HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	北海道アポイ岳におけるキタゴヨウの種子散布と更新様式
Author(s)	林田, 光祐
Citation	北海道大學農學部 演習林研究報告, 46(1), 177-190
Issue Date	1989-01
Doc URL	http://hdl.handle.net/2115/21285
Type	bulletin (article)
File Information	46(1)_P177-190.pdf

Instructions for use

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

北海道アポイ岳における キタゴヨウの種子散布と更新様式

林　田　光　祐*

Seed Dispersal and Regeneration Patterns of *Pinus parviflora* var. *pentaphylla* on Mt. Apoi in Hokkaido

By

Mitsuhiro HAYASHIDA*

要　　旨

北海道アポイ岳において，キタゴヨウの更新様式を明らかにする目的で，林分構造，稚樹の発生状況，種子散布機構を調査した。

キタゴヨウは岩石が露出する尾根上で優占し，その他の立地ではアカエゾマツとともに上層を占めていた。林冠がうっ閉している林分では中・下層はトドマツとハクサンシャクナゲが優占し，伐採などによって生じたギャップでは中・下層はキタゴヨウ稚樹が優占していた。これらのキタゴヨウ稚樹の発生年は伐採前後に集中していたことから，キタゴヨウは伐採などによって生じたギャップで更新すると推察される。岩石が露出する尾根上や登山道の法面などの裸地に生育しているキタゴヨウの稚樹は林内よりも束生率が高かった。

キタゴヨウ球果の消失は10%以下で，残りは樹上で裂開した。80%以上の種子は球果の裂開後すぐに1個ずつばらばらに落下した。残った種子はホシガラスによって平均6.6個ずつ深さ2～3 cmの地中に貯蔵された。これらのことから林内の単生の稚樹はほとんど落下種子を起源とし，裸地に束生する稚樹はホシガラスが貯蔵した種子から発生したものと推察される。ホシガラスによる種子散布がキタゴヨウのパイオニア的な更新を可能にしていると考えられる。

キーワード： キタゴヨウ，種子散布，更新様式，ホシガラス，アポイ岳。

1988年8月31日 受理　Received August 31, 1988.

* 北海道大学演習林

College Experiment Forests, Hokkaido University, Sapporo 060.

はじめに

キタゴヨウ（*Pinus parviflora* var. *pentaphylla*（Mayr）Henry）は北海道南部から本州中部に分布するゴヨウマツ類（Haploxylon）である。日本産ゴヨウマツ類の分類に関して，石井（1968）が球果の形態に基づいて詳細に検討しており，ゴヨウマツ（*P. parviflora* Sieb. et Zucc）を3変種に分類している。本研究ではとくに種子散布に焦点をあてているため，種子と同長の翼をもつキタゴヨウをヒメコマツと区別して議論を進める。したがって，キタゴヨウの学名は以下便宜的に *Pinus pentaphylla* Mayr を使用する。キタゴヨウに関するこれまでの研究は，分布や群落，生態の記載に限られており（吉岡，1938；舘脇ら，1960；林，1960，1969；YOSHIOKA & SAITO, 1962），その群落の動態や種子散布などの更新特性についてはほとんど解明されていない。

同じゴヨウマツ類のチョウセンゴヨウ（*P. koraiensis*）は北海道では自生しておらず，移入樹種として植栽されている。そのチョウセンゴヨウが北海道の一部で天然更新し，その種子はエゾリス（*Sciurus vulgaris orientis*）の貯蔵行動によって散布されている（渡部，1977；MIYAKI, 1987）。北海道大学農学部付属苫小牧地方演習林ではチョウセンゴヨウが落葉広葉樹林内に数多く侵入し，その更新木は母樹群から，1.8 km まで分布している。HAYASHIDA（in press）は種子散布から実生の定着まで追跡してチョウセンゴヨウの更新初期の特性を明らかにしている。

