

イチイTaxus cuspidata S.and Z.の種子散布におけるヤマガラParus varius T. and S.の役割

誌名	日本林學會誌 = Journal of the Japanese Forestry Society
ISSN	0021485X
著者名	榊原,茂樹
発行元	日本林學會
巻/号	71巻2号
巻号補足	
掲載ページ	p. 41-49
発行年月	1989年2月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



論 文

イチイ *Taxus cuspidata* S. and Z. の種子散布における
ヤマガラ *Parus varius* T. and S. の役割

榊原茂樹*

榊原茂樹：イチイ *Taxus cuspidata* S. and Z. の種子散布におけるヤマガラ *Parus varius* T. and S. の役割 日林誌 71: 41~49, 1989 北海道大学苫小牧演習林において、動物によるイチイの種子散布機構を明らかにするため、種子の生産と消費について2本の調査木(I, II)を対象にして調査した。調査木Iでは36,628個の種子が、またIIでは2,785個の種子が生産された。生産された種子は、樹上では鳥類により(調査木Iで73%, IIで46%), 地上ではネズミ類により(Iでは14%, IIで34%)高い比率で消費されたが、全生産量の約5%はヤマガラの貯食行動により散布された。この5%のうち、37%は樹皮の裂目や針葉の間などの樹上に貯食され、63%が地上に貯食された。地上での貯蔵の多くは、樹木の根際や急斜面などの比較的特定の場所に集中して行われた。これらの貯食場所はイチイ稚樹の更新場所とほぼ一致していた。さらに、種子の散布距離の頻度と稚樹の分布との間には密接な関係がみられた。これらの結果から、ヤマガラによるイチイ種子の貯食散布がイチイの分散と更新にとって重要な意味をもつと考えられた。ヤマガラ以外の動物も含めて、イチイとその種子散布者の相互関係について論じた。

SAKAKIBARA, Shigeki: The role of the varied tit, *Parus varius* T. and S., in the seed dispersal of Japanese yew, *Taxus cuspidata* S. and Z. J. Jpn. For. Soc. 71: 41~49, 1989 The dispersal mechanism of Japanese yew (*Taxus cuspidata* S. and Z.) seeds by animals, especially birds, was studied in the Tomakomai Experimental Forest of Hokkaido University in southern Hokkaido. Two sample trees (I and II) were investigated for seed production and their consumption by animals. Trees I and II produced 36,628 and 2,785 seeds, respectively. The greater part of these seeds were consumed by birds (I: 73%, II: 46%) and rodents (I: 14%, II: 34%). About 5% of all the seeds, however, were scatter-hoarded by the varied tit (*Parus varius* T. and S.) which stored 37% of them in bark fissures and among the needles of coniferous trees and 63% of them on the ground. The seeds on the ground were put on particular sites such as around the roots of trees and on steep and bare slopes. These caches were related to the distribution of yew seedlings. Moreover, the frequency of dispersed seeds plotted against distance was related closely with the density of the seedlings. From these results, the scatter-hoarding of seeds by the varied tit was suggested to be important in the dispersion of yew. The relationship between yew and the dispersal agents, including not only the varied tit but other animals, also is discussed.

I. はじめに

樹木の更新にとって不可欠な種子分散の役割は、動物の摂食などによる母樹周辺での高い死亡率の回避、林冠の疎開した地域などへの侵入、生育適地への定着の三つの側面があるとされている(Howe and SMALLWOOD, 1982)。そして、このうちとくに3番目の生育適地への定着には、鳥類やアリ類をはじめとする動物が大きくかかわっていることが指摘されている。

鳥類による種子の散布形態について、黒田(1982)は、1)鳥が誤って種子を落とす、2)種子を呑み込

み糞として出す(被食型散布)、3)種子が鳥の体に付着して運ばれる、4)種子がペレットとして吐き出される、5)貯食された種子が放置される(貯食型散布)の五つに分類している。これらのなかで被食型散布と貯食型散布に関する研究がよく行われている。前者については、植生や群落の遷移との関係について論じたもの(堀田, 1974; 斎藤, 1976; HOWE, 1977)、あるいは都市植生に与える影響を扱ったもの(唐沢, 1978)など多方面での研究がなされている。

一方、貯食型の散布についてはカケス類(*Garrulus* spp.)による堅果の散布(BOSSEMA, 1979; DARLEY-

* 現勤務先：北海道静内農業高等学校 Shizunai Agricultural High School, Hokkaido 056

HILL and JOHNSON, 1981) やホシガラス類 (*Nucifraga* spp.) によるマツ類種子の散布 (VANDER WALL and BALDA, 1977; TOMBACK, 1982) などの研究がある。しかし、これらカラス科の鳥と並んで貯食行動を行う種類が少なくないとみられているカラ類については、貯食行動に関する観察の記録 (中村, 1970; HAFTORN, 1956; GIBB, 1960; 樋口, 1975) はあるものの、彼らによる種子散布の実態についての量的な研究例はきわめて少ない。

斎藤 (1976) は、種子の形態からみて被食型散布に依存する樹種のひとつとしてイチイ (*Taxus cuspidata* S. and Z.) をあげている。しかし、野口 (1982) は、イチイ稚樹の分布パターンに関する調査結果から、広範囲で低密度の散布をもたらすヒヨドリなどによる被食型散布の他に、カラ類などによる近距離高密度の貯食型散布がその更新に大きく関与しているとみなしている。

