

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—

Effects of inhabitation of the common cormorant (*Phalacrocorax carbo* Kuroda) on forest ecosystems - a basic study for conservation and management of the habitat

石田 朗
Akira ISHIDA

目 次

第1章 序 論		第6章 カワウ生息地における樹木幼齢個体群の生育特性	
1-1. 本研究の意義	77	6-1. はじめに	94
1-2. 水鳥の生息地における植生の研究	77	6-2. 方 法	95
1-3. 本研究の目的と内容	78	6-2-1. 調査地	
第2章 調査地および調査項目		6-2-2. 種子の発芽および実生の生存に関する実験	
2-1. 調査地	78	6-2-3. 環境条件の測定	
2-1-1. 滋賀県東浅井郡びわ町竹生島		6-2-4. 糞の付着様式の違いによる実生の生存実験	
2-1-2. 滋賀県近江八幡市伊崎		6-3. 結 果	96
2-1-3. 愛知県知多郡美浜町鶴の山		6-3-1. 種子の発芽率と状態	
2-2. 調査項目	79	6-3-2. 実生および幼樹の生存	
第3章 カワウ生息地における森林の変化		6-3-3. 糞の付着した実生の生存と状態	
3-1. はじめに	79	6-4. 考 察	97
3-2. 方法	80	6-4-1. カワウ生息地における種子の発芽	
3-2-1. ベルトトランセクト調査		6-4-2. カワウ生息地における実生および幼樹の生存	
3-2-2. 方形区調査		第7章 カワウの巣材採集行動が森林に与える影響	
3-3. 結 果	81	7-1. はじめに	98
3-3-1. 階層別の被覆度と営巣数		7-2. 方 法	99
3-3-2. 樹木の衰弱状態		7-2-1. 調査地	
3-3-3. 森林の空間構造		7-2-2. 巣材の採集時期および採集地点の調査	
3-3-4. 森林の樹種構成		7-2-3. つがいごとの造巣活動調査	
3-4. 考 察	84	7-2-4. 巣および巣材の測定	
3-4-1. カワウ生息地における森林の空間構造と樹種構成の変化		7-2-5. 一定の地域内に運び込まれる巣材の調査	
3-4-2. カワウ生息地における森林の遷移速度		7-3. 結 果	100
第4章 カワウの樹上活動が森林に与える影響		7-3-1. 巣材集めの時期と採集地点	
4-1. はじめに	85	7-3-2. つがいの造巣活動	
4-2. 方法	86	7-3-3. 巣および巣材の特性	
4-2-1. 調査地とリター量の測定		7-3-4. 一定の地域内に運び込まれる巣材	
4-2-2. 植生およびカワウの生息状況調査		7-4. 考 察	103
4-3. 結 果	86	7-4-1. カワウの巣材採集様式	
4-3-1. 調査林分の概況とカワウの利用状況		7-4-2. カワウに利用される巣材の種類	
4-3-2. リターフォールの種類		7-4-3. カワウに利用される巣材のサイズと1巣あたりの数	
4-3-3. 年間リターフォール量		7-4-4. カワウの巣材採集行動が森林に与える影響	
4-3-4. リターフォール量の季節変化		第8章 総合考察	
4-3-5. 葉(芽)つき枝のリターフォール量		8-1. カワウ生息地におけるカワウ・植物・土壌の相互作用	105
4-4. 考 察	89	8-1-1. カワウ生息地におけるカワウと植物の関係	
4-4-1. カワウによる枝葉の折り取り		8-1-2. カワウ生息地におけるカワウと土壌の関係	
4-4-2. カワウ生息地における糞の飛散		8-1-3. カワウ生息地における土壌と植物の関係	
4-4-3. カワウ生息地におけるリターフォールの特性		8-2. カワウ生息地における森林の動態	107
第5章 カワウ生息地における土壌の性質		8-2-1. カワウによる植物間相互作用への影響	
5-1. はじめに	91	8-2-2. カワウ生息地における植生とカワウの営巣数の変化	
5-2. 方法	91	8-3. カワウ生息地の維持・管理への提言	108
5-3. 結 果	92	8-3-1. カワウ生息地における植生変化への認識	
5-3-1. 土壌断面		8-3-2. カワウ生息地の確保の必要性	
5-3-2. 総炭素含有量, 総窒素含有量		8-3-3. 分散するカワウ個体群への対応	
5-3-3. 土壌 pH		8-3-4. カワウ生息地の植生保全	
5-3-4. 土壌含水比		謝 辞	110
5-4. 考 察	93	引用文献	111
5-4-1. カワウ生息地における土壌の性質の変化		摘 要	112
5-4-2. カワウ生息地における土壌の変性が植物に与える影響		Summary	114
		写 真	117

石田 朗: 名古屋大学農学部 森林保護学研究室 (現: 農林水産省農業研究センター 鳥害研究室)

(受理: 1997年10月27日)

Akira ISHIDA: Laboratory of Forest Protection, School of Agricultural Sciences, Nagoya University, Nagoya 464-8601, Japan.

(Present address: Applied Ornithology Laboratory, National Agriculture Research Center, Tsukuba 305-8666, Japan)

第1章 序論

1-1. 本研究の意義

カワウ (*Phalacrocorax carbo* Kuroda) は全長約 80 cm の大型の水鳥 (写真 1-1) で、世界に約 30 種いるペリカン目ウ科の一種である (Harrison 1987)。本種は、広くアジア、ヨーロッパ、アフリカ、オセアニアの各地と北アメリカ北東海岸に分布し、海岸部から内陸の河川・湖沼などの水辺に生息している (福田 1995)。日本では、主として内湾、河口、池などで餌を採り、外洋に出ていくことはまれである (清棲 1979)。近縁種はウミウやヒメウがいるが、それらは沿岸部に生息している。多くの水鳥は、コロニー (集団繁殖地) やねぐらを形成する習性を持っており、カワウもその中のひとつである。カワウは通常、小枝や草などを用いて樹上に巣をつくるが、地上につくることもある。

日本のカワウはかつて本州以南の各地に分布していたと考えられている (福田 1995) が、1960 年代までにその個体数は約 3,000 羽まで減少した。その主要な原因としては、カワウが採食や営巣などの活動を行っていた水辺の汚染や開発のほか、各地のコロニーで人による積極的な追い出しがあったことも挙げられている (福田 1995)。しかしながら、その後個体数は徐々に増加し、1979 年の調査では約 10,000 羽に回復している (日本野鳥の会 1980)。増加傾向はその後も続いており、正確な調査は行われていないものの、断片的な記録を総括すると、現在その個体数は 30,000 羽を越えているのではないかと推察されている (福田 1995)。

個体数の増加に伴って、一時は数ヶ所にまで減少したコロニーの数もまた増加してきた。現在では、約 30ヶ所のコロニーが確認されている (福田 1995; 木村・木村 1996)。このような状況のもと、カワウと人間との間に生じたいくつかの問題が大きく取り上げられるようになってきた。その一つに、コロニーやねぐらで樹木や付近の下層植生が衰弱・枯死するという問題がある。和歌山県の神島は、豊かな動・植物相を有し、島全体が国の天念記念物に指定されているが、近年多くのカワウが冬季にこの島をねぐらにするようになり、島の植生が大きく衰退しつつある (吉田ら 1993)。また、滋賀県の竹生島でもカワウのコロニーが形成されたために、同様の問題が起こっている (須川 1993)。そのほかにも、用材やチップとして利用されていた林地にコロニーが拡大したケース、都市公園や庭園にカワウが営巣したケースなど、樹木の衰弱・枯死が問題視されるケースは、カワウがコロニーやねぐらを形成した多くの場所で起こっている (石田 1993a)。このような問題への対応を探るうえで、カワウの生息地で起こる樹木の衰弱の仕組みやカワウの活動が森林生態系に及ぼす影響を明らかにすることは重要である。本研究は、従来行われてきたような被害調査の研究から脱却し、より科学的な手法によって、カワウと植物、およびその周辺環境との相互作用を明らかにすることに重点を置いたものである。したがってここで得られた知見は、これまでにほとんど研究がなされていないサギ

類、トキ類、コウノトリ類など森林にコロニーを形成して繁殖する様々な鳥類の生息環境を考える上での基礎的資料となり得るものであり、カワウのケースで必要とされる生息地の維持・管理システムの構築のみならず、同様の生活様式を持つ希少鳥類の生息地保全といった課題にも多くの示唆を与えるものと思われる。

1-2. 水鳥の生息地における植生の研究

世界には、近年絶滅したものを含めて約 9,000 種の鳥類が確認されている (山階 1986)。これらのうち、ミズナギドリ目、ペリカン目、コウノトリ目など、約 10% がカワウと同様にコロニーを形成して繁殖する (Gill 1990)。

これまでに多くの研究者が、海鳥類のコロニーに成立し、付近の植生とはきわめて異なった様相を呈する特徴的な植生について注目してきた。これらの研究は、海鳥類のコロニーと植生との関連の捉え方で大きく 2 つに分けられる。一つは、海鳥類のコロニーが形成されることによって、植生が衰退するという捉え方である (Russell 1940; Gronlie 1948; Gillham 1956)。このタイプの研究の多くは、主としてコロニーにおける植物群落の種構成の変化を扱っており、これらの変化と海鳥類による植生への作用との関連を直接示そうとする試みは少ない。もう一方は、海鳥類が栄養素供給者としての役割を果たし、コロニー周辺だけに特徴的な植生が成立できるという捉え方である。Smith (1978) は、海鳥のコロニーでは糞が供給されることにより巣周辺の土壤中に窒素やリンの含有量が増加し、植物の成長が良くなることを指摘した。Mizutani and Wada (1988) も、カモメやペンギンのコロニー内の植生は糞によって供給される窒素に依存して成立していることを示した。これらの研究において共通するのは、海鳥のコロニーにおける特徴的な植生は、主として海鳥の糞の供給による土壤の富栄養化を通じて起こるという考え方である。

これに対し、糞以外にも水鳥の様々な活動が植生に影響を及ぼし得ることを示す研究も見られる。Ishizuka (1966) はカモメのコロニーにおける植生への影響として、踏みつけ、巣材採集時の引きちぎり、体表付着による種子の分散を挙げている。また、Sobey and Kenworthy (1979) は、カモメのコロニーにおける直接観察から、なわばり争い時の攪乱も植物群落の種構成や分布に大きく影響することを明らかにした。

海鳥類のコロニーにおける草本群落の植生とそれに関わる海鳥の活動が研究テーマとして頻繁に取り上げられてきたのに対し、林地に集団で営巣する水鳥のコロニーにおける植生に関する研究例は非常に少ない。林床に巣穴を掘って繁殖するオオミズナギドリ (*Calonectris leucomelas* Temminck) による植生への攪乱を詳細に検討した前迫 (1985) と Maesako (1991) の研究や、サギのコロニーで周囲の土壤の窒素やリンが増加し、植生が衰退することを報告した Baxter and Fairweather (1994) の研究などが散見されるだけである。

カワウのコロニーに関しては、個体数が減少し絶滅が心配されていた時期には生息地保全の観点から、また、個体数が増加しコロニーにおける森林衰退が問題にされるようになったここ10年間では生息地の維持管理の観点から、しばしば植生や土壌の調査が行われている(小山田1986; 日本鳥類保護連盟1988)。しかし、これらの報告も記載的性格が強く、海鳥のコロニーにおける研究のように鳥の活動と植生との相互関係を明らかにするためには、まだ多くの不明な部分が残されている。したがって、これまでに得られている断片的な知見を普遍的な生態系保全・管理体系の構築につなげていくためにも、野外調査と野外実験を併用した総合的な研究が望まれる。

1-3. 本研究の目的と内容

本研究の目的は、1-1で述べたカワウ生息地(コロニーおよびねぐら)における樹木の衰弱・枯死に関する問題への対応にあたって、カワウの生息による周辺環境への影響に関してより深い理解をもって臨むための科学的知見を得ることにある。カモメなどの海鳥のコロニーにおける植生は、一般的にライフサイクルが短い草本類によって構成されている。そのために、鳥類の生息による植生への影響は、種組成および生育個体数に顕著に現れると考えられる。一方で、カワウのコロニーやねぐらは、草地と比較して、多様な種組成・空間構造を持った林地に形成されることが多い。このため、カワウの植物体に及ぼす影響の内容や程度、あるいはそれに対する植物体の反応は、植物の種類や生育段階によって大きく異なるものと考えられる。さらに、カワウの生息による影響は、土壌のような物理的環境要因や植物間の相互関係などの生物的環境要因にも作用し、それらすべてが複雑に作用し合いながら、森林の維持や更新の様式を決定していくものと考えられる。したがって、カワウ生息地における森林の動態を明らかにするためには、森林全体の様相の変化だけでなく、そのような森林を構成しているカワウ・植物・土壌の間の相互作用をひとつひとつ検証していくことも必要である。

本研究における具体的な研究内容と本論文の構成は、以下のとおりである。

まず、カワウがコロニーを形成した森林の変化を、樹種構成および林分構造に着目して解析した(第3章)。一方で、このような森林の変化を引き起こすと考えられる個々の要因については、樹上活動の際の物理的な枝葉の折り取りと糞の飛散による影響を第4章で、巣材集めによる植物体の折り取りや持ち去りの影響を第7章で検討し、その質的・量的特性をとらえようと試みた。また、糞の飛散によってコロニー内の土壌の性質がどのように変化するのか(第5章)、糞の葉への付着や土壌への飛散を通じて種子の発芽、実生・幼樹の生存がどのような影響を受けるのか(第6章)を調査、実験により明らかにし、カワウの生息がもたらす物理的環境要因や生物的環境要因への作用について検討を行った。最後に、これらの結果にもとづき、カワウによる

樹木をはじめとした森林環境への影響を整理し、さらにカワウ生息地における樹木の衰弱問題に対する対応について提言した(第8章)。

第2章 調査地および調査項目

2-1. 調査地

本研究において、調査を行った3ヶ所のカワウ生息地の概要を以下に示す。

2-1-1. 滋賀県東浅井郡びわ町竹生島

竹生島は、琵琶湖の北部に位置する周囲約2 km、面積約0.14 km²の島である(北緯35°25′, 東経136°09′, 図2-1)。約20 km南東の彦根地方気象台における年平均気温および年降水量は、それぞれ14.1°Cと1653 mmである(国立天文台1991)。主要構成樹種は、タブノキ(*Persea thunbergii* Sieb. et Zucc.) およびスダジイ(*Castanopsis cuspidata* Schottky var. *sieboldii* Nakai) であり(写真2-1)、一部にスギ(*Cryptomeria japonica* D. Don) とヒノキ(*Chamaecyparis obtusa* Sieb. et Zucc.) の植林地がある(写真2-2)。土壌は適潤性および乾性森林褐色土に分類されている(国土庁1975)。

本島でのカワウの営巣は、島の北東斜面に5巣が1982年に確認されたのがはじめてである(須川1990)。その後、営巣地域は拡大し、現在(1996年5月)では島の南東部の斜面を除いたほぼ全域に広がっている。斜面の下部では、カ

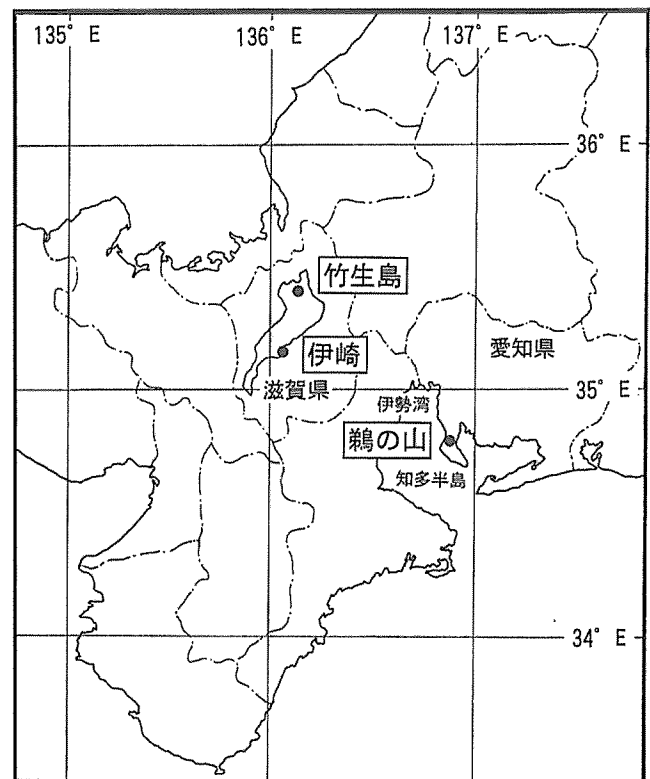


図2-1. 調査地

ワウの営巣密度は低く、サギ類が営巣している。

2-1-2. 滋賀県近江八幡市伊崎

伊崎は、竹生島から南に約 25 km 離れた、琵琶湖の南東部に位置する小さな半島である(北緯 35°12′, 東経 136°05′, 図 2-1)。主要構成樹種は、スダジイで、ヒノキの大径木も混在する(菅沼 1972; 写真 2-3, 写真 2-4)。土壌は赤色土に分類されている(国土庁 1975)。この地域のカワウの営巣は、1988 年にはじめて発見された(須川 1991)。コロニー内では、アオサギ(*Ardea cinerea* Clark)も繁殖している。

2-1-3. 愛知県知多郡美浜町鵜の山

鵜の山は、知多半島の中央部に位置する丘陵地帯である(北緯 34°48′, 東経 136°52′, 図 2-1)。約 7 km 南方の名古屋地方気象台の南知多地域気象観測所における年平均気温、年降水量は、それぞれ 14.5°C と 1464 mm である(日本鳥類保護連盟 1988)。林の主要構成樹種は、コナラ(*Quercus serrata* Thunb.), ウバメガシ(*Quercus phillyraeoides* A. Gray), ハンノキ(*Alnus japonica* Steud.), ヒサカキ(*Eurya japonica* Thunb.) などである(石田 1991)。

鵜の池東岸には、江戸時代からカワウのコロニーが存在していたが(佐藤 1989)、伊勢湾台風による営巣木の倒壊のため、1965 年以降に生息地が東方の丘陵地帯である坊の奥に移行した。分布はその後拡大し、1980 年からは菅刈池周

辺に、1990 年からはふたたび鵜の池の東西兩岸周囲(写真 2-5)に、1993 年からは菅刈池周囲にサブコロニーが形成されて現在に至っている(佐藤ら 1994)。この地域の大部分は、谷間が水田、尾根部がミカン畑に利用されており、それ以外の雑木林がカワウの生息場所になっている(写真 2-6)。

2-2. 調査項目

本研究での調査項目および調査地を表 2-1 にまとめた。調査内容の詳細については、それぞれの章の方法の項で述べることとする。

第 3 章 カワウ生息地における森林の変化

3-1. はじめに

世界的にみると、カワウは淡水域・海水域の双方に生息し、そのコロニーやねぐらを形成する場所も、海岸の岩棚から内陸の水辺の林まで様々である(Harrison 1985)。一方、日本におけるカワウは、その大部分が内湾・河川・湖沼といった内陸の水域で採餌活動を行い、繁殖活動や夜間の休息はこれらの水辺の林地で行うケースがほとんどである(清棲 1979)。すなわち、わが国におけるカワウは、水鳥とはいうものの、一年を通じてその生活のかなりの部分を森林に依存しているといえる。

表 2-1. 本研究で行われた調査項目の一覧

調査項目	調査が行われた年 (○印)					調査地	関連する 本論の章
	1992	1993	1994	1995	1996		
[植生調査]							
带状区調査	○					竹生島・伊崎	第 3 章
方形区調査	○					竹生島	第 3 章
[リターフォール調査]							
葉のリター量		○	○			鵜の山	第 4 章
枝のリター量		○	○			鵜の山	第 4 章
糞のリター量		○	○	○		鵜の山	第 4, 6 章
その他のリター量		○	○			鵜の山	第 4 章
[土壌調査]							
土壌断面	○					竹生島・伊崎	第 5 章
土壌水分	○			○		竹生島・伊崎	第 5, 6 章
土壌 pH	○			○		竹生島・伊崎	第 5, 6 章
土壌窒素・炭素	○					竹生島・伊崎	第 5 章
[種子・実生調査]							
種子発芽実験				○		鵜の山	第 6 章
実生生存実験				○		鵜の山	第 6 章
幼樹生存実験				○		鵜の山	第 6 章
[巣材採集調査]							
採集の時期と場所	○	○				鵜の山	第 7 章
つがいの造巣活動		○				鵜の山	第 7 章
巣材の地域特性					○	鵜の山	第 7 章
巣と巣材の計測			○	○		鵜の山	第 7 章

これらのカワウがコロニーやねぐらとして利用する林地では、営巣場所やとまり場所の付近には、樹上と林床の区別なくカワウの白い糞が付着し、樹木の衰弱や枯死といった現象を伴った林相の著しい変化が引き起こされている(石田 1993b)。このような林相の変化は、「樹木の衰弱・枯死による林地荒廃の問題」という形で認識されていたために、これまでのカワウ生息地における植生調査は、個々の場所での現状把握が中心であった。

そこで本章では、カワウのコロニーが形成された森林に見られる様々な変化において、コロニーが成立している個々の森林の特性に左右されない一定の法則性を見いだそうと試みた。具体的には、カワウ生息地における植物の種多様性や森林構造の解析を行った。また、独自に考案した簡易指標を用いて樹木の活力度を表し、樹木の衰弱・枯死現象についても、樹種別および樹木サイズ別に解析を行った。

3-2. 方法

調査は、滋賀県琵琶湖の竹生島および伊崎のカワウコロニー(図 3-1)で行った。両地域の概況は第 2 章で述べた。本調査地域のカワウの繁殖期は、2月から8月である。

3-2-1. ベルトトランセクト調査

コロニーにおける営巣と植生の概況を調べるために、まず2本のベルトトランセクト(20×180 mと20×60 m)を竹生島に設定した(図 3-1 A)。この2本のベルトトランセクトを24の小区画(20×10 m)に分割し、小区画ごとに草

本層(0-1 m)、低木層(1-4 m)、高木層(>8 m)の被覆度を、目視でそれぞれ10段階に評価した。また、各小区画の樹上営巣数を、それらの使用如何にかかわらず(利用されずに樹上に残存する巣を含む)カウントし、さらに樹木個体ごとに樹木の衰弱度を枯損度(D)を用いて表した。枯損度(D)は、樹木個体ごとに枝の0-10%が枯死した個体を $D=0$ 、以下同様に11-25%を $D=1$ 、26-75%を $D=2$ 、76-100%を $D=3$ と定義した。また、小区画ごとの枯損度(D)の最頻値を区画枯損度(D_A)と定義し、常緑樹、落葉樹、スギ、ヒノキについて記録した。

伊崎においても、2本のベルトトランセクト(それぞれ20×90 m)を設定し(図 3-1 B)、その中に設定した18の小区画(20×10 m)ごとに、竹生島と同様の調査を行った。

3-2-2. 方形区調査

竹生島において、2つの方形区(PLOT 1: 10×10 m, PLOT 2: 15×15 m)をカワウのコロニー内に、1つの方形区(PLOT 3: 15×15 m)をコロニー外に設定した(図 3-1 A)。方形区内の樹高1.3 m以上のすべての樹木について(枯死した個体を含む)、胸高直径(DBH)、樹高、生枝下高を測定した。樹高および生枝下高の測定は、長さ12 mの測高棒を用いて行った。このほか、樹高が1.3 m以下の樹木の実生および幼樹の個体数、カワウの営巣数および営巣高もあわせて記録した。また、樹木個体ごとの枯損度(D)を記録した。さらに、石田・多賀(1988)による被度(C)を用い、方形区の内部および周囲の25点で、草本層(0-1 m)、低木層(1-4 m)、高木層+亜高木層(>4 m)ごとに、

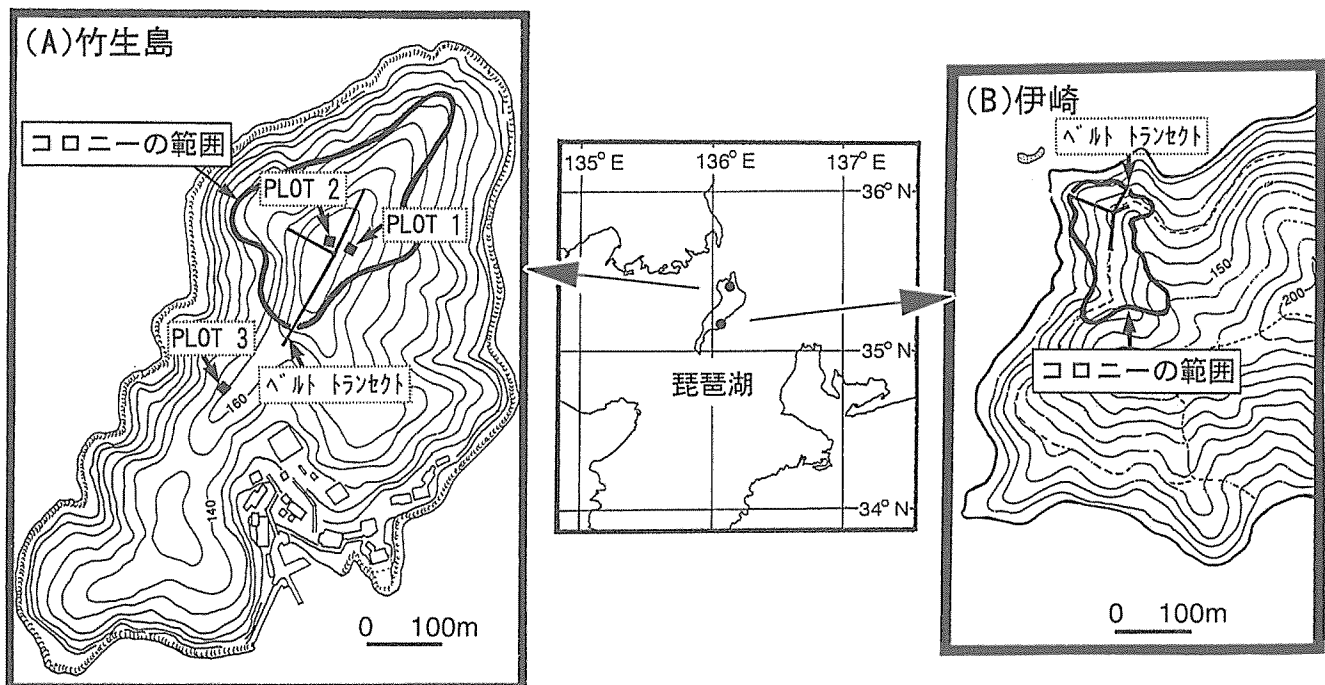


図 3-1. 調査地の(A)竹生島と(B)伊崎の位置。太線で囲まれた地域は、1992年8月時点でのカワウコロニーの範囲。ベルトトランセクトと方形区(PLOT 1~3)は、それぞれ直線と四角で示されている。

垂直方向の枝葉の空間占有状態を表した。被度(C)は、0%の占有率をC=0, 以下同様に1-25%をC=1, 26-50%をC=2, 51-75%をC=3, 76-100%をC=4と評価した。

ベルトトランセクト調査における営巣数のカウントは、1992年の3月から11月にかけて毎月一回、そのほかの調査は1992年の8月に行った。また結果の統計解析については、パソコン統計ソフトSPSSを使用した(SPSS 1993)。

3-3. 結果

3-3-1. 階層別の被覆度と営巣数

竹生島と伊崎におけるベルトトランセクト調査では、被覆度のパターンから、小区画を以下のような3つのタイプに分類することが可能であった(図3-2)。

林分タイプ1

竹生島の小区画 No. 1~No. 8 と伊崎の小区画 No. 10 がこのタイプに分類された。これらの小区画は、コロニーの縁に位置し、高木層はよく発達していた(被覆度=10)。

林分タイプ2

竹生島の小区画 No. 16~24 と伊崎の小区画 No. 1~12 (No. 10 を除く) がこのタイプに分類された。高木層および草本層の被覆度は、双方ともに10より小さかった(竹生島の小区画 No. 20 を除く)。

林分タイプ3

竹生島の小区画 No. 9~15 と伊崎の小区画 No. 13~18 がこのタイプに分類された。高木層の被覆度は10より小さく、一方で草本層の被覆度は、ほぼ10であった。これらの小区画では、竹生島ではイタドリ (*Reynoutria japonica* Houtt.) が、伊崎ではヨウシュヤマゴボウ (*Phytolacca*

americana L.) が優占していた(写真3-1, 写真3-2)。また、伊崎の小区画 No. 15~18 では、高木層~低木層の樹木がほとんど衰弱して枯れており、カワウは枯れ木に営巣していた。

竹生島では、タイプ1, 2, 3 ごとの小区画あたりの平均営巣数はそれぞれ9.0, 20.9, 12.3であり、タイプ1とタイプ2の間でのみその差は有意であった(Tukey's HSD test, $P < 0.05$)。しかし、小区画 No. 20~24 ではカワウの営巣がとくに多く、ほかのグループ(タイプ1, タイプ2の残りの小区画, タイプ3)と有意な差が認められた(Tukey's HSD test, $P < 0.05$)。伊崎では、タイプ2, タイプ3 ごとの平均営巣数はそれぞれ5.3 と 6.3 で、タイプ間に有意差は認められなかった(*t*-test, $t = 0.43$, $df = 15$, $P > 0.05$)。

