— 原 著 論 文 —

堅果成熟過程におけるルリカケス *Garrulus lidthi* の堅果利用

中村友洋^{1,**}・江口和洋^{2,*,***}

¹ 九州大学大学院理学府生物科学専攻 〒812-8581 福岡市東区箱崎 6-10-1

² 九州大学大学院理学研究院 〒812-8581 福岡市東区箱崎 6-10-1

(2019 年 10 月 4 日受付；2020 年 6 月 1 日受理)

キーワード：スダジイ，ルリカケス，アラカン，種子分散，タンニン。

日本鳥学会誌

Japanese Journal of
Ornithology

© The Ornithological Society
of Japan 2020

Tomohiro NAKAMURA^{1,**}, Kazuhiro EGUCHI^{2,*,***}. Acorn Foraging Behavior of Lidth's Jays *Garrulus lidthi* during the Ripening Process of Acorns. Jpn J Ornithol 69: 197–207. (2020)

Abstract. The co-evolutionary relationship between corvid birds and acorn-bearing plant species, through the food hoarding behavior of the former, is well known. However, acorns include chemical defenses, such as tannins, the quantity of which changes during acorn growth. Few studies have attempted to elucidate the utilization pattern of acorns by corvids during the process of acorn ripening. We conducted a study on the acorn foraging behavior of Lidth's Jay *Garrulus lidthi*, on Amami-Oshima, Kagoshima Prefecture, during the acorn ripening season of 2000–2001. Jays consumed *Quercus glauca* and *Castanopsis sieboldii* acorns and utilized many more green acorns than brown ones of both species. The nutrient content did not differ between green and brown acorns or was higher in the former, while the tannin content did not differ in relation to color. This suggests that even green acorns are profitable food resources. While green *Q. glauca* acorns germinated, green *C. sieboldii* acorns did not. Consumption of *Q. glauca* acorns was much higher for *C. sieboldii*, despite the greater amount of tannin in the former than in the latter. The results of this study suggest that jays are a more effective potential dispersal agent for *Q. glauca*, than for *C. sieboldii*.

Key words: *Castanopsis sieboldii*, *Garrulus lidthi*, *Quercus glauca*, Seed dispersal, Tannin.

¹ Graduate School of Science, Kyusyu University, 6-10-1 Hakozaki, Fukuoka 812-8581, Japan.

² Department of Biology, Faculty of Science, Kyusyu University, 6-10-1 Hakozaki, Fukuoka 812-8581, Japan.

はじめに

ブナ科植物の散布体である殻斗果 (acorn: 以下、より一般的な「堅果」の用語を使用) をはじめとした堅果はその落下期に様々な動物種の食料資源となる。堅果は大きく、炭水化物に富む栄養的に

優れた食料資源であり、堅果生産量の増大とともに、ネズミ類の個体数が連動して増加することが知られている (箕口 1996)。動物による堅果の利用様式としては、堅果獲得後ただちに捕食する場合といったん土中等に貯食した後に利用する場合の2種類が知られている (Vander Wall 1990; 斎藤 1992)。堅果捕食の場合、昆虫から脊椎動物まで、様々な動物による利用が見られるが、堅果の発芽能力が失われる点は利用者間で共通している。

一方、堅果の貯食は脊椎動物のみに見られ、中でもカラス科鳥類やネズミ等の哺乳類で多く観察

* E-mail: eguchikazuhiro@kyudai.jp

** 現所属：(株) 文一総合出版 BIRDER 編集部
〒162-0812 東京都新宿区西五軒町 2-5 川上ビル

*** 現所属：〒873-0231 大分県国東市安岐町下原 1238-1-208

doi:10.3838/jjo.69.197

されている (Vander Wall 1990; 箕口 1993). これらの脊椎動物による貯食を通じた堅果の利用は、堅果の年間生産量に対して大きな割合を占めることが知られている (Vander Wall 1990). 貯食された堅果は、主に堅果落下後の秋冬季の食料資源として利用されるが、土に埋めることによる発芽率の上昇や捕食者回避、分散貯蔵による広範囲な地域への定着など、堅果が捕食されず生存した場合に植物側が得る利益は大きい (Vander Wall 1990, 2010; Kollmann & Schill 1996). このように、貯食行動によって、堅果を生産する樹木側と堅果を利用する動物側ともに多大な適応度利益を得ており、両者の間に相利的關係が成立していることが知られている (Vander Wall 2010; Pesendorfer et al. 2016).

堅果は様々な動物種に利用されているが、その成熟までの過程において形態や堅果の成分などを変化させることで、未成熟段階での堅果の捕食を防ぎ、成熟果の利用を促進するような形質を進化させている。たとえば、殻斗には殻が硬く厚いものや棘を持つものがあり、これらは未成熟な堅果を保護するが、成熟すると殻斗が裂開して堅果を地上に落とす (Vander Wall 2001). また、堅果の防御物質として働く代謝二次産物のタンニン量は、未成熟果で高いが成熟過程で低下することが知られている (Takahashi et al. 2011). 殻斗の形態や堅果の化学的 성분量や構成は同属内でも種間差が大きく (松本ら 1999; Vander Wall 2001), 一方、そのような堅果の防御的形質を克服する能力は動物によって異なるので、堅果利用動物の間ではこのような防御形質に応じて選択する堅果が異なっている。たとえば、ヨーロッパのカケス *Garrulus glandarius* は果皮が厚く硬い *Quercus rubra* よりも *Q. robur* を選択するが、ネズミは両者を捕食する (Bieberich et al. 2016). このように、堅果とそれを利用する動物との間には、互いに利用し合う一方で対抗する密接な関係があり、この関係を通じて種子の形態や動物の行動の変化が生じている (湯本 1992; 箕口 1993).

