関西自然保護機構会報 14(2)：99－106, 1993

カワウの生息が樹木に与える影響と林分の遷移

石田　朗
（名古屋大学農学部）

はじめに

大型の水鳥の仲間には集団で繁殖を行ったり，ねぐらを作って生活をしたりする習性を持つものが多い。カワウ（*Phalacrocorax carbo*）もその中のひとつで，コロニーを形成して樹上に木の枝などで巣を作り繁殖する。非繁殖期にもやはり集団で樹上にねぐらを作る。

初めてカワウのコロニーを目の当たりにした人がまず驚くことは，その特異な光景のようである。葉がほとんどなく枝ばかりになった木々，所々に見られる裸地化した地面，そして林内のあらゆるものに付着している糞などが強烈な印象を与える。

近年，人間の生活空間が拡大するにつれて，人とカワウとの接触の機会が増えてきている。住宅地や観光地のすぐそばにカワウのコロニーがあるケースも見られる。このような場合，人々がすんなりとその存在を受け入れるとは限らない。それは上述のようなコロニーの状態を見たときに，「木が枯れて，林がなくなる」という意識が真っ先に働くためであると思われる。

しかし，カワウに限らず他の水鳥のコロニーにおいてもこのような状態がしばしば見られること，またコロニーを作って繁殖する習性はカワウが何十年，何百年と受け継いできたものであることなどを考え合わせると，これは一面的なとらえ方ではないだろうか。むしろ，コロニーとそれをとりまく環境はそれ自体特異な生態系であり，私たちに動植物の生存様式およびそれらの間の相互作用を理解する上で，格好の材料を提供してくれているのではないか。

本稿ではそのような観点に立ち，カワウが生息することによって樹木がどのような影響を受けるか，さらにその結果として林分がどのような変容をとげていくかについて，これまでの調査報告などで得られてきた結果をまとめつつ述べることにする。

なお本稿をまとめるにあたり，上野動物園の福田道雄氏および名古屋大学農学部造林学研究室の横田岳人氏には様々な御指摘をいただいた。名古屋大学農学部森林保護学研究室助手の肘井直樹博士には野外調査の御指導ならびに本稿に関する御批評をいただいた。森林保護学研究室の大学院・学部学生諸氏には日頃から調査の御助力および多くの御助言をいただいている。これらの方々にこの場を借りて厚くお礼を申し上げる。

樹木への影響

カワウが生息することで樹木が受けると考えられる影響には，「葉への付着」や「地表への飛散」を通じてもたらされる糞の影響と「羽ばたきや踏みつけ」や「巣材集め」による枝折りのような物理的影響がある。以下にこれらの影響について個別に検討していくことにする。

1. 葉への糞の付着

樹木の葉に付着した糞は雨水に流されやすいが，堆積し乾燥するにしたがって固化し（写真１），雨が降っても流されにくくなる。堆積した糞塊は太陽光線を遮り，光合成を阻害する。さらに糞塊は気孔をふさぎ，ガス交換を妨げる。これにより，

関西自然保護機構業績第 105 号

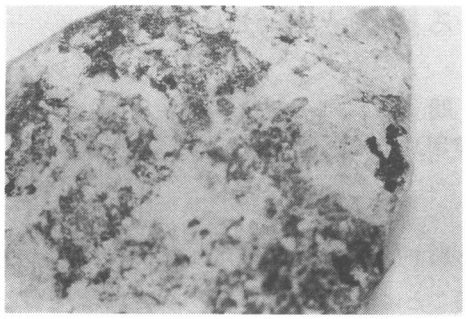


写真1　ウバメガシの葉上に付着したカワウの糞.

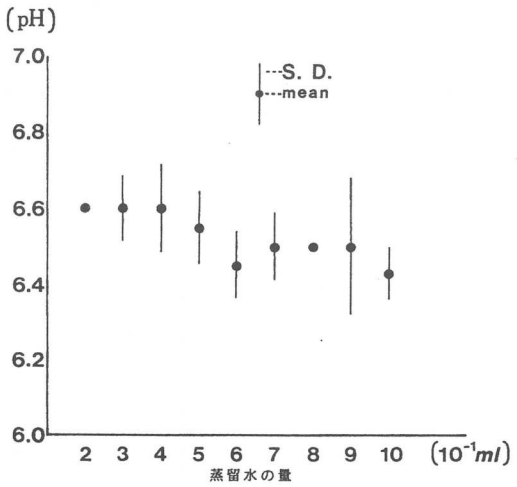


図1　カワウの糞(0.1g)を蒸留水に溶かした時のpH.

