知床半島におけるホシガラスのハイマツ種子隠し場の観察

斎藤新一郎

北海道立林業試験場

Caching of Japanese Stone Pine Seeds by Nutcrackers at the Shiretoko Peninsula, Hokkaido

Shin-ichiro SAITO

Hokkaido Forest Experiment Station,
Kôshunai, Bibai, Hokkaido 079-01

まえがき

わが国のホシガラス *Nucifraga caryocatactes* が、ハイマツ *Pinus pumila* の種子を重要な食物としていることはよく知られている (清棲, 1978, ネチャエフ, 1979). 一方, 北アメリカ産の無翼種子をつけるゴヨウマツ類 (*P. edulis*, *P. flexilis* など) とカナダホシガラス *N. columbiana* の相互関係が調査され (VANDER WALL & BALDA, 1977, LANNER & VANDER WALL, 1980), ヨーロッパアルプスにおいてはセンブ라마ツ *P. cembra* とホシガラスの相互関係が研究されている (MATTES, 1982). その結果, 鳥類の隠匿貯蔵による無翼種子マツ類の種子散布 (synzoochory) が注目されるようになった. しかし, これらの研究は, 鳥の食性調査の一環として行われたものである.

筆者は, 林学の立場から, 森林の成立における鳥類の役割を研究している. 鳥散布のうち, 消化管通過型の種子散布 (endozoochory) における果実食鳥の役割と多肉果の進化についてはすでに発表した (斎藤, 1976). 現在は, 亜高山帯・高山帯の道路の修景緑化に関して, ハイマツの球果および種子の形態から, 動物によるハイマツの散布を調査している (斎藤, 1982a).

今回, 道路法面にハイマツの実生の束生を見つけ, ホシガラスによるハイマツ種子の隠し場の状況を調査したので, 報告する. また, ハイマツ叢林ないし群落の成立に果たすホシガラスの役割について, 一つの仮説を提案してみたい.

本稿の作製にあたり, 助言を賜った北海道立林業試験場の中田圭亮, 斜里町立知床博物館の中川元, および現地調査に協力された山形県尾花沢市の小林朗, 東京都台東区の太田賢児の諸氏に対し, 厚く謝意を表する.

調査地の概要と調査結果

ハイマツ種子の隠し場は, 知床横断道路 (国道 334 号線) の知床峠 (標高 750 m) から斜里町ウトロへかけて, 標高 400 m までの沿線の切り取り斜面で発見された. この付近におけるハイマツ叢林の分布は, 標高 640 m までも下降していて, 飛び地としては 530 m の

Fig. 1. Caching sites (A-G) and distribution of *Pinus pumila* thickets (shaded) at the Siretoko Peninsula, Hokkaido.

ものもある (鮫島ほか, 1981). 道路沿いに, 8 か所の隠し場を観察したが, そのうちの 3 か所を 1982 年 9 月 7-9 日に詳しく調査した (Fig. 1). 距離は, 歩測とポールおよび巻尺によって測定した.

隠し場のある切取り斜面は, 現在も緑化工事が進行中である. 一度は張り芝で被覆されたものであり, 張り芝の外来牧草類が衰退し, 自生の草本・木本に交代する過渡期のものが大半である (Photos 1-2). 道路工事は, 降雪期までの毎日 7-18 時の間に行われている. 調査時の 1982 年 9 月上旬には, とくに隠し場 B と C で拡幅および法面緑化工事が集中的に実行されていた.

隠し場 A は, 標高 400 m ほどの南西向きの切取り斜面で, 斜面長が 3-5 m あり, 植被が疎生し, 岩や石がかなり露出していた (Fig. 2, Photo 1). 6 か所の隠し穴 (cache) のうち, 4 穴では 2-3 年生の実生 (seedling) が 1 穴につき 2-7 本束生していた. 他の木本は, ミズナラ, ダケカンバおよびトドマツの 3 種であり, いずれも単生で, しかも親木 (seed source) が近くに存在していた.

隠し場 B は, 標高 580 m ほどの北向き斜面で, 斜面長が 5-8 m あり, 草本がきわめて

Photo 1. Caching site A. Cut slope is surrounded by *Betula ermani*, *Quercus mongolica* var. *grosseserrata* and *Abies sachalinensis* mixed-forest. Photo taken on 14 Sept, 1982.

Photo 2. Caching site B. a, newly cut slope; b, banked slope covered with foreign grass; c, cut slope with degraded grass cover; d, cut slope covered with *Alnus maximowiczii* and native herbs.

