

カワウ・アオサギ混合コロニーにおける
複雑な種間相互作用と個体群動態

岩手大学大学院連合農学研究科
地域環境創生学専攻
(弘前大学所属)

本多里奈

目次

第1章：序論.....	1
第2章：繁殖生態.....	5
2.1 背景.....	5
2.2 方法.....	6
2.2.1 調査地.....	6
2.2.2 調査方法.....	6
2.3 結果.....	7
2.3.1 繁殖スケジュール.....	7
2.3.2 繁殖成績.....	8
2.4 考察.....	8
2.4.1 繁殖スケジュール.....	8
2.4.2 繁殖成績.....	9
2.4.3 希釈効果は生じうるのか？.....	11
第3章：競争.....	16
3.1 背景.....	16
3.2 方法.....	17
3.2.1 営巣位置.....	17
3.2.2 巣材獲得場所.....	18
3.2.3 採食環境.....	18
3.3 結果.....	20
3.3.1 営巣位置.....	20
3.3.2 巣材獲得場所.....	21
3.3.3 採食環境.....	21
3.4 考察.....	22
3.4.1 営巣位置.....	22
3.4.2 巣材獲得場所.....	24
3.4.3 採餌環境.....	25
第4章 対捕食者行動.....	34
4.1 背景.....	34
4.2 調査地・調査方法.....	35

4.2.1 調査地	35
4.2.2 潜在的な捕食者に対する反応	36
4.2.3 実際の捕食者に対する反応	36
4.2.4 統計解析	37
4.3 結果	37
4.3.1 潜在的な捕食者に対する反応	37
4.3.2 実際の捕食者に対する反応	37
4.4 考察	38
第 5 章：情報伝達	45
5.1 背景	45
5.2 方法	46
5.2.1 対象種	46
5.2.2 調査地	46
5.2.3 プレイバック実験	47
5.2.4 映像解析	47
5.3 結果	48
5.4 考察	50
第 6 章 繁殖地形成	54
6.1 背景	54
6.2 方法	55
6.2.1 混合コロニーの先駆者	55
6.2.2 コロニー形成と結氷の関係	56
6.2.3 飛来タイミング	56
6.3 結果	57
6.3.1 混合コロニーの先駆者	57
6.3.2 コロニー形成と結氷の関係	57
6.3.3 飛来タイミング	58
6.4 考察	59
6.4.1 混合コロニーの先駆者	59
6.4.2 コロニー形成と結氷の関係	59
6.4.3 飛来タイミング	60
第 7 章：総合討論	66

謝辞	72
引用文献.....	73

第 1 章：序論

地球上に生息するすべての生物は、他の生物と捕食–被食関係や競争、共生などの関わりを持ちながら生きている。これらの関係を生物間相互作用といい、この作用は生物の遺伝子型や形態、行動を変化させ、同じ空間内にいる他種を排除したり他種から資源や労力を搾取することだけでなく、異なるあるいは類似した生態を持つ種の共存することを可能にする (Lankau 2011; Schreiber 2017)。一般的に、類似した生態を持つ種が共存している状態を「多様性が維持されている状態」とみなされており (Chesson 2000)、多様性が維持されるメカニズムを明らかにすることは生態学上最も重要な課題の 1 つである。

生物の共存に着目した初期の研究では、ある 2 種間の関係は、単一の相互作用（例えば、競争）のみからなるという単純化のもと進められてきた (Mougi & Kondoh 2012)。しかし、実際は単純ではなく、種間関係は時空間的に変化し (Ushio *et al.* 2018)、一見無関係な種の間にも相互作用が生じている場合がある (Ito & Mori 2010)。したがって、個体群動態をより正確に説明するためには、複数の相互作用が絡み合った複雑な相互作用を想定する必要がある (Mougi & Kondoh 2012)。これまでに、複雑な相互作用が個体群動態に及ぼす影響はモデルやシミュレーションによって検討されてきたが (Mougi & Kondoh 2012; Ushio *et al.* 2018)、野外で実証された例はほとんどない。相互作用とその結果もたらされる個体群動態の応答を実際に検出するためには、多角的かつ網羅的に相互作用を調査するのと同時に、個体数や分布のデータを長期的に収集する必要がある。

これらを実現するために、本研究では混合コロニー（2 種以上で構成された集団繁殖地）に着目した。混合コロニーで繁殖する種は、制限された空間内で長期間を他種と共にし、さらに繁殖活動の中で様々なイベント（造巢、採餌、育雛、対捕食者防衛など）

を経験するため、継続的に様々な相互作用が生じると考えた。海鳥類の大部分など、鳥類の約 13 %の種がコロニーを形成し (Gill 2009)、その中でほとんどの海鳥類が混合コロニーを形成する (Gill 2009)。ただし、コロニー性海鳥類は海洋島や岸壁などの限られた環境でしか繁殖しない種が多く、それぞれの種が限られた環境を求めた結果混合コロニーが形成される場合がある (Pius & Leberg 1997)。したがって、そのような種の個体群動態には種間の相互作用よりも環境要因が強く影響する可能性が高い。また、同所的に繁殖していても営巣場所が離れている場合、直接的な相互作用が生じない可能性がある。さらに、個体群動態に対する相互作用の影響を検証するためには、他種の有無によって個体群動態がどう変化するかを調べる必要があるため、混合コロニーだけでなく単独コロニーを形成する種を対象にするべきである。本研究では、コロニー性大型鳥類であるカワウ *Phalacrocorax carbo* とアオサギ *Ardea cinerea* に着目した (Fig. 1-1, 1-2)。両種は沖縄県を除く日本全国で繁殖し、沿岸部から内陸部まで様々な環境を利用する。また、両種とも魚食性鳥類で、木の枝で作った巣を樹上にかけ、比較的密集して営巣するため、一見すると資源を巡る競争関係にあるように見える。また、両種とも混合コロニーだけでなく単独コロニーも普通に形成する。これらの性質から、この 2 種が複雑な相互作用が個体群動態におよぼす影響を検討するのに適していると考えた。

そこで本研究は、カワウとアオサギを対象に、混合コロニーの構成種間の相互作用の有無とその影響を検討し、その相互作用が各種の個体群動態に及ぼす影響を明らかにすることを目的とした。

本稿は、本章である第 1 章から第 7 章で構成される。第 2 章では繁殖生態を扱う。相互作用の有無や種類に大きく影響する可能性のある両種の繁殖期のタイミングや繁殖スケジュールと、相互作用の結果が反映される可能性がある繁殖成績について調査した。第 3-5 章では混合コロニー内で生じうる相互作用を扱う。第 3 章では資源を巡る競争、第 4 章では対捕食者行動、第 5 章では情報伝達の有無を調査し、そこから生じる関係を検討した。これらの結果を踏まえて、第 6 章で繁殖地選択と個体群動態を扱う。他種の存在が繁殖地選択に及ぼす影響や繁殖地選択に影響を及ぼすその他の要因を調査した。最後に、第 7 章で個体数やコロニーの経年変化を調査した結果を示しながら総合討論を

する。



Fig1-1. Great Cormorant (above) and Grey Heron (below).



Fig 1-2. Mixed-species colony of Great Cormorant and Grey Heron.

第 2 章：繁殖生態

2.1 背景

カワウ *Phalacrocorax carbo* とアオサギ *Ardea cinerea* はそれぞれカツオドリ目ウ科とペリカン目サギ科に属する魚食性大型鳥類で、コロニー（集団繁殖地）を形成する（del Hoyo *et al.* 1992）。日本では、沖縄県を除いて全国で繁殖が確認されており（日本鳥学会 2012）、地域によって繁殖期間や繁殖時期が異なる。カワウは、滋賀県の竹生島と伊崎で 2 月初旬から 8 月に（福田 1996）、東京都の不忍池で 8 月中旬から翌年の 6 月下旬に（清棲 1978, 福田 2002b）、青森県のむつ市山辺沢沼で 3 月中旬から 8 月下旬に（阿部 2013）繁殖が確認されている。また、同じ地域内でも繁殖期に差異があり、愛知県ではコロニー間で繁殖開始時期が異なる（井上ら 2012）。アオサギは、三重県の佐波留島で 2 月から 7 月上旬に（倉田・樋口 1972）、東京都と神奈川県の間を流れる玉川で 2 月中旬から 9 月上旬に（白井 1999）繁殖が確認されている。したがって、第 1 章で示した「混合コロニーの構成種間の相互作用の有無とその影響を検討する」という目的を達成するためには、調査地として設定する混合コロニーにおいて、両種の間には強い種間相互作用が想定されるほど繁殖タイミングが同調しているかを調べる必要がある。

コロニー性鳥類の中には同調的な繁殖をおこなうものがある。特に、海洋性コロニー性鳥類のように極めて限られた環境でしか繁殖しない鳥類は、同調的な繁殖などの社会的相互作用が発達する（Kharitonov & Siegel-Causey 1988）。繁殖の同調によって、周囲に生息する捕食者の要求量を上回るほどの卵とヒナが短期間で生産されるため、希釈効果が生じ、個々の繁殖成績が向上する（Schreiber & Burger 2002）。一方で、内陸で繁殖

するカワウやサギ類は、沿岸部や海洋島で繁殖する種や個体群ほど厳密に繁殖を同調させるという報告はないが（遠藤・佐原 2000; Schreiber & Burger 2002; 井上ら 2012), 種間で抱卵期や育雛初期のタイミングが一致すれば、様々な相互作用が生じるだけでなく、より高い希釈効果が期待できるかもしれない。

そこで本研究では、青森県つがる市冷水沼のカワウ・アオサギ混合コロニーを対象に、両種の繁殖成績および繁殖スケジュールを明らかにすることを目的とし、希釈効果の有無についても考察する。

2.2 方法

2.2.1 調査地

調査は青森県つがる市冷水沼（40°48'43.0"N 140°16'19.8"E）でおこなった。冷水沼は面積 0.27km² の自然沼で、ヨシ *Phragmites australis* やコウホネ *Nuphar japonicum* などが生息している。沼の南側は水田や畑が広がっており、北側はハリエンジュ *Robinia pseudoacacia* とクロマツ *Pinus thunbergii* が優占する雑木林がある (Fig. 2-3-a)。2004 年に 20 巣程度のアオサギ単独コロニーが雑木林に形成され（佐原雄二 私信）、遅くとも 2011 年にはカワウが侵入し、カワウ・アオサギ混合コロニーとなった（松原一男 私信）。最近では、ダイサギ *Ardea alba* も繁殖しているが、本調査ではカワウとアオサギのみを調査対象とした。

2.2.2 調査方法

2015–2019 年の 2 月下旬から 8 月上旬に週 3 回程度、両種の繁殖段階と繁殖状況調査をおこなった。混合コロニー全体の写真を撮影し、すべての巣に識別番号を振って各巣の繁殖状況を追跡できるようにした。8 倍の双眼鏡と 30 倍の望遠鏡を用いて巣内を直接観察し、繁殖段階およびヒナ数を記録した。繁殖段階は飛来、造巣、抱雛、育雛初

期（カワウのみ）、育雛前期、育集中期、育雛後期、巣立ちの 7 ないし 8 段階で記録した（Table 2-1）。なお、結果では、育雛初期・前期・中期中頃までを育雛期前半、繁殖中期中頃以降・後期を育雛期後半として示した。なお、ヒナが 1 羽以上巣立った場合を繁殖成功とし、ヒナが 1 羽も巣立たなかった場合を繁殖失敗とした。

2.3 結果

2.3.1 繁殖スケジュール

カワウの繁殖スケジュールは、年によってやや変動したが、3 月中旬～4 月上旬に飛来し、3 月中下旬～5 月中旬に造巣、3 月下旬～6 月中旬に抱卵、5 月上旬～7 月上旬に育雛前期、5 月下旬～7 月下旬ないし 8 月上旬に育雛後期となっていた（Fig. 2-1）。2016 年は例年よりも育雛前期の開始が遅く、5 月下旬になるまで最初のヒナが確認されなかった。その影響を受けて育雛後期の開始も遅くなり、6 月下旬ごろまで 4 週齢程度の大きなヒナが確認されなかった。また、2019 年は例年よりも飛来が早く、3 月初旬に最初の個体が確認された。それ以降の繁殖段階の開始も早まり、全体的に 10 日～2 週間ほどスケジュールが前倒しになった。

アオサギの繁殖スケジュールも年変動は見られたが、3 月中旬～4 月上旬に飛来し、3 月中下旬～5 月中旬に造巣、3 月下旬～6 月中旬に抱卵、5 月上旬～6 月中下旬に育雛前期、5 月下旬～7 月中下旬に育雛後期となっていた（fig. 2-1）。2016 年はカワウと同様に例年よりも育雛前期の開始が遅く、5 月下旬になるまで最初のヒナが確認されなかった。また、2019 年はカワウと異なり、例年通り 3 月中旬に飛来した。

観察日当たりの巣立ち確認巣数を Fig. 2-2 に示した。カワウでは 2015 年、2017 年、2018 年は 6 月中旬にピークがあり、7 月下旬にかけて緩やかに少なくなっていた。2016 年は目立ったピークがなく、7 月初旬から 8 月上旬にかけて断続的に巣立ちが確認された。2019 年は 6 月下旬にピークがあったが、2015 年、2017 年、2018 年とは異なり、6 月前半に巣立ちを確認した巣が多かった。アオサギでは 2016 年の巣立ちピー

クが7月上中順にずれこんだが、2015年、2017年、2018年は6月中旬に、2019年は6月下旬にピークがあった。

2.3.2 繁殖成績

2015年～2019年のカワウおよびアオサギの巣立ちヒナ数を Fig.2-3 に示した。カワウの巣立ちヒナ数は0-4羽で、4羽巣立った巣は少数だった。アオサギの巣立ちヒナ数は0-5羽で5羽巣立った巣は極少数だった。繁殖が成功した巣について、カワウは2018年を除いて全ての年で巣立ちヒナ数が2羽の巣が、アオサギはすべての年で巣立ちヒナ数が2羽の巣が最も多かった。

2015年～2019年のカワウおよびアオサギの平均巣立ちヒナ数を Table 2-2 に示した。失敗巣も含めた全ての巣の平均巣立ちヒナ数は1.30-2.06羽、成功巣のみの平均巣立ちヒナ数は1.72-2.30羽であり、年変動が見られた。特に、2016年と2018年の全巣巣立ちヒナ数（1.35羽および1.30羽）が、2018年の成功巣巣立ちヒナ数（1.72羽）が他の年と比較してやや少なかった。アオサギの全巣平均巣立ちヒナ数は1.74-2.49羽、成功巣平均巣立ちヒナ数は2.15-2.60羽であり、カワウと同様に年変動が見られた。際立って巣立ちヒナ数が少なかった年はないが、2019年の全巣・成功巣巣立ちヒナ数（2.49羽および2.60羽）は他の年に比べてやや多かった。

2.4 考察

2.4.1 繁殖スケジュール

カワウとアオサギの各繁殖段階は毎年ほぼ同じスケジュールで進んでいたが、2016年と2019年は他の年とはやや異なる動向を示した。両種ともに、2016年の育雛前期は例年よりも開始が2週間程度遅かった。この年は4月（産卵・抱卵期）に脅威的な捕食

者であるクマタカが断続的にコロニーに出現した（第 4 章参照）。クマタカの出現により、両種とも巣を留守にする時間が長かったため、卵の発生不良や 4 月後半での卵の産み足し、あるいは繁殖のやり直しにより、ヒナが生まれるタイミングが遅くなったと考えられる。また、カワウにおいて 2019 年の飛来が例年よりも 10 日程度早く、以降の繁殖スケジュールが前倒しになった。2019 年の解氷時期が例年よりも 10 日程早く、これに合わせてカワウが飛来したことが原因だと考えられる（第 6 章参照）。これらのことから、捕食者などに対する応答の結果生じる繁殖スケジュールの変動は一致するが、解氷など環境に対する応答は種間で異なるため、環境条件の年変動に対する応答の結果生じる繁殖スケジュールの変動は種間で異なることが示唆された。また、2019 年のように、種間で飛来のタイミングがずれるとその後の繁殖段階の開始のタイミングがずれたことから、カワウとアオサギは積極的に互いの繁殖スケジュールを合わせているわけではないと推測される。カワウとアオサギの繁殖開始を調節している要因は両種で異なるが（第 6 章参照）、青森県では繁殖開始が偶然に一致する条件があり、各繁殖段階にかかる日数が偶然にもほぼ同じであるため、繁殖スケジュールが一致すると考えられる。

2.4.2 繁殖成績

カワウの成功巣平均巣立ちヒナ数は 1.72–2.30 羽であり、全ての年を合わせると 2.09 ± 0.79 羽 ($N=512$) だった。これは東京都不忍池コロニーの平均 1.52 ± 0.12 羽 ($N=6,724$)（福田 未発表; 福田 2002）や千葉県行徳コロニーの平均 1.55 ± 0.7 羽 ($N=68$)（福田・加藤 未発表; 福田 2002）よりも多かった。また、アオサギの成功巣平均巣立ちヒナ数は 2.15–2.60 羽であり、すべての年を合わせると 2.33 ± 0.83 羽 ($N=369$) だった。これは東京都多摩川コロニーの平均 3.10 ± 0.67 羽 ($N=29$)（白井 1999）よりも少なかった。鳥類の一腹卵数は緯度によって異なるため、巣立ちヒナ数が一腹卵数に制限されている可能性がある。ただし、今回の調査ではカワウやアオサギの一腹卵数を明らかにできなかったため、他地域との巣立ちヒナ数の差が、他地域との巣立ちヒナ数の差が、

一腹卵数か孵化率あるいは孵化後の生存率によるものであるかは不明である。

両種の繁殖成績は年によって異なったが、これは捕食者の出現や餌などの外的要因の影響を受けていると推測される。2016 年は 4 月にクマタカが断続的に出現し、クマタカは最終的にアオサギ成鳥 1 羽を捕食したが、それ以外の捕食は観察されなかった（第 4 章参照）。クマタカ出現中とその直後にあたる 4 月～5 月の間に営巣を放棄したのは、カワウが 130 巢中 25 巢、アオサギが 126 巢中 9 巢だった。また、全巢平均巣立ちヒナ数はカワウで低かったが、成功巣平均巣立ちヒナ数は両種とも他の年とほとんど変わらなかった。このことから、カワウはクマタカ出現の影響を受け、抱卵期や育雛前期に営巣放棄ひいては繁殖失敗したが、給餌量などそれ以外の要因は例年通りだったため、抱卵期や育雛前期に営巣放棄しなかった巣ではヒナが正常に成長したと考えられる。それに対し、アオサギはカワウほどクマタカの影響を受けず、抱卵期や育雛期に営巣放棄や繁殖失敗した巣は相対的に少なかったと考えられる。この繁殖成功率の種間差には、種の特長（逃避行動を示しやすい、攻撃的に振る舞うなど）が関わっているかもしれない（第 4 章参照）。2018 年はカワウの繁殖成績が例年よりも悪かった。この年は捕食者の出現もそれほど多くなく、親鳥が長時間巣を留守にする状況も生じていなかったが、とりわけカワウのヒナが巣内で死亡している例が多く見られたことから、親によるヒナへの給餌量不足が主な死因であると考えられる。この状況下で、種間の繁殖成績に差が生じたのは、孵化様式の違いが反映されたからだと考えられる。アオサギは非同時孵化でヒナが孵る（Owen 1960）。非同時孵化とは、一腹の全卵を生み終える前に抱卵を開始することによって各ヒナの孵化が時間的にずれる現象である（井上 1980）。この非同時孵化は、ヒナの数を経験の餌供給量に見合った数に減少させる機能があり、餌供給が十分なときにはすべてのヒナが生き残り、餌資源が少ないときには先に孵化したヒナを確実に生き残らせ、少なくとも巣内のヒナが全滅することを防ぐ機構である（Lack 1954; 1966）。この機構が働き、アオサギでは繁殖成績の悪化を最小限に抑えられたと考えられる。一方で、カワウはアオサギのような顕著な非同時孵化が起こらないため（福田 2002）、各ヒナの日齢にほとんど差が出ない。したがって、餌供給量が少なくなると、巣内のヒナが生き残りにくく、場合によっては全滅する可能性が高くなると推測される。

2.4.3 希釈効果は生じうるのか？

両種の繁殖スケジュールはおおよそ一致しており、これだけを鑑みれば希釈効果は十分生じている可能性がある。ただし、今回得られた結果では、繁殖成績の低下には捕食者の出現（捕食そのものというよりは捕食者の出現による強制的な行動の変化）や親によるヒナへの餌供給量といった要因が影響している可能性が高い。そのため、実際に希釈効果が生じているのか、あるいは希釈が繁殖成績を向上させる上でどのぐらいの効果を持つのかは不明である。これを明らかにするためには繁殖スケジュールが大きくずれた際に、両種の繁殖成績がどのくらい変化するかを調査する必要がある。しかし、状況的には十分な希釈効果を期待できることには変わりはないと考えている。

Table 2-1. Reproduction stage of Great Cormorant and Grey Heron with their criteria.

繁殖段階	判断対象	判断基準	
		カワウ	アオサギ
飛来	親鳥	コロニーの樹上に止まっているが、造巢行動が見られない。	
造巢	巣・親鳥	造巢行動（巣材運び）および巣が確認されるが、抱卵行動が見られない。	
抱卵	親鳥	巣の中で親鳥が抱卵姿勢をとっている。	
抱雛	親鳥	巣の中で親鳥が抱雛姿勢をとっている。	
育雛初期	ヒナ	体の羽毛は少なく、頭部にはほとんど羽毛がない。嘴 孵化後1週間程度まで。	—
育雛前期	ヒナ	体が綿羽に包まれているが、頭部にあまり羽毛がない。嘴は薄い黄色で短い。体色は黒褐色。 孵化後2週間程度まで。	全身が綿羽に包まれている。脚が未発達で、親からの 給餌時以外は常に巢内に座り込んでいる。 孵化後1～2週間程度まで。
育雛中期	ヒナ	全身が綿羽に包まれており、尾羽や風切羽の羽軸が見え始める。嘴は薄い黄色、体色は黒褐色。 孵化後3週間程度まで。	綿羽が幼羽に換わり始め、風切羽の羽軸が見える。脚はよく発達し、巢内で立ち上がったり歩き回る。 孵化後3週間程度まで。
育雛後期	ヒナ	綿羽が幼羽に生え換わり始め、尾羽や風切羽が生え揃ってくる。嘴は黄色、体色は茶褐色で体長は親鳥よりやや小さい程度。しきりに羽ばたく。 孵化後5週間程度まで。	綿羽が目立たなくなり、風切羽が生え揃ってくる。体長は親鳥よりも小さい。巢内で立ち上がっていることが多い。巢外に出ることがある。 孵化後5週間程度まで。
巣立ち	ヒナ	風切羽が生え揃い、体長は親鳥とほぼ同じ。巢外に出て巣付近の枝に止まる行動を一度でも確認する。 孵化後5週間程度以上。	風切羽が生え揃い、体長は親鳥よりもやや小さい～ほぼ同じ。巢外に出て樹上を広く歩き回る。 孵化後5週間程度以上。

Table 2-2. Mean number of fledglings (35– days old) in 2015–2019.

	year	all nests		nests of breeding success	
		mean no. of fledglings	±SD	mean no. of fledglings	±SD
<i>P. carbo</i>	2015	2.06	1.03	2.30	0.80
	2016	1.35	1.14	2.05	0.73
	2017	1.87	0.99	2.17	0.70
	2018	1.30	1.01	1.72	0.79
	2019	1.98	0.96	2.14	0.81
<i>A. cinerea</i>	2015	2.15	0.91	2.24	0.82
	2016	1.90	1.17	2.25	0.90
	2017	1.94	1.17	2.44	0.71
	2018	1.74	1.14	2.15	0.84
	2019	2.49	0.92	2.60	0.78

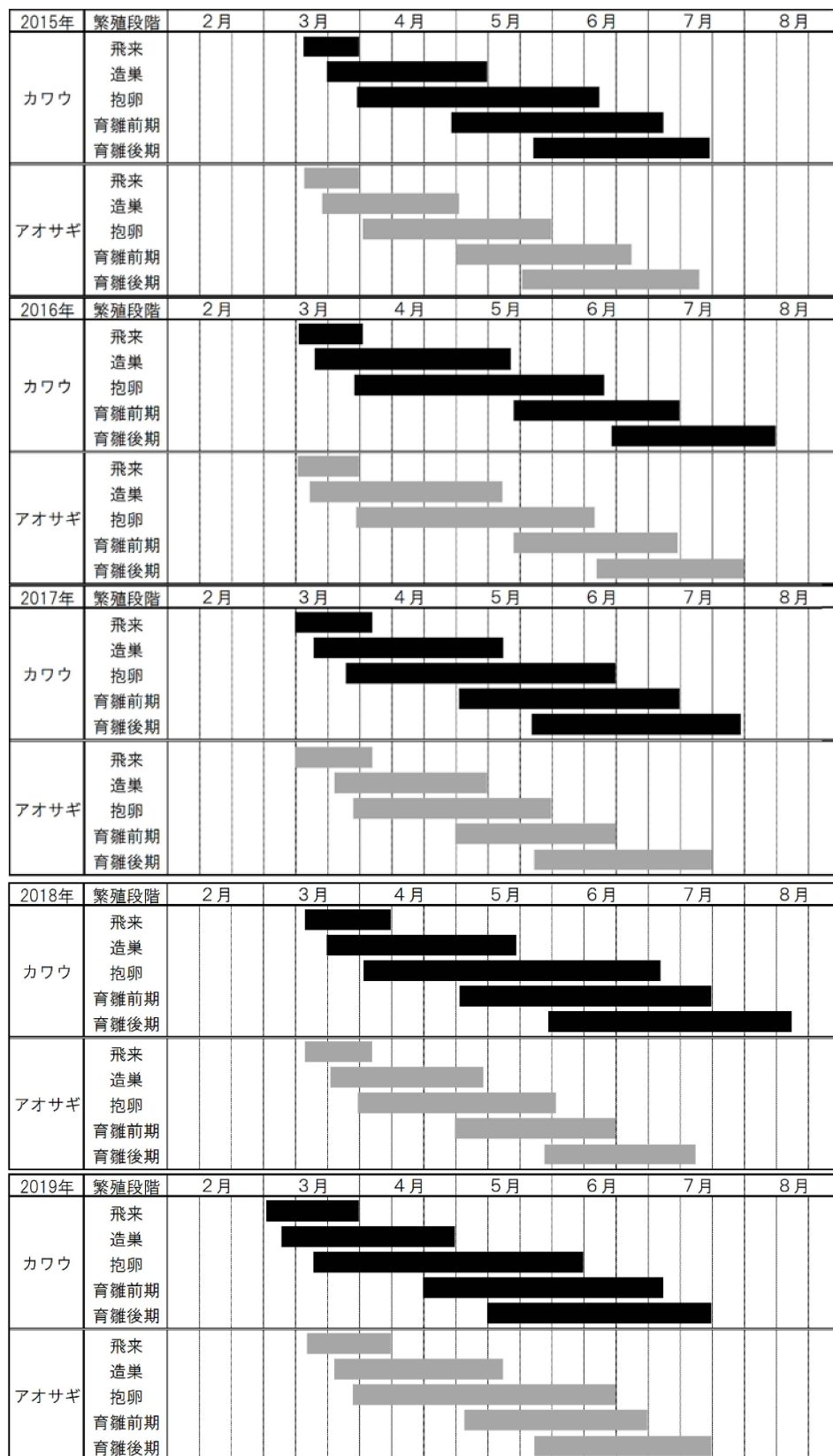


Fig. 2-1. Reproduction schedule in 2015–2019.