3-3-2. 樹木の衰弱状態

竹生島と伊崎における樹木の衰弱状態を図3-3に示した。樹種による4つの分類群(常緑樹, 落葉樹, スギ, ヒノキ)の間には、 D_A の値分布に有意な差が認められた(χ^2 -test, 竹生島, $\chi^2 = 99.14$, $df = 9$, $P < 0.001$; 伊崎, $\chi^2 = 111.58$, $df = 6$, $P < 0.001$)。4つの分類群のなかでは、ヒノキに最も衰弱の程度が大きい個体が多かった。スギもまた衰弱の程度が大きい個体が多かった。常緑樹と落葉樹では、 $D_A = 3$ の小区画はヒノキやスギに比べて少ないものの、ほとんどの小区画が $D_A = 2$ あるいは1を示しており、程度は小さいものの衰弱している個体が多く認められた。

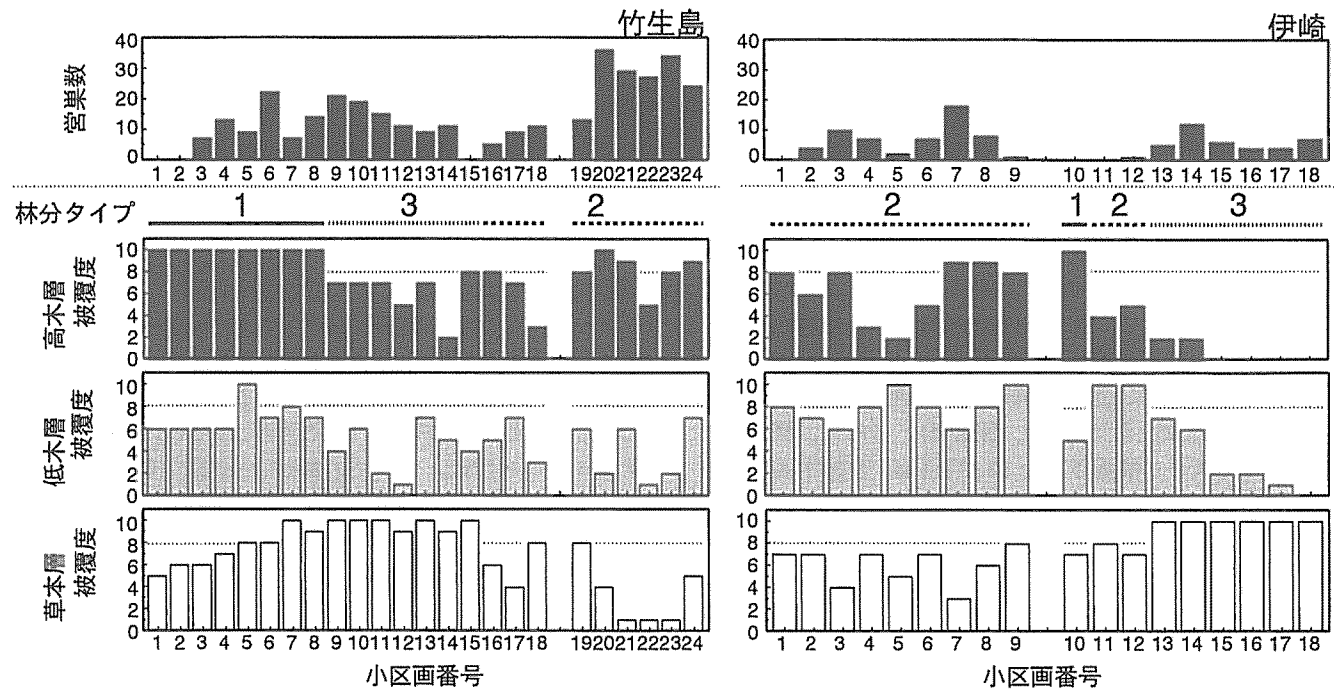


図3-2. 竹生島と伊崎のベルトトランセクト内小区画(20×10 m)におけるカワウの最大営巣数(1992年繁殖期)と植生被覆度(1992年8月)。林分タイプ1-3の定義は、本文参照。

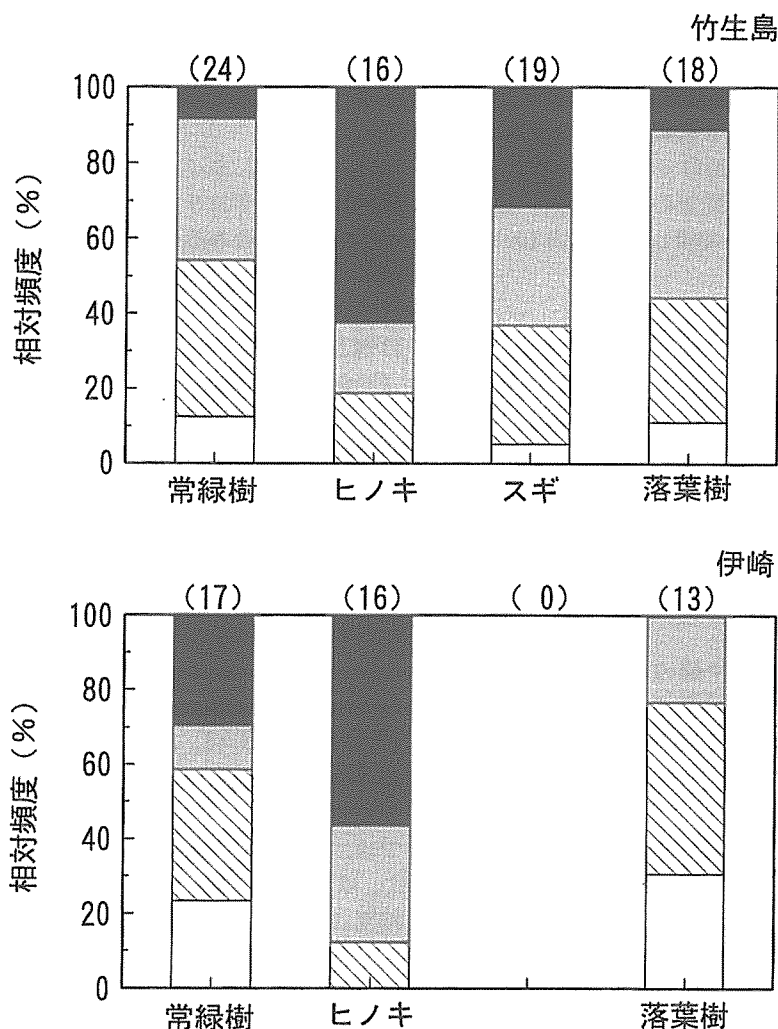


図3-3. 竹生島と伊崎のベルトトランセクトにおける4つの樹木群別の区画枯損度 (D_A : □ 0; ▨ 1; ▩ 2; ■ 3). グラフ上の括弧内の数字は、サンプル数を示す。区画枯損度の定義は本文参照。

3-3-3. 森林の空間構造

竹生島の PLOT 1 と PLOT 2 は、ベルトトランセクトの小区画 No. 14-15 と No. 20-21 とに接して設定された方形区であり、したがってそれぞれをタイプ 3 とタイプ 2 に分類することができる。樹高、DBH、生枝下高の頻度分布は、プロット間で有意に差があった (Kruskal-Wallis's test, 樹高, $H=8.59$, $P<0.05$; DBH, $H=8.89$, $P<0.05$; 生枝下高, $H=42.60$, $P<0.001$) (図 3-4)。さらに、植林されたヒノキやスギで構成された PLOT 1 は、生枝下高における PLOT 3 (コロニー外) との比較を除いて、すべての測定項目の平均値においてほかの 2 つの方形区と有意差が認められた (Tukey-type nonparametric multiple comparison, 樹高, PLOT 1 vs. 2, $Q=2.75$, $P<0.05$; PLOT 1 vs. 3, $Q=2.79$, $P<0.05$; DBH, PLOT 1 vs. 2, $Q=2.58$, $P<0.05$; PLOT 1 vs. 3, $Q=2.96$, $P<0.05$; 生枝下高, PLOT 1 vs. 2, $Q=2.58$, $P<0.01$)。樹高および DBH の平均値は、PLOT 2 と PLOT 3 で有意差は認められなかつ

た (樹高, $Q=0.26$, $P>0.05$; DBH, $Q=0.25$, $P>0.05$)。一方、PLOT 2 と PLOT 3 の生枝下高の頻度分布は類似してはいるものの、PLOT 2 の平均値は PLOT 3 のものより有意に低かった ($Q=6.90$, $P<0.01$)。

しかし、これらの結果は必ずしも森林の樹冠層の厚みが増加したことを示すものではない。すなわち、低い位置にみられる大部分の枝は萌芽由来であり、ほとんど伸展せず幹の周囲に葉をつけているにすぎないからである。カワウのコロニーでは、すべての巣が 12 m 以上の樹冠層に作られており、それに対応して、樹高や DBH が大きい樹木がとくに衰弱していた。

図 3-5 には、層別の被度 (C) を示した。値の分布は、すべての層で方形区間に差が認められた (χ^2 -test, 高木層-亜高木層, $\chi^2=86.25$, $df=8$, $P<0.001$; 低木層, $\chi^2=62.93$, $df=8$, $P<0.001$; 草本層, $\chi^2=48.50$, $df=8$, $P<0.001$)。高木層-亜高木層と低木層では、PLOT 3 の被度 0 の割合がほかの方形区よりも小さかった。一方、草本層で

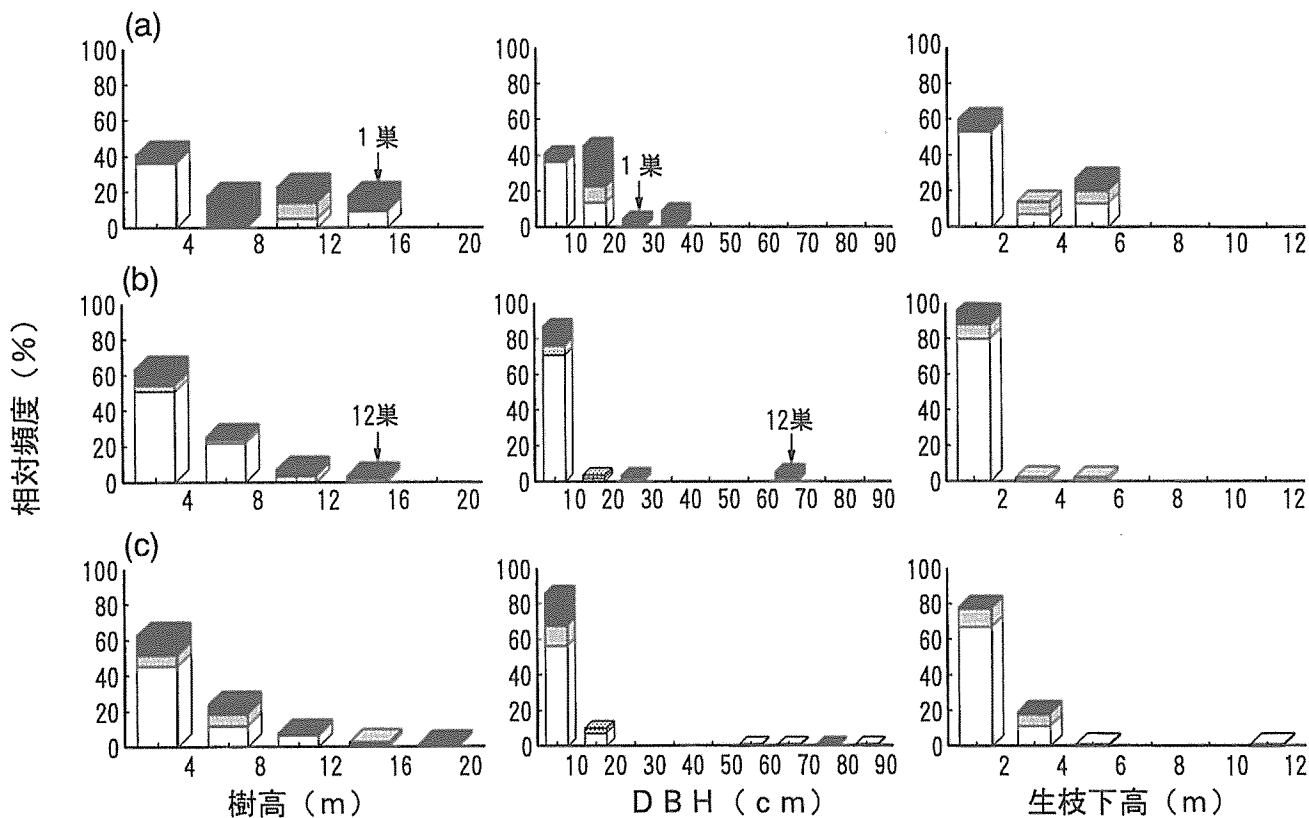


図 3-4. 竹生島の (a) PLOT 1 ($n=22$), (b) PLOT 2 ($n=55$), (c) PLOT 3 ($n=108$) における樹高, DBH, 生枝下高の頻度分布. 矢印は営巣木が含まれていたサイズクラスを示す. ■ $D=3$, ▨ $D=2$, □ $D=1$ or 0

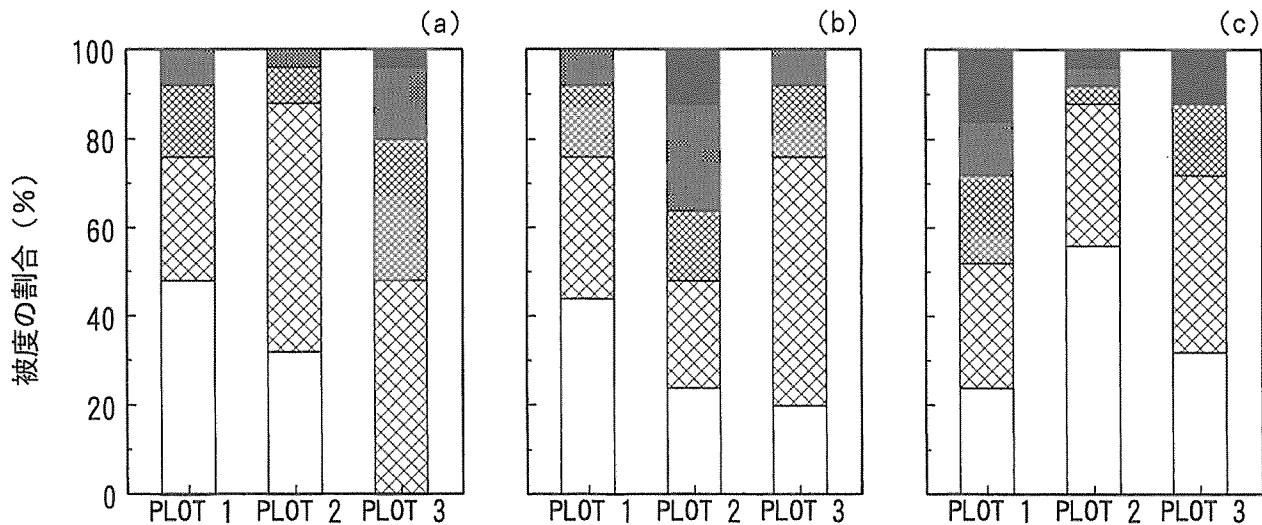


図 3-5. 竹生島の方形区内 25 点で測定した (a) 高木層/亜高木層, (b) 低木層, (c) 草本層における被度 (C : □ 0; ▨ 1; ▩ 2; ■ 3; ■ 4) の割合. PLOT 1 と PLOT 2 はコロニー内, PLOT 3 はコロニー外. C の説明は本文参照.

は、イタドリが優占していたために、PLOT 1 の被度 0 の割合が最も低かった。

3-3-4. 森林の樹種構成

竹生島の方形区に出現した樹種とその個体数を表 3-1 に示した。PLOT 1 と PLOT 2 の種数は PLOT 3 よりやや低

かったものの、種の多様度指数 (H') は、どの方形区間でも差はなかった (Magurran (1988) の t -test, PLOT 1 vs. 2, $t=0.50$, $df=39.66$; PLOT 1 vs. 3, $t=0.16$, $df=41.63$; PLOT 2 vs. 3, $t=0.85$, $df=136.44$; $P>0.05$)。

実生および幼樹の出現状況は、明らかに種数、個体数ともにコロニー内のプロットで少なかった (表 3-2)。種の多

表 3-1. 竹生島の方形区に出現した樹木 (樹高 ≥ 1.3 m) の個体数

樹 種	コロニー内		コロニー外
	PLOT 1	PLOT 2	PLOT 3
アカマツ (<i>Pinus densiflora</i>)	—	—	1
スギ (<i>Cryptomeria japonica</i>)	10	—	61
ヒノキ (<i>Chamaecyparis obtusa</i>)	1	—	—
シラカシ (<i>Quercus myrsinaefolia</i>)	2	1	5
タブノキ (<i>Persea thunbergii</i>)	1	4	2
シロダモ (<i>Neolitsea sericea</i>)	—	3	12
ヤブツバキ (<i>Camellia japonica</i>)	1	17	2
ヒサカキ (<i>Eurya japonica</i>)	—	—	1
アカメガシワ (<i>Mallotus japonicus</i>)	—	1	1
イロハモミジ (<i>Acer palmatum</i>)	—	—	10
コマユミ (<i>Euonymus alatus</i>)	—	—	1
アオキ (<i>Aucuba japonica</i>)	1	22	7
ニワトコ (<i>Sambucus racemosa</i>)	5	2	1
不明種	1	5	3
出現個体数	22	55	108
出現種数	7	7	12
Shannon-Wiener's H' (bit)*	2.16 ^a	2.00 ^a	2.22 ^a

*同一の英字を付した Shannon-Wiener's H' の値の間には, Magurran (1988) の t -test による有意差 (5%) が無いことを示す。

様度指数 (H') においても, PLOT 3 は PLOT 1 や PLOT 2 より有意に大きな値を示した (Magurran (1988) の t -test, PLOT1 vs. 3, $t=6.55$, $df=36.87$; PLOT2 vs. 3, $t=5.83$, $df=45.02$; $P<0.01$)。コロニー内で生育していた実生や幼樹の大部分は, ヤブツバキ (*Camellia japonica* L.) とアオキ (*Aucuba japonica* Thunb.) であった。さらに, それらは隣接した個体から株がわかれたものであった。

3-4. 考 察

3-4-1. カワウ生息地における森林の空間構造と樹種構成の変化

カワウがコロニーを形成した森林の構造は, 3つのタイプに分類された (図 3-2)。竹生島のタイプ 1 に分類された小区画は, 1990 年のコロニーの範囲には含まれていなかった (Sugawa 1993)。したがって, タイプ 1 はタイプ 2 やタイプ 3 とは異なり, カワウの影響をほとんど受けていない森林であると考えられる。タイプ 2 (PLOT 1) およびタイプ 3 (PLOT 2) をタイプ 1 (PLOT 3) と比較すると, 一部の地域の草本層に少数の侵入種が優占していたものの, 元々生育していた樹木や草本の衰退が認められ, 高木層から草本層に到る各層で被覆度や被度の低下が起こっていた (図 3-2, 図 3-5)。これらの結果は, 葉の現存量の少ないことがカワウの生息の影響を受けた森林の特徴のひとつであることを物語っている。また, タイプ 2 (PLOT 1) とタイプ 3 (PLOT 2) では, サイズの大きな木の大部分がダメージを受けていた (図 3-4)。したがって, 生立木サイズ

の頻度分布のピークは, 枯死した木が倒れればより小さい方へ移行することが予測できる。樹木の衰弱や枯死は, カワウが営巢している高木層と同様に, 亜高木層や低木層においても認められた。これらの結果は, カワウのコロニー形成によって森林構造が全体的に単純化することを示唆している。

竹生島と伊崎の双方の森林とも, 社寺林として数百年の間保全されてきたものである (菅沼 1972; 北村 1979)。これらは, 本来はよく発達した樹冠を持つタブノキやスダジイの森林であったものが, ここ何年かのカワウの営巢の影響を受けて, 衰退してきているといえる。植物種の豊富さや樹木の個体数は, コロニー内で少ない傾向が認められた (表 3-1)。さらに, 実生や幼樹についても, タブノキ, スダジイ, ヤブツバキ, シロダモ (*Neolitsea sericea* Koidz.), スギ, シラカシ (*Quercus mirsinaefolia* Bl.) がまれに確認されただけであった (表 3-2)。それゆえに, コロニーで高木層の樹木が枯死した後, 短期間に本来の植生が回復する可能性はまずないであろう。前迫 (1985) は, オオミズナギドリ (*Calonectris leucomelas* Temminck) の攪乱によって, タブノキ林に形成されたギャップでは, パイオニア植物であるアカメガシワ (*Mallotus japonicus* Muell. Arg.) が侵入してギャップを埋めていることを報告している。本研究の調査地では, アカメガシワはごく少数しか認められなかったものの, カワウの影響が小さくなった時には, 優占して生育するようになる可能性はある。

表 3-2. 竹生島の方形区内に出現した実生および幼樹(樹高<1.3 m)の個体数

樹 種	コロニー内		コロニー外
	PLOT 1	PLOT 2	PLOT 3
アオキ (<i>Aucuba japonica</i>)	6	21	14
ヤブツバキ (<i>Camellia japonica</i>)	3	7	31
シロダモ (<i>Neolitsea sericea</i>)	2	—	16
ニワトコ (<i>Sambucus racemosa</i>)	—	1	4
ヤブニッケイ (<i>Cinnamomum japonicum</i>)	—	3	31
アカマツ (<i>Pinus densiflora</i>)	—	—	1
ヒサカキ (<i>Eurya japonica</i>)	—	—	1
サカキ (<i>Cleyera japonica</i>)	—	—	1
シラカシ (<i>Quercus myrsinaefloea</i>)	—	—	19
サネカズラ (<i>Kadsura japonica</i>)	—	—	9
イロハモミジ (<i>Acer palmatum</i>)	—	—	5
リンボク (<i>Prunus spinulosa</i>)	—	—	2
コマユミ (<i>Euonymus alatus</i>)	6	—	—
タラノキ (<i>Aralia elata</i>)	—	1	—
出現個体数	17	33	134
出現種数	4	5	12
Shannon-Wiener's H' (bit) *	1.87 ^a	1.51 ^a	2.92 ^b

*異なる英字を付した Shannon-Wiener's H' の値の間には, Magurran(1988)の t -test による有意差 (1%) があることを示す。

3-4-2. カワウ生息地における森林の遷移速度

小山田 (1986) は, カワウが営巣場所もしくはねぐらとして利用した樹木は, 種類にかかわらず衰弱・枯死すると報告している。落葉広葉樹林の例では, 大部分の樹木が瀕死の状態になるまでには, コロニーが形成されてから約 5 年かかると言われている (日本鳥類保護連盟 1988)。竹生島や伊崎の常緑広葉樹林でも, カワウのコロニー形成後 10 年以内で大部分の樹木が瀕死の状態になっている地点が存在した (図 3-2)。森林構造や種組成が, 鳥類や哺乳類によって影響を受けて変化する例はいくつか知られているもの (たとえば, 前迫 1985; Maesako 1991; Takatsuki and Gorai 1994), これらの研究は森林の遷移の速度には触れていない。しかし, これらの例では, 50 年以上オオミズナギドリやニホンジカ (*Cervus nippon* Temminck) が生息しているにもかかわらず, 高木層の樹木は生育し続けている。カワウのコロニーの場合, 樹木が瀕死状態になるまでの期間は, おそらく樹種構成や森林構造, あるいはカワウの営巣密度や利用時期などによって異なるであろう。実際に, 4 つに分類した樹木群の中では, 衰弱度に相違が認められた (図 3-3)。しかし全体として, カワウのコロニーにおける森林の遷移退行速度は, そのほかの鳥類や哺乳類の例よりも早く, しかも劇的な変化を伴うように思われる。このことは, カワウのコロニーでみられる, 造巣活動や糞による森林各層への複合的なダメージ (石田 1993a), さらに高い営巣密度 (図 3-2) といった特徴と深くかかわっているであろう。

第 4 章 カワウの樹上活動が森林に与える影響

4-1. はじめに

琵琶湖のカワウコロニーでは, カワウの営巣場所は高木層に集中しており, その層での樹木の葉量は明らかに減少していた。また, 亜高木層以下には営巣はなかったものの, やはり樹木の衰弱・枯死が認められた (第 3 章)。このような樹木の衰弱現象をもたらすカワウの作用として, まず高木層においては, カワウの直接的な活動, すなわち羽ばたきや踏みつけによる枝葉の折り取りが考えられる (小山田 1986)。また, 亜高木層以下の層においては, カワウの糞が高木層から飛散して植物体に付着することによる影響が考えられる (石田 1993b)。

その一方で, これらの枝葉の折り取りや糞の飛散は, 樹上からのリターフォール (葉, 枝, 種子, 動物遺体などの落下する過程) にも質的・量的な変化をもたらしているといえる。森林における養分やエネルギーの主要な経路のひとつであるリターフォールの変化は, 土壌を含めた林床環境を大きく変える可能性がある。

そこで, 本章では, カワウ生息地の森林におけるリターフォールの調査を通じて, ①カワウにより実際に枝葉の折り取りが起こっているのか, ②起こっている場合, その時期と量はどうなっているのか, ③亜高木層以下の各層の植物に影響を与えると考えられるカワウの糞の飛散量はどの程度か, ④カワウが生息している森林では, リターフォールの内容 (種類) と量に変化があるのか, を明らかにする

ことを目的とした。

4-2. 方法

4-2-1. 調査地とリター量の測定

調査地は、竹生島および伊崎同様にカワウのコロニーが形成されている、愛知県知多半島鵜の山である(図2-1)。1993年にカワウが繁殖していた地域(コロニー内)に3ヶ所(PLOT 3~5)、それに隣接しているがカワウの営巢地、ねぐらとして利用されていない地域に2ヶ所(PLOT 1, 2)、10×10 mの調査区を設定した(図4-1)。開口部面積1 m²の正方形の木枠にニップ(ポリエチレン原糸使用の網:50目)の袋を取り付けたものをリタートラップとして、各調査区の四隅と中央に計5ヶ所に設置した。トラップは塩化ビニールパイプ(直径30 mm×4本)で地上1 mの高さに固定した。1993年12月8日から1994年12月8日までの1年間、月に一度の割合でリターの回収を行った。回収したリターは、葉、小枝(長さ30 cm以下)、枝(長さ30 cm以上)、その他(花、種子、動物遺体、鳥糞など;葉と枝以外のもの)に仕分けした後、それぞれの乾重(熱風乾燥機で85°C、24時間乾燥)を測定した。葉(芽)がついた枝については、その葉、小枝、枝の乾重の和を別途記録した。リター量は各調査区5トラップの平均値とし、1 ha当たりの量として求めた。また、月ごとのリター量は、その月の回収日から次の月の回収日までの間に落下したリター量を30日分に換算して求めた。

4-2-2. 植生およびカワウの生息状況調査

1994年7月に、調査区内の樹木(樹高1.3 m以上)について毎木調査を行い、樹種および胸高周囲を記録した。また、リターの回収時に調査区内およびその周囲5 m以内の計400 m²内に作られたカワウの巣数をカウントし、さらに林床や低木への糞の飛散状況(糞の付着の有無とその量)から非繁殖期のねぐらとしての利用状況を調査した。

4-3. 結果

4-3-1. 調査林分の概況とカワウの利用状況

調査区内の樹木の構成比を胸高断面積合計を用いて表した(表4-1)。PLOT 1~3は、コナラとヒサカキが多い点で

共通していた。そのほかに、PLOT 1ではヤマモモ(*Myrica rubra* Sieb. et Zucc.)が、PLOT 2ではウバメガシが、PLOT 3ではハンノキが多かった。これらの樹種のうち、コナラ、ヤマモモ、ハンノキは本数は少ないものの、高木層に大きな樹冠の広がりを持っており、一方でヒサカキとウバメガシは本数は多いものの、亜高木層までしか樹冠が達しておらず、個体当たりの樹冠の広がりも大きくなかった。PLOT 4とPLOT 5では、調査区内のほとんどの樹木がハンノキであり、そのほかには小径木が数本生育しているだけであった。

調査区における調査期間中のカワウの生息状況を図4-2に示した。PLOT 1とPLOT 2は、カワウによる営巢場所あるいはねぐらとしての利用は確認されなかった。これらの調査区がある林分は、道を挟んですぐ北側のカワウのコロニーと接しており、時折巣材集めのために1~2羽のカワウが林縁部に飛来することもあったが、それ以外にはカワウの樹上活動の影響をほとんど受けていないといえる。PLOT 3は、繁殖期にのみカワウの生息が確認された。PLOT 4とPLOT 5は、ともに1年中カワウの生息が確認