植物の主要な生理作用である光合成，呼吸，蒸散が阻害されることになる。しかし，気孔をふさぐことによる影響は遮光の影響よりは小さいと考えられる。これは，樹木の葉における気孔は上面にはほとんど無く，下面に密に存在する（藤沼，1985）からである。カワウがいつもとまる木の周辺など糞の飛散が多いところでは，葉の裏面にも跳ね返りによる糞の付着が見られるが，それによってふさがれる気孔の割合はそれほど多くはない。

飼育条件下におけるカワウの糞のpHは6.4～8.4であるという（佐藤，杉森，1986）。また，葉上に堆積した糞を純水に溶解させたときのpHは6.5前後であった（図1）。酸性雨の研究によれば，葉の表面に壊死斑点が生ずるのは散布液がpH3.0以下のときとされているので（荒井，戸塚，1979），糞の酸度が葉に直接的な被害を及ぼすことは，ほとんどないと考えられる。しかし，葉面に付着した糞により葉の脱水が生じ，葉内は低浸透ポテンシャルの環境となり，葉に影響を与えるという可能性は考えられる（小山田，1986）。

2.　地表への糞の飛散

同じ魚食性であるカモメ類で調べられているように（Sobey and Kenworthy，1979），カワウの糞は窒素，リン，カルシウムなどに富むと考えられる。コロニー内ではこのような糞が樹上だけでなく地面にも大量に落下する。このため，土壌の水ポテンシャルは低くなり，根による吸水を阻害することが予想される（小山田，1986）。

表1は愛知県知多半島鵜の山にあるカワウコロニー周辺の土壌pHを測定したものであるが，コロニー内の方がコロニー外よりも明らかにpHが低い傾向がみられた。これは糞をはじめとする動物起源の有機物が微生物によって分解される過程で，多くの有機酸やCO_2が生じ土壌が酸性化したためと考えられる。土壌の酸性化は，H^+さらにはAl^{3+}，Cu^{2+}などの樹木に有害なイオンの集積を促進する（Fitter and Hay，1985）。

コロニーの所々に見られる裸地では土壌が流亡している。そのようなところでは表面を覆った糞が固まり，雨水は地中に染み込まずに表層を流れ去る。同様のことが地中でも起こっていると考えられる。土壌中で固まった糞のために土壌の透水性は低下し，水分含量が増加する。コロニー内に

表1　カワウコロニー（愛知県知多半島鵜の山）周辺における土壌pH
10m×10mのプロットを計14カ所設定し，プロット毎に4つの土壌サンプルを採取した（石田，1991を改変）．

	PLOT	1	2	3	4	PLOT平均	総平均	変動係数(%)
コロニー内	1	3.6	4.0	3.3	5.4	4.1	3.9	19.7
	2	3.8	3.5	3.6		3.6		3.4
	3	4.0	3.8	3.3	3.8	3.7		6.9
	4	3.2	3.1	3.9	2.9	3.3		11.5
	5	4.9	3.8	3.5	3.7	4.0		13.7
	6	4.9	4.1	3.8	4.8	4.4		10.5
	7	4.2	4.5	4.3	3.9	4.2		5.1
	8	3.9	3.6	5.0	4.1	4.2		12.6
	9	3.3	3.4	3.7	3.5	3.5		4.3
コロニー外	10	4.4	4.0	4.2	3.8	4.1	4.5	5.5
	11	5.3	5.2	3.8	4.1	4.6		14.3
	12	4.7	4.6	4.7	4.3	4.6		3.6
	13	4.6	4.5	4.4	4.3	4.5		2.5
	14	4.8	4.9	4.4	4.7	4.7		4.0

足を踏みいれたときに気が付く土壌の粘性はこの現れであろう。孔隙が水分で満たされると土壌環境は嫌気的になり，H_2S や Fe^{2+}，Mn^{2+} のような毒性物質の集積をもたらす。また，嫌気的状態はしばしば種子の発芽や根の発達をも抑制する（Fitter and Hay，1985）。

以上のように，糞が地上へ飛散することで土壌の性質は大きく変わり，樹木は様々なマイナスの影響を受けると考えられる。しかしながら，一方で糞に含まれる窒素，リン，カルシウムなどの元