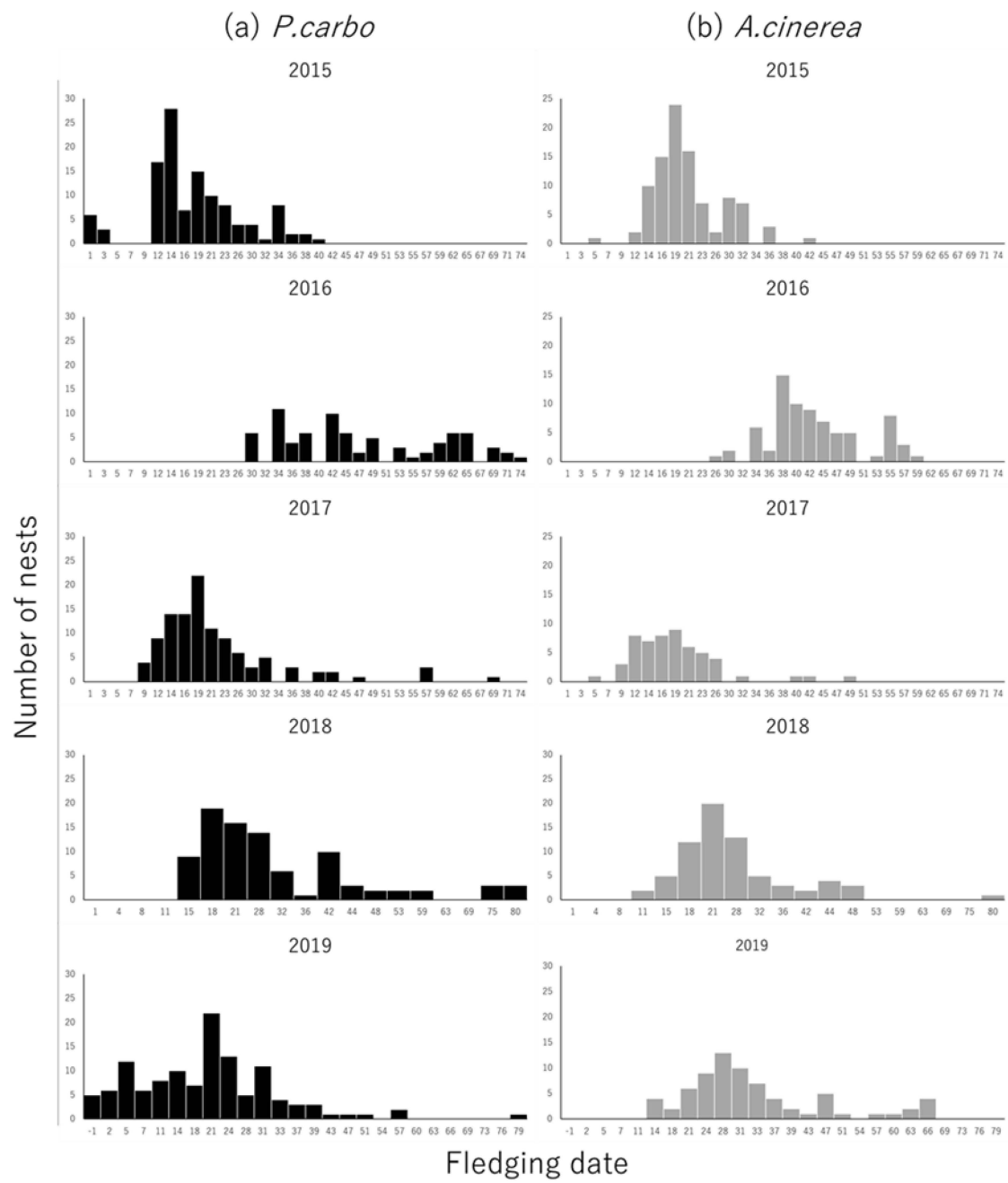


Fig. 2-2. Timing of fledging in 2015–2019. Fledging date is the number of elapsed days since the base date (June 1).

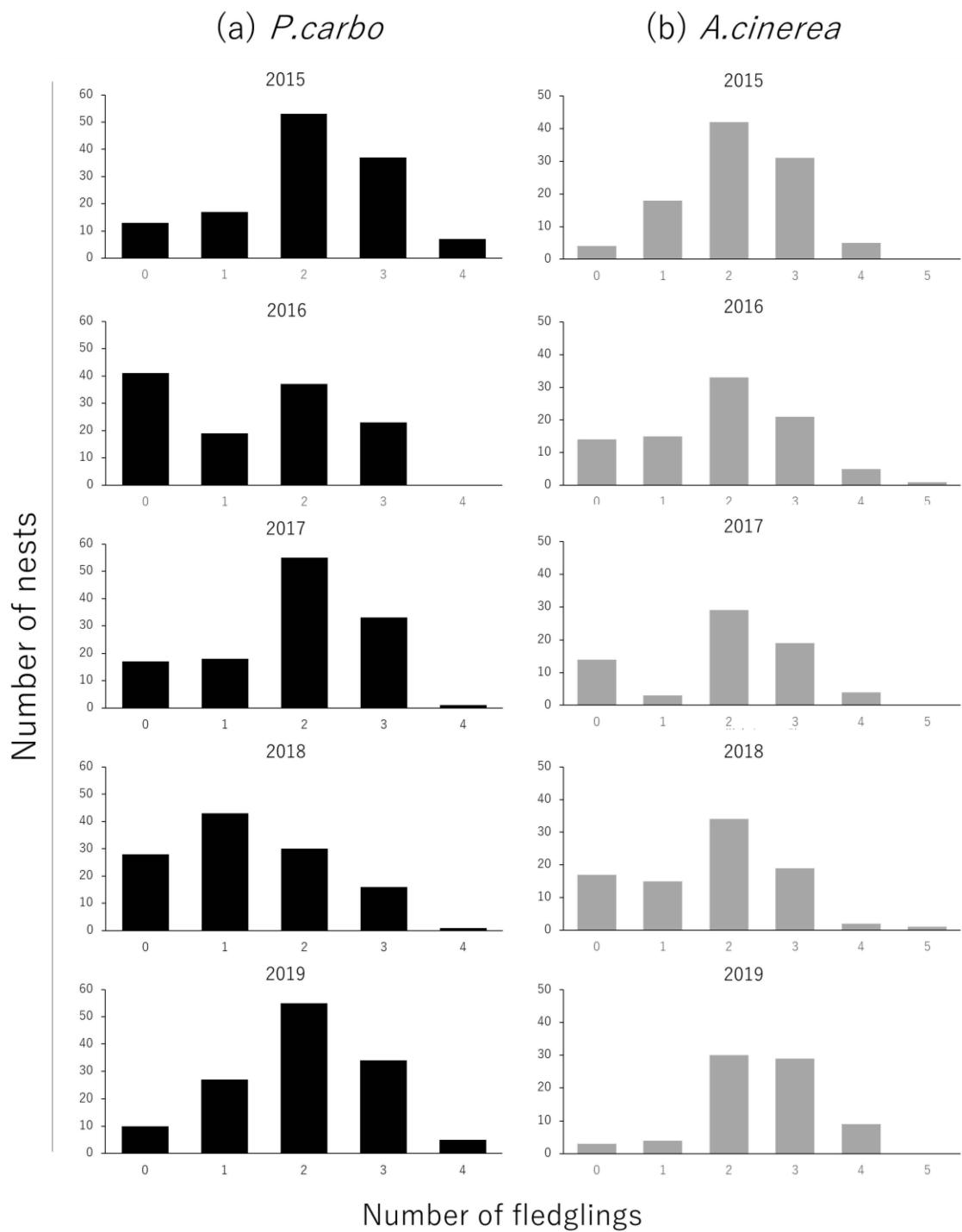


Fig. 2-3. Histogram showing the number of fledglings of a)cormorants and b)herons in 2015–2019.

第3章：競争

3.1 背景

コロニーでは多くの個体が密集して繁殖するため、コロニー内では採餌場所の情報共有やつがい相手の発見率向上などの利点と、競争や攻撃的な相互作用の増大などの欠点の両方が生じる (Burger 1983; Ellis & Good 2006; Somers *et al.* 2007). 欠点のうち、とりわけ営巣場所や餌、巣材など繁殖に必要な資源を巡る競争は、個体の繁殖成績や生存率に直接影響するため激化しやすく (Burger 1981; Duffy 1983; Forero *et al.* 2002), 種内だけでなく生態が似ている種間でも生じる (Burger 1978; Burger & Shisler 1978; Somers *et al.* 2007; Rush *et al.* 2015). そのため、混合コロニーでは種間競争の結果、構成種の一部が営巣場所を移動させられたり排除されることがある (Burger & Shisler 1978; Giammarino *et al.* 2021). このような競争は、混合コロニーを構成する種の組み合わせによって緩和されることがある。例えば、サギ類やコウノトリ類で構成される混合コロニーでは、構成種の生態が異なり利用する資源に差異があるため、資源を巡る競争が緩和される (Burger 1981).

日本を含め、世界中でサギ類とウ類はしばしば一緒に混合コロニーを形成する (del Hoyo *et al.* 1992; Moore *et al.* 1995). どちらも似たような営巣場所や巣材、餌を利用するため、いくつかのサギ類とウ類の間には資源（特に営巣場所）を巡る競争が生じていることが示唆されている (Jakubas 2005; Rush *et al.* 2015; Giammarino *et al.* 2021). ただし、近縁種間やサギ類-ウ類間で形態的・生態的な差異があるため、種の組み合わせや資源の種類、コロニーを形成する環境によっては競争が緩和されている可能性がある。資源を巡る競争の有無を明らかにすることは、混合コロニーの維持機構を説明する上で重要である。

そこで本研究では、アオサギとカワウを対象に、営巣位置、巣材、餌の3つの資源を巡る競争が両種間で生じているかを検証することを目的とする。両種は樹上に営巣するため、コロニーを横から見たときの垂直方向の営巣位置とコロニーを真上から見たときの水平方向の営巣位置を比較する。また、両種ともに木の枝を巣材に使うため、材料ではなくどこから巣材を獲得するかを比較する。さらに、非侵襲的に餌の利用性を比較するために、ヒナの死体や吐き戻しの窒素・炭素安定同位体を分析することで、両種が獲得した餌資源が河川、池沼、水田、海のうちのどの環境に由来するものかを推定する。

3.2 方法

3.2.1 営巣位置

調査は青森県つがる市の冷水沼（40°48'43.0"N 140°16'19.8"E）と権現沼（40°59'18.3"N 140°21'52.4"E）、五所川原市の下溜池（40°46'31.7"N 140°30'39.6"E）と二ノ沢溜池（40°52'08.2"N 140°27'36.5"E）で実施した。

両種の垂直方向の営巣位置を調べるために、2018年の4月に冷水沼、権現沼、下溜池の3ヵ所でカワウとアオサギの巣の高さを測定した。ただし、冷水沼と権現沼には少数のダイサギが営巣していたため、参考値としてダイサギの巣の高さも測定した。測定にはレーザー距離計(LASER 1000S, Nikon 社製)を用い、コロニーの対岸から各巣の中央にレーザーを照射して、水面を0 mとしたときの巣の高さを算出した。なお、コロニーの地面には勾配があるため、測定値は木の高さだけではなく勾配の影響も受けている。各コロニーで種間の営巣高を比較するために、ボンフェローニ補正をしたウィルコクソンの順位和検定を用いて統計解析をおこなった。

両種の水平方向の営巣位置を調べるために、2018年の4-5月に冷水沼、権現沼、下溜池、二ノ沢溜池の4ヵ所でコロニーを上空から撮影した。撮影にはドローン(Phantom 3 Professional および mavic2, とともに DJI 社製)を使い、コロニー全体が映る高さで営巣種が正確に判断できる高さから写真を撮り、コロニーのどの位置にどの種の巣がある

かを判別できるようにした。なお、ドローンを操縦する際は、国土交通省が定める無人航空機に係る航空法のルール及び関係法令を遵守し十分な安全確認をおこなった。巣の配置を定量化するために、画像解析ソフト imageJ を用いて巣-水面の最短距離を計測した。各コロニーで種間の水平方向の営巣位置を比較するために、ウィルコクソンの順位和検定を用いて最短水面距離を比較した。なお、ダイサギとゴイサギの営巣位置も記録したが、統計解析にはカワウとアオサギのデータのみを使用した。

3.2.2 巣材獲得場所

調査は青森県つがる市冷水沼で実施した。まず、コロニー周辺の環境をコロニー樹上、コロニー地面、その他樹上、その他地面、水中の5つのカテゴリーに分けた。この環境のうち、カワウとアオサギがどこから巣材を獲得するかを調べるために、8倍の双眼鏡を用いて直接観察した。個体が巣材となる植物片を拾って、運び、それを巣もしくは営巣予定場所に置いた時点で巣材獲得とみなし、巣材を獲得した環境を記録した。なお、アオサギが同種の巣から巣材を盗む様子も観察されたがその頻度は極めて低く、またカワウが同種の巣から巣材を盗む様子や両種が他種の巣から巣材を盗む様子は観察されなかったため、巣材の窃取は結果から除外した。種間で巣材獲得場所に差異があるかどうか分析するために、フィッシャーの正確確率検定（信頼区間=95%）を用いて統計解析をおこなった。

3.2.3 採食環境

調査は青森県つがる市冷水沼で 2015-2017 年に実施した。窒素・炭素安定同位体比分析に用いるサンプルを得るために、混合コロニーの地面に落ちている吐き戻しと両種のヒナの死体を収集した。回収したサンプルは保冷して持ち帰り、-70℃で凍結保存した。

採食環境の推定に用いるサンプルとして、河川および池沼の魚類と水田の両生類を用

いた。河川由来の魚類サンプルは 2017 年に岩木川芦野頭首工付近で岩木川漁業協同組合が捕獲し冷凍保存したものを提供してもらった。池沼については 2010 年の狄ヶ館溜池および冷水沼の魚類をサンプルとした窒素・炭素安定同位体比の値（井上 未発表）を使用した。水田由来の両生類サンプルは、冷水沼周辺の水田から無作為に 3 ヶ所を選び、各 1 個体ずつ、計 3 個体のアマガエルを手捕りで捕獲した。なお、捕獲した全てのアマガエルは、体長 1.5cm 程度の変態直後の個体だった。得られたサンプルは -20°C ～ -70°C で冷凍保存した。

すべてのサンプルは表面に付着した汚れを十分に水洗いした後、魚類は川那部浩哉編『山溪カラー名鑑 日本の 淡水魚』（明光社、2001 年）に則って種同定した。魚類は背中側の筋肉組織、アマガエルは柔組織、ヒナは腿の筋肉組織を切り出して、自然対流乾燥機（IWAKI ASAHI TECHNO GLASS 社製）を用いて 60°C 24 時間の条件で十分に乾燥させて、これを粉砕した。粉末試料をおよそ 0.55 mg 測り取り、スズカプセルに包み、分析まで保管した。なお、腐敗や損傷が激しいサンプルは分析から除外した。また、ヒナは Table 2-1（第 2 章参照）の基準で孵化後 2 週間以上の個体のみを使った。鳥類の筋肉の鳥類の筋肉における $\delta^{13}\text{C}$ の交換率は 12.4 日 であることから（Hobson *et al.* 1992）、孵化後 2 週間程度のヒナの筋肉の炭素安定同位体比は食物由来であると言える。

窒素・炭素安定同位体分析には総合地球環境学研究所の連続フロー安定同位体比質量分析装置 Delta V Advantage（Thermo Fisher Scientific 社製）を用いた。装置にはオープン・スプリット・インターフェース ConFlo III（Thermo Fisher Scientific 社製）を介して燃焼型元素分析装置 Flash EA 1112（Thermo Fisher Scientific 社製）が接続されている。炭素安定同位体比（ $\delta^{13}\text{C}$ ）と窒素安定同位体比（ $\delta^{15}\text{N}$ ）の測定値は国際標準物質に対する千分偏差（ δ 値）で表され、以下の式より算出した。

$$\delta^{13}\text{C} \text{ or } \delta^{15}\text{N} (\text{‰}) = [(R_{\text{sample}}/R_{\text{standard}}) - 1] \times 10^3 \quad (R = {}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}, {}^{15}\text{N}/{}^{14}\text{N})$$

ここで、 R_{sample} は測定サンプル中の比率を、 R_{standard} は標準物質中の比率を示す。ま

た、本研究では DL-Alanine ($\delta^{15}\text{N} = -2.89\text{‰} \pm 0.04$, $\delta^{13}\text{C} = -25.36$), L-Alanine ($\delta^{15}\text{N} = 22.71\text{‰}$, $\delta^{13}\text{C} = -19.04\text{‰}$), L-threonine ($\delta^{15}\text{N} = -2.88\text{‰}$, $\delta^{13}\text{C} = -9.45\text{‰}$) (Tayasu *et al.* 2011) をワーキングスタンダードとして使用した。

鳥類の濃縮係数は哺乳類やその他の動物で一般的に使われている値よりもよりもやや低く (Hobson *et al.* 1993), 種や食性によっても異なる (Hobson & Clark 1992). 海鳥類など動物性タンパク質を主食とする鳥類では, $\delta^{15}\text{N}$ の濃縮係数は 2.4‰が用いられており (Hobson & Welch 1992, Hobson *et al.* 1994), また, 飼育実験によって算出されたカワウの筋肉の同位体濃縮係数は $\delta^{15}\text{N}$ が 2.4‰, $\delta^{13}\text{C}$ が 2.1‰であるため (Mizutani *et al.* 1991), 今回は両種ともにカワウの濃縮係数を適用した。

3.3 結果

3.3.1 営巣位置

各コロニーにおけるカワウ, アオサギおよびダイサギの営巣高を Fig. 3-1 に示した。なお, 権現沼コロニーはヤナギが優占する湿った環境とマツが優占する乾燥した環境の2つの異なる営巣パッチを有しているため, 各パッチにおける結果を示した。カワウとアオサギの営巣位置について, 冷水沼ではアオサギの方が有意に高かったが (ウィルコクソンの順位和検定; $p < 0.001$), 下溜池ではカワウの方が有意に高かった ($p < 0.001$). 権現沼では営巣パッチによって傾向が異なり, ヤナギ優占パッチではカワウとアオサギの営巣位置に有意差はなかったが ($P = 0.73$), マツ優占パッチではアオサギの方が有意に高かった ($p < 0.001$). なお, 樹種に因らずアオサギは樹冠に営巣する傾向が, カワウは横枝が発達した木の間～高層に営巣する傾向が見られた。また, ダイサギとカワウおよびアオサギの営巣位置について, 冷水沼ではアオサギの方が有意に高かったがカワウとは有意差がなく (アオサギ vs ダイサギ; $p < 0.001$, カワウ vs ダイサギ; $p = 0.53$), 権現沼のヤナギ優占パッチではカワウとアオサギの両方と有意差がなかった (アオサギ vs

ダイサギ; $p=0.97$, カワウ vs ダイサギ; $p=0.71$).

各コロニーにおける各種の水平方向の営巣位置を Fig. 3-2 に示した. 混合コロニーの構成種はモザイク状に営巣しているわけではなく同種で固まる傾向があり, 特にカワウとゴイサギはその傾向が強いように見えた. カワウとアオサギにおいて, 巣-水面の最短距離はすべてのコロニーでカワウの方が有意に短かった (冷水沼・権現沼・下溜池・二ノ沢溜池; $p<0.001$).

3.3.2 巣材獲得場所

巣材獲得時に利用した環境割合を Fig. 3-3 に示した. カワウは巣材の 79 %を水中から, 21 %を樹上から獲得しており, 地上での巣材獲得は観察されなかった. アオサギは巣材の 78 %を地面から, 22 %を樹上から獲得しており, 水中での巣材獲得は観察されなかった. 両種の巣材獲得場所は有意に異なっていた ($p<0.001$). なお, 両種ともに木の枝を主な巣材として利用しており, カワウは水生植物の枯れ葉も利用していた.

3.3.3 採食環境

冷水沼コロニーにおいて, 魚類 13 種, 両生類 1 種の計 14 種の吐き戻しサンプルが得られた (Table 3-1). 吐き戻しの炭素・窒素安定同位体比は $\delta^{13}\text{C}$ が $-35.05 \sim -16.76\text{‰}$, $\delta^{15}\text{N}$ が $6.26 \sim 12.79\text{‰}$ でサンプル間のばらつきが大きかった (Fig. 3-4(a)). 分析の用いた吐き戻し魚類のうち, 種から生息水域が推定できたのはキスとドジョウの 2 種だった. 海由来と推定したキスの炭素・窒素安定同位体比は $\delta^{13}\text{C}$ が $-17.07 \sim -16.76\text{‰}$, $\delta^{15}\text{N}$ が $10.37 \sim 10.90\text{‰}$ で, 全ての吐き戻し魚類の中で $\delta^{13}\text{C}$ の値が最も高かった. 水田由来と推定したドジョウの炭素・窒素安定同位体比は, $\delta^{13}\text{C}$ が $-24.21 \sim -24.18\text{‰}$, $\delta^{15}\text{N}$ が $6.26 \sim 6.48\text{‰}$ で, 吐き戻し魚類の中で $\delta^{15}\text{N}$ の値が最も低かった.