防御形質の樹種間の違いとそれに応じた動物の利用の違いに関してはいくらか研究は見られるものの (Vander Wall 2001), 同一樹種における成熟に至る過程での防御物質の変化が動物の堅果利用にどのような影響を与えているかといった研究は、著者らの知る限りではない。ネズミやリスなどネズミ類の多くは地上に落ちた成熟果を利用するが、堅果を利用するカラス科鳥類は堅果が樹上にある

状態で採食ないし持ち去ることが多い (Vander Wall 1990, 2001). このような鳥類の堅果採食様式は、植物と鳥類との間に相互利用の一方で対抗関係を生じさせると考えられる。しかし、鳥類の堅果利用や貯食行動に関する研究のほとんどは堅果成熟後の過程で行われており、堅果成熟過程での鳥類の堅果利用についての野外研究はない。このため、殻斗や防御化学物質の状態が鳥類の選択的な利用を促すのかどうかなど、鳥類の堅果利用様式に関しては明らかではない。

ルリカケス *G. lidhi* は鹿児島県の奄美群島に属する奄美大島・加計呂麻島・請島に留鳥として生息している (日本鳥学会 2012). 壮齢の照葉樹林を生息地として選好する傾向があるが、環境への適応性は高く人家周辺でも生息が確認されている (石田ら 1991; 植田・山口 1997). 秋季には5-6羽の小群で生活することが多く (清棲 1978), 他のカケス類同様に堅果を利用する (Goodwin 1977; Madge & Burn 1999). 内田清之助による胃内容剖検では、スダジイ *Castanopsis sieboldii* が大部分を占めていたことが報告されている (葛 1927 による). また、ルリカケスではスダジイ以外にもアラカシ *Q. glauca* の利用が観察されている (高 美喜男 私信). この2種類の堅果は、形態やサイズ、成分や成熟時期において異なっている。

本研究では、島内での生育頻度が高く、これまでにルリカケスの利用が知られているスダジイとアラカシの2種について、成熟度の異なる堅果のルリカケスによる利用状況を明らかにすることを目的に、採食行動の観察を行った。また、成熟過程における堅果の昆虫による寄生状況の変化、および、堅果の成分分析結果を基に、ルリカケスが主に利用する時期の堅果の状態と利用様式との関係についても調査した。さらに、成熟度の異なる堅果の発芽実験により、ルリカケスの貯食行動がもたらす堅果生産樹種における種子分散の利益を評価した。本論文では以下の項目について考察を行った。

(1) 堅果利用様式 (捕食/貯食) は堅果の成熟ステージの違いによりどのように異なっているか?

(2) ルリカケスの堅果利用は種子散布にどのように寄与しているのか?

(3) 堅果利用様式 (捕食/貯食) は2種類の堅果 (スダジイ、アラカシ) でどのように異なっているか?

図1. 調査地地図（奄美大島）. (a) 奄美自然観察の森（龍郷町）, (b) 住用マングローブ林（住用村）, (c) 奄美野生生物保護センター（大和村）, (d) 奄美フォレストポリス（大和村）

Fig. 1. The study area on Amami-Oshima. (a) Amami Natural Forest (Tatsugo-cho), (b) Sumiyo mangrove forest (Sumiyo-son), (c) Amami Wildlife Conservation Center (Yamato-son), (d) Amami Forest Polis (Yamato-son).

図2. ルートセンサス経路（奄美自然観察の森）. スダジイの配置を示す. 黒丸：堅果結実, 白丸：堅果不結実. 上図右の楕円形は行動観察の範囲を示す.

Fig. 2. A route map of the census course (Amami Natural Forest). Closed circles indicate *Castanopsis sieboldii* trees bearing acorns; open circles indicate trees not bearing acorns. The ellipse in the upper map indicates where observations were conducted.

調査地

調査地として、事前の予備観察において、採食を行うルリカケスの発見・観察が容易であった地点を選んだ。スダジイに関する観察調査は、2001年10月と11月に、大島郡龍郷町にある奄美自然観察の森で行った（28°27'N, 129°35'E; 図1）。本調査地は標高約270 m、面積は約11 haあり、林内には遊歩道が整備されていた（図2）。スダジイの大径木やホルトノキ *Elaeocarpus sylvestris*, フカノキ *Schefflera octophylla* が多く、下層は比較的疎らで見通しのよい林を構成していた。なお、調査地を含む島内で見られるスダジイは、地理的亜種のオキナワジイ *C. sieboldii* var. *lutchuensis* であるが（島袋1997）、本文中ではスダジイと表記した。10月のスダジイは堅果が殻斗に包まれ、内部の果皮は緑色であった。堅果はほぼすべてが樹上にあった。11月は殻斗が裂開し、果皮が黒褐色の堅果が地上に落下していた。11月時点では樹上に堅果はごく少数が残る程度だった。

