

Chapter 10. Community ecology and management of salt marches

Jan P. Bakker, Dries P.J. Kuijper and Julia Stahl

10.1 Introduction

- 塩性湿地は海と陸の境にある生態系である。潮の動きによる影響を受けている。氾濫し流れてトラップされた土砂と植生の相互作用が塩性湿地を作り出している。
- 塩性湿地における非生物的環境は氾濫の期間や頻度、上部に位置する湿地からの高度の勾配に依存する。この高度の勾配は、植生遷移の主なドライバーである堆積物の割合にも影響する。
- 本章では自然性塩性湿地における植生と非生物的環境（地形と栄養流入）、生物的環境（野生動物や家畜）の相互作用について議論する。とくに塩性湿地群集の長期的動態を扱う。

10.2 Natural salt marsh: the back-barrier model including a productivity gradient

- ワッデン海諸島にある barrier island(海岸にそって平行にある長く狭い砂がちの島)では、砂丘の麓から潮間帯の低地へ向かって緩やかな傾斜を形成している。低高度の場所では氾濫の期間が長く頻度も高い。堆積物の流入は低い湿地のほうが高い湿地より多い。堆積物層の厚さは時間を越えて新しい湿地から古い湿地へと変化する。植生遷移を表す年代系列は東側にある新しい湿地（0 年）と西側にある古い湿地（< 150 年）により成立する(Fig. 10.1)。
- 塩性湿地において土壌中の窒素は植物生産量の制限要因である。窒素の利用可能量が窒素プールに関連しているため、植物生産量はクレイ層が発達すると増加する。つまり時系列に沿った堆積物の厚さの増加は生産力の傾度を表している。

10.3 Effects of plants on herbivores (bottom-up control)

- 生産力の傾度によって、野生動物（ガン、ノウサギ、アナウサギ）の密度は生産力が中程度のサイトで増加し、生産力が高いサイトで減少する。

理論研究によると、

生産力が低いサイト：植物バイオマスが小さすぎて植食者の個体群を支えられない。そして、植物の成長は栄養利用可能量といった bottom-up の要因によって制限される。

生産力が中程度のサイト：生産力が増加するにつれ、bottom-up から top-down 効果へシフトすると予測されている。植物バイオマスの(植食者による)top-down regulation が起る。

生産力が高いサイト：植食者の個体群が肉食獣により制限（top-down regulation）される。肉食獣が存在しない場合でも bottom-up 効果が重要な役割を果たし、植食者の密度は減少する。

例. "quality threshold hypothesis": ガンは植物バイオマスが一定の値以上になると摂取量を減少させる。これはバイオマスや草丈が高いサイトでは植生の質が減少する（葉—茎の割合が減少する）ことが関連していると考えられている。

- 植食者は植生の遷移に追いやられる。1971～1997 年の間の新しい、中程度、古い湿地におけるガン

の個体数が推定されている (Fig.10.2)。東部における新しい湿地が発達したことにより、ガンは東側へ移動し個体数が増加した。古い湿地におけるガンの個体数減少は植生変化と一致している。古い湿地でまだガンの個体数が高かった 1977 年、低木の *Atriplex portulacoides* は生息していなかったが、やがて *Atriplex* 群落が広がり、それに連動してガンの個体数減少が確認された。

- 一方で高い位置にある塩性湿地では、植生遷移がノウサギの空間的分布や植生パッチの選択へ影響を及ぼしていた。あまり好まれない *Elymus atherucus* や *Artemisia maritima* といった大型イネ科草本が、ノウサギが好む *Festuca rubra* といった小型イネ科群落へ侵入する。その結果、塩性湿地の年が増加するにつれノウサギの個体数は減少する。ノウサギも植生遷移に追いやられているといえることができる。