この論文では、イチイが生産する種子の有効な散布者の発見と散布者による散布様式の解明を行い、イチイの種子散布メカニズムおよび樹木の更新にかかわる動物の役割について考察を試みた。

本研究を進めるにあたりご指導をいただいた北海道大学農学部林学科の五十嵐恒夫教授、同苦小牧演習林の石城謙吉教授、多くの適切な助言を与えられた国立林業試験場北海道支場の斎藤隆博士、農林水産省農業研究センターの松岡茂博士をはじめ、研究の過程で議論の相手をしてくださった北海道大学農学部の造林学教室の教官、院生、学生の各位に深く感謝の意を表する。また、調査地の北海道大学農学部附属苦小牧地方演習林で多大なご援助と有益な助言をいただいた船越三郎助手、ならびに職員の方々にも厚く御礼を申し上げる。

II. 調 査 地

調査は、北海道苦小牧市郊外にある北海道大学苦小牧地方演習林で行った。同演習林の天然生林はとくにミズナラ、カエデ類などを中心とする広葉樹が優占し、それに少数のエゾマツ、トドマツが混交している。イチイの天然生の母樹はきわめて少ない。そのためここでは、イチイの稚樹と母樹の関係が容易に判定できるので、種子散布と稚樹更新の過程を調査するのに都合がよい。演習林庁舎付近のイチイ母樹群 (雌株が 21 本) と構内に数本あるイチイ母樹 (いずれも植栽木) について調査を行った。

ヤマガラはこの地域では高密度ではないが、留鳥として普通に見られ (石城ら, 1972, 1973), 冬季にはシジュウカラ, ハシブトガラ, ゴジュウカラなどとともに混群を形成している。

III. 調 査 方 法

1. シードトラップによる落下種子の回収

構内に植栽されている孤立したイチイ母樹 2 本 (I, II) を選び、それぞれの樹冠下にシードトラップを設置し、落下する種子とその破片等を回収した。回収は 1982 年 9 月 17 日から 12 月 4 日までの間、計 11 回行い、仮種皮付き種子、仮種皮、種皮、未熟種子に分けて記録した (図-1)。種子 1 個当りの平均種皮重量は 19.2 mg であったので、回収した種皮の重量から被食種子数を算定した (以下、種皮数というのは、このようにして推定した種子数をさす)。

2. 樹冠を訪れる鳥類の観察

調査木 I, II を同時に観察できる場所にブラインドを設置し、そこから調査木に訪れる鳥類の種、個体数、およびそれらによるイチイ種子の取扱いなどについて観察した。ヤマガラについては摂食数ならびにイチイ種子を樹冠外に持ち去る数 (搬出数) を記録した。訪問数は、1 時間を 1 区切りとして飛来した鳥の延べ数を種類ごとに記録した。観察は、1982 年 9 月 17 日から 12 月 3 日の間、計 11 回行った。延べ観察時間は 133 時間であった。

3. 種子供給装置による消費量調査

樹上および地上における消費の特徴を比較するために、人為的にイチイ種子を供給した。樹上消費者用には、イチイ母樹群中の 2 地点 (A, B) に枠のついた

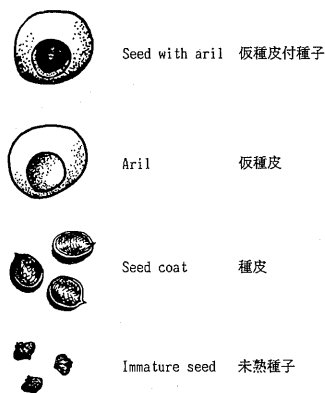


図-1. シードトラップで得られたイチイ種子
Parts of yew fruits falling into seedtraps

0.5 m×0.5 mの台を高さ1 mに設置し、また、地上消費者用には0.5 m×0.5 m、高さ0.1 mの箱で側方に0.1 m×0.3 mの入口を設けたものを2地点の樹冠下に設置した。それぞれにイチイの仮種皮付き種子を50個ずつ入れておき、6:00と17:00に消費数を数え、そのつど消費分を補充した。ただし、消費がとくに高率であった地上装置では、設置種子数を途中から300個まで増やした。

4. ヤマガラによる種子の散布距離および貯食場所

ヤマガラの貯食行動による散布距離を求めるために、約3 haをビニールひもにより10 m×10 mのメッシュに区切り、散布源と貯食地点とを地図上に記録した。この調査は、イチイの結実期間中に前記母樹群を対象にして1984年10月4日から15日までに10日間行った。

一方、1983年の結実期には貯食場所を確認することのみを目的とした調査を行った。これは、貯食空間をあらかじめ更新の可能性のあるなしの観点から、まず樹上と地上に分け、さらに前者を樹皮、針葉の間、乾燥した倒木上など、また後者を倒木わき、木の根元、シダの株、コケ、急傾斜部、イチイ樹冠下、その他(とくに特徴の認められない地面)などに細分して記録した。観察は、肉眼と双眼鏡(9倍)によって行った。