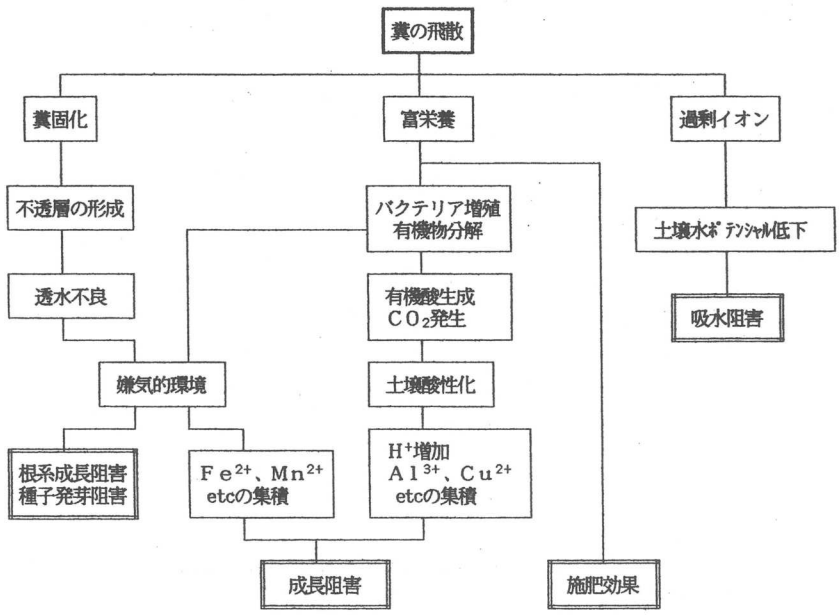


図2　地表への糞の飛散が樹木に与えると考えられる影響．

素は植物にとって必須元素でもあり，それらの供給が樹木にプラスの影響を与える可能性も考えられる（石田，1991）。

地表への糞の飛散が樹木に及ぼすと考えられる影響は図2のようにまとめることができる。

3. 羽ばたきや踏みつけ

カワウは水中に潜って捕らえた魚を餌にしている。大きな体の後方についた足は潜水に適している。また体重に比べると小さめの翼でも，ねぐらと餌場，あるいは餌場と餌場の間を往復するだけのためなら十分である。このような採食に適応した体型も，木にとまる段になるとあまり都合のよいものではないようである。

カワウが木にとまる場合，時として枝に体当たりをしているような感じさえ受ける。とまろうとした枝が折れてしまうこともある。上野の不忍池のカワウコロニー内に建てられた擬木でさえ6年で亀裂が入ったことからも（福田私信）その衝撃の強さは想像できる。また，必死で枝につかまろうとするとき，しばしばその鋭い足爪によって枝に傷をつけたり，羽ばたきによって付近の枝葉を折り取ってしまうことがある。そのため，何羽ものカワウが同時にとまっている木では次第に葉量が少なくなる。カワウがとまれない枝先にわずかの葉が残った木は枝折りの影響を受けた典型的なものである。葉量の減少は光合成や呼吸を制限するだけでなく，蒸散の制限に伴い根からの吸水も抑制する。

このように書いてくると，木はそのまま弱って，枯れてしまうように聞こえるかもしれないが，実際は葉量の不足を補うために枝あるいは直接幹から萌芽が起こり，なんとか生きながらえている木が多い。コロニー内でツタが絡まったような樹形をした木が目立つのはそのためである。