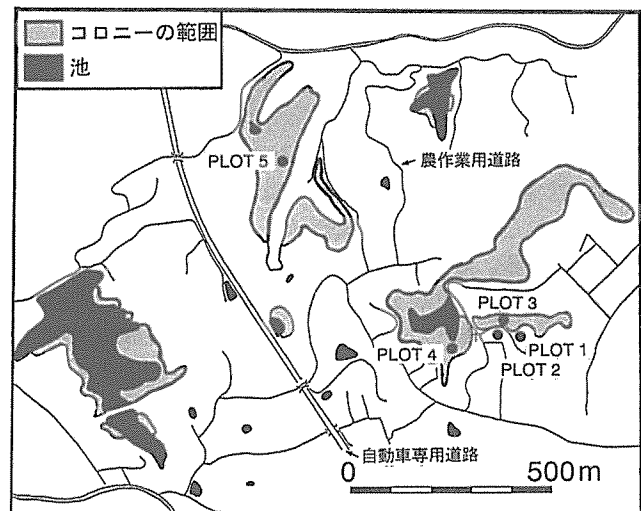


図4-1. 鵜の山におけるリターフォール調査地点。PLOT 1, PLOT 2はコロニー外、PLOT 3, PLOT 4, PLOT 5はコロニー内。

表4-1. 調査区内の樹木(1.3 m以上)の樹種別胸高断面積合計(cm² 10 m⁻²)

樹種	PLOT 1	PLOT 2	PLOT 3	PLOT 4	PLOT 5
コナラ	410.1 (2)	1352.3 (4)	433.1 (6)		
ヒサカキ	1622.8 (36)	532.2 (45)	972.3 (23)		
ヤマモモ	4371.7 (5)		64.2 (1)	17.3 (1)	
ウバメガシ		2790.8 (17)			78.1 (2)
ハンノキ			436.0 (1)	1380.8 (8)	2086.5 (7)
その他	156.2 (17)	18.4 (5)	338.6 (3)	4.0 (1)	151.6 (2)
合計	6560.7 (60)	4693.6 (71)	2244.3 (34)	1402.1 (10)	2316.2 (11)

括弧内の数字は、各樹種の本数を表す

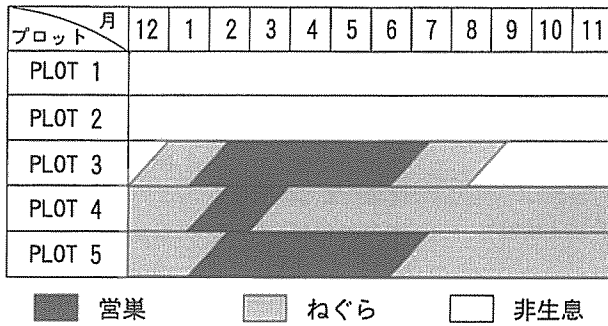


図 4-2. 調査区におけるカワウの生息状況

されたものの、PLOT 4 では繁殖のごく初期に営巣を放棄して、おもにねぐらとしてだけ利用されていた。PLOT 3~5 (調査区およびその周辺の計 400 m²) における、一回のカウントでの最大営巣数は、それぞれ 9, 7, 17 であり、PLOT 3 や PLOT 4 に比べて PLOT 5 の営巣密度が高かった。

これらの結果から、以後のリターフォール量の調査結果を検討する際には、樹種構成が類似している PLOT 1, 2, 3 間および PLOT 4, 5 間で、それぞれカワウの生息の有無および生息密度の多少にもとづいた比較を行うこととする。

4-3-2. リターフォールの種類

リターとして回収されたものの種類を、調査区ごとに表 4-2 に示した。樹木の葉、枝、花、種子、果実および昆虫などの動物遺体は、すべての調査区で出現した。これに対し、カワウの営巣地あるいはねぐらとしての利用が認められた PLOT 3~5 では、カワウの巣材として運び込まれたと考えられる草本の葉や茎、カワウの吐き戻しと考えられる魚類や甲殻類(エビ類・カニ類)、さらにはカワウの羽や糞が回収された。これらは、PLOT 1 および PLOT 2 では確認されなかった。

4-3-3. 年間リターフォール量

各調査区の年間リター量を表 4-3 に示した。PLOT 5 については、台風によるリタートラップ倒壊で 9 月のデータが欠損したため、残り 11ヶ月分の総計のみを示した。また、PLOT 4 については PLOT 5 との比較のために、9 月のデータを除いた 11ヶ月分の総計も併記した。

葉の年間リターフォール量は、樹種構成が類似していた PLOT 1~3 間および PLOT 4, 5 間で比較すると、前者ではカワウの生息が確認されなかった PLOT 1 と PLOT 2 で、後者ではカワウの営巣密度が低かった PLOT 4 で、それぞれ多い傾向があった。ただし、有意差は PLOT 2 と PLOT 3 の間でのみ認められた (Tukey-type nonparametric multiple comparison, $Q=4.0, P<0.05$)。

枝の年間リターフォール量については、30 cm 以下の枝のリターにおいて、PLOT 2 の方が PLOT 3 よりも多かった (Tukey-type nonparametric multiple comparison, $Q=3.4, P<0.05$) 以外では、PLOT 間での有意差は認められなかった。

その他(花、種子、動物遺体、鳥糞など)のリターの年間リターフォール量では、PLOT 1~3 間と PLOT 4, 5 間で有意差は認められなかった (PLOT 1~3, Kruskal-Wallis's test, $H=5.66, P>0.05$; PLOT 4, 5, Mann-Whitney's U -test, $U=5.0, P>0.05$) もの、葉の場合とは全く逆に、PLOT 1 や PLOT 2 より PLOT 3 の方が、PLOT 4 より PLOT 5 の方が、それぞれ多かった。これは、カワウの糞量の多少が、その他の花、種子、動物遺体の多少を抑えて、直接表れたかたちになった。

年間総リターフォール量は、9.44~12.55 ton ha⁻¹yr⁻¹ であった。PLOT 3 は葉のリターが少なかったものの、その他のリターが多く、全体では PLOT 1 とほぼ同じ量になった。また、PLOT 5 はその他のリター量が多かったため、約 3 ton ha⁻¹ も PLOT 4 より多かった (11ヶ月分のデータでの比較)。樹種構成が類似していた PLOT 間での比較では、PLOT 2 と PLOT 3 の間でのみ有意差が認められた

表 4-2. 調査区 (PLOT 1~PLOT 5) で確認されたリターの種類

	PLOT 1	PLOT 2	PLOT 3	PLOT 4	PLOT 5
植物体					
葉	○	○	○	○	○
枝	○	○	○	○	○
花・種子・果実	○	○	○	○	○
微細植物片	○	○	○	○	○
草本(葉・茎)	×	×	○	×	○
動物遺体等					
昆虫	○	○	○	○	○
魚類	×	×	○	○	○
甲殻類	×	×	○	○	○
鳥類(羽と糞)	×	×	○	○	○

○: 確認されたもの ×: 確認されなかったもの

表 4-3. 調査区 (PLOT 1 ~ PLOT 5) における年間リターフォール量 (mean ± SE: ton ha⁻¹yr⁻¹)

リターの種類	PLOT 1 (n=5)	PLOT 2 (n=5)	PLOT 3 (n=5)	PLOT 4 (n=5)	PLOT 5 (n=5)
葉	5.52 ± 0.59 ^{ab}	6.35 ± 0.55 ^a	4.00 ± 0.25 ^b	5.39 ± 0.30 (4.33 ± 0.24) ^a	(3.98 ± 0.94) ^a
枝 (30cm 以下)	1.58 ± 0.14 ^{ab}	2.16 ± 0.35 ^a	1.15 ± 0.21 ^b	1.35 ± 0.45 (0.60 ± 0.09) ^a	(0.91 ± 0.22) ^a
枝 (30cm 以上)	0.51 ± 0.13 ^a	1.93 ± 0.68 ^a	0.76 ± 0.42 ^a	1.18 ± 0.39 (0.40 ± 0.12) ^a	(0.48 ± 0.29) ^a
その他	1.82 ± 0.46 ^a	2.10 ± 0.16 ^a	3.27 ± 0.59 ^a	2.30 ± 0.56 (1.93 ± 0.53) ^a	(5.07 ± 2.03) ^a
合計	9.44 ± 0.43 ^a	12.55 ± 1.10 ^b	9.20 ± 0.76 ^a	10.22 ± 0.64 (7.26 ± 0.69) ^a	(10.49 ± 2.98) ^a

括弧内の数値は、9月を除く11ヶ月分のリターフォール量。また、同一の英字を付したデータは、Kruskal-Wallis's test (PLOT 1 ~ 3) と Mann-Whitney's *U*-test (PLOT 4, 5) において、有意差 (5%) が無いことを示す。

(Tukey-type nonparametric multiple comparison, $Q = 3.2$, $P < 0.05$).

4-3-4. リターフォール量の季節変化

葉のリターフォール量の季節変化をみると、それぞれの調査区でいくつかのピークが認められた (図 4-3)。まず、5つの調査区すべてにおいて9月にピークが認められたが、これは明らかに台風の影響である。このピーク以外に、すべての調査区で12月に、PLOT 2と3で4月に、PLOT 1で5月に、PLOT 4と5で7月に、明らかなピークがあった。これらのピークは、それぞれの調査区内に優占していた樹種の落葉によるもので、12月にはコナラ (PLOT 1, 2, 3) とハンノキ (PLOT 4, 5)、4月にはウバメガシ (PLOT 2) とアラカシ (PLOT 3)、5月にはヤマモモ (PLOT 1)、7月には再びハンノキ (PLOT 4, 5) が多量に落葉していた。カワウが営巣場所やねぐらとして利用している時期にリター量の明瞭なピークはなかったものの、カワウの営巣密度が高い PLOT 5 における葉のリター量は、ハンノキの落葉期の7月には PLOT 4 よりも少なく、4~5月では逆に PLOT 4 より若干多くなっていた。

枝のリターフォール量の季節変化では、台風が通過した9月以外には、大きなピークは認められなかった (図 4-4)。30 cm 以下の枝では、11月から2月にかけて若干の落下量の増加がみられる調査区もあった。30 cm 以上の枝では、小さなピークを示す月もあったが、これらはすべて数本の枝が落ちてきたことによるものであった。

その他 (花, 種子, 動物遺体, 鳥糞など) のリターフォール量の季節変化を図 4-5 に示した。カワウの生息していない PLOT 1 と PLOT 2 では、4月と9~10月に明瞭なピークが認められた。4月のピークはヒサカキの花, 9~10月のピークはヒサカキの実が多量に落下したことによるものであった。PLOT 3, PLOT 4 および PLOT 5 では、それぞれのカワウの生息期間中 (図 4-2 参照) は糞の落下により、

つねにリター量は高い値を維持していた。PLOT 3 では、繁殖期が進むにつれリター量が増加し、カワウの営巣前後の4月および9~10月は、PLOT 1 や PLOT 2 と同様にヒサカキの花や実も多かった。周年カワウが生息している PLOT 4 と PLOT 5 では、営巣密度が高い PLOT 5 の方がつねにリター量が多かった。また、双方の調査区のリター量とも、PLOT 3 と同様に2, 3月が少なく、繁殖期が進むにつれ増加していた。さらに、PLOT 5 では繁殖期直前の11~1月にリター量が急増していた。

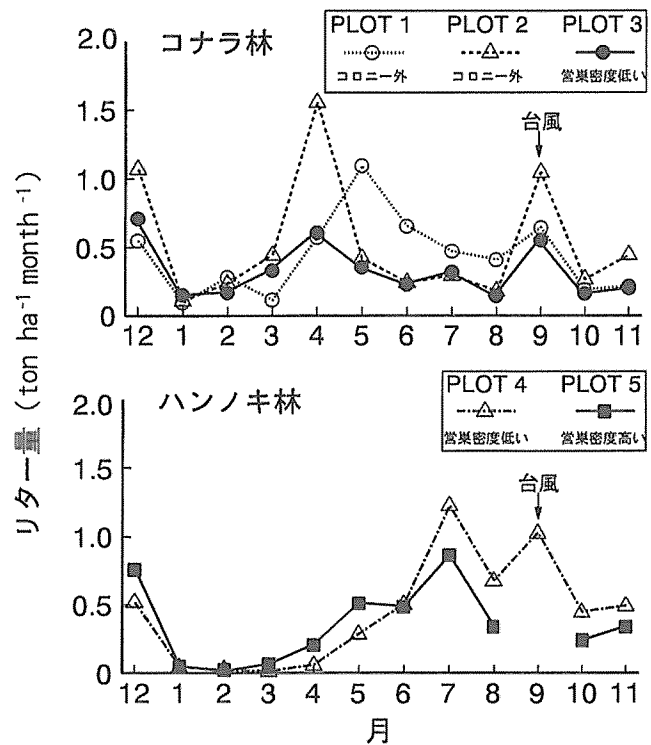


図 4-3. 葉のリターフォール量の季節変化。PLOT 5 の9月データは台風のため欠損。

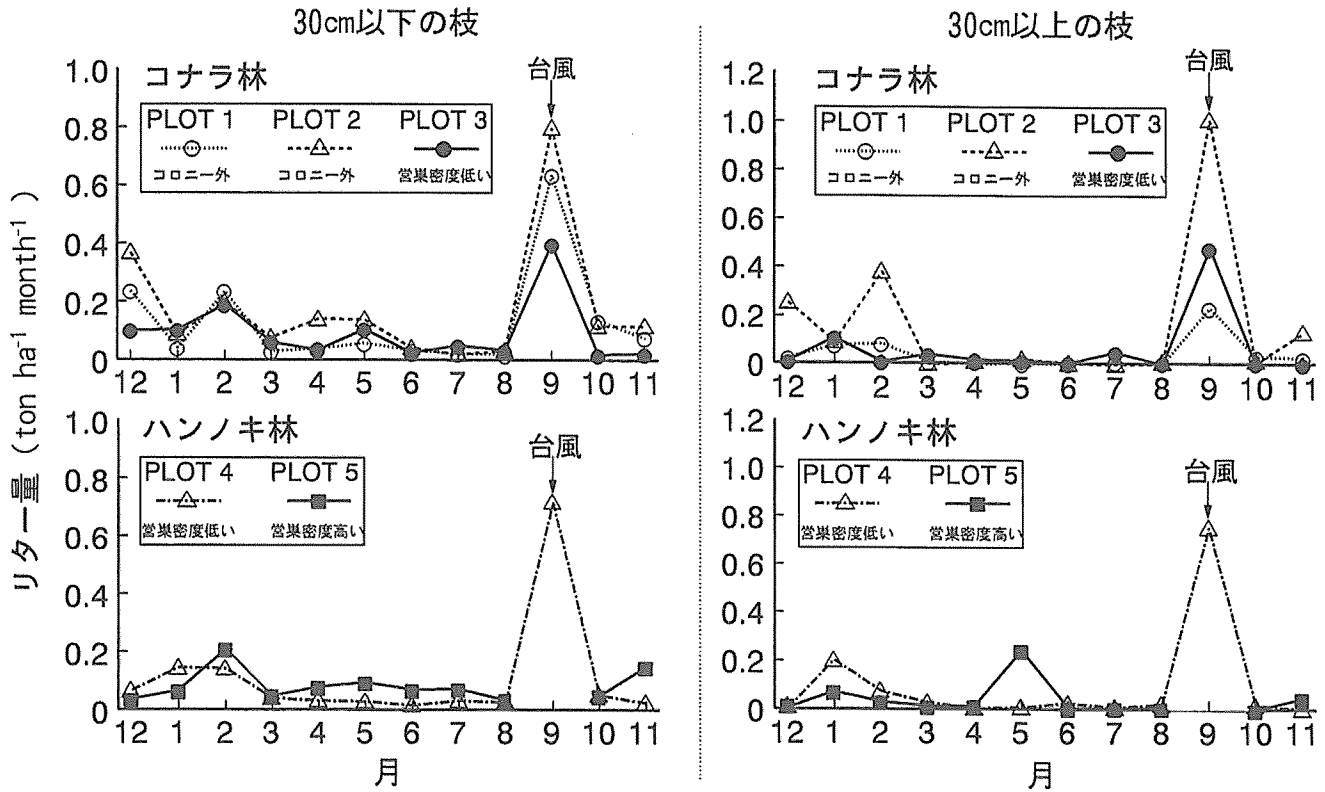


図4-4. 枝のリターフォール量の季節変化。PLOT 5の9月データは台風のため欠損。

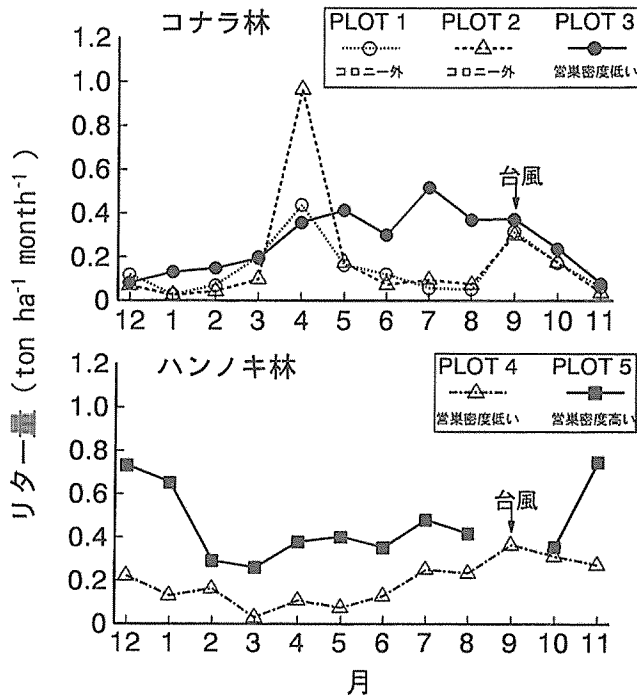


図4-5. その他(花, 種子, 動物遺体, 鳥糞など)のリターフォール量の季節変化。ただし, PLOT 5の9月データは台風のため欠損。

4-3-5. 葉(芽)つき枝のリターフォール量

葉(芽)のついた枝のリターフォール量を, 9月とそれ以外の月の総計に分けて示した(図4-6)。樹種構成が類似している調査区間で, 台風の影響を受けていない9月以外の総計を比較すると, PLOT 1~3の間では有意差は認められなかった(Kruskal-Wallis's test, $H=4.88, P>0.05$)ものの, PLOT 3のリター量がPLOT 1やPLOT 2のものより多い傾向があった。また, PLOT 4の葉(芽)つきリター量は, PLOT 5のものよりも多かった(Mann-Whitney's U -test, $U=3.0, P<0.05$)。9月以外の総計で, 葉(芽)つきリターのリター全体に対する割合を算出すると, PLOT 1からPLOT 5まで順に, 2.2%, 2.4%, 7.9%, 3.6%, 9.8%であった。また, これらのリターフォールの季節変化をみると, PLOT 3, PLOT 5ともに5~7月にかけて若干のリター量の増加が認められた(図4-7)。これらのリターは, 調査区内に生育していた樹種の小枝であった。PLOT 5では, 繁殖期直前の11月にも落下のピークがあった。

4-4. 考察

4-4-1. カワウによる枝葉の折り取り

いくつかの文献で, カワウが生息地の森林へ及ぼす影響のひとつとして, カワウが樹上で活動することによる樹木からの枝葉の折り取りが挙げられている(小山田1986; 石田1993b)。しかしながら, これらは観察にもとづく記載が

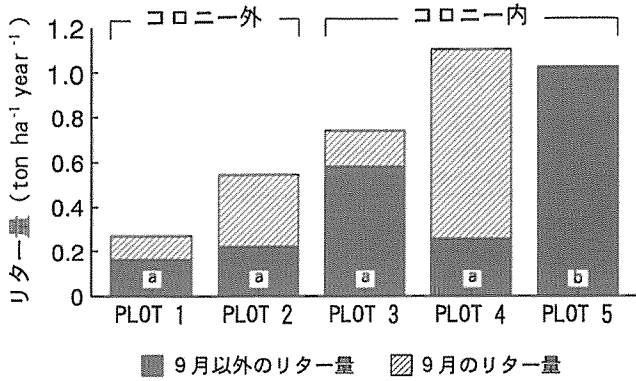


図4-6. 葉(芽)つき枝の年間リターフォール量. PLOT 5の9月データは台風のため欠損. 9月以外のリターのうち, 同一の英字を付したデータは, Kruskal-Wallis's test (PLOT 1~3) と Mann-Whitney's U-test (PLOT 4, 5) において有意差(5%)がないことを示す.

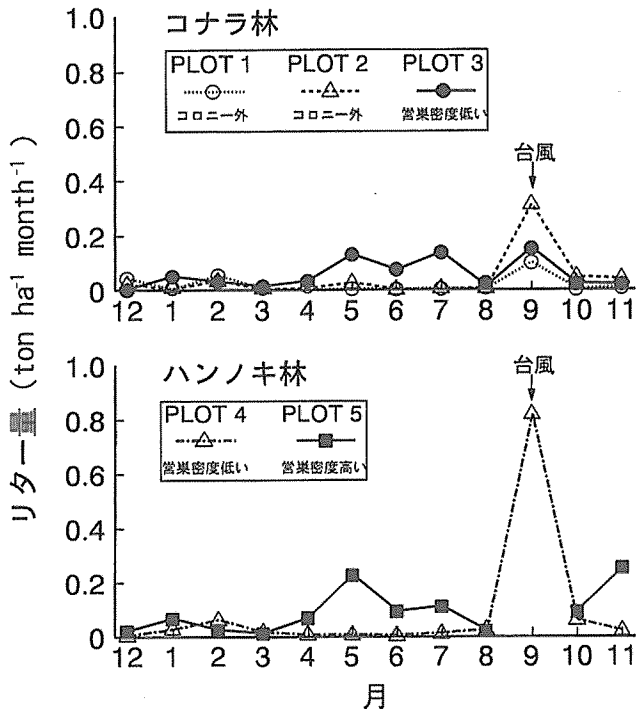


図4-7. 葉(芽)つき枝のリターフォール量の季節変化. PLOT 5の9月データは台風のため欠損.

中心であり, 実際にどれだけの枝葉が折り取られているかを定量的に調査した例はない. 本研究では, 葉(芽)のついた枝の落下量を調査することによって, カワウの樹上活動による枝葉の折り取り状況を初めて明らかにしようと試みた.

通常の森林においても, 枝葉のこすれ合いや強風などのために, 葉(芽)つき枝の落下はあるものと考えられる. しかし, 今回の調査における葉(芽)つき枝のリター量は, カワウの生息地(PLOT 3)と非生息地(PLOT 1, 2)との比較では生息地の方が, さらには営巣密度の異なる地域間

(PLOT 4, 5)の比較では, 営巣密度が高い地域(PLOT 5)の方が明らかに多く(図4-6), カワウにより折り取られている枝葉の存在が示唆された.

葉(芽)つき枝のリター量は, カワウの生息が確認されたプロット間(PLOT 3~5)でも, かなりばらつきが認められた(図4-6). これは調査区の樹種構成やカワウの生息密度により, 枝の折れやすさやカワウの樹木への接触頻度が異なったためと考えられる. また, 葉(芽)つき枝のリター量は, 最も多い調査区(PLOT 5)では総リターの10%近くを占めていた. カワウにより折り取られたリターは, 葉リターの中にも含まれていると考えられるので, その量は少なくないといえる.

このような葉(芽)つき枝のリターは, 5~7月に落下が集中していた(図4-7). 理由としては, この時期に樹木の葉が展開し, 折れやすい柔らかい枝葉が増加すること, カワウのヒナが孵化し, 給餌のために親鳥が頻繁に巣に出入りすること, の2点が挙げられる. 一方, PLOT 5では11月にも葉(芽)つき枝のリター量が増加していた(図4-7). PLOT 5周辺の地域では, 繁殖開始直前(11~12月)にカワウの個体数が一時的に急激に増加する時期がある(佐藤1989). 本調査においても, カワウの糞を含むその他のリター量が11~12月に増加している(図4-5), この調査区周辺を利用するカワウの個体密度が一時的に高くなっていることが推察される. したがって, この時期の葉(芽)つき枝リター量の増加も, カワウによる枝葉の折り取りが増加したことによるものと考えられる. 以上のことから, カワウによる枝葉の折り取りには, 樹木側のフェノロジーやカワウのコロニーへの出入りの回数とともに, カワウの生息密度が大きく関係していることが示唆される.

4-4-2. カワウ生息地における糞の飛散

カワウの生息地域では, 葉や枝以外のリター量の季節変化には, カワウの非生息地域のような明瞭なピークは認められなかった. これは, 期間が集中した落下パターンを持つ樹木の花や種子などのリター量の変動を打ち消してしまうほど, カワウの糞の飛散量が多かったためと考えられる. これらのリター量は, 調査区地域によっては総リター量の約50%を占めるまでになっており(表4-3), カワウの生息地では大量の糞が飛散していることは明らかである. また, 糞を含む枝葉以外のリター量の増加時期は, ヒナが孵化することで生息地でのカワウの個体密度が増加する繁殖期後半(PLOT 3, 5の場合)と, カワウ個体数が増加する繁殖期直前(PLOT 5の場合)と対応していた(図4-5). したがって, 糞の飛散量は生息地でのカワウの個体群動態と密接な関係があるといえる.

カワウ(巣立ち直前の幼鳥)の1日あたりの糞量(湿重)は, 体重1 kgあたり約200 gであり, その90%以上は水分である(佐藤・杉森1986). カワウの体重を約2.0 kgとすると(清棲1979), 多い場合には, 1羽のカワウは1日に乾重にして約40 gの糞をすることになる. 今回の調査で最も

営巣密度が高かった PLOT 5 では、400 m² の調査区内に 17 巣が確認された。それぞれの巣でヒナ 2 羽が順調に生長した (佐藤 1990) と仮定すると、少なくとも 68 羽 (親鳥 2 羽 + ヒナ 2 羽の 4 羽 × 17 巣) が繁殖期後半の調査区内にいたことになる。これらの値を用いて、育雛期の PLOT 5 における 1 ヶ月の糞量を推定すると、204 g d.wt m⁻² month⁻¹ (40 g d.wt × 68 羽 × 30 日) / 400 m²) となる。親鳥は餌を採りに行くため、つねに巣のある場所で糞をするわけではないことを考慮すると、実際の糞量はこれよりはいく分少ないと推察される。育雛期 (5 ~ 7 月) において、枝葉以外のリター量が糞量の推定値の約 4 分の 1 と少なかったのは、カワウの糞の中には液体状 (排泄直後) あるいは粉状 (乾燥後) のいずれの場合にもトラップのメッシュを通り抜けてしまうものがあること、また樹上から飛散する間に樹木の幹や葉に付着するためにすべての糞が地上に落ちるわけではないこと、によると考えられる。

4-4-3. カワウ生息地におけるリターフォールの特性

一般的に、年間リターフォール量は亜寒帯林、暖温帯林、亜熱帯林の順に多くなっていくが、10 ton ha⁻¹ を越えるのはアフリカや東南アジアなどの熱帯林がほとんどである (Bray 1964)。わが国における 170 林分のリターフォール調査の結果をまとめたところ、年間総リターフォール量の平均値は落葉広葉樹林で 4.51 ton ha⁻¹、常緑広葉樹林で 6.07 ton ha⁻¹ であった (斉藤 1981)。本調査の年間リターフォール量は、5 つのプロットとも 10 ton ha⁻¹ 前後であり (表 4-3)、温帯地域の森林としてはかなり大きな値であるといえる。ただし、本調査地の森林は調査期間中に台風による強風の影響を受けており、そのリターフォール量は通常よりかなり大きくなっていると考えられる。わが国における台風の影響を受けた森林でのリターフォール調査の中にも、年間リターフォール量が 10 ton ha⁻¹ を越える例がいくつかある (只木・香川 1968; Nishioka and Kirita 1978)。

前節で、カワウの営巣密度が高い PLOT 5 では、営巣密度が低い PLOT 4 より、カワウの樹上活動による樹木の枝葉の折り取りが多いことを指摘した。しかし、年間の葉リター量では、逆に PLOT 4 の方が PLOT 5 より多かった (表 4-3)。この理由としては、PLOT 5 では何年にもわたるカワウによる枝葉の折り取りの影響を受けて、調査区内の樹木の葉の現存量自体が少ないということが考えられる。実際に、カワウの生息地では、高木層の樹木を中心に葉量の減少が認められている (第 3 章)。また、PLOT 5 では、PLOT 4 やカワウの利用が認められなかった PLOT 1 および PLOT 2 と比較しても、トラップごとの葉リター量のばらつきが大きく、調査区内の葉の分布が不均一になっている、すなわち、カワウによる巣周辺の局所的な葉量の低下が起こっていると推察される。今回の調査でカワウの利用が認められた調査区は、比較的樹木が残っている場所であったが、カワウによる影響を強く受けた場合、付近の樹木の中には枯死するものも現れた (第 3 章)。このような

段階になると、元来の林分と比較して、さらに顕著な葉リター量の減少することが予想される。

多くの森林では、全リターフォールのうちの 58 ~ 90% は葉リターが占めている (河原 1985)。しかし、カワウの利用が認められた調査区では、葉リターが総リター量の 50% 以下の調査区もあり、このようなところでは代わりにカワウの糞を含む枝葉以外のリター量が占める割合が大きくなっていった (表 4-3)。すなわち、今回の 5 つの調査区では、それぞれの総リター量が 10 ton ha⁻¹ 前後であったものの、その内容はカワウの生息地と非生息地で大きく異なっていたことになる。日本の森林では、枝葉以外のリターが占める割合は、大型種子の豊作年に種子落下量だけで 20% を占める例 (河原ら 1979) などがあるが、それほど大きいものではない。一方、カワウの生息地では、枝葉以外のリターが 50% 近くを占める場合もあり、その大部分が糞であることから土壌への栄養分の供給など、これらのリターが林床環境へ与える影響は非常に大きいと推察される。