チョウセンゴヨウと同様に大型無翼種子であるハイマツ（*P. pumila*）種子は，ホシガラス（*Nucifraga caryocatactes*）の貯蔵によって散布されていることが知られているが，詳しい研究は行われていない。筆者は，系統的に近いこれらのマツ属3種，チョウセンゴヨウ，ハイマツ，キタゴヨウの更新特性，とくにその散布機構を比較することによって，動物の貯蔵による散布の特性を解明することを目的として研究を行ってきた。

ハイマツとキタゴヨウの調査はこの2種が接して生育している北海道アポイ岳で行った。ここはキタゴヨウの北限地であり，カンラン岩からなる特異な立地条件ではあるが，これほど広い地域にわたってキタゴヨウが優占する森林は少ない。このことからもアポイ岳においてキタゴヨウの更新様式を明らかにすることはきわめて重要である。本論文は，キタゴヨウを含む代表的な林分の構造とキタゴヨウ稚樹の発生状況，種子散布の機構の解析を通して，キタゴヨウの更新様式を明らかにする。

なお，本論文は「北海道大学審査学位論文」の一部をまとめたものである。

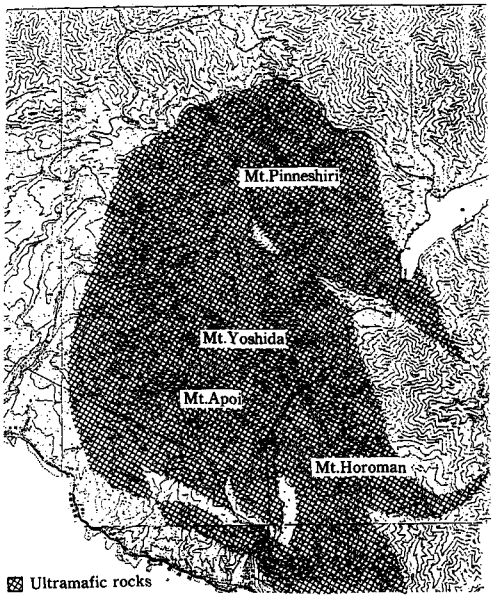
調査地の概要

アポイ岳（標高 810.6 m）は北海道日高山脈南端の北緯 42°6′，東経 143°2′ に位置し，太平洋岸から約 4 km 離れている。アポイ岳，吉田山（標高 780 m），ピンネシリ岳（標高 958.2 m）

をまとめてアポイ山塊といい，東隣に位置する幌満山(標高 685.4 m)とともに，超塩基性(超苦鉄質)のダナイト，レルゾライトなどのカンラン岩からできており，それらは尾根やその斜面に露出している(NIIDA, 1984)(図—1)。

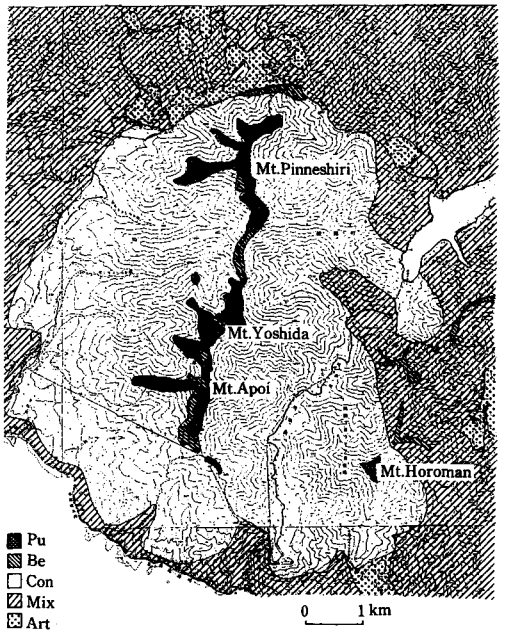
アポイ岳から約 7 km 離れた様似観測所の気象データによると 1967 年から 1977 年までの 10 年間の年平均気温は 7.8℃(最高 30.0℃，最低−19.0℃)，年平均降水量は 1,206 mm で，5〜9 月に多く，積雪は最深 40 cm で少ない。このように太平洋岸型の気候で，海岸に面しているため比較的温暖であるが，馬の背と呼ばれる標高 500 m 以上の尾根から山頂にかけては日高山脈の中心部から吹きつける風が強く，夏期は霧がかかる日が多いため気温が低い。このような気象条件と特異な地質からなるアポイ岳は標高が低いにもかかわらず，高山植物の宝庫として有名で，数多くの特産種が知られている。

