論文

ヤマガラによる貯蔵散布がエゴノキ種子の発芽に及ぼす影響

村上智美¹・林田光祐^{*1}・荻山紘一¹

村上智美・林田光祐・荻山紘一：ヤマガラによる貯蔵散布がエゴノキ種子の発芽に及ぼす影響 日林誌 88：174~180, 2006 サポニンを含む果皮とそれを除去するヤマガラ貯蔵行動がエゴノキ種子の発芽に及ぼす影響を明らかにするため、エゴノキの種子散布と発芽特性を東北地方の落葉広葉樹林で調べた。成熟果実は9月までにすべて樹上から消失した。4日間の観察期間中ヤマガラのみがエゴノキに飛来し、そのうちの80%で果実を運搬する行動がみられた。樹上からなくなった果実のうち、83.0~87.2%が樹冠外に持ち出されたことから、樹上果実の大半はヤマガラによって運搬されたと考えられる。残りの果実は自然落下したが、これらの果皮は11月中旬まで分解されずに残った。野外での発芽実験では、果皮を除去した種子は36%の平均発芽率がみられたが、果実は4%とわずかで、種子の発芽率が有意に高かった。果皮に含まれるサポニンの量は果実が落下すると急激に減少することからサポニンが発芽を抑制しているとは考えにくい。ヤマガラ貯蔵行動は発芽阻害の原因となる果皮を除去するという行為を伴うので、エゴノキの種子を散布させるだけでなく、発芽にも大きく貢献していると考えられる。

キーワード：エゴノキ、サポニン、種子散布、分散貯蔵、ヤマガラ

Murakami, T., Hayashida, M., and Ogiyama, K.: Effect of Seed Caching by *Parus varius* on Germination in *Styrax japonica*. J. Jpn. For. Soc. 88: 174~180, 2006 We examined the seed dispersal and germination of *Styrax japonica* to determine the effects of the fruit pulp involving saponin and its removal by the varied tit (*Parus varius*) on the seed germination in a broad-leaved forest of northern Japan. All mature fruits disappeared from the trees by September. Only varied tits visited the trees, and 80% of their visits were spent on transporting mature fruits in four days. As 83.0 to 87.2% of the fruit that disappeared from trees was taken by varied tits, most of the fruit was probably transported from the trees by these birds. The remaining fruits naturally fell to the ground, and their pulp remained until mid November. In a germination experiment in the field, the seeds deliberately extracted from the fruit pulp had a significantly higher rate of germination (mean 36%) than the intact fruits (mean 4%). Since the level of saponin in the fruit pulp decreased after the fruit fell to the ground, it is unlikely that saponin in the fruit pulp prevents seed germination. The caching behavior of varied tits probably contributes not only to seed dispersal but also to seed germination because it accompanies the extraction of fruit pulp, which prevents germination.

Key words: Japanese snowbell, saponin, scatterhoard, seed dispersal, varied tit

I. はじめに

種子の周りに果皮(果肉)をつけ、鳥や哺乳類によって果実が食べられることで種子が散布される被食型散布(周食型散布)の種子は、動物による果肉の除去が発芽の促進や発芽時期の早期化を促すことが知られている(Krefting and Roe, 1949; van der Pijl, 1982; Traveset, 1998; Traveset and Verdu, 2002)。しかし、実験室での条件では差が認められても、自然条件では果実のまま散布されても実際には発芽に影響を及ぼさない種もあることが報告されており(林田ら, 1994; Yagihashi *et al.*, 1999)、野外での発芽実験が必要なことが指摘されている(Yagihashi *et al.*, 1999)。また、果肉の発芽抑制作用は知られているが、果肉に含まれる抑制物質はほとんど明らかになっていない(Mayer and Poljakoff-Mayber, 1989; Yagihashi *et al.*, 2000)。

被食型散布の果肉にはさまざまな二次代謝物が含まれていて、未熟なうちには種子を捕食から守り(Jordano, 1987; Cipollini and Levey, 1997; Tsahar *et al.*, 2002)、

動物による果実の消費を最小限にとどめて、少量の種子をさまざまな場所に散布させる効果があると指摘されている(Barnea *et al.*, 1993)。

このような特徴をもつ代表的な二次代謝物としてサポニンが挙げられるが、エゴノキ(*Styrax japonica*)の果実や花にはエゴサポニンと俗称される成分が含まれている(副島, 1995)。エゴノキは北海道から九州、南西諸島、中国、朝鮮半島に広く分布する落葉広葉樹である。エゴサポニンはトリテルペノイド配糖体を含み(Yoshikawa *et al.*, 2000)、動物にとって有害である。そのため、エゴノキの果実は種子が果皮に覆われている被食型散布の特徴をもっているが、重力散布の樹種に分類されてきた(沼田・浅野, 1970)。しかし、小型の鳥類であるヤマガラ(*Parus varius*)がエゴノキの種子を好んで食べ(上田, 1995)、種子を樹木の幹や大枝の樹皮の割れ目、地中などに埋めて貯蔵することが報告されている(中村, 1970; 樋口, 1975)。橋本ら(2001)はこの貯蔵行動に着目し、ヤマガラがエゴノキのおもな種子散布者であり、両者には密接な