10.4 Effects of intermediate-sized herbivores on plants (top-down control)

10.4.1 Experimental evidence

理論的には、生産力の傾度に沿って植食者の影響は変化し、中程度の生産力があるサイトで最も top-down 効果が強いことが予測される。Schiermonnikoog における塩性湿地では、ノウサギが年間通し生息し、コクガンやカオジロガンが北極へ渡る途中の春に訪れる。時系列に沿って 4 つのサイト (1, 8, 20, 30 年) を設定し、柵を設置した。1994 年に各サイト計 4 つの柵 (高い位置と低い位置にある塩性湿地に 2 つずつ) を設置した。各柵のプロットでは 3 つの処理 (コントロール、ガンのみを排除、全て排除) を行っている。1995–2001 年の間に植生調査を実施した。

10.4.2 Effects of herbivores at high marsh

処理間での一貫した変化は観察されなかった (Fig. 10.3)。最も新しい湿地では *Festuca rubra* が広がる場所で *Elymus athericus* が増加し処理の効果が明確にも関わらず (おまけ参照)、クリアな群落の方向性のパターンは検出されなかった。

10.4.3 Low marsh

- 処理が種組成へ及ぼす影響は、低い位置にある湿地においてよりはっきりと観察された。1,8,30 年の湿地において全てを排除した柵で異なる種組成の変化が観察された。しかし、もっとも植食者の密度が高い 20 年の湿地では観察されなかった (おまけ参照)。
- DCA において、遷移段階の早い植生は下部の左側に現れ、遅い種は上部の右側に現れた (Fig. 10.3b)。全ての処理で種組成の変化には似たような傾向が観察された (i.e. 遷移段階の遅い種が増加し、早い種が減少する)。もっとも大きな種組成の変化がみられたのは、1 年湿地において全てを排除した柵である ; Fig10.3 においてもっとも大きな vector で示されている。植食者が存在しないときに、遷移段階の遅い種の被度が最も増加した。
- これらの実験により、中型草食動物による採食圧は植生遷移を遅らせ、これらの top-down 効果は低い場所に位置し若い湿地で顕著であることが示された。植食者がいない環境では、遷移段階の遅い種が若い湿地へ直接侵入し、早い段階で優占する。つまり、植食者の top-down 効果と植生の bottom-up 効果が結びつくことで、数年間の塩性湿地における植生の遷移を遅らせているのだ。
- 2 つ目の結論として、ガンのような移動性の植食者だけでは植生へ長期間インパクトを与え続けられないが、ノウサギと組合わさることによって植生遷移が遅れることが分かった。ガンは植物の生産量がピークとなる前の春のみに、塩性湿地を利用するが、ノウサギは一年中利用する。春はノウサギとガンの食性が大きく重複する (遷移段階の早い種) が冬にノウサギは遷移段階が遅く、採食

圧に sensitive な木本種を採食する。

10.5 Large-scale effects of an intermediate herbivore on salt-marsh vegetation

- 植食者が存在しないとき遷移段階の遅い種は、植食者が存在する塩性湿地に比べてより早く優占するはずである。この仮説を、ノウサギによる採食がある Schiermonnikoog とノウサギが存在しない2つの島 (Rottumerplaat(The Netherlands), Mellum(Germany)) を比較することで検証した。
- 全ての島においてサイトは1970年代に成立した湿地を選択した。初期から中期の遷移段階に出現しガンに好まれる種は、ノウサギが存在する島でノウサギが存在しない島より高い被度で出現した (Fig.10.4)。ガンにもノウサギにも好まれる *Festuca rubra* はノウサギがいる島において広範囲にわたり観察されたが、ノウサギがいない島では一部分でしか観察されなかった。一方で、遷移段階の遅い典型的な種である *Atriplex portulacoides* はノウサギがいる島で高い被度を示し、ノウサギがいない島では被度が低かった。
- これらの結果から、Schiermonnikoog で実施された小スケールにおける実験は採食圧のローカールスケールでの影響だけでなく、大きなスケールへ外挿することが可能であると結論づけることができる。中型草食動物はワッデン海諸島における大スケールの塩性湿地群集構造へ影響を与えていた。