河川由来の魚類における窒素・炭素安定同位体比は $\delta^{13}\text{C}$ が $-30.89 \sim -20.11\text{‰}$, $\delta^{15}\text{N}$ が $6.12 \sim 14.47\text{‰}$ だった. 池沼由来の魚類における炭素・窒素安定同位体比は, 狄ヶ

館溜池の $\delta^{13}\text{C}$ が $-33.52 \sim -28.36\text{‰}$, $\delta^{15}\text{N}$ が $9.19 \sim 14.41\text{‰}$, 冷水沼の $\delta^{13}\text{C}$ が $-30.44 \sim -29.30\text{‰}$, $\delta^{15}\text{N}$ が $7.89 \sim 8.47\text{‰}$ で, 地点で特異な値が見られたが, 海 (推定) や河川の魚類よりも $\delta^{13}\text{C}$ の値が低い傾向が見られた (Fig. 3-4(b),(c)). 水田由来のアマガエルにおける炭素・窒素安定同位体比は $\delta^{13}\text{C}$ が $-26.34 \sim -21.42\text{‰}$, $\delta^{15}\text{N}$ が $2.12 \sim 3.16\text{‰}$, であり, 他の水域のサンプルよりも $\delta^{15}\text{N}$ の値が著しく低かった (Fig. 3-4(d)).

ヒナの筋肉における炭素・窒素安定同位体比は, カワウの $\delta^{13}\text{C}$ が $-28.76 \sim -23.78\text{‰}$, $\delta^{15}\text{N}$ が $10.18 \sim 11.80\text{‰}$, アオサギの $\delta^{13}\text{C}$ が $-25.80 \sim -22.21\text{‰}$, $\delta^{15}\text{N}$ が $6.91 \sim 10.21\text{‰}$ で, $\delta^{13}\text{C}$ はアオサギの方が高く, $\delta^{15}\text{N}$ はカワウの方が高い傾向が見られた (Fig. 3-5).

3.4 考察

3.4.1 営巣位置

カワウとアオサギの垂直方向の営巣位置は, コロニーや営巣環境によって異なっていた. これには高さに対する選好性というよりも樹形に対する選好性が反映されていると考えられる. アオサギは樹高に対する選好性はないが (橋本・小笠原 1968; 倉田・樋口 1972; 安藤 1993), 樹冠を選好して利用することが知られており (清棲 1965; 橋本・小笠原 1968; 倉田・樋口; 1972; 安藤 1993; Bertolino & Gola 2008), 本研究でも同様の傾向が見られた. これには, 翼開長が広いアオサギは林内部に入りすぎると身動きがとりにくくなることが影響していると考えられる (安藤 1993). したがって, アオサギは営巣パッチの樹高がそのまま営巣高に影響すると考えられる. カワウも同様に樹高に対する選好性はないが (清棲 1965; 福田 2002), 中間層～樹冠を好んで営巣する傾向がある (福田 1982). 本研究でもカワウは横枝が発達している中間層～高層に営巣する傾向が見られた. カワウは潜水に特化した形態をしており, アオサ

ぎのように樹上を歩くことを得意としない。そのため、枝が細い樹冠部よりも枝が太い中間～高層を好むのかもしれない。

水平方向の営巣位置について、調査地 4 ヶ所すべてで、アオサギよりもカワウの方が水面に近い場所に営巣しており、アオサギの巣-水面距離にはかなりばらつきがみられた。これには両種の飛び立ち方や逃避行動の違いが影響していると考えられる。捕食者が出現した際、アオサギは木から上空へ飛びあがるのに対し、カワウは木から落ちるように水面へ逃避する (Fig. 3-6)。アオサギはすぐに上空へ飛び上がれるような樹冠を選好するが、逃避行動に水辺の有無は関係しないので、巣-水面距離にばらつきが見られたと考えられる。実際に、アオサギは開放水面が隣接していない社寺林や山林でも繁殖する (清棲 1965; 佐々木 2001)。一方で、カワウはすぐに水面に逃げるために進行方向に枝などの障害物がない水面付近に営巣するのが好ましいと考えられる。ただし、冷水沼では水面から離れた場所にもカワウが営巣していた。これには沼の周囲の陸地の構造が関係しているかもしれない。冷水沼は他のコロニーよりも勾配があり、水面から離れるほど標高や樹冠の位置が高くなる。コロニーの内側（水面から離れた位置）から水面に向かうときに手前に障害物となる枝や木がない場所に営巣することが可能なため、内側に営巣しても逃避行動に支障をきたさないと考えられる。これを支持する例として、下溜池は外側（水面側）の樹高よりも内側の樹高の方が低い構造をしており、カワウの営巣数が増えた 2021 年現在でも外側にしか営巣していない (第 7 章参照)。

垂直方向の営巣位置に選好性がないこと、そして水平方向の営巣位置の選好性が種間で異なることから、営巣位置を巡る競争は起こっていないか緩和されていると推測される。サギ類で構成される混合コロニーの場合、アオサギとダイサギの営巣位置の傾向は非常に似ており、営巣場所を巡る競争が確認されている (安藤 1993)。本研究ではサンプル数はわずかだが、ダイサギはカワウやアオサギと営巣位置が類似する傾向が見られた。そのため、営巣位置に関して言えば、アオサギはダイサギと混合コロニーを形成するよりもカワウと形成した方が競争を回避できる可能性が高いかもしれない。

ただし、樹高や標高、営巣林の奥行きなどコロニーの構造によっては営巣場所を巡る競争に発展する可能性がある。例えば、冷水沼や権現沼は水面から離れるほど樹高や標高が高くなる構造をしている。このようなコロニーの場合、カワウはコロニーの内側でも営巣することが可能だと考えられる。カワウは最初にコロニーの外側に営巣するが、営巣木の劣化に伴い内側に侵出するとアオサギの営巣場所を圧迫し、限られた営巣場所を巡って両種間で競争が生じるかもしれない。イタリアと韓国でカワウがアオサギの営巣場所を変化させる例が少数確認されており (Lee *et al.* 2019; Giammarino *et al.* 2021)、同様の現象が本調査地を含めて普遍的に生じる可能性がある。

3.4.2 巣材獲得場所

主な巣材は両種ともに木の枝であったが、巣材の獲得場所は種間で異なっており、カワウは約 8 割が水中から、アオサギは約 8 割が地面から巣材を獲得していることが明らかになった。これには両種の形態や生態の違いが反映されていると考えられる。カワウの後肢は潜水するのに適しているが (Kato *et al.* 2006)、地上での歩行には適していない (White *et al.* 2008)。そのため、地上よりも水中で探索した方が効率よく巣材を獲得できると考えられる。逆に、アオサギは歩き回りながら探餌や採餌をするため (Cook 1978)、地上での移動に適した後肢を持っているが、潜水することはできない。そのため、主に地面を利用していたと考えられる。

巣材獲得環境がかなり異なることから、巣材を巡る競争は緩和されていると考えられる。ただし、水中や地面にある巣材が不足している場合や、水中の巣材が流される流水域では両種もしくはカワウが巣材獲得に利用する環境が樹上に偏る可能性がある。本研究では両種ともに樹上を巣材獲得環境として利用していたことから、上記のように樹上の利用が多くなる環境にコロニーがある場合、巣材を巡る競争が生じる可能性がある。

3.4.3 採餌環境

獲得した吐き戻しから 13 種を同定し、様々な魚種を利用していることが明らかになった。ただし、どの吐き戻しがどの種に吐き戻されたのかは判断できなかったが、カワウは潜水して、アオサギは水深が浅い水辺で歩き回りながら採餌すること考慮すると、海由来のキスはカワウが、水田由来のドジョウはアオサギが吐き戻した可能性が高い。由来水域が判明している魚類およびアマガエルのサンプルの安定同位体比の値と吐き戻しの安定同位体比の値を比較すると、両種は池沼、河川、海、水田といった様々な環境で採餌していることが推測される。カワウ (Barret *et al.* 1990) もアオサギ (Tojo 1996) も多様な食性を持ち多様な環境を採餌に利用するため、この結果は妥当である。

由来水域が判明しているサンプルおよび吐き戻しの安定同位体比の値とカワウとアオサギのヒナの安定同位体比から、両種間で利用している環境がやや異なることが推測される。カワウの炭素・窒素安定同位体比は $\delta^{13}\text{C}$ が $-28.15 \sim -23.78\text{‰}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ が $10.17 \sim 11.80\text{‰}$ であり、濃縮率は $\delta^{15}\text{N}$ が 2.4‰ 、 $\delta^{13}\text{C}$ が 2.1‰ であることから、カワウは主に池沼や河川を利用していると考えられる。一方で、アオサギの炭素・窒素安定同位体比は $\delta^{13}\text{C}$ が $-25.80 \sim -22.21\text{‰}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ が $6.91 \sim 10.21\text{‰}$ であり、カワウと同様の濃縮率を持つとすると、アオサギは主に水田や河川を利用していると考えられる。先述の通り、カワウとアオサギは採餌に利用できる水域の水深が異なるため、このような結果になったと考えられる。

本研究で、両種は様々な環境を利用しつつも利用する環境の選好性が異なることが示唆されたが、本研究で得られたヒナのサンプルは少なく、両種の採餌環境の違いを詳細に明らかにすることはできなかった。また、吐き戻しのサンプルはどちらの種が吐き戻したのかをほとんど判別できなかったため、餌メニューの違いを検討することができなかった。より詳細な採餌環境の違いや餌メニューの違いを明らかにするた

めには，サンプル数を増やしたり，カワウとアオサギの糞中 DNA メタバーコーディング解析を実施するなど新たな手法を取り入れる必要がある．

Table 3-1. Regurgitate samples and chick samples of cormorant and heron collecting under the colony. Circle marks indicate that samples were collected in the year or used for stable isotope analysis.

魚類		2015	2016	2017	分析
アユ科					
アユ	<i>Plecoglossus altivelis</i>	-	-	○	○
コイ科					
ウグイ	<i>Tribolodon hakonensis</i>	○	○	○	○
マルタウグイ	<i>Tribolodon brandti</i>	○	-	-	○
モツゴ	<i>Pseudorasbora parva</i>	-	-	○	○
ニゴイ	<i>Hemibarbus barbus</i>	○	-	-	-
コイ	<i>Cyprinus carpio</i>	○	-	-	-
ゲンゴロウブナ	<i>Carassius cuvieri</i>	○	○	-	○
ギンブナ	<i>Carassius sp.</i>	○	-	-	-
ドジョウ科					
ドジョウ	<i>Misgurnus anguillicaudatus</i>	-	-	○	○
サンフィッシュ科					
オオクチバス	<i>Micropterus salmoides</i>	○	-	-	-
カジカ科					
カジカ	<i>Cottus pollux</i>	-	○	-	-
イシダイ科					
イシダイ	<i>Oplegnathus fasciatus</i>	-	○	-	-
キス科					
シロギス	<i>Sillago japonica</i>	-	○	-	○
両生類		2015	2016	2017	2018
アカガエル科					
ウシガエル	<i>Lithobates catesbeianus</i>	○	○	-	-
鳥類		2015	2016	2017	分析
ウ科					
カワウ	<i>Phalacrocorax carbo</i>	○	○	-	○
サギ科					
アオサギ	<i>Ardea cinerea</i>	○	○	○	○

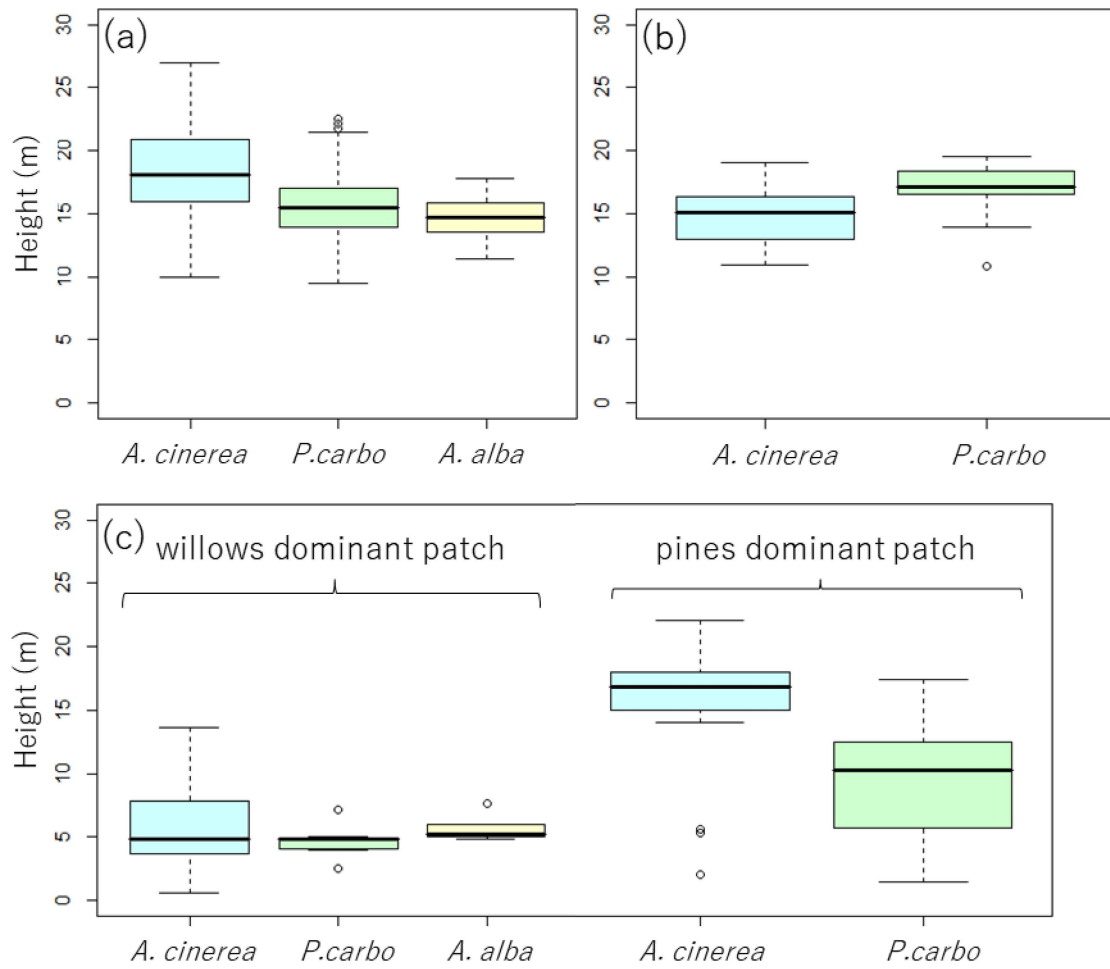


Fig. 3-1. Nests height of herons and cormorants at a) Hiyamizu marsh, b) Shita pond, and c) Gongen marsh.

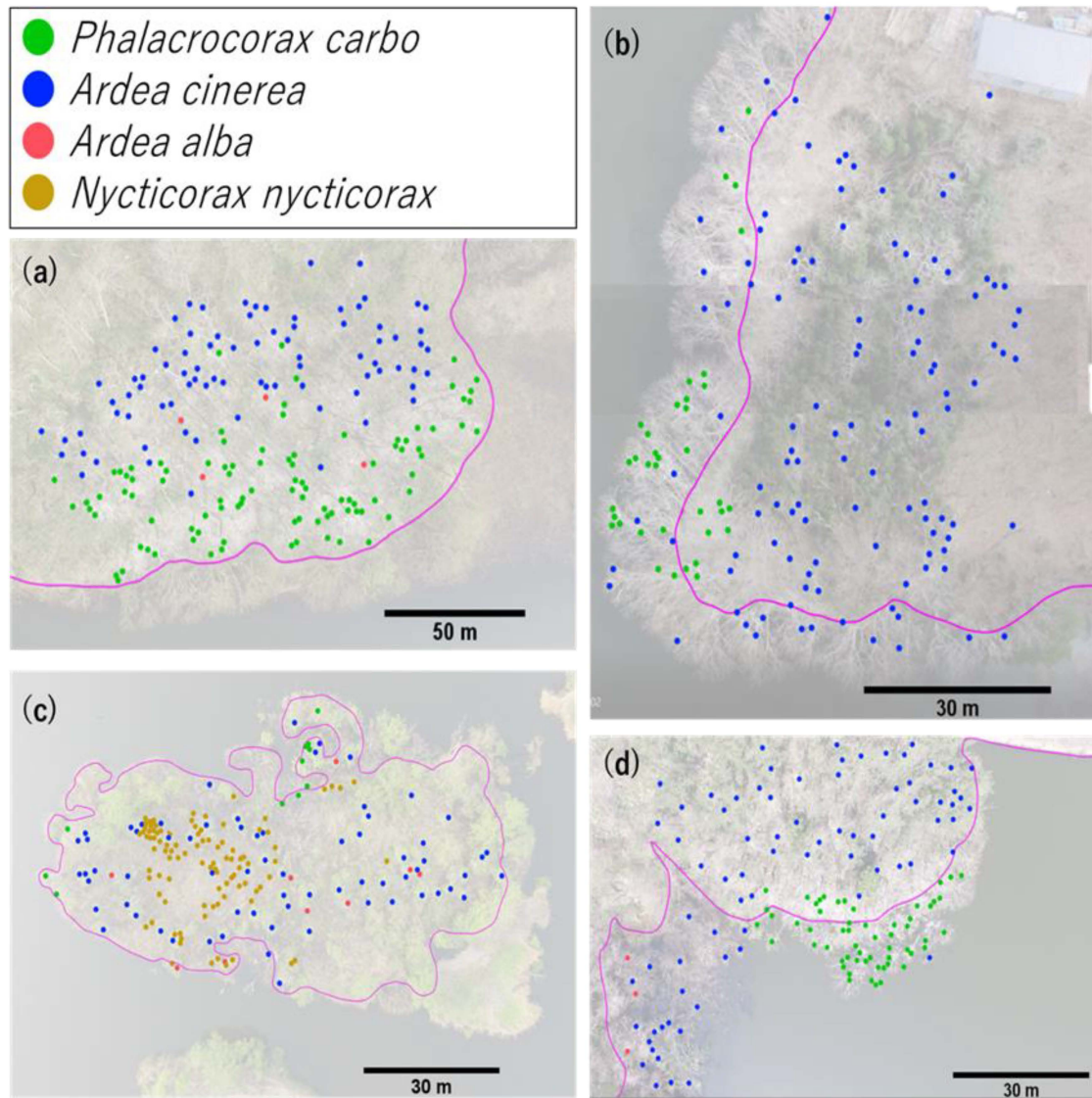


Fig. 3-2. Nests distribution at a) Hiyamizu-numa, b) Shita-tameike, c) Ninosawa-tameike, and d) Gongen-numa. Light purple line indicates the border between land and water.

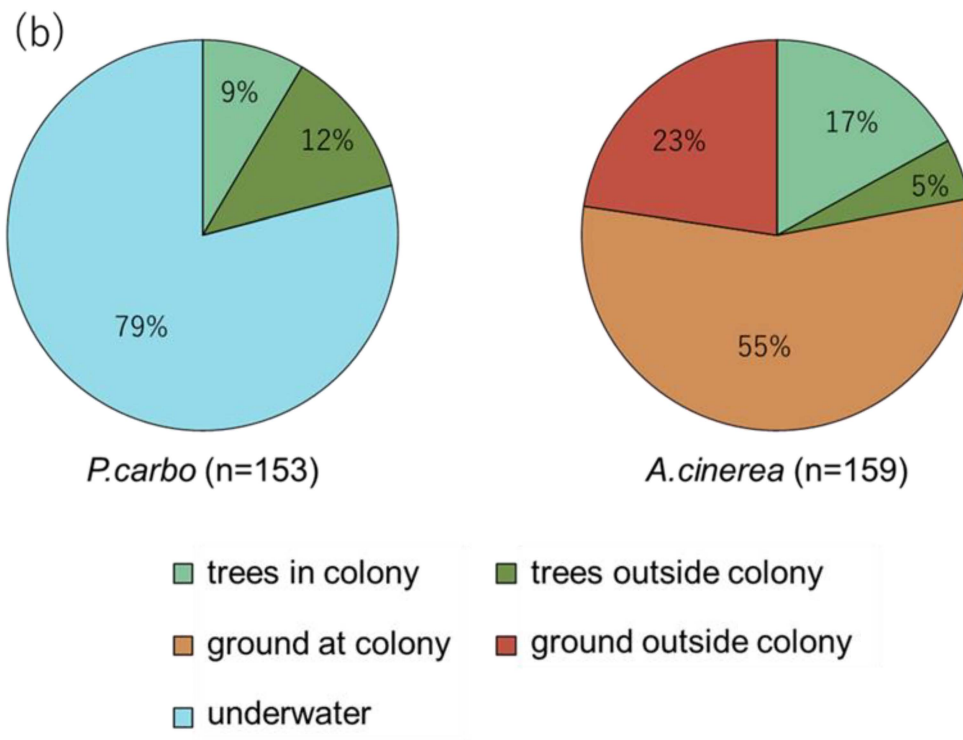
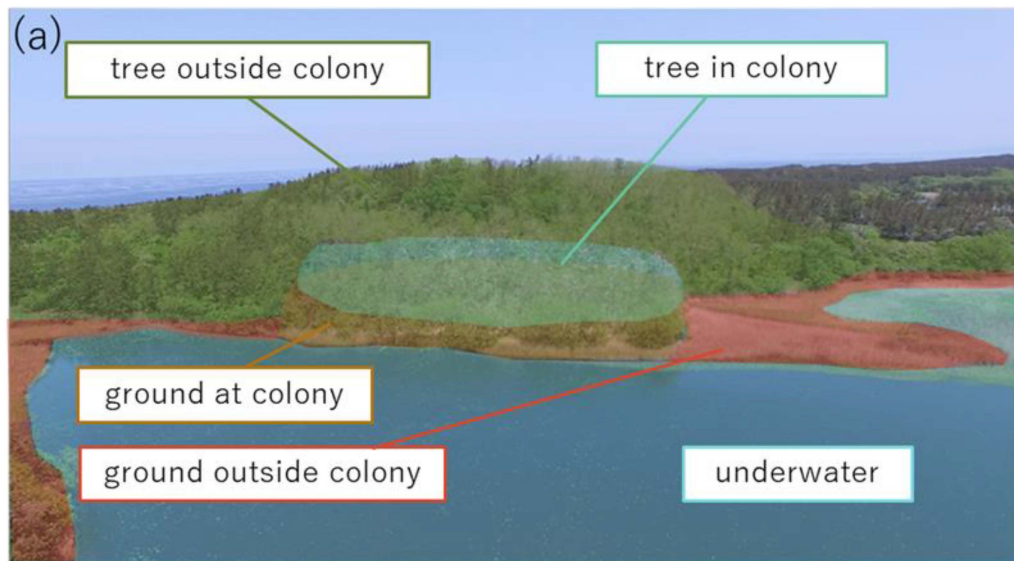


Fig. 3-3. (a) Location types of obtainments for nest materials around the colony and (b) location type to use for obtaining nest materials for each species.