* 連絡・別刷請求先 (Corresponding author) E-mail: hayasida@tds1.tr.yamagata-u.ac.jp

¹ 山形大学農学部 (997-8555 鶴岡市若葉町 1-23)

Faculty of Agriculture, Yamagata University, 1-23 Wakaba-machi, Tsuruoka 997-8555, Japan.
(2005年6月27日受付; 2005年12月6日受理)

結びつきがあると指摘している。これらのことからエゴノキは実際は貯蔵型散布（食べ残し型散布、貯食散布）の樹種であるといえよう。しかも、ヤマガラはエゴノキの果皮を除去して種子を貯蔵することから（橋本ら，2001），被食型散布における散布者による果肉の除去と同様の影響も予想される。

貯蔵型散布の果実トチノキの種子には二次代謝物であるサポニンが多く含まれている（Shimada, 2001）。サポニンは種子捕食者に消化阻害や消化管損傷などの毒性作用を示し、捕食を抑制する効果をもつと考えられている。しかし、果皮にサポニンが多く含まれるエゴノキではその役割は明らかでなく、被食型散布とは異なる影響を有することもあり得る。

そこで本研究では、エゴノキの結実から種子発芽・実生までの生活史に注目し、果皮の発芽抑制効果や発芽条件を明らかにするとともに、ヤマガラなどの動物による種子の散布と捕食の実態を知ることを目的とした。さらに、散布や捕食に影響を及ぼすと考えられる果実に含まれるエゴサポニン量の時期的変化を分析した。これらの結果から、エゴノキの種子発芽に対するヤマガラ貯蔵散布の意義を考察するとともに、エゴサポニンがこれらの関係に及ぼす影響について議論する。

II. 調 査 地

現地調査は、山形県鶴岡市近郊の高館山（北緯 38°46′，東経 139°45′，標高 274 m）で行った。高館山の西側は日本海に面しており、汀線から主峰までの距離が約 1 km のため、比較的積雪量が少なく気温も高い。鶴岡から約 30 km 離れた田田気象観測所の 1971 年から 2000 年までの統計値によると、年平均気温 12.3°C，年降水量 1861.2 mm，暖かさの指数は WI が 96.3°C・月，CI が -8.6°C・月で，積雪期間は 74.3 日/年，日最深積雪の約 6 割が 10 cm 未満の日であり，日最深積雪量が 50 cm を超えるのは 1.3 日/年となっている。

高館山の植生は，ブナ，ミズナラ，ケヤキなどが優占する東北地方日本海側の典型的な冷温帯夏緑樹が主である。尾根上にはアカマツが生育し，林床にはヒメアオキやササ類がみられる。明治時代以降は国有林となり一部伐採されたが，その後は人の手があまり加えられることがなかったために比較的自然而保たれ，1974 年に林野庁の自然休養林に指定された（庄内生物同好会田川支部，1981）。エゴノキは日照条件に恵まれた林縁や林道・遊歩道沿いに分布している。調査対象木は，南東斜面山麓の日当たりのよいエゴノキが多く生育する場所で選定した。

発芽実験は，高館山東側斜面の標高 200 m 付近の林内と，同じ鶴岡市内にある山形大学農学部附属演習林の苗畑の 2 か所で実施した。発芽実験を行った 2003 年 10 月 6 日から 2004 年 10 月 5 日までの 1 年間の苗畑敷地内の平均気温は 13.1°C，最低気温は -5.3°C，最高気温は 36.0°C であった。また，地表から深さ約 3 cm の平均地温は 12.2°C，

最低地温は -0.2°C，最高地温は 27.1°C であった。

III. 調 査 方 法

1. 現 地 調 査

樹上のエゴノキ果実を対象にして，果実の動態調査と散布・捕食者調査を行った。樹上果実の動態調査では，樹上における果実の状態の変化と減少，自然落下する果実数とその状態を調べた。樹上での散布・捕食者調査では，どのような動物が樹上の果実を散布したり捕食したりするのかを調べた。次に，自然落下した果実を対象にして，母樹樹冠下での動態調査を行った。この調査では，母樹樹冠下に落ちた果実の果皮の分解状況や落下した果実を動物がどれくらい持ち去ったり捕食したりするのかを調べた。

1) 樹上果実の動態

樹上果実の動態調査は，約 200 m 離れた 2 か所（調査地 A，B）で，果実が樹上でみずみずしい状態にあった 2004 年 8 月 22 日から樹上の果実がなくなった 11 月 28 日まで行った。調査地 A では，エゴノキ 1 個体から約 200 個の果実がついている大枝を 2 本選び，1 本は自然状態である対照枝とし，もう 1 本は鳥などの動物が果実を食べることができないようにする動物排除枝とした。調査地 B では，隣接する 2 個体から果実を多くつけた大枝をそれぞれ 1 本ずつ選び，対照枝と動物排除枝とした。これらの大枝についている果実を識別するために，数個から 10 個程度の果実をつけたそれぞれの小枝ごとに番号テープを付けて果実の個数を記録した。

調査対象とした 4 本の大枝の直下に，各大枝の果実が落下したときにすべての果実を受け止められる大きさの種子トラップを設置した。種子トラップは，地上 1～1.5 m の高さに 1 mm メッシュの緑色の網（高密度ポリエチレン製）を張って作った。動物排除枝には，種子トラップの上にさらに調査対象の枝全体を 1 mm メッシュの緑色の網で覆った。なお，対照枝の種子トラップには，網の中に入った果実が鳥に捕食されないように，網の上に糸を格子状に張った。