10.6 Interaction of herbivory and competition

- 植物間の競争に加え、植物は植食者の採食圧の変化の影響を受けている。競争と採食圧は密にリンクしている：採食圧が低いとき、植物間の競争は強くなる。採食は植物間の競争に影響を与え、ターゲットとなる植物に直接的な影響をまた近隣の植物に間接的な影響を与えている。
例：草丈が低く家畜に好まれる *Triglochin maritima* は新しい湿地と古い湿地ではほとんど出現せず、中程度の湿地で多く出現する。新しい湿地では家畜の採食の強さに依存して量が決まり、古い湿地では草丈の低さから光を巡る競争に負けて追いやられてしまう。

10.7 Competition and facilitation between herbivores

10.7.1 Short-term competition and facilitation between hares and geese

- ガンとノウサギは食性が1年を通した大部分で重複するため、競争が生じているだろう。柵を用いた実験により、ガンが排除されたサイトではノウサギの採食圧が強く生じることがわかった。ガンが排除されたとき、ガンによる *Festuca rubra* の消費量とノウサギによる採食の増加が一致した。
- コクガンとカオジロガンの間、またガンとノウサギ間の競争と促進関係は Schiermonnikoog において研究されている。バイオマス（一時的な柵）とイネ科類の質（施肥）を操作し、植食者の採食選好性を記録した。

コクガン：カオジロガンにより採食された植生を好んで採食した。これはおそらく、採食されていないバイオマスが高いサイトに比べ、採食による再成長により葉の質が高められていることが関連している。窒素量が高いプロットを選択し、バイオマスが高いプロットを避ける傾向にあった。

ガン：ガンまたはノウサギによってすでに採食されたプロットを嗜好した。ノウサギによる採食は草地の質を高めていた。

ノウサギ：ガンが存在しない、バイオマスが高く、質が高い環境を好む。ガンの群れは春に塩性湿地の植生を枯渇させ、ノウサギはあまり好ましくないサイトへ追いやられていた。

10.7.2 Long-term facilitation between herbivores

- ノウサギの採食によりガンのエサの質向上が促進されていた：冬の間に低木の *Atriplex portulacoides* をノウサギが採食することで、ガンが好む草本 *Puccinellia maritima* が増加する
- 生産性が高い場所においてはノウサギによる植生遷移のコントロールが制御されない。このため、家畜のような大型草食動物によって遷移の時間を止めることが必要となる。Schiermonnikoog における古い湿地では家畜の採食がある場所のほうが、家畜を放さなかった場所よりノウサギやガンの採食圧が増加した(Fig.10.5)。家畜の禁牧から30年たち *Elymus* の被度が30%となったとき、ノウサギは採食しなかった。つまり、ノウサギの採食機会へウシの採食が促進効果を及ぼしていた。一方で短期間の実験では、5年間ウシを排除し柵内で植物バイオマスは増加したが、種の入替わりが起るには短すぎた。この短期間の実験ではウシの採食がノウサギの abundance に与える影響は確認されなかった。つまり、短期間ではウシの採食がノウサギの abundance へ与える影響は明確ではなく、長期間の時間スケールでは促進効果が生じることが提案された。
- まとめると、植食者の種間競争は春のシーズンといった短期間で生じ、長期間では促進効果が重要となってくる。

10.8 Exclusion of large herbivores: effects on plants

10.8.1 Natural marshes

- 北西ヨーロッパの湿地において家畜の放牧は一般的な土地利用方法である。家畜の採食の影響を調べるための禁牧柵実験を行った。1973年に150年以上経過した湿地に2つの柵を設置した（低い位置と高い位置）。
- 禁牧により、厚いクレイ層をもつ古い湿地は高地も低地も最終的に *Elymus athericus* へ置き換わることが分かった。禁牧して数年は多くの種が存在し、やがて草丈の高い種が優占し置き換わる。最終的に、Schiermonnikoog ではほとんどの群落が *Elymus athericus* 群落へ置き換わった。しかし、*Festuca rubra*/ *Artemisia maritima* 群落は例外で禁牧から35年経っても置き換わらなかった。これは高い位置における堆積物の薄さ（窒素流入の低さ）や乾燥した夏の蒸発散による土壌塩分の高さが置き換わりを防いだのかもしれない。
- 群落の多様性だけでなく、種の豊富さも禁牧により減少した(Fig. 10.6)。