5. イチイ稚樹の分布様式

つぎに、イチイ母樹群より20 mから50 m程度離れた地点に5 m×5 mの方形区を5ヵ所設置し、これらのなかにあるイチイ稚樹の位置および立木、倒木、シダ、コケなどの位置をcm単位で記録した。ただし、立木・倒木は直径が1 cm以上、浮き上がった倒木は地上10 cm以下のものだけに限定して記録した。この調査は、見落しを少なくするため下層植生の少ない1984年5月下旬に行い、当年生の発芽状況は同年9月下旬に行った。なお、齢は当年発芽したものを1年生とした。

IV. 調査結果

1. 種子の生産と種子散布

シードトラップの回収結果は、調査木I、IIで仮種皮付き種子がおのおの5,879, 1,050個、仮種皮26,101, 1,476個、種皮26,833, 1,283個、未熟種子2,257, 302個であった。

観察によって確認されたイチイ種子の消費者は、種子の取扱い行動の面から次の三つのタイプに分けることができた。第1はシメ型で、種子を破壊して胚乳だけを摂食する(破壊摂食)。第2はヤマガラ型で、種子

の破壊摂食も行うが、それと同時に仮種皮を除去して種子だけを貯食用に搬出する。これには、ヤマガラのほかハシブトガラ、ゴジュウカラが含まれる。第3はヒヨドリ型で、種子を仮種皮の付いたままのみ込む(まるのみ摂食)。ヒヨドリのほかツグミ、アカハラなどが含まれる。この三つのタイプのうち、シメ型の消費は種子散布には関与せず、ヤマガラ型、ヒヨドリ型はそれぞれ貯食型散布、被食型散布にかかわるものである。これらのうち種子内の胚乳だけを摂食する破壊摂食の場合には、仮種皮と種皮が同数分落下する。これに対して貯食型散布の場合は仮種皮を除いた種子だけを搬出するため、仮種皮だけが落とされることになる。このことから、イチイの全種子生産推定数は、仮種皮付き種子数、仮種皮数(貯食に供された種子数と破壊摂食数の和)、まるのみ摂食型の消費数、それに未熟種子数の和として表すことができる。しかし、乾燥した仮種皮は風によりシードトラップ外へまき散らされてしまうことが多く、過小評価してしまう危険性が強い。そのため、ここでは仮種皮数を種皮数と搬出数の和として求めた。搬出数は後述する終日観察による

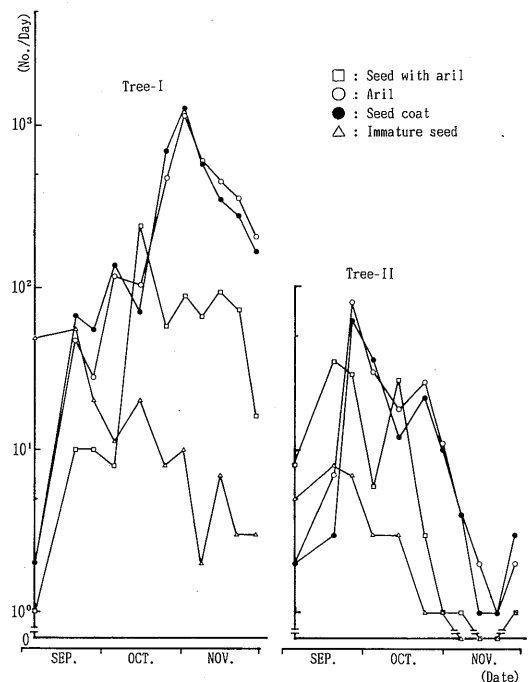


図-2. シードトラップで得られた種子数の変化(日平均)

The number (per day) of yew fruits falling into two seedtraps

ヤマガラによる搬出数から推定した。また、調査年にはまるのみ摂食型の鳥類の訪問はまったくみられなかった。したがって全種子生産数は、調査木 I では 36,628 個、調査木 II では 2,785 個となった。

図-2 に、回収した仮種皮付き種子、仮種皮、種皮、未熟種子それぞれの数を前回回収日から次回回収日までの日数で割った 1 日当りの落下数の変化を示した。未熟種子は両調査木とも初期に多く、しだいに減少していた。仮種皮付き種子は I で 10 月中旬から 11 月中旬までの期間が多く、10 月 16 日にピークがあり、II は 9 月初旬から 10 月中旬まで多かった。一方、樹冠下に残される種皮の数は I で 10 月初旬から 11 月下旬に多く、11 月 2 日にピークがあり、II では 9 月下旬から 11 月下旬の間に多く、9 月 28 日に大きなピークがあった。これらのことから、種皮数は仮種皮付き種子数落下量の増加にやや遅れて増加する傾向があることがわかった。

次に、調査木 I、II の樹冠に訪れた動物の種名と訪問頻度、摂食方法、散布方法を表-1 に示した。ヤマガラは訪問頻度が両調査木で 59 %、64 % と最も高く、その他、ハシブトガラ、シメ、シジュウカラ、カケス、ヒガラ、ゴジュウカラが観察された。II のシメの値は、終日観察日以外に樹冠への訪問が多く観察されたこと

から、実際よりもやや少なく見積もられていると考えられた。また、貯食習性をもつことが知られているエゾリスについては、イチイ種子を破壊摂食することは確認されたが、その貯食は認められなかった。カケスはイチイに飛来したものの、摂食、散布のどちらも確認できなかった。