2 週間に 1 度，樹上に残る果実の数と状態を小枝ごとに確認した。同時に，種子トラップ内に落下した果実数とその状態を確認した。これらの果実の状態は，その後の発芽に影響を及ぼすと考えられる果皮に注目し，果皮のあるものを果実とし，果皮のないものを種子として区分した。トラップ内の果実と種子の総数と期間中に樹上からなくなった果実数との差を消失とした。

2) 樹上での散布・捕食者

樹上での散布・捕食者調査は，調査地 A の対照枝を対象とした。トラップの開口部を鉛直方向に投影した樹冠内を観察範囲とし，観察するエゴノキから 10 m の距離に観察場所を設定し，肉眼と双眼鏡による直接観察を行った。観察の際，ブラインドなど観察者を隠すような装置を使わなかったが，訪れた動物が驚いて逃げたりすることはなかった。2004 年 9 月 13～20 日の雨天以外の 4 日間を調査

日とし、およそ5時から17時までの合計46時間50分の観察を行った。観察樹冠に訪れた動物の種類、数、訪問時刻、および果実に対する動物の行動を記録項目とした。果実に対する動物の行動は、運搬、落とし、採食、飛来のみで分類した。また、観察時間内に種子トラップ内に落下した果実については、観察前と観察開始から6時間経過後と観察終了後の1日3回ずつ回収し、その状態を確認した。その際に訪問する動物を攪乱することのないように行った。そして、樹上にある果実数と種子トラップ内の果実数の差が、採食や運搬などの動物が関与して消失した果実数と一致しているかどうかを確認した。

3) 落下後の果実の動態

種子トラップを設置したエゴノキの周囲にある3個体のエゴノキ樹冠下に0.5 m×0.5 mの動物排除区と自然条件区をそれぞれ1カ所ずつ合計6カ所の方形区を設置した。動物排除区には高さ0.2 m、深さ0.1 mまで10 mmメッシュの金網をかぶせて動物が入らないようにした。それぞれの方形区において2004年8月下旬に果実を50個ずつ放置して、11月中旬に方形区内にあるすべての果実・種子を回収し、それらの状態を果実、果皮がついていない種子、食害された種子に分類した。なお、方形区に果実を放置する際に、樹上から自然落下した果実と人為的に放置したものとを区別するため、方形区に放置した果実と果柄の表面に黒いマーカーペンで印を付けた。腐敗したものや果皮が取れてしまったもの、自然落下して方形区内に入ったものは印が付いていないので、それらは不明とみなし、人為的に放置したものと区別した。

2. 発芽実験

苗畑と高館山東側斜面の2カ所で発芽実験を行ったのは、発芽に好条件がそろった苗畑と自然条件下の林内での発芽の状況を比較することで、発芽条件を調べることができると考えたからである。実験では自然落下した果実と散布者により果皮が取り除かれた種子を想定し、採取した状態のままの果実と人為的に果皮を取り除いた種子を用いた。

実験で用いた果実は、2003年9月下旬に高館山東側斜面の道路沿いに生育しているエゴノキ1個体から350個の健全果実を無作為に採取した。その中から50個を計測したところ、果実長の平均±標準偏差は 11.7 ± 0.1 mm、最大直径は 12.4 ± 0.1 mm、果実の生重量は 107.8 ± 2.5 mg、種子長は 9.2 ± 0.1 mm、最大直径 6.5 ± 0.1 mm、種子の乾燥重量は 18.6 ± 0.4 mgであった。果実には通常1個の種子が含まれていたが、4%の果実には2個の種子が含まれていた。種子を切断して観察した結果、すべて充実していて、昆虫などによる食害は認められなかった。残り300個の果実のうち、200個を苗畑に、100個を高館山に播種した。

1) 苗畑での発芽実験

2003年10月上旬、苗畑に1.0 m×1.2 mの実験区を8つ設置し、果実と種子を交互に25個ずつ4反復、合計200個を播種した。落葉の時期に樹上にある果実と種子が自然落下して、その果実の上にリターが積もった状態を想定し、

リターの代わりに土を軽く被せて乾燥を防ぐようにした。

高館山の落葉樹の開葉に合わせて2004年4月下旬に60%遮光の寒冷紗で全実験区を被陰した。8月下旬に各区画で5カ所ずつを8区画、合計40カ所で測定した相対光量子束密度(LI-COR社製Radiation SensorとLight Meter LI-250を使用)の平均と標準偏差は、 $15.7 \pm 1.6\%$ であった(果実: $15.6 \pm 1.6\%$ 、種子: $15.8 \pm 2.6\%$)。

4月上旬から週1回ずつ観察し、各個体の発芽日、子葉が開葉した日、本葉が開葉した日を記録して、11月中旬の最終調査において個体の生残、樹高、根元直径を調べた。上胚軸が地上に出た状態を発芽とした。果実・種子ともに発芽しなかった個体を11月下旬に掘り出して切断し、その断面に0.7%テトラゾリウム水溶液を添加して(McDonald and Copeland, 1989)、反応がみられた個体を休眠種子とした。

