*. 5<sup>th</sup> ed. Benjamin Cummings, San Francisco, California.
- Lowton JH (1994) What do species do in ecosystems. *OIKOS* 71: 367-374.
- Mun HT (1997) Effects of colony nesting of *Ardea cinerea* and *Egretta alba modesta* on soil properties and herb layer composition in a *Pinus densiflora* forest. *Plant and Soil* 197: 55-59.
- Quinn GP & Keough MJ (2002) *Experimental Design and Data Analysis for Biologists*. Cambridge University Press, Cambridge.
- 澁谷千尋, 上野裕介, 佐々木玲子 (2004) 標茶町塘路におけるアオサギコロニーの営巣環境. 標茶町郷土資料館報告 16: 39-48.
- Sokal RR & Rohlf FJ (1995) *Biometry: The principles and Practice of statistics in*

*Biological Research*. 3rd ed. Freeman, New York.

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.

Wright JP, Flecker AS & Jones CG (2003) Local vs. landscape controls on plant species  
richness in beaver meadows. *Ecology* 84: 3162-3173.

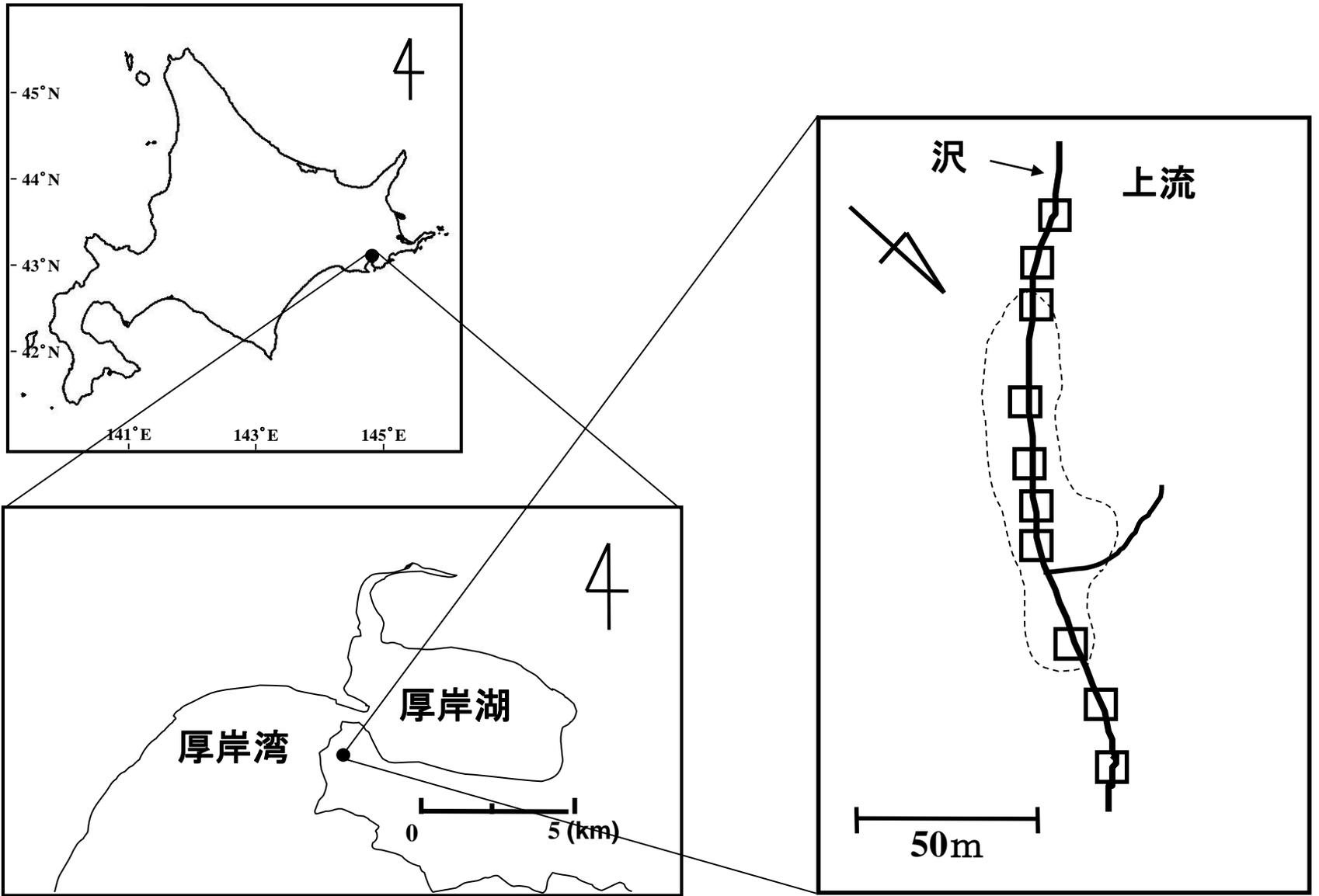


図1. 厚岸町愛冠にある繁殖コロニー（破線部）と各調査地点

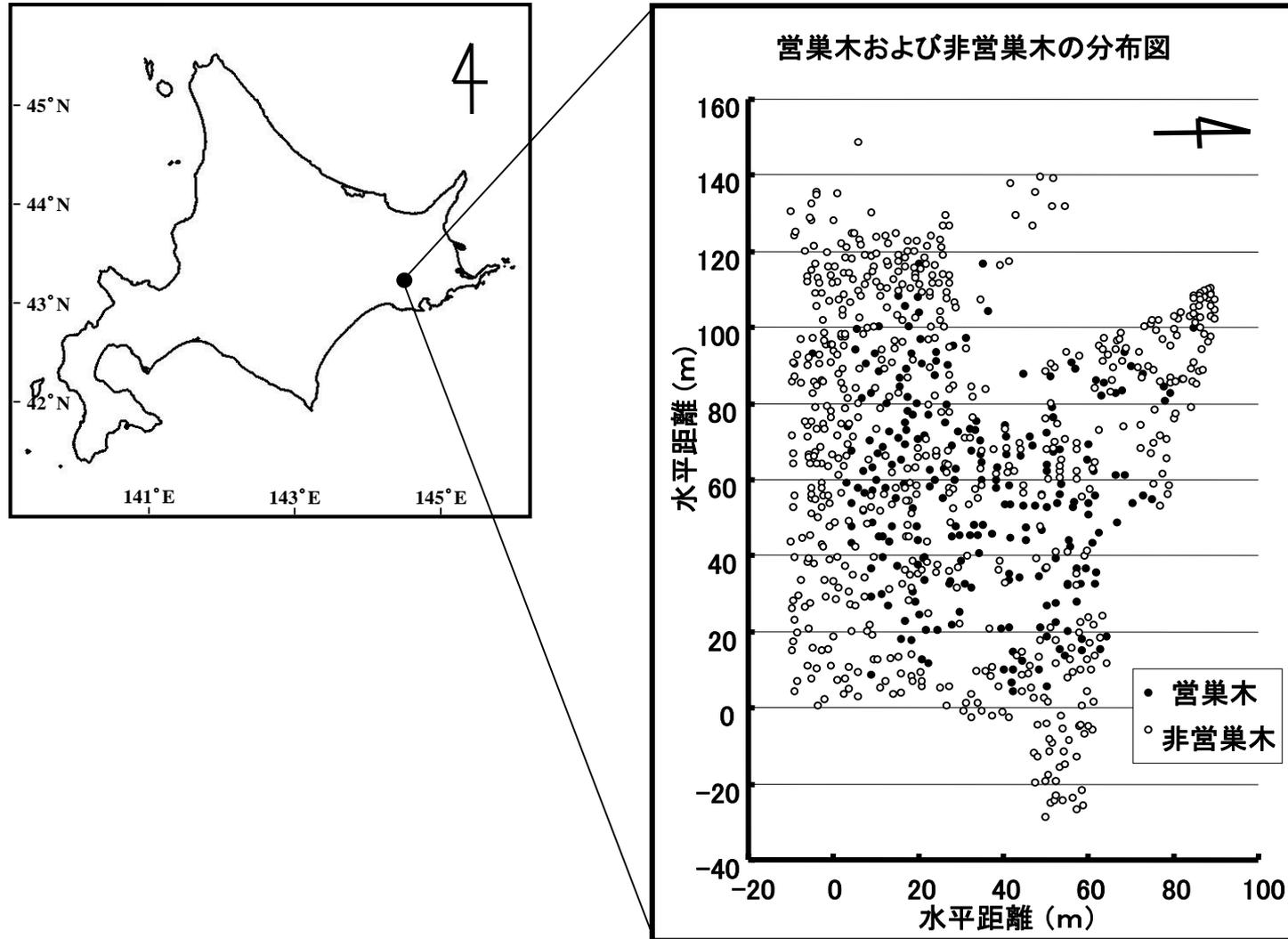


図2. 標茶町塘路湖畔のカラマツ林にあるアオサギの繁殖コロニー内の2003年の営巣木と非営巣木の分布パターン

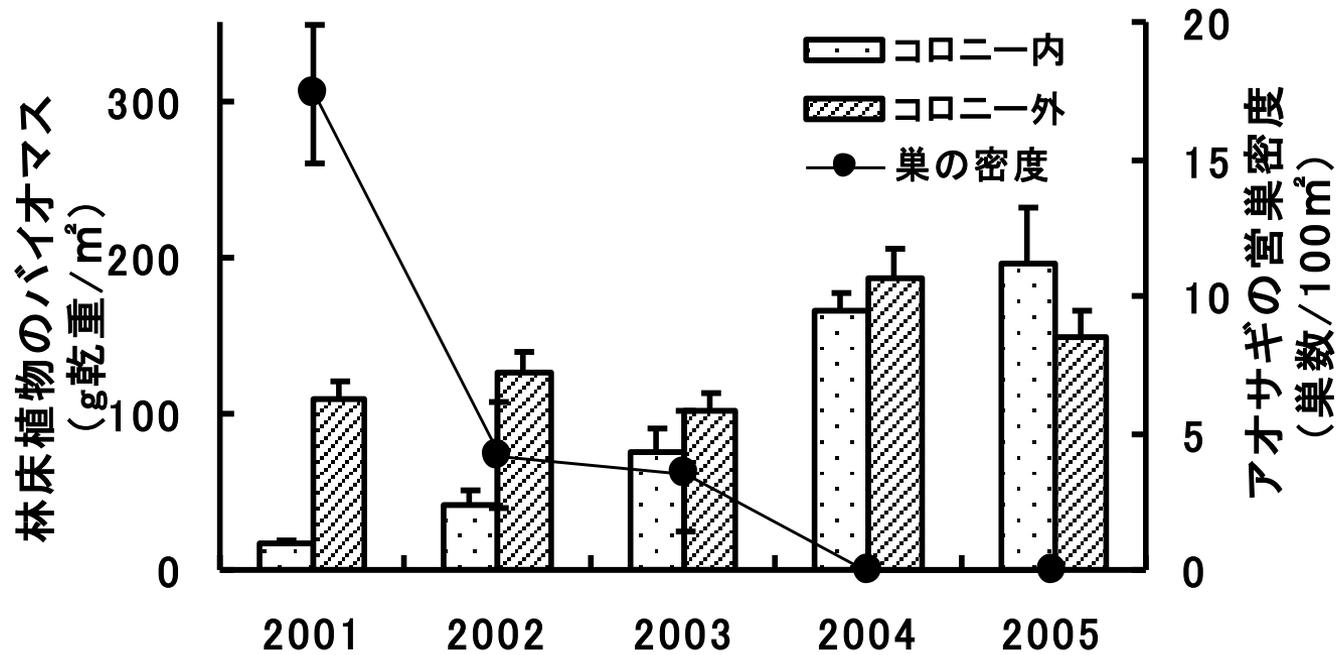