アラカシに関する調査は、2000年11月下旬から12月上旬と2001年1月下旬に、大島郡住用村山間（現奄美市住用町山間）にあるマングローブ林で行った（28°14'N, 129°24'E; 図1）。本調査地は住用川と役勝川が合流する河口域に広がるマングローブ群落の内陸側に隣接する、面積約1.5 haの小さな林であり、リュウキュウマツ *Pinus luchuensis* やアラカシ等で構成されていた。スダジイの調査地同様、下層は比較的疎らで見通しがよかった。11月下旬–12月上旬のアラカシは、大きさは成熟果とほぼ同じだが、殻斗の付いた堅果が樹上にあり、果皮が緑色だった。1月には堅果は全て地上に落下し、果皮は茶褐色だった。以下、果実色で分類する場合は、緑色の果実は「緑色果」、スダジイの黒褐色の果実とアラカシの茶褐色の果実を「褐色果」と呼ぶ。

方法

1) 採食行動観察

観察は、各調査地内の1地点を選び、ルリカケスが特によく訪れて採食した堅果を付けた樹木10本程度を観察の対象とし、樹上および地表部での採食行動を観察記録した。観察個体への影響を低減するために、観察者は駐車した自動車内に留まり、車内より見渡せる範囲内に限り観察を行った。スダジイについては、奄美自然観察の森の駐車

場から約 100 m の範囲を観察し、アラカシについては道路上に車を止め、道路沿い前後それぞれ約 80 m の範囲を観察した。記録は日の出 1 時間後から 3 時間連続で行い、スダジイについては、10 月と 11 月とともに 4 日間（総観察時間：それぞれ 12 時間）行い、アラカシについては 11 月–12 月に 5 日間（15 時間）、1 月に 4 日間（12 時間）行った。

観察は、8 倍の双眼鏡、または 20 倍の望遠鏡を用いて行った。採食・持ち去り個数や採食行動場所（地上／樹上）、採食形態（単独／集団；集団採食は同じ木に同時に 2 個体以上いた場合と定義）について記録した。

なお、本研究ではルリカケス個体の捕獲標識は行っておらず、観察個体の個体識別は出来ていない。

2) ルートセンサスによる落下堅果の調査

2001 年 10 月 7 日–11 月 30 日にかけて、奄美自然観察の森内の遊歩道の一部を使って、スダジイ堅果の落下数カウントのためのルートセンサスを行った。ルートは約 410 m の環状で、道沿い（両脇 2 m 以内）には 78 本のスダジイがあり、それらを全て標識した（図 2）。2 日おきにルート上の各対象木直下に落ちているスダジイを全て拾い集め、採集地点を記録した。ルートセンサスを行った地域と行動観察場所は 200 m ほど離れていたため、堅果の回収が行動観察結果に影響を与えた可能性は極めて低いと考える（図 2）。採集した堅果は、無傷のものと動物による利用の痕跡が見られるものの個数をそれぞれカウントした。動物による利用は、痕跡をもとにルリカケス、それ以外の動物による採食、昆虫による寄生の 3 パターンに分けた。観察では、ルリカケスは実がいくつか付いた小枝を折り取り、両足で押さえて殻斗と果皮を剥き、中の白い部分（子葉）のみを食べていた（図 3a）。ネズミ類は堅果の半分以上を破壊して子葉を採食していた（図 3b）。小枝に堅果が付いた状態で、くちばしによる痕跡のあるものをルリカケスの食痕と判断した。果皮表面に小さな穿孔跡があるものを昆虫による寄生と判断した。

なお、アラカシについては、調査地がマングローブ林であり、また、多くが私有地であったため、適当なルートの設定ができなかったため、落下堅果のルートセンサスは行わなかった。

図 3. スダジイへの食痕。(a) ルリカケスによる食痕。(b) 飼育下ドブネズミ *Rattus norvegicus* による食痕。

Fig. 3. Marks on acorns of *Castanopsis sieboldii* made by animals. (a) Lidth's Jay, (b) Norway Rat *Rattus norvegicus* in captivity.

3) 成分分析

スダジイ・アラカシの両堅果について、樹上にあつて果皮が緑色の堅果（緑色果）と地上にあつて果皮が黒褐色ないし茶褐色の堅果（褐色果）を採集した。試料の採集は前述の調査地点に加え、大島郡大和村内の 2 地点（奄美野生生物保護センターと奄美フォレストポリス）でも行った（図 1）。スダジイは 2000 年 10 月と 11 月、アラカシは 2000 年 11 月と 2001 年 1 月に採集を行った。