2) 高館山での発芽実験

落下した果実の母樹樹冠下での動態調査で使用した動物排除区と同様の方法で、ミズナラなどが優占するうっ閉した林内に方形区を4カ所設置し、そのうち2カ所に果実を25個ずつ、残りの2カ所に種子を25個ずつ、合計100個を2003年10月中旬にリターの下に播種した。

2004年7月上旬にかけて随時観察を行ったが、どの区画においてもまったく発芽が認められなかったため、果実と種子を掘り出して実験室に持ち帰った。破損していなかった果実の半分当たる21個と種子21個を縦半分に切断し、その断面に0.7%テトラゾリウム水溶液を添加して発芽活性の有無を調べた。その結果、発芽活性反応がみられた個体を休眠種子とした。この実験によって、回収した多くの果実・種子に発芽活性がみられたため、残りの半数はインキュベーターを用いて実際に発芽するかどうかを確認することにした。

インキュベーターでの発芽実験では、殺菌した川砂が入ったシャーレに5、6個ずつ、種子を合計20個、果実を22個播種した。実験中は乾燥しないように蒸留水で常に湿らせておいた。実験は30℃の明期と20℃の暗期を12時間ごとに交互とし、湿度70%を保つように設定したインキュベーターにシャーレを入れ、2004年7月上旬から開始した。この状態を30日間続け、その後4℃、60日間の低温湿層処理を行った。その後、再び30℃の明期と20℃の暗期を12時間ごとに交互させて、これを30日間行い、これらの作業を2004年11月上旬まで行った。果実・種子ともに播種から120日後の発芽実験終了時に発芽しなかった果実22個と種子20個を縦半分に切断し、その断面に0.7%テトラゾリウム水溶液を添加して発芽活性の有無を調べた。

3. エゴサポニンの定量分析

10個体のエゴノキから果実を採集し、果皮と種子に分別して、それぞれのエゴサポニンの量を調べた。果実を採集した日は、2004年7月12日、7月19日、8月10日、9月2日、10月31日、11月7日、11月13日の計7回でいずれ

も30個ずつ採取した。7月12日から10月31日までは樹上にあった果実を、11月7日は種子トラップに入った果実を、11月13日は地上に落下した果実を対象に採集した。

エゴサポニン量の定量方法は、サポニンの溶血作用の特性を生かした溶血試験(庄司, 1984)の方法を一部変更した後述の方法を用いて計測した相対溶血値を指標とした。溶血作用は、サポニンが多く含まれているほど溶血する量も大きくなる。よって、この溶血試験で求める相対溶血値が高くなればなるほど、サポニンが含まれている量が多いということを示すことになる。本研究では、採取した果実を10個ずつの3ロットに分け、それぞれ果皮と種子に分別した。これに等張リン酸塩緩衝液(pH 7.4) 10 mLを加え、ガラス乳鉢中で磨砕した後、1G3 ガラスフィルターで吸引濾過して濾液を得た。残渣につき同様の操作をさらに2回繰り返し、得られた濾液を合し、等張リン酸塩緩衝液(pH 7.4)を追加し30 mLに定容して試料とした。これらの資料は羊(サホーク種)の静脈血で作った1%血液懸濁液と1 M-CaCl₂の存在下37°Cで、30分間反応させた後、冷却遠心分離し、上澄液の550 nmにおける吸光度を分光光度計で測定し、50%溶血値とした。市販サポニン(関東化学(株))の等張リン酸塩緩衝液溶液(0.1%)を同様に処理し、その50%溶血値を100%として相対溶血値を求めた。

IV. 結 果

1. 現地調査

1) 樹上果実の動態

調査地 A, B の対照枝と動物排除枝のそれぞれについて

図-1. 調査地 A・B の対照枝と動物排除枝における樹上の果実と落下果実の推移

調査開始時に樹上にあった果実の数に対する、樹上に残っている果実、種子トラップ内に落下した果実、種子トラップ内に落下した種子のそれぞれの比率(%)を積算して示した。

て、樹上および種子トラップに落下したエゴノキ果実の割合の推移を図-1に示した。種子トラップに落下した果実と種子は積算個数で示した。対照枝の樹上の果実は8月から9月にかけて急激に減少し、9月中にはすべて樹上からなくなった。一方、動物排除枝では、9月から樹上の果実が少しずつ減少したが、11月中旬まで残っているものもあった。樹上に残っていた果実は、みずみずしいものが大半で、果皮が乾燥して裂開したものやその後自然に剥離して種子だけになったものはほとんどなかった。

動物排除枝では消失した果実はなく、すべて種子トラップに自然落下した。落下した果実のうち、調査地 A で86.1%、調査地 B で72.3%は果皮がついた果実の状態であった。樹上にあった果実の大半がそのまま果実の状態で種子トラップに落ちたことになる。一方、対照枝では、種子トラップに落下した果実の比率は、調査地 A で16.7%、調査地 B で11.9%と少なく、種子の状態で落下したものもほとんどなかった。すなわち、対照枝の果実は調査地 A, B ともに80%以上が消失した。