図3. アオサギの営巣密度とコロニー内およびコロニー外における林床植物のバイオマスの年変化の関係（誤差線は、平均値±標準誤差）

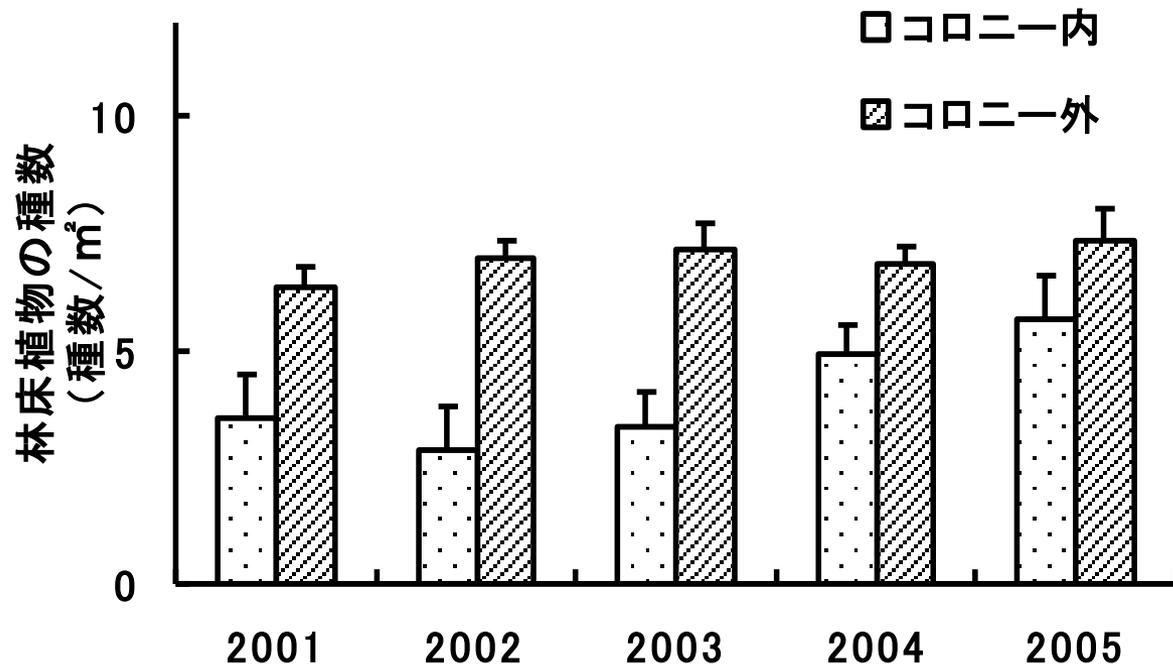


図4. アオサギのコロニー内およびコロニー外における林床植物の種数の年変化の関係（誤差線は、平均値±標準誤差）

(Kendall の順位相関分析)

	植物の出現種の類似度	
	空間変異性	時間変異性
排泄物の供給量の非類似度	-0.698*	-0.173 $n.s.$

\*: Significant (有意性はJackknife法により判定),  $n.s.$ : Not Significant

図5. 林床植物の出現種の類似度とアオサギの排泄物の供給量の非類似度の関係  
(空間変異性 ; 2001年におけるコロニー内外における関係,  
時間変異性 ; 2001から2005年のコロニー内における関係性の年変化)

選択されたモデル	対数尤度	尤度比	P 値	AIC
$\beta_0 + \beta_1(\text{樹高})_i + \beta_4(\text{巢} \cdot \text{孤})_i + \beta_5(\text{巢} \cdot \text{有無})_i$	-263.729	465.177	<0.0001	-835.100
$\beta_0 + \beta_1(\text{樹高})_i + \beta_2(\text{樹径})_i + \beta_4(\text{巢} \cdot \text{孤})_i + \beta_5(\text{巢} \cdot \text{有無})_i$	-262.281	468.073	<0.0001	-835.996
$\beta_0 + \beta_1(\text{樹高})_i + \beta_2(\text{樹径})_i + \beta_3(\text{樹} \cdot \text{孤})_i + \beta_4(\text{巢} \cdot \text{孤})_i + \beta_4(\text{巢} \cdot \text{有無})_i$	-262.279	468.078	<0.0001	-834.000

選択された変数	係数 ( $\beta$ )	標準誤差	$\chi^2$	P 値
定数	-14.487	1.613	80.719	<0.0001
樹高	0.586	0.073	64.067	<0.0001
周囲の古巢から孤立度	3.925	0.941	17.418	<0.0001
古巢の有無	3.268	0.271	145.953	<0.0001