第 5 章 カワウの生息地における土壌の性質

5-1. はじめに

カワウのコロニーが形成された林地では、カワウの直接的接触による影響を受けていない植物、すなわち亜高木層や低木層の樹木、さらには林床の草本や樹木の実生までもが衰弱・枯死することが明らかになった (第 3 章)。これらの植物の衰弱・枯死には、カワウの糞が植物体の葉に付着することによる直接的影響のほかに、糞が土壌に飛散しその性質を変化させることによる間接的影響 (石田 1993b) が関与していることが予想される。

すでに、カワウの生息地の林床では、葉リターに匹敵するほどの糞が飛散していることが確認されている (第 4 章)。そこで、本章では大量の糞が供給されるカワウの生息地内の土壌について、その性質がどのように変化しているのかを明らかにし、さらには、土壌において認められた性質の変化が植物に与える影響について考察を加えることを目的とした。

5-2. 方法

土壌調査は、竹生島では 1992 年 7 月 17 日と 8 月 21 日に、伊崎では 1992 年の 7 月 16 日に行った。これらの時期は、カワウの繁殖期の末期にあたる。竹生島では、コロニー内部に 2 つの調査区 (PLOT 1, 10 × 10 m; PLOT 2, 15 × 15 m) を、コロニー外部に 1 つの調査区 (PLOT 3, 15 × 15 m) を設定した (図 5-1 A)。PLOT 1 と PLOT 2 はタブノキ林、PLOT 3 はスギの植林地である。それぞれの調査区を 5 × 5 m に区切り、その中心に土壌断面を作成したのち、層位の区分と厚さの測定を行った。また、これらの土壌断面において、F 層以下深さ 5 cm から 10 cm ごとに深さ 45 cm まで、5 層からそれぞれ 100 cm³ と 400 cm³ の土壌サンプルを各 1 つずつ採取した。伊崎では、コロニー内部の

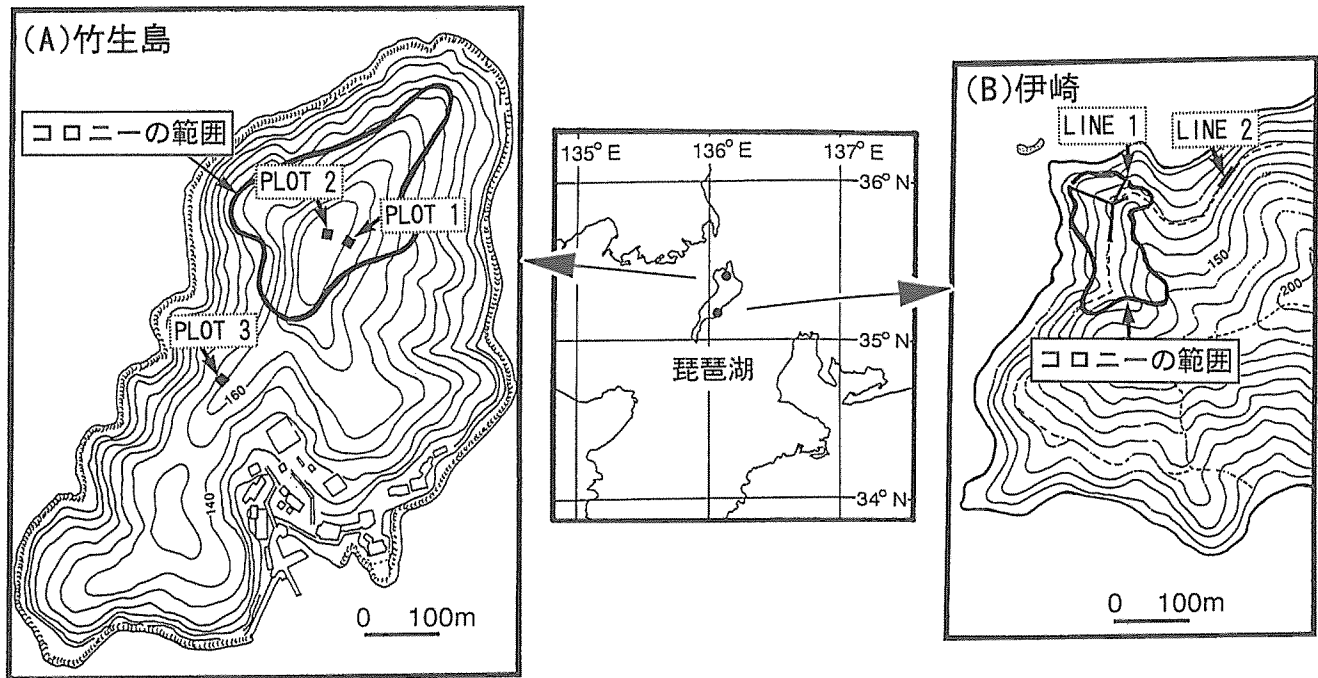


図5-1. 調査地の(A)竹生島と(B)伊崎の位置。太線で囲まれた地域は、1992年8月時点でのカワウコロニーの範囲。PLOT 1, PLOT 2, PLOT 3, LINE 1, LINE 2は、土壌サンプルを採集した場所を示す。

LINE 1上に8点、コロニー外部のLINE 2上に2点、土壌断面を作成し(図5-1 B)、竹生島と同様に断面の観察およびサンプルの採集を行った。

土壌サンプルを実験室に持ち帰ったのち、以下の項目について測定を行った。100 cm³のサンプルからは、24時間、105°Cで乾燥した後の乾重を用いて、 $\{(f.wt - d.wt) / d.wt\} \times 100 (\%)$ として含水比を求めた。もう一方の400 cm³のサンプルは、風乾させたのちに、2 mmのふるいにかけた。ふるいを通じた風乾細土から、H-A層で5 g、そのほかの層で10 gを取り分け、25 mlの蒸留水を加えた。30分間攪拌したのち、懸濁液のpH値をpHメーター(HM-40 V, Toa Electronics)を用いて測定した。総炭素量と総窒素量についても、風乾細土を用いてCNコーダー(MT 700, Yanaco)で測定した。

5-3. 結果

5-3-1. 土壌断面

竹生島のA₀層の深さは、PLOT 1で 8.0 ± 2.6 (平均±標準偏差)cm, PLOT 2で 6.2 ± 4.2 cm, PLOT 3で 4.6 ± 3.9 cmであった。A層は非常に発達しており、すべてのコドラートで20 cm以上であった。B層はPLOT 2とPLOT 3の5つの土壌断面で、30 cm以下の深さに現れた。コロニー外部のPLOT 3では、多くの礫が認められた。

伊崎のA₀層の深さは、コロニー内部のLINE 1では 9.1 ± 3.0 cmであったのに対し、コロニー外部のLINE 2では 4.5 ± 2.1 cmと薄かった。A層は全般的に薄く、10 cm前後であった。土壌断面の半分以上は、B層によって占め

られていた。

5-3-2. 総炭素含有量, 総窒素含有量

竹生島、伊崎の両調査地とも、総炭素含有量と総窒素含有量は、H-A層に属している深さ5 cmで最も高く、B層に属している深さ15 cm以下では急激に減少していた(図5-2)。コロニー内外の比較では、どの深さにおいても有意差は認められなかった(竹生島, Kruskal-Wallis's test, $P > 0.05$; 伊崎, Mann-Whitney's *U*-test, $P > 0.05$)。しかし、竹生島と伊崎の深さ5 cmでは、総炭素含有量、総窒素含有量とも、その平均値がコロニー外部よりもコロニー内部で大きい傾向があった。また、サンプル間の値のばらつきは、明らかにコロニー内部の方が大きかった。一方、深さ15 cm以下の層のサンプルでは、コロニーの内外でほとんど差は認められなかった。

5-3-3. 土壌pH

竹生島のコロニー内では、すべての深さのpHが3.0~3.5の間にあり(図5-3)、コロニー外の同じ深さよりも有意に低い値を示した(Tukey-type nonparametric multiple comparison, $P < 0.05$)。これらの結果は、コロニー内の土壌が、少なくとも50 cmの深さまでは、強い酸性であることを示している。さらに、伊崎においても深さ5 cmを除いて、コロニー内部の土壌が外部の土壌と比較して、有意に強い酸性を示した(Mann-Whitney's *U*-test, $P < 0.05$)。

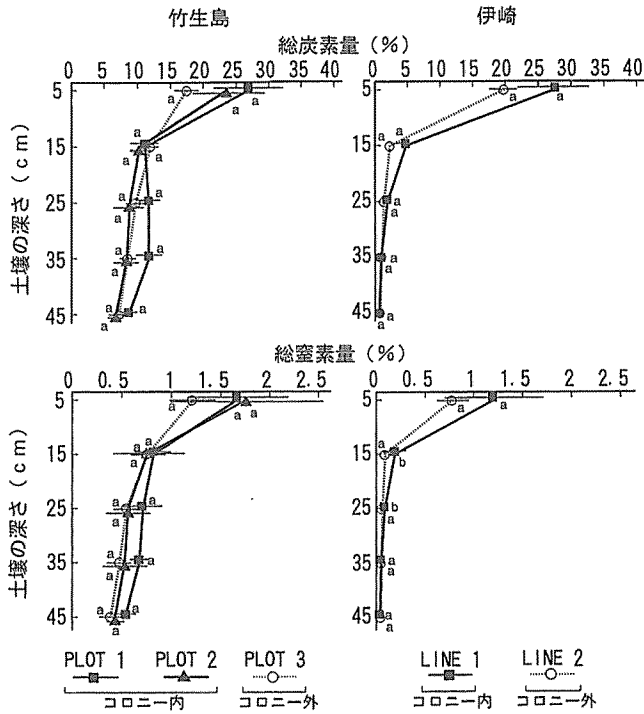


図 5-2. 竹生島と伊崎における H-A 層以下の土壤中総炭素量および総窒素量の深さごとの平均値。横線は標準偏差を示す。同一の英字を付した同じ深さでのプロット間のデータは、Kruskal-Wallis's test (竹生島) と Mann-Whitney's *U*-test (伊崎) において有意差 (5%) が無いことを示す。

5-3-4. 土壌含水比

同じ深さでの比較では、竹生島の深さ 15 cm (Tukey-type nonparametric multiple comparison, $P < 0.05$) と伊崎の深さ 5 cm (Mann-Whitney's *U*-test, $P < 0.05$) を除いて、コロニー内外の値に有意差は認められなかった (図 5-4)。しかし、コロニー内部の深さ 5 cm の含水比の平均値は、同じ深さの外部の含水比と比較して、竹生島で 1.5~2 倍、伊崎で 4.5 倍高かった。深さ 15 cm の含水比においても、コロニー内部ではやや高い値を示す傾向があった (図 5-4)。さらに、深さ 5 cm と 15 cm では、コロニー内のサンプル間におけるばらつきが非常に大きかった。深さ 25 cm 以下の層では、含水比はほぼ一定であり、また、伊崎のサンプルの一部でばらつきが大きな層が存在するものの、コロニー内外で値の違いは認められなかった (図 5-4)。

5-4. 考 察

5-4-1. カワウ生息地における土壌の性質の変化

カワウのコロニーでは、全体として土壌の酸性化と含水比の上昇が認められた。これらの結果は、カワウの排泄した糞が供給されることによって、土壌の性質が変化することを強く示唆している。カワウと同様に魚食性のセグロカモメの糞は、 NH_4^+ , P, Ca, Na, K, Mgなどを多く含んでおり (Sobey and Kenworthy 1979), カワウの糞に含ま

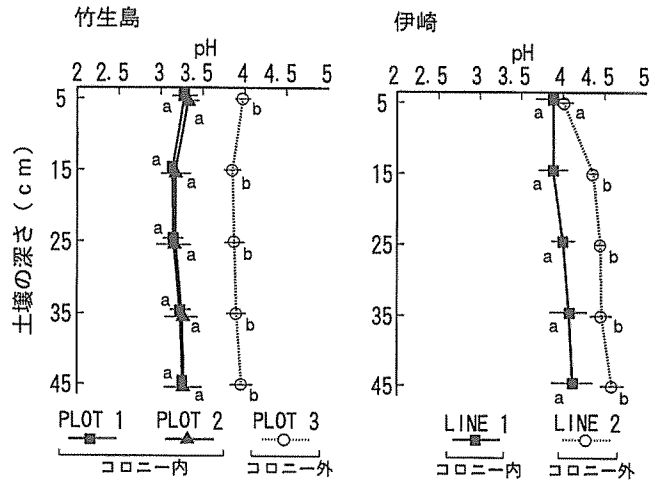


図 5-3. 竹生島と伊崎における H-A 層以下の土壌 pH の深さごとの平均値。横線は標準偏差を示す。同一の英字を付した同じ深さでのプロット間のデータは、Kruskal-Wallis's test (竹生島) と Mann-Whitney's *U*-test (伊崎) において有意差 (5%) が無いことを示す。

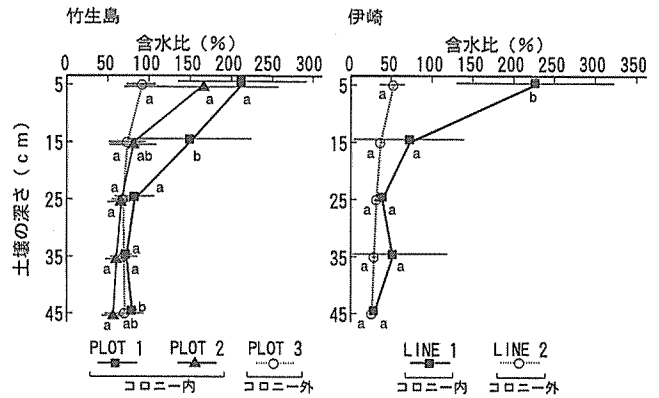


図 5-4. 竹生島と伊崎における H-A 層以下の土壌含水比の深さごとの平均値。横線は標準偏差を示す。同一の英字を付した同じ深さでのプロット間のデータは、Kruskal-Wallis's test (竹生島) と Mann-Whitney's *U*-test (伊崎) において有意差 (5%) が無いことを示す。

れている元素の構成もセグロカモメのものと同様であると推察される。また一般的に、海鳥のコロニーの土壌は窒素の含有量が多いようである (Smith 1976)。肥料として家畜の糞を供給した土壌では、総炭素量と総窒素量が増加する傾向があるが (久保井ら 1980), 竹生島と伊崎の両調査地でも地表近くの層において、コロニー内の総炭素含有量と総窒素含有量がコロニー外より多い傾向があった (図 5-4)。したがって、カワウの糞の土壌への供給は、地表近くの総炭素含有量および総窒素含有量の増加をもたらすと考えられる。総炭素含有量と総窒素含有量のばらつきがコロニー内のサンプル間で大きかったことは、カワウの巣の分布や植生の被覆状態の影響をうけて、糞の飛散状態が不均一であったことを示しているのであろう。

海鳥のコロニーでは、グアノ（糞が固化したもの）の存在で下で土壌 pH がアルカリ性に傾くケースが知られている (Gillham 1956; Smith 1976)。一方、石田 (1991) は愛知県鵜の山周辺で土壌調査を行い、コロニー内の土壌 pH はコロニー外のものより酸性度が強いという結果を得た。本研究においても、竹生島と伊崎の両調査地で、石田 (1991) と同様の結果が認められた (図 5-3)。Smith (1976) は、カモメのコロニーにおいて土壌 pH が大きくなるのは、カモメに運ばれて積み上げられた、交換性 Ca を多く含む Gaimardia の貝殻の破片が関連していると考察した。さらに、海鳥のコロニーの土壌は、Na や Mg のようないくつかの交換性陽イオンを含む海水のしぶきを常に浴びている (Smith 1978)。しかし、これらの交換性陽イオンは、カワウのコロニーには存在していない。それゆえに、カワウのコロニーでは海鳥のコロニーと比較して、土壌の pH がアルカリ性に变化しなかったのかもしれない。

飼育条件下の例では、カワウの糞の pH は 6.4~8.4 とされており (佐藤・杉森 1986)、それ自体が土壌の pH を下げているとは考えにくい。また、 NH_4^+ の林床への施用は、少なくとも深さ 50 cm まで土壌溶液中の NO_3^- を増加させることが知られている (図子ら 1992)。戸田・生原 (1994) は、 NO_3^- の増加とともに土壌 pH が 5.0 から 4.5 へ下がることを示した。それゆえに、糞の飛散を通じての窒素の供給は、カワウのコロニーで土壌が酸性化する大きな理由の一つと考えられる。

竹生島と伊崎のカワウコロニーで、表層部の土壌の含水比が増加していたことは、土壌の団粒構造が変化している可能性を示唆している。和歌山県田辺湾神島のカワウのねぐらの土壌中では、林床へ飛散したカワウの糞の影響をうけ、植物遺体を摂食する小型節足動物が減少し、対照的に糞や菌を餌とする小動物が増加していた (吉田ら 1994)。植物遺体を摂食する土壌動物の活動は、土壌中の団粒構造を発達させ、リターを分解するのに重要な役割を担っている (Swift *et al.* 1979)。したがって、これらの土壌動物の減少は、団粒構造の変化を通じて保持する水分を増加させているかもしれない。また、カワウの糞自体もその 90% 以上が水分であるため (佐藤・杉森 1986)、土壌表層の含水比の増加は、カワウの糞に含まれる多量の水分によっても説明できる。

5-4-2. カワウ生息地における土壌の変性が植物に与える影響

これまでに多くの研究が、土壌の酸性化が Al^{3+} のような有害なイオンの増加を引き起こし、植物に有害な影響を及ぼすことを報告している (たとえば、Carvalho *et al.* 1982; Jarvis and Hatch 1985; van Praag and Weissen 1985)。図子ら (1992) は、土壌溶液の pH が 4.0 以下になると Al^{3+} の濃度が指数的に増加することを示した。本研究では、2 つのカワウのコロニーで土壌 pH が 4.0 以下の値を示しており、したがってコロニー内の植物は有毒なアルミニウムイオンによるストレスを受けていることが推察される。

さらに、土壌含水比が増加し、土壌中の孔隙が水で満たされると、土壌環境は嫌氣的になる可能性がある。このような嫌氣的な状態は、多くの場合に植物の根の発達を抑制する働きがある (Fitter and Hay 1981)。カワウのコロニーでは、土壌の酸性化が深さにかかわらず認められたのに対し、土壌含水比の増加は地表近くの層だけで起こっていた。それゆえ、土壌からの植物への環境ストレスの強さは、根の伸長特性に関連して、植物ごとに異なっていると考えられる。すなわち、草本類や樹木の実生のようなおもに土壌の表層部に根を広げている植物は、地中深く根を下ろしている植物よりも大きなストレスにさらされていることが示唆される。

このように、カワウのコロニーにおける土壌の性質は、林床に飛散した糞によって変化し、植物はさまざまなストレスを受けているものと考えられる。しかし、その一方で、N, P, Ca といったカワウの糞中に含まれているであろう元素は、植物の生長に欠かせない栄養素でもある。亜南極の海洋島での研究では、海鳥の排泄物が付近に生育する植物と土壌の栄養状態を維持するのに、非常に重要な役割を果たしていると考えられている (Smith 1978)。竹生島では、カワウの営巣密度が比較的小さい場所で、少数の草本種が優占しているケースがあった (第 3 章)。このことは、もし適度な量であれば、糞の供給はコロニー内の植物にとって有利に働く可能性があることを示唆している。

第 6 章 カワウ生息地における樹木幼齢個体群の生育特性

6-1. はじめに

カワウの生息地では、森林の構造や植物の種組成においていくつかの特徴が認められた。それらの中で、林床における樹木実生の種数や個体数が少ないことは、最も顕著な特徴の一つである (第 3 章)。しかしながら、これまでのカワウ生息地における植生調査は、特定の時間断面でのみ行われ、どのような経過をたどって樹木実生の種数や個体数が減少していったかについては明らかにされていない (日本鳥類保護連盟 1988; 石田 1991)。樹木の实生は、森林が自ら更新し、将来にわたって存続していくために必要不可欠な要素であり、カワウの生息地の森林が今後どのように変化していくかを予測するうえでも、カワウの影響下でのこの実生の動向を調査しておく必要がある。

本章では、カワウ生息地における実生の動態を予測するために、カワウ生息地内外の林床に、種子から 3 年生幼樹までのさまざまな段階の本木植物を実験的に導入し、種子が発芽して生長していくどの過程においてどのようにカワウの影響を受けるのかを明らかにすることを目的とした。

また同時に、実験区における土壌の性質やカワウの糞の付着状態 (葉および土壌) およびその量を測定することによって、種子の発芽率や実生の生存率との因果関係を調査した。

6-2. 方法

6-2-1. 調査地

調査は、愛知県知多半島鶴の山にあるカワウコロニーおよびその周辺の林地で行った。コロニー内の6地点(P1, P2, …, P6), コロニー外の2地点(P7, P8)でいくつかの実験を行った(図6-1)。P1, P2とP8はコナラ林, P3, P4とP6はハンノキ林, P5とP7はウバメガシ林であった。コロニー内の6地点の周辺は、少なくとも実験期間中はカワウによって営巣場所あるいはねぐらとして利用されていた。

6-2-2. 種子の発芽および実生の生存に関する実験

コロニー内の6地点(P1, P2, …, P6), コロニー外の2地点(P7, P8)で種子の発芽および実生の生存に関する実験を行った。実験には、コナラとアカマツの2種類の種子を用いた。コナラは、この地域に優占する樹種であり、その種子は大型のため一定期間後に掘り起こして種子の状態を観察することが可能である。アカマツは代表的な先駆植物であり、また発芽率も高いという理由で実験に供試することにした。

1995年の3月13日に、各地点ごとに設けた50×100 cmのコドラート内にコナラ堅果を30粒ずつ播種し、約1 cmの土壌で被覆した。コドラートは周囲をベニヤ板で囲い、上部にネットを張ることで、ネズミ類による堅果への影響を排除した。1995年の4月20日には、アカマツ種子を30粒ずつ、20×30 cmのコドラートに播種し、これも約1 cmの土壌で被覆した。発芽した実生の個体数とそれらの生育状態を、1995年の9月29日まで約2週間に一度ずつ記録した。コナラの堅果は、調査終了時に再度回収し、その状態を観察した。

さらに、コロニー内の3地点(P4, P5, P6)とコロニー

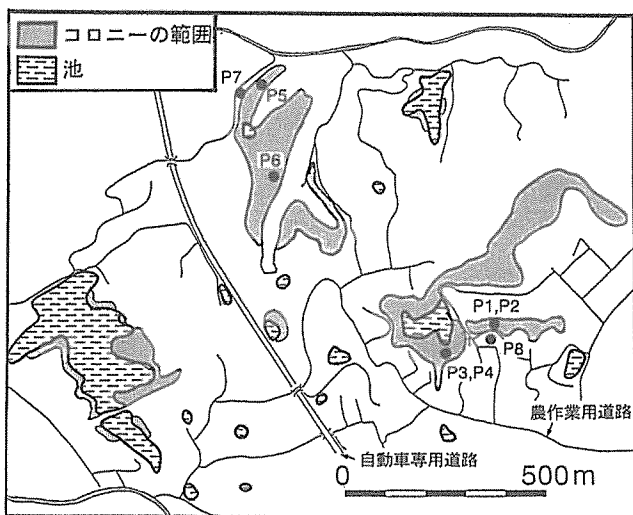


図6-1. 鶴の山における種子の発芽および実生の生存に関する実験地点。P1-P6はコロニー内、P7-P8はコロニー外。

外の1地点(P7)において、幼樹の生存実験を行った。1995年の3月14日に、各地点で1×1 mのコドラート内に、コナラの幼樹(樹高約110 cm)を5個体ずつ植樹した。1995年の9月29日まで、幼樹の生育状態、生存率、樹高、根元直径を約2週間ごとに記録した。

6-2-3. 環境条件の測定

種子の発芽や実生の生存に影響を及ぼす可能性のあるいくつかの環境条件を、P1~P8の各地点で測定した。発芽実験を行ったコドラートの周囲で、L層を除いた最上層の約10 cmから、100 cm³の土壌サンプルを4つずつ採取した。それぞれのサンプルを24時間、105°Cで乾燥させたのち、乾重を測定した。また、湿重と乾重の差として含水量を求めた。また、同様に各地点から4サンプルずつ採取した土壌を、約2週間風乾させたのち2 mmメッシュのふるいにかけて、H-A層で5 g, A層で10 gを蒸留水50 mlに懸濁させ、pHを測定した。測定は、pHメーター(HM-40V, TOA Electronics)を用いて行った。林床に飛散するカワウの糞量は、コドラートの周囲に50×50 cmの綿布を5枚ずつ敷き、24時間後の綿布の重量変化によって求めた。さらに、コドラート上の相対照度を照度計(LI-188B, LICOR)によって測定した。

6-2-4. 糞の付着様式の違いによる実生の生存実験

1994年の11月に、アラカシの実生(樹高約15 cm)を名古屋市内で採集した。ワグネルポット(1/5000 a; 直径157 mm, 高さ190 mm)に鶴の山で採集したA層の土壌を入れ、アラカシ実生を1ポットあたり3本ずつ植栽した。そして、以下の4つの処理区を設け、各処理区にそれぞれ3ポット(=9個体のアラカシ実生)ずつ供試した。

【LSf区】

カワウが営巣している一本のウバメガシの樹冠下に3つのポットを設置した。実生およびポット内の土の双方に、カワウの糞がかかるようにした。

【Lf区】

LSf区と同一の樹冠下に、3つのポットを設置した。実生だけが露出するようにポットの上を綿布で覆い、実生には糞がかかるが、ポット内の土には糞が直接かからない状態にした。

【Sf区】

LSf区, Lf区と同一の樹冠下に、3つのポットを設置した。葉に付着した糞は、2週間ごとに水で洗い流した。ポット内の土には、糞がかかるままにした。

【Nf区】

地点P5で、カワウが営巣していないウバメガシの樹冠下に3つのポットを設置した。実生およびポット内の土には、カワウの糞は全くかからないようにした。

実験は、1995年5月20日から約半年間、発芽実験が行われた地点(P5)において行い、各処理区において、実生の生育状態と生存率を約2週間ごとに記録した。

6-3. 結果

6-3-1. 種子の発芽率と状態

P1~P8におけるコナラとアカマツの発芽率と環境条件を表6-1に示した。コナラとアカマツの双方とも平均発芽率は、コロニー内の地点(P1~P6)よりコロニー外の地点(P7, P8)で高かった(Mann-Whitney's *U*-test, $U=0$, $P<0.05$)。コロニー外の林床では、カワウの糞の飛散は認められなかった。測定した土壌の性質のうち、コロニー内の含水量はコロニー外よりあきらかに高かった(Mann-Whitney's *U*-test, $U=0$, $P<0.05$)。対照的に、単位体積当たりの土壌の重さは、コロニー内の方がコロニー外より小さかった。これは、コロニー内の土壌ではF-H層が厚いためであった。土壌pHおよび相対照度はコロニー内外で有意差はなかった(Mann-Whitney's *U*-test, $U=48.5$: 土壌pH, $U=148$: 相対照度, $P>0.05$)。

コナラとアカマツの発芽率は、降糞量および土壌含水量と高い負の相関が認められた(表6-2)。降糞量と土壌含水量の間にも相関は認められたが、降糞量とその他の環境条件との間には、有意な相関は認められなかった。

コナラの発芽実験では、調査終了時(播種後約半年)に回収したコロニー内(P1~P6)の大部分の堅果で、果皮が裂けて子葉の黒変や消失が認められた(図6-2)。これらの

種子は、発芽して地上に芽が顔を出す前に枯死したものと推察される。発根していた種子もいくつか確認されたが、すべて枯死していた。したがって、地上への発芽が確認されなかったほとんどの種子(発根していたもの、果皮が裂けたもの、果皮が裂けなかったもの)が、秋になる前に地下で枯死していたと考えられる。一方、コロニー外(P7, P8)では、30%以上の種子が発芽していた。発芽が確認されなかった残りの種子は、P8の発根していた1個体を除いて、コロニー内と同様にすべて地下で枯死していた。

6-3-2. 実生および幼樹の生存

図6-3は、発芽実験におけるコナラおよびアカマツの発芽実生の個体数変化を示したものである。コナラの実生個体数は、5月と6月の活発な発芽に伴って増加し、その後実生が枯死するにつれて減少した。コロニー外部(P7, P8)では、実生数が6月以降に徐々に減少したのに対し、コロニー内部(P1~P6)では7月から減少し始め、9月には大部分の実生が枯死した。

一方、アカマツ種子は、コロニー外においてコナラよりも早く4月から5月にかけて発芽し、その後徐々に減少していった。これに対し、コロニー内ではアカマツ種子はほとんど発芽せず、発芽した少数の実生もただちに消失して

表6-1. コナラ・アカマツの発芽率と環境要因(平均±SE)