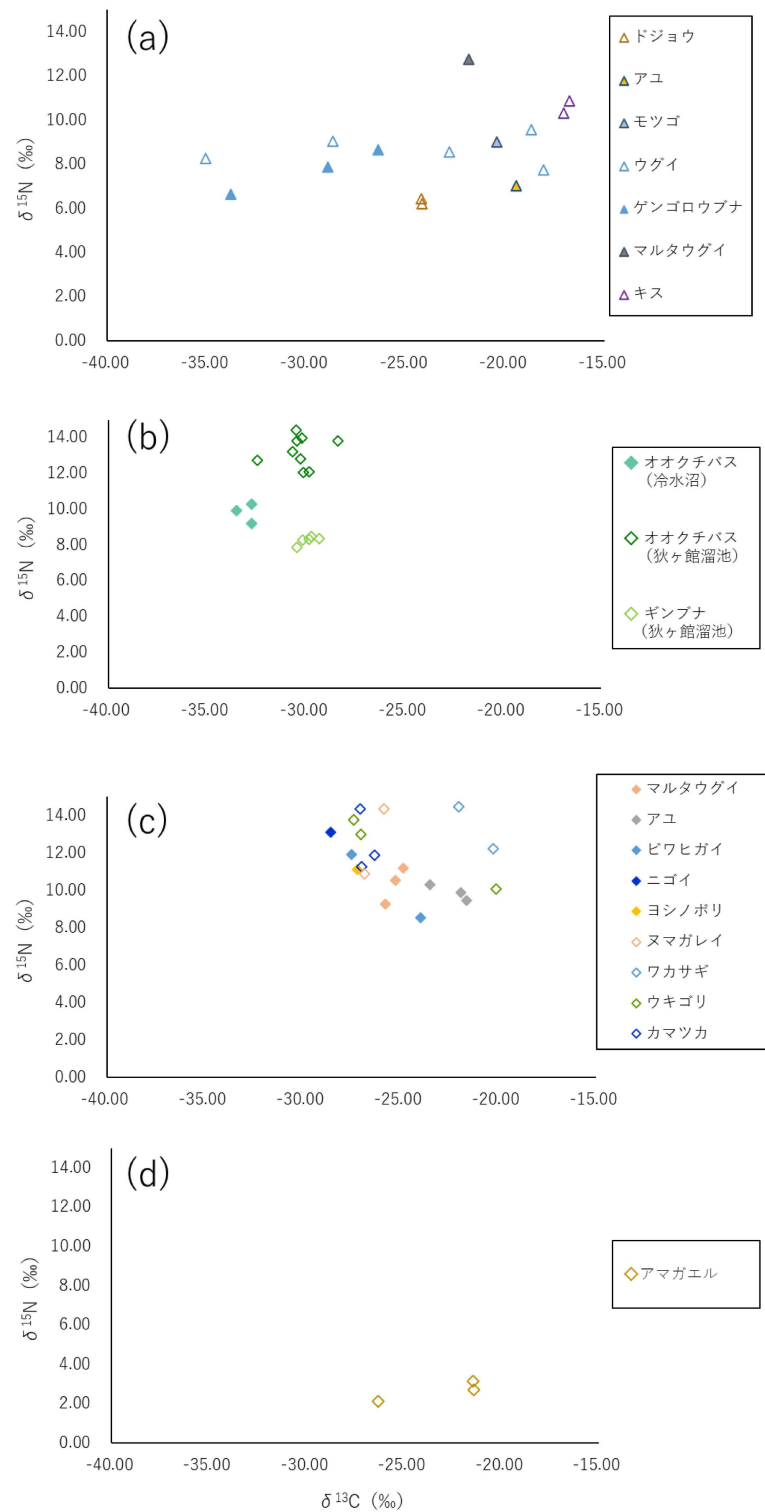


Fig. 3-4. Stable isotope of a) fishes of vomits, b) pond fishes, c) river fishes, and d) paddy field frogs.

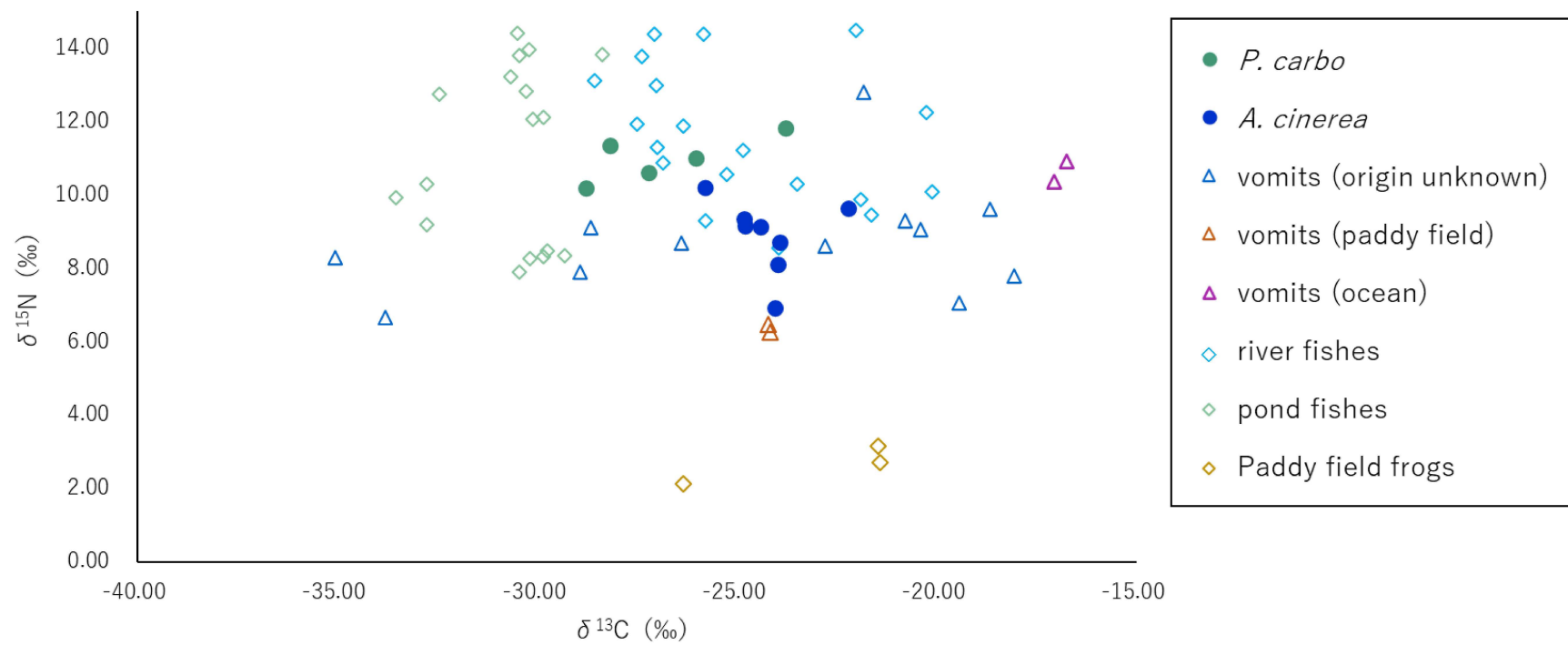


Fig. 3-5. Stable isotope of all samples.

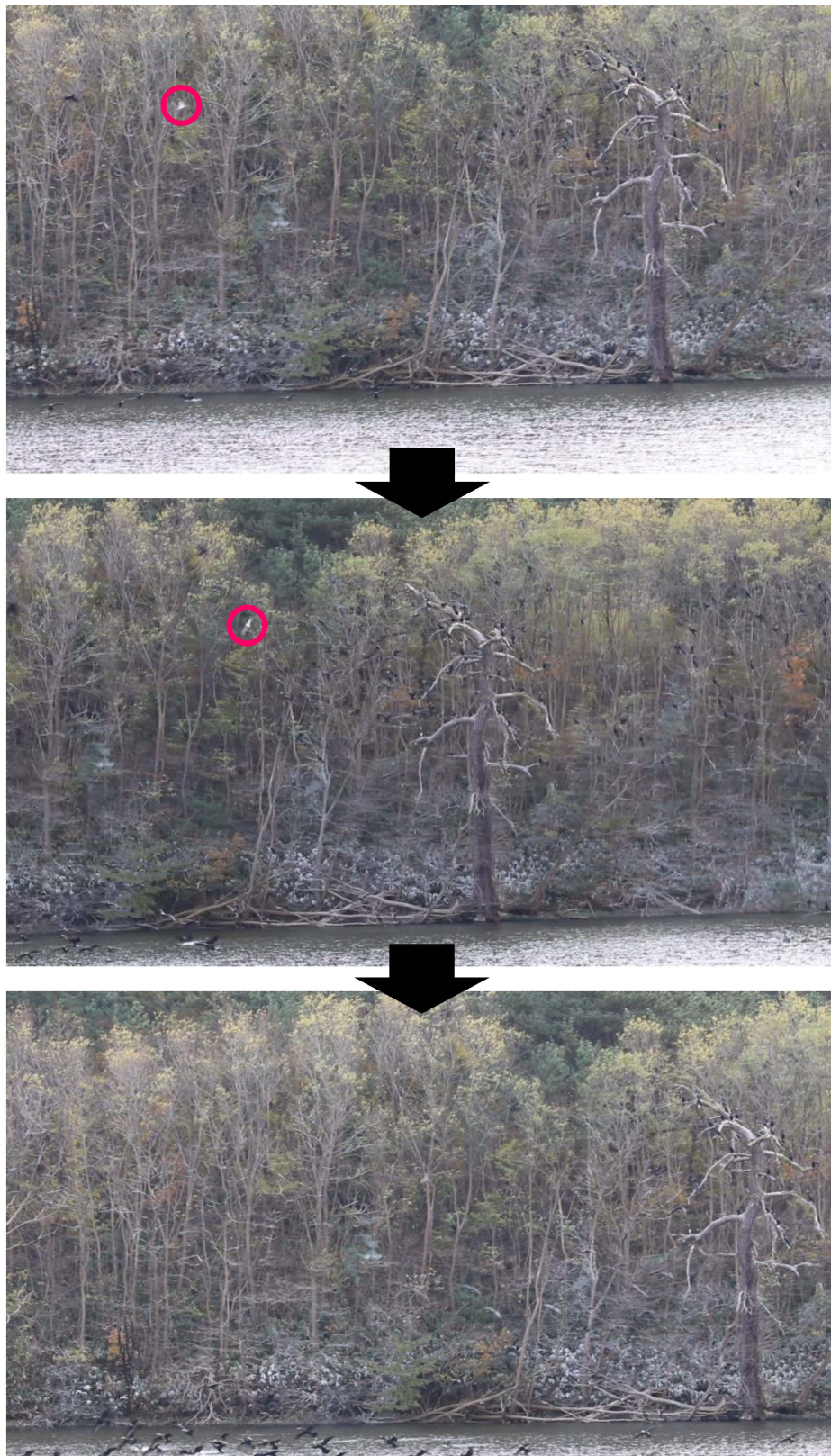


Fig 3-6. Escape behavior of cormorants from a predator, Northern Goshawk (red circle).

第4章 対捕食者行動

4.1 背景

効率的に捕食を回避するために、鳥類は視覚情報を利用して捕食者種と非捕食者種を識別し、捕食者がもたらす脅威の大きさに応じて対捕食者行動をとる。いくつかの鳥類はシルエット (Tinbergen 1948; Schleidt *et al.* 2011) などの単純な捕食者探索イメージに頼っており、アメリカコガラ *Poecile atricapillus* のような森林に生息している小型鳥類は、捕食者となる猛禽類の脅威のレベルを正確に評価し、大型で敏捷性に欠ける猛禽類よりも小型で敏捷な猛禽類 (小型の鳥類にとってより脅威的) に対して長時間警戒声を発する (Templeton *et al.* 2005; Courter & Ritchison 2010)。

警戒声の中にはモビングコールを誘発する音声も含まれる。Curio (1978) はモビングを “1 種もしくは複数種の鳥が、止まっているあるいは動いている捕食者 (潜在的に危険な動物) の周りに集まり、頻繁に動き回りながら翼や尾羽を動かす定型的な行動を示し、周波数が高く短く大きな声を発すること” と定義している。モビングは様々な鳥類で見られるが、コロニー性鳥類においては潜在的な捕食者を巣から遠ざけるための攻撃的な対捕食者行動であり、普遍的な対捕食者戦略である (Clode *et al.* 2000)。

コロニー性鳥類は鳥類は、モビングに参加する個体から複数の利益を獲得しうる (Loverette & Fitzpatrick 2016)。種単独コロニーにおいて、カモメ類は捕食者に対して攻撃的に振る舞う近隣個体がいると、自身がモビングに参加しなくても捕食リスクを下げることができ、結果として防衛努力のコストを削減することができる (Kazama & Watanuki 2010)。種混合コロニーにおいても、モビングをおこなうような攻撃的な他種の近くに営巣することで、自身の捕食リスクを下げることもできる (Quinn *et al.* 2003, Quinn & Ueta 2008, Jones *et al.* 2013)。種混合コロニーの場合、構成種がいずれもモビング性鳥類の場合もあれば、いずれか一方のみがモビング行動を取る場合がある。その組み合わせによって、種混合コロニーでは相利共生 (Burger 1981) や片利共生 (Burger 1984)、寄生 (Groom 1992) といった様々な種間関係が生じる。

サギ類 (Ardeae) を含むいくつかのコロニー性鳥類は、潜在的な捕食者に対して警戒声を発するが、モビング性鳥類に見られるような俊敏な動きを伴わないため、モビングをしない鳥類とみなされている。サギ類は近縁種やウ類などのモビングをしない鳥類としばしば種混合コロニーを形成する (del Hoyo *et al.* 1992)。モビングをしない種同士で構成された種混合コロニーにおいても、構成種のすべてもしくは一部の種は、捕食者の発見効率や識別精度の向上、効率的な捕食回避など、何らかの利益を得る可能性がある (Burger 1981)。しかし、モビングをしない種同士で混合コロニーを形成する種間において捕食者の識別能力や対捕食者行動にどのような違いがあるのかは、ほとんど明らかになっていない。

サギ科の鳥類であるアオサギ *Ardea cinerea* は、モビング行動が発達するほど大きな捕食圧を受けていないと考えられているが (van Vessem & Draulans 1986)、いくつかの研究で、捕食はアオサギの繁殖期初期における繁殖失敗の主な原因であることが示されている (Jakubas 2005; Bishop *et al.* 2018)。また、ウ科の鳥類であるカワウ *Phalacrocorax carbo* の場合も、コロニーの縁辺部にある巣は捕食されやすいことが示されている (Andrew & Day 1999)。カワウとアオサギはどちらも特定の状況下で高い捕食圧にさらされているため、モビング以外の対捕食者行動を発達させている可能性がある。

そこで、本研究は混合コロニーを形成するモビングをしない鳥類であるアオサギとカワウを対象に、2 種の間の捕食者を識別する能力や対捕食者行動の違いやそれがもたらす種間相互作用を明らかにするために、猛禽類やカラス類などの複数の潜在的な鳥類捕食者に対する防衛反応の有無と主要な捕食者に対する行動を調査した。

4.2 調査地・調査方法

4.2.1 調査地

調査は青森県つがる市の冷水沼 (40°48'42.3"N, 140°16'17.2"E) にあるカワウ・アオサギ混合コロニーで実施した。調査期間は両種の繁殖期にあたり、このときの営巣数は、

カワウ 105 巢, アオサギ 126 巢であった。コロニーは沼の北側にあるアカマツ *Pinus densiflora* とハリエンジュ *Robinia pseudoacacia* の混交林に形成されていた。観察地点は沼を挟んでコロニーから約 200m 離れた場所に設置した。

4.2.2 潜在的な捕食者に対する反応

調査は 2016 年 3 月 5 日から 8 月 13 日までの計 68 日 (215 時間) 実施した。カワウとアオサギの卵やヒナ, 成鳥を捕食しうる猛禽類とカラス類を潜在的な捕食者とみなし, 潜在的な捕食者がコロニーの外縁から 5 m 以内に接近したときに, これらを 8 × 42 の双眼鏡 (Pentax DCF) と 30 倍の望遠鏡 (Kowa Prominar TSN-664) を使って観察して, 出現種とその種による捕食の有無, その種に対するカワウとアオサギの反応の有無を記録した。観察できたカワウとアオサギの反応を, 逃避 (巣や止まっている場所から空中もしくは水面に逃げる, 強い消極的な行動), 警戒 (首を伸ばして周囲を見る, 攻撃的ではない行動), 警戒声の発声 (警戒声を発する, 中程度の攻撃的な行動), 威嚇 (止まっている場所から動かずに捕食者に対して嘴を突き出し大きな声を上げる, 最も攻撃的な行動), 無反応 (羽繕いや繁殖ディスプレイなど上記以外の行動) の 5 種類に区分した。コロニーにいる同種個体の半数以上が逃避, 警戒, 警戒声の発声, 威嚇のいずれかの反応を示した場合に, 捕食者に対する反応が有ったとみなした。行動や行動した個体の割合を確認するために, デジタルカメラ (Canon EOS 7D) および望遠鏡を接続したスマートフォン (SHARP AQUOS) のカメラ機能でコロニー全体および捕食者周辺の個体の反応を録画した。

4.2.3 実際の捕食者に対する反応

出現した潜在的な捕食者のうち, 巣 (卵, ヒナあるいは成鳥) を襲撃し捕食に成功した種を実際の捕食者とみなした。実際の捕食者について, 捕食回数と捕食された種 (カワウかアオサギ), 被食者のタイプ (卵かヒナか成鳥) を記録した。

クマタカ *Nisaetus nipalensis* はカワウとアオサギの抱卵期間 (3 月下旬から 5 月初旬) 中の 4 月 5-24 日の 20 日間にわたって断続的にコロニーに出現した。クマタカが出現した日のほとんどは, カワウやアオサギは極端なパニック反応を示し, また, 個体

が複数の行動を示したため、定量的な観察ができなかった。しかし、クマタカが観察された最後の日（4月24日）に定量的な行動観察をおこなうことができた。

4.2.4 統計解析

クマタカが観察された最後の日（4月24日）のデータについて、クマタカが出現したときのカワウとアオサギの位置と行動を比較するために、カイ二乗検定（有意水準＝0.05）を使った。ここで、位置は”巣に留まる”（個体が巣もしくは巣の近くの枝に止まっている状態）か”捕食者に接近する”（自分の巣から離れて捕食者の近くの枝に止まる）で区別した。また、警戒声の発声と威嚇を攻撃的な行動とみなした。なお、クマタカから半径5 m以内にいた個体の位置と行動のデータを分析に用いた。

4.3 結果

4.3.1 潜在的な捕食者に対する反応

12種の猛禽類と2種のカラス類がコロニーに出現した（Table 4-1）。全ての猛禽類は1羽で出現したのに対し、カラス類は1羽もしくはペアで出現した。出現頻度は種によって様々であった。最も高頻度で出現したのは、コロニーから約10m離れた林で営巣していたハシブトガラス *Corvus macrorhynchos* のペアであった。一方で、最も低頻度で出現したのは、ハチクマ *Pernis ptilorhynchus* とハイタカ *Accipiter nisus* であった。カワウとアオサギはオジロワシ *Haliaeetus albicilla*, オオワシ *Haliaeetus pelagicus*, ハイタカ, オオタカ *Accipiter gentilis*, クマタカ, ハヤブサ *Falco peregrinus* の6種が出現した際に必ず反応を示した。他の種が出現したときはほとんど反応を示さなかった（アオサギは1回だけトビ *Milvus migrans* に反応を示した; Table 4-1）。

4.3.2 実際の捕食者に対する反応

ハシブトガラス（12回）、オオワシ（1回）、クマタカ（1回）による捕食イベントとオオタカによる2回の襲撃失敗を観察した（Table 4-1）。

カワウとアオサギは捕食者の種によって様々な応答を示した。ハシブトガラスは繁殖期を通してカワウとアオサギの卵やヒナを捕食した。しかし、カワウもアオサギもハシブトガラスがコロニーに侵入しただけでは一切の反応を示さず、近隣の巣が襲われても無反応で、自身の巣に侵入されてから初めて反応を示した。オオワシは抱卵期中に2回出現し、カワウの卵を捕食した。オオワシがコロニーに出現したとき、カワウはコロニーの上空か沼の水面、アオサギはコロニーの上空に逃避した。オオタカは抱卵期中に2回カワウの成鳥を襲おうとした。オオタカがコロニーに出現したとき、ほとんどのカワウとアオサギは警戒行動を示し、標的となったカワウとその周辺にいた個体は逃避行動を示した。

クマタカは20日間断続的にコロニーに出現した。20日目に、クマタカはコロニーから飛び上がったアオサギの成鳥を掴むとそのまま地面へ引きずり降ろして捕食した。その後、クマタカは出現しなかった。クマタカに対するカワウとアオサギの反応は日に日に変化した (Table 4-2)。クマタカ出現20日目に、アオサギは巣から樹冠に飛び移り歩いてクマタカに近づいたが、カワウではそのような行動は見られず、アオサギはカワウよりも有意にクマタカに近づく傾向を示した (Fig. 4-1; $\chi^2=68.926, P<0.001$)。この際、アオサギは警戒行動、警戒声の発声、威嚇行動を示したが、カワウは警戒行動しか示さず、アオサギはカワウよりも有意に攻撃的な行動を示した ($\chi^2=65.164, P<0.01$)。

4.4 考察

逃避や警戒行動、警戒声の発声、威嚇行動により、カワウとアオサギの両種はコロニーに出現した14種の潜在的捕食者のうち6種に反応を示した。カワウとアオサギが反応を示した潜在的捕食者は、体サイズや翼開長、体色といった外見的特徴に共通点は見られなかったが、6種のうち5種はカワウやアオサギの成鳥を捕食できるという点が共通していた。一方で、カワウとアオサギはハシブトガラスのような卵やヒナのみを捕食する捕食者に対して反応を示さなかった。これらの結果は、カワウとアオサギの潜在的捕食者に対する反応は子の防衛のためというよりも自身の防衛のためであることを示唆している。一般的に、成鳥の生存率が高く長寿な種は、ヒナの生存よりも自身の生存に影響を与えるリスクに対してより強く応答する (Ghalambor & Martin 2001,

Schneider & Griesser 2014). カワウとアオサギの成鳥は寿命が長く生存率が高い (del Hoyo 1992, Wasser & Sherman 2010, Kushlan 2018). したがって、カワウとアオサギは捕食リスクの高い種と捕食リスクのない種を識別し、成鳥にとって捕食リスクの高い捕食者に対して反応している可能性がある。例外的に、両種の成鳥を捕食できないハイタカに対しても反応がみられた。これはカワウとアオサギが、成鳥を捕食できるオオタカとハイタカを混同したためだと考えられる。この2種の猛禽類はシルエットや羽色がよく似ており (Brazil 2009)、カワウとアオサギはオオタカの出現4回のうちすべてに対して反応した。

ハシブトガラスはカワウとアオサギの卵やヒナの主要な捕食者であるにも関わらず、カワウとアオサギはハシブトガラスが巣に侵入するまでこれを無視した。ハシブトガラスは他の研究でもウ類 (Siegel-Causey & Hunt 1981, Andrews & Day 1999) やサギ類 (Bellinato & Bogliani 1995, Kelly *et al.* 2007) の卵やヒナの一般的な捕食者として記録されているが、成鳥が襲われた記録はない。このことから、成鳥はハシブトガラスに襲われることがないため、防衛行動を示さなかった可能性がある。対照的に、オオワシに対してカワウとアオサギは逃避行動を示した。カワウとアオサギの成鳥にとってオオワシは脅威的な捕食者であり、オオワシに襲われた場合、成鳥は高い確率で死亡する (Utekhina *et al.* 2000, Vennesland & Butler 2004)。なお、本研究ではオオワシが卵を捕食する様子を観察した。クマタカに対する反応は、逃避行動から比較的攻撃的な行動 (例えば、威嚇) まで、日に日に変化した。この行動の変化は繁殖ステージの進行や慣れによって引き起こされた可能性がある。抱卵期の親の子への投資は、卵の日齢が上がるにつれて期待される現在の利益、すなわち子の孵化および生存の可能性の増加に伴って増加する (Ackerman & Eadie 2003)。クマタカが出現した20日の間、すべてのアオサギとカワウは抱卵期にあり、抱卵は最大で20日進行した。抱卵期間はカワウで27–31日、アオサギで25–26日である (del Hoyo *et al.* 1992)。両種はより孵化する可能性が高い卵を守るために、抱卵前期 (クマタカ出現初期) よりも抱卵後期 (クマタカ出現後期) により大胆な行動をとるようになったのかもしれない。捕食者に対する慣れは、反応を減少させ飛行開始距離をより短くさせる (Stankowich & Blumstein 2005)。慣れはこの研究で観察された逃避行動の減少を引き起こしたかもしれない。

クマタカに対する反応は、対象種間でも異なっていた。アオサギはクマタカに対して警戒声を発したり威嚇したりするなど比較的攻撃的な行動を示したのに対し、カワウはこれらの攻撃的な行動に参加しなかった。これらの行動はアオサギが捕食される前に記録されたため、2種の行動は捕食に影響されていないことから、各種の性質や形態的特性が行動の違いに関係していると考えられる。カワウは脚が短く、枝の上を歩くことが不得手なため樹上での機動性が低いが、アオサギは脚が長く、樹上を歩いて枝に止まっている捕食者に近づくことができる。この樹上での高い機動性が様々な行動を可能にしているのかもしれない。

種間の行動の違いは、アオサギというよりもカワウに利益をもたらすと考えられる。鳥類は攻撃的な他種が発する警戒声を盗聴することがあり (Fallow & Magrath 2010), それにより素早く捕食者に気付き防衛行動をとることで、自身の繁殖成績を向上させる (Burger 1984). さらに、いくつかのコロニー性鳥類は混合コロニーの中でより攻撃的な種の近くに営巣することで片利的に防衛力を得る (Blomqvist & Elander 1987). これらの研究では、攻撃的な行動をとらない種は積極的な防衛を他種に依存しており、本研究でもカワウで同じような行動が見られた。また、モビングをする種から片利的に防衛力を得る鳥類はモビングをする種が形成したコロニーに積極的に参加する (Götmark & Åhlund 1986). 同様のことが、冷水沼を含めた本研究の調査地周辺の混合コロニーでも観察されており、カワウはアオサギが創設したコロニーに積極的に参加している (第6章参照). 以上から、カワウとアオサギの間に生じている相互作用は片利共生であることが示唆される。本研究はウ科 *Phalacrocoracidae* による片利的行動の初めての報告である。

本研究は、カワウとアオサギというモビングをおこなわないコロニー性鳥類が捕食者と非捕食者を区別できること、一方の種は攻撃的な行動をとるがもう一方の種はそのような行動をとらないことを示した。これらの行動の違いは混合コロニーで片利共生が生じていることを示唆している。しかし、本研究ではカワウがどのくらいアオサギの行動から利益を得ているかを明らかにすることはできなかった。これらの種間相互作用をより詳細に検証するためには、複数の混合/単独コロニーで繁殖成功や捕食率の調査が必要である。それでもなお、本研究で明らかになった結果はモビングをおこなわない種で

構成される混合コロニーの形成理由を説明するのに役立つ.