10.8.2 Artificial salt marshes

- Dollard Bay, the Netherland にて人工湿地における禁牧の研究が行われている。このような生産性の高い湿地でウシの禁牧を実施した結果、とくに *Puccinellia maritima* が広がる場所で6年以内に *Elymus repens* が増加した。種の豊富さは禁牧区より放牧区の方が高かった。
- 人工湿地も自然湿地も禁牧を行うことで、10-30年のうちに *Elymus athericus* 群落の優占へ転換することが分かった。しかしながら、禁牧年数と *Elymus athericus* の分布の広がりには常に相関関係が見られるわけではなかった。堆積物（窒素）の流入が小さい場所ではこれらの関係が見られず、30年経過しても *Elymus athericus* 群落は優占しなかった。これは堆積物の積み重なりが不足し海面が上昇するため、より湿った環境となり *Elymus athericus* の増加を抑えているのかもしれない。また、低い密度での放牧では *Elymus athericus* の増加を抑えることはできず、強い放牧圧によって抑えることができた。

10.9 Exclusion of large herbivores: effects on invertebrates

- 放牧の停止により *Atriplex poryulacoides* から *Elymus athericus* の優占へ。*E.athericus* の侵入は全体的な種の豊富さを増加させる。これは *E.athericus* の密で草丈が高いという構造によりクモの巣を作る種が定着しやすいことがある。しかし、優占種である好塩性の *Pardosa purbeckensis* は *Elymus athericus* の侵入の負の影響を受けていた。
- ウシやヒツジの放牧を停止すると、群集の構造は分解者の優占から植食者の優占へ変化する。放牧を停止した直後は種数や個体数が増加するが、しばらくすると典型的な好塩性の種が減少するだろう。現段階では、植生と無脊椎動物の相互作用を考慮して top-down や bottom-up 効果について議論するのは難しい。現在実施されている食物網の研究はこれらの議論に役立つだろう。

10.10 Exclusion of large herbivores: effects on birds

10.10.1 Migrating birds

家畜による採食がガンの生息地利用へ与える重要性を評価するために、大スケールでの実験を実施した。その結果、長期間禁牧したサイトのみ他の処理のサイトよりガンのフン数が少なかった (Fig. 10.7)。塩性湿地における家畜の長期間の禁牧は、春に訪れるガンの利用を減少させることを示した。

10.10.2 Breeding birds

繁殖鳥に与える禁牧の影響はより研究が必要である。おそらく短期的には正の影響、しかし長期的には負の影響がおこるだろう。

10.11 Ageing of salt marshes and implications for management

- 以前は塩性湿地で放牧することは経済的であった。しかし、現在では多くの酪農家にとって塩性湿地での放牧は経済的ではない。Pioneer zone の減少、古い湿地の増加、家畜の放牧放棄が塩性湿地における *Elymus athericus* の増加を引き起こしている。
- 塩性湿地の多様な群集を維持するためには、様々な時空間スケールでの放牧管理（禁牧、強度、軽度の放牧、ローテーションの放牧）を実施することが有効である。

おまけ (Kuijper and Barker, 2005 より)