地点 <i>n</i> ^a =	発芽率		降糞量 (g/m ²)	土壌含水量 (g/100cc)	土壌重量 (g d.wt/100cc)	土壌 pH	相対照度 (%)
	コナラ (%)	アカマツ (%)					
	30	30	5	4	4	4	5
コロニー内							
P1	0	0	3.57±1.09	22.7±1.4	6.6±0.7	4.44±0.14	15.74±3.18
P2	6.7	3.3	3.57±1.09	22.7±1.4	6.6±0.7	4.44±0.14	17.44±4.03
P3	26.7	6.7	1.94±0.64	25.1±3.7	6.9±0.9	4.98±0.04	5.42±0.48
P4	16.7	0	1.94±0.64	25.1±3.7	6.9±0.9	4.98±0.04	3.02±1.25
P5	16.7	0	2.61±0.97	25.3±2.4	10.8±1.5	4.56±0.08	33.01±7.15
P6	6.7	0	3.92±1.66	21.3±0.6	12.2±2.2	4.92±0.12	32.92±14.87
コロニー外							
P7	40.0	33.3	0	16.6±2.2	29.2±2.6	4.84±0.17	67.73±4.77
P8	36.7	70.0	0	16.6±1.0	71.1±7.2	4.38±0.07	1.23±0.11
<i>U</i> value ^b	0.0*	0.0*	0.0**	13.0**	0.0**	48.5	148.0

* $P<0.05$, ** $P<0.01$

a: 各地点のサンプル数

b: コロニー内平均(P1~P6) vs. コロニー外平均(P7, P8)

表6-2. 発芽率と環境要因との間の Pearson の相関係数(*r*)

	降糞量 (g/m ²)	土壌含水量 (g/100cc)	土壌 pH	相対照度 ^a (%)
コナラ発芽率 (%) ^a	-0.96**	-0.59	0.16	0.24
アカマツ発芽率 (%) ^a	-0.82*	-0.82*	-0.34	-0.04
降糞量		0.63	-0.05	-0.16

a: %データは、逆正弦平方根変換を行った。

* $P<0.05$, ** $P<0.01$

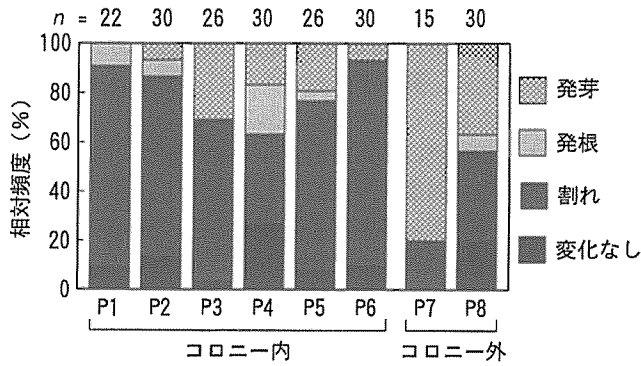


図 6-2. 播種半年後のコナラ種子の状態

しまった (図 6-3)。

表 6-3 には、発芽実験において枯死したコナラ実生に認められた症状を示した。コロニー内で枯死した個体では、葉の周縁部からはじまった壊死が全体に広がる症状を示したものが多かったのに対し、コロニー外では、葉を小動物に食害されて枯死する個体が多かった。また、調査期間終了時に生存していた個体にも、コロニー内では葉の周縁部に壊死が、コロニー外では食害が認められた。

コナラ幼樹の生存率では、コロニー内の生存率がコロニー外の生存率より低い傾向が認められた (表 6-4)。また、コナラ幼樹の生存実験においても、コロニー外の個体には食害による葉の損失が多かったのに対し (写真 6-1)、コロニー内の個体には葉の萎凋・壊死が頻繁に観察された (写真 6-2)。

6-3-3. 糞の付着した実生の生存と状態

4 つの処理区におけるアラカシ実生の生存率を図 6-4 に

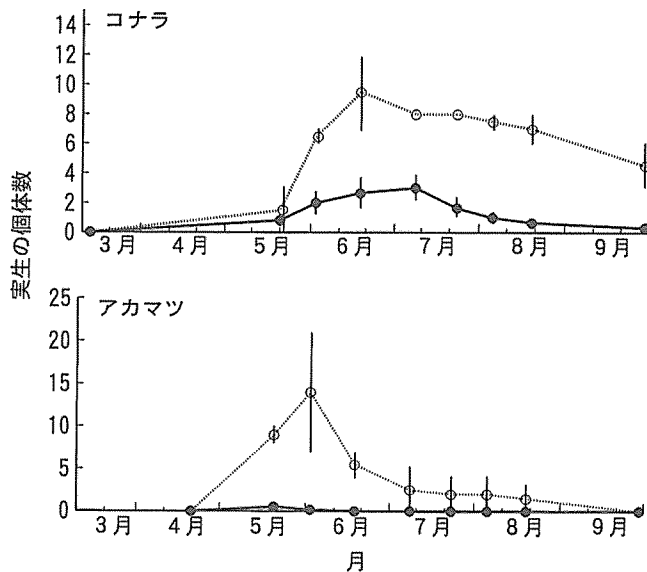


図 6-3. コナラとアカマツの発芽実生数 (平均±SE) の変化。●はコロニー内の地点 (P 1-P 6) の平均、○はコロニー外の地点 (P 7-P 8) の平均を示す。

表 6-3. 枯死したコナラ実生に認められた症状

(数字は実生の個体数を表す)

地点	被食	萎凋・壊死	成長不良	不明*	実生総数**
コロニー内					
P1					0
P2		1			2(1)
P3	1	4	1	2	8(0)
P4		4		1	5(0)
P5		3		1	5(1)
P6			2		2(0)
コロニー外					
P7	1	1		4	12(6)
P8	7			1	11(3)

*消失あるいは急に全体が枯れてしまったもの

**発芽した実生の総数 (括弧の中は、生き残った実生数)

表 6-4. コナラ幼樹の生存率 (平均±SE)

地点	生存率 (%)
コロニー内 (n=3)	46.7±13.3
コロニー外 (n=1)	80.0

示した。糞が全く付着していない処理区 (Nf 区) では、枯死した実生は一本もなかった。一方、葉やポット内の土に糞がかかった処理区 (LSf 区, Lf 区, Sf 区) では、枯死する実生が多く、とくに LSf 区ではすべての個体が枯死していた。Nf 区の実生には、わずかに食害や壊死が認められただけであったが、LSf 区, Lf 区, Sf 区の実生のほとんどには、壊死が認められた。

6-4. 考 察

6-4-1. カワウ生息地における種子の発芽

カワウコロニーの内部では外部と比較して、コナラおよびアカマツの種子の発芽率が小さかった。一般的に種子の発芽は、光、温度、土壌条件などによって影響を受けることが知られている (橋詰 1992)。

まず、光条件では、多くの植物の種子は暗所では発芽せず、発芽には光の刺激を必要とする (Fitter and Hay 1981)。逆に、暗黒の方がかえってよく発芽するものもある。今回の発芽実験に用いた種子のうち、コナラは後者、アカマツは前者に属する (橋詰 1992)。発芽実験を行った地点の中では、コロニー外部の 2 地点 (P 7, P 8) において、相対照度がそれぞれ最高値と最低値を示した (表 6-1)。これらの地点の発芽率よりも、相対照度が中間の値を示したコロニー内部の地点の発芽率が低かったことから、光条件は発芽率の違いを説明する要因ではないものと考えられる。温度条件についても、ごく近接した地域で行われた実験であるために、地点間でのばらつきはほとんどなく、発芽の差に影響を及ぼしてはいないと考えられる。

実験期間終了後回収されたコナラの種子のうち、コロ

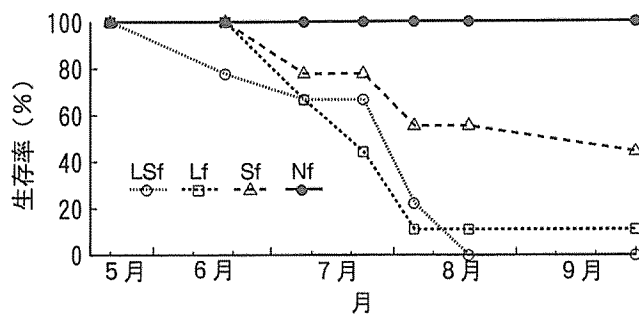


図6-4. 4つの処理区におけるアラカシ実生の生存率
 LSf区: 葉と土ともに糞がかかるようにした処理区
 Lf区: 葉だけに糞がかかるようにした処理区
 Sf区: 土だけに糞がかかるようにした処理区
 Nf区: 葉と土ともに糞がかからないように処理区

ニー内のもはほとんど地中で枯死していた(図6-2)。コロニー内の土壤含水量はコロニー外のものと比較して有意に高く(表6-1)、さらに林床における降糞量およびコナラ・アカマツ双方の種子発芽率との間には高い負の相関があった(表6-2)。コナラとアカマツは両種とも、土壤含水比が比較的低い場所に生育する傾向がある(飛田ら1993)。本研究の結果とこうした樹種特性から、カワウの糞の林床への飛散は、土壤を変性させ湿潤な環境にすることにより、乾燥した土壤環境を好む樹種の種子の発芽率に負の影響を及ぼしているのではないかと考えられる。

しかしながら、過去の調査では、ハンノキのような湿潤な環境を好む樹種においても、成木があるにもかかわらず、その実生はコロニー内では確認されていない(石田1991)。すなわち、湿潤な土壤環境以外にもコロニー内の実生が少ない原因が存在すると考えられる。カワウのコロニー内では、F-H層が厚い傾向があり、その結果としてL層を除いた表層部における体積あたりの土壤重量は小さかった(表6-1)。林床では、わずかなリターの厚みの違いが、発芽したばかりの実生の生存に大きく影響することがある(Beatty and Sholes 1988)。また、リターが厚い林分では、樹木の実生の密度が低い傾向がある(Collins and Good 1987)。したがって、リターが厚いこともコロニー内の実生が少ないことの一因になっている可能性がある。

6-4-2. カワウ生息地における実生および幼樹の生存

種子から発芽したコナラとアカマツの実生は、コロニー内部の地点ほど早く枯死していた(図6-3)。また、植栽したコナラの幼樹についても、コロニー内の生存率がコロニー外より低い傾向が認められた。さらには、ポットに植えたアラカシの実生では、カワウの糞が葉あるいは周囲の土壤にかかったものだけに枯死が認められた(図6-4)。これらの結果は、カワウの糞が種子の発芽と同様に、実生や幼樹の生育にも悪影響を及ぼすことを示唆している。

葉に鳥の糞がかかったときに起こるストレスとして、気孔や葉面が被覆されることによる光合成や呼吸の阻害、糞

の化学的成分による葉面への傷害が予想されている(小山田1986; 石田1993b)。糞の付着実験のLf区における実生の枯死(図6-4)は、糞が葉に付着することによって実生に負の影響を与えることを示唆している。しかし、糞の直接的な付着による植物の生長や生存への影響について調べた生理学的・組織学的な研究例はほとんどなく、糞の葉への付着が実生へのストレスとなるメカニズムは明らかになっていない。

一方、糞の付着実験のSf区における実生の枯死(図6-4)は、糞が周辺の土壤を変性させ、実生の生存に負の影響を与えていることを示唆している。カワウと同じ魚食性の水鳥であるカモメの糞は、N, P, Caなどの栄養素を多く含んでおり(Mizutani and Wada 1988)、カモメのコロニーでは土壤中でこれらの栄養素の増加が認められた(Smith 1976; Sobey and Kenworthy 1979)。カワウのコロニーの土壤についても、強い酸性度、高い含水比、高い窒素・炭素含有量など、周辺の土壤と異なった性質を持ち(石田1991; 第4章)、また、多くの研究が林床への窒素の施肥が低木の個体数や群生の状態を表す群度を減少させることを示してきた(Prescott *et al.* 1993; Dutch and Wolstenholme 1994; Prescott *et al.* 1995)。それゆえ、窒素が豊富に含まれる糞の土壤への供給は、実生の枯死の一因となりうると考えられる。また、コロニー内で枯死した大部分の実生で、葉縁部からの萎凋・壊死が認められた(表6-3)。こうした症状はしばしば、窒素の濃度障害の場合にみられる(渡辺1986)。したがって、土壤の変性が実生の枯死要因の一つであるという推測は、このようなカワウのコロニーにおける葉の壊死といった現象からもさらに強く支持されるであろう。

今回の研究では、土壤pHには差が認められなかったものの、コロニー内の土壤含水量はコロニー外のそれと比べて、高い値を示していた(表6-1)。過剰の水分はしばしば土壤中の通気を阻害し、酸素を必要としている根の呼吸を抑制する(Mohr and Schopfer 1995)。それゆえに、土壤中の水分含量の多さもまた、多量の窒素の供給と同様に、実生にストレスを与えているものと推察される。

第7章 カワウの巣材採集行動が森林に与える影響

7-1. はじめに

カワウの活動による植物体への影響のうち、4, 5, 6章では、排泄物が土壤を介して与える影響、排泄物が葉に直接かかることによって与える影響、羽ばたきや踏みつけによって枝葉が折り取られることによる影響を扱ってきた。これらの影響は、カワウの無意識の行動によって引き起こされる。一方、カワウが繁殖時の巣材採集の際に、樹木の枝葉を折り取る、あるいは地上の草本をむしり取るといった行動は、カワウが能動的に及ぼしている影響といえる。

本章では、まずカワウの巣材採集行動の概要を把握するために、カワウの巣材採集が行われる時期およびその地点

の広がり、コロニー内を踏査することにより調査した。つぎに、つがいごとの造巣活動を直接観察することで、巣材採集行動における個々のカワウ間での共通点・相違点を明らかにした。さらに、地域全体で採集される巣材の構成内容を、一定地域内の巣に運び込まれる巣材を調査することにより明らかにした。また、採集された巣材の量的特性を検討するために、巣および巣材のサイズなどを計測した。そして、これらの結果を総合して、カワウの巣材採集行動が生息地の森林に与える影響を検討した。

7-2. 方法

7-2-1. 調査地

調査地は、愛知県知多半島鶯の山のカワウコロニーである。本コロニーは、いくつかのサブコロニーにより構成されている(図7-1)。1989年以前は、坊の奥・菅苧の2つのサブコロニーだけであったが、1990年に鶯の池周辺、1993年に菅田池周辺に相次いでサブコロニーが形成された(佐藤ら1994)。これらのサブコロニーのうち、菅田池以外の3つのサブコロニーにおいて調査を行った。坊の奥(Area B)は、狭い谷間を挟んだ緩やかな斜面にウバメガシ・ヒサカキ・コナラ・ハンノキを主体とした森林がある。谷間はかつて水田として利用されていたが、現在はその大部分が放置され、草本が繁茂している。菅苧(Area S)は、池の周囲と比較的広い谷間を挟んだ斜面にヒサカキ・コナラ・ハンノキ・アラカシを主体とした森林がある。池の土手や道端にはセイタカアワダチソウ(*Solidago altissima* L.)の群落がある。谷間は、現在も水田として利用されており、4月になると水が入り田植えが行われる。鶯の池周辺(Area U)は、池の東西両岸にメダケ(*Pleiblastus simoni* Nakai)・ケネザサ(*Arundinaria pygmaea* Mitf.)の群落からアカメガシワ・ハゼノキ(*Rhus succedanea* L.)といった陽生樹種、さらにはタブノキ・ヤブニッケイ(*Cinnamomum japonicum* Sieb.)といった常緑樹が混生している。また、それ以外の場所は、水田および畑地といった農地に利用されている。坊の奥、菅苧、鶯の池周辺の各サブコロニーの面積は、それぞれ6 ha, 10 ha, 4 haであり、営巣数(1994年)はそれぞれ580個, 684個, 643個である(佐藤ら1994)。

7-2-2. 巣材の採集時期および採集地点の調査

1991年11月から1995年10月の期間に適宜カワウコロニーの内部およびその周辺を踏査し、カワウの繁殖ステージを記録した。とくに、巣材の採集および巣への運搬を行っているカワウに着目し、造巣期を明確にできるように努めた。カワウが巣材を採集している地点については、できる限り地図に記録した。また、併せてコロニー範囲の広がりも記録した。

7-2-3. つがいごとの造巣活動調査

1992年2月から3月にかけて、Area B_p(図7-1)内の

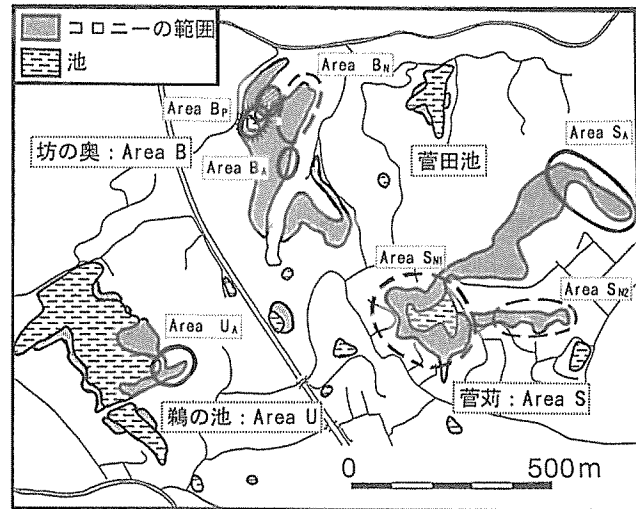


図7-1. 鶯の山におけるカワウの巣材採集行動に関する調査地点
Area B_p: つがいごとの造巣活動の調査を行った地域
Area S_{N1}, Area S_{N2}, Area B_N:
巣, 巣材の調査を行った地域
Area S_A, Area B_A, Area U_A:
一定地域に運び込まれる巣材の調査を行った地域

立木に営巣した5組のつがい(P1~P5)について、その造巣活動を終日観察し、①巣材を採集した地点、②巣材の採集方法、③巣材の長さ、④巣材の種類を記録した。カワウの造巣日数は通常13~30日(清棲1979)であることを考慮して、調査は計6日間(2日/週を3週間)行った。巣材の長さは、カワウの全長が約80 cmであることを利用して、目視により0~30 cm, 30~50 cm, 50~100 cm, 100 cm~に類別した。

7-2-4. 巣および巣材の測定

1994年9月と1995年7月に、周辺の環境が異なる3地域(Area S_{N1}: 池の周囲で木が疎らな林, Area S_{N2}: 水田と畑に面した林, Area B_N: 周囲に開けた場所が少ない林, 図7-1)から、損傷が少ないと思われる巣を毎年10巣ずつ(ただし、1995年のArea S_{N1}のみ11巣)、計61巣を選び、現地で巣の長径、短径、厚み、重さ、営巣木の樹高、巣の地上高を記録した。さらに、このうちの3巣(Area S_{N2}で1巣, Area B_Nで2巣)を研究室に持ち帰り、室内で1ヶ月以上風乾したのち解体し、30 cm以上の巣材については、種類を判別した後、長さ、重さの計測を行った。また、30 cm以下の巣材については、樹木の枝葉とそれ以外に分け、重量を測定した。

7-2-5. 一定の地域内に運び込まれる巣材の調査

1996年の1月から4月まで、月1回ある一定の地域内に運び込まれる巣材の調査を行った。調査は、地形あるいは樹冠形で境界が区別できる3地域(Area S_A, Area B_A, Area U_A: 図7-1)で行い、飛翔中の個体がくわえている

巣に運び込まれる直前の巣材の長さ、種類（樹木の枝、ササ・草本、樹木の葉、羽）および状態（生葉の有無）を判別した。調査時間は1回を1時間とし、1時間×3地域を1セットとし、1日に3セット（各地域3時間）行った。

7-3. 結果

7-3-1. 巣材採集の時期と採集地点

カワウによる巣材採集は、ほぼ毎年12月から始まり、5月まで続いた（図7-2）。2月には、最初の雛の孵化が声によって確認され、育雛は8月まで観察された。

図7-3には、鶺鴒の山周辺におけるカワウコロニーの範囲（1992年時点）と巣材の採集地点（1992年が中心）を示した。コロニーの範囲は、1992年から1995年の期間では、鶺鴒の池周囲のサブコロニーがわずかに拡大し、菅田池周辺（図7-3 欄外）に新たにサブコロニーが形成されたほかは、それほど変化していない（佐藤ら1994）。巣材の採集方法としては、①樹上で樹木の枝葉を折り取る場合、②地上で草本やササ等の地上性植物を折り取る場合、③地上で落ちている植物片等を拾い取る場合の3パターンが確認された。

坊の奥のサブコロニーでの巣材採集は、北側の谷において谷間にある丈の短い草地で認められた以外は、ほとんどがコロニー内部の林床および樹上で行われた。草本が繁茂している南側の谷では、地上での巣材採集は確認されなかった（図7-3）。菅田のサブコロニーでの巣材採集は、かなり広範囲で認められ、坊の奥のケースと同様にコロニー内の林床および樹上での採集のほか、休耕田、水入れ前の水田、あるいは農道などの地上で、集団で採集している様子が頻繁に観察された。また、池の中とその周縁部での採集も確認された（図7-3）。鶺鴒の池周辺のサブコロニーでは、池とその周縁部、池から離れた丈の短い草地上、コロニー内外の樹上で観察された。これらの巣材採集地点の大部分は、コロニー内部かその周辺部にあり、コロニーの範囲から離れているものでも、ほぼ200m以内には収まっていた（図7-3）。

7-3-2. つがいの造巣活動

6日間の終日観察で、合計110回の巣材採集行動と91回の巣材運搬行動が観察された。観察数の違いは、巣材の採集か運搬のいずれか一方しか確認できなかった例や、カワウが巣材の探索だけ行って何も巣に持ち帰らなかった例があることによる。5組のつがいとも巣の周囲50m以内の

月	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
造巣期	—————											
抱卵期	—————											
育雛期	—————											
非繁殖期	—————											

図7-2. 鶺鴒の山周辺に生息するカワウの繁殖ステージ

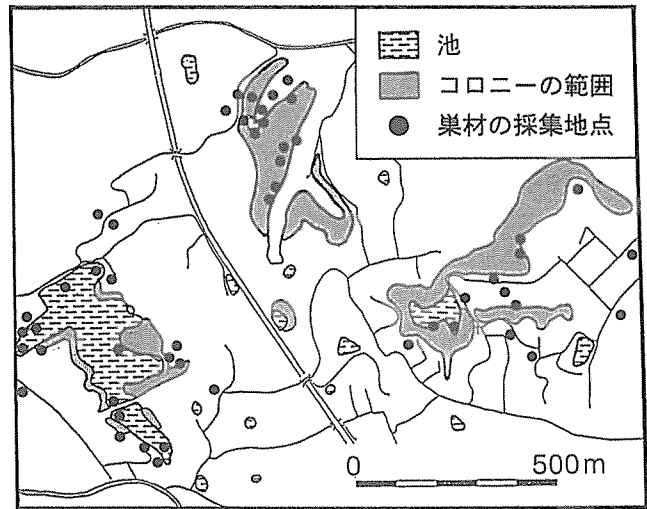


図7-3. 鶺鴒の山周辺におけるカワウの巣材採集地点

ごく狭い地域で、巣材の採集を行っていた（図7-4）。これらの地域を適宜7つの小面積区（S1～S7）に分割し各々の利用状況を見ると、つがい間で重なる部分もあり、なわばりのような排他的利用は認められなかった（図7-5）。つがい間では、樹上採集と地上採集の割合は異なり（ χ^2 -test, $\chi^2=30.35$, $df=4$, $P<0.01$ ）、つがいP1とP2では地上採集が、つがいP5では樹上採集が多く、つがいP3とP4では樹上、地上採集ともにほぼ同様の頻度で観察された（図7-5）。さらに、用いられた巣材の種類も、つがい間で異なっていた（ χ^2 -test, $\chi^2=102.74$, $df=12$, $P<0.01$ ）。樹木の枝葉を利用した割合は、つがいP2（地上採集型）、つがいP3（樹上-地上採集型）、つがいP5（樹上採集型）で70%を越え（図7-6）、巣材の採取場所とその種類とは関連が薄いといえる。

一方、巣材の採集方法もやはりつがい間で異なっており（ χ^2 -test, $\chi^2=130.47$, $df=8$, $P<0.01$ ）、樹上採集をよく行っていたつがいP3とつがいP5は、地上採集を中心に行っていたほかのつがい（P1, P2）よりも、生きている植

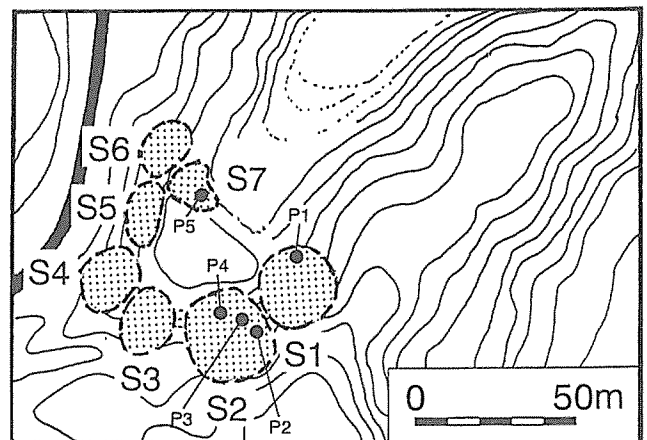


図7-4. つがい（P1-P5）の巣と巣材採集地点（S1-S7）

物体からの折り取り、ちぎり取りの割合が大きかった（図7-7）。また、巣材は、おもに長さ30 cm以上の樹木の枝が利用されており、100 cmを越えるものもかなり含まれていた（図7-8）。さらに、地上での巣材採集が多かったつがいP1, P2は、おもに樹上で巣材採集を行っていたつがいP5よりも長い巣材を集める傾向があった。

7-3-3. 巣および巣材の特性

3つの地域（Area S_{N1}, Area S_{N2}, Area B_N）で、2年にわたって採集された巣の重さは、地域間、年度間で有意な差は認められなかった（Tukey's HSD test, $P > 0.05$, 図7-9）。これらのデータをまとめると、鶴の山におけるカワウの巣の平均重は、1.71 kg d.wtであった。また、測定を行った巣の長径、短径、厚さは、それぞれ30~60 cm, 25~45 cm, 12~40 cmであった。

解体した3巣の巣材（長径45~55 cm, 短径32~40 cm, 厚さ15~20 cm, 総重量2.31~2.94 kg d.wt）のうち、樹木の枝葉が占める割合は、いずれの巣でも重量比で70%以上（71.2~80.5%）であった。これらの樹木の枝葉のうち、30 cm以上の枝が半数以上であった（図7-10）。30 cm以上の巣材は巣の骨組みとして利用され、樹木の枝のほかササ、セイタカアワダチソウなどの比較的堅固な軸を持った草本の茎が含まれていた。これらの巣材（30 cm以上）の重さは10 g以下のものが大半で（図7-11）、長さでは50 cm以下のものが最も多かった（図7-12）。一方30 cm以下の巣材に

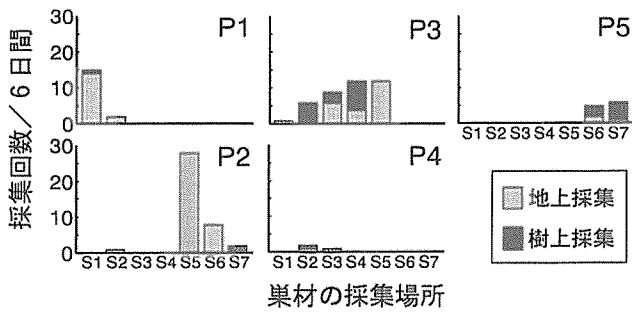


図7-5. つがい（P1-P5）ごとの巣材採集場所

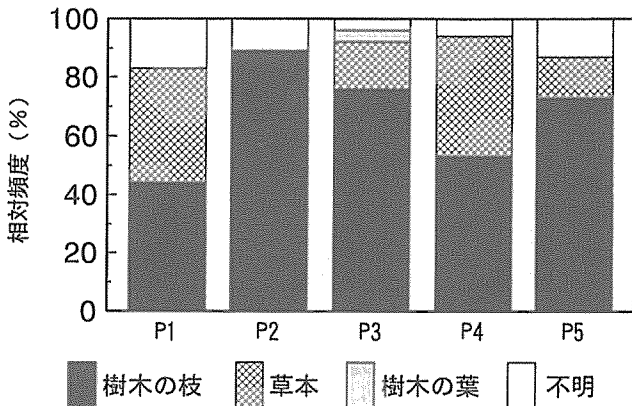


図7-6. つがい（P1-P5）が用いた巣材の種類

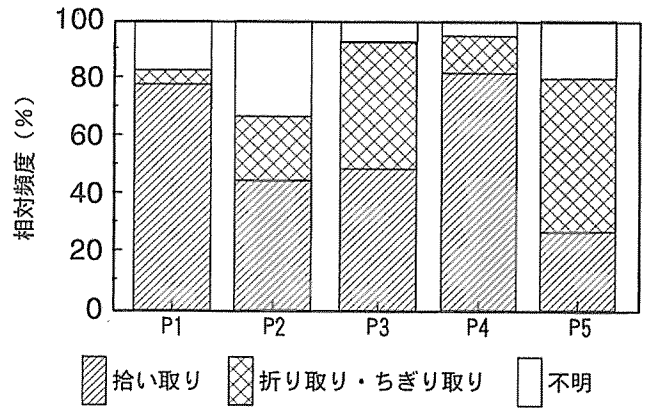


図7-7. つがい（P1-P5）の巣材採集方法

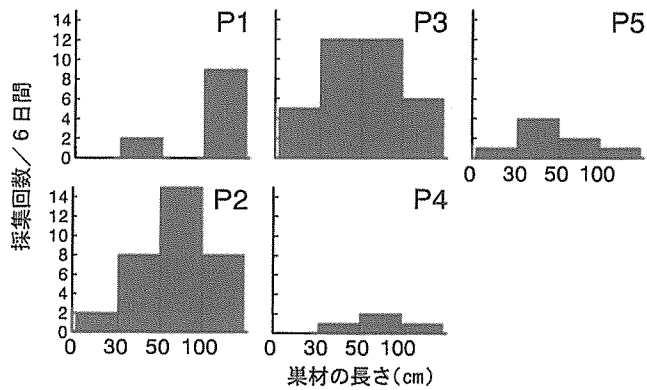


図7-8. つがい（P1-P5）が採集した巣材の長さ

は、細めの小枝やササのほか、植物の葉や鳥の羽も含まれ、おもに巣の中央部（産座）に利用されていた。

7-3-4. 一定の地域内に運び込まれる巣材

図7-13には、3つの地域（Area S_A, Area B_A, Area U_A）に運び込まれた巣材の種類を示した。巣材の各種類の割合には、1月~4月のいずれの月においても、地域間で有意差が認められた（ χ^2 -test, 1月, $\chi^2 = 34.66$, $df = 6$, $P < 0.01$; 2月, $\chi^2 = 29.17$, $df = 4$, $P < 0.01$; 3月, $\chi^2 = 16.62$, $df = 6$, $P < 0.05$; 4月, $\chi^2 = 21.02$, $df = 6$, $P < 0.01$ ）。どの地域においても、樹木の枝とササ・草本が90%以上を占めていた。草本は、セイタカアワダチソウやヨウシュヤマゴボウなどが中心であった。地域別では、Area S_AとArea U_Aでは樹木の枝がいずれの月も50%以下であったのに対し、Area B_Aでは樹木の枝が50%以上の月が多かった。

