原 著 論 文

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

橋本啓史^{1*}・上條隆志²・樋口広芳³

¹ 筑波大学生物資源学類 〒305–8572 茨城県つくば市天王台 1–1–1

² 筑波大学農林学系 〒305–8572 茨城県つくば市天王台 1–1–1

³ 東京大学大学院農学生命科学研究科 〒113–8657 東京都文京区弥生 1–1–1

(2001年11月19日受付；2002年5月22日受理)

キーワード：エゴノキ，種子散布，貯食行動，ヤマガラ，有毒果実

日本鳥学会誌

Japanese Journal of
Ornithology

© The Ornithological Society
of Japan 2002

Hiroshi Hashimoto¹, Takashi Kamijyo², and Hiroyoshi Higuchi³. Seed dispersal of *Styrax japonica* by Varied Tits *Parus varius* on Miyake-jima, Izu Islands. Jpn. J. Ornithol. 51: 101–107.

Abstract. Dispersal of *Styrax japonica* (a deciduous tree) seeds by Varied Tits *Parus varius* was observed on Miyake-jima, Izu Islands. Seven sample trees were monitored for 65–780 min. to examine seed consumption by birds. Varied Tits visited all the sample trees and carried off some of the fruits. The tits removed the toxic pulp and testae from the *S. japonica* fruits using their bills, and ate only the seed albumen. The tits stored some of the seeds close to the trees, but carried many others out of sight. Half of the stored seeds were placed on the ground, and these seeds presumably had a chance of germination, thus the Varied Tit may be an important seed disperser of *S. japonica* on Miyake-jima.

Key words: Food storing, *Parus varius*, Seed dispersal, *Styrax japonica*, Toxic fruits.

¹ College of Agrobiological Resources, University of Tsukuba, Tennoudai 1–1–1, Tsukuba city, Ibaraki 305–8572, Japan.

² Institute of Agriculture and Forestry, University of Tsukuba, Tennoudai 1–1–1, Tsukuba city, Ibaraki 305–8572, Japan.

³ School of Agriculture and Life Sciences, The University of Tokyo, Yayoi 1–1–1, Bunkyo-ku, Tokyo 113–8657, Japan.

はじめに

エゴノキ *Styrax japonica* の種子は乾燥に弱く，また果実は果皮に魚毒として知られるエゴサポニンを持つため（林業科学技術振興所 1985），果肉のみ食べられて種子がフンとして出される鳥散布

はおこなわれない．しかしこの有毒な果皮が乾燥・裂開して種子があらわになると，ヤマガラ *Parus varius*，シジュウカラ *P. major*，キジバト *Streptopelia orientalis*，シメ *Coccothraustes coccothraustes* などが種子自体を食べにくることが知られている（柚木 1991）．

種子食の鳥でも貯食習性をもつものは種子散布に貢献しうること（貯食型種子散布）は，ハイマツ *Pinus pumila* やコナラ属 (*Quercus*) などで知られている．ハイマツの種子はホシガラ *Nucifraga caryocatactes* の冬の食料として数十個ずつ地中に埋められたものが食べ残されると翌春発芽する

現所属：京都大学大学院農学研究科森林科学専攻環境デザイン学研究室 〒606–8502 京都市左京区北白川追分町
E-mail: hashi@kais.kyoto-u.ac.jp

* Present address: Graduate School of Agricultural Sciences, Kyoto University, Kitashirakawa Oiwake-cho, Sakyo-ku, Kyoto 606–8502, Japan.

(斎藤 1992). また, カケス類の貯食行動はコナラ属堅果の種子散布に貢献している (Darley-Hill & Johnson 1981; 中村・小林 1984). ヤマガラについても貯食行動によりイチイ *Taxus cuspidata* の種子を散布することが知られており, 種子を最大 210 m 運んで貯蔵したという報告がある (榎原 1989). ヤマガラがエゴノキの種子を好んで食べることはよく知られ (上田 1995), 大量の種子を貯蔵することが三宅 (1990) によって報告されている. ヤマガラはエゴノキの分布域 (日本, 朝鮮半島, 台湾など) のほとんどの地域に分布しているため, エゴノキとヤマガラの結びつきは広い範囲で共通の現象である可能性がある.