Table 4-1. List of potential predators that appeared and responses of Great Cormorants and Grey Heron in a mixed-species colony. 'Number of appearances' indicates the number of observation days on which the potential predators appeared. 'Number of reactions' indicates the number of times the colony birds reacted to the appearances. Data on body size and wingspan are from del Hoyo *et al.* (1994, 2009).

Species	Length (wingspan)	Number of appearances	Number of reactions		Predation	Menu	Number of successful predations (Number of attempted predation)
			<i>P. carbo</i>	<i>A. cinerea</i>			
Pandionidae							
Western Osprey (<i>Pandion haliaetu</i>)	55–58 cm (145–170 cm)	3	0	0	–	–	0 (0)
Accipitridae							
Oriental Honey Buzzard <i>Pernis ptilorhynchus</i>	52–68 cm (135–150 cm)	1	0	0	–	–	0 (0)
Black Kite <i>Milvus migrans</i>	55–60 cm (135–155 cm)	27	0	1	–	–	0 (0)
White-tailed Eagle <i>Haliaeetus albicilla</i>	69–92 cm (200–245 cm)	5	5	5	–	–	0 (0)
Steller's Sea Eagle <i>Haliaeetus pelagicus</i>	85–94 cm	3	3	3	Cormorant	eggs	1 (2)
Eastern Marsh Harrier <i>Circus spilonotus</i>	47–55 cm	8	0	0	–	–	0 (0)
Eurasian Sparrowhawk <i>Accipiter nisus</i>	28–38 cm (60–75 cm)	1	1	1	–	–	0 (0)
Northern Goshawk <i>Accipiter gentilis</i>	48–68.5 cm (96–127 cm)	4	4	4	–	–	0 (2)
Eastern Buzzard <i>Buteo Japonicus</i>	50–57 cm (113–128 cm)	29	0	0	–	–	0 (0)
Mountain Hawk-eagle <i>Nisaetus nipalensis</i>	67–86 cm (130–165c m)	7	7	7	Heron	adult	1 (1)
Falconidae							
Eurasian Hobby <i>Falco subbuteo</i>	28–36 cm (69–84 cm)	2	0	0	–	–	0 (0)
Peregrine Falcon <i>Falco peregrinus</i>	34–50 cm (80–120 cm)	1	1	1	–	–	0 (0)
Corvidae							
Carrion Crow <i>Corvus corone</i>	48–53 cm	3	0	0	–	–	0 (0)
Large-billed Crow <i>Corvus macrorhynchos</i>	46–59 cm	60	0	0	Cormorant	eggs, chicks	12 (12)

Table 4-2. Responses of Great Cormorants and Grey Herons to visits by a Mountain Hawk-eagle over a 20-day period (5 to 24 April). Note that these are the average behaviour of individuals in the colony.

Day	Response	
	Cormorant	Heron
1	escape	escape
2	escape	escape
4	escape	escape
5	escape	escape
6	escape, vigilance	escape, vigilance, alarm call
12	escape, vigilance	escape, vigilance, alarm call
20*	vigilance	vigilance, alarm call, intimidation

*an adult Heron was preyed on by the Hawk-eagle *after* the recording

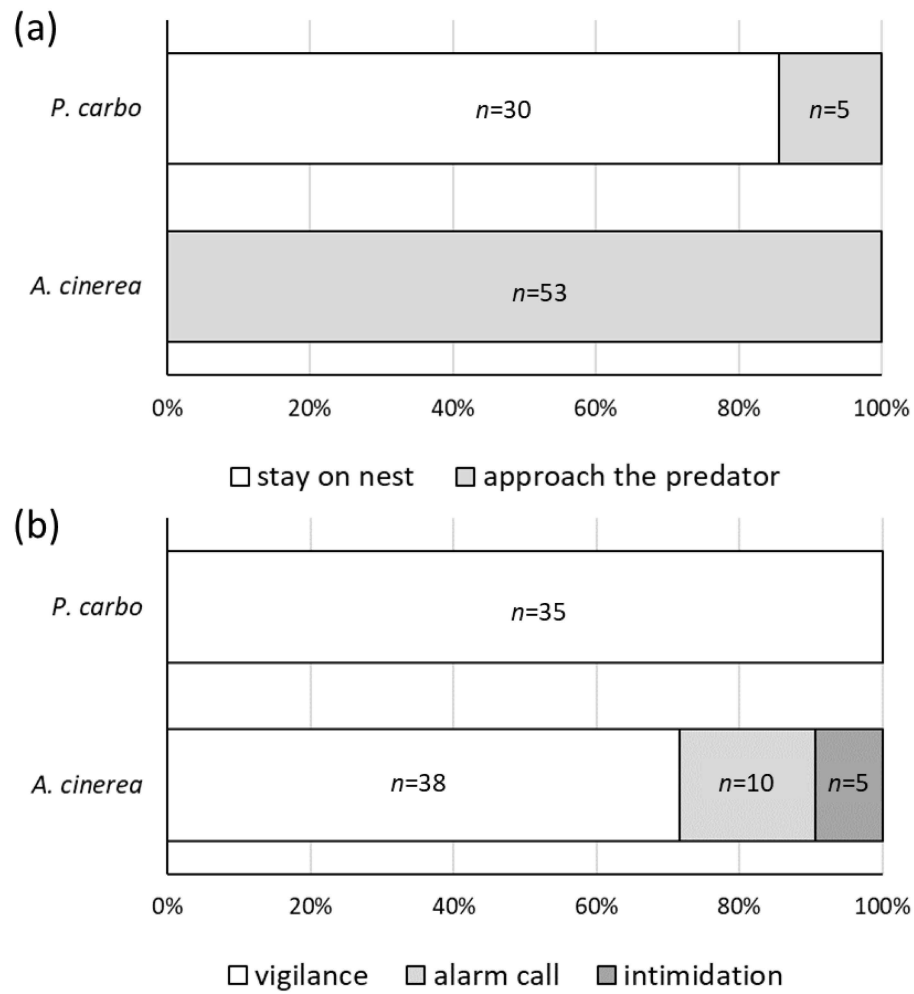


Fig. 4-1. (A) Positions and (B) responses of Great Cormorants and Grey Herons during a visit to the colony by a Mountain Hawk-eagle on observation day 20 (24 April). On that day, an adult Heron was preyed on by a Hawk-eagle after the recording.

第5章：情報伝達

5.1 背景

音声は瞬時かつ広範囲に情報伝達できるツールであり、聴覚が発達している哺乳類や鳥類では、音声を使った情報伝達は一般的である(Magrath *et al.* 2015). 様々な情報のうち、捕食者に関する情報は捕食を回避する上で重要である。捕食者の情報は警戒声と呼ばれる捕食者と遭遇した時に発せられる特徴的な鳴き声によって伝達される(Klump & Shalter 1984; Zuberbühler 2009).

警戒声は他者（例えば、子や血縁者、配偶者以外）が受け取り、行動変化や意思決定に利用されることがある。これを盗聴といい、様々な動物群集で一般的な行動で、同種間でも異種間でも生じることが知られている(Magrath *et al.* 2015、Lowney *et al.* 2020). 他種の警戒声を盗聴することで、同種の警戒声だけから得られる情報よりもより多く、広範囲の情報を得ることができる(Seppänen *et al.* 2007). したがって、混群（複数種で構成された群れ）を形成する生物では、他種の警戒声の盗聴は適応的な行動であり、盗聴の有無や方向性（双方向か一方的か、あるいは互いに盗聴できないか）、盗聴を介した種間相互作用（相利、片利、寄生）は混群の形成過程や種構成に影響しうる(Ridley *et al.* 2014; Magrath *et al.* 2015).

混群のうち、繁殖のために形成される種混合コロニーは固定された場所で長期的に複数種が共存するため、盗聴の有無や方向性がもたらす種間相互作用はコロニーへの参入の意思決定や繁殖成績、コロニーの動態に大きな影響を及ぼすかもしれない。例えば、カイツブリはカモメの警戒声を利用するために、カモメのコロニー内で営巣する(Burger 1984). 盗聴が一方的に行われている場合、種間に片利共生もしくは寄生の関係が成り立ち、盗聴者が非盗聴者のコロニーに加入することで種混合コロニーが成立すると考えられる。一方で、盗聴が相互に行われている場合、種間に相利共生関係が成り立ち、互いに相手のコロニーに加入することで種混合コロニーが成立すると考えられる。したがって、盗聴の方向性は種混合コロニーの形成過程やコロニーの動態に影響を及ぼ

す可能性がある。また、盗聴がどのようなメカニズム（学習か生得的か）によって生じているかも種混合コロニーの形成過程を考える上で重要である。学習であれば、盗聴は種混合コロニーの創設に影響しないだろうし、逆に、生得的に別種の警戒声を利用できるのであれば、盗聴は種混合コロニーの創設に影響するだろう。しかし、種混合コロニーにおける盗聴の先行研究の多くは、盗聴の方向性やメカニズムを十分に検証していない(Nuechterlein 1981; Hare *et al.* 2019)。

そこで本研究では、種混合コロニーを形成するコロニー性鳥類2種を対象に、種混合コロニーと種単独コロニーで警戒声を用いたプレイバック実験をおこなうことで、盗聴の有無とその方向性、盗聴が生じるメカニズムが生得的か学習かを調査した。得られた結果から、どのような相互作用が生じているのかを考察する。

5.2 方法

5.2.1 対象種

本研究はコロニー性鳥類であるカワウ *Phalacrocorax carbo* とアオサギ *Ardea ciconia* を対象にした。両種は単独コロニーだけでなく混合コロニーも形成する。

5.2.2 調査地

実験は、カワウ単独コロニーがある浅瀬石川ダム (40°33'38.9"N, 140°41'11.3"E)、アオサギ単独コロニーがある笹溜池 (40°44'49.7"N, 140°33'01.2"E)、カワウ・アオサギ混合コロニーがある権現沼 (40°59'18.3"N, 140°21'52.4"E) で繁殖しているカワウとアオサギを対象におこなった。浅瀬石川は谷を流れる河川で、コロニーはヤナギが優占する河畔林に形成されていた。笹溜池および権現沼は平野部にある溜池で、コロニーはアカマツが優占する池畔林に形成されていた。各コロニーの営巣数は、浅瀬石川ダムで10巣程度、笹溜池で30巣、権現沼でカワウが120巣、アオサギが50巣だった。実験は、笹溜池と権現沼で2020年4–5月に、浅瀬石川ダムで2021年5–6月に実施した。4月は両種の抱卵期、5–6月は両種の育雛期にあたる。

5.2.3 プレイバック実験

警戒声に対するカワウとアオサギの応答を見るために、警戒声および conflict call を用いたプレイバック実験を実施した。使用した音声はカワウの警戒声、アオサギの警戒声、ヒヨドリ *Hypsipetes amaurotis* の conflict call, ムクドリ *Spodiopsar cineraceus* の警戒声の 4 種類である。アオサギの音声は松長克利氏提供のデータを、カワウ、ヒヨドリ、ムクドリの音声は xeno-cant (<https://www.xeno-canto.org/>) から取得したデータを使用した。

実験前に、音声を再生するスピーカーと音声に対する反応を記録するデジタルビデオカメラを設置した。再生音が 90–100dB でコロニーに到達するように、スピーカーはコロニーの対岸（浅瀬石川、笹溜池）かコロニーの背後（権現沼）に設置した。また、コロニー全体の様子を映すために、デジタルビデオカメラはコロニーの対岸に設置した。

プレイバック実験はインターバル（無音）と 4 種類の音声の組み合わせからなる。実験 1 試行で 4 種類の音声それぞれ 30 秒間再生されるよう設定し、音声と音声の間には 15 分間のインターバルを設けた。また、スピーカーとビデオカメラの設置作業の影響を排除するために、最初の音声再生される前に 2 時間のインターバルを設けた。プレイバックは 1 日 1 試行とし、各コロニーで 5–6 試行おこなった。なお、音声の再生順はランダムにし、試行間を 3–7 日空けることで、慣れの影響を極力排除した。

5.2.4 映像解析

ビデオカメラの映像から、各音声に対する両種の反応を調べた。まず、顔を上げるもしくは首を伸ばした状態で周囲を見渡す（頭を何度も横に振る）行動を警戒反応、それ以外の行動（羽繕い、休息、求愛ディスプレイなど）を無反応として、カワウとアオサギの反応を 2 つカテゴリーに分類した。警戒反応を示していた時間を警戒継続時間（vigilance time）とし、音声再生中 30 秒間および再生後 30 秒間の計 60 秒間と音声再生前 60 秒間における両種の警戒継続時間を算出した。例えば、音声再生と同時に警戒

反応を示しはじめし、音声が終わると同時に警戒反応をやめた場合、警戒継続時間は 30 秒となる。また、音声再生から 10 秒後に警戒反応を示しはじめ、再生終了から 20 秒後に警戒反応をやめた場合、警戒継続時間は 40 秒となる。なお、60 秒以上警戒反応を示した個体もいたが、60 秒で打ち切った。

5.2.5 統計解析

カワウおよびアオサギの各音源に対する警戒反応時間を比較するために、フリードマン検定を実施し、ボンフェローニ補正のウィルコクソンの順位和検定を用いて多重比較をおこなった。比較は音声間（カワウ、アオサギ、ヒヨドリ、ムクドリの総当たり）でおこなった。また、混合コロニーと単独コロニーで比較した際に傾向に違いが見られたムクドリ警戒声に対するカワウの反応について、警戒反応時間を各試行間で比較するために、フリードマン検定を実施し、ボンフェローニ補正のウィルコクソンの順位和検定を用いて多重比較を行った。すべての解析は R (3.6.1) を用いた。なお、実験 1 試行目において、全てのコロニーでカワウやアオサギは音声や実験準備作業に対して過敏な反応を示したので、統計解析には 2 試行目以降のデータを用いた。また、映像解析では成鳥、若鳥、巣内ヒナの反応データを取得したが、ヒナは日齢によって反応が変化する傾向が見られたため、統計解析には成鳥と若鳥の反応データのみを用いた。

5.3 結果

各コロニーにおける実験結果を Fig. 5-1 に示した。全てのコロニーでカワウやアオサギは全ての音声に対して反応を示した(ウィルコクソンの順位和検定; $p < 0.001$) (Fig. 5-1-A, B, C, D)。

カワウ・アオサギ混合コロニーのカワウ (Fig. 5-1-A) において、カワウ警戒声に対する警戒反応時間はヒヨドリやムクドリの声に対する警戒反応時間よりも有意に長かったが(カワウ vs ヒヨドリ, $p < 0.001$; カワウ vs ムクドリ, $p < 0.001$)、アオサギ警戒声に対する警戒反応時間との間に有意差はなかった ($p = 0.78$)。また、アオサギの警戒声に対する警戒反応時間はヒヨドリ conflict call とムクドリ警戒声に対する警戒反応時間よりも有意に長かった (アオサギ vs ヒヨドリ, $p < 0.001$; アオサギ vs ムクドリ,

p<0.001). ヒヨドリ conflict call に対する警戒反応時間とムクドリ警戒声に対する警戒反応時間の間に有意差はなかった (p=1.00). 混合コロニーのアオサギ (Fig. 5-1-B) において, アオサギ警戒声に対する警戒反応時間はヒヨドリやムクドリ, カワウの conflict call および警戒声に対する警戒反応時間よりも有意に長かった (アオサギ vs カワウ, p<0.001; アオサギ vs ヒヨドリ, p<0.001; アオサギ vs ムクドリ, p<0.001). なお, カワウ警戒声, ヒヨドリ conflict call, ムクドリ警戒声に対する警戒反応時間の間に有意差はなかった (カワウ vs ヒヨドリ, p=1.00; カワウ vs ムクドリ, p=1.00; ヒヨドリ vs ムクドリ, p=1.00).

単独コロニーのカワウ (Fig.5-1-C) において, カワウ警戒声に対する警戒反応時間はヒヨドリ conflict call やムクドリ警戒声に対する警戒反応時間よりも有意に長く (カワウ vs ヒヨドリ, p<0.001; カワウ vs ムクドリ, p<0.001), 有意差はなかったもののアオサギ警戒声に対する警戒反応時間よりもやや長い傾向が見られた (p=0.053). アオサギ警戒声に対する警戒反応時間はヒヨドリ conflict call やムクドリ警戒声に対する警戒反応時間よりも有意に長かった (アオサギ vs ヒヨドリ, p<0.001; アオサギ vs ムクドリ, p=0.011). また, ムクドリ警戒声に対する警戒反応時間はヒヨドリ conflict call に対する警戒反応時間よりも有意に長かった (ヒヨドリ vs ムクドリ, p<0.001).

単独コロニーのアオサギ (Fig. 5-1-D) において, アオサギ警戒声に対する警戒反応時間はカワウやヒヨドリ, ムクドリの警戒声および conflict call に対する警戒反応時間よりも有意に長かった (アオサギ vs カワウ, p<0.001; アオサギ vs ヒヨドリ, p<0.001; アオサギ vs ムクドリ, p<0.001). なお, カワウ警戒声, ヒヨドリ conflict call, ムクドリ警戒声に対する警戒反応時間の間に有意差はなかった (カワウ vs ヒヨドリ, p=1.00; カワウ vs ムクドリ, p=1.00; ヒヨドリ vs ムクドリ, p=1.00).

混合コロニーおよび単独コロニーのカワウについて, 各試行におけるムクドリの警戒声に対する警戒反応時間を Fig. 5-2 に示した. 混合コロニーでは 2 試行目よりも 4 試行目における警戒反応時間の方が有意に短かったが (Fig. 5-2-A, ウィルコクソンの順位和検定; p=0.02), 単独コロニーでは各試行間の警戒反応時間に有意差はなかった (Fig. 5-2-B, フリードマン検定; $\chi^2=0.11$, p=0.95).

5.4 考察

全てのコロニーで、カワウもアオサギも同種の警戒声に警戒反応を示した。しかし、カワウはアオサギの警戒声に対しても警戒反応を示したが、アオサギはカワウの警戒声に対して警戒反応をほとんど示さなかった。アオサギの警戒声に対するカワウの反応は、単独コロニーでも混合コロニーでもみられたため、アオサギの有無とは関係がない行動である。したがって、カワウのこの反応は、学習によって獲得した行動ではなく、生得的に反応しやすい音に対する行動である可能性がある。実際に、カワウは比較的低い音（1-2kHz）に対する感受性が高く（Johansen *et al.* 2015）、アオサギの警戒声はこれに近い周波数を持ち（1-3kHz）、カワウが反応をほとんど示さなかったヒヨドリの conflict call の周波数は 4-6Hz と比較的高い。一方、アオサギの聴覚についてはほとんど情報がないが、カワウの警戒声の周波数は 0.5-1.5kHz とアオサギのものよりもやや低いため、アオサギの感受性の高い周波数から外れている可能性がある。

単独コロニーのカワウの警戒継続時間は混合コロニーのカワウよりも全体的に長かった。この違いは音声の発信源の位置が影響している可能性がある。混合コロニーとアオサギ単独コロニーでおこなった実験では、コロニー形成林の地面とほぼ同じ標高にスピーカーを設置したため、音声はカワウやアオサギがいる位置よりも低い位置から発せられた。しかし、カワウ単独コロニーでおこなった実験では、コロニー形成林よりも高い標高にスピーカーを設置したため、音声はカワウがいる位置よりも高い位置から発せられた。カワウは自身より高い位置から発せられる音に対してより強く反応するのかもしれない。

スピーカーの位置の違いを考慮した上でも、単独コロニーのカワウにおけるムクドリ
の警戒声への警戒継続時間は比較的長く、混合コロニーのカワウの反応とは異なる傾向を示した。また、ムクドリの警戒声に対するカワウの警戒継続時間を試行別に見た場合、混合コロニーでは試行を経ると反応が短くなっているのに対し、単独コロニーでは試行を経ても反応時間に変化は見られなかった（Fig. 5-2）。このことから、コロニー間で見られたムクドリの警戒声に対する反応の違いにはアオサギの有無が影響している可能性がある。混合コロニーにおいて、アオサギはムクドリの警戒声にほとんど反応しなかった。この行動をカワウが盗み見ることで、カワウが反応を徐々に変化させたのかもしれない。

れない。カワウとムクドリは捕食者は一部一致しているが、ムクドリの方が捕食者となる猛禽類の種類が多い。また、実験中は実際に捕食者が出現しているわけではない。そのため、ムクドリの警戒声に応答することはカワウにとってコストであると考えられる。そのため、アオサギの行動を盗み見ることで、カワウはコストを削減することができる可能性がある。以上のことから、カワウはアオサギの警戒声を一方的に利用できるだけでなく、アオサギの行動という視覚情報を盗み見て警戒声に対する判断（反応すべきか否か）の精度を向上させている可能性がある。ただし、実際にカワウがアオサギの行動を見ていたかは、今回の実験では明らかになっていない。今後の実験では両種の位置関係や視線などを追跡できるような観察方法を用いて実験する必要がある。

カワウ・アオサギ混合コロニーの場合、カワウは生得的な性質からアオサギの警戒声を利用できるが、アオサギはカワウの警戒声を利用できないことが示唆された。カワウとアオサギの捕食者や警戒対象は一致している（第4章参照）ことから、混合コロニーにおいてカワウはアオサギから片利的に情報を得らえる可能性がある。さらに、アオサギの行動という視覚情報を片利的に「盗聴」することで、信頼性の低い警戒声に対する反応コストを削減している可能性もある。密集して営巣するコロニー性鳥類において、音声情報と視覚情報の盗聴は、情報伝達を向上させる重要な行動であると考えられる。営巣位置やコロニー内の視界の良し悪しに留意しながら本研究と種構成や環境が異なる混合コロニーで同様の実験をおこなうことで、混合コロニーの種の組み合わせや形成過程、営巣位置を説明するのに役立つ情報を得られるだろう。

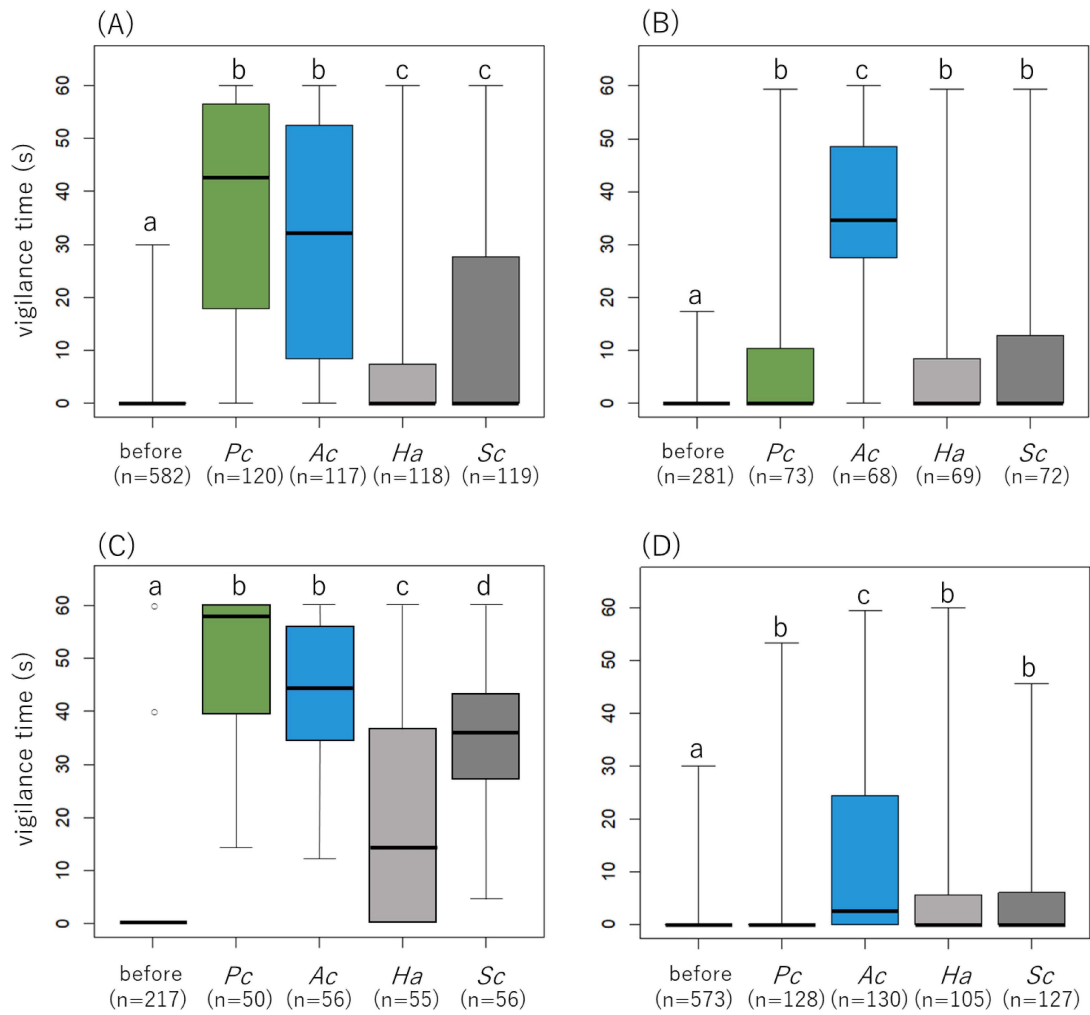


Fig 5-1. Responses of A) Great Cormorants in mixed-species colony, B) Grey Herons in mixed-species colony, C) Great Cormorants in mono-species colony, and D) Grey Herons in mono-species colony to playback sounds; Pc: alarm call of *Phalacrocorax carbo*, Ac: alarm call of *Ardea cienrea*, Ha: conflict call of *Hypsipetes amaurotis*, and Sc: alarm call of *Spodiopsar cineraceus*.