巣材の長さでは、100 cm以上のものがつがいの造巣調査の結果と同様に、5~20%含まれていた（図7-14）。また、いずれの地域においても、月ごとの巣材の各長さの割合には有意な差があり（ χ^2 -test, Area S_A, $\chi^2 = 46.55$, $df = 9$, $P < 0.01$; Area B_A, $\chi^2 = 77.00$, $df = 4$, $P < 0.01$; Area U_A, $\chi^2 = 47.34$, $df = 9$, $P < 0.01$ ）、とくに3月には30 cm以下の巣材の割合が他の月と比較して多い傾向があった。

運ばれている巣材が、生きている植物体から折り取りや

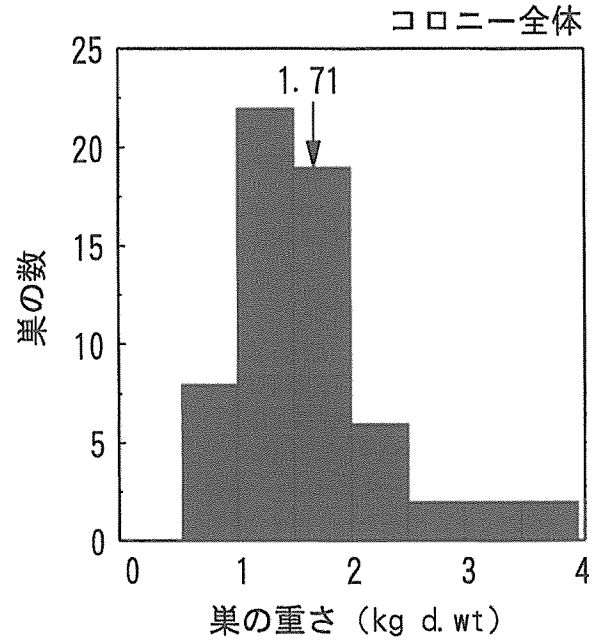
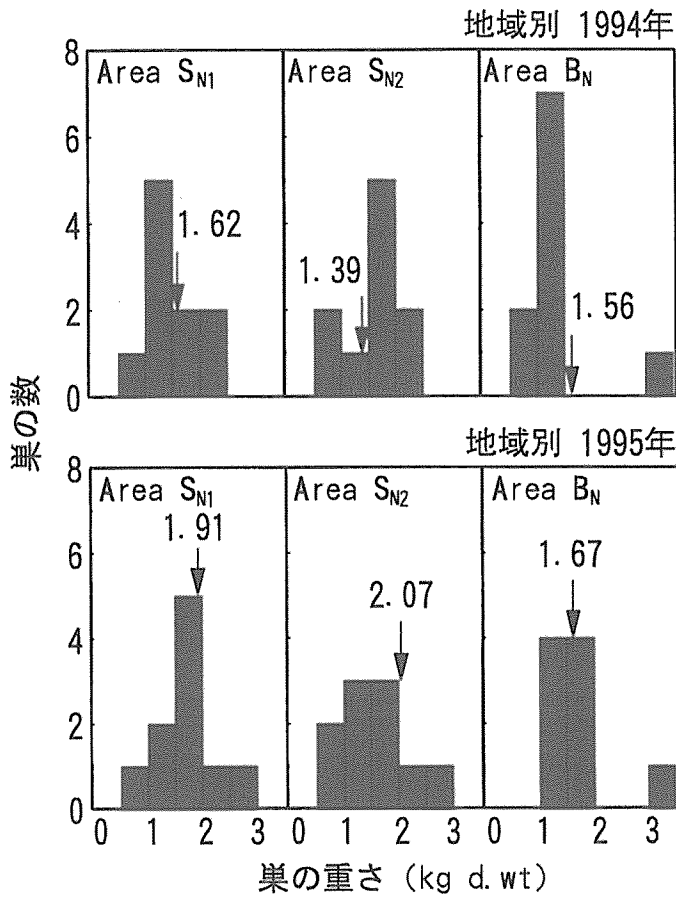


図 7-9. 巣の重さの頻度分布 (矢印は平均値)

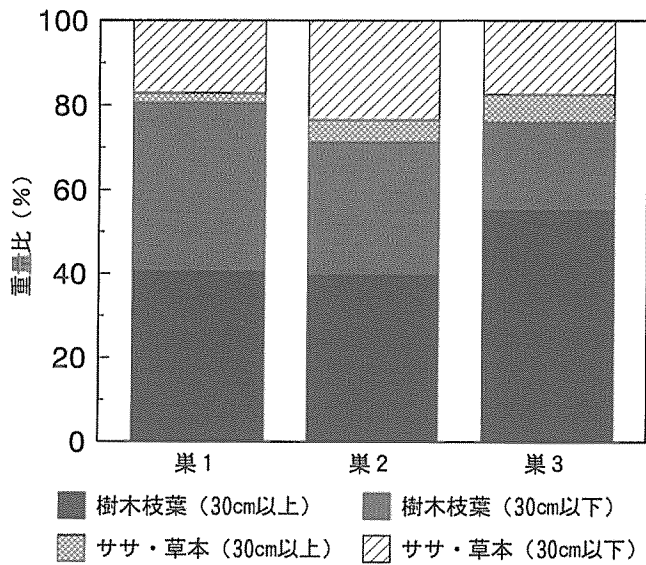


図 7-10. 巣材に占める樹木, ササ・草本の割合

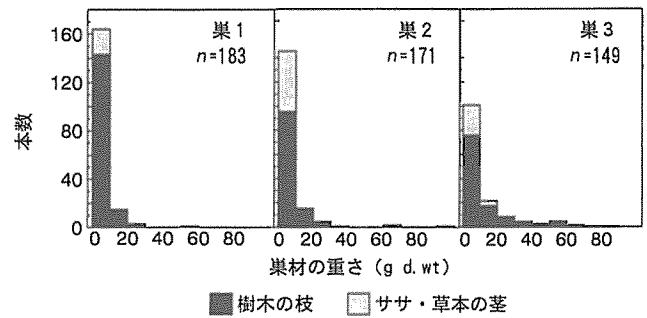


図 7-11. 個々の巣で利用されていた巣材 (30 cm 以上) の重さの頻度分布

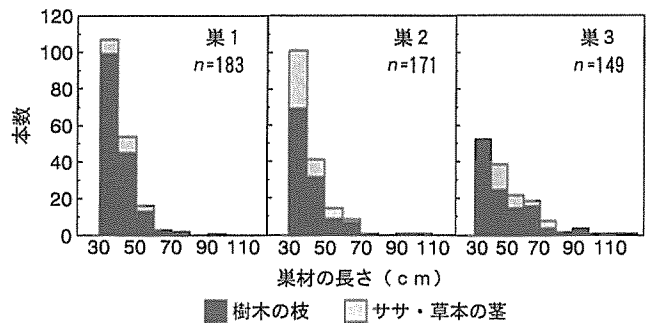


図 7-12. 個々の巣で利用されていた巣材 (30 cm 以上) の長さの頻度分布

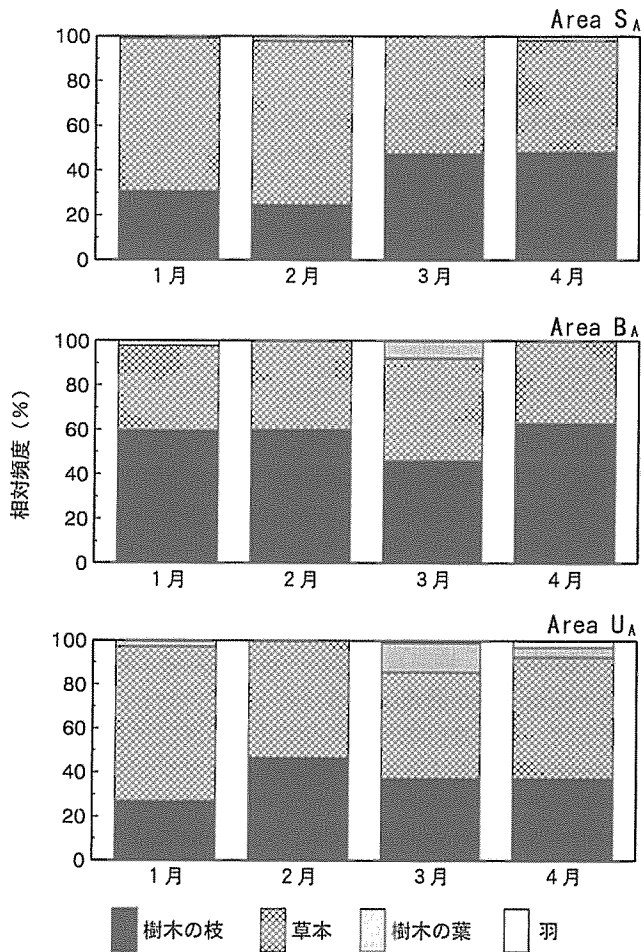


図 7-13. コロニー内の一定地域 (3ヶ所) の巣に運び込まれた巣材の種類

ちぎり取りによって得られたものであることを確実に判別するために、巣材に緑色の葉 (以下生葉) がついているかを調査した (図 7-15)。生葉つき巣材の割合は、どの地域でも月ごとに有意に異なっていた (χ^2 -test, Area SA, $\chi^2=32.79$, $df=3$, $P<0.01$; Area BA, $\chi^2=79.72$, $df=3$, $P<0.01$; Area UA, $\chi^2=32.27$, $df=3$, $P<0.01$)。1~3月の生葉つき巣材の利用頻度は、Area SA, Area UA では徐々に増加していく傾向が見られたが、Area BA では期間中ほぼ 15%以内で明瞭な変化は認められなかった。生葉がついている巣材の割合は、どの地域でも 4月が最も多く、40%前後であった。4月の調査は落葉樹の葉の展開後に行ったため、これらの値は樹木や草本からの折り取り頻度を正確に表しているといえる。そこで、4月のデータを用いて、樹木の枝葉とそれ以外の巣材 (草本・ササ) の中で、生葉がついていたものの割合を地域ごとに計算した (表 7-1)。これらの値と巣の平均重量 (図 7-9)、佐藤ら (1994) のサブコロニーごとの営巣数を用い、カワウの造巣活動による植物体からの折り取り量を、(巣の平均重量) × (営巣数) × (生きている樹木・草本の利用割合) の式で推定した (表 7-1)。付近に開けた草地がない Area B では、草本・ササ

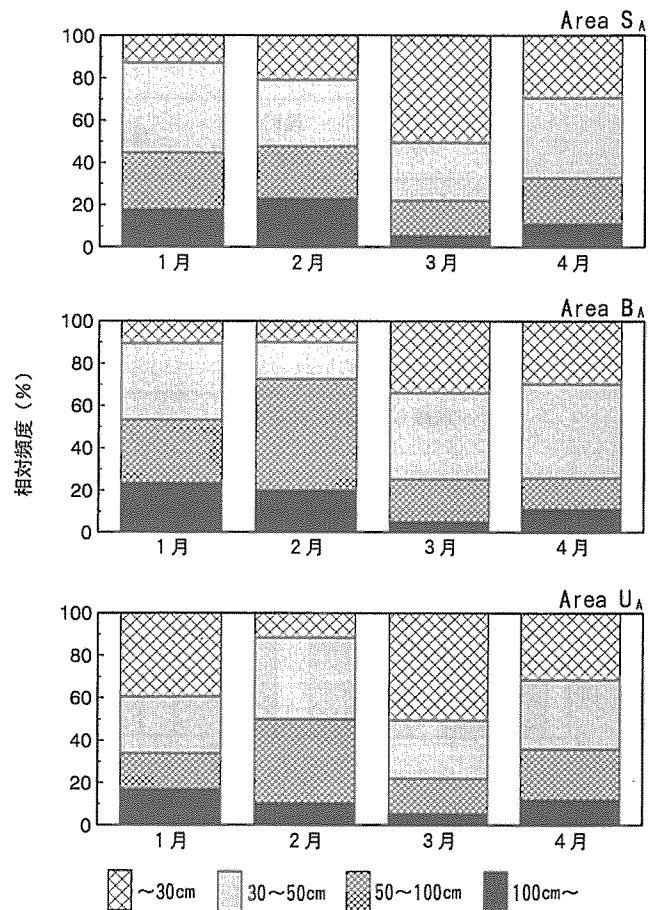


図 7-14. コロニー内の一定地域 (3ヶ所) の巣に運び込まれた巣材の長さ

の折り取り量の推定値が極端に小さく、その代わりに樹木の折り取り量の推定値が大きかった。

7-4. 考 察

7-4-1. カワウの巣材採集様式

カワウの繁殖期は、地域によってかなりのばらつきが見られる。例えば、ヨーロッパでは国によって異なり、全体的には周年繁殖している (Cramp and Simmons 1977)。また、オーストラリアでは、Queensland で 4~8 月、東部で 7~10 月、Tasmania 北部では 9~12 月である (Marchant and Higgins 1980)。日本においても、コロニー間でもかなりのばらつきが認められ、不忍池 (東京) ではほぼ周年繁殖するが、下北半島 (青森) では 3~9 月、沖黒島 (大分) では 2~6 月となっている (福田 1981)。このようにカワウの繁殖期が地域間あるいはコロニー間で異なるのは、カワウが光周性に乏しく、気象条件、周辺の餌量、コロニーの規模、生息地の状況などがその繁殖活動に大きく影響しているためと考えられている (佐藤・島田 1992)。日本鳥類保護連盟 (1988) によれば、鶴の山におけるカワウの造巣は 1985 年度と 1987 年度には 12 月から、1986 年度には 1 月から確認されている。また、佐藤 (1990) による 1985 年

表 7-1. カワウの造巣活動による植物体（樹木: 上段, 草本・ササ: 下段）からの折り取り量の推定

地域名	巣の重さ (kg d.wt)	巣数*	生きている植物体の利用割合 (%)	地域全体で折り取られる樹木・草本の量 (kg d.wt)
Area S	1.71	684巣	24.2	283
			13.1	153
Area B	1.71	643巣	40.7	404
			3.7	37
Area U	1.71	580巣	17.9	197
			14.9	164

*佐藤ら (1994) による

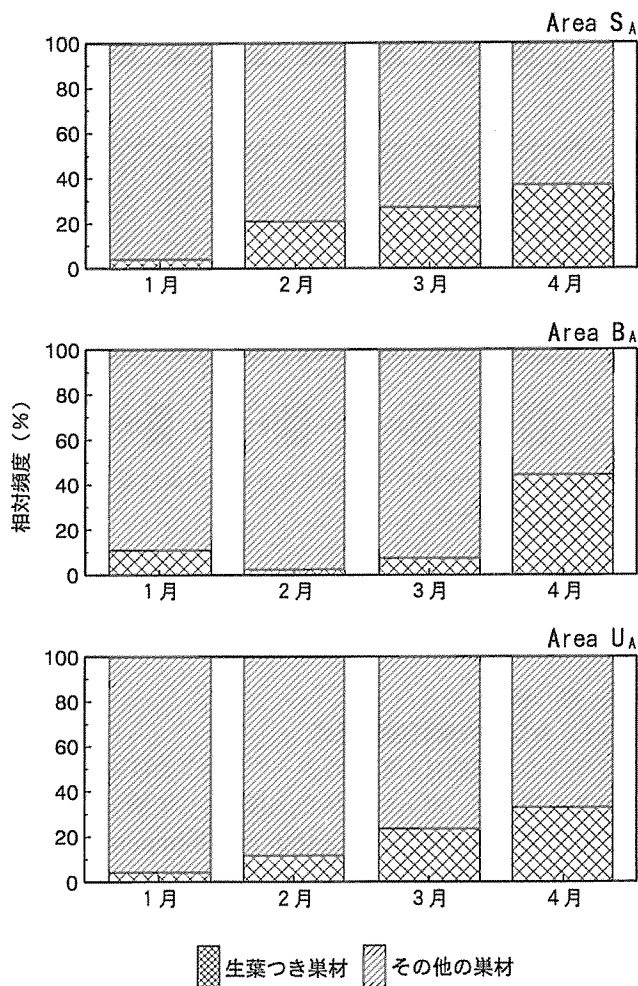


図 7-15. コロニー内の一定地域（3ヶ所）の巣に運び込まれた巣材の状態（生葉の有無）

度～1989年度の調査においても、Area UとArea Sの営巣数は、1月から5月にかけて増加していた。したがって、本研究の結果（図7-2）と合わせて考えると、年や地点によって多少の変動はあるものの、この地域のカワウの造巣期は12月から5月までの期間であり、少なくともこの10年間は継続されてきていると言える。

一方、カワウの巣材採集場所は、調査を行った5つがいともごく限られた狭い範囲に集中する傾向があった（図7-4, 図7-5）。資源の空間分布がパッチ状に存在するとき、それを利用する動物の資源探索は、資源が獲得されたパッチにより執着する傾向が強い（伊藤ら1992）。さらに、Charnov (1976) は、資源獲得率が一定の臨界値に達したときパッチを去るのが最適戦略であるとしている。これは逆に言えば、資源獲得率が臨界点に達するまでは、動物はそのパッチに留まることを示している。カワウが巣材採集を行っていたのは、地上の場合はカワウが着陸して歩き回ることができる開けた地面であり、樹上の場合にはバランスを保つことが可能で、かつ折り取りができる程度の細い枝が近くにある場所である。すなわち、資源としての巣材は、カワウにとっては限られた場所に集中分布しているとみなすことができ、このことがカワウの固定的な巣材採集場所利用につながったと考えられる。鳥の中には、巣材を採集するために数マイルも離れた場所まで飛んでいく例がある（Pettingill 1985）。しかしながら、この例は巣の内装に特定の巣材を選択的に利用する場合であった。本研究の結果では、カワウは巣の外装・内装ともに生息地周辺部にごくふつうに存在する樹木の枝や草本の茎を利用しており（7-3-4参照）、また、コロニーからあまり離れた場所での巣材採集は、ほとんど確認されなかった（図7-3）。以上の結果から、本調査地域では現在のところ、巣材はコロニー内部およびそのごく周辺部のみで充分供給されうるものであることが示唆される。

7-4-2. カワウに利用される巣材の種類

個々の巣で利用されていた巣材（図7-10）、つがいが採集した巣材（図7-6）および一定の地域内に運び込まれた巣材（図7-13）の調査結果においては、樹木の枝が主要な材料として利用されていた。ただし、それらの利用割合は地域間、さらには同一地域内でも巣の間で少しずつ異なっていた。ヨーロッパでは、海岸部と内陸部で繁殖するカワウの巣の材料と構造は大きく異なり、前者では海草と枝木を積み上げたもの、後者では枝木をしっかりと組み上げ、葉・草本・水草などで内装を整えたものが多い（Harrison 1985）。

さらに、日本においても海岸部の埋め立て地の池周囲に形成されたコロニーでは、周辺のほとんどが草地であるため、巣材の大部分は湿性あるいは乾性草本の茎である（石田未発表）。したがって、カワウ生息地の環境（林地と草地の面積割合やその植生の被覆状態）の違いは、カワウが利用する巣材の内容に大きな影響を与えていると考えられ、巣ごとの利用割合も、カワウの個体ごとにほぼ固定している巣材採集場所（樹上か地上か、林内か林外か）によって決定されると考えられる。

7-4-3. カワウに利用される巣材のサイズと1巣あたりの数

実際につがいによって採集された巣材は50 cm以上のものが半数以上を占めるケースが多かった（図7-8）。同様に特定地域に運び込まれる巣材も場所や月によりバラツキはあるものの、ほぼ半数以上が50 cm以上のものであった（図7-14）。これに対し、個々の巣で利用されていた巣材は、30~50 cmのもの割合が多かった（図7-12）。以上のことから、カワウは巣材採集時に長めの材料を好んで採集するが、この巣材は巣に運搬されて組み上げられるまでに落とされたり、あるいは巣を組み上げるときに折って利用されるために、実際に巣が完成した時には、50 cm以下の材料が多くを占めるようになったと考えられる。

Kortlandt (1989) は、カワウは約1000本の小枝を巣に運ぶとしている。今回計測を行った3巣では、長さが30 cm以上の巣材が149~183本であり、重量比で50%以下であった30 cm以下の巣材が同数の巣材で構成されていたと仮定しても、300~400個の巣材しか無かったことになる。しかし、カワウの巣の大きさは、Harrison (1985) では1.5~2フィート（約45~60 cm）、清棲 (1979) では直径40~60 cm、深さ18 cmと記載されており、今回計測を行った巣自体（7-3-3参照）がとくに小さかったわけではない。したがって、当調査地における平均的なサイズの巣1つあたりの巣材の数は多く見積もっても500は越えないのではないかと考えられる。

7-4-4. カワウの巣材採集行動が森林に与える影響

カワウの巣材採集行動は、地上・樹上の両方で行われており、それぞれで植生など周辺の森林環境へいくつかの作用を及ぼしているものと考えられる。

このような作用の中で、まず挙げられるのが、植物体の折り取りである。巣材採集時期は冬期から春期であるため、地上での巣材採集では、ヨウシュヤマゴボウやセイタカアワダチソウといった多年生草本の前年枯死茎が利用されることになる。また、手頃な枝が落ちている場合には、それを拾い取る方が植物を折り取るより効率的に採集できると考えられ、実際に地上部で巣材を採集するカワウ個体では、拾い取りによる採集が折り取りやちぎり取りによる採集より多い傾向が強かった（図7-5、図7-7）。

対照的に、樹上での巣材採集では、必ず枝葉の折り取りを伴うため、樹上採集中心の個体は、折り取りによる採集

の割合が大きかった。そして、Area SとArea Uでは、生葉のついた巣材を運び込む割合が、1月から4月にかけて徐々に増加し、4月に最も多かった（図7-15）。植物の葉は巣材として利用すると、その化学成分の働きにより病気や外部寄生虫を防ぐのに役立つと言われており（Gill 1990）、カワウもまた巣の内装に葉や草を用いることが知られている（Harrison 1985）。これらのことから、2月、3月と完成間近の巣が増えるにつれて、内装を整えるために生葉つきの巣材が頻繁に使われるようになった可能性が考えられる。一方で、1~3月は落葉樹の葉の展開前のため、生葉つきの巣材の利用頻度は、実際の植物体からの折り取り頻度よりも過小評価であるといえる。落葉樹の葉の展開後である4月の利用頻度から推定された折り取り量は、地域ごとに大きく異なっていた（表7-1）。付近に開けた丈の短い草地がないArea Bでは、周辺に休耕田や草地が多いArea SやArea Uと比較して、樹木の折り取り量が大きく、逆に草本・ササの折り取り量が少なかった。このことから、地域内の巣で巣材として用いられる樹木からの折り取り量は、その周辺環境に大きく左右されており、付近に草地がない地域における巣材採集による森林の樹木への影響は、付近に草地がある地域のものよりも大きいと推測される。

カワウの巣材採集行動を通して森林へ働くと考えられるもうひとつの作用は、林床の攪乱である。カワウのコロニーでも、通常の森林のようにリター（落葉落枝）が供給される（第4章）。これらのリターは地上部に集積し、そのうち樹木の枝は巣材として採集される。コロニー内のいくつかの地点では、カワウが地上で巣材を集団採集していた。このような場所では、多くの巣材が一度に持ち去られ、樹木の枝を中心としたリターが少なく、場合によってはほとんど無くなってしまいうこともあるであろう。さらに、カワウが地上を歩き回ったり、草本等を引き抜こうとした際に攪乱が起り、地表部が侵食されることも予想される。実際に、オオミズナギドリのコロニーでは、地上を鳥が駆け回ることによって林床が激しく攪乱され、草本や樹木の実生が減少する（前迫1985）。オオミズナギドリのケースと比較すれば、カワウによる集団での巣材採集は、鳥の密集の度合いが小さく、その攪乱の激しさも比較的穏やかであるかもしれない。しかしながら、傾斜地では表層土が流れやすいため、このような小さな攪乱でも土壌の浸食を引き起こす可能性は十分にある。

第8章 総合考察

カワウはその活動を通じて、生息地の森林に様々な影響を及ぼしている。本章では、これまでの野外の調査および実験の結果にもとづき、コロニーやねぐらとしてカワウに利用された森林における、カワウ・植物・土壌の間の相互関係を総括し、またこれらの相互作用の上に成立しているカワウ生息地の森林の特徴およびその維持や更新の機構についても考察する。さらに、このような基礎的な研究の結

果をカワウ生息地における樹木の衰弱・枯死の問題への対応に生かす場合に考慮すべき点について、いくつかの提言を行った。

8-1. カワウ生息地におけるカワウ・植物・土壌の相互作用

8-1-1. カワウ生息地におけるカワウと植物の関係

カワウによる直接的な植物への作用はその性質によって、大きく2つに分けることができる。一つは糞の葉への直接的な付着、もう一つは羽ばたきや踏みつけ、さらには巢材採集にともなう枝葉の折り取りである(石田 1993b)。

糞の葉への付着による植物体への影響については、樹木では気孔が葉の下面に多いこと(藤沼ら 1985)から、気孔が閉鎖されることによる呼吸や蒸散の阻害の影響よりも、遮光による光合成阻害の影響の方が大きいのではないかと考えられている(石田 1993b)。また、糞の化学的性質では、pH 7前後の酸度(佐藤・杉森 1986)による葉の組織への影響はほとんどなく、むしろ葉面に付着した糞により脱水が起こる(小山田 1986)可能性が大きいことが指摘されている(石田 1993b)。糞による植物体へのこれらの作用機構はまだ実証されていないものの、植物体への負の影響があることは、アラカシ実生を用いた糞の付着実験で確認されている(第6章)。このような糞の直接的付着による負の影響は、実生と同じ地表部付近に生育している他の草本のみならず、実生よりサイズの大きなすべての樹木にも及んでいるものと予想される。ただし、糞の付着はとまり木よりも低い位置で起こるため、実際に営巣木として利用されるような高木層の樹木では糞の付着する範囲はそれほど広くなく、その影響は小さいものと推察される。

糞の付着による植物体への影響の程度は、葉に付着した糞量に関係すると考えられる。したがって、とくに樹木の実生のように一個体あたりの葉の数が少ない場合には、同量の糞の付着でもサイズの大きな樹木よりも大きいストレスになると推察される。また、付着する糞量は、カワウの営巣密度、上層木による被覆状態にも左右されるため、カワウの生息地内でもその影響の現れ方は不均一であるといえる。一方、カワウの糞は水に流れやすいという性質がある。そのため、まとまった降雨のある時期(たとえば3月、6月)には、糞が雨に流され、ストレスは軽減されていると考えられる。

糞の直接的影響とは逆に、羽ばたきや踏みつけによる枝葉の折り取りは、森林内でもカワウがとまり木として利用する上層の樹木を中心に起こっているものと思われる。そして、この枝葉の折り取りは、とまり木の利用期間中は常時起こっているものと予想されるが、その程度はカワウの育雛期や個体密度が高くなる時期、さらには樹木の葉の展開期に大きくなる傾向が認められた(第4章)。一方、巢材採集による枝葉の折り取りは、造巣初期に集中しているので、春先に多く行われている(第7章)。また、その程度は巢材を採集する周辺環境に影響を受け、開けた場所が少ない地域では樹上で枝葉の折り取りが増加する傾向が認め

られた。

これらの枝葉の折り取りによる植物体への影響は、葉そのものが切り離されてしまうため、糞の付着の場合よりもダメージが大きいものと推察される。通常、樹木は自らの保持している葉で光合成を行うことによって、非同化部を含めた個体全体を維持し、さらに生長するための同化物を生産している(依田 1971)。しかし、カワウによって葉を取奪された樹木は、光合成の手段を奪われるため、折り取られる葉量が増加するにしたがって、生長ばかりではなく個体の維持すら困難になり、枯死する枝が増加すると考えられている(石田 1993b)。