樋口 (1975) は伊豆諸島の三宅島でヤマガラがエゴノキの種子を貯食することを報告しており, 地中への貯蔵も観察している. また, 伊豆諸島の八丈島ではヤマガラの分布とエゴノキの分布がほぼ重なっていることから (上條 未発表), エゴノキの種子散布はヤマガラによる貯食の食べ残しに頼っている可能性がある. 本研究では, エゴノキとヤマガラが数多く分布する伊豆諸島の三宅島に

おいて, 両者の結びつきを明らかにするとともにエゴノキの種子散布者を特定することを目的として, 果実のなったエゴノキを観察することにより, ヤマガラによるエゴノキ種子の利用過程を調査した. そして, ヤマガラによるエゴノキの種子散布過程およびエゴノキ果実の特性がもつ種子散布に対する効果について考察した.

なお, 三宅島に分布するエゴノキは変種オオバエゴノキ *S. japonica* var. *kotoensis*, ヤマガラは亜種オーストンヤマガラ *P. varius owstoni* として本土に分布するものと区分される.

調査地と調査木

伊豆諸島三宅島は東京の南約 180 km, 島の中心が北緯 34°05' 東経 139°31' に位置し, 面積約 55,000 km², 最大標高 815 m の太平洋上の火山島である (図 1). 三宅島測候所 (標高 36.2 m) によると, 年平均気温 17.4°C, 最寒月 (2 月) の平均気温 9.2°C, 年降水量 2,872 mm であり, 気候的には暖温帯南部に入る.

近年の記録によると 1874 年, 1940 年, 1962 年,

図 1. 三宅島における調査地点の位置

Figure 1. Location of study sites on Miyake-jima Island.

表1. 調査地とその植生

Table 1. Study sites and vegetation types.

調査地 Study site	標高 Altitude	植生タイプ Vegetation type	観察したエゴノキの本数 No. of <i>Styrax japonica</i> trees observed
富賀神社 (A) Toga-jinja shrine (A)	50 m	タブノキ林 <i>Persea thunbergii</i> forest	2
大路池 (B) Tairo-ike pond (B)	50 m	スダジイ林 <i>Castanopsis sieboldii</i> forest	2
大路池 (C) Tairo-ike pond (C)	35 m	スダジイ林 <i>Castanopsis sieboldii</i> forest	1
雄山林道 (D) Oyama mountain trail (D)	110 m	スダジイ林およびスギ弱齢造林地 <i>Castanopsis sieboldii</i> forest and young <i>Cryptomeria japonica</i> plantation	2

1983年に噴火し(宮崎 1984), 噴火堆積物上には様々な遷移段階の植生が存在する。また, 2000年7月から現在に至るまで火山活動が継続しており, 大量の火山灰と火山ガスが森林被害を与えている(上條 2001)。2000年噴火前の現存植生図によると, 島の山麓部はシイ萌芽林, スギ・ヒノキ造林地, スダジイ オオシマカンスゲ群集, オオバヤシャブシ二次林, オオバエゴノキ-オオシマザクラ群集などの森林植生が広い面積を占める(奥富ら 1988)。エゴノキ(オオバエゴノキ)はヤマガラとともに島内全域に分布し, 1874年溶岩上などの遷移途中の森林(オオバエゴノキ オオシマザクラ群集に相当する)では優占林もみられる。

調査は図1に示したA-Dの4地点でおこなった。予備調査で島の南部を踏査して, 観察しやすい林縁部の樹木を調査木として計7本選んだ。8月上旬の時点では, どの調査木にも多数の果実が付いていた。調査地点周辺の植生は, A地点のみタブノキ *Persea thunbergii* 林で, 他の地点はスダジイ *Castanopsis sieboldii* 林であった(表1)。標高はD地点のみが110mであり, 他の地点より約60m高かった(表1)。A地点では約40m離れている2本(調査木1, 2)の高木を別々に観察した。B地点では隣接する大きさの異なる2本(調査木3, 4)の木を同時に観察し, 記録は調査木別に取った。調査木3は林道上の小高木であり, 調査木4はやや林内に位置する高木であった。C地点ではやや林内に位置する高木(調査木5)を観察した。D地点では樹冠が重なる2本(調査木6, 7)の高木を同時に観察した。