これらのなかでとくに訪問頻度が高く、しかも種子散布に大きくかかわっていると思われたヤマガラは摂食数および搬出数を図-3 に示した。これによると、調査木 I で 10 月 28 日から 12 月 3 日、II では 9 月 17 日から 10 月 19 日、11 月 7 日から 11 月 25 日に摂食・搬出行動がみられ、それぞれの仮種皮や種皮の落下時期とよく一致していた。この終日観察から得られた一日の消費数（摂食数、搬出数）に前後の観察日との中間日から中間日までの日数を乗じ、それらを累計して全摂食数と全搬出数とを推定した。全種子生産数に対する比率をみると、調査木 I では摂食数が 4,811 個で 13.1 %、搬出数が 1,659 個で 4.5 % となり、II では同様に 35 個 1.3 %、150 個 5.4 % となった。この摂食数と前述したシードトラップで得られた種皮数（I で 73.3 %、II で 46.1 %）との差はシメやハシブトガラによる破壊摂食の結果であると考えられる。

次に、種子供給装置を使って調べた結果を表-2 に示

表-1. イチイ種子を利用する動物の調査対象木（I、II）への訪問頻度、摂食方法、および散布方法
The visitation frequency to observed trees (I and II), methods of seed feeding and seed dispersal by the animals consuming yew seeds

Species	Visitations		Method of seed feeding	Method of seed dispersal
	Tree- I	Tree- II		
<i>Parus varius</i> TEMMINCK et SCHLEGEL (ヤマガラ)	105 (59%)	23 (64%)	Fe	Synzoochoryl
<i>P. palustris</i> LINNE (ハシブトガラ)	13 (7%)	8 (22%)	Fe	Synzoochoryl
<i>Sitta europaeae</i> LINNE (ゴジュウカラ)	3 (2%)	—	Fe	Synzoochoryl
<i>P. major</i> LINNE (シジュウカラ)	9 (5%)	3 (8%)	Fe	Non-dispersion
<i>P. ater</i> LINNE (ヒガラ)	1 (1%)	—	Unknown	Unknown
<i>Coccothraustes coccothraustes</i> LINNE (シメ)	32 (18%)	1 (3%)	Fe	Non-dispersion
<i>Garrulus glandarius</i> LINNE (カケス)	15 (8%)	1 (3%)	Unknown	Unknown
<i>Hypsipetes amaurotis</i> TEMMINCK (ヒヨドリ)*	—	—	Sw	Endozoochoryl
<i>Turdus naumanni</i> TEMMINCK (ツグミ)*	—	—	Sw	Endozoochoryl
<i>T. hortulorum</i> SCLATER (アカハラ)*	—	—	Sw	Endozoochoryl
<i>Sciurus vulgaris orientis</i> THOMAS (エゾリス)*	—	—	Fe	Unknown
<i>Myomorpha</i> ord. (ネズミ類)*	—	—	Fe	Unknown

* : These species were confirmed to be present at times outside of the observation.

Fe : Feeding with seed destruction. (破壊摂食)

Sw : Swallowing both seed and fruit. (まるのみ摂食)

Synzoochoryl : (貯食型散布)

endozoochoryl : (被食型散布)

した。樹上消費装置での消費率が平均9.7%であったのに対し、地上用装置での利用は92.3%と高い値を示していた。また、その消費は前者では6:00から17:00に行われ、直接観察によるとそのほとんどが鳥類によるものであった。一方、地上での消失は17:00から6:00の間に起こり、これは主に夜行性のネズミ類によるものと考えられた。このネズミ類による種子

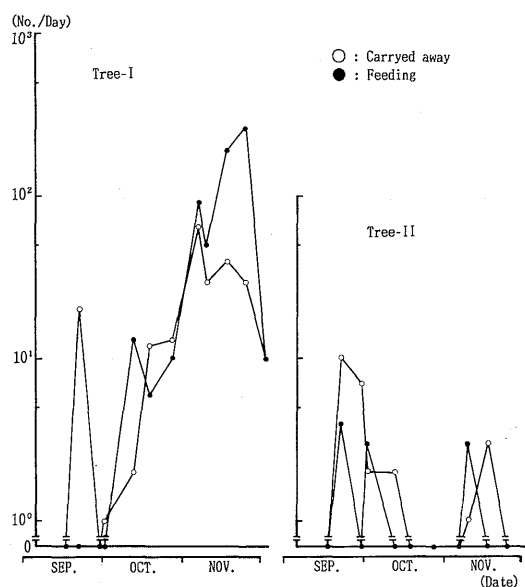


図-3. ヤマガラにより消費された種子数の変化(日平均)

Number (per day) of seeds consumed by the varied tit

表-2. 樹上および地上における種子の消費
Seed consumption in the tree and on the ground

Site	No. of seeds supplied for a test	No. of test times	No. of seeds consumed (Mean)	Mean rate of consumption
In the tree				
Site-A	50	7	0-13 (3.7)	7.4%
Site-B	50	6	0-21 (6.2)	12.3%
Total	650	13	63	9.7%
On the ground				
Site-A	50	3	48-50 (49.3)	98.7%
	100	3	80-50 (92.7)	92.7%
	300	2	270-300 (285.0)	95.0%
Site-B	50	3	28-49 (37.3)	74.7%
Total	1200	11	1108	92.3%