採集した堅果は昆虫による寄生がある物を取り除くため、水に浸して沈んだ物のみを取り出し、室温で 24 時間放置した。寄生のない堅果は乾燥させた後に（25℃；スダジイ 24 時間、アラカシ 48 時間）、冷凍保存（−70℃）をした。その後、果皮と種皮を取り除き、分析に必要な重量である 200 g 以上を 1 サンプルとして試料を作製した。ただし、スダジイの緑色果については、200 g 以上のサンプルを採集することが出来なかった（乾重 50 g と 90 g）。粗タンパク質（ケルダール法）・粗脂肪（ジエチルエーテル抽出法）・タンニン（Folin-Denis 法）について、（財）日本食品分析センターに含有率の分析を依頼した。なお、カケス類は堅果を丸呑みにすることはなく（Goodwin 1977）、観察でもルリカケスは果皮と種皮を除去して採食していたので、これらを除去した部分のみを分析した。分析は、スダジイおよびアラカシの各果皮色 2 サンプルずつについて行った。試料が少なかったスダジイ緑色果についても、上記の成分のいずれについても測定は可能であった。

4) 発芽実験

果皮の色で分類した（緑色果／褐色果）スダジイとアラカシをそれぞれ 20 個ずつ用意して、1 個ずつ市販の腐葉土を入れた別々のポット（直径 75

mm, 深さ 65 mm) に播種した。埋める深さは約 2–3 cm とした。アラカシの緑色果とスダジイは 2000 年 12 月に、アラカシの褐色果は 2001 年 1 月に播種した。約 3 か月後の 2001 年 4 月に根や上胚軸、葉の成長について記録した。スダジイの褐色果で昆虫による寄生が 1 つ見つかったので、解析から除外した。植えた堅果の大半が実生となったアラカシについては、発根後の成長について異なる果皮色の果実間で比較するため、堅果を播種した 3 か月後に地上部に出た上胚軸の長さを測定した。

結 果

1) 採食行動

ルリカケスによる一連の堅果採食行動（採食開始から採食場所離脱まで）が観察された例数は、スダジイで 13 例（10 月 11 例、11 月 2 例；単位観察時間当たりでは 10 月 0.92 例／時間、11 月 0.17 例／時間）、アラカシでは 71 例（11 月／12 月 68 例、1 月 3 例；単位観察時間当たりでは 11 月／12 月 4.53 例／時間、1 月 0.25 例／時間）であったが、スダジイでは 10 月の 11 例中 1 例で処理堅果数が不明で、アラカシの 11 月／12 月の観察 68 例中持ち去り個数が不明な例が 20 例あった。また、単独採食と集団採食の例数は、スダジイではそれぞれ 10 例と 3 例、アラカシでは 37 例と 34 例だった。

それぞれ堅果の利用は成熟（季節）の進行にともなって大きく減少した（図 4）。また、スダジイでは 10 月には緑色果のみが、11 月には褐色果の

みが利用され、同様に、アラカシでも 11 月／12 月には緑色果のみ、1 月には褐色果のみが利用されたが、これらは、各時点での緑色果と褐色果の存在比率の反映であると考えられる。大半の観察でルリカケスは堅果を持ち去り、その場での採食はほとんどなかった（図 4）。両樹種とも緑色果の時期は褐色果に比べて、より頻繁に利用され、特にアラカシの持ち去りは全て 11 月／12 月の緑色果の時期に観察された。

採食や持ち去り行動はほとんどすべてが樹上で行われた。スダジイは観察された 13 例のすべてが、樹上採食であった。また、スダジイ堅果の大半が地上に落下している 11 月であっても、ルリカケスは樹上で殻斗が裂開し、落下寸前となった褐色果を利用した。アラカシでも 71 例中 67 例が樹上での採食行動であり、地上から堅果を拾い上げることはほとんどなかった。1 月には 3 例すべてで、アラカシの堅果を地上から拾い上げる行動が見られたが、採食そのものは樹上に移って行った。

また、観察中にルリカケスがスダジイを選果していると考えられる行動が見られた。ルリカケスは樹上で堅果を採食する際に、殻斗が裂開して中身が取り出しやすくなった堅果をくちばしでつまみ取った数秒後にその堅果を落とし、再び、別の堅果を取る行動を度々見せた。この時には、堅果を落とす原因になるような外部からの刺激は観察されておらず、また、落とすまでの間に、くちばしに堅果をくわえた状態で動かすような行動も観察された。これらの行動をくり返した後に最終的

図 4. 堅果利用の果皮色間比較。縦軸は処理された堅果の数を示す。白色部分は持ち去り、黒色部分は採食場所での摂食を示す。図中の数字は観察例数を示す。月名の下に数字は総観察時間。

Fig. 4. Comparison of acorn use in relation to pericarp color. Ordinate indicates the number of acorns used. Closed columns: acorns eaten on site, Open columns: acorns taken away. Values above bars are the number of observations. Total observation times (hrs) are shown below the horizontal axes.

に落とさずに食べたり持ち去ったりすることもあることから、誤って落としたのではなく、意図的に捨てたものと判断した。

2) 落下堅果数と寄生・食害の季節変化

スダジイ堅果の落下数カウントを行った 78 本のうち 58 本で、堅果の落下が確認された (図 2)。堅果の落下は 10 月中旬から増加し、以後は大きく変動したが、11 月に入ってから 700 個から 1,000 個ほどの間で横ばい状態になった (図 5)。10 月に落下した堅果の大半は殻斗に包まれた緑色果だった。緑色果の落下は季節の進行と共に減少し、11 月中旬に落下した堅果はすべて成熟した褐