Fig. 2. Sketch of Caching site A (about 400 m above sea level) of the seeds of *Pinus pumila* by Nutcrackers. This site is a southwest slope cut along the road (Photo. 1). Abbreviations for Figs. 2-5: P=*Pinus pumila*, synzoochoryl; A=*Abies sachalinensis*, anemochoryl; Q=*Quercus mongolica* var. *grosseserrata*, synzoochoryl; B=*Betula ermani*, anemochoryl; At=*Acer tschonoskii*, anemochoryl; H=*Hydrangea paniculata*, anemochoryl; S=*Salix hultenii* var. *angustifolia*, anemochoryl; Am=*Alnus maximowiczii*, anemochoryl (numerals with P, At and A are the numbers of seedlings clumped).

疎生し、ミヤマハンノキとダケカンバの侵入が目立っていた (Photo 2). ここでは、3m 幅の带状区を 2 本設定した (Figs. 3-4). 周囲はダケカンバ・トドマツ混交林であった。ハイマツの実生は、斜面上部に限られていて、単生もみられたが、2-13 本が束生し、苗齢が 1-3 年生であった。ミネカエデは 1 穴に 40 本もの束生がみられ、大部分が単生のトドマツでも 6 本の束生があった。

隠し場 C は、標高 600 m ほどの南西向き斜面で、斜面長がわずか 3 m であった。ハイマツは 1-2 年生で (Photo 3), 23 本の束生さえあった。トドマツとダケカンバは、いずれも単生であった (Fig. 5).

Fig. 3. Sketch of Caching site B-1 (about 580 m above sea level) of the seeds of *Pinus pumila* by Nutcrackers. This site is a north slope cut along the road (Photo. 2).

Fig. 4. Sketch of Caching site B-2 of the seeds of *Pinus pumila* by Nutcrackers. This site is the same as B-1.

Photo 3. Clump of seedlings, one-year old, of *Pinus pumila* at Site C.

P₁₁: *Pinus pumila*, clump of 11 seedlings, Synzoochoryl

A: *Abies sachalinensis*, Anemochoryl

Am: *Alnus maximowiczii*, Anemochoryl

B: *Betula ermani*, Anemochoryl

Fig. 5. Sketch of Caching site C (about 600 m above sea level) of the seeds of *Pinus pumila* by Nutcrackers. This site is a southwest slope cut along the road (Photo, 3).

以上の調査では、ハイマツの球果は青味が強く残り、完全に熟した状態になっていなかった。また、隠し場の周辺で、ホシガラスをしばしば目撃し、鳴き声も聞いた。なお、隠し場 B と C の周囲の森林内では、枯れ株の周りのコケ層にハイマツの実生がみられたが、この場合には単生が大半であり、束生数の最大も 3 本であった。

考 察

隠し場にみられた樹種は、ハイマツ、トドマツ *Abies sachalinensis*, ミネカエデ *Acer tschonoskii*, ダケカンバ *Betula ermani*, ミズナラ *Quercus mongolica* var. *grosseserrata*, ミヤマハンノキ *Alnus maximowiczii*, エゾノバッコヤナギ *Salix hultenii* var. *angustifolia*, ノリウツギ *Hydrangea paniculata* の 8 種で、前 3 種に束生が観察された。実生の束生は、よほどの偶然でない限り動物散布の結果とみられる (LANNER & VANDER WALL, 1980)。ハイマツの種子は無翼であるが、トドマツの種子とミネカエデの果実は有翼である (Fig. 6)。有翼型は形態的には風散布型であるが、ミネカエデは低木の下層木であるから、風を利用しにくいはずである。一方、無翼の散布体は、動物に依存するとみられる (黒田, 1982)。ミズナラでは隠匿貯蔵 (scatter-hoarding) に対応し、地下子葉性発芽 (hypogeal germination) にまで適応進化している (斎藤, 1982b)。各樹種の生活形、散布体、風による散布距離、散布者を Table 1 に示す。

ハイマツが動物散布であることは確かである。なぜなら、その球果は成熟するとたやすく枝から離れるが、種鱗は開かず、種子がこぼれ出ることとはなく (斎藤, 1982a)、球果ごと土中に埋めても正常に発芽できないからである (斎藤, 1982b)。また、実生が高山帯の群落ないし母樹群から離れた亜高山帯の場所にしばしばみられるからである (斎藤, 1982c)。このことは、センブラマツでも同様である (MATTES, 1982)。