の消費は、食痕からみてほとんどが破壊摂食であった。重力散布された種子の9割がたは破壊摂食されるとみなされ、これらの全種子生産数に対する比率は調査木Iで14%, IIで34%となる。

2. ヤマガラの貯食行動と種子散布

ヤマガラによる貯食行動は次のように行われた。ヤマガラはイチイ種子をもぎ取ると手ごろな枝に止まり、仮種皮を枝になすりつけるようにして取り去り、種子をひとつだけくわえ貯食地域まで飛び去る。貯食地域に着くと、貯食に適した場所(貯食場所)を探し、種子をそこにねじ込み、さらにその上から数回つついて深く押し込む。ついで、その上に周囲にある樹皮の破片やコケ、落葉、土などを置き、つついて固定する。こうしてしまうと、外側からは見分けがつかない。これらは樋口(1975)の記載とほぼ一致している。種子はひとつひとつ別個の場所に埋め込まれるが、短時間内においてはほぼ一定の地域(貯食地域)に集中して貯食される傾向があった。この貯食地域は、カラ類混群の移動とほぼ一致して変わっていった。また、散布源(貯食行動の出発点)と貯食地域が近いほど単位時間当りでの貯食回数が増し、遠くなるほど減ずるという傾向がみられた。

この調査地域に生息してイチイを利用するカラ類のなかで貯食行動が観察されたのは、ヤマガラの他、ハ

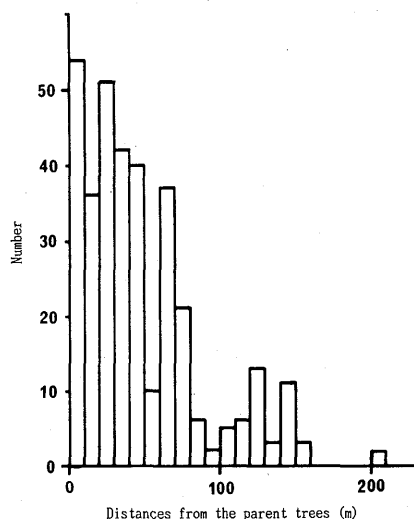


図-4. ヤマガラの貯食行動に伴って種子が運ばれた距離の頻度

Frequency of the distances between the parent trees and the sites on which the varied tit stored seeds

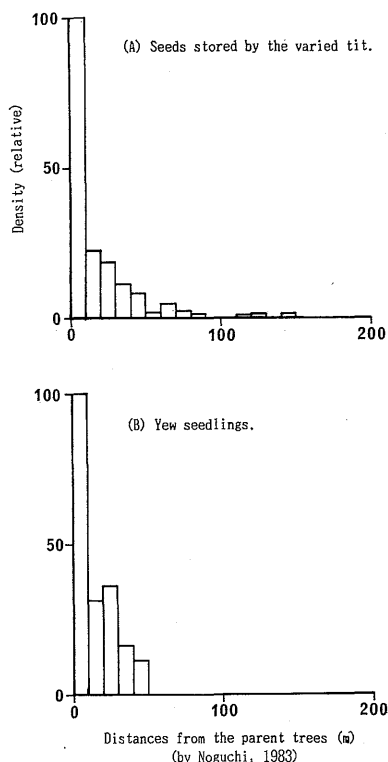


図-5. ヤマガラによって貯食された種子の密度 (A) とイチイの稚樹密度 (B) との比較

Comparison of the density distributions between seeds stored by the varied tit (A) and yew seedlings (B)

シブトガラとゴジュウカラの2種であった。このうち、ゴジュウカラはヤマガラと同じ一連の貯食行動を行ったが、ハシブトガラの場合には貯食した種子を覆い隠す行動は見られなかった。

図-4 にヤマガラによって散布されたイチイ種子の散布源からの距離を示した。観察総数は342回で、散布範囲は210 mにまでおよんでいるが、0 mから70 mまでの間に集中的に約79%が散布され、それ以上の距離での貯食は少なくなっている。この傾向を実際の稚樹分布と比較してみた。まず、散布が散布源(母樹)を中心として同心円状になされると仮定して散布の距離別相対密度を算定した(図-5 A)。ここでは0 mから10 mの頻度を100として10 m間隔の相対頻度を示してある。これを見ると、散布距離と密度との関係は顕著なL字型を示している。

一方、野口(1983)は同地域の母樹群から幅5 m長さ55 mの帯状区をとり、そのなかに生育するイチイ

表-3. ヤマガラによるイチイ種子の貯食場所
The frequency of use of different micro-habitats for seed storage by the varied tit

Storage sites	Number	Frequency (%)
In the trees		
In bark fissures	75	30
Among needles	12	5
On fallen trees	5	2
Total	92	37
On the ground		
Base of tree roots	32	13
Base of fallen trees	4	2
On ferns	3	1
On decayed stubs	7	3
Base of grass roots	1	1
On steep and bare slopes	34	13
Under yew canopy	27	11
On open ground	25	10
Others	24	9
Total	157	63

の分布を調査している。図-5 Bは、この稚樹分布調査の結果のうち種子の散布状況を直接反映すると予想される1, 2年生の稚樹密度を母樹からの距離10 m間隔でまとめ、0 mから10 mを100としてそれぞれの相対頻度を表したものである。50 m以降の記録はないが、図-5 Aの散布密度の図形と酷似している。