アポイ岳付近の植生の概要を把握するため，航空写真の判読と現地踏査によって大まかな植生図を作成した(図—2)。航空写真は 1984 年 8 月に撮影されたものを使用した。



図—1 アポイ岳付近の超苦鉄質岩類の分布(NIIDA, 1984 を改変)

Fig. 1. Distribution of ultramafic rocks around Mt. Apoi (adapted from NIIDA, 1984).



図—2 アポイ岳付近の植生図

Fig 2. Map of vegetation found around Mt. Apoi.

Pu, *Pinus pumila* communities (ハイマツ群落); Be, *Betula ermanii* forests (ダケカンバ林); Con, *Picea glehnii-Pinus pentaphylla-Abies sachalinensis* forests (アカエゾマツ—キタゴヨウ—トドマツ林); Mix, Broadleaved-*Abies sachalinensis* forests (広葉樹—トドマツ林); Art, Artificial forests (人工林)

ハイマツ帯は標高500 m以上の尾根上に分布し，その沢部にはダケカンバ林が形成されている。標高500 m以下については，大きく二つに区分される。一つはアカエゾマツとキタゴヨウ，トドマツを主とする針葉樹林であり，もう一つはミズナラ，イタヤカエデなどの広葉樹にトドマツが混交する広過混交林である。植生図と地質図（図―1）を比較すると，針葉樹林の分布とカンラン岩の分布がほぼ一致していることがわかる。とくにピンネシリ北側の沢の断層と幌満ダム付近の断層ではっきりと区別できる。現地踏査によると，とくにアカエゾマツが顕著にカンラン岩と対応している。キタゴヨウはカンラン岩以外の地質でも尾根や急峻な斜面上に見られる。アカエゾマツの生育立地の一つとして，超塩基性の蛇紋岩が知られていて（舘脇，1943），北海道北部でもアカエゾマツの純林と蛇紋岩の分布が一致することは指摘されている（舘脇・五十嵐，1971）。

キタゴヨウはアポイ岳付近のカンラン岩の分布地ではアカエゾマツとともに主要な樹種であり，とくに尾根上で優占する。これはアポイ岳西側斜面で顕著にみられる。その上部ではハイマツ帯と接し，混交している。調査は主にこのアポイ岳西側斜面で行った。

調　査　方　法

キタゴヨウを含む林分の林分構造とキタゴヨウ稚樹の更新状況を把握するため，100 m²（10 m×10 m）の方形区をキタゴヨウ―ハイマツ林に1か所（Q3），キタゴヨウ―ミズナラ林に1か所（Q4），アカエゾマツ―キタゴヨウ―トドマツ林に4か所（Q5, Q6, Q7, Q8）の合計6か所設定した。1985年7月にQ6とQ8を調査し，それ以外の調査区は1986年7月に調査した。調査はプロット内の樹高2 m以上のすべての個体を対象に，樹高，胸高直径（根元直径），根元位置，樹冠幅を測定した。キタゴヨウについては全個体の樹高，根元直径，根元位置を測定し，樹高2 m以下のキタゴヨウ稚樹については枝階および枝階痕から樹齢を推定した。

ハイマツとキタゴヨウの稚樹が登山道沿いの法面などに数多く発生していることから，1985年7月に標高150 mから340 mまでの旧登山道に沿って長さ約1,200 mの調査線を設定し，稚樹のラインセンサスを行った。これらの稚樹はしばしば同一地点から複数の個体が束生して発生している。そこで，この束生に注目し，1か所の成立個体数，束生中の最大樹高の測定と樹齢の推定を行った。