4. 巣材集め

カワウは木の枝葉や草などを利用して，通常直径40～60cm，深さ20cmぐらいの巣を作る（清棲，1952）。巣材は地面に落ちている枯れ枝や枯れ

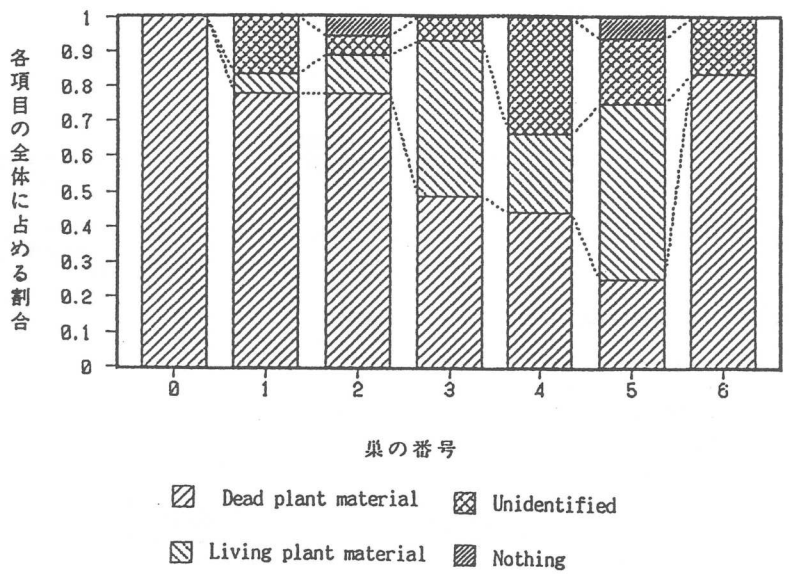


図3　7つの巣で使われた巣材の内容.

草の場合もあれば，生枝を折りとる場合もある。

図3および図4は愛知県知多半島鵜の山における巣材の利用状況を示したものである。図3は1992年3月に7つの巣を観察し，巣を飛び立ったカワウがどのような巣材を持ち帰ったかを示している。Dは枯れ枝，枯れ葉および枯れ草の割合，Lは生きている枝や草の割合，Uは生枯が確認できなかった割合，Nは何も持ち帰らなかった割合で，巣によってかなり差があることがわかる。

図4は1992年3～4月に観察地点を2ケ所設け，特定地域内の巣に運び込まれた巣材の内訳を観察した結果である。枯れ枝や枯れ草と生きている枝や草の利用頻度は同じ程度であることが示された。これより，コロニー全体では量的にかなりの枝が折り取られていると考えられる。

巣材集めにともなう枝折りが樹木に及ぼす影響自体は，羽ばたきや踏みつけのところで述べたものと同様である。異なるのは，巣材集めがコロニー内だけでなく隣接した地域でも行われる点である。3.でも述べたように，カワウは木の枝にとまることに関しては器用ではないため，営巣木に樹冠部が比較的疎な木を選ぶ。コロニー周辺部の木には枝葉が茂って営巣に適していない木も多いが，これらの木も巣材集めによって隙間ができることでカワウにとって巣をかけやすくなり，結果としてコロニーの拡大につながると考えられる。

樹勢衰退の仕組み

カワウが生息することで樹木は様々なストレスを受けていることが予想される。そこで，これらのストレスが実際に樹勢とどのように関連しているかを調べてみた。図5は，土壌pHおよび糞のかかりぐあいと枯れ枝の多少との関係を樹種毎に表したものである。pHが4以下のブロックに属していた木，糞が多くかかっていた木はそれぞれ土壌系からのストレス，葉からのストレスを受けているものと考えられる。まず，pHが4以上で糞のかかりぐあいが少ない木では，他に比べ5種

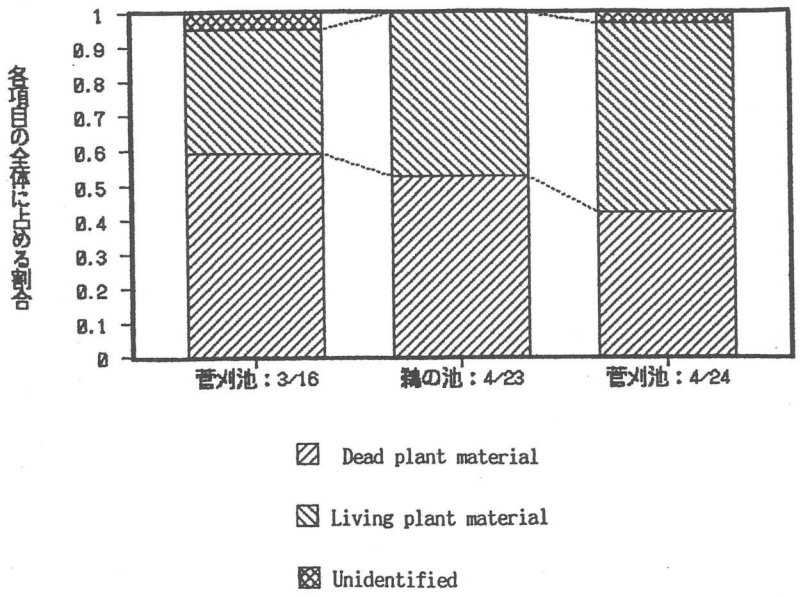


図4　特定地域内の巣で使われた巣材の内容.