Fig.10.3 の図

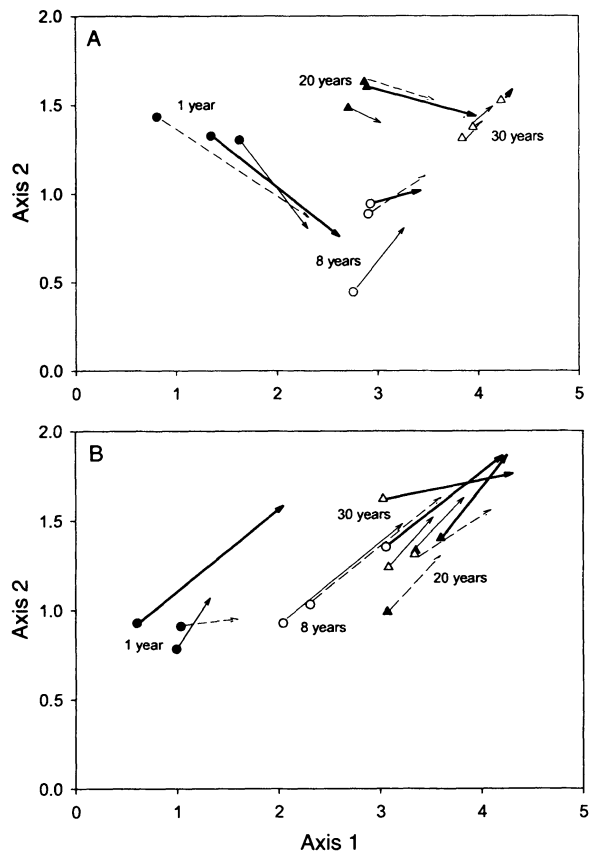


FIG. 4. The change of position of the centroids of the quadrats in the ordination diagram between 1995 and 2001 is shown by arrows on (A) the high marsh and (B) the low marsh. Note the difference in scale between panels (A) and (B). Treatments are indicated by thick lines (full), thin lines (control), and dashed lines (goose). Sites of different ages are indicated by different symbols: solid circle, 1-yr-old; open circle, 8-yr-old; solid triangle, 20-yr-old; and open triangle, 30-yr-old marsh.