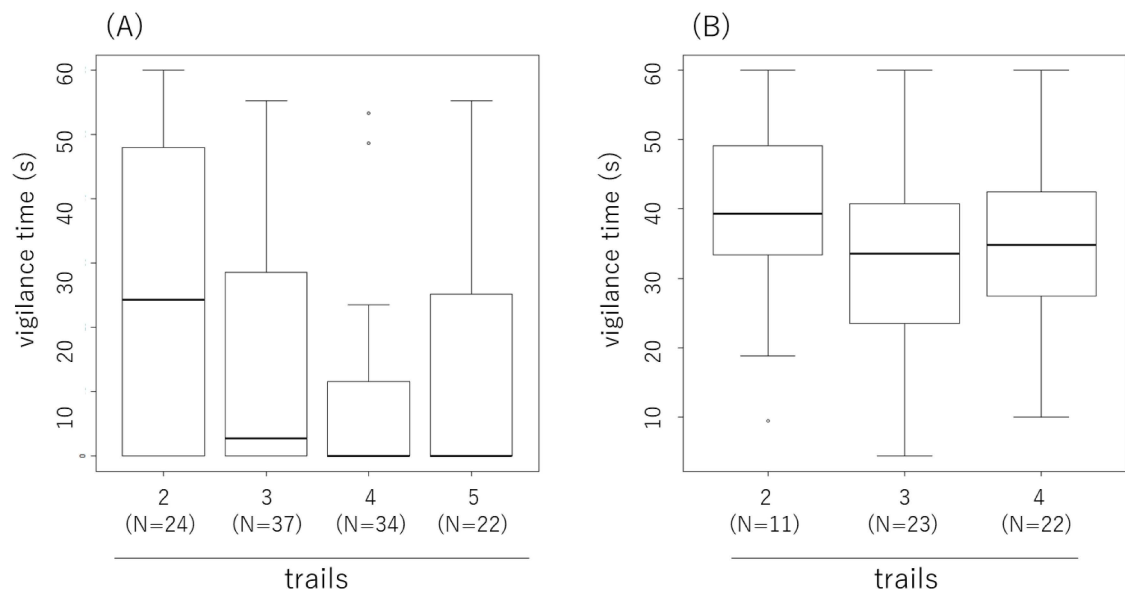


Fig 5-2. Responses of Great Cormorants to alarm call of *S. cineraceus* each trail in A) mixed-species colony, and B) mono-species colony.

第6章 繁殖地形成

6.1 背景

これまでの章で、1) 両種の繁殖スケジュールはほぼ一致しており、混合コロニー内で相互作用が生じやすい状況にあること、2) 両種の生態的な差異から資源（営巣場所、巣材、餌）を巡る競争が緩和されていること、3) カワウがアオサギの防衛努力に片利共生している可能性があること、4) カワウがアオサギの警戒声を捕食回避のための情報源として一方的に利用できる可能性があることが明らかになった。これらのことはすなわち、両種の競争関係は比較的穏やかであり、混合コロニーを形成することで希釈効果利益を共に得ているが、捕食者に対する防衛や情報活用といった利益をカワウが一方的に享受しているため、混合コロニーを形成することでカワウはアオサギより大きな利益を得ていることを示唆している。

混合コロニーを形成することによって得られる利益の非対称性は、混合コロニーの形成過程にも影響するだろう。つまり、混合コロニーを形成する種間で、異種単独コロニーへの参入のモチベーションには差異があり、混合コロニーを形成することでより大きな利益を見込める種が利益の提供者となる別種を追従する形で混合コロニーが形成されている可能性がある。実際、スナイロアメリカヨタカ *Chordeiles rupestris* は攻撃的な対捕食者行動をおこなうアジサシ類の防衛力を自身の巣の防衛に利用しており、アジサシ類が創設したコロニーに積極的に参入することが報告されている（Groom 1992）。これと同様のことがカワウとアオサギでも起きており、アオサギが創設したコロニーにカワウが参入することで混合コロニーが形成されている可能性がある。

カワウがアオサギと一緒にコロニーを形成することで大きな利益を得ているのであれば、カワウコロニーの多くはアオサギとの混合コロニーになるはずであるが、実際にはカワウの単独コロニーも数多く存在している。また、青森県の津軽半島でおこなったコロニーの分布調査では、アオサギの単独コロニーが多く存在するにもかかわらず、カワウは一部のアオサギコロニーにしか参入していない（Fig. 6-1）。したがって、カワウがアオサギのコロニーに参入する際には何かしらの制限があると考えられる。

第3章で示したようにカワウは巣材のほとんどを水中から獲得しており、水面の水平距離が近い樹上に営巣し、捕食者が出現した際には水面に逃げることから、繁殖活動のさまざまな面で開放水面への依存度が高いと思われる。したがって、開放水面の存在もまた、カワウの繁殖地選択やコロニー形成に強く影響していると推測され、たとえばアオサギが営巣していても社寺林のような開放水面が隣接しないコロニーへは、カワウは参入できないのかもしれない。しかし現在のところ、カワウの繁殖地選択における開放水面の重要性は十分に検討されていない。

青森県では冬期にほとんどの止水域の水面が結氷し、カワウやアオサギの飛来期前後にあたる2月下旬から3月下旬にかけて解氷するが、解氷のタイミングは年ごとの気象条件や地理的条件によって水域ごとに大きく異なる。結氷は「開放水面の消失」とみなすことができ、解氷しない限り、つまり「開放水面が出現」しない限りカワウはその水域を巣材獲得や捕食者回避の場として利用できないため、解氷のタイミングがカワウの繁殖地選択およびコロニー形成に影響を及ぼしている可能性がある。いくつかの鳥類では、繁殖のタイミングがその年の一腹卵数や繁殖成績に影響することから (Verhulst & Nilsson 2008)、カワウにおいても繁殖開始の適期に先立って解氷が起こる水域に選択的にコロニーが形成されているかもしれない。

そこで本章では、カワウは繁殖地を形成する際に、1)積極的にアオサギのコロニーに参入するが、2)水面の有無や水面の結氷が参入を制限する、という仮説を立て、これを検証する。また、混合コロニー成立後、カワウがコロニーに飛来する時期が、アオサギの在不在や水面の結氷の影響を受けるかどうかにも検討する。

6.2 方法

6.2.1 混合コロニーの先駆者

青森県においてカワウとアオサギを含む混合コロニーの先駆者（最初にコロニーを創設した種）を調べるために、聞き取り調査および実地調査をおこなった。まず、2016年4月時点で既に存在しているカワウ・サギ類混合コロニーもしくはサギ類混合コロニーの場所とその先駆者を明らかにするために、日本野鳥の会の有識者に聞き取り調査をお

こなった。

次に、2016 年 5-7 月、2017-2021 年 4-5 月に津軽半島の沼、溜池、湖を巡回して新規コロニーの探索をおこなった。この際、カワウ、アオサギ、ゴイサギ、ダイサギを対象とし、いずれか 1 種以上が 2 巣以上営巣・繁殖していた場合をコロニーとして記録した。コロニーの探索と同時に、既存コロニーあるいは新規コロニーの種構成に経年変化がないかを確認し、これを記録した。調査範囲以外のコロニー形成状況については、有識者に聞き取りをおこなった。

6.2.2 コロニー形成と結氷の関係

調査は 2019 年 2 月下旬～4 月上旬におこなった。津軽半島の沼、溜池、湖 73 ヲ所を対象に、4 日毎に水面の結氷割合を記録した。目視および双眼鏡で各地点の水面を確認し、結氷率が 30%以下になった時点を解氷日として記録した。なお、結氷している水面と解氷している水面は、色や波の有無で容易に識別可能であった。解氷調査と同時に、各地点のカワウおよびアオサギの個体数と営巣数をカウントし、記録した。このとき、全てのコロニーは樹上に形成されていた。

解氷時期とコロニーの形成の有無の関係を解析するために、調査地 73 ヲ所のうち森林が隣接する地点 62 ヲ所を対象に、一般化線形モデル（GLM）を用いた。応答変数はカワウあるいはアオサギのコロニー利用の有無、説明変数は解氷日（3 月 1 日を基準日としたとき何日後に解氷したか）とした。解析はカワウとアオサギで別々におこなった。

6.2.3 飛来タイミング

カワウおよびアオサギがコロニーに飛来するタイミングが結氷や他種の有無の影響を受けているかを調べるために、2021 年 3 月にカワウとアオサギの飛来数調査をおこなった。調査地は例年カワウ・アオサギ混合コロニーが形成される権現沼、冷水沼、下溜池と、アオサギ単独コロニーが形成される高野大溜池において実施した。2-3 日毎に各地点の樹上にいるカワウやアオサギの個体数を記録した。なお、結氷している水面や隣接する水路、畑などに降りている個体はカウントの対象外とした。また、各地点は直

線距離で最大約 30km 離れているが、調査は毎回 10 時から 14 時の間に実施し、立ち寄る順番を変えることで、日周的な個体数変動の影響を極力減らした。個体数調査と同時に水面の結氷割合を確認し、結氷率が 30%以下になった時点を解氷日として記録した。

6.3 結果

6.3.1 混合コロニーの先駆者

発見した混合コロニーの位置と 2021 年の各コロニーの構成種を Fig. 6-1 に示した。実地調査および聞き取り調査により、5 カ所の混合コロニーが見つかった。混合コロニーはカワウとアオサギの 2 種で構成されている地点 (e) と、これにダイサギやゴイサギが含まれている地点 (a, b, c, d) があった。これらのうち、先駆者が明らかになったのは 4 カ所 (a, b, c, d) で、全てのコロニーで先駆者はアオサギであった。現在の混合コロニーはアオサギが創設したコロニーに、ゴイサギ、カワウ、ダイサギが順に参入することで形成されていた。つまり、地点 a, b はアオサギ、カワウ、ダイサギの順に、地点 c はアオサギ、ゴイサギ、カワウ、ダイサギの順に、地点 d はアオサギ、ゴイサギ、カワウの順にコロニーに参入していた。なお、地点 e は、コロニーを発見した時点で既にカワウ・アオサギ混合コロニーだったため、先駆者を明らかにできなかった。

6.3.2 コロニー形成と結氷の関係

調査地点の解氷日とコロニーの有無を Fig. 6-2 に示した。解氷は岩木川よりも西側で早く東側で遅い傾向が見られたが、地点間でかなりばらつきがあり、最も早く解氷した地点ともっとも遅く解氷した地点間で、27 日の差があった。また、コロニーが形成された地点の解氷は、最も早い地点と遅い地点で 16 日の差があった。

カワウが含まれるコロニーは全てアオサギを含むサギ類との混合コロニーで、3 月 1 日～3 月 7 日の間に解氷する場所に形成されていた。一方で、アオサギを含むコロニー（単独コロニーおよび混合コロニー）は 3 月 1 日～3 月 16 日に解氷する場所に形成されていた。GLM による解析の結果、有意ではないものの、カワウは解氷日が早い場所にコロニーを形成する傾向が見られたが ($p=0.074$)、アオサギではそのような傾向は見

られなかった ($p=0.401$) (Table 6-1).

6.3.3 飛来タイミング

各地点におけるアオサギの日別個体数および解氷日を Fig. 6-3 に示した。冷水沼、権現沼、高野大溜池の3ヵ所では、アオサギは3月13日まで1羽も確認できなかったが、3月15日に6-33羽が確認された。下溜池では、アオサギは3月11日に8羽確認され、3月13日に0羽になったが、3月15日に49羽確認された。解氷日はコロニーによって異なり、解氷が最も早かった冷水沼と最も遅かった高野大溜池では2週間の差があった。多くの地点でアオサギが初認された3月15日に、冷水沼と権現沼は解氷していたが、下溜池と高野大溜池は解氷していなかった。

各地点におけるカワウの日別個体数および解氷日を Fig. 6-4 に示した。最初にカワウが確認された日は地点によって少し異なり、下溜池は3月4日、冷水沼は3月9日、権現沼は3月11日だった。解氷日は下溜池が3月19日、冷水沼が3月9日、権現沼が3月11日で、下溜池では解氷日より前にカワウの飛来を確認したが、冷水沼と権現沼では解氷日と同日に確認した。また、個体数変化の傾向も地点によって異なった。下溜池において、カワウの個体数は確認初日の3月4日; 28羽から3月17日; 96羽まで13日間で緩やかに増加し、解氷日の3月19日に132羽に増加すると、その後横ばいになった。冷水沼においては確認初日(解氷日)の3月9日; 69羽から6日間で149羽まで、権現沼においては3月11日; 29羽からわずか2日間で100羽に急増した。その後、両地点ともに個体数は大きく変化しなかったが、3月24日に30羽ほど増加した後、横ばいになった。また、アオサギが飛来した3月15日の前後で、大きな個体数の変化は見られなかった。

なお、調査期間中、冷水沼、冷水沼、高野大溜池にはオジロワシが何度も出現しており、3月17日には高野大溜池のコロニー形成場所の樹上に止まっていた。

6.4 考察

6.4.1 混合コロニーの先駆者

津軽半島に存在するカワウのコロニーは全てアオサギを含む混合コロニーであり、コロニー形成の先駆者が特定できた全ての地点において、その先駆者はアオサギであることが明らかになった。アオサギはサギ類の中でも比較的単独営巣性が強く、繁殖開始時期が早いため、サギ類混合コロニーの先駆者として機能する (Mashiko & Toquenaga 2014)。先駆者は「繁殖地候補の相対的な質を表す指標」や「繁殖の周辺環境の質を知る手がかり」として機能し、同種他個体や異種を誘引する (Forbes & Kaiser 1994; Mönkkönen *et al.* 1999)。このことから、近縁種のサギ類だけでなくカワウもアオサギを「繁殖地の質の指標」として利用し、積極的にアオサギのコロニーに参入したと考えられる。

ただし、調査対象としたコロニーの数が少ないため、今回の結果だけでは普遍性を示すことは難しい。また、青森県ではカワウとアオサギはほとんど同じスケジュールで繁殖するが、地域によってはスケジュールがずれたり異なる時期に繁殖する。このような場所でもアオサギが「繁殖地の質の指標」としているかは不明である。普遍性の検証や地域性の有無を明らかにするためには、広域での調査が必要となる。

6.4.2 コロニー形成と結氷の関係

津軽半島の沼、溜池、湖の解氷時期にはかなりばらつきがあったが、西側で早く東側で遅い傾向が見られた。これらの水域は一部を除き平野部にあるため、標高よりも気象条件（気温や積雪量）と湧水や河川からの流入の有無が影響している可能性が高い。西側（鱈ヶ沢観測所）と東側（五所川原観測所）で 2019 年 1 月～3 月の平均気温および平均最低気温と平均降雪量を比較すると、西側は東側よりも日平均気温が 0.7°C、日最低気温が 0.9°C 高く、降雪量は 15cm 少ない（気象庁）。気温が高く降雪量が少ないほど水面の解氷は早く進むため、西側で解氷が早い傾向が見られたと推測さ

れる。また、少なくともカワウのコロニー形成地（図の星印）では、地下水が湧いていたり他の水域から流入があることがわかっている。水の流れがあることで、解氷が早く進んだ可能性がある。

カワウは比較的解氷が早い水域をコロニー形成地として利用しており、アオサギのコロニー形成地であっても解氷が遅い水域（3月10日以降）は利用しなかった。このことから、カワウの繁殖地選択には解氷の早さが影響していることが示唆された。第3章で示した結果・考察から、カワウが繁殖活動や逃避行動をおこなう上で水面が重要な役割を果たしていることが明らかになっており、早い時期に「水面」が利用できるようになる解氷の早い地点を選択したと考えられる。一方で、アオサギは解氷日とは無関係にコロニーを形成していた。アオサギの繁殖行動や逃避行動には水面はあまり影響せず（第3章参照）、水面が隣接しない社寺林などでも普通に繁殖する（清棲 1965; 佐々木 2001）ため、それに矛盾しない結果が得られたと思われる。

今回の調査では、扱えたコロニー数が少なかったため、有意性のある解析結果は得られなかった。カワウのコロニー形成と結氷の関係をより詳細に明らかにするためには、青森県の他の地域や北海道など冬期に止水域が結氷する地域で追加調査をする必要がある。

6.4.3 飛来タイミング

アオサギは解氷とは無関係に3月15日前後にコロニーに飛来することが明らかになった。このことから、アオサギの飛来タイミングを決定しているものは解氷ではなく日長などの年変動がほとんどない環境要因であると推測される。鳥類は日長により渡りや換羽、繁殖活動などが調節される（Coppack *et al.* 2004）。特に、渡りをする種では活動量や体重が強く調節され、漂鳥（日本国内で季節性の移動をおこなう種）では弱く、留鳥（季節性の移動がほとんどない）ではほとんど調節されない（中村ら 1976）。青森県においてアオサギは漂鳥もしくは留鳥とみなされているが、繁殖活動に関する内的環境は日長の影響を受けている可能性がある。

カワウは場所によって飛来するタイミングが異なり、解氷とほぼ同時にコロニーに飛来した場合と解氷よりも早く飛来した場合があったが、解氷と一緒に飛来した地点の方が個体数は急激に増加した。また、調査中、カワウが結氷している冷水沼や権現沼の上空を旋回し、樹上や結氷している水面に降りずにどこかへ飛んでいく、という水面の状況を確認するような行動をとっているのが何度も観察された。このことから、カワウの飛来タイミングに解氷が大きく影響していると考えられる。カワウは生理的には1年中繁殖が可能なため（福田 2002）、繁殖可能な環境条件になったタイミングで繁殖地に飛来すると考えられる。今回の結果で、カワウは冷水沼と権現沼には解氷と同時に飛来したが下溜池には解氷よりもかなり前に飛来したが、この違いには捕食者の出現頻度が関係しているかもしれない。調査期間中、下溜池ではカワウの捕食者になるような猛禽類は確認できなかったが、冷水沼と権現沼ではカワウの捕食者となりうるオジロワシが何度も出現していた。カワウは捕食者が出現した際に水面に逃避するため（第3章 参照）、捕食者の出現が多い場所では開放水面の重要性が増すのかもしれない。

繁殖地の選択において、カワウはアオサギの存在を利用していることが示唆されたが、飛来タイミングはアオサギの有無とは無関係だった。コロニー性鳥類は繁殖経験のある場所を翌年以降も継続して利用するため（Greenwood & Harvey 1982; Carrasco *et al.* 2017）、繁殖地が選択された後（利用2年目以降）解氷という環境条件に合わせて飛来したと考えられる。

今回得られた結果は、カワウは繁殖地を形成する際に、1)積極的にアオサギのコロニーに参入し、2)水面の有無や水面の結氷がその参入を制限するという2つの仮説を支持するものであり、カワウは結氷という環境条件の制限を受けながらアオサギを追従してコロニーを形成することが示唆された。

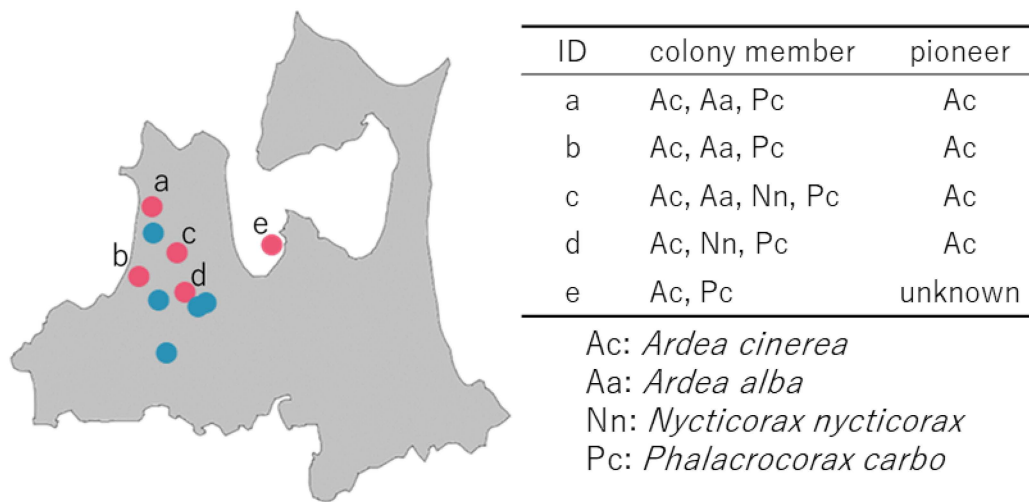


Fig. 6-1. Pioneer species of mixed-species colony. Red plots show the mixed-species colony including Great Cormorant. Blue plots show mono-species colony of Grey Heron or mixed-species colony of Grey Herons and other egrets.

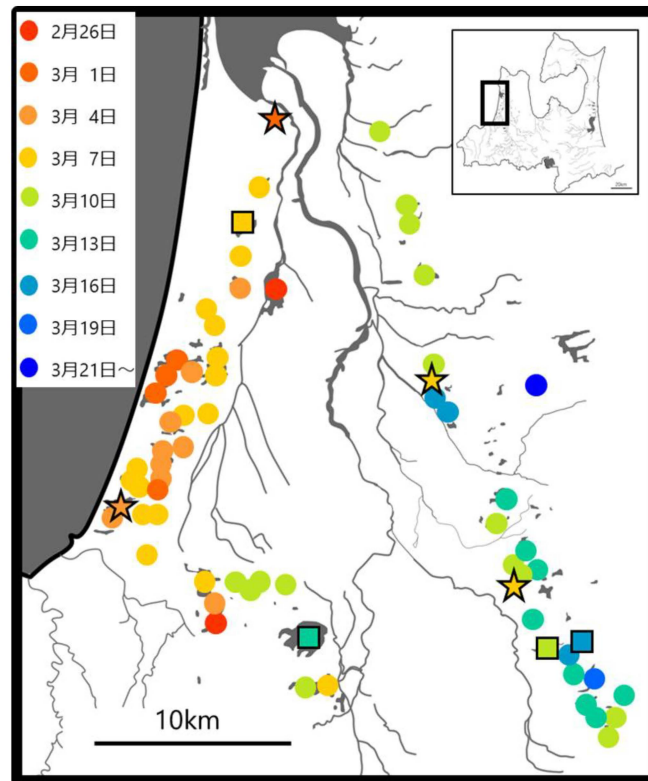


Fig 6-2. Timing of thawing in pond, marsh, and lake in northwestern part of Aomori Prefecture. Star symbols show mixed-species colony included Great Cormorants. Square symbols show mono-species colony of Grey Heron or mixed species colony of Grey Heron and other egrets. Circle symbols show the study site where did not have colony.