色果だった。ルリカケスが採食を行ったと思われる痕跡のあるスダジイは 10 月–11 月中旬まで見られたが、落下した堅果全体に占める割合は非常に低かった (図 5)。同様に他の動物による食害の痕跡も少なかった。一方で昆虫による寄生の割合は 11 月で特に高くなり、その結果、寄生や食害の見られない健全な堅果の割合は少なくなった (図 5)。

3) 堅果の成分の比較

種間で比較した場合、スダジイはアラカシに比べて粗タンパク質の含有率がやや高く、粗脂肪やタンニンの含有率が低く、特に、タンニンの含有率の差が高かった (表 1)。果皮の色別に比較した

図 5. スダジイの落下数 (太線) と昆虫寄生率 (黒丸) およびルリカケスによる捕食率 (白丸) の季節変化。

Fig. 5. Seasonal changes in the number of fallen acorns of *Castanopsis sieboldii* (bold line), the proportion of acorns infested by insects (closed circles) and the proportion of acorns predated by Lidth's Jays (open circles).

表 1. 堅果の成分含有率 (各種各色 2 サンプルずつ)。堅果乾重に対する百分率で表した。

Table 1. Nutrient contents of acorns (two samples for each color of each species). Each value is shown as a percentage of dry weight.

種名 Species	果皮色 Color	試料 ID Sample ID	粗タンパク質 Crude protein	粗脂肪 Crude fat	タンニン Tannin
スダジイ <i>Castanopsis sieboldii</i>	緑色 Green	1	7.5	0.9	0.10
	緑色 Green	2	5.7	0.7	0.10
	褐色 Brown	1	2.8	0.8	0.12
	褐色 Brown	2	3.2	0.6	0.08
アラカシ <i>Quercus glauca</i>	緑色 Green	1	2.0	1.2	2.87
	緑色 Green	2	2.8	1.3	2.28
	褐色 Brown	1	2.6	1.2	2.29
	褐色 Brown	2	2.8	1.4	2.28

図 6. 発芽実験の結果。播種された各 20 個の堅果の 3 か月後の発芽状態区分の割合を示す。変化無し: 根や胚軸を出していない, 発根のみ: 土中に根だけを出している, 上胚軸伸長 (地下): 土中で根と上胚軸を出す, 地上に出ない, 上胚軸伸長 (地上): 上胚軸を地上まで出す, 開葉はない, 実生: 葉を 1 枚以上展開。

Fig. 6. Results of germination experiments. Pie charts indicate the percentage of individual categories of growth from 20 acorns three months after sowing. Not germinated: no roots or epicotyls grown. Root emergence: only roots emerged below ground. Shootless seedling: roots and epicotyls emerged below ground. Epicotyl seedling: roots and epicotyls emerged below ground, but no leaves developed. Ordinary seedling: one or more leaves developed.

場合, アラカシではどの成分においても含有率の違いはほとんど見られなかったが, スダジイでは粗タンパク質の含有率が緑色果の方で褐色果より高かった (表 1)。

4) 発芽率の比較

褐色果ではスダジイ, アラカシともすべてが発根した。しかし, アラカシでは大半が葉を展開させ実生となったのに対して, スダジイでは実生まで成長した種子の比率は低かった (図 6)。一方, 緑色果ではアラカシが大半で発根して実生まで成長したのに対し, スダジイでは発根がほとんど見られなかった。

また, アラカシについては, 3 か月後の地上部に出た上胚軸の長さを果皮の色の異なる堅果間で比較したが, 有意な差は見られなかった ($U_{19,17} = 128.00$, NS, Mann-Whitney U 検定; 図 7)。

図 7. アラカシの上胚軸成長の果皮色間比較。

Fig. 7. Comparison of epicotyl development between different pericarp colors of *Quercus glauca*.

考 察

1) 異なる成熟ステージ間での利用の比較

本研究においては, ルリカケスの果実利用は,

スダジイ、アラカシともに、落下期ではなく、緑色果が樹木上にある未成熟期において、観察頻度が圧倒的に高かった。また、成分組成の果皮色間の比較では、緑色果は成熟した褐色果に比べて栄養価的に遜色はなく、スダジイでは、むしろ、緑色果の粗タンパク質が高かった。また、タンニン量にも、成熟ステージ間の違いはなかった。これらのことから、防御物質や栄養価から見て、未成熟ではあっても、緑色果はルリカケスの食料資源として、成熟した褐色果と同等かそれ以上の価値を持つと考えられる。

堅果は成熟すると地上に落下する。観察ではルリカケスによる堅果の採食、持ち去りはほとんど樹上で行われ、多くの褐色果が地上にある時期には堅果の利用は極端に低下し、利用のすべては樹上で行われた。また、ドングリ類堅果の落下時期に、ルリカケスがハゼノキなどのウルシ類 *Rhus* spp. を樹上採食していることが観察されている(中村友洋 未発表データ)。理由は明らかではないが、地上での採食を避ける行動的な特性が、樹上での堅果利用を促し、結果として褐色果よりも緑色果の利用頻度を高めているのかも知れない。また、スダジイで明らかになったように、昆虫による寄生は堅果の成熟と共に増加した。成分分析のために採集したスダジイ堅果への昆虫寄生の割合は、緑色果で6.38% (30/470 個)、褐色果で14.7% (81/551 個) と、後者で2倍以上高かった(中村友洋未発表データ)。昆虫の寄生を受けた堅果をカケス類が拒絶するという報告は多い(Crawley & Long 1995; Dixon et al. 1997a; Hubbard & McPherson 1997)。昆虫による寄生が高まる以前に堅果を利用することから緑色果の利用頻度が高まったとも推察される。緑色果の利用頻度が高いことの理由は十分に明らかではないが、カケス類の堅果利用において、未成熟果の利用頻度が高く、成分上からも未成熟果が成熟果に比べて遜色が無いことを示した研究はこれまでになく、重要な知見が得られたと考える。