図6. 2002年から2003年にかけて、アオサギの営巣場所選択に及していた要因（ロジスティック重回帰分析， $n=844$ ）

選択されたモデル	対数尤度	尤度比	P 値	AIC
$\beta_0 + \beta_1(\text{樹高})_i + \beta_2(\text{樹径})_i + \beta_5(\text{巢・有無})_i$	-230.541	424.067	<0.0001	-835.816
$\beta_0 + \beta_2(\text{樹径})_i + \beta_4(\text{巢・孤})_i + \beta_5(\text{巢・有無})_i$	-230.561	424.026	<0.0001	-835.776
$\beta_0 + \beta_2(\text{樹径})_i + \beta_4(\text{巢・有無})_i$	-232.085	420.978	<0.0001	-834.728

選択された変数	係数 ( $\beta$ )	標準誤差	$\chi^2$	P 値
定数	-7.367	1.508	23.860	<0.0001
樹高	0.130	0.079	2.753	0.0971
樹径	0.062	0.023	7.668	0.0056
古巢の有無	3.601	0.270	177.278	<0.0001

図 7. 2003年から2004年にかけて、アオサギの営巣場所選択に及していた要因（ロジスティック重回帰分析， $n=844$ ）

	独立変数	標準回帰係数	P値	R <sup>2</sup>
アオサギ以外の 影響の指標	樹径（胸高直径）	0.452	<0.0001	0.365
	周囲10mの樹木の密度	0.014	0.8638	
アオサギの 影響の指標	巣の大きさ・・・樹冠部での 影響の指標	0.031	0.7264	
	周囲10mの巣の密度・・・林床部への フンの落下量の指標	-0.339	0.0010	

図8. アオサギの営巣活動と樹木の成長量の関係：樹木の肥大成長率におよぼすアオサギ以外の影響とアオサギの営巣が及ぼす影響（重回帰分析， $n=146$ ）

補足 1.

北海道厚岸町での2001年のアオサギのコロニー内外における出現種 (/ 3 m<sup>2</sup>) のリスト

地点	内	内	内	内	内	外	外	外	外	外
クマイザザ		+						+	+	+
オシダ	+				+	+			+	+
シダA					+	+	+	+	+	+
シダB						+	+	+	+	+
アキカラマツ						+	+	+		+
アキノキリンソウ										
エゾイラクサ	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
エゾカラマツ					+	+	+		+	+
エンレイソウ	+									
オオウバユリ							+			
オオナルコユリ										
オククルマムグラ	+			+				+		
カニコウモリ									+	
キツリフネソウ	+				+	+	+	+	+	+
コンロンソウ						+	+	+	+	
サクラソウ	+									
サラシナショウマ	+			+			+	+	+	
チシマネコノメソウ	+									+
ドクゼリ										
エゾトリカブト	+						+			+
ナギナタコウジュ										
ニリンソウ									+	
ネコノメソウ					+	+	+		+	
バイケイソウ					+					
ヒメイチゲ						+	+			
ミゾソバ										
ミツバ							+			
ミヤマニガウリ	+		+			+	+	+		
ヤマブキショウマ	+									
ユキノシタ	+				+				+	
単子葉類A	+				+					
合計種数	13	2	2	3	9	11	14	10	13	10

補足 2.

北海道厚岸町での2005年のアオサギコロニー内外における出現種 (/ 3 m<sup>2</sup>) のリスト

地点	内	内	内	内	内	外	外	外	外	外
クマイザザ								+	+	+
オシダ	+						+		+	
シダA	+			+	+	+	+	+	+	+
シダB							+	+		+
アキカラマツ					+			+		+
アキノキリンソウ	+									
エゾイラクサ	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
エゾカラマツ										
エンレイソウ										
オオウバユリ										
オオナルコユリ							+			
オククルマムグラ				+						+
カニコウモリ	+	+		+	+				+	
キツリフネソウ	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
コンロンソウ	+		+	+		+	+			
サクラソウ							+			
サラシナショウマ	+					+	+		+	
チシマネコノメソウ	+				+		+	+		+
ドクゼリ		+	+	+	+	+		+		+
エゾトリカブト	+						+		+	+
ナギナタコウジュ		+	+							
ニリンソウ										
ネコノメソウ	+					+	+	+		+
バイケイソウ										
ヒメイチゲ										
ミゾソバ			+					+		
ミツバ						+				
ミヤマニガウリ		+	+	+	+	+	+			
ヤマブキショウマ										
ユキノシタ	+				+	+	+	+	+	+
単子葉類A					+					
合計種数	13	6	7	8	10	10	14	11	9	13