2) 樹上での散布・捕食者

観察中に調査地 A の対照枝上に現れた動物はヤマガラのみであった。ヤマガラの飛来回数と観察時間内に消失した果実数を表-1に示す。観察時間中におけるヤマガラの総訪問回数は50回、1時間あたりの飛来回数は1.0回であり、滞在時間はすべて1分以内であった。訪れたヤマガラは、枝の上でエゴノキ果実を足指で押さえて嘴で叩き割って種子を採食する行動も3回みられたが、1個の果実を枝から切り離して嘴でくわえて持ち去る行動が最も多く、40回観察された。果実をとる際に落としてしまう場合も6回あった。また、枝上に訪れても特に果実には触れずに飛来するだけの場合も2回あった。観察期間中に調査地 A の対照枝からなくなった果実数のうち、76.9%がヤマガラによる果実の運搬によるものであり、種子トラップに落下した果実は17.3%と少なく、樹上からなくなった果実のほとんどがヤマガラによって持ち去られたものであった。ヤマガラの飛来回数のうち80%が果実の運搬に費やされ、樹上で採食したり(6%)、樹上から果実を落とす(12%)比率は大きくなかった。これらのヤマガラの行動パターンでは、日による違いや午前と午後による違いはほとんど認められなかった。

表-1. 観察時間内におけるヤマガラの行動と消失した果実数

	9/13		9/15		9/18		9/20		合計
	午前	午後	午前	午後	午前	午後	午前	午後	
ヤマガラの訪問回数	2	6	7	10	10	7	2	6	50
消失した果実数	2	6	7	14	10	7	0	6	52
ヤマガラによる運搬	2	3	7	9	9	4	0	6	40
採食	0	2	0	0	0	1	0	0	3
落下	0	1	0	2	1	2	0	0	6
自然落下	0	0	0	3	0	0	0	0	3

ヤマガラによる運搬、採食、落下と自然落下の数値は、消失した果実数の内訳である。

表-2. 母樹樹冠下の動物排除区と自然条件区における果実の推移

	動物排除区			自然条件区		
	No. 1	No. 2	No. 3	No. 1	No. 2	No. 3
果 実	41	46	46	20	3	17
食害された果皮	0	0	0	2	21	0
不明	9	5	4	28	26	33
(種子)	(2)	(5)	(1)	(5)	(1)	(1)

種子は自然裂開や腐敗によって印付きの果皮がはがれたものである可能性があるため、不明に含めて表示した。区画内に放置した果実数は、それぞれ 50 個ずつである。

3) 落下後の果実の動態

落下した果実の母樹樹冠下での動態調査の結果を表-2に示す。8月22日から83日後の11月13日まで果実のままで残された比率は動物排除区で82~92%，自然条件区では6~40%であった。自然条件区では、動物によって食べられた果皮と種子の残骸が認められた。果皮がはずれた状態の種子が、動物排除区と自然条件区のいずれでも1~5個見つかった。これらの種子が実験開始時に放置した果実に由来するものか、樹上から落下したものかの判断はできない。しかし、自然裂開や腐敗などによって果皮がなくなってしまって種子になったと推測されるものは、各方形区内で多くても2~10%しか存在しないことから、果皮が付いたまま落下した後、積雪直前までに果皮はほとんどが分解されずにそのまま残るとことがわかった。

2. 発芽実験

1) 苗畑での発芽実験

播種した年の翌年の4月中旬から5月下旬までに果実4個と種子36個の発芽がみられた。発芽した積算の個体数を果実と種子に分けて図-2に示した。区画ごとに算出した播種翌年における果実の発芽率の平均値と標準偏差は $4.0 \pm 5.7\%$ ，種子は $36.0 \pm 7.3\%$ で，種子の発芽率が有意に高かった (Wilcoxon 検定, $z=2.19$, $p<0.05$)。

発芽しなかった160個体のうち、果実45個と種子31個は確認できたが、残りの84個は見つけることができなかった。掘り出した果実は、乾燥した果皮が種子の表面にしっかりと付着した状態で、40個は発芽活性がみられたが、5個は発芽活性がみられず、そのうち3個は腐敗していた。一方、種子は30個に発芽活性がみられ、1個は発芽活性がみられなかった。このように発芽しなかった果実と種子はほとんどが休眠種子であった。

発芽した実生のうち、果実由来の実生（以下、果実実生）が4個体、種子由来の実生（以下、種子実生）の32個体が、11月まで生存した。それらの生存率は90.0%（果実：100%，種子：88.9%）であった。実生は発芽した後に複数回の伸長と開葉を順次繰り返して成長した。果実実生と種子実生の11月時点での樹高の平均値と標準偏差はそれぞれ 19.7 ± 7.2 cm, 32.4 ± 5.1 cmで、有意に種子実生の方が高かった (Wilcoxon 検定, $z=-2.79$, $p<0.01$)。また、根元直径の平均値と標準偏差はそれぞれ 3.5 ± 1.2 mm, 4.4 ± 0.9 mmで有意な差はみられなかった (Wilcoxon

図-2. 苗畑での果実と種子の積算発芽数の推移

検定, $z=-1.49$, ns.)。

調査を開始した4月14日から発芽日までの日数を発芽日数とし、果実実生と種子実生のそれぞれの発芽日数の平均値と標準偏差を算出したところ、それぞれ 31.5 ± 13.4 日, 16.6 ± 7.7 日と、種子実生が果実実生よりも早く発芽した。両者の平均値には有意な差が認められた (Wilcoxon 検定, $z=2.54$, $p<0.05$)。