方 法

1) エゴノキに飛来したヤマガラの行動記録法

ヤマガラの行動を類型化するために1999年の7月中旬(14, 15日)にA地点において予備観察をおこなった。エゴノキに飛来(tree visit)したヤマガラは, 果実を見て廻って選び, くちばしで果柄を引っ張って果実をもぎ取った(fruit capture)。果実を採ったヤマガラは太い横枝上に果実を置き, 両足でおさえ, くちばしで強くたたいて果皮に穴を開けて種子を取り出した(fruit removal)。そして種子を食べる時は再び種子を両足でおさえ, さらに強くたたいて種皮に穴を開けて中身の胚乳のみを食べた(seed consumption)。一方, 貯蔵を行う場合は, 取り出した種子をくわえて貯蔵場所へ飛んで行き, 鋭端部を先にして地中や枯れ枝の割れ目などに挿し込んだ。そしてその上に土や落葉などをかぶせて隠した(seed storing)。このような行動の流れは樋口(1975)や榊原(1989)の記述とほぼ一致した。しかし観察中には, 果皮に穴を開けている途中に果実を落とすあるいは捨てる行動(dropping)もみられた。果実奪取後に視界外に飛去し, 消費, 貯蔵, 落下まで観察できなかったものは持ち去り(carry away)とした。したがってヤマガラによって奪取された果実中の種子の運命は消費, 貯蔵, 落下, 持ち去り(不明)となる。貯蔵場所は道路沿いの切土法面(cutting slope), 林床(forest floor), 立ち木上の枯れ枝(dead branch), 倒木(fallen tree), その他(others)に分けた。

エゴノキに飛来するヤマガラの行動観察は1999年8月上旬(310日)および9月上旬(4, 5日)におこなった。8月上旬は4地点(7本)全てにお

図2．5種類に分けたハビタットへヤマガラが貯蔵した種子数

Figure 2. Number of seeds stored by Varied Tits in the five different habitats.

いて観察をおこなったが、9月上旬にはB、C地点では既に樹上に果実がなかったため、A、D地点のみ（4本）で観察した。なお、10月上旬にはA、D地点の調査木についても樹上に果実がみられなかった。ヤマガラの行動観察は調査木のエゴノキ全体が良く見える位置から、8倍の双眼鏡をもちいて鳥に警戒されないように気をつけながらおこない、調査木に飛来するヤマガラの個体数、時刻、行動を記録した。果実奪取後に調査木を離れた個体も観察者が移動せずに見える範囲内でその後の行動を記録した。なお、D地点については2本の調査木の樹冠が重なっていたため、2本を区別して記録することはできなかった。調査時間帯はヤマガラが活発に活動する6時から17時の間とし、時刻によるヤマガラの活発さの違いの影響を少なくして比較するためなるべく様々な時間帯で記録が取れるようにおこなった。雨天時はヤマガラの活動が鈍るので、調査はおこなわなかった。なお、調査中にはヤマガラ以外に6種の鳥（キジバト、コゲラ *Dendrocopos kizuki*、ヒヨドリ *Hypsipetes amaurotis*、アカコッコ *Turdus celaenops*、イイジマムシクイ *Phylloscopus ijimae*、メジロ *Zosterops japonicus*）がエゴノキに飛来したが、果実の奪取や運搬に関わった種はなかった。

2) ヤマガラによるエゴノキ種子推定貯蔵数の評価

1時間あたりの推定種子貯蔵数の評価を2通り試みた。第一は、果実奪取数に貯蔵割合（観察した貯蔵数/観察した奪取数）を乗じて1時間あたりの推定貯蔵数を求めた（推定貯蔵数1：Estima-

tion 1）。これは最小評価した時の値である。第二は、持ち去られた種子はすべて貯蔵にまわったと仮定し、果実奪取数に、貯蔵割合と持ち去り割合（観察した持ち去り数/観察した奪取数）の合計値を乗じて1時間あたりの推定貯蔵数を求めた（推定貯蔵数2：Estimation 2）。これは最大評価した時の値である。この場合、その場で食べられることなく遠くまで運ばれた種子の多くは貯蔵されていると仮定している。