Table 6-1. Result of Generalized linear model (GLM).

カワウ	Estimate	SE	z	p
(Intercept)	0.496	1.518	0.327	0.744
解氷日	-0.244	0.136	-1.89	0.074
アオサギ	Estimate	SE	z	p
(Intercept)	-1.000	1.242	-0.786	0.432
解氷日	-0.081	0.096	-0.841	0.401

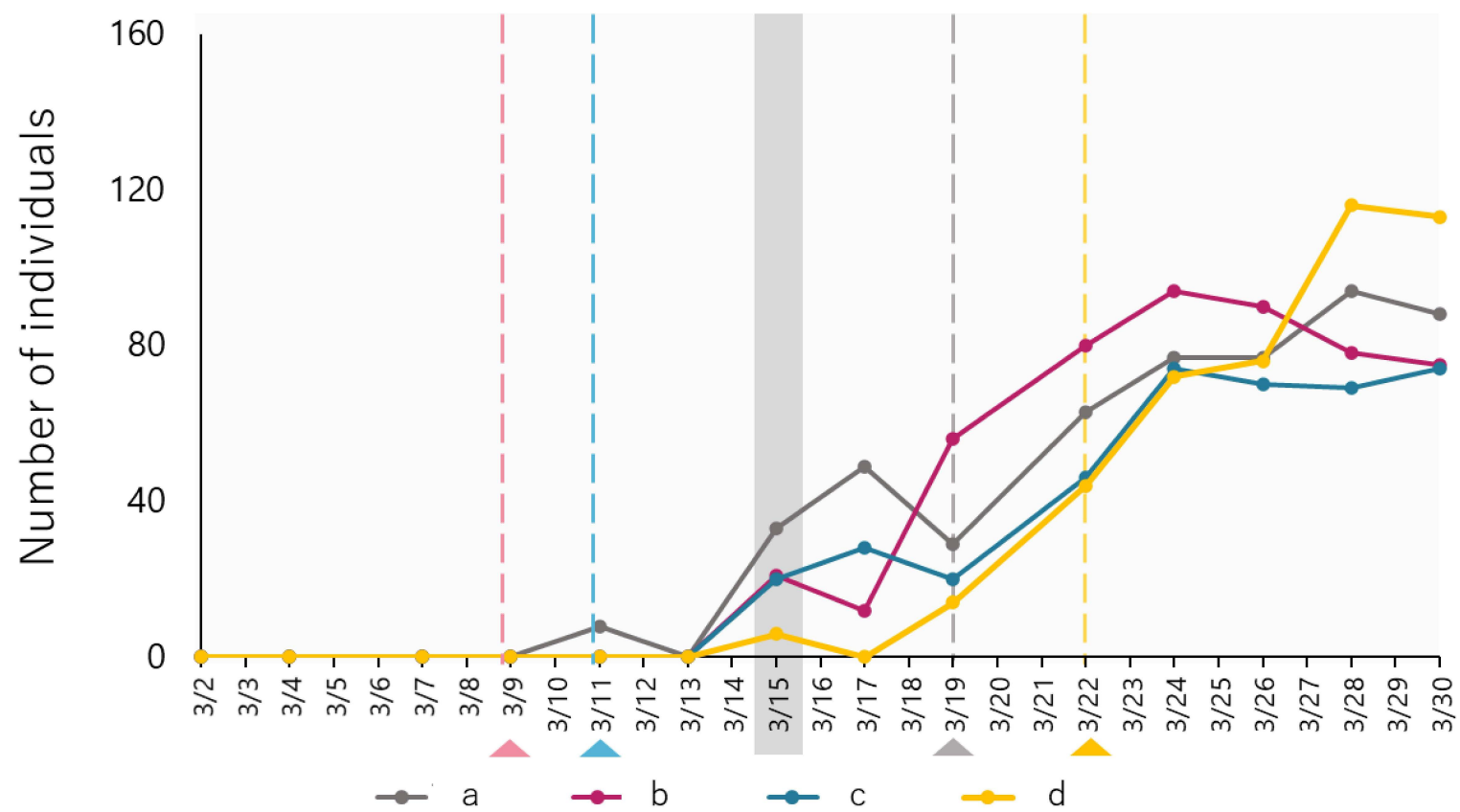


Fig. 6-3. Number of individual of Grey Heron per day at (a)Shita pond, (b)Hiyamizu marsh, (c) Gongen marsh, (d) Kouya pond. Broken lines and triangles show the thawing date of each colony.

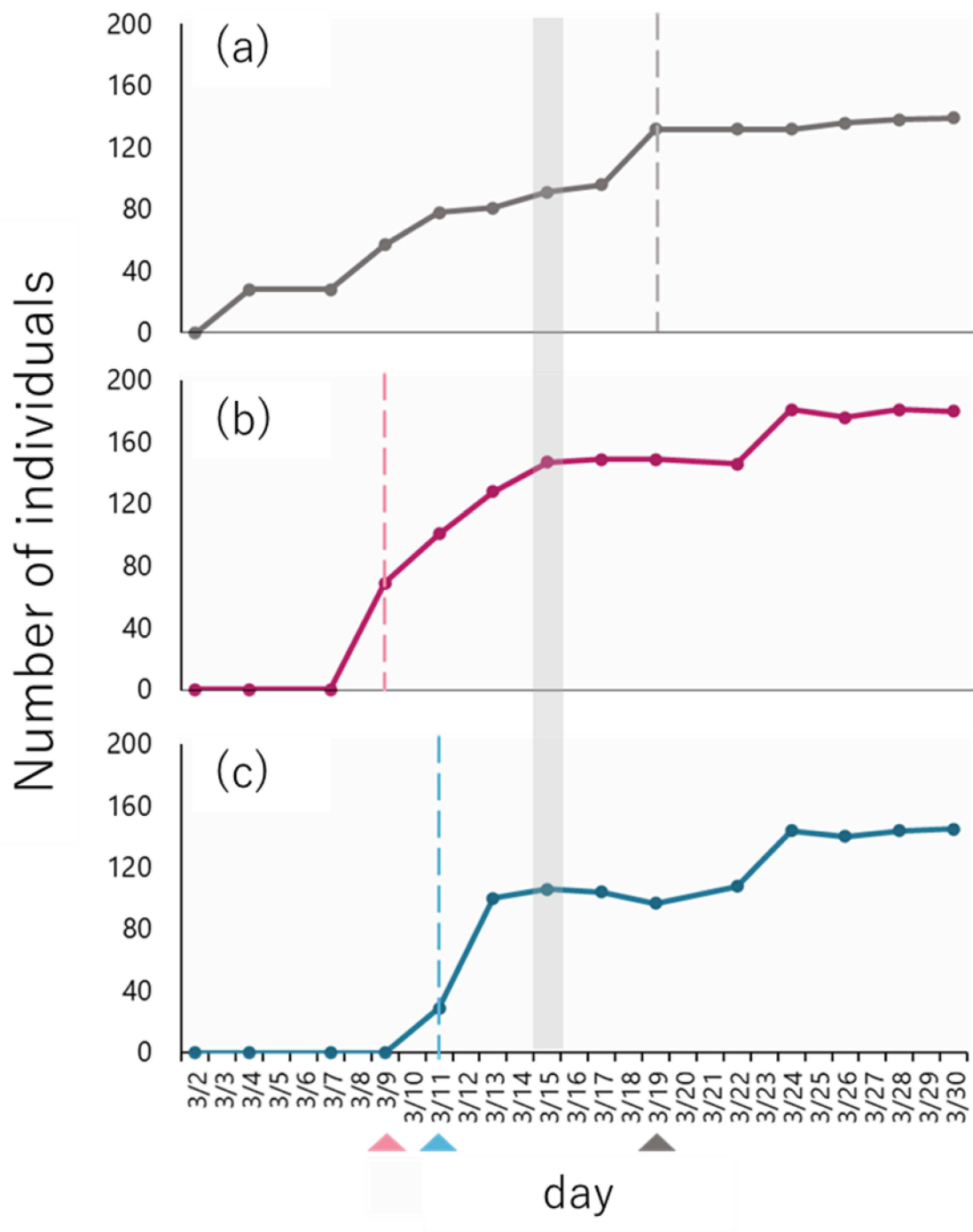


Fig. 6-4. Number of individuals of Grey Heron per day at (a)Shita pond, (b)Hiyamizu marsh, (c) Gongen marsh, (d) Kouya pond. Broken lines and triangles show the thawing date of each colony. Grey belt shows the arrival date of Grey Herons.

第 7 章：総合討論

本論第 2 章において、カワウとアオサギの繁殖スケジュールがおおよそ一致していることを明らかにした。繁殖スケジュールの一致は、両種が積極的に繁殖を同調させた結果ではないが、一定の期間に大量の卵とヒナが生産されることから、希釈効果が生じる状況下にあることが示された。第 3 章において、種間で営巣位置、巣材獲得場所、採食環境の選好性が異なることを明らかにした。この結果は両種の生態や形態の違いが反映されたものであり、両種の資源を巡る競争は緩和されていることが示唆された。第 4 章において、両種は特定の猛禽類にのみ警戒行動を示すこと、脅威的な捕食者に対する対捕食者行動が種間で異なることを明らかにした。この結果から、両種は捕食者を識別していること、警戒対象を共有していることが示された。さらに、カワウはアオサギの積極的な対捕食者行動に片利共生している可能性が示唆された。第 5 章において、カワウは単独コロニーでも混合コロニーでもアオサギの警戒声に警戒行動を示すが、アオサギは単独コロニーでも混合コロニーでもカワウの警戒声に警戒行動を示さないことを明らかにした。さらに、ムクドリの警戒声に対する反応について、混合コロニーのカワウは試行を重ねると反応が低下したが、単独コロニーのカワウは試行間の反応に差はないことを明らかにした。この結果から、カワウは生得的にアオサギの警戒声に反応し、混合コロニーでアオサギの警戒声を盗聴できる可能性が示唆された。さらに、アオサギの行動を盗み見ることで、警戒声に対する判断の精度（反応すべきか否か）を向上させている可能性が示唆された。つまり、カワウはアオサギの音声情報と視覚情報を片利的に利用して警戒声に対する応答を向上させている可能性が示された。第 2 章から第 5 章の結果から、カワウとアオサギは混合コロニーを形成することで互いに利益を得るが、

カワウの方がより大きな利益を得ていることが示唆された。第6章において、カワウは繁殖地形成の際にアオサギのコロニーに参入するが、冬期の結氷が参入の制限要因になっていることを明らかにした。この結果はカワウがアオサギを「繁殖地の質の指標」として利用しているが、カワウの巣材獲得や逃避行動に水面が必要であることに起因することが示唆された。

以上のように、カワウとアオサギの間には①希釈効果や②競争の緩和といった双方に利益がある関係や③対捕食者行動の片利的な利用や④音声情報の片利的な利用、⑤繁殖地選択の指標の片利的な利用といったカワウに利益がありアオサギに利益も不利益もない関係が成立していることが示唆された。

この関係は、青森県におけるカワウの個体数やコロニー数の変動に影響を及ぼしている可能性がある。青森県全域で実施したカワウのコロニー数・個体数の調査では、2015年に確認されたコロニーは1980年代から存在するNo.10を含む4ヵ所だったが、年々増加し、2020年にはNo.10の代替コロニーであるNo.11を含む10ヵ所になった(Fig. 7-1, 7-2)。コロニーの増加に伴い、総営巣数は2015年: 770 巣から2020年: 914 巣まで増加した。また、2015年以降に形成されたコロニーにおいて、県の西部と東部で営巣数に大きな違いが見られた(Fig. 7-2)。西部においては、調査期間中に営巣が一度でも確認できたコロニーは6ヵ所(Fig. 7-1: No.1-6)あり、年ごとのコロニーおよび営巣数は、2015年: 2ヵ所 154 巣から2020年: 5ヵ所 346 巣まで倍増した。一方で東部においては6ヵ所のコロニー(Fig. 7-1: No.7-9, 12-14)が確認されたが、持続的に利用されない小さなコロニー(10 巣未満)が多かった(Fig. 7-1, 7-2)。西部と東部のコロニー数の違いには銃器による繁殖個体の駆除とアオサギの有無が影響している可能性がある。青森県では東部のNo.13とNo.14で育雛期に銃器による繁殖個体の駆除が実施された(青森県漁業協同組合連合会 私信)。これらのコロニーでは消失と営巣数減少が確認されていることから、駆除の実施がコロニーの消失や営巣数減少に影響していると考えられる。また、西部のコロニーは全てアオサギとの混合コロニーであり、東部のコロニーは全てカワウ単独コロニーという違いがある。混合コロニーと単独コロニーで

カワウの営巣数の年変化を比較すると、単独コロニーの方が形成初年の営巣数が多く、また営巣数の増加が著しかった (Fig. 7-3). このことから、アオサギの存在がカワウの営巣数ひいては個体数の増加に影響している可能性がある. 本論で明らかになった通り、カワウはアオサギと混合コロニーを形成することで、大きな利益を得ている可能性が高く、この種間相互作用が営巣数の増加に影響している可能性がある. したがって、カワウはアオサギの存在を足掛かりに青森県において繁殖地および個体数を増加させているかもしれない.

本研究は、多角的な行動観察や長期的な観測データから、複雑な種間関係が生物の個体群動態に影響を及ぼしていることを示唆した. これまで、数理モデル (Mougi & Kondoh 2012) や個体数の変動データ (Ushio *et al.* 2018) から複雑な種間関係が個体群や群集の動態を左右することが示唆されてきたが、これらの研究では生物の行動を観察したわけではなく、実際にどのような種間関係が生じているのかはわかっていなかった. 本研究はこれまでの理論研究を実証する数少ない例となり、生物の共存機構や群集の変化、そしてそれらを駆動する原理の理解を進展させる重要な視点を提供する.

さらに、本研究の成果は野生動物の保全管理に応用することができる. 保全管理では、個体数減少あるいは鳥獣被害などの問題が深刻化する前と後に対策を講じることが重要であるが、個体群動態や分布の変化は予測が難しく、効果的な予防的対策はほとんど講じられていない. この問題に対して、本研究は種間関係に着目することで生物の分布拡大パターンの予測を可能にするという新たな展開をもたらす. 本研究の対象種であるカワウによる漁業被害は全国で問題になっており、青森県を含め被害が顕在化していない地域での予防的対策の実現は急務である. 本研究は、アオサギの有無や結氷という観測しやすい要因からカワウの個体群動態や分布パターンの予測が可能なことを示しており、この知見は予防的対策に即時に利用できると考えている.

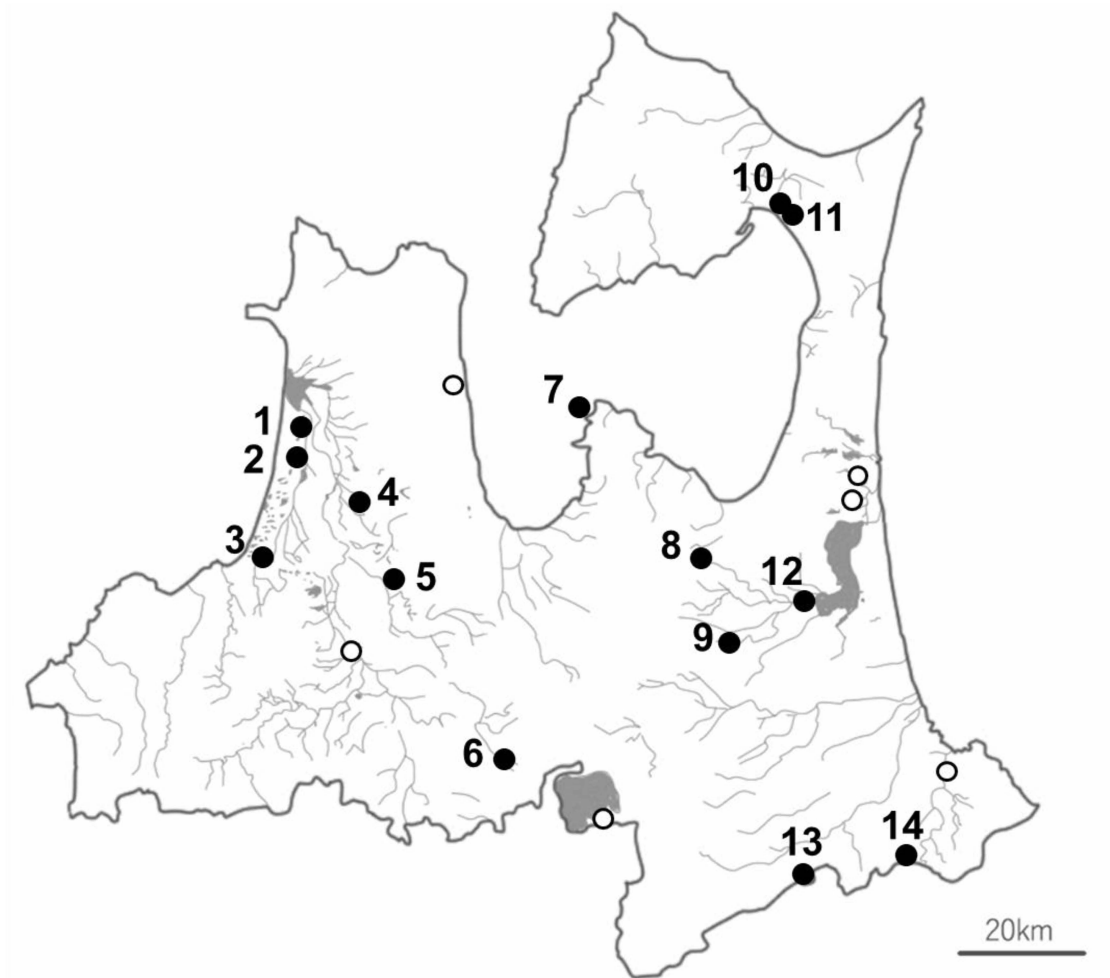


Fig. 7-1. Distribution of colony (filled circles) and roost (open circles) of the Great Cormorant in Aomori Prefecture from 2015 to 2020.

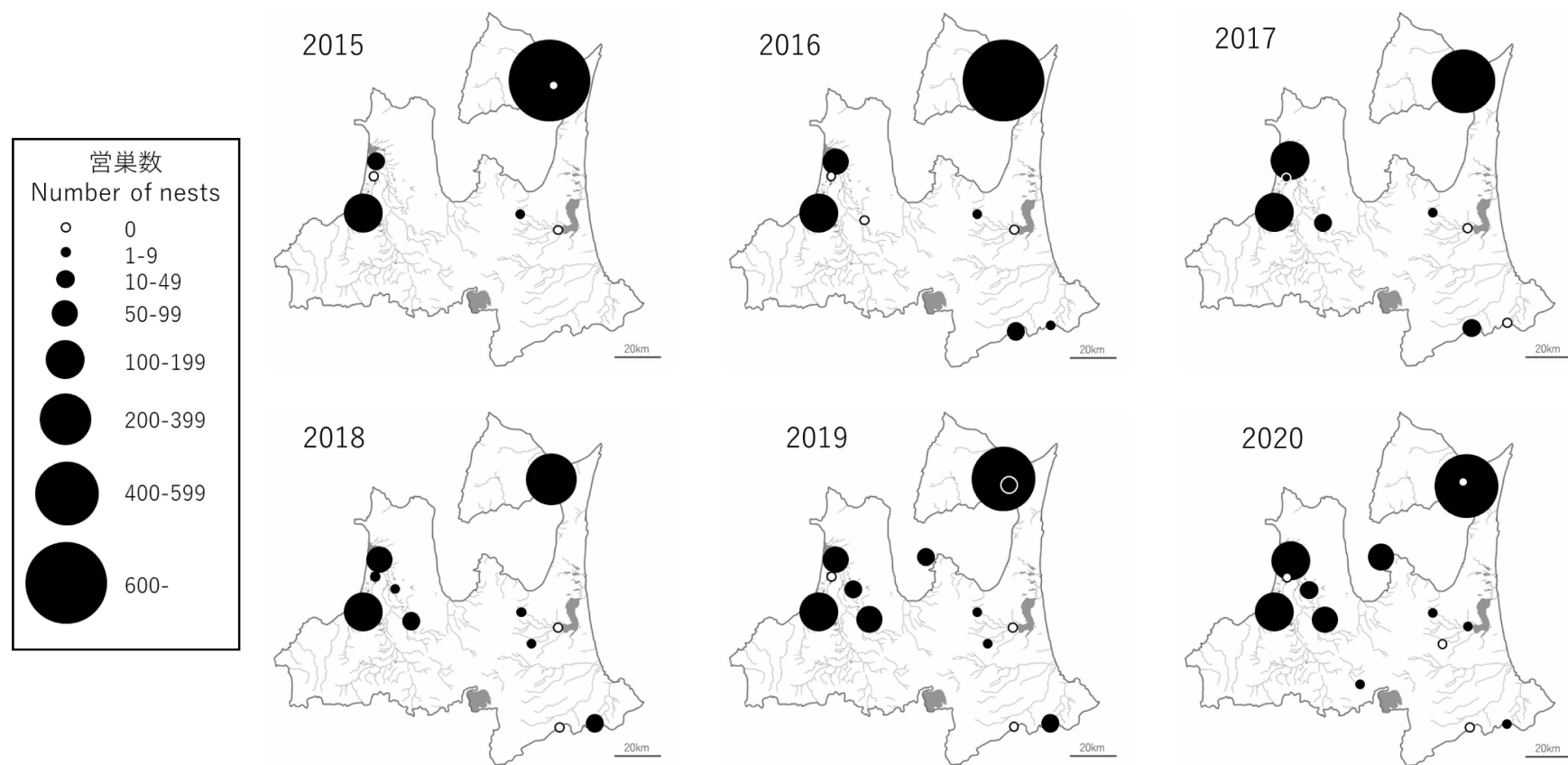


Fig. 7-2. Annual change of the number of Great Cormorant nests in Aomori from 2015 to 2020.

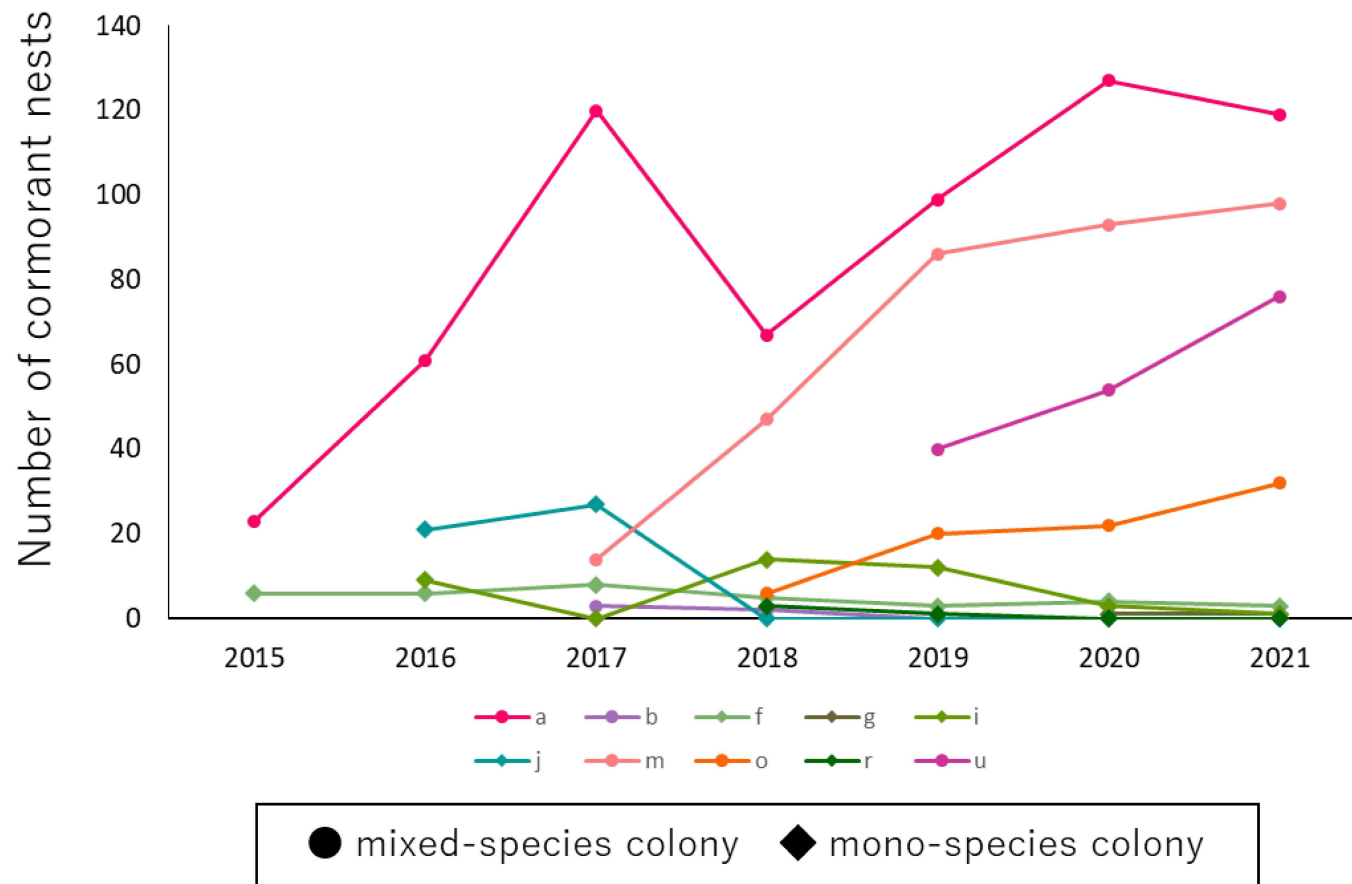


Fig 7-3. Annual change of the number of Great Cormorant nests in mixed-species colony with Grey Heron vs mono-species colony.