果実実生と種子実生の樹高の成長量に有意な差があり、発芽日にも有意な差がみられたので、果実実生と種子実生を区別せずにまとめて発芽日と成長量（根元直径と樹高）との相関関係をスピアマンの順位相関で解析した結果、発芽日と根元直径の間には有意な相関はみられなかった ($rs=0.08$, ns.) が、発芽日と樹高の間には有意な相関が認められた ($rs=-0.37$, $p<0.05$)。

2) 高館山での発芽実験

播種した翌年の7月上旬までは、すべての果実と種子で発芽がみられなかった。そのため、これらを7月上旬に回収した。実際に発見できたのは、果実47個、種子41個であった。果実は、果皮が乾燥している状態のものが13個、果皮が取れて種子の表面に繊維状のものが付着した状態が30個あった。また、種子が破損し、中身がなくなっていたものが4個であった。一方、種子41個については、すべて播種したときの状態と同じであった。破損していなかった果実と種子からそれぞれ抽出した21個については、種子ではすべて発芽活性があったが、果実のうち5個は発芽活性がみられず、そのうち1個は腐敗していた。

インキュベーターを用いた実験でも、播種した果実と種子はすべて発芽しなかった。そこでこれらの果実と種子についても発芽活性の有無を調べた結果、果実は13個で発芽活性が認められたが、9個で活性がみられず、そのうち2個は腐敗していた。一方、種子は、18個で発芽活性が認められたが、2個で活性がみられなかった。腐敗していた果実以外の種子・果実の切断面は、通常のみずみずしい状態であった。

発見できた果実と種子の2回の発芽活性結果をまとめた生存率は、果実では61.7%，種子では95.1%であり、種子は果実の1.5倍の生存率を示した。

3. エゴサポニンの定量実験

エゴサポニン量の指標になる相対溶血値の推移を果皮と種子それぞれについて図-3に示す。

果皮の相対溶血値が最も高かったのは7月中旬だった。その後、相対溶血値はやや低くなり、10月下旬まではほぼ一定の状態を保った。しかし、果実が樹上から落下した11月に入ると急激に低下した。一方、種子の相対溶血値は、7月中旬には果皮の場合とは逆に、比較的低かった。8月に近づくにつれその値は少しずつ高くなり、8月中旬にピークに達した。その後の約2カ月間はピーク値をやや下回る程度でほぼ一定を保った。11月に入ると果実の場合と同様に急減した。

11月中旬の地上に落下した状態のものを除いて、果皮の平均相対溶血値は種子よりも大きかった。ただし、両者に有意な差が認められたのは9月上旬だけであった (Wilcoxon 検定, $z = -3.37$, $p < 0.001$)。

V. 考 察

1. エゴノキの種子散布から発芽までの繁殖特性とヤマガラによる貯蔵散布の意義

観察期間中のエゴノキにはヤマガラのみが飛来し、飛来回数の80%で果実を運搬する行動がみられ、枝から8割以上の果実が樹冠外に持ち去られたことから、自然状態における樹上の果実は大半がヤマガラによって持ち去られたと推察される。橋本ら (2001) もヤマガラが果実を枝から切り離してほとんど消費せずに持ち去ったと報告している。今回は運搬後の行動は観察していないが、ヤマガラはシイ類などのブナ科堅果、針葉樹の種子などを貯蔵する行動が知られていて、倒木の樹皮の割れ目や木の根元のほか、地面にも貯蔵する (中村, 1970; 樋口, 1975; Hayashida, 2003)。イチイでは63% (榎原, 1989)、キタゴヨウでは83% (林田, 1989)、エゴノキでも50%を地中へ貯蔵する行動が観察されている (橋本ら, 2001)。これらのことから、ヤマガラはエゴノキの主要な種子散布者であると推察される。

苗畑での発芽実験では、約4割の種子が発芽したが、林内での発芽実験では、翌春にはまったく発芽することなく、ほとんどが休眠している状態であった。エゴノキの種子は、高温処理後に2カ月以上の低温処理が与えられると、ほとんど発芽することが室内実験によって明らかにされている (Roh *et al.*, 2004)。東北地方の分布域では散布後にすぐに高温にさらされる環境ではなく、翌年の発芽率は条件が良くても4割程度であるのかもしれない。一方、小澤 (1950) の埋土実験では25年間で50%以上も発芽活性が認められている。このことから、エゴノキは今回の林内発芽実験地のようなうっ閉された暗い林床では休眠する性質を有していると推察される。今回の室内実験では発芽しなかったため、休眠解除の条件は明らかにできなかったが、他の埋土種子戦略を有する種子と同様に発芽時に高温や変温の環境が必要と考えられる (Baskin and Baskin, 1998; Fenner, 1985)。

苗畑で発芽した実生は伸長を繰り返して当年秋には平均30 cmの樹高に達したことから、エゴノキは陽樹の性質を

有していると考えられる。一般にエゴノキは林縁部に生育しており、樹冠が開けていない林床では更新しない (大久保・加藤, 1994)。苗畑の相対光量子束密度15%は林縁やギャップと同等の光環境であり、エゴノキはこのような環境を更新の場としていていると考えられる。ヤマガラは林縁や林内の道沿いを貯蔵場所として選好することから (藤田, 1996)、エゴノキの発芽や実生の成長に好適な場所にヤマガラが種子を散布している可能性もある。