結 果

1) ヤマガラによる種子の貯蔵場所

貯蔵行動の観察回数は調査時間外の3例を加え、4地点で計16回であった。林床と樹上の枯れ枝への貯蔵が最も多く、種子が発芽可能な地中（林床と切土法面）への貯蔵は観察記録の内の50%（8回）を占めた（図2）。その他の1例はメジロの古巣への貯蔵であった。

2) ヤマガラの飛来数と果実移動量

表2には、月ごと、調査木ごと（D地点のみ2本分）の飛来数、果実奪取数、果実奪取後について最後に観察された類型行動数（種子落下、持ち去り、貯蔵、種子消費）の観察数を示した。すべての調査木にヤマガラは飛来し、果実を奪取した。単位観察時間あたりの果実奪取数は9月上旬のD地点の2本において一番多く（平均29個/時）、次いでB地点の調査木3（7個/時）において多かった。全地点を合計した1時間あたりの果実奪取数は4個であった。それぞれの調査木から奪取され

表2. ヤマガラに利用された果実と種子の数

Table 2. The number of fruits and seeds handled by Varied Tits.

調査木 Study tree	調査時期 Season	観察時間 (分) Observation time (min.)	飛来数 No. of visit	果実奪取 Capture	種子の運命 Fates of the seeds			
					落下 Dropping	持ち去り Carry away	種子貯蔵 Storing	種子消費 Consumption
A No.1	Aug.	550	11	11	0	7	2	2
A No.2	Aug.	560	9	4	0	2	0	2
A No.1	Sep.	240	4	1	0	1	0	0
A No.2	Sep.	65	0	0	0	0	0	0
B No.3	Aug.	780	132	96	6	79	8	3
B No.4	Aug.	780	37	10	3	7	0	0
C No.5	Aug.	275	4	4	0	3	1	0
D No.6 & 7	Aug.	165	4	2	0	2	0	0
D No.6 & 7	Sep.	150	215	142	3	125	2	12
合計値 Total		3,880	416	270	12	226	13	19

図3. 樹木から奪取された果実・種子の運命の割合 (表2をもとに算出)

Figure 3. The percentages of fruits stored, consumed, carried away, or dropped among those captured, from each trees, were calculated with data in table 2.

た果実のゆくえを表2にもとづいて割合で示した (図3)。どの地点においても持ち去りの割合が高かったが、A地点の2本ではヤマガラが種子を食べるところを観察した割合が高く、B地点の調査木4では果実が落とされる割合が高かった。

全地点の合計値を基に果実 (種子) のゆくえを流れ図で示した (図4)。飛来したヤマガラの中の65%が果実を奪取し、奪取された果実のうちの貯蔵された種子の割合は5%で、多く (84%) は持ち去られた。持ち去りのうちには果皮を除去して種子だけをくわえて持ち去ったもの (奪取→果皮除去→種子運搬→持ち去り)、果実奪取後そのま

ま果実ごと持ち去ったもの (奪取→持ち去り)、果実を少しづつ食べてから果実ごと持ち去ったもの (奪取→果皮除去→持ち去り) があり、果実ごと持ち去った割合が高かった。果皮除去後、場所を移して種子を食べた観察例はなかった。

調査木ごとの1時間あたりの推定種子貯蔵数を表3に示した。観察された貯蔵割合から求めた最小評価の1時間あたりの貯蔵数 (推定貯蔵数1) は0~0.8個、全体では0.2個であった。一方、持ち去られた種子はすべて貯蔵にまわったと仮定した最大評価の場合の貯蔵数 (推定貯蔵数2) は0~50.8個、全体では3.7個であった。