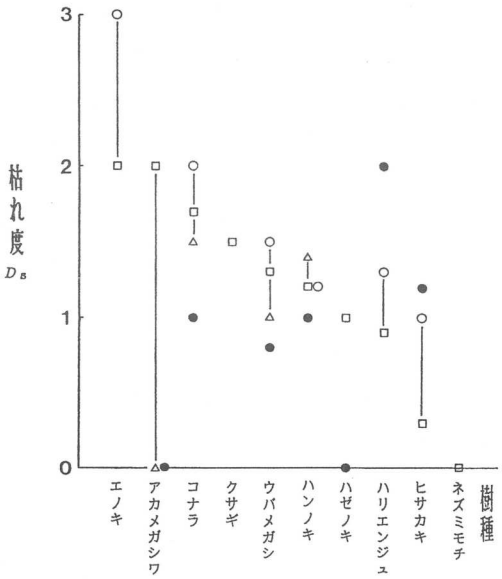


図5　地表への糞の飛散および葉への糞の付着と枯れ枝の多さの関係.

カワウのコロニー（鵜の山）内に5m×5mの方形区を36ケ所設定し，それぞれ1つの土壌サンプルのpHを測定した。また方形区内の個々の木について，葉および幹への糞付着度（F_L，F_T）と枯れ度（D_I）の類別を行った。F_L，F_T，D_I の基準は以下のとおりである。

〈F_L，F_T〉
3：一面にかかっている
2：パッチ状にかかっている
1：斑点状にかかっている
0：かかっていない

〈D_I〉
3：全枯れおよび半枯れ
2：枯れ枝多し
1：枯れ枝あり
0：枯れ枝なし

個々の木を樹種毎に，pHが4.1以上の方形区に属しているか4.0以下の方形区に属しているか，F_L+F_T が2以下か3以上かで，次のように4組に区分し，それぞれの D_I の平均値として樹種毎の枯れ度（D_S）を求めた。

□：土壌pH≦4.0，　$F_L+F_T \geqq 3$
○：土壌pH≦4.0，　$F_L+F_T \leqq 2$
△：土壌pH≧4.1，　$F_L+F_T \geqq 3$
●：土壌pH≧4.1，　$F_L+F_T \leqq 2$

で枯れ枝が少なく，2種では多かった。逆に，pHが4以下で糞も多くかかっている木では，pHが4以下，または糞が多くかかっている，のどちらかの条件を満たした木に比べ，5種で枯れ枝が多く，1種で少なかった。これらの結果は，土壌系からのストレスと糞の付着によるストレスがそれぞれ木を弱らせ，その影響は双方が重なった場合にはより強く表れることを示していると考えられる。

前節で述べた4つの影響の中で最も強く影響を及ぼすのは，羽ばたきや踏みつけによる枝葉の折り取りであろう。Sobay and Kenworthy（1979）はセグロカモメのコロニーにおいて，なわばり争いによる物理的攪乱が植生に対して最も影響を持つとしている。また，青森県蕪島においてプラスチック網によるウミネコの踏みつけ排除を行ったところ，土壌中の尿酸濃度に差がないにもかかわらず，排除区の方が非排除区に比べて植物個体数が多かった（水谷，1982）。草本と木本の違いはあるにせよ，カワウコロニーにおいても同様の結果が予想される。通常樹木は外部のストレスに対しては何らかの抵抗手段を持っている。しかし，これにはある程度の時間やエネルギーを必要とするため，繰り返し行われるような枝折りに対して樹幹から直接萌芽するなどの反応が追いつかず樹勢が衰えると考えられる。

林分の遷移

カワウのねぐらやコロニーが形成されると，まずとまり木付近の枝葉が影響を受ける。写真2～4は滋賀県びわ町竹生島で撮影したタブノキの様子である。写真2の木は生息地の縁に生えていたもので，まだカワウの巣は2巣しかかかっていなかった。かけられる巣の数が多くなるにしたがって樹木の葉量は少なくなった（写真3）。また，コロニーの中心部にあり何年も営巣木として利用

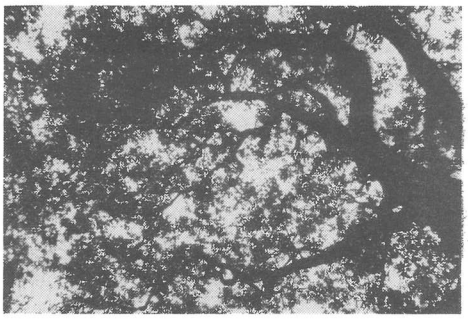


写真2　タブノキの樹冠.