ただし、ルリカケスの生活における堅果自体の重要度が季節的に変化している可能性も否定できないので、この緑色果利用の偏りについては、堅果だけでなく、ルリカケスの採食行動全体を観察した、さらなる研究が必要である。

2) 種子散布との関連

観察では、スダジイもアラカシも、緑色果の利用頻度が高く、そのほとんどがその場での採食で

はなく、持ち去られていた。持ち去った後の堅果については、追跡観察を行っていないので、別の場所で採食されているか、それとも貯食されているかを個々の事例について明らかにすることはできなかった。しかし、持ち去り後にも連続して観察できた個体が、短時間で複数回堅果の持ち去りに来ていることや、貯食行動も数回観察されていることから(中村友洋 未発表データ)、持ち去った堅果の一部は貯食されているものと思われる。発芽実験の結果、アラカシでは緑色果にも十分な発芽能力があることが確認された。また、実験に用いたアラカシの緑色果は、その後も褐色果と同等の成長をすることが上胚軸長の比較で分かった(図6)。これらのことから、ルリカケスはアラカシの散布者として機能していることが示唆される。

実験では、ルリカケスが主に利用するアラカシの緑色果は、土に埋められてから1か月足らずでその大半が発芽した。また、野外でも1月の時点で林床には多くの実生が見られ、これらが緑色果由来の物であることを確認した(中村友洋 未発表データ)。発芽すると、堅果中の養分は芽の成長に使われ、それにより食料資源としての価値は低下する。そのため、貯食者は胚を除去する等、発芽を抑止するような加工をすることが知られている(Vander Wall 1990)。しかし、ルリカケスの貯食した堅果にはそのような加工の痕跡は見られなかった(中村友洋 未発表データ)。堅果に発芽を抑止するような加工が見られなかったことと、アラカシの堅果が早い段階で発芽することは、もし土に埋められた堅果が早期に利用されなければ、食料資源としての価値がすぐに減少してしまうことを示唆している。ルリカケスがこのような時間制限付きの食料資源に対応しているのかどうかに関しては、貯食行動や貯食物の利用に関するさらなる調査が必要である。

一方、スダジイでは緑色果の発芽能力は低く、褐色果は高いことがわかった。ルリカケスは緑色果の頃にスダジイをよく利用し、さらに堅果落下期の褐色果の利用観察頻度は少ない。このように、緑色果の方をより頻繁に利用するため、スダジイ種子散布者としての機能はあまり高くないと考えられる。

一般に、カケス類を含めて鳥類では、冬季の餌資源低下時に利用するため秋季の成熟期に堅果を貯食する。そのため、鳥類の貯食行動の研究のほとんどは北半球温帯地域でなされている(Vander Wall 1990; Pesendorfer et al. 2016)。実際、熱帯や

砂漠地帯に生息するカケス類では貯食行動はあまり見られず、貯食の重要性は低いとも考えられている (Goodwin 1977)。しかし、熱帯性カケス類の貯食行動の重要性に関しては未知な部分が多く (Vander Wall 1990)、亜熱帯的環境に生息するルリカケスの堅果利用に関する研究は重要であると考えられる。本研究では、貯食行動に注目して観察を進めたわけではないので、貯食の重要度を適確に評価することはできないが、ルリカケスでは堅果獲得の場所からの持ち去りが堅果利用の大半を占めており、断片的な観察からは、これらの持ち去り行動が貯食につながっている可能性があることから、亜熱帯種のルリカケスにおいても貯食は頻繁に行われているものと考えられる。本種において、堅果利用と貯食行動を詳細に観察して、貯食の特性と重要度を定量的に評価する研究は重要である。

3) 異なる堅果間での利用の比較

堅果の栄養分析を行った藤原 (1982) によると、堅果栄養分の大半を占めて、消費者のエネルギー源となる炭水化物の量は、スダジイでは湿重当たりで 62.5% (乾重当たり換算で、92.2%) に対して、アラカシでは 53.4% (89.6%) と、大きな違いは見られていない。本研究で他の栄養分の成分分析を行った結果では、スダジイで粗タンパク質量が高かった。

栄養価で比較すると、スダジイはアラカシより価値が高いと考えられる。しかし、アラカシはスダジイと比べて、湿重で 3 倍近くあり、大きく、採食効率がより高いと考えられる。ヨーロッパのカケスでは、より大型の堅果を選ぶことが野外実験で確認されている (Pons & Pausas 2007)。また、スダジイの殻斗は果実全体を覆うが、アラカシでは皿型で堅果を包まないという構造から子葉の採食が容易である。ルリカケスでは、上述したように、スダジイの選果行動が観察されているが、この時、殻斗と果皮を除く必要があり、また堅果 1 つあたりの大きさも小さいため、採食効率はあまり高くないと考えられる。