苗畑での発芽実験において、エゴノキは果実の状態では種子に比べると発芽率がきわめて低いという結果を得た。また、動物排除区においてほとんどの果実は果皮が分解されずに果実の状態のままで残り、越冬すると果皮は乾燥して種子の表面にしっかりと付着した状態になることが確認された。したがって、エゴノキの果実が樹上から落下し、果実のままの状態に残った場合、たとえ高温条件にさらされても翌年の発芽は困難になると考えられる。これらの果皮による発芽抑制の作用は被食型散布の果実と同様であり、果皮の除去が発芽を促進させる (林田ら, 1994; Yagihashi *et al.*, 1998, 1999)。被食型散布での散布者が果実を丸呑みして果皮を除去したように、ヤマガラは貯蔵行動は発芽阻害の原因となる果皮を除去する (橋本ら, 2001)。さらに種子を地中に埋めるという行為を伴うことから、ヤマガラはエゴノキの種子を散布させるだけでなく、発芽にも大きく貢献していることが推察される。

2. エゴサポニンがヤマガラと種子発芽の関係に及ぼす影響

果皮に含まれるエゴサポニン量は昆虫や菌類などの寄生者や捕食者が多く発生する時期に多くなっていた (図-3)。未成熟な果実に含まれる二次代謝物は未熟な種子を捕食から守っていると考えられている (Jordano, 1987; Cipollini and Levey, 1997)。エゴノキでは、エゴヒゲナガゾウムシやエゴシギゾウムシが果実成熟期に種子を産卵場所として利用していることが知られている (Kawashima, 2004; 長瀬ら, 2004) が、実験に使用した種子で、これらの昆虫に食害されたものは確認されなかった。また、キジバトやシメなどの鳥も乾燥した果皮が割れてみえるようになった種

図-3. 果皮と種子から得た抽出液における相対溶血値の平均値の推移

相対溶血値：関東化学(株)製サポニンの50%溶血値を100とし、試料の50%溶血値を百分率で示した。垂線は標準偏差を示す。

子を採食するが(柚木, 1991), 調査期間中に, 樹上においてヤマガラ以外の動物によるエゴノキの果実の捕食は確認されなかった。この期間にはみずみずしい果皮が種子を包んでいて, エゴサポニンも多く含まれていることが, 種子の捕食を制限していると考えられ, 果皮や種子に含まれるエゴサポニンはこれらの捕食者に対する防御物質であるとするのが妥当であろう。

これに対し, ヤマガラは果皮を取り除くことができるため, 種子の採食に障害はない。しかし, 樹上での種子の採食は6%だけであり, ほとんどが運び去られた。この時期のエゴノキの種子にも果皮と同程度のサポニンが含まれていたが, 落下後の種子ではエゴサポニン量は急激に減少していた。トチノキの種子では, サポニン量は地中に埋められた後も顕著な変化はみられないとしており(Shimada, 2001), 今回の結果とは異なる。なぜエゴノキが落下後にサポニン量が急減したのかについては, 種子サイズや種特性などいくつかの要因が想定されるが, さらなる調査が必要である。しかし, これらの結果からヤマガラはエゴサポニンが多い時期にはあまり採食しないで種子を貯蔵し, サポニン量が減少した後で貯蔵した種子を回収して採食しているのではないかと推察される。

苗畑の発芽実験で, 果皮が残ったままのものはほとんど発芽しなかった。発芽を抑制する果皮の作用の原因として, 果皮に含まれるエゴサポニンが予想されたが, その量は果実が落下すると急激に少なくなることが明らかになったことから, エゴサポニンが発芽を抑制しているとは考えにくい。しかし, 果皮や種子に含まれるエゴサポニンが, ヤマガラの貯蔵行動に影響を及ぼしている可能性が高く, その意味で種子の散布や発芽にもエゴサポニンが間接的に貢献していると考えられる。