写真3　カワウが営巣しているタブノキの樹冠.



写真4　カワウの営巣木として何年も利用されたと考えられるタブノキ.

されたと思われる木では，さらに葉量の減少が見られた（写真4）。

樹冠部に隙間が生じ，林内が明るくなると下層植生が勢力を伸ばす。下層植生は初期の段階ではコロニー外部の植生と共通なものも見られるが，次第にヨウシュヤマゴボウやイタドリなどの特異的な種類が夏期のみに優占するようになる。一方で樹木の実生の数は減少する。愛知県知多半島のコロニー内では，カワウが長期間生息している地域ほど樹木の実生は少ない傾向があった（石田，1991）。

一般的にカワウが巣をかけた木は葉量の減少が進み，種類に関係なく半枯死状態になる。日本鳥類保護連盟（1988）によれば，コロニーが形成されてから林全体が半枯死状態になるのには約5年かかるという。しかし，これは林の樹種構成や木のサイズ，カワウの営巣密度などによって異なってくると考えられる。また，繁殖期だけ生息している地域，あるいは非繁殖期にのみねぐらとして利用される地域では，一年中生息している地域より樹勢の衰えは小さい。

巣をかけられた木の中には完全に枯れてしまうものもあるが，たいていの場合は枝が減り営巣に好ましくない状態になることで，木が枯れる前にカワウの方が他の木に営巣場所を移す。したがって，カワウのコロニーは半枯死状態のままの地域が多く，この段階からさらに環境の荒廃が進むケースはそれほど多くない。枯れるか枯れないかの微妙な状態で平衡を保っているのである。そして，カワウがいなくなると，その地域の潜在植生に向けて再び遷移が始まる。

終わりに

これまで述べてきたように，カワウの生息地ではかなり特異的な生態系が成り立っている。これを十分理解することで，はじめに述べたような単

なる「木が枯れて，林がなくなる」という一面的な捉え方が少しでもなくなることを願いたい。しかしながら現在，人間とカワウの間に横たわっている問題には別の一面がある。人間が特定の価値を見いだした地域にカワウがやってきて木を弱らせたり，景観を変えてしまうという一面である。その地域は都市公園や景勝地であったり，学術的な意義がある地域であったり，スギやヒノキなどの人工林であったりする。こういった場合にはやはり，いろいろな角度から検討して最善の策を考えなくてはいけないだろう。決してカワウを追い出す，追い出さないの押し問答であってはならない。そのためには，基礎事実を明らかにするための定量的な研究の積み重ねが必要である。本稿で述べてきたカワウが樹木に与える影響についても，影響があることは予想できても実際にどのくらい影響があるかについてはまだ不明な点が多い。今後は，こうした点を一つ一つ明らかにしていくことが望まれる。

引　用　文　献

荒井邦夫・戸塚　績．1979．植物－土壌系への酸性雨の影響について．国立公害研究所研究報告，(10)：351－365.

Fitter, A. H and Hay, R. K. M. 1981（太田安定ほか共訳，1985）．植物の環境と生理．381 pp. 学会出版センター，東京.

藤沼康実他．1985．大気浄化植物の検索．国立公害研究所研究報告，(82)：13－28.

石田　朗．1991．知多半島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.

清棲幸保．1952．カワウ．日本鳥類大図鑑Ⅱ．講談社，東京：608－610.

水谷　広．1982．ウミネコ繁殖地の生物地球化学的研究．第29回日本生態学会大会（大阪）講演要旨集：255.

日本鳥類保護連盟．1988．カワウ．昭和62年度環境庁委託調査鳥獣害性対策調査報告書：98－249.

小山田静夫．1986．鵜の山．ゆうとぴあ，(5)：49－86.

佐藤孝二・杉森文夫．1986．ヒトと「野生」共栄の途を探る．トヨタ財団報告書（85－Ⅱ－114).

Sobey, D. G. and Kenworthy, J. B. 1979. The relationship between herring and the vegetation of their breeding colonies. 1979. Journal of Ecology. (67)：469－496.