ところが、このようなダメージに対して、樹木の中には補償反応を示すものもある。コロニー内では、幹や枝から新たに小さな枝葉が萌芽している樹木がしばしば観察されるが、これは折り取られることによって失われた葉の不足分を補う作用であると考えられる。写真 8-1、8-2 は、カワウの生息地内で、枝葉がカワウの物理的破壊によって失われたタブノキとヒノキの一例である。タブノキでは萌芽がみられるのに対し、ヒノキではそのような様子は認められない。さらに、実際の枯れ度の頻度においてもヒノキは最も枯れた木が多かった(図 3-3)。このように萌芽における樹種特性はカワウ生息地における樹木の生存率にも大きく関わっている可能性がある。

8-1-2. カワウ生息地におけるカワウと土壌の関係

カワウの生息地の土壌は、総窒素量、総炭素量、含水量、pH などの点で周辺のカワウが生息していない場所の土壌とその性質が異なっており、このような違いは生息地内の林床に飛散するカワウの糞によって引き起こされるものと推察された(第5章)。そして、林床への大量の糞の供給は、純粋にカワウによるコロニー外部からの持ち込みである。したがって、物質循環からの観点では、他の海鳥のコロニーで指摘されているように(例えば、Smith 1978)、カワウの生息地では通常の林地と比較して、植物のリターのほかに糞によって余分に有機物の供給を受けているといえる。Sobey and Kenworthy (1979) は、カモメのコロニーにおいて土壌の元素分析を行った結果、8月(繁殖終了直後)に高い濃度を示した可給態の栄養素は、2月(繁殖開始直前)には再びコロニー外部の土壌とほぼ同じレベルにまで低下していたとしている。一方、Smith (1978) はアホウドリの巣の周辺の土壌では無機態Nのレベルが高く、放棄された巣の場所でこれが枯渇するまでに5,6年かかったとしている。これらの海鳥のコロニーにおける土壌中栄養素の濃度レベルの低下は、生長の早い草本類による吸収と海岸付近の激しい風化によるものと推測される。しかし森林では、元来大量の有機物とともに大量の無機物がリター層、表層土壌中に集積・循環している(久馬 1984)。それゆえに、糞中の有機物およびその分解後に生成した無機物も、海鳥のコロニーのように土壌中で急激に減少することはないものと推測される。このことについては、今後土壌中の窒素

などの季節変化をカワウの生息状況と結びつけて調査することによって明らかにできるであろう。

カワウの生息地においては、土壌のリター層もカワウのさまざまな直接的・間接的影響を受けていると考えられる。まず、その供給源であるリターフォールは、カワウによる枝葉の折り取り、および巣に組み込むのに失敗したかまたは使用後の巣から落下した巣材により増加することが見込まれる。一方、これとは逆にカワウの影響で樹冠部の葉量が減少している場所では、リター量の減少が予想される(第4章)。すなわち、森林がどの程度カワウの影響を受けているかによって、リターの供給量は攪乱のない森林に比べて大きく変動する可能性があると言える。林床に落下した後のリターもまた、カワウによる糞の影響を受ける。実際のカワウ生息地では、カワウが生息していない付近の林地と比較してリター層が厚い傾向があった(第5章)。カワウコロニーでは、リターの分解に重要な役割を担っている土壤動物群の減少がみられることから(吉田ら1994)、多量の糞が林床に飛散することにより、リター層の分解過程にも間接的に影響を及ぼしていることが示唆される。また、カワウが巣材の採集を行うような場所では、大型の落枝の持ち去りや林床の攪乱も起こり(第7章)、局所的にはあるがリター層を欠く場合もあり得る。

8-1-3. カワウ生息地における土壌と植物の関係

カワウの生息地では、土壌と植物の間にも通常の森林とは異なる特徴的な関係が成り立っていると考えられる。糞が土壌を変性させ、それが植物体に負の影響を与えることは、アラカン実生を用いた糞の付着実験で実証されている(第6章)。このような土壌を介しての糞の植物への影響は、葉への糞の直接的付着による影響と同様に、周辺に生育する草本から樹木まで様々な植物に働くと考えられる。しかし、カワウの生息地における土壌の変性の程度は降糞量やリター供給量のような局所的な要因に左右され、その程度の違いによって、各植物個体への影響力は異なる(場合によってはほとんどない)ものと考えられる。また、その影響力は植物の種類や生長段階によっても異なるものと考えられる。

カワウ生息地の表層土壌では、糞の飛散に起因すると考えられる総窒素量の増加が認められた(第5章)。林地における汚泥やNの施用は、下層の低木の個体数や群度を減少させることが多くの研究で指摘されている(Dutch and Wolstenholme 1994; Weetman *et al.* 1995; Prescott *et al.* 1993)。その一方で、カモメの集団繁殖地の例では、その植生は過量の栄養塩類を好むか、あるいはこれに耐える特性をもった畑地雑草や人里植物で構成されるようになる(石塚ら1986)。したがって、カワウ生息地における土壌中総窒素量の増加も、カワウの生息地のヨウシュヤマゴボウやイタドリといった一部の種類の草本には有利に働き、多くの樹木の実生にはやはり負の影響を与えているものと推察される。同様に、カワウ生息地の表層土壌で多かった含水量

についても、樹木の実生や草本類のように、この層に活性根が集中的に分布しているような植物には影響の現れ方が大きいものと考えられる。

8-2. カワウ生息地における森林の動態

8-2-1. カワウによる植物間相互作用への影響

前節では、カワウの植物への直接的影響として、(1) 糞の葉への付着、(2) 羽ばたきや踏みつけ、さらには巣材採集にともなう枝葉の折り取りについて、またカワウの活動による土壌を介しての植物への間接的影響として、(3) 糞の飛散による土壌の変性(化学的: 総窒素量, pH; 物理的: リターの厚さ, 含水量)、(4) 林床での巣材採集行動のリターへの作用について総括し、それぞれの影響の大きさが植物の種類や生育段階で異なることを指摘してきた。

このような植物ごとの影響の違いは、本来の森林とは異なった状況を作り出し、そこに生育する植物間の相互関係をも変化させていると考えられる。土壌へのNの付加はより肥沃な土地に生育する植物に有利に働き、生育している植物間の競争関係に変化をもたらすことがある(Kellner 1993; Tilman 1987)。さらに、カワウのコロニーが形成された森林では、営巣木を中心に土層部の樹木が衰弱し、葉量が減少するために樹冠部が透けている(第3章)。そのため、林床での照度は樹冠部が閉鎖している林分よりも当然明るくなる。通常、森林のギャップ部では、種子の発芽率が高く、実生の生長も良い(Aston and Larson 1996; Vazques-Yanes and Smith 1982)が、このような場所では光をめぐっての競争も激しくなる。光が十分にある条件では、生長速度の早い草本類が入ってくると、生長の遅い樹木の实生は被圧されてしまうであろう。このように、多くの樹木や草本が衰弱あるいは枯死する中で、一部の草本類が繁茂する状況(第3章)には、土壌の変性、さらには土層部の樹木の衰弱・枯死に伴う光環境の変化が関与していると推察される。

8-2-2. カワウ生息地における植生とカワウの営巣数の変化

琵琶湖の2つのカワウコロニーにおける森林の構造は、3つのタイプ、すなわち高木層が閉鎖している(タイプ1)、高木層、草本層ともに被覆度が低い(タイプ2)、被覆度は高木層で低く、逆に草本層が閉鎖している(タイプ3)、に類別することができた。タイプ1は、コロニーの周縁部に位置していることや営巣数がそれほど多くないことから、カワウが営巣を始めて間もなく、その影響をほとんど受けていない地域、タイプ2と3はカワウの影響を受けて各層の樹木や草本に影響が現れている地域と推察される。

写真8-3~5は、琵琶湖の竹生島で撮影したタブノキの様子である。写真8-3はタイプ1の地域に生育していたタブノキで、まだカワウの巣は2巣のみであった。タイプ2の地域に生育していたタブノキでは、営巣数が多くなり、葉量の低下が認められた(写真8-4)。タイプ3の地域に生育していたタブノキでは、タイプ2のタブノキよりもさらに

葉量の減少が認められた(写真8-5)。また、カワウが営巣場所やねぐらとして利用を始めたばかりの樹木では、まず最初にとまり木付近の枝葉が影響を受ける(写真8-6)。したがって、カワウのコロニーやねぐらが形成された森林では、その構造はタイプ1からタイプ2ないしタイプ3へと移行し、この過程には主としてカワウによる高木層の樹木への枝葉の折り取りの影響が関与していると考えられる。

タイプ2は、草本層が閉鎖していない点でタイプ3とは区別して分類された。タイプ2の草本層は、本来の森林の林床に生育する植物あるいはヨウシュヤマゴボウやイタドリなどの侵入してきた草本類で、タイプ3はほぼ侵入した草本のみで被覆されていた。このことから、林相の変化の順序としては、タイプ2からタイプ3へと移行していくものと推察される。この過程は、林床における草本植物を中心とした種間競争を反映しているものであり、カワウの糞の付着による直接的な作用や土壌を介しての間接的作用、さらには上層木の衰弱・枯死による光環境の変化などの要因が大きく関与してくると考えられる。

このような林相の変化の速度は、森林の樹木構成や樹木のサイズごとのカワウの影響に対する耐性や、その地域を営巣場所あるいはねぐらとして利用するカワウの密度によって変わってくるであろう。また、繁殖期のみ生息しているような地域では、非繁殖期にもねぐらとして利用され一年中カワウが生息している地域よりも、樹木の衰弱・枯死の程度は少ないと推察される。

一方、カワウの営巣数はタイプ2において最大であった。これは、新たに営巣場所として選択された場所では次第にカワウが集合し、それとともに営巣数も増加したこと、また一定期間営巣場所として利用された樹木では枯れ枝が多くなり、営巣できる場所が制限されて営巣数が減少したことによるものと考えられる。したがって、カワウの活動を通じて引き起こされた森林の変化は、長期的にみれば、逆にカワウの営巣に影響を及ぼしているといえる。営巣数が減少する場合には、カワウは営巣条件の整った別の場所に営巣場所を移していると考えられる。そこがこれまでに営巣されていない新しい地域であれば、その地域の植生は、タイプ1からタイプ2へと遷移を始めるであろう。また、営巣数が減少し始めた地域で、その後営巣が完全に無くなるかどうか、またその時に樹木がどの程度生存しているかは、カワウの営巣密度と周辺の代替の営巣場所(地域)の有無に依存すると考えられる。カワウの営巣数が減少した、あるいは営巣が放棄されカワウの影響がほとんど無くなった場所では、その植生は再び原植生へと向かう遷移を開始すると推察されるが、その地域の植生がもとの姿を取り戻すまでの期間は、それまでにカワウから受けた影響の大きさにより決定されると考えられる。

8-3. カワウ生息地の維持・管理への提言

8-3-1. カワウ生息地における植生変化への認識

カワウによりコロニーやねぐらが形成された時、これが

問題として取り上げられるひとつの背景として、カワウ生息地における樹木の衰弱・枯死が、ただちに森林への被害として認識されてしまう点が挙げられる(石田1993a)。本研究では、カワウの活動の影響を受けることにより、コロニーが形成された森林における植物の種構成や林分構造が単純化することを示唆したが、林地にコロニーを形成して繁殖するという習性は、本種が長い間受け継いできた習性であり、それに伴う植生の変化自体の是非を論じることはできないであろう。

カワウによる林地への糞の供給は、植物を衰弱させるだけでなく、森林外部からの栄養素の供給という面も持ち合わせている。またカワウの影響は、森林における植物の種組成や空間構造を単純化させはするものの、その環境に適応した草本類の生育を促進させるため、全くの裸地を作り出すわけではない。さらに、樹木の枯死により営巣場所が減少するとカワウ自体がコロニーを別の場所に移動させるため、そのあとで植生が元の状態に向けてゆるやかではあるが復元を始めると考えられる。このように、長期的にみれば、カワウによる樹木の枯死は、カワウの影響による一連の植生変化の一過程であると考えられる。愛知県知多半島鶴の山のカワウコロニーが、江戸時代から現在に到るまでの長期間にわたって存続しているのは、カワウが生息場所を少しずつ移動させることにより、高密度の営巣状態がほとんどの場所で比較的短期間しか続かず、樹木が壊滅状態になる地域が少なかったからという考え方もできる。

カワウのコロニーやねぐらの存在が問題として取り上げられる場合、人間にとって特定の価値がある森林(例えば、憩いの場、景観保全上の価値を持つ都市公園や木材生産の場としての価値を持つ造林地)がその機能を果たさなくなることを危惧するという以前に、ただ樹木の衰弱・枯死の現象そのものがセンセーショナルに扱われることが少なくない。したがって、このような表面的な捉え方をなくすためにも、カワウのコロニーにおける樹木の衰弱・枯死の問題を考える際には、まず樹木の衰弱・枯死を含めた植生の変化が遷移過程のある一断面であるという共通の認識を持つことが大切であろう。

8-3-2. カワウ生息地の確保の必要性

カワウはかつて全国各地で普通に見られた状態から一旦その個体数を大きく減少させ、近年再び増加することによって約30,000羽以上にまで回復してきた鳥である(福田1995)。その個体数は増加傾向にあるものの、ようやく以前のレベルに戻り、絶滅の危険を免れる状態になったところであると思われる。コロニーの分布も、絶滅が心配された時代には東京湾と伊勢湾の周辺のみであったものが、それ以外の地域でも確認されるようになってきたばかりである。このような段階で、各地のコロニーにおける樹木の衰弱・枯死が問題とされるもうひとつの背景には、カワウが営巣地として好む水辺の森林が開発により減少し、残された数少ない場所をカワウと人間とが共有しなければなら

い状況が生じていることによる(石田 1993b)。

樹木の枯死を回避するために、カワウの地域からの追い出しが古くから行われている(福田 1995)。しかしながら、現在の状況を見る限り、この方法を実行しても新たにできたコロニーが同様な問題を起こす可能性は高い。実際、琵琶湖のカワウは愛知県や静岡県 of 個体群が狩猟圧の影響で西方へ分散・移動してきたものといわれており、さらに山陰、四国、九州にも時を同じくして越冬群が現れるようになった(福田 1993)。したがって、無用の分散をさせて新たな場所で問題を生み出す事態を未然に防ぐには、既存のコロニーあるいはこれから新たに形成されるコロニーの中から、安定したカワウの生息地を確保していく必要がある。カワウは営巣に利用した樹木が衰弱し枯死すると、他の営巣場所に移動すると考えられる。それゆえに、安定した生息地とは、代替りの営巣場所が付近にすぐ見つかるだけの十分な面積を確保できる場所(例えば、鶴の山)、あるいは人為的に手を加えることによって営巣場所を永続的に確保できる場所(例えば、擬木を設置した不忍池)でなければならない。全国的な視野に立った場合、このような場所では保護区の設置による人為的攪乱の制御、植生の保全などにより営巣場所を確保し、積極的にカワウの定着を促進させ、分散を最小限に抑制していくことが必要と考えられる。

8-3-3. 分散するカワウ個体群への対応

カワウの生態や個体群動態特性については不明な部分が多いが、天敵としての生物が存在しないことから、一度成鳥になったカワウの死亡率はかなり低いものと思われる。それゆえに、前節で述べたような営巣場所の確保などを行った場合でも、増加率が死亡率を上回る状況が継続すれば、一定期間の後には営巣数はその地域の上限に達し、分散する個体が増えていく可能性がある。

通常、繁殖を経験したカワウ個体は営巣場所に執着し、出生コロニーからの分散の多くは生まれてから2年以内に起こることが明らかにされている(石田ら 1994; 佐藤ら 1995)。近年の日本における新しいコロニーの形成は、既存のコロニーが台風による倒木や人為的な追い出しなどの大きな攪乱を受けてそのまま移動した場合を除けば、非繁殖個体を中心となって形成されていたねぐらで繁殖が開始された場合が大部分である。したがって、ねぐらが形成された場合には繁殖が開始される前に、ねぐらが拡大しコロニーになった時点で問題が起こらないかどうかを早い段階で検討することが望ましい。もし、何らかの問題が生じ、かつコロニーの存在が容認できない場合には、その時点でカワウの追い出しを考えなければならない。繁殖が開始されてからの追い出しは、カワウの繁殖場所への執着が強いことから困難であり、さらに追い出された場合にも新たな場所でのコロニー形成を引き起こす可能性が大きいと考えられる。したがって、追い出しを行うにしても、ねぐらが形成されたごく初期の個体数が少ない段階に行うのが望ましいと考えられる。

8-3-4. カワウ生息地の植生保全

特定の価値がある森林にすでにコロニーが形成され、かつその機能の保続が危惧される場合には、何らかの対策を講ずることが必要になる。表 8-1 は、日本に現存するカワウのコロニーの環境をまとめたものである。ひとえに水辺の林といっても、その地域の所有形態、地理的条件、樹種構成などがそれぞれ異なる様々な森林が含まれている。このような条件の相違により、その維持・管理の方法も異なってくる。

追い出しも方策としての選択肢のひとつになるが、それは植生変化の予測にもとづいた検討を行い、さらにカワウコロニーの存続と特定の森林機能との共存が不可能と判断された場合のみ実施されるのが望ましいと考える。もし行う場合には、追い出された個体群が新たな場所にコロニーを形成し、再び問題を起こさないように監視する必要がある。現在、このような観点に立った初めての試みとして、東京都浜離宮庭園においてカワウコロニーを問題の起こらない場所へ移動させようという実験が行われている(日本野鳥の会 1996)。

また、海外では増加したカワウやミミヒメウ(*Phalacrocorax auritus*)の個体数を抑制するために、成鳥の駆除や卵にオイルを塗るなどの繁殖制御が行われている(Bregnballe and Asbirk 1995; Hatch 1995)。これらの方法は主として、ウ類による漁業被害への対策として実施されているが、将来的にはコロニーにおける営巣密度をコントロールし、樹木や草本への影響を抑制するためのひとつの手段としての導入も考えられる。しかしながら、現時点ではその実効性や生命の剥奪に伴う倫理的問題があり、実際の導入にはもう少し議論の余地があると思われる。

それ以外の場合には、カワウのコロニーを保続させつつ植生の保全を図る方策を探るのが望ましい。そのためには、本研究で明らかにされたような、カワウによる樹木やその他の草本植物への影響を抑制することにより、樹木が受けるストレスを軽減するもひとつの方法である。具体的方法としては、葉に付着した糞を洗い流すためのスプリンクラーによる散水(佐藤 1989)や巣材採集による枝葉の折り取りを減少させるための人為的巣材供給(石田 1995)などが提唱されている。また、擬木の設置による樹木への営巣集中の回避や植栽による樹木更新の促進(愛知県 1983; 小山田 1986; 吉田ら 1994)も妥当な方法であり、これらのコロニー内への導入の際にも、本研究の成果が生かせるであろう。すなわち、擬木の設置では、カワウの糞の影響を受ける下層植生の面積が大きくなるように擬木の設置間隔を離す、樹木の植栽では、枝葉の折り取りや糞の付着などカワウのそれぞれの影響に強い樹種を数種類組み合わせる、糞の影響の少ない場所で植栽を行う、植栽を行う場所付近の草本の除去する、などの配慮が必要であろう。さらに、これらの方策の実効性を確認するための追跡調査を行うことも重要である。上述の対応策はこれまで実施されたケースが少なく、また実施されたとしても事後評価がな

表 8-1. 日本におけるカワウのコロニーとその周辺環境

	コロニー*	確認された年**	環 境
青森県	むつ市山辺沢沼	1993(1)	ため池周辺松林・広葉樹林
	むつ市カッタイ沼	1993(1)	?
東京都	台東区不忍池	1996	公園池の島の擬木・地上
	中央区浜離宮	1996(2)	公園池周辺の広葉樹林
	江東区新砂貯木場	1996(2)	内湾の棒杭上
埼玉県	上尾市荒沢沼	1996(2)	ため池周辺の広葉樹林
	戸田市荒川遊水池	1996(2)	ため池の島の落葉樹林
	東村山市武蔵丘陵森林公園	1996(2)	公園池周辺のスギ・ヒノキ林
千葉県	市川市新浜鳥獣保護区	1996(2)	内湾の木造やぐら上
静岡県	浜名郡新居	? (3)	?
	浜名郡村櫛	? (3)	ため池周辺の広葉樹林
愛知県	豊橋市豊橋総合動植物公園	1996	公園池周辺の広葉樹林
	豊橋市神野新田	1996	養魚池周辺の広葉樹林・地上
	田原町青尾トヨタ田原工場	1996	ため池周辺の松林・広葉樹・地上
	尾張旭市森林公園岩本池	1996	公園池周辺の広葉樹林
	知多郡美浜町鶴の山	1996	ため池周辺の広葉樹林
三重県	豊清町弥栄池	1996	ため池周辺の広葉樹林
	四日市市伊坂ダム	1995(4)	ダム湖周辺の松林
	鈴鹿市石垣池	1995(4)	公園池周辺の松林, 広葉樹林
	安芸郡安芸町千里	1995(4)	養魚池周辺の松林
	阿山郡伊賀町川東新池	1995(4)	ため池周辺の松林
	津市殿村殿村池	1995(4)	ため池周辺の広葉樹林
	津市西阿漕千歳池	1995(4)	ため池周辺の広葉樹林
	久居市風早池	1995(4)	ため池周辺の松林
	度合郡南勢町迫間浦大瀬	1995(4)	半島の広葉樹林
	鳥羽市三ツ島	1995(4)	内湾の島の松林
	伊勢市黒瀬町二ツ池	1995(4)	ため池周辺の松林
滋賀県	近江八幡市伊崎	1996	湖の半島のヒノキ林・広葉樹林
	びわ町竹生島	1996	湖の半島の広葉樹林
福井県	大飯郡大飯町冠者島	1994(5)	内湾の島の広葉樹林
大分県	蒲江町沖黒島	? (6)	内湾の島の広葉樹・地上

*福田(1995)をもとに, 1996年5月の時点で存続している可能性が大きい, あるいは確実なものをリストアップした。

**番号は以下の文献からの引用を示す: (1)阿部(1994), (2)日本野鳥の会(1996), (3)福田(1995), (4)木村・木村(1995), (5)村松(1995), (6)武下ら(1988), 番号のないものは石田が自分で確認したもの。

れていないことがほとんどである。したがって, 今後具体的方策を確立していくためには, コロニー内のカワウ-植物間の相互関係の把握とそれを考慮した植生保全計画の策定, さらにその実効調査にもとづく計画の修正を繰り返していく必要がある。

謝 辞

本研究は, 名古屋大学の肘井直樹助教授のご指導のもとで行われた。また, 同大学の柴田徹教授, 梶村 恒博士, および只木良也名誉教授, 東京大学の樋口広芳教授には, それぞれご専門の立場から本論文に関して貴重なご意見, ご批評をいただいた。これらの方に, 心から厚く御礼申し上げたい。

上野動物園の福田道雄氏(現:葛西臨海水族館), (株)生態システム研

究所の須川 恒氏, 名古屋大学の佐藤孝二名誉教授(現:一宮女子短期大学), 日本標識協会の斉藤成人氏, 東京大学の八木久義教授, 名古屋大学の金光桂二名誉教授, 河野恭廣名誉教授, 沓名重明教官, 竹中千里助教授には, 多大なご助言や激励をいただいた。また, 名古屋大学年輪年代測定センターの池田晃子技官には, 土壌の分析にご協力をいただいた。これらの方々にも, 心から深く感謝の意を表したい。

名古屋大学の隅田明洋博士(現:岐阜大学), 横田岳人博士(現:科学技術庁特別研究員), 米延仁志博士(現:鳴門教育大学), 衣浦晴生博士(現:森林総合研究所東北支所), 当研究室の大学院学生の大野義徳氏, 彭 旭東博士, 福田秀志博士, 平野恭弘氏, 吉田和広氏(現:愛知県林業センター), 松田陽介氏, 横山昌太郎氏(現:環境庁), 大谷達也氏(現:森林総合研究所東北支所), 福本浩士氏, 中島美幸氏(現:岐阜県林業センター), 伊藤正仁氏, 前地育代氏, 水谷瑞希氏, および歴代の卒業生諸氏にも, 研究計画や野外調査をはじめとして様々な形でご助力, ご助言いただいた。これらの方々にも, 心より感謝の意を表したい。

引用文献

- 阿部誠一 (1994) 平成5年度カワウ生息調査報告書. 12pp.
 愛知県 (1983) 「鶉の山」のカワウ生息調査報告書. 24pp.
 Aston M.S. and Larson B.C. (1995) Germination and seedling growth *Quercus* (section *Erythrobalanus*) across openings in a mixed-deciduous forest of southern New England, USA. *Forest Ecology and Management* 80: 81-94.
 Baxter G.S. and Fairweather P.G. (1994) Phosphorus and nitrogen in wetlands with and without egret colonies. *Australian Journal of Ecology* 19: 409-416.
 Beatty S.M. and Sholes O.D.V. (1988) Leaf litter effect on plant species composition of deciduous forest treefall pits. *Canadian Journal of Forest Research* 18: 553-559.
 Bray J.R. (1964) Litter production in forests of the world. *Advanced in Ecological Research* 2: 101-157.
 Bregnballe T. and Asbirk S. (1995) Recent change in management practice of the great cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* population in Denmark. *Cormorant Research Group Bulletin* 1: 12-15.
 Collins S.L. and Good R.E. (1987) The seedling regeneration niche: habitat structure of tree seedlings in an oak-pine forest. *Oikos* 48: 89-98.
 Charnov E.L. (1976) Optimal foraging: the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology* 9: 129-136.
 Carvalho De M.M., Asher C.J. and Andrew C.S. (1982) Effect of aluminum on nodulation of two *Stylosanthes* species grown in nutrient solution. *Plant and Soil* 64: 141-152.
 Cramp S. and Simmons K.E.L. (1977) *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa*, Vol. 1. Oxford University Press, Oxford.
 Dutch J. and Wolstenholme R. (1994) The effects of sewage sludge application to a heathland site prior to planting with Sitka spruce. *Forest Ecology and Management* 66: 151-163.
 Fitter A.H. and Hay R.K.M. (1981) Environmental physiology of plants. Academic Press, London.
 藤沼康実・町田 孝・岡野邦夫・名取俊樹・戸塚 績 (1985) 大気浄化植物の検索—広葉樹種における葉面拡散抵抗特性の種間差異一. *国立公害研究所報告* 82: 13-28.
 福田道雄 (1981) 不忍池, カワウの繁殖. *アニマ* 103: 39-41.
 福田道雄 (1993) 日本のカワウの現状. *滋賀県カワウ生息状況調査*. pp. 10-19.
 福田道雄 (1995) カワウ. 日本の希少な野生水生生物に関する基礎資料 (II), pp.684-689. 日本水産資源保護協会.
 Gill F.B. (1990) *Ornithology*. W. H. Freeman and Company, New York.
 Gillham M.E. (1956) Ecology of the Pembrokeshire Islands: V. Manuring by the colonial sea-birds and mammals with a note on seed distribution by gulls. *Journal of Ecology* 44: 429-454.
 Gronlie. A.M. (1948) The ornithophilous vegetation of the bird-criffs of Rost in the Lofoten Islands, northern Norway. *Nytt magasin for naturvidenskapene* 86: 117-243.
 Harrison C. (1985) A field guide to the nests, eggs and nestlings of British and European. Collins, London.
 Harrsion P. (1987) *Seabirds of the world*. Christopher Helm, London.
 橋詰準人 (1992) 種子. 「造林学」三訂版, pp.67-81. 朝倉書店, 東京.
 Hatch J.J. (1995) Changing populations of double-crested cormorants. *Colonial Waterbirds* 18: 8-24.
 石田 朗 (1991) 知多半島鶉の山周辺におけるカワウコロニーの植生に与える影響. *名古屋大学古川総合研究資料館報告* 7: 67-85.
 石田 朗 (1993a) カワウの生息が樹木に与える影響と林分の遷移. *関西自然保護機構会報* 14: 99-106.
 石田 朗 (1993b) 日本のカワウの現状と問題点—森林に及ぼす影響を中心に—. *森林防疫* 42: 2-5.
 石田 朗・齊藤成人・佐藤孝二 (1994) 鶉の山で放鳥した標識カワウの移動状況. 1994年度日本鳥学会大会講演要旨集. p.71.
 石田 朗 (1995) カワウの巣材集め行動がコロニー周辺の森林に与える影響 (II)—造巣活動と巣材の人為的供給の可能性—. *日本林学会論文集* 106: 451-452.
 石田 健・多賀レア (1988) 馬事公苑 (東京都内) 武蔵野自然林の植生とコゲラの穴木分布. *Strix* 7: 213-230.
 Ishizuka K. (1966) Ecology of the ornithophilous plant communities on breeding places of the Black-tailed Gull *Larus crassirostris* along the coast of Japan: I. Vegetation analysis. *Ecological Review* 16: 229-244.
 石塚和雄・成田憲一・水谷 広 (1986) 海岸崖地. *現代生物大系* 12 a (生態A), pp.116-120. 中山書店, 東京.
 伊藤嘉昭・山村則男・嶋田正和 (1992) 動物生態学. 蒼樹書房, 東京.
 Jarvis S.C. and Hatch D.J. (1985) The effects of aluminum on the growth of white clover dependent upon fixation of atmospheric nitrogen. *Journal of Experimental Botany* 36: 1075-1086.
 河原輝彦・只木良也・竹内郁雄・佐藤 明・樋口国雄・加茂皓一 (1979) ブナ天然林とヒノキ人工林の物質生産とその循環. *日本生態学会誌* 29: 387-395.
 河原輝彦 (1985) 森林生態系における炭素の循環—リターフォール量とその分解速度を中心として—. *林試研報* 334: 21-52.
 Kellner O. (1993) Effects on associated flora of silvicultural nitrogen fertilization repeated at long intervals. *Journal of Applied Ecology* 30: 563-574.
 木村裕之・木村京子 (1995) 平成7年度カワウ生息実態調査報告書. 三重県環境安全部自然環境課.
 北村四郎 (1979) 竹生島の植生. *名勝史跡竹生島保存計画*, pp.18-26. 滋賀県教育委員会.
 清棲幸保 (1979) カワウ. *日本鳥類大図鑑III 増補改訂版*. 講談社, 東京.
 久馬一剛 (1984) 森林土壌. *新土壌学*, pp.209-225. 朝倉書店, 東京.
 国土庁. (1975) 滋賀県土壌図. 東京.
 国立天文台 (1991) 理科年表. 丸善, 東京.
 Kortlandt A. (1989) Patterns of pair-formation and nest-building in the European cormorant, pp.11-23. *Proceedings workshop 1989 on cormorants Phalacrocorax carbo*.
 久保井徹・服部浩之・藤井國博・高松武次郎・向井 哲 (1980) 有機廃棄物施用土壌に関する研究 (I). *国立公害環境研究報告* 14: 177-183.
 前迫ゆり (1985) オオミズナギドリの影響下における冠島のタブノキの構造. *日本生態学会誌* 35: 387-400.
 Maesako Y. (1991) Effect of streaked shearwater *Calonectris leucomelas* on species composition of *Persea thunbergii* forest on Kanmuriyima Island, Kyoto Prefecture Japan. *Ecological Research* 6: 371-378.
 Magurran A.E. (1988) *Ecological diversity and its measurement*. Croom Helm, London.
 Marchant S. and Higgins P.J. (1980) *Hand book of Australian, New Zewland and Antarctic Birds*, Vol. 1. Oxford University Press, Melbourne.
 Mizutani H. and Wada E. (1988) Nitrogen and carbon isotope ratios in seabird rookeries and their ecological implications. *Ecology* 69: 340-349.
 Mohr H. and Schopfer P. (1995) *Plant Physiology*. Springer, Berlin.
 村松俊幸・小嶋明男 (1995) 福井県におけるカワウの繁殖初記録. *Ciconia* (福井県自然保護センター研究報告) 4: 37-40.
 日本鳥類保護連盟 (1988) かわう. 昭和62年度鳥獣害性対策調査報告書. pp.101-249. 環境庁.
 日本野鳥の会 (1980) 日本におけるカワウの現状. 昭和54年度環境庁委託調査, 特定鳥類調査. pp.46-86. 環境庁.
 日本野鳥の会 (1996) 浜離宮庭園野鳥生息環境調査その3報告書. 75 pp.
 Nishioka M. and Kirita H. (1978) Decomposition cycles. Litter-fall. pp.231-238. *JIBP Sythesis* 18 (Kira T., Ono Y. and Hosokawa T. eds.).
 小山田静夫 (1986) 鶉の山. *ユートピア* 5: 49-85.