本研究の一部は科学研究費補助金(No. 15310162)によって行った。

引用文献

- Barnea, A., Harborne, J.B., and Pannell, C. (1993) What parts of fleshy fruits contain secondary compounds toxic to birds and why? *Biochem. Systema. Ecol.* 21: 421-429.
- Baskin, C.C. and Baskin, J.M. (1998) *Seeds—Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. 666 pp, Academic Press, San Diego.
- Cipollini, M.L. and Levey, D.J. (1997) Secondary metabolites of fleshy vertebrate-dispersed fruits: adaptive hypothesis and implications for seed dispersal. *Am. Nat.* 150: 346-372.
- Fenner, M. (1985) *Seed ecology*. 151 pp, Chapman & Hall, London.
- 藤田 薫 (1996) ヤマガラが好む貯食場所の環境. *Strix* 14: 41-54.
- 橋本啓史・上條隆志・樋口広芳 (2001) 伊豆諸島三宅島におけるヤマガラ *Parus varius* によるエゴノキ *Styrax japonica* の種子の利用と種子散布. *日本鳥学会誌* 51: 101-107.
- 林田光祐 (1989) 北海道アボイ岳におけるキタゴヨウの種子散布と更新様式. *北大演研報* 46: 177-190.
- Hayashida, M. (2003) Seed dispersal of Japanese stone pine by the Eurasian nutcracker. *Ornithol. Sci.* 2: 33-40.
- 林田光祐・八木橋勉・宮本敏澄 (1994) 被食型散布種子の発芽に及ぼす被食の影響. *日林論* 105: 575-578.
- 樋口広芳 (1975) 伊豆半島南部のヤマガラと伊豆諸島三宅島のヤマガラの採食習性に関する比較研究. *鳥* 24: 15-28.
- Jordano, P. (1987) Avian fruit removal: effects of variation, crop size, and insect damage. *Ecology* 68: 1711-1723.
- Kawashima, I. (2004) Sexual dimorphism and agonistic behavior of *Exechesops leucopsis* (Jordan) (Coleoptera: Anthribidae: Anthribinae). *Coleopterists Bull.* 58: 77-83.
- Krefting, L.W. and Roe, E.I. (1949) The role of some birds and mammals in seed germination. *Ecol. Monogr.* 19: 269-286.
- Mayer, A.M. and Poljakoff-Mayber, A. (1989) *The germination of seeds*. 270 pp, Magness Press, Jerusalem.
- McDonald, M.B. and Copeland, L.O. (1989) *Seed science and technology laboratory manual*. 231 pp, Iowa State University Press, Iowa.
- 長瀬ほなみ・福本浩士・梶村 恒 (2004) エゴノキの果実生産に及ぼす捕食者の影響—樹木個体間および年次間の比較—. 115 回日林学術講: 130.
- 中村登流 (1970) 日本におけるカラ類群集構造の研究. II 摂食場所, 食物の季節的変動および生態的分離. *山階鳥研報* 6: 141-169.
- 沼田 真・浅野貞夫 (1970) *日本植物生態図鑑 合弁類* 2. 173 pp, 築地書館, 東京.
- 大久保悟・加藤和弘 (1994) 都市近郊の分断された平地二次林における高木種の補充に関する研究. *造園雑誌* 57: 205-210.
- 小澤準二郎 (1950) 土中に埋もれた林木種子の発芽力. *林業試験集報* 58: 25-43.
- Roh, M.S., Bentz, J.A., Wang, P., Li, E.C., and Koshiaka, M. (2004) Maturity and temperature stratification affect the germination of *Styrax japonicus* seeds. *J. Hort. Sci. Biotechnol.* 79: 645-651.
- 榊原茂樹 (1989) イチイ *Taxus cuspidate* 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.
- Shimada, T. (2001) Nutrient compositions of acorns and horse chestnuts in relation to seed-hoarding. *Ecol. Res.* 16: 803-808.
- 庄司順三 (1984) 赤血球を用いた検定法. (生理活性物質のバイオアッセイ. 池川信夫・丸茂晋吾・星 元紀編, 講談社, 東京). 294-298.
- 庄内生物同好会田川支部 (1981) *高館山の自然*. 96 pp, エビスヤ書店, 鶴岡.
- 副島顕子 (1995) エゴノキ. *週刊朝日百科植物の世界* 6: 38-41.
- Traveset, A. (1998) Effect of seed passage through vertebrate frugivores' guts on germination: a review. *Perspectives in Plant Ecology, Evol. System.* 1/2, 151-190.
- Traveset, A. and Verdu, M. (2002) A meta-analysis of the effect of gut treatment on seed germination. *In* Seed dispersal and frugivory: Ecology, evolution and conservation. Levey, D.J., Silva, W.R., and Galetti, M. (eds.), CAB International, Wallingford, 339-350.
- Tsahar, E., Friedman, J., and Izhaki, I. (2002) Impact on fruit removal and seed predation of a secondary metabolite, emodin, in *Rhamnus alaternus* fruit pulp. *Oikos* 99: 290-299.
- 上田恵介 (1995) 花・鳥・虫のしがらみ進化論—「共進化」を考える—. 270 pp, 築地書館, 東京.
- Van der Pijl, L. (1982) *Principles of dispersal in higher plants*. Third ed. 215 pp, Springer-Verlag, Berlin.
- Yagihashi, T., Hayashida, M., and Miyamoto, T. (1998) Effects of bird ingestion on seed germination of *Sorbus commixta*. *Oecologia* 114: 209-212.
- Yagihashi, T., Hayashida, M., and Miyamoto, T. (1999) Effects of bird ingestion on seed germination of two *Prunus* species with different fruit-ripening seasons. *Ecol. Res.* 14: 71-76.
- Yagihashi, T., Hayashida, M., and Miyamoto, T. (2000) Inhibition by pulp juice and enhancement by ingestion on germination of bird-dispersed *Prunus* seeds. *J. For. Res.* 5: 213-215.
- Yoshikawa, K., Hirai, H., Tanaka, M., and Arihara, S. (2000) Antisweet natural products. XV. Structures of jegosaponins A-D from *Styrax japonica* Sieb. et Zucc. *Chem. Pharm. Bull.* 48: 1093-1096.
- 柚木陽子 (1991) 鳥と木の実 32. 野鳥 540: 10-15.