知床峠付近でハイマツ種子の貯蔵者と考えられる動物は、ホシガラスのほか、シマリス *Tamias sibiricus*, アカネズミ *Apodemus speciosus*, ヒメネズミ *A. argenteus* の 4 種である。なお、これらのほかに、エゾリス *Sciurus vulgaris* とカケス *Garrulus glandarius* がいるが、標高、森林の構造、束生の実生などの観点から、前 4 種に限定できよう。

これらの動物の隠し場、隠し方、隠す深さ、運搬距離などから推測すると (Table 2),

Fig. 6. Cone and seeds of *Pinus pumila* (P), seeds of *Abies sachalinensis* (A), and fruits of *Acer tschonoskii* (At).

Table 1. Woody species, their fruit or seed, and seed disseminators.

Woody species	Life form	Disseminule		Dispersal distance by wind	Seed disseminator
		Morphology	Length*		
<i>Abies sachalinensis</i>	Tree	Seed, winged	6-7 mm	<100 m	Wind(+animal)
<i>Betula ermani</i>	Tree	Fruit, winged	2-3	<1000	Wind
<i>Acer tschonoskii</i>	Shrub	Fruit, winged	5-7	<100	Wind(+animal)
<i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>	Tree	Nut, wingless	20-30	<10	Animal
<i>Pinus pumila</i>	Shrub	Seed, wingless	8-11	<10	Animal

* Wing is removed.

Table 2. Seed disseminators and their storage behaviour.

Animal species	Storage		Depth buried
	Place	Type	
<i>Nucifraga caryocatactes</i>	Upper slope of bare soil and stones	Cache	Shallow
<i>Tamias sibiricus</i>	Under bush or rock	Midden and scatter-hoarding	Deep to shallow
<i>Apodemus speciosus</i>	Under bush	Midden and scatter-hoarding	Deep to shallow
<i>Apodemus argenteus</i>	Under bush	Midden and scatter-hoarding	Deep to shallow

道路の切り取り斜面上部の植物被覆の疎生部分でのハイマツ実生の存在は、ホンガラスによると考えるのが妥当である。とくに、親木と隠し場の距離から考えると、ホンガラスによ

る隠匿と推察せざるをえない。一方、小哺乳類の場合には、ホンガラスが見晴しのよい開けた場所に隠すのに対して、ササや低木の茂った場所に巣穴貯蔵 (midden) ないし点在貯蔵 (scatter-hoarding) するはずである。

ホンガラスが埋めた種子を取り戻すためには、冬季に雪の深く積もりにくい、しかも植物の発芽や成育にやや不利な土壌条件をもつ急斜面の上部に隠し場をつくることが必要であろう。そして、ハイマツにとっても、競争者（とくに高木類）の成育しにくい場所にならねまきしてもらうことは、生存に好都合である。

ホンガラスは、裸の地面に隠し場を求める傾向がある (LANNER & VANDER WALL, 1980)。したがって、森林植生が安定していて裸地が乏しい場合には、工事中にもかかわらず、道路の切り取り斜面を積極的に利用するのではなからうか。もしこの推察が正しいとすれば、知床横断道路ではホンガラスによるハイマツの播種造林がかなり期待できるかもしれない。

また、ハイマツ種子の生産には豊作年と不作年があるから (斎藤, 1982a), ホンガラスは不作の年には補助的に、大粒で堅果状の貯蔵に適するカエデ類の翼果やトドマツの有翼種子も利用すると考えられる (cf. 黒田, 1982)。したがって、筆者は形態的には風散布とみえる散布体であっても、ホンガラスなどによって鳥散布される可能性もあると考えた。鳥類が森林の成立ないし復元に果たす役割は、採食による種子の散布だけに限らず、種子の隠匿貯蔵によることも重要だと考えられる。

要 約

(1) 知床横断道路の切り取り斜面で、ハイマツの実生の束生が観察された。実生は植被の疎な斜面上部に限られ、ミネカエデとトドマツにも束生がみられた。

(2) ハイマツの実生の束生は貯食型動物に由来するが、隠し場、隠し方、種子の運搬距離などから、ホンガラスによるものと推測される。

(3) 切り取り斜面上部は、ホンガラスが種子を取り戻すためにも、ハイマツが成育するためにも好ましい場所である。知床横断道路では、ホンガラスによるハイマツの造林がかなり期待できるかもしれない。