考 察

1) ヤマガラによるエゴノキの種子散布過程

三宅 (1990) はヤマガラによるエゴノキ種子の貯蔵場所は発芽可能な場所ではなかったと報告しているが、本研究では発芽可能な地中への貯蔵が観察記録の内の50%を占めていた。これらの種子がヤマガラによって回収されずに残れば翌春以降に発芽する可能性がある。イギリスにおいてハシブトガラ *P. palustris* が貯蔵した餌は通常1日で回収され、ほとんどすべてが回収されると報告されているが (Cowie *et al.* 1981)、ヤマガラは冬に備えた長期貯蔵であることから (樋口 1975)、貯蔵場所を忘れたり、貯蔵したヤマガラが死亡することによって翌春まで残る種子がある可能性がある。また、三宅島のエゴノキ種子の熟期 (8, 9月) は10月以降に熟すヤマガラ的好物のスダジイ堅果 (樋口 1975) より前であり、スダジイ堅果の豊作

図4. ヤマガラによる飛来から種子貯蔵までの行動の流れ。数字は表2をもとにした全観察数の合計。“持ち去り”はヤマガラが種子あるいは果実をもって視界外へ飛び去ったことを示す

Figure 4. Process of the handling of seeds in Varied Tits showing the total numbers of observations of each behavior based on data in table 2. ‘Carry away’ indicates the tits flew out of sight.

表3. 1時間あたりの推定種子貯蔵数

Table 3. Estimated number of stored seeds per hour.

調査木 Sample tree	調査時期 Season	最小推定値* Estimation 1*	最大推定値* Estimation 2*
A No.1	Aug.	0.2	1.0
A No.2	Aug.	0	0.2
A No.1	Sep.	0	0.3
A No.2	Sep.	0	0
B No.3	Aug.	0.6	6.7
B No.4	Aug.	0	0.5
C No.5	Aug.	0.2	0.9
D No.6 & 7	Aug.	0	0.7
D No.6 & 7	Sep.	0.8	50.8
合計値 Total		0.2	3.7

*1時間あたりの推定種子貯蔵数（方法参照）

* Estimated number of stored seeds per hour (see methods).

年には貯蔵後回収されずに翌春まで残される割合が高い可能性がある。斎藤 (1992) は、貯食型散布植物の種子の特徴としてコナラ属堅果などで見られる地下子葉性を挙げている。これは地下の子葉に貯えた栄養を使って上胚軸のみを伸ばす性質で、土粒子の抵抗が少ないため深い場所へ埋められたとしても地上に本葉を展開することができる。エゴノキの種子は地上子葉性であるが、ヤマガラによる貯蔵の深さは20 mm以下がほとんどである（藤田 1996）ことから、深く埋められることによる発芽に対する障害はないと考えられる。した

がって、ヤマガラがエゴノキの種子散布者として機能している可能性が高い。

ヤマガラによって運び出されるエゴノキ果実の量は、全体では1時間あたり4個の果実が奪取され、0.2~3.7個の種子が貯蔵されたと推定された（表3）。しかし、調査木間でエゴノキの果実移動量および種子の運命は大きく異なった。これには、ヤマガラの生息密度や調査木の果実の量、調査時期における果実の熟し具合などが関係していると考えられるが、短期間の観察結果のため具体的な原因についてはわからない。

2) エゴノキ果実の特性がもつ種子散布に対する効果

本研究ではヤマガラ以外の動物によるエゴノキ果実の利用は観察されず、果皮に毒をもつことが非散布者による捕食を避ける戦略として有効に働いていると考えられた。熟した後も果肉に毒を持つ植物は草本に多く、これは種子を散布に有効でない菌類や昆虫などといった捕食者から防衛する戦略というよりも、植物体自身を守るための物質を果実から取り除くことができなかった種が多いためという意見もある（Ehrlén & Eriksson 1993）。一方、野間 (1999) は、熟した後も果実に毒を持つ理由として、(1) 果実食の動物がその木に長時間にわたって留まって広範囲への種子散布が妨げられることを防ぐための戦略、(2) 果実を食べることのできる動物を限定することによって有効な種子

散布量を増やすための戦略、の2つを挙げている。エゴノキも後者(2)の戦略をもつと考えられ、果実食の動物を果皮の質的防御物質であるエゴサパニンで退けることが、果皮を除去することができ、かつ乾燥に弱い種子を土中に埋めてくれるヤマガラに限定した種子提供も可能にしている。しかし果皮が乾燥して裂開した後の種子は、種子食のキジバトなどによって消費されるほか、落下後はネズミ類が消費したり貯蔵する可能性もある。