一方、採食者の消化器系統に悪影響をおよぼすタンニンの量がスダジイではアラカシより少なかった。鳥類には哺乳類の唾液のようなタンニンへの生理的な対抗適応はないとされ (Johnson et al. 1993)、これはルリカケスにも共通していると思われる。そのため、スダジイはタンニンによる負の効果がない点では優れていると考えられる。タ

ンニンに関しては消化器系に与える負の効果と同時に、それにより昆虫寄生が減るという正の効果もたらされる場合もある (Fleck & Woolfenden 1997; Vander Wall 2001)。実際、成分分析の際に見つかった、昆虫寄生を受けた堅果の比率は、スダジイ緑色果で 6.38% (30/470 個)、褐色果で 14.7% (81/551 個) に対して、アラカシでは緑色果では寄生はなく (0/254 個)、褐色果で 0.47% (2/423 個) と、アラカシで極端に寄生率が低かった (中村友洋 未発表データ)。上述したように、カケス類では昆虫の寄生のある堅果を拒絶する行動が見られることが報告されているので、昆虫の寄生の頻度の違いが堅果樹種の選択に影響している可能性もある。

Steele et al. (1993) は、堅果中のタンニンの濃度分布が胚の位置する先端部分でより高いため、採食する脊椎動物の中には濃度のより低い基部を部分採食するものもあるという事例を報告している。本研究では堅果の部分毎の成分分析は行っていないが、ルリカケスが採食後に落としたアラカシ堅果を調べたところ、基部近くが採食されており (図 8)、ルリカケスがタンニンに対する対抗適応として、アラカシの部分採食を行っている可能性が示唆される。また、貯食過程において土に埋められることで水溶性のタンニンが流出し、タンニン活性が軽減するという研究例もある (Fleck & Woolfenden 1997)。しかしこれには反例もあり、個々の調査状況により結果が異なっている (Dixon et al. 1997b; Shimada 2001)。アラカシの採食では、タンニンによる生理上の不利益を無視できない。

図 8. アラカシの部分採食の痕跡 (12 月に採集)。ルリカケスは堅果の基部を採食している。果皮の表面にはピークマークが付いている。

Fig. 8. Partially consumed *Quercus glauca* acorns (collected in December). Lidth's Jay consumes only the basal part of acorns. The pericarps of these acorns show beak marks left by jays.

しかし、それを補完する程に、寄生の被害を受けた堅果を避ける利益は大きいかもしれない。さらにタンニンによる不利益を、堅果の部分採食などの、採食者の行動によって軽減しているのかもしれない。これらについては、それぞれの要因を分離した、さらなる観察と検証が必要である。

本研究では観察場所での観察例数や処理堅果数から見て、スダジイの利用頻度は低く、一方、アラカシの利用頻度の方が非常に高かった。しかし、本研究では、スダジイとアラカシが同所的に生育して、なおかつ、ルリカケスの観察頻度が高い場所を観察場所として設定できなかった。そのため、樹種間の比較では定性的な傾向とそれを示唆する断片的な観察や成分分析の結果を引き出せただけである。また、堅果類は、豊作不作が周期的に変動することが知られており、豊作の年は貯食行動が促進されると考えられている (Vander Wall 1990)。しかし、哺乳類ではこの傾向は多くの研究で報告され、鳥類でも実験条件下で同様の結果が得られているが、野生のカラス科鳥類での観察はない (Vander Wall 2010)。本研究では堅果類の豊凶に関する情報はなく、堅果の利用状況がどのような資源量の基で観察されたのかが不明である。このことを踏まえ、堅果供給量の年変動の資料と合わせて、複数年の研究が必要である。

本研究においては、九州大学理学部生物学教室生態科学研究室の矢原徹一教授には懇切丁寧な指導、助言をいただいた。ここに、厚く感謝の意を表したい。奄美大島での調査活動においては、環境省奄美野生生物保護センターの阿部慎太郎、西村 学、里 美咲、畑島穂子の諸氏、奄美野鳥の会の高 美喜男、川口和範の両氏、奄美自然観察の森の作田裕恒氏、そのほか、奄美大島在住の多くの方々から様々なご援助をいただいた。2名の査読者からは、懇切丁寧に非常に有益なご教示を多数いただいた。心より厚く謝意を表したい。

摘 要

2000–2001 年のスダジイ *Castanopsis sieboldii* とアラカシ *Quercus glauca* の堅果成熟・落下期に、奄美大島 (鹿児島県) において、ルリカケス *Garrulus lidhi* の堅果採食行動について調査を行った。調査ではルリカケスの堅果採食行動の観察・ルートセンサスによるスダジイ利用者の調査・成分分析 (粗タンパク質、粗脂肪、タンニン)・発芽実験 (緑色果、褐色果) の4点を行った。両樹種ともに樹上にある緑色果の利用頻度が高かった。成分分析の結果、未熟の緑色果は成熟した褐色果に比べ