つぎに、1983年に母樹群に近い地域で貯食場所を詳しく観察した結果を表-3に示す。貯食場所を樹上と地上に分けると前者が全体の37%、後者が63%であり、地上への散布が多い。樹上での貯食場所は、樹皮の隙間が最も多く全体の30%を占めていた。また、定量化することはできなかったが、コケが樹皮に着生している部分への貯食がとくに多いように思われた。その他、母樹以外のイチイの葉間やトドマツ・エゾマツの葉間などにも貯食することが認められた。一方、地上はすべて発芽可能な環境であるが、倒木わき、木の根元、シダ、朽ちた倒木や切り株上、草木の根元、根返り部分あるいは急傾斜部などの場所に集中する傾向が認められた。こうした場所への貯食は全体の33%、地上貯食中の54%を占めていた。その他、イチイ樹冠下への貯食が全体の11%を占め、外見上特徴がないように思われる平坦地には10%が貯食されたにすぎなかった。

表-4はイチイ種子を貯食するカラ類3種の貯食場所を比較したものである。今回の調査はヤマガラの行動を中心に行ったため、ハシブトガラとゴジュウカラ

は観察数は少ないが、ヤマガラが地上部に 63 % 貯食していたのに対し、これら 2 種では地上への貯食がまったく見られなかった。

一方、ヤマガラが立木の根際付近や倒木わきなど地上部の何らかの特徴的な場所に多く貯食するという調査結果(表-3)と稚樹の分布との関係を見るため、五つの方形区でイチイ稚樹と立木、倒木などの距離を調べた(図-6)。これらの方形区内のイチイ稚樹数の合計は当年生から 11 年生のもの 162 個体であった。また、比較対象のためにイチイがランダムに存在することを想定して実際のイチイ稚樹数と同数の点(162 点)を乱数表を用いて図上に落とし、同様に立木等との最短距離を求める作業を 10 回反復し、その平均値を求めた(図-6)。なお、これらの点が立木上や倒木上に落ちた場合は 0 cm から 2 cm の範囲に含めた。観察結果では 0~2 cm の範囲に 36 本、2~4 cm に 16 本みつけたが、それ以降距離が大きくなるにつれ本数は減少し

ていった。一方、ランダムに点を落とした場合では、0~2 cm に 12.7 本であったのを除けばすべて 10 本以下で、この場合も距離が大きくなるにつれ本数は減っていった。両者を比較すると、実際のイチイ稚樹は木の根元、倒木、コケ、シダに接した部分に多く、この違いは十分に有意であった(カイ二乗検定; $p < 0.005$)。

V. 論 議

動物によるイチイ種子の消費(摂食および散布)の経路は、樹上での消費と地上での消費の二つに分けることができる(図-7)。

地上に落下した種子の大部分は動物、とくにネズミ類による破壊摂食により消費された。ネズミ類による消費には貯食行動による搬出も含まれている可能性もあるが、それに関する資料はない。

一方、樹上において種子はかなりの量が鳥類によって消費され、大部分はシメなどによる破壊摂食であった。しかし、調査木 I, II の全種子生産のそれぞれ 4.5 % および 5.4 % がヤマガラによって搬出され、またそのうち約 6 割が地上に埋められた(表-3)。したがって、この調査結果をみる限り、種子生産量中の約 3 % がヤマガラによって地上に埋められ、発芽に至る可能性を与えられたことになる。しかし、植物にとって種子の散布は、発芽・定着の先行的要因にすぎず(堀田, 1974)、イチイ個体群の分散能力について論ずるには種子が散布されて以降の消長についても検討する必要がある。

野口(1983)は、イチイは母樹樹冠下では稚樹の発芽は少なくないが、その後の生存率が低いことを明らかにし、そのことから、光条件が悪いためかアレロパシーか原因は明確ではないが、母樹周辺はイチイの更新にとって不適当な場であるとしている。ヤマガラの貯食行動を見ると、その散布密度は母樹から 10 m 以内の場所で最も高いものの、運搬するイチイ種子中の 84 % は散布源から 10 m 以上離れた場所に行われており、樹冠外に搬出する割合が高かった(図-4)。このように、ヤマガラによる散布はイチイが定着段階で受ける危険を回避させることにつながっている。また、これは前述した樹冠下での落下種子に対する高い消費圧を避けるという働きもあるとみてよいだろう。また、野口(1982)によるとイチイは上層樹冠の保護下で生育するという生態的特性をもつ樹種であるが、その点に関しても、ヤマガラによる貯食場所は立木などの付

表-4. カラ類 3 種(ヤマガラ、ハシブトガラ、ゴジュウカラ)による貯食場所
Storage sites of three species

Species	Storage sites		Total
	In the tree	On the ground	
<i>P. varius</i>	92	157	249
<i>P. palustris</i>	85	0	85
<i>S. europaeae</i>	15	0	15