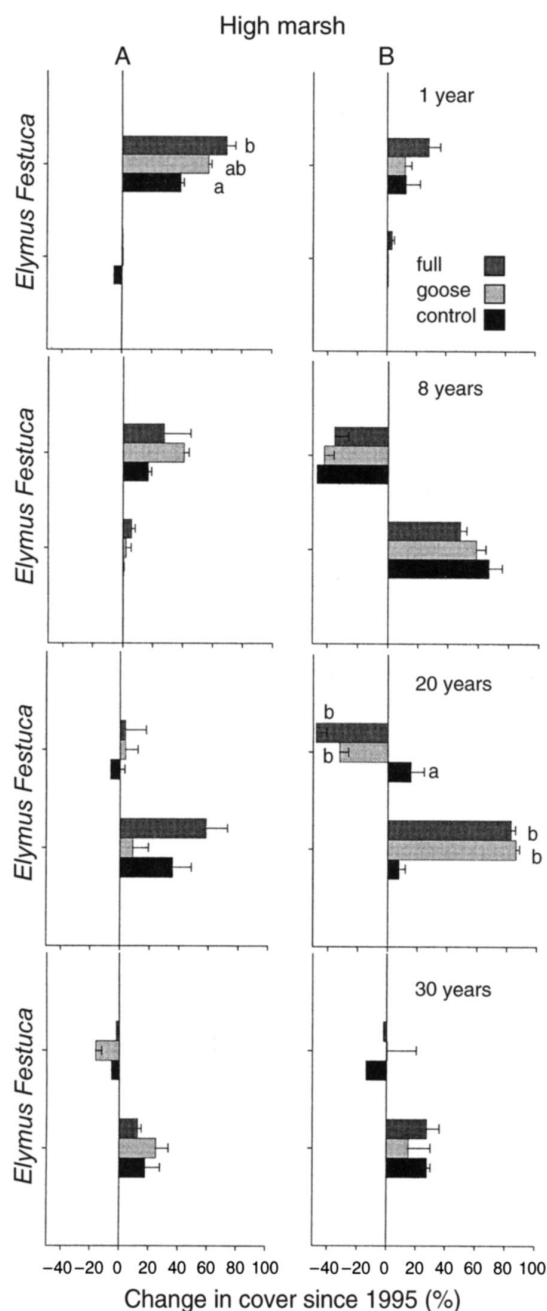


FIG. 1. Increase and decrease of typical early- and late-successional plant species in change of percent cover between 1995 and 2001 on the high marsh (results of all species are presented in Appendices A and B). The two exclosures (A and B) are depicted separately. Change in percent cover (mean ± 1 SE) is calculated from the four permanent quadrats in each treatment. The early-successional *Festuca rubra* is compared to the late-successional *Elymus athericus*. Different letters beside error bars denote significant differences between treatments in plant species cover. When no letters are present, there are no significant effects of treatment.

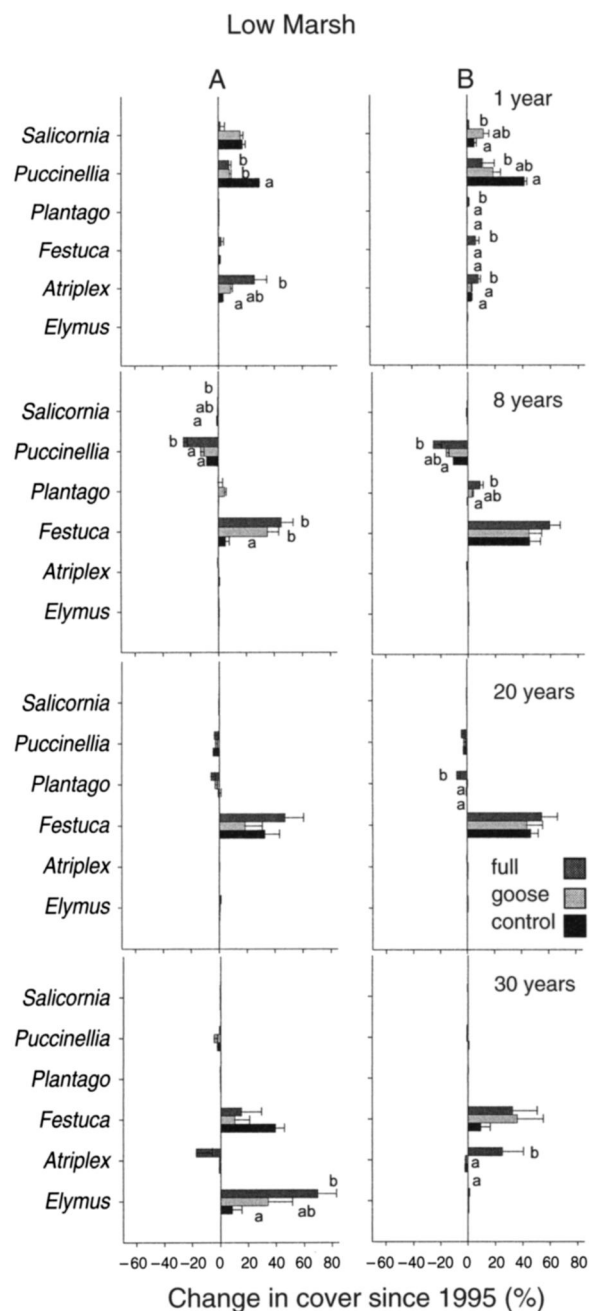


FIG. 2. Increase and decrease of typical early- and late-successional plant species in change of percent cover between 1995 and 2001 on the low marsh (results of all species are presented in Appendices A and B). The two exclosures (A and B) are depicted separately. Change in percent cover (mean ± 1 SE) is calculated from the four permanent quadrats in each treatment. The early-successional *Salicornia europaea* and *Puccinellia maritima* are compared to the mid-successional *Plantago maritima* and *Festuca rubra* and the late-successional *Atriplex portulacoides* and *Elymus athericus*. Different letters beside error bars denote significant differences between treatments in plant species cover. When no letters are present, there are no significant effects of treatment.