(4) カエデ類やトドマツの有翼散布体も、形態的には風散布とみえるが、ホンガラスなどによって鳥散布される可能性もある。したがって、鳥類が種子の隠匿貯蔵による森林の復元に果たす役割はかなり大きいと考えられる。

SUMMARY

In early September of 1982 clumps of seedlings of Japanese stone pine *Pinus pumila* germinated from caches were observed on the slopes cut along the road (Route 334), between the Shiretoko Pass and Utoro (Fig. 1, Photos 1-3), at 750 to 400 m above sea level. At 3 caching sites, 8 species of woody seedlings were growing (Figs. 2-5). Most seedlings of the pine and a maple *Acer tschonoskii* were in clumps, and to a lesser extent seedlings of Todo-fir *Abies sachalinensis* were also in clumps. The number of seedlings was up to 23 per clump in the pine, 40 in the maple, and 6 in the fir. They were 1 to 3 years old.

The clumping of seedlings appeared to be caused by animals. The disseminules of the pine are wingless, but those of the maple and the fir are winged (Fig. 6, Table 1). The mature cones of the pine are easily removed from the branchlets, but they remain closed and do not release their seeds.

Although several species of small mammals and birds store the seeds of the pine (Table 2), the main disseminator appeared to be the Nutcrackers *Nucifraga caryocatactes*, because the distances between seed sources situated in the alpine zone and caching sites in the subalpine zone are not close, and the caches exist on the bare parts of upper slopes.

These caching sites are suitable both for the Nutcrackers to retrieve seeds cached and for the bushy pines to establish themselves in less competition with tall trees. The Nutcrackers are the best planters of the pine for the bare slopes cut along the mountain roads in alpine and subalpine zones. The large, winged, nut-like disseminules, such as of the maple and the fir, at first appear to be dispersed by wind. However, they may also be originated from the caches by the Nutcrackers. In the dispersal of seeds of trees and shrubs, ornithochoryl, especially synzoochoryl and endozoochoryl, seems to play an important role.

引用文献

- 清棲幸保, 1978. 日本鳥類大図鑑, 1. 東京, 講談社.
- 黒田長久, 1982. 鳥類生態学. 東京, 出版科学総合研究所.
- LANNER, R. M., & S. B. VANDER WALL, 1980. Dispersal of limber pine seed by Clark's Nutcracker. *J. Forestry*, 78: 637-639. (斎藤新一郎抄訳, 1982. カナダホンシガラスによるフレキシリスマツの種子散布. ひがし大雪だより, (7): 8-9.)
- LIGON, J. D., 1978. Reproductive interdependence of pinon jays and pinon pines. *Ecol Monogr.*, 48: 111-126.
- MATTES, H., 1982. Die Lebensgemeinschaft von Tannenhäher, *Nucifraga caryocatactes* (L.), und Arve, *Pinus cembra* L., und ihre forstliche Bedeutung in der oberen Gebirgswaldstufe. *Berichte Eidgenössische Anstalt forstl. Versuchswes.*, (241): 1-74. (斎藤新一郎抄訳, 1983. ヨーロッパホンシガラスによるセンブラマツの種子の散布. ひがし大雪だより, (8): 8-9.)
- ネチャエフ, V. A., 藤巻裕蔵訳, 1979. 南千島の鳥類. 東京, 日本鳥学会.
- 斎藤新一郎, 1976. 苗木育成からみた樹木種子の運搬者としての鳥類の役割について. 鳥, 25: 41-46.
- 1982a. ハイマツの球果および種子の形態について. 知床博物館研報, (4): 19-28.
- 1982b. 果実と種子の形態用語図説 (2)—ミズナラ・ブナ. 北方林業, 34: 259-262.
- 1982c. ハイマツの種子散布者としてのホンシガラスの行動の痕跡について. 日林北支講集, (31): 155-157.
- 1982d. ハイマツの播種のサイズ別および深さ別試験. 日林北支講集, (31): 224-226.
- 鮫島惇一郎ほか, 1981. 知床半島自然生態系総合調査報告書, 総説・植物篇. 札幌, 北海道生活環境部自然保護課.
- VANDER WALL, S. B., & R. P. BALDA, 1977. Coadaptations of the Clark's Nutcracker and the pinon pine for efficient seed harvest and dispersal. *Ecol. Monogr.*, 47: 89-111. (菊沢喜八郎抄訳, 1977. ホンシガラスにおけるマツ類種子の採取とマツ類における種子分散との相互適応. 日林誌, 59: 286.)

(1982 年 11 月 10 日受領)