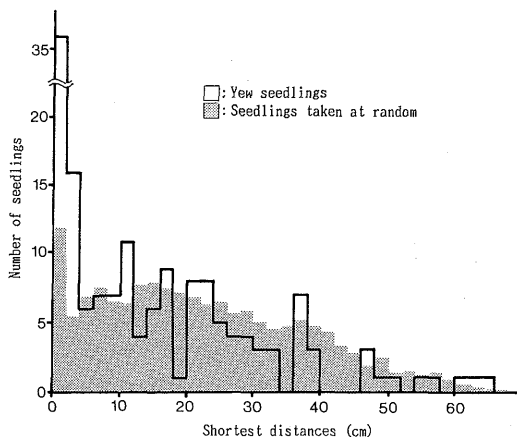


図-6. 立木、倒木、シダ、コケとイチイ実生との最短距離

The shortest distances between yew seedlings and particular sites (around standing trees, fallen trees, ferns and moss)

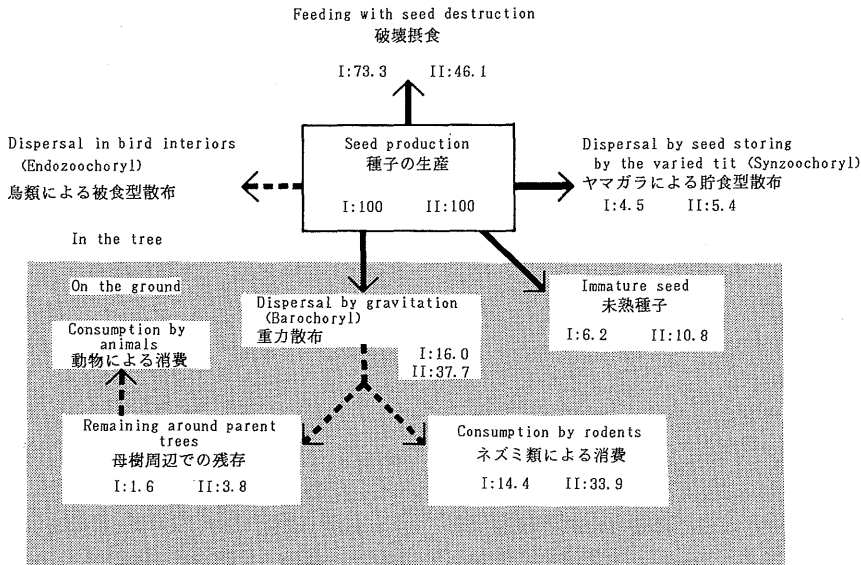


図-7. 動物によるイチイ種子の消費および散布ルート

Routes of consumption and dispersal of yew seeds by animals

近が多く、疎開した部分には行われなかった。このことからみても、ヤマガラによる貯食型散布はイチイの定着にとってきわめて好都合な散布型といえよう。つまり、ヤマガラは HOWE and SMALLWOOD (1982) のいう生育適地へ種子を運んでいるのである。しかし、いうまでもなくこの約3%がすべて発芽・定着するわけではなく、貯食された種子はその後ヤマガラによる回収を受けることになる。今回、その回収量は推定できなかったが、このような貯食はつねに食べ残しを伴うことが予想され、とくに貯蔵量の多い豊作年の場合にはそれは相当量に及ぶと考えられる。そして、こうした食べ残しの種子は地表下へ埋め込まれているために、種子が地表へ落とされるだけの被食型散布や重力散布よりも地表部でネズミ類やその他の動物の摂食の対象となる確率が低く、さらに、発芽にとっても良好な条件を与えられているといえる。

これまでみてきたように、ヤマガラは貯食行動による種子散布は、散布から定着の各段階を通じてイチイに有利な条件を与えているようである。ヤマガラによる種子散布の密度(図-5A)と稚樹の密度(図-5B)、ならびに、貯食場所(表-3)と稚樹の分布様式(図-6)の間に認められた高い相関は、このことを示していると考えられる。

樹上におけるもう一方の散布経路であるヒヨドリなどによるイチイ種子の利用は、その量が年ごとに大き

く変化することが示唆された。これには周辺地域におけるイチイや他樹種の豊凶などの要因がかかわっているものと考えられる。この散布型は、種子を消化管を通過させることによって、果皮ないし内果皮を軟化させ発芽率を高める効果があるとされているため、重要な散布要因といわれている(中西, 1974)。しかし、本調査ではこの被食型散布の全貌を明らかにすることはできなかった。今後、散布量の経年的変化と樹木の豊凶の関係や散布距離などの質的な側面の解明が必要であらう。

斎藤(1976)は、果肉をもち被食型散布に依存する樹木は、種子が十分に硬化してはじめて果皮が色づくといい、種子の熟期と果実の色彩および果実食鳥の飛来時期とが相互に関連していることを指摘している。このようなタイプの樹木は種子を食われることを前提に種子生産を行っているとみえる。イチイもまた、動物とくに鳥類に種子を食われることを通じて更新を行う樹木のひとつであるとみてよい。今回の調査によれば、イチイの樹上での種子の消費(破壊摂食、まるのみ摂食、搬出)は、仮種皮の色付きと時期的に一致していた。また、色ばかりでなく種子の密度や分布も摂食率に影響しているようである。調査木I, IIの樹上における摂食率には、大きな違いがみられた(73.3, 46.1%)。この違いは、樹冠外からの種子の発見の容易さと、種子の付き方による食べやすさの違いによるも