- Pettingill O.S. (1985) Ornithology in laboratory and field. Academic press, Orlando.
- Prescott C.E., Coward L.P., Weetman G.F. and Gessel S.P. (1993) Effect of repeated nitrogen fertilization on the ericaceous shrub, salal (*Gaultheria shallon*), in two coastal Douglas-fir forests. *Forest Ecology and Management* 61: 45-60.
- Prescott C.E., Kumi J.W. and Weetman G.F. (1995) Long-term effects of repeated N fertilization and straw application in jack pine forest. 2. Changes in the ericaceous ground vegetation. *Canadian Journal of Forest Research* 25: 1984-1990.
- Russel R.S. (1940) Physiological and ecological studies on Arctic vegetation. II. The development of vegetation in relation to nitrogen supply and soil micro-organisms on Jan Mayen Island. *Journal of Ecology* 28: 269-288.
- 斉藤秀樹 (1981) 森林におけるリターフォール研究資料. 京都府立大学演習林報告 25: 78-89.
- 佐藤孝二・杉森文夫 (1986) ヒトと“野生”共栄の途を探る一鶴の山をモデルとして. トヨタ財団報告書 (85-II-114). 33pp.
- 佐藤孝二 (1989) わが国におけるカワウコロニーの歴史と現況一鶴の山, 日長, 大蔵寺, 猿賀神社について一. 名古屋大学古川総合研究資料館報告 5: 43-64.
- 佐藤孝二 (1990) 天然記念物「鶴の山」鶴繁殖地の復活一美浜個体群の集合と分散一名古屋大学古川総合研究資料館報告 6: 55-67.
- 佐藤孝二・島田清司 (1992) 繁殖季節一カワウについて一. pp.10-19. 平成3年度総合研究A研究成果報告書.
- 佐藤孝二・斉藤成人・石田 朗 (1994) 愛知県におけるカワウコロニーの歴史と現況. 一宮女子短期大学紀要 33: 87-105.
- 佐藤孝二・斉藤成人・石田 朗 (1995) カワウ (*Phalacrocorax carbo*) の集合と分散: 美浜個体群における標識調査II. 一宮女子短期大学紀要 34: 109-123.
- Smith V.R. (1976) The effect of burrowing species of Procellariidae on the nutrient status of inland tussock grasslands on Marion Island. *Journal of South African Botany* 42: 265-272.
- Smith V.R. (1978) Animal-plant-soil nutrient relationships on Marion Island. *Oecologia* 32: 239-253.
- Sobey D.G. and Kenworthy J.B. (1979) The relationship between herring gulls and the vegetation of their breeding colonies. *Journal of Ecology* 67: 469-496.
- SPSS (1993) SPSS for Windows. Release 6.0 J. SPSS, Chicago.
- 菅沼孝之 (1972) 滋賀県のヤブツバキ・クラス域極盛相植生. 滋賀県の自然保護に関する調査報告, pp.23-36. 滋賀県.
- 須川 恒 (1990) 琵琶湖竹生島のカワウのコロニー. かわう 8: 1-3.
- 須川 恒 (1991) 琵琶湖における第2番目のカワウのコロニー発見経過. かわう 10: 2.
- 須川 恒 (1993) 魚食性鳥類 (ウヤミズナギドリなど) の生態と現況. 関西自然保護機構会報 14: 73-84.
- Sugawa H. (1993) Birds in Lake Biwa and conservation for their habitats. pp.161-166. Proceeding of the Asian Wetland Symposium ILEC, Kusatsu.
- Swift M.J., Heal O.W. and Anderson J.M. (1979) Decomposition in terrestrial ecosystems. Blackwell Sci. Publ., Oxford.
- 只木良也・香川照雄 (1968) 森林の生産構造に関する研究 (XIII). コジイほか 2, 3 の常緑樹林における落葉枝量の季節変化. 日本林学会誌 50: 7-13.
- Takatsuki S. and Gorai T. (1994) Effects of Sika deer on the regeneration of a *Fagus crenata* forest on Kinkazan Island northern Japan. *Ecological Research* 9: 115-120.
- 武下雅文・武石干雄・岩田稔夫・前田伸一・林 修・武石宣彰 (1988) 沖黒島カワウ調査報告. 4pp.
- Tilman D. (1987) Secondary succession and the pattern of plant dominance along experimental nitrogen gradients. *Ecological Monograph* 57: 189-214.
- 飛田博順・榎木 勉・川口英之 (1993) 田上山クロマツ砂防造林地における樹木の天然更新とその制限要因. 京都大学演習林報告 65: 50-62.
- 戸田浩人・生原喜久雄 (1994) 森林土壌中における窒素無機化の反応速度論的解析 (I) 林齢・斜面位置・深さ別窒素無機化特性. 日本林学会誌 76: 144-151.
- van Praag H.J. and Weissen F. (1985) Aluminum effects on spruce and beech seedlings II. Statistics analysis of sand culture experiments. *Plant and Soil* 83: 339-356.
- Vazquez-Yanes C. and Smith H. (1982) Phytochrome control of seed germination in the tropical rain forest pioneer tree *Cecropia obtusifolia* and *Piper auritum* and its ecological significance. *New Phytology* 92: 477-485.
- 渡辺和彦 (1986) 原生生理障害の診断法一野菜・果樹・花・作物一. 農山漁村文化協会, 東京.
- Weetman G.F., Dallaire L.C. and Fournier R. (1995) Long-term effects of repeated N fertilization and straw application in a jack pine forest. 1. Twenty-two-year growth response. *Canadian Journal of Forest Research* 25: 1978-1983.
- 山階芳麿 (1986) 世界鳥類和名辞典. 大学書林, 東京.
- 依田恭二 (1971) 森林の生態学. 築地書館, 東京.
- 吉田元重・後藤 伸・山本佳範・津村真由美 (1993) 田辺湾神島における海鳥の糞による森林の変容. 関西自然保護機構会報 14: 85-98.
- 吉田元重・後藤 伸・山本佳範・津村真由美 (1994) 田辺湾神島における海鳥の糞による森林の変容II. 関西自然保護機構会報 16: 187-201.
- 図子光太郎・生原喜久雄・相場芳憲 (1992) 2種のイオンを付加した森林土壌溶液における陽イオンの動態. 日本林学会誌 74: 185-193.

摘 要

カワウ (*Phalacrocorax carbo* Kuroda) は全長約 80 cm の大型の水鳥で, 水辺の林に集団でコロニーを形成して繁殖する。本種がコロニーを形成した森林では, カワウの活動による様々な影響を受けて樹木や付近の下層植生が衰弱・枯死するという現象がみられる。近年, 本種の個体数増加に伴い新たにコロニーが形成され, コロニーにおける樹木の衰弱・枯死が問題とされるケースが各地で増加している。本研究では, カワウコロニーにおける普遍的な生態系保全・管理体系を構築していくために, カワウの生息地で起こる樹木の衰弱の機構や, コロニー形成による森林生態系への影響を明らかにすることを目的とし, 野外調査と野外実験を併用した総合的な研究を行った。具体的な調査内容と結果は以下のとおりである。

(1) カワウ生息地における森林の変化

- 1992年3月～11月にかけて, 琵琶湖の2つのカワウコロニー (竹生島, 伊崎) において, コロニーが形成された森林の状態を, その植物の種組成および空間構造に着目して解析した。
- カワウコロニー内の森林は, 空間構造により3つのタイプ, すなわち高木層が閉鎖している (タイプ1), 高木層・草本層ともに被覆度が低い (タイプ2), 被覆度は高木層で低く, 逆に草本層が閉鎖している (タイプ3) に類別できた。
- カワウの営巣密度は, タイプ2の一部を除いた残りの地域では, ほとんど同じであった。
- カワウが営巣木として利用しているサイズ (樹高と胸高直径) の大きな樹木では, とくにひどくダメージを受

けて衰弱していた。また樹種では、スギやヒノキの衰弱の程度が落葉樹と常緑樹よりも大きかった。

5. コロニーの林床では、樹木の実生や幼樹はほとんど認められず、イタドリとヨウシュヤマゴボウなど数種の草本が優占していた。

(2) カワウの樹上活動が森林に与える影響

1. 1993年12月から1994年11月まで、知多半島鶴の山のカワウコロニーの内外でリターフォールの調査を行った結果、コロニー内では樹木の葉、枝、花、種子、果実、昆虫などの動物遺体のほかに、草本の葉や茎、魚類や甲殻類（エビ類・カニ類）、カワウの糞が回収された。
2. 樹種構成が類似した調査区間で年間リター量の比較を行ったところ、葉の年間リター量はカワウの非生息地の方がカワウの生息地より、またカワウの営巣密度が低い地域の方が高い地域より、それぞれ多かった。枝の年間リター量は、生息地と非生息地間の比較では葉のリター量と同様の傾向があったが、営巣密度の違う地域間の比較では葉のリター量と逆の傾向があった。枝葉以外の年間リター量はカワウの糞の多少を反映し、生息地の方が非生息地より、営巣密度が高い地域の方が低い地域より多かった。
3. 樹種構成が類似した調査区間でリターフォール量の季節変化を比較すると、葉と枝のリター量では、生息地と非生息地間および営巣密度の異なる地域間ともに、カワウの生息状況に起因すると考えられる相違は認められなかった。
4. カワウによる枝葉の折り取り量を反映すると考えられる葉（芽）つき枝のリター量は、生息地の方が非生息地より、営巣密度が高い地域の方が低い地域よりも多かった。また、生息地および営巣密度が高い地域におけるこれらのリター量は、5～7月のカワウの育雛期および11月のカワウの集合期に多くなっていた。

(3) カワウの生息地における土壌の性質

1. 1992年の7月と8月に、琵琶湖の2つのカワウコロニーの内外で土壌断面を作成し、層位の測定を行った。また、深さ5 cmから45 cmまで10 cmごとに採集した5層の土壌サンプルを用いて、総窒素量、総炭素量、pH、含水比（(含水量/乾重)×100(%)）の測定を行った。
2. 2つのコロニーとともに、コロニー内の土壌の方がコロニー外の土壌よりもA₀層が厚い傾向が認められた。
3. コロニー内の土壌中の総炭素量および総窒素量は、深さ5 cmの表層部においてコロニー外の土壌よりも多い傾向が認められた。
4. 少なくとも調査を行った深さ50 cmまでは、コロニー内の土壌pHはコロニー外の土壌pHより約0.5低い値を示した。
5. 土壌含水比は、コロニー内の深さ5 cmと15 cmの表層部でのみ、大きな値を示す傾向が認められた。

(4) カワウ生息地における樹木幼齢個体群の生育特性

1. 1995年の3月から9月にかけて、カワウコロニーの内外で、樹木種子（アカマツ、コナラ）を用いた発芽試験と、樹木実生（アカマツ、コナラ）および幼樹（コナラ）を用いた生存実験を行った。さらに、カワウの糞の付着状態別（葉と周辺の土壌への糞の付着の有無）に樹木実生（アラカシ）の生存実験も行った。
2. 3月から4月にかけて播種した種子の発芽率は、アカマツ、コナラともに、コロニー内の方がコロニー外より低かった。種子の発芽率は、調査区付近の降糞量および土壌含水量と高い相関が認められたが、土壌pHおよび相対照度との相関は低かった。発芽しなかった種子は、コロニー外の一部を除いてその大部分が土中で枯死していた。
3. 発芽後のアカマツ実生は、コロニー外のものが徐々に枯死していったのに対し、コロニー内のはほとんどすぐに消失した。発芽後のコナラ実生も、コロニー外のは9月下旬まで生存する個体があったのに対し、コロニー内のはほとんどの個体が枯死した。また、コロニー外のコナラ実生は、小動物に食害されて枯死する個体が多かったが、コロニー内のコナラ実生は、葉の周縁部に壊死が生じた後に枯死する個体が多かった。
4. コロニー内外に移植したコナラの幼樹では、コロニー内に移植したもののほうが生存率が低かった。また、コナラ実生の場合と同様に、コロニー内のコナラ幼樹には葉の周縁部に萎凋・壊死が、コロニー外のコナラ幼樹には食害による葉の損失が頻繁に確認された。
5. ポットに植栽したアラカシ実生を、糞が全くかからない処理区、糞が葉だけにかかる処理区、糞がポット内の土壌だけにかかる処理区、糞が葉とポット内の土壌の双方にかかる処理区に分けてコロニー周辺に配置したところ、糞が全くかからない処理区以外の3つの処理区では、大部分の実生が枯死した。

(5) カワウの巣材集め行動が森林に与える影響

1. 1991年11月から1996年4月にかけて、知多半島鶴の山のカワウコロニーにおいて、カワウの造巣活動の観察、および巣と巣材の計測を行った。
2. カワウによる巣材採集は、毎年12月から5月にかけて観察された。採集地点の大部分はコロニー内部かその周辺部にあり、コロニーの範囲から離れているものでも200 m以内には収まっていた。
3. 巣材の採集方法としては、樹上で樹木の枝葉を折り取る場合、地上で草本やササ等の地上性植物を折り取る場合、地上で落ちている植物片等を拾い取る場合の3パターンが確認された。
4. つがいごとに巣材の採集行動を観察したところ、個々のつがいでも樹上採集と地上採集の割合は異なっていた。
5. 3つの地域で2年間にわたり採集された巣（計61巣）の重さは、地域間、年度間で有意な差は認められなかつ

た。これらの平均重量は、1.71 kg d. wtであった。巢の長径、短径、厚さは、それぞれ30~60 cm, 25~45 cm, 12~40 cmであった。これらの巢(計3巢)を解体したところ、いずれの巢でも重量比で70%以上が樹木の枝葉であった。その他には、ササやセイタカアワダチソウなどの草本が認められた。

6. 3つの地域の巢に運び込まれた巢材を調査したところ、樹木の枝葉とササ・草本を合わせた割合が90%以上を占めていた。両者の割合は地域ごとでそれぞれ、造巢期の1~4月の間ほぼ一定の値を示した。また、生葉がついている巢材の割合は、どの地域でも40%前後であった。

以上の結果を総合して、以下のことが示唆された。

1. カワウのコロニーが形成された森林では、植物の種組成や空間構造が単純化する。このような森林の変化は、森林構造や種組成に影響を及ぼすことが知られている他の鳥類や哺乳類の例(オオミズナギドリやニホンジカ)と比較して、速度が早く、しかも大きいと考えられた。
2. カワウのコロニーでは、カワウの羽ばたきや踏みつけなどの樹上活動の影響と考えられる樹木の枝葉の折り取りがあり、このような折り取りにより巢周辺では局所的に葉量が低下しているものと思われた。折り取り量は、樹木側のフェノロジー、カワウのコロニーへの出入りの頻度およびカワウの個体密度に大きく関係しているものと推察された。
3. カワウのコロニーでは、大量の糞が林床に供給されるため、土壌の化学的、物理的性質が変化しており、とくに表層部ではその変化が顕著であることが示唆された。さらに、これらの土壌の変性は多くの植物に負の影響を与えることが示唆された。また糞は、とまり木周辺の樹木や草本に付着するために、植物に直接的にも負の影響を与えることが示唆された。
4. カワウの巢材採集は、樹上および林床のいずれに対しても影響を及ぼすことが示唆された。
5. カワウによる樹木枝葉の折り取りへの反応は、植物のサイズや種類によって異なるために、衰弱・枯死に到るまでの早さも様々であることが示唆された。同様に、糞の付着や土壌の変性による負の影響も植物の種類によって異なることが示唆された。
6. カワウの活動による様々な影響を受けたコロニー内の森林では、まず高木層の葉量が低下し、つぎにそれ以下の草本層までの植物の衰弱が進み、さらには数種類の草本種のみが繁茂するという順序で変化していくことが推察された。また、それに伴って、カワウの営巣数も変化すると推察された。
7. 本研究の結果をカワウの生息地における樹木の衰弱・枯死問題への対応策に反映させるためのいくつかの提言を行った。

Effects of inhabitation of the common cormorant (*Phalacrocorax carbo* Kuroda) on forest ecosystems - a basic study for conservation and management of the habitat

Akira ISHIDA

The common cormorant (*Phalacrocorax carbo* Kuroda) is a large water-bird which breeds in colonies at waterside forests. Colonies and roosts of this species are often established in isolated forests such as islands or urban green tracts, and in such areas trees used for nesting and roosts have been declining because of the cormorants' various activities. In Japan there has been an increasing number of new colonies as a result of a recent increase in the number of cormorants and at some sites the decline or death of trees has become a serious problem in the conservation of forest environments. This study aimed to establish a practical system for conservation and management of forests colonized by avian populations which utilize trees as nests and roost in colonies. Some field surveys and experiments were performed to clarify the mechanisms of tree decline and the effects of cormorant colonization on the forest ecosystems. An outline of this study and major findings are summarized as follows.

(1) Vegetational changes in forests colonized by the common cormorant

1. The species composition and structure of forest vegetation colonized by cormorants were surveyed from March to November 1992 in two colonies (Chikubu Island and Isaki Cape sites) at Lake Biwa, central Japan.
2. The status of vegetation in each colony was classified arbitrarily into three types according to the external appearance of tree, shrub and herb layers: dense tree layer (Type 1), sparse tree layer with sparse herb layer (Type 2) and sparse tree layer with dense herb layer (Type 3).
3. Densities of cormorant nesting were mostly similar among the three types, except for part of Type 2.
4. In particular, large trees on which the cormorants nested were heavily damaged, *Chamaecyparis obtusa* and *Cryptomeria japonica* being damaged more seriously than other evergreen or deciduous species.
5. The forest floor of the colony had few seedlings and saplings of woody plants, whereas a few herbaceous

species such as *Reynoutria japonica* and *Phytolacca americana* were dominant.

(2) Effects of cormorant activities on trees in the forests

1. Litterfall accumulation was surveyed in some forest stands both inside and outside the colony from December 1993 to November 1994 at the Unoyama site on the Chita Peninsula, central Japan. Litterfall in the colony was derived from leaves and stems of herbaceous plants, various organs of woody plants, dead insect bodies, detritus of fish and crustaceans (prawns and crabs) from the cormorants' food and cormorant feces.
2. Comparison of plots with a similar species composition of woody plants showed that the annual leaf litterfall was larger outside than inside the colony, and larger in nesting sites with low than high cormorant density. The annual litterfall of twigs and branches showed a tendency similar to leaf litterfall between inside and outside the colony, but comparison between the inside and the outside of the colony with different densities of cormorant nesting showed an inverse relationship to that for leaf litterfall. The annual litterfall of other items was larger inside than outside the colony, which was reflected in the supply of cormorant feces.
3. Comparison between plots with a similar species composition of woody plants also demonstrated that there was no difference in the seasonal changes in leaf and twig litterfall, probably due to a difference in the status of the cormorant nesting habits inside and outside the colony and between different nesting densities.
4. The litterfall of twigs with leaves, which seems to reflect the intensity of twig snapping by the cormorants, was larger inside than outside the colony, and larger at nesting sites with high cormorant density than at those with low density. The litterfall inside the colony and high-density nesting sites increased during the period from May to June, which corresponded to the brooding period, and in November when the number of cormorants increased.

(3) Changes in soil properties in the colonies

1. Some properties of the soil at 10-cm depth intervals down to 50 cm in colonies on Chikubu Island and Isaki Cape were compared with those outside the colonies in June and August 1992.
2. In both colonies the thickness of the A₀ horizon

tended to be greater inside than outside the colony.

3. At 5 cm depth, the mean total nitrogen and carbon contents in the colony tended to be higher than those outside the colony.
4. Down to 50 cm depth, the soil pH was significantly lower (by *ca* pH 0.5) inside than outside the colony.
5. The moisture ratio tended to be higher inside than outside the colony only in the depth range from 5 to 15 cm.

(4) Seed germination and seedling survival in the colony

1. Seed germination and seedling survival of some woody plants were examined experimentally inside and outside the colony at Unoyama from March to September 1995.
2. Germination of both *Quercus serrata* and *Pinus densiflora* seeds sown during the period from March to April was less successful inside than outside the colony. The percentage of germination success was negatively correlated with the amount of cormorant feces scattered on the ground and also with the water content of the soil, but showed a less marked relationship with soil pH or light intensity on the forest floor. Seeds which did not germinate successfully mostly died under the ground except for a few seeds outside the colony.
3. *Pinus densiflora* seedlings in the colony died soon after germination, whereas those outside the colony gradually deteriorated. Most *Q. serrata* seedlings in the colony died of necrosis, whereas those on the outside survived until late September and then died of defoliation probably due to herbivorous insects.
4. The survival rate of *Q. serrata* saplings planted inside the colony was less than that of saplings planted on the outside. Similarly to the seedlings, saplings planted in the colony suffered necrosis on their foliage, while defoliation was recognized for those outside of the colony.
5. *Quercus glauca* seedlings planted in plastic pots were prepared for the following four treatments, and set in and around the colony: 1) exposure of both the leaves of a seedling and the soil in the pot to cormorant feces under natural conditions; 2) exposure of leaves to feces; 3) exposure of the soil to feces; 4) exposure of both leaves and soil to no feces. Survival rates of the seedlings with feces scattered on their leaves and/or the soil in the pot were significantly lower than those with no feces on the leaves or soil.

(5) **Effects of nest-material collection by cormorants on the forest around the colony**

1. Observations of nesting activities and measurements of nests and nest materials were performed at the Unoyama site from November 1991 to April 1996.
2. Nesting activities in this site were observed from December to May in each year. The cormorants collected nest-materials just inside and around the colony within a range of *ca* 200 m.
3. There were three patterns of nest-material collection: snapping of twigs from trees, snapping stems of herbaceous plants and bamboo grasses on the ground, and picking up plant tips from the ground. The ratio of frequencies for nest-material collection on trees to those on the ground differed among cormorant pairs.
4. The mass of 61 nests collected in three particular areas in the colony did not differ significantly between areas or between years. The average mass of the nests was 1.7 kg d.wt, and the major axis, minor axis and depth were 30-60, 25-45 and 12-40 cm, respectively. More than 70% of nest materials (by mass) consisted of twigs and leaves of woody plants, the other materials being bamboo grasses and herbaceous plants such as *Solidago altissima*.
5. More than 90% of nest materials brought to the cormorants' nests in the three areas consisted of twigs and leaves of woody plants, bamboos and herbaceous plants. The proportions were almost the same among months from January to April in each area. The proportion of nest materials containing fresh leaves accounted for *ca* 40% in all areas.

The results yielded the following conclusions and suggestions:

1. In forests colonized by the common cormorant, the species composition and structure of the vegetation are highly simplified due to the dominance of particular plant species adapted to forest environments altered by cormorants' inhabitation. The change appears to occur faster and more drastically than in other forests colonized by birds and mammals such as the streaked shearwater (*Calonectris leucomelas*) and the sika deer (*Cervus nippon*).
2. In the cormorant colonies, the snapping of twigs and foliage which frequently occurs is due mostly to flapping and trampling by the cormorants, and appears to cause a local reduction in the foliage of trees around the nests. Seasonal changes in the biomass of organs broken off by the cormorants were strongly related to the phenology of the trees, to the frequency of move-

ment in and out of their nests, and to nest density.

3. A large amount of cormorant feces dropped on the forest floor causes changes in the chemical and physical properties of the soil in the colonies, and such changes are most apparent in the surface and upper layers of the soil. This suggests that plants in the colonies would suffer various detrimental effects indirectly through changes in the soil environment. Cormorant feces would also have direct negative effects on plants around the roosts through their adhesion to the foliage.
4. The collection of nest material by the cormorants would cause disturbance to both individual trees and the forest floor.
5. The degree of tree decline was different among species, due probably to a difference in the response to loss of foliage snapped off by the cormorants. The response to negative effects through adhesion of feces to the foliage or changes in soil properties would also differ among species.
6. Forest vegetation affected by various activities of the cormorant is suggested to change according to the following sequence of processes: 1) loss of foliage in the tree layer; 2) decline of plants in other layers; 3) establishment of a highly simplified vegetation structure where only a few particular herbaceous plants predominate. In accordance with such vegetational succession, the number of cormorant nests is expected to change.
7. On the basis of the present results, some practical suggestions are proposed for the problem of decline in forests colonized by the common cormorant.



写真1-1. アカメガシワ樹上で営巣するカワウとその巣 (下方)



写真2-3. 伊崎のカワウコロニーの様子 (コロニー北西部の立ち枯れが目立つ地域)



写真2-1. 竹生島のカワウコロニーの様子 (広葉樹: タブノキ・スダジイの優占する地域)



写真2-2. 竹生島のカワウコロニーの様子 (スギ・ヒノキの植林地)



写真2-4. 伊崎のカワウコロニーの様子 (スダジイなどの広葉樹とヒノキが混交する)



写真 2-5. 鶴の山のカワウコロニーの様子
(鶴の池: Area U [第7章参照] の西岸)



写真 2-6. 鶴の山のカワウコロニーの様子
(坊の奥: Area B [第7章参照])



写真 3-1. 竹生島のカワウコロニーの林床
(イタドリが優占している)



写真 3-2. 伊崎のカワウコロニーの林床
(ヨウシュヤマゴボウが優占している)



写真 6-1. コロニー外のコナラ幼樹の様子
(虫喰いが目立つ)



写真 6-2. コロニー内のコナラ幼樹の様子
(葉縁部からの萎凋・壊死が目立つ)



写真 8-1. 竹生島のカワウコロニー内に生育していたタブノキ



写真 8-2. 竹生島のカワウコロニー内に生育していたヒノキ



写真 8-3. 竹生島のタイプ1の地域に生育していたタブノキ
(カワウの巣が2巣かかる)



写真 8-4. 竹生島のタイプ2の地域に生育していたタブノキ
(カワウの巣が10巣以上かかる)



写真 8-5. 竹生島のタイプ3の地域に生育していたタブノキ
(葉がほとんどなくなっている)



写真 8-6. 鶴の山のカワウコロニーにおける営巣木
(カワウがとまっている左側のみ葉がなくなっている)