て、栄養価としては同等、ないし、やや優れており、防衛物質とされるタンニン量に違いは見られず、緑色果はルリカケスの食糧資源としての価値が高いことが示唆された。ルリカケスは堅果を獲得直後に採食することはほとんどなく、大半は持ち去っており、貯食されるものと推察された。アラカシでは緑色果と褐色果の両方とも、大部分の種子が実生まで成長したが、スダジイの緑色果はほとんど発根しなかった。アラカシ利用の観察頻度は高く、スダジイの利用は少ない傾向が見られた。ルリカケスは、アラカシの種子散布者として機能しているが、スダジイにおいては低いことが示唆された。

引用文献

- Bieberich J, Lauerer M & Aas G (2016) Acorns of introduced *Quercus rubra* are neglected by European Jay but spread by mice. *Ann For Res* 59: 249–258.
- Crawley MJ & Long CR (1995) Alternate bearing, predator satiation and seedling recruitment in *Quercus robur* L. *J Ecol* 83: 683–696.
- Dixon MD, Johnson WC & Adkisson CS (1997a) Effects of weevil larvae on acorn use by blue jays. *Oecologia* 111: 201–208.
- Dixon MD, Johnson WC & Adkisson CS (1997b) Effects of caching on acorn tannin levels and Blue Jay dietary performance. *Condor* 99: 756–764.
- Fleck DC & Woolfenden GE (1997) Can acorn tannin predict scrub-jay caching behavior? *J Chem Ecol* 23: 793–806.
- 藤原滝雄 (1982) ブナ科植物の果実 (堅果) の成分と味について. *香川生物* 10: 25–28.
- Goodwin D (1977) *Crows of the World*. University of Queensland Press, London.
- Hubbard JA & McPherson GR (1997) Acorn selection by Mexican jays: a test of a tri trophic symbiotic relationship hypothesis. *Oecologia* 110: 143–146.
- 石田 健・金井 裕・金城道男・村井英紀 (1991) ルリカケス *Garrulus lidhi* の分布、生態および保護. 日本野鳥の会 (編) 平成元年度特殊鳥類調査: 79–113. 環境庁, 東京.
- Johnson WC, Thomas L & Adkisson CS (1993) Dietary circumvention of acorn tannins by blue jays. *Oecologia* 94: 159–164.
- 清棲幸保 (1978) 日本鳥類大図鑑 I. 講談社, 東京.
- 葛 精一 (1927) 梔鳥ノ食性ニ関スル調査報告. 鳥獣調査報告 4: 1–46.
- Kollmann J & Schill HP (1996) Spatial patterns of dispersal, seed predation and germination during colonization of abandoned grassland by *Quercus petraea* and *Corylus avellana*. *Vegetatio* 125: 193–205.
- Madge S & Burn H (1999) *Crows and Jays*. Princeton University Press, New Jersey.
- 松本通夫・影山拓一・柏木秀文・有福一郎・山下昭道・松田弘毅 (1999) ドングリ澱粉の加工利用. 鳥取県産

- 業技術センター研究報告 2: 60–67.
- 箕口秀夫 (1993) 野ネズミによる種子散布の生態的特性. 鷺谷いづみ・大串隆之 (編) 動物と植物の利用しあう関係: 236–253. 平凡社, 東京.
- 箕口秀夫 (1996) 野ネズミからみたブナ林の動態. 日生態会誌 46: 185–189.
- 日本鳥学会 (2012) 日本鳥類目録 改訂第 7 版. 日本鳥学会, 三田.
- Pesendorfer MB, Sillett TS, Koenig WD & Morrison SA (2016) Scatter-hoarding corvids as seed dispersers for oaks and pines: A review of a widely distributed mutualism and its utility to habitat restoration. *Condor* 118: 215–237.
- Pons J & Pausas JG (2007) Not only size matters: Acorn selection by the European Jay (*Garrulus glandarius*). *Acta Oecologica* 31: 353–360.
- 斎藤新一郎 (1992) 樹木種子の貯食型散布と樹木の貯食への適応. 生物科学 44: 89–97.
- 島袋敬一 (1997) 琉球列島維管束植物集覧 (改訂版). 九州大学出版会, 福岡.
- Shimada T (2001) Nutrient compositions of acorns and horse chestnuts in relation to seed hoarding. *Ecol Res* 16: 803–808.
- Steele MA, Knowles T, Bridle K & Simms EL (1993) Tannins and partial consumption of acorns: implications for dispersal of oaks by seed predators. *Am Midl Nat* 130: 229–238.
- Takahashi A, Shibata M & Shimada T (2011) Variation in seed production schedule among individual trees of a deciduous oak species *Quercus serrata*: its relation to seed characteristics. *Plant Ecol* 212: 1527–1535.
- 植田陸之・山口恭弘 (1997) ルリカケス・オーストンオオアカゲラ・カラスバトの環境選好性. *Strix* 15: 69–74.
- Vander Wall SB (1990) *Food Hoarding in Animals*. University of Chicago Press, Chicago.
- Vander Wall SB (2001) The evolutionary ecology of nut dispersal. *Botanical Rev* 67: 74–117.
- Vander Wall SB (2010) How plants manipulate the scatter-hoarding behaviour of seed-dispersing animals. *Phil Trans R Soc B* 365: 989–997.
- 湯本貴和 (1992) 動物による種子散布の研究—その目的と方法. 生物科学 44: 98–107.