キタゴヨウ球果の結実量とその消失過程に関する調査を調査地B, Cの2か所で行った。調査地Bは尾根上の山火跡地に成立したキタゴヨウ―ミズナラ林に，調査地Cは群落調査区Q8と同じ林分内にそれぞれ設定した。調査は1984年から1987年までの4年間である。調査方法は球果をマッピングして，定期的にその消失量をカウントした。調査木は4年を通して同じ62個体を対象としたが，結実量の少ない年はそれに調査木を追加した。キタゴヨウ球果は果柄に離層を形成せず，樹上で裂開するので，その裂開時期も同時に記録した。散布の直接観察は，どのような動物が種子の散布にどのように関係しているのかを随時観察し，その特徴を記録し

た。球果の裂開後，落下する種子の分散様式を母樹が特定できて落下種子の位置が確認できる裸地で調査した。

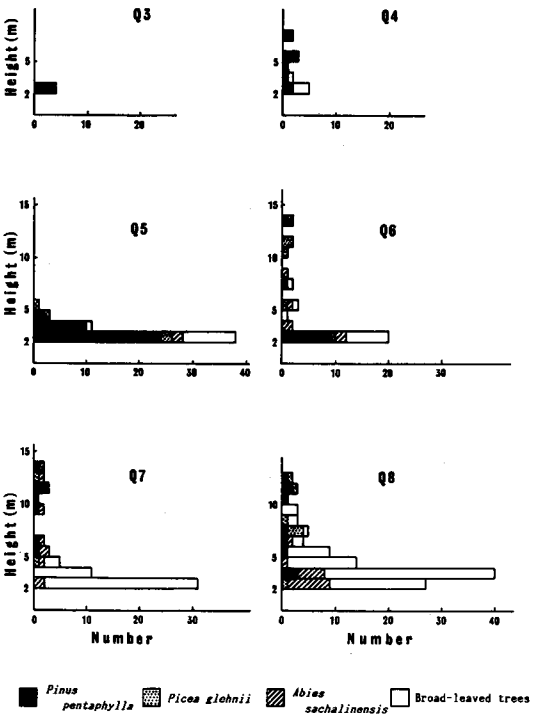
最後に，稚樹の更新状態と散布の結果をあわせて，キタゴヨウの種子散布機構と更新様式を総合的に推察した。

結　　果

1. キタゴヨウ林の林分構造と稚樹の更新状況

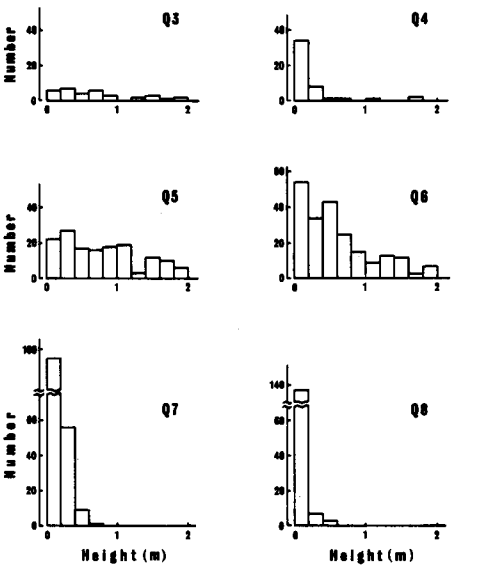
キタゴヨウを含む林分に設定した6か所の調査区の樹高2m以上の全樹種の樹高の頻度分布を図—3に示した。Q3はハイマツとキタゴヨウが優占する林分で，樹高2m以上はキタゴヨウ4個体だけである。樹高2m以下の高木種はミズナラ，ダケカンバ，ミヤマハンノキ，ナナカマド，アオダモですべて伸長成長が押えられていた。Q4はキタゴヨウが優占し，わずかにミズナラを混交する林分である。このような林分は岩石が露出している尾根上に広く形成されていて，立木密度は低く，樹高も10mに達していない。Q5からQ8はすべてアカエゾマツとキタゴヨウが上木を占めるアポイ岳周辺の典型的な林分内に設定した。混交する主な広葉樹は，ナナカマド，コシアブラ，ハウチワカエデ，アオハダ，アオダモなどである。Q5とQ6は過去の伐採によって大きなギャップが形成されたところで，とくにQ5内には上木は残っていない。Q7とQ8も同じく過去に伐採されているが，すでに林冠はうっ閉している。上木のないQ5では樹高2〜5mのキタゴヨウがきわめて多い。Q6ではアカエゾマツ，キタゴヨウ，トドマツが連続的に樹高階に出現しているが，2〜3mのキタゴヨウが目立つ。このようにQ5とQ6ではキタゴヨウの更新が良好に行われている。うっ閉しているQ7とQ8は下層はトドマツと広葉樹によって占められている。とくに広葉樹の個体数が多く，その大半はハクサンシャクナゲであった。林床植生はQ4とQ5でミヤコザサが被度3で優勢であるが，その他の調査区はミヤコザサは散生する程度で，コケ類が優占している。