のと考えられる。つまり、調査木 I の種子生産数が 36,628 個であり、種子の付き方が南側に集中していたのに対して、II では種子生産数が 2,785 個で、種子が樹冠表面に散在していたという違いに由来すると考えられる。これは、鳥類による種子の探索行動が、果実 1 個の探索というよりもその集合体としての cluster あるいは結実木の発見が先行しているという唐沢 (1978) の考えを支持している。

今回は、おもにヤマガラ貯食行動を通じての種子散布の重要性が明らかになったが、イチイとヤマガラとの関係を広く見た場合、その地理的分布にはずれが見られる。ヤマガラは、日本列島ではむしろ照葉樹林帯に多い鳥で、スダジイ、エゴノキなどの照葉樹の種子を多く貯食することが知られており (樋口, 1975)、中村 (1978) によれば、そのくちばしの形態は、カラ類のなかでは比較的大型で堅い種子を破壊するのに都合よく特殊化したものである。一方、イチイは仮種皮を発達させるという種子形態からみて、被食型の散布に適応したものと考えられている (斎藤, 1976)。しかしながら、イチイは仮種皮のなかに大型の種子を 1 粒だけ含み、しかも種子は仮種皮から容易に取り出せるようになっている。このことから、イチイ種子は一方では貯食型散布にも適応した形態をもっているといっただろう。したがって、イチイ種子は被食型散布と貯食型散布の両面に適応したものであり、ヤマガラによる散布は、基本的には独自に生態的特性を獲得してきたこの 2 種の分布がオーバーラップした地域で、それぞれの生態的要求がうまく合致した結果であると理解できそうである。ただし、北海道など積雪の多い地域においては、ヤマガラに見られるような地上への貯食はその利用期間が限定されてしまい、回収にとって不利であるに違いない。道北のような多雪地帯には、イチイがみられるがヤマガラが分布していないことは、このこととも関係している可能性がありそうである。今後、他の鳥類やクマ、キツネといった大型ほ乳類などによる被食型の散布がイチイの更新に果たしている役割、とくに道北地方などのようにヤマガラが生息していない地域でのイチイの種子散布と稚樹の分布パターンなどを比較調査することは、興味ある課題と思われる。

引用文献

- BOSSEMA, I.: Jays and oaks; An ecoethological study of a symbiosis. *Behaviour* 70: 1~117, 1979
- DARLEY-HILL, S. and JOHNSON, W. C.: Acorn dispersal by the blue jay (*Cyanocitta cristata*). *Oecologia* 50: 231~232, 1981
- GIBB, J. A.: Population of tits and goldcrests and their food supply in pine plantations. *The Ibis* 102: 163~208, 1960
- HAFTORN, S.: Contribution to the food biology of tits especially about storing of surplus food. Part IV. DET. KGL. NORSKE VIDENSKABER'S SKRIFTER NR4, 1956
- 樋口広芳: 伊豆半島南部のヤマガラと伊豆諸島のヤマガラの採食習性に関する比較研究. *鳥* 24: 15~28, 1975
- 堀田 満: 植物の分布と分化. 33~34, 三省堂, 東京, 1974
- HOWE, H. F.: Bird activity and seed dispersal of a tropical wet forest tree. *Ecology* 58: 539~550, 1977
- HOWE, H. F. and SMALLWOOD, J.: Ecology of seed dispersal. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13: 201~218, 1982
- 石城謙吉・松岡 茂: 北海道大学苫小牧地方演習林の鳥類相 その 1. 北海道大学農学部演習林研究報告 29: 43~54, 1972
- 石城謙吉・松岡 茂・小川 徹: 北海道大学苫小牧地方演習林の鳥類相 その 2. 北海道大学農学部演習林研究報告 30: 55~68, 1973
- 唐沢孝一: 都市における果実食鳥の食性と種子散布に関する研究. *鳥* 27: 1~20, 1978
- 黒田長久: 鳥類生態学. 337 pp, 出版科学総合研究所, 東京, 1982
- 中村登流: 日本におけるカラ類群集構造の研究 (II) 貯食場所、食物の季節的変動および生態的分離. *山階鳥研報* 6: 141~168, 1970
- 中村登流: 日本におけるカラ類群集構造の研究 (IV) くちばしの使用法とその使用空間による生態的分離. *山階鳥研報* 10: 94~118, 1978
- 中西弘樹: 鳥による種子散布について (1) 鳥の糞中に見い出される種子とその発芽率. *種子生態* 8: 3~5, 1974
- 野口重一: イチイの生態に関する研究 (1) イチイ混生林の構造の推移について. *北林支譜* 31: 215~217, 1982
- 野口重一: イチイの生態に関する研究 (2) 種子の分散と実生の定着. *北林支譜* 32: 163~165, 1983
- 斎藤新一郎: 苗木育成からみた樹木種子運搬者としての鳥類の役割について. *鳥* 25: 41~46, 1976
- TOMBACK, D. F.: Dispersal of Whitebark pine seed by CLARK's nutcracker: A Natualism Hypothesis. *J. Anim. Ecol.* 51: 451~467, 1982
- VANDER WALL, S. B. and BALDA, S. P.: Coadaptation of the CLARK's nutcracker and the pineon pine for efficient seed harvest and dispersal. *Ecol. Monog.* 47: 89~111, 1977

(1988 年 5 月 9 日受理)