上田(1995)は、エゴノキは夏の終わりから初冬にかけて長期にわたって果実をつけ、果皮が裂開してからヤマガラが来るとしている。しかし三宅島のエゴノキでは、果皮が裂開する前からヤマガラが果実を奪取し、果皮を除去することによってエゴノキの種子を餌として利用していた。このような相違の理由として、本土では島嶼と比較してヤマガラは食物の種類が多いため、エゴノキに対するヤマガラは選択性が低く、果実が遅くまで奪取されないで樹上に残っているということが考えられる。三宅島ではスダジイよりも前に種子を熟すというエゴノキの季節的特性が有利に作用し、大量の種子が運ばれることもある要因となっていると考えられる。

謝 辞

本研究をおこなうにあたり、筑波大学農林学系荒木眞之助教授および中村徹教授から様々な助言を頂いた。筑波大学育林・自然保護学研究室の院生、学生の皆様にも協力頂いた。三宅島自然ふれあいセンターの山本裕レンジャーをはじめとする三宅島の皆様にも現地でお世話になった。また、2名の査読者ならびに編集委員に分析方法および論文の内容について数多くの指摘および助言を頂いた。これらの方々に謝意を表すとともに、2000年に噴火した三宅島の1日も早い復興を願います。

摘 要

伊豆諸島三宅島においてヤマガラによるエゴノキの種子散布を観察した。鳥類による果実の消費を調べるため、7本の調査木を65–780分モニター

した。ヤマガラはすべての調査木に飛来し、エゴノキの果実を奪取した。ヤマガラはくちばしで毒のあるエゴノキの果皮を除去し、種子の胚乳だけを食べた。多くの種子は視界外へ持ち去られたが、ヤマガラが種子の一部を貯蔵したことを観察した。観察されたヤマガラによる種子の貯蔵場所の50%は地中であり、これらの貯蔵された種子はたぶん発芽できる可能性がある。ヤマガラは三宅島においてエゴノキの種子散布者として機能している可能性が高い。

引用文献

- Cowie RJ, Krebs JR & Sherry DF (1981). Food storing by Marsh Tits. *Anim. Behav.* **29**: 1252–1259.
- Darley-Hill S & Johnson C (1981). Acorn dispersal by the Blue Jay (*Cyanocitta cristata*). *Oecologia* **50**: 231–232.
- Ehrlén J & Eriksson O (1993). Toxicity in fleshy fruits—a non-adaptive trait?. *Oikos* **66**: 107–113.
- 藤田 薫 (1996). ヤマガラが好む貯食場所の環境. *Strix* **14**: 41–54.
- 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.
- 上條隆志 (2001). 三宅島2000年噴火が植生に与える影響. *植生情報* **5**: 9–12.
- 三宅慎也 (1990). エゴノキの実. *植物の自然史プラント* **12**: 18–22.
- 宮崎 務 (1984). 歴史時代における三宅島噴火の特徴. *火山第2集* **29**: 1–15.
- 中村浩志・小林高志 (1984). ミズナラ林をつくるのは誰か. *アニマ* **140**: 20–27.
- 野間直彦 (1999). 「毒を持つ液果」の話. 上田恵介(編) *種子散布 助けあいの進化論*(1): 86–87, 築地書館, 東京.
- 奥富 清・松下正俊・星野義延 (1988). 現存植生図 神津島・三宅島・御蔵島. 環境庁, 東京.
- 林業科学技術振興所 (1985). 有用広葉樹の知識 育てかたと使いかた. 林業科学技術振興所, 東京.
- 斎藤新一郎 (1992). 動物による樹木種子の貯食型散布と樹木の貯食への対応. *生物科学* **44**: 89–97.
- 榊原茂樹 (1989). 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.
- 上田恵介 (1995). 花・鳥・虫のしがらみ進化論 「共進化」を考える. 築地書館, 東京.
- 柚木陽子 (1991). 鳥の木の実 32. *野鳥* **540**: 10–15.