謝辞

本研究を遂行するにあたり、弘前大学の東信行教授に適切なお助言を賜り、丁寧にご指導して頂きました。また、研究室内外で貴重な体験をする機会を多大に与えていただきました。心より深く感謝申し上げます。

弘前大学の曾我部篤准教授には、研究の方針や投稿論文執筆に関して様々なお助言を賜りました。岩手大学の東淳樹講師、山形大学の江成広斗教授、帯広畜産大学の赤坂卓美助教には、本研究に関して様々なお助言を賜りました。以上の方々に深く感謝申し上げます。

岩手県立博物館の高橋雅雄学芸員には、研究を進めていく際に細やかな指導を賜りました。心より感謝申し上げます。

本研究の安定同位体比分析において、総合地球環境学研究所 研究基盤国際センターの陀安一郎教授には実験施設・機械の提供およびご指導をして頂き、実験をスムーズに進めることができました。青森県水産総合研究センター内水面研究所の長崎勝氏、康静和徳氏にはカワウの分布に関する情報や河川の魚類を提供していただきました。また、岩木川漁業協同組合の齊藤裕氏には岩木川の魚類のサンプル採取の協力を快く引き受けていただきました。以上の方々に心より御礼申し上げます。

日本野鳥の会弘前支部の松原一男氏をはじめ、野鳥関係者の方にはコロニーに関する様々な情報をいただきました。また、多くの応援の言葉を頂き、心の支えになりました。本当にありがとうございました。調査地では様々な人にお声がけいただき、応援の言葉を頂きました。特に冷水沼のバス釣りのお兄さん、権現沼のおじいさん、下溜池のおじさんには何度もお世話になりました。皆さまのおかげで長期間にわたる調査を楽しく乗り越えることができ、多少ではありますが津軽弁にも対応できるようになりました。本当にありがとうございました。

そして、日々の生活や研究活動を支えてくださった動物生態学野生生物管理学研究室の皆さまと、学部から博士までの8年間の研究を支えてくれた愛しのカワウとアオサギに御礼申し上げます。ありがとうございました。

引用文献

- Ackerman J.T. & Eadie J.McA. 2003. Current versus future reproduction: an experimental test of parental investment decisions using nest desertion by mallards (*Anas platyrhynchos*). Behav. Ecol. Sociobiol. 54: 264–273.
- Andrews D.J. & Day K.R. 1999. Reproductive success in the Great Cormorant *Phalacrocorax carbo carbo* in relation to colony nest position and timing of nesting. Atl. Seab. 1: 107–120.
- Barrett R.T., Røv N., Loen J. & Montevecchi W.A. 1990. Diets of shags *Phalacrocorax aristotelis* and cormorants *P. carbo* in Norway and possible implications for gadoid stock recruitment. Mar. Ecol. Prog. Ser. 66: 205–218.
- Bellinato F. & Bogliani G. 1995. Colonial breeding imposes increased predation: experimental studies with herons. Ethol. Ecol. Evol. 7: 347–353.
- Bertolino S. & Goka L. 2008. Nest site selection of two heron species in Italy: a long-term study. Waterbirds 31(3): 480–484.
- Bishop M.M., Kelly L. & Dale B. 2018. Long term study of an undisturbed cormorant colony. Intermt. J. Sci. 24: 87–117.
- Blomqvist S. & Elander M. 1988. King Eider (*Somateria spectabilis*) nesting in association with Long-tailed Skua (*Stercorarius longicaudus*). Arctic 41: 138–142.
- Boulinier T. & Danchin E. 1997. The use of conspecific reproductive success for breeding patch selection in territorial migratory species. Evol. Ecol. 11: 505–517.
- Brazil M. 2009. Birds of East Asia: China, Taiwan, Korea, Japan, and Russia. Princeton University Press, Princeton and Oxford.
- Burger J. & Shisler J. 1978. Nest site selection and competitive interactions of Herring and Laughing Gulls in New Jersey. Auk 95: 252–266.
- Burger J. 1978. Competition between cattle egrets and native North American herons, egrets, and ibises. Condor. 80: 15–23.
- Burger J. 1981. A model for the evolution of mixed-species colonies of Ciconiiformes. Q. Rev. Biol. 56: 143–167.

- Burger J. 1984. Grebes nesting in gull colonies: protective associations and early warning. *Am. Nat.* 123: 327–337.
- Carrasco L., Toquenaga Y. & Mahiko M. 2017. Balance between site fidelity and habitat preferences in colony site. *J. Avi. Biol.* 48: 965–975.
- Chesson P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 31: 343–366.
- Clode D., Birks J.D.S. & Macdonald D.W. 2000. The influence of risk and vulnerability on predator mobbing by terns (*Sterna* spp.) and gulls (*Larus* spp.). *J. Zool.* 252: 53–59.
- Cook D.C. 1978. Foraging behaviour and food of Grey Heron *Ardea cinerea* on the Ythan Estuary. *Bird Study* 25: 17–22
- Coppack T. & Pulido F. 2004. Photoperiodic response and the adaptability of avian life cycles to environmental change. *Adv Ecol Res* 35: 131–150.
- Courter J.R. & Ritchison G. 2010. Alarm calls of tufted titmice convey information about predator size and threat. *Behav. Ecol.* 21: 936–942.
- Cuervo J.J. 2004. Nest-site selection and characteristics in a mixed-species colony of Avocets *Recurvirostra avosetta* and Black-winged Stilts *Himantopus himantopus*. *Bird Study* 51: 20–24
- Curio E. 1978. The adaptive significance of avian mobbing I: teleonomic hypotheses and predictions. *Z. Tierpsychol.* 48:175–183.
- Danchin E. & Wagner, R. 1997. The evolution of coloniality: the emergence of new perspectives. *Trend. Ecol. Evol.* 12: 342–347.
- Duffy D.C. 1983. Competition for nesting space among Peruvian guano birds. *Auk* 100: 680–688.
- Ellis J.C. & Good T.P. 2006. Nest attributes, aggression, and breeding success of gulls in single and mixed species subcolonies. *Condor* 108(1): 211–219.
- Fallow P.M. & Magrath R.D. 2010. Eavesdropping on other species: mutual interspecific understanding of urgency information in avian alarm calls. *Anim. Behav.* 79: 411–

- Fasola M. 1994. Opportunistic use of foraging resources by heron communities in southern Europe. *Ecography* 17: 113-123.
- Forbes L.S. & Kaiser GW. 1994. Habitat choice in breeding seabirds: when to cross the information barrier. *Oikos* 70: 377–384.
- Forero M.G., Tella J.L., Hobson K.A., Bertellotti M. & Blanco G. 2002. Conspecific food competition explains variability in colony size: a test in Magellanic Penguins. *Ecology* 83(12): 3466-3475.
- Ghalambor C.K. & Martin M. 2001. Fecundity-survival trade-offs and parental risk-taking in birds. *Science* 292: 494–497.
- Giammarino M., Quatto P. & Renna M. 2021. Impacts of Great Cormorant and Cattle Egret nesting on other waterbirds in a shared breeding site in Piedmont (NW Italy). *Acta. Ornithol.* 56(1): 39-50.
- Gill F.B. (eds) 2009. *Ornithology* (Japanese). Shinjushya. Tokyo.
- Green M.C. & Leberg P.L. 2005. Flock formation and the role of plumage colouration in Ardeidae. *Can. J. Zool.* 83: 683-693.
- Greenwood P.J. & Harvey P.H. 1982. The natal and breeding dispersal of birds. *Ann Rev. Ecol. Syst.* 13: 1–21.
- Gremillet D., Kuntz G., Delbart F., Mellet M., Kato A., Robin J., Chaillon P., Gendner J., Lorentsen S. & Maho Y. 2004. Linking the foraging performance of a marine predator to local prey abundance. *Funct. Ecol.* 18: 793–801.
- Groom M.J. 1992. Sand-colored nighthawks parasitize the antipredator behavior of three nesting bird species. *Ecology* 73: 785–793.
- Hamilton, W.D. 1971. Geometry for the selfish herd. *J. Theor. Biol.* 31: 295-311.
- Hare J.F., Sarà M., Hare A.J. & Campobello D. 2019. Asymmetrical interspecific communication of predatory threat in mixed - species colonies of lesser kestrels (*Falco naumanni*) and jackdaws (*Corvus monedula*). *Ethology* 125: 733–744.

- Hobson K.A. & Clark R.G. 1992. Assessing avian diets using stable isotopes I: turnover of ^{13}C in tissues. *Condor* 94: 181–188.
- Hobson K.A. & Clark R.G. 1993. Turnover of ^{13}C in cellular and plasma fractions of blood: implications for nondestructive sampling in avian dietary studies. *Auk* 110: 638–641.
- Hobson K.A. & Welch H.E. 1992. Determination of trophic relationships within a high Arctic marine food web using $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ analysis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 84: 9–18.
- Hobson K.A., Piatt J., & Pitocchelli J. 1994. Using stable isotopes to determine seabird trophic relationships. *J. Anima. Ecol.* 63: 786–798.
- Jakubas D. 2005. Factors affecting the breeding success of the grey heron (*Ardea cinerea*) in northern Poland. *J. Ornithol.* 146: 27–33.
- Johansen S., Larsen O.N., Christensen-Dalsgaard J., Seidelin L., Huulvej T., Jensen K., Lunneryd S.-G., Boström M. & Wahlberg M. 2015. In-Air and Underwater Hearing in the Great Cormorant (*Phalacrocorax carbo sinensis*). The Effects of Noise on Aquatic Life II, *Advances in Experimental Medicine and Biology* 875, DOI 10.1007/978-1-4939-2981-8_61.
- Ito R. & Mori A. 2010. Vigilance against predators induced by eavesdropping on heterospecific alarm calls in a non-vocal lizard *Oplurus cuvieri cuvieri* (Reptilia: Iguania). *Proc. R. Soc. B.* 277: 1275–1280.
- Jones I.M., Butler R.W. & Ydenberg R.C. 2013. Recent switch by the Great Blue Heron *Ardea herodias fannini* in the Pacific northwest to associative nesting with Bald Eagles (*Haliaeetus leucocephalus*) to gain predator protection. *Can. J. Zool.* 91: 489–495.
- Kato A., Ropert-Coudert Y., Grémillet D. & Cannell B. 2006. Locomotion and foraging strategy in foot-propelled and wing-propelled shallow-diving seabirds. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 308: 293–301.
- Kazama K. & Watanuki Y. 2010. Individual differences in nest defense in the colonial

- breeding Black-tailed Gulls. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 64: 1239–1246.
- Kelly J.P., Etienne K. Strong C., McCaustland M. & Parkes M.L. 2007. Status, trends, and implications for the conservation of heron and egret nesting colonies in the San Francisco bay area. *Waterbirds* 30: 455–639.
- Kharitonov S.P. & Siegel-Causey D. 1988. Colony formation in seabirds. In *Current ornithology*, Vol. 5 (ed. R. F. Johnston), 223–272. Plenum press, New York and London.
- Kiester A.R. 1979. Conspecifics as cues: a mechanism for habitat selection in a Panamanian grass anole (*Anolis auratus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 5: 323–331.
- Klump G.M. & Shalter M.D. 1984. Acoustic behavior of birds and mammals in the predator context. 1. Factors affecting the structure of alarm signals. 2. The functional-significance and evolution of alarm aignals. *Z. Tierpsychol.* 66: 189–226.
- Klump G.M., Kretzschmar E. & Curio E. 1986. The hearing of an avian predator and its avian prey. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 18: 317–323.
- Krebs J.B. 1974. Colonial nesting and social feeding as strategies for exploiting food resources in the Great Blue Heron (*Ardea herodias*). *Behaviour* 51: 99–134.
- Kress S.W. 1997. Using Animal Behavior for Conservation: Case Studies in Seabird Restoration from The Maine Coast, USA. *J. Yamashina Inst. Ornithol.* 29: 1–26
- Kruuk H. 1964. Predators and anti-predator behavior of the black-headed gull (*Larus ridibundus* L.). *Behaviour* 11: 1–130
- Kushlan J.A. 2018. Heron conservation – a history James. *Waterbirds* 41: 345–354.
- Lankau R.A. 2011. Rapid evolutionary change and the coexistence of species. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 42: 335–354.
- Lauro B. & Burger J. 1989. Nest-Site Selection of American Oystercatchers (*Haematopus palliatus*) in Salt Marshes. *Auk* 106 : 185–192
- Lee H.J., Yi J.H. & Sung H.C. 2019. Change in nest site and population size of great cormorants (*Phalacrocorax carbo*) in relation to different Ardeidae species in

- inland breeding sites in Korea. J. Ecol. Environ. 43: 28.
- It <https://doi.org/10.1186/s41610-019-0125-4>
- Lovette I.J. & Fitzpatrick J.W. (eds) 2016. Handbook of bird biology. Cornell Lab of Ornithology, Oxford.
- Lowney A.M., Flower T.P. & Thomson R.L. 2020. Kalahari skinks eavesdrop on sociable weavers to manage predation by pygmy falcons and expand their realized niche. Behav. Ecol. 31: 1094–1102.
- Magrath R.D, Haff T.M., Fallow P.M. & Radford A.N. 2015. Eavesdropping on heterospecific alarm calls: from mechanisms to consequences. Biol. Rev. 99: 560–586.
- Mashiko M. & Toquenaga Y. 2014. Grey Heron (*Ardea cinerea*) expansion promotes the persistence of mixed-species heron colonies. Waterbirds 37: 362–370.
- Mizutani H., Kabaya Y. & Wada E. 1991. Nitrogen and carbon isotope compositions relate linearly in cormorant tissues and its diet. Isotopenpraxis 27: 166–168.
- Mizutani H., Fukuda M., Kabaya Y. & Wada E. 1990. Nitrogen and carbon isotope compositions relate linearly in cormorant tissues and its diet. Isotopenpraxis 27: 166–168.
- Mougi A. & Kondoh M. 2012. Diversity of interaction types and ecological community stability. Science 337: 349–351.
- Moore D.J., Blokpoel H., Lampman K.P. & Weseloh D.V. 1995. Status, ecology and management of colonial waterbirds nesting in Hamilton Harbour, Lake Ontario, 1988–1994. CWS, Ontario Region, Technical Report No. 213, Burlington, Ontario, 38 pp
- Mönkkönen M., Hardling R., Forsman J.T., and Tuomi J. 1999. Evolution of heterospecific attraction: using other species as cues in habitat selection. Evol. Ecol. 13: 91–104.
- Nuechterlein G.L. 1981. Information parasitism' in mixed colonies of western grebes and Forster's terns. Anim. Behav. 29: 985–989.

- Pius S.M. & Leberg P.L. 1997. Aggression and nest spacing in single and mixed species groups of seabirds. *Oecologia* 111: 144–150.
- Quinn J.L. & Ueta M. 2008. Protective nesting associations in birds. *Ibis* 150: 146–167.
- Quinn J.L., Prop J., Kokorev Y. & Black J.M. 2003. Predator protection or similar habitat selection in red-breasted goose nesting associations: extremes along a continuum. *Anim. Behav.* 65: 297–307.
- Rainey H.J., Zuberbühler K. & Slater R.J. B., 2004. Hornbills can distinguish between primate alarm calls. *Proc. R. Soc. Lond. B* 271: 755–759.
- Regehr H.M., Rodway M.S., William A. & Montevecchi W.A. 1998. Antipredator benefits of nest-site selection in Black-legged Kittiwakes. *Can. J. Zool.* 76: 910–915.
- Ridley A.R., Wiley E.M. & Thompson A.M. 2014. The ecological benefits of interceptive eavesdropping. *Funct. Ecol.* 28: 197–205.
- Rush S.A., Pekarik C., Weseloh D.V., Cuthbert F., Moore D. & Wires L. 2015. Changes in heron and egret populations on the Laurentian Great Lakes and connecting channels, 1977-2009. *Avian Conserv. Ecol.* 10:7. <https://doi.org/10.5751/ACE-00742-100107>
- Schleidt W., Shalter M.D. & Moura-Neto H. 2011. The hawk/goose story: the classical ethological experiments of Lorenz and Tinbergen, revisited. *J. Comp. Psychol.* 125: 121–133.
- Schlossberg, S.R., Ward, M.P., 2004. Using conspecific attraction to conserve endangered birds. *Endanger. Species UPDATE* 21: 132–138.
- Schneider N.A. & Griesser M. 2014. The alarm call system of breeding Brown Thornbills (*Acanthiza pusilla*): self-defence or nest defence? *J. Ornithol.* 155: 987–996.
- Schreiber E.A. & Burger J. (eds) 2002. *Biology of marine birds*. CRC Press LLC.
- Schreiber S.J. 2017. Coexistence in the Face of Uncertainty. *Rece. Prog. Mod. Challeng. App. Math. Model. Compu. Scie.* 79, DOI 10.1007/978-1-4939-6969-2_12.
- Seppänen J.T., Forsman J.T., Monkkonen M. & Thomson R.L. 2007. Social information

- use is a process across time, space, and ecology, reaching heterospecifics. *Ecology* 88: 1622–1633.
- Shields W.M., Crook J.R., Hebblethwaite M.L. & Wiles-Ehmann S.S. 1988. Ideal free coloniality in the swallows. pp 189–228 in C. N. Slobodchikoff, editor. *The ecology of social behavior*. Academic Press, San Diego, California, USA.
- Siegel-Causey D. & Hunt G.L. Jr. 1981. Colonial defense behavior in Double-crested and Pelagic Cormorants. *Auk* 98: 522–531.
- Siegel-Causey, D. & Kharitonov G.E. 1990. The evolution of coloniality. *Curr. Ornithol.* 7: 285–330.
- Somers C.M., Lozer M.N. & Quinn J.S. 2007. Interactions between Double-Crested Cormorants and Herring Gulls at a shared breeding site. *Waterbirds*. 30: 241–250.
- Stamps J.A. 1991. The effect of conspecifics on habitat selection in territorial species. *Behav Ecol. Sociobiol.* 28: 29–36.
- Stankowich T. & Blumstein D.T. 2005. Fear in animals: a meta-analysis and review of risk assessment. *Proc. R. Soc. B.* 272: 2627–2634.
- Templeton C.N., Greene E. & Davis K. 2005. Allometry of alarm calls: black-capped chickadees encode information about predator size. *Science* 308: 1934–1937.
- Templeton C. N., Greene E. 2007. Nuthatches eavesdrop on variations in heterospecific chickadee mobbing alarm calls. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 104: 5479–5482.
- Tinbergen N. 1948. Social releasers and the experimental method required for their study. *Wilson Bull.* 60: 6–51.
- Tojo H. 1996. Habitat selection, foraging behaviour and prey of five heron species in Japan. *Jap. J. Ornithol.* 45: 141–158.
- Ushio M., Hsieh C., Masuda R., Deyle E.R., Ye H., Chang C., Sugihara G. & Kondoh M. 2018. Fluctuating interaction network and time-varying stability of a natural fish community. *Nature* 554: 360–363.
- Utekhina I., Potapov E. & McGrady M.J. 2000. Diet of the Steller's Sea Eagle in the

- Northern Sea of Okhotsk. In: Ueta M., and McGrady M.J. (eds) First symposium on Steller's and White-tailed Sea Eagles in East Asia. Wild Bird Society of Japan, Tokyo, Japan, pp. 71–92.
- Vennesland R.G. & Butler R.W. 2004. Factors influencing Great Blue Heron nesting productivity on the Pacific coast of Canada from 1998 to 1999. *Waterbirds* 27: 289–296.
- Verhulst S. & Nilsson J.-Å. 2008. The timing of birds' breeding seasons: a review of experiments that manipulated timing of breeding. *Phil. Trans. R. Soc. B* 363: 399–410.
- Wasser D.E. & Sherman P.W. 2010. Avian longevities and their interpretation under evolutionary theories of senescence. *J. Zool.* 280: 103–155.
- White C.R., Martin G.R. & Butler P.J. 2008. Pedestrian locomotion energetics and gait characteristics of a diving bird, the great cormorant, *Phalacrocorax carbo*. *J Comp Physiol B* 178: 745–754.
- Zuberbühler K. 2009. Survivor signals: the biology and psychology of animal alarm calling. *Adv. Study Behav.* 40: 277–322.
- del Hoyo J., Elliot A. & Sargatal J. (eds) 1992. Handbook of the birds of the World. vol.1. Lynx Edicions, Barcelona.
- del Hoyo J., Elliot A. & Sargatal J. (eds) 1994. Handbook of the Birds of the World. vol.2. Lynx Edicions, Barcelona.
- del Hoyo J., Elliot A. & Sargatal J. (eds) 2009. Handbook of the birds of the World. vol.14. Lynx Edicions, Barcelona.
- van Vessem J. & Draulans D. 1986. The adaptive significance of colonial breeding in the Grey Heron *Ardea cinerea*: inter- and intra-colony variability in breeding success. *Ornis. Scand.* 17: 356–362.
- 阿部誠一 2013. 平成 25 年度カワウ生息調査～山辺沢沼～. むつ市文化財調査報告書 42: 69–74.

- 安藤義範 1993. サギ類 6 種のコロニー内における営巣場所選択. 日鳥学誌 41: 29–38.
- 亀田佳代子 2004. ウ類の繁殖生態における個体変異. 日本鳥学会誌 53: 11–21.
- 橋本光正・小笠原崇 1968. 男鹿半島本山アオサギのコロニー. 東北の自然 13: 7–8.
- 佐々木凡子 2001. 京都府におけるサギ類の集団繁殖地の分布と保護. Strix 19: 149–160.
- 清棲幸保 1965. 日本鳥類大図鑑 第 3 巻. 講談社. 東京.
- 倉田篤・樋口行雄 1972. 三重県佐波留島におけるアオサギの繁殖について. 鳥 21: 21–27.
- 中村司・黒沢収・荻原光子 1967. 日長処理科におけるホオジロ属鳥類の籠内の活動. 山階鳥研報 8: 89–94.
- 渡部央 1977. 長岡市悠久山公園のサギ類集団営巣地. 長岡市立科学博物館研究報告 12: 47–60.
- 日本鳥学会 2012. 日本鳥類目録 改訂第 7 版. 日本鳥学会
- 日野輝明・石田朗, 2012. GPS アルゴス追跡による東海地方のカワウの行動圏と季節移動. 日本鳥学会誌 61: 17–28.
- 白井剛 1999. 多摩川中流域におけるアオサギの繁殖生態. Strix 17: 85–91.
- 福田道雄 1982. 下北半島におけるカワウの繁殖. 鳥 31: 69–74.
- 福田道雄 2002. 日本におけるカワウの繁殖生態. 日鳥学会 51: 116–121.
- 福田道雄 1995. 増加し始めたカワウ. 加藤陸奥雄ら監 修. 日本の天然記念物: 733. 講談社, 東京.
- 福田道雄 1996. 琵琶湖におけるカワウの繁殖状況と標識調査. カワウ環境研究会編, 琵琶湖におけるカワウの生息状況. pp 33–35.
- 福田道雄 2002(a). 日本におけるカワウの生息状況の変遷. 日本鳥学会誌 51: 4–11.
- 福田道雄 2002(b). 日本におけるカワウの繁殖生態. 日本鳥学会誌 51: 116–121.