樹高2m以下のキタゴヨウ稚樹の樹高分布と樹齢分布をそれぞれ図—4，図—5に示した。Q3とQ4は稚樹の個体数が少なく，Q3では最近15年間稚樹が定着していない。Q5からQ8までの4調査区は多数の稚樹が存在した。樹高分布はQ5・Q6とQ7・Q8で分布が異なり，樹齢分布はQ5・Q6・Q7とQ8とで異なった。Q5・Q6・Q7を含む道有林浦河経営区48林班は1971年に約1,800 m^3，ha当たり約30 m^3の保育伐が行われている。これらの調査区のキタゴヨウ稚樹の樹齢構成が20年前後をピークとする一山型であるのはこの伐採による光環境の好転が稚樹の定着率を高めたためと考えられる。同じ樹齢構成でありながら，Q5・Q6・Q7間で樹高分布が異なる。これは，現在の林分構造から伐採率の違いによるものと考えられる。Q8は王子緑化株式会社の社有林内にあり，帯状皆伐が部分的に行われている地域である。Q8はうっ閉率が高く，相対照度は平均6%と低く，Q6の平均40%とは対照的である。このようにキタゴヨウ稚樹は光環境がいいところで定着率が高く，よく成長している。



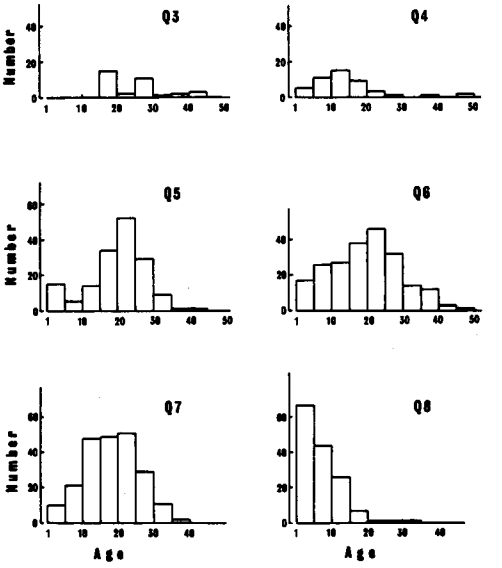
図—3 各調査区の樹高の頻度分布

Fig. 3. Frequency distribution of tree height (H>2 m) in each plot (100 m²).



図—4 キタゴヨウ稚樹 (H<2 m) の樹高分布

Fig. 4. Frequency distribution of tree height of *P. pentaphylla* seedlings.



図—5 キタゴヨウ稚樹 (H<2 m) の齢構成

Fig. 5. Age structure of *P. pentaphylla* seedlings.

表—1 キタゴヨウの1か所あたりの成立個体数の頻度分布

Table 1. Frequency distribution of number of individuals per cluster of *P. pentaphylla.*

	Number of individuals per cluster											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	Total
Q3	9	7		1							1	18
Q4	42	5		1								48
Q5	147	12	5	1								165
Q6	159	24	6	1	1							191
Q7	210	5	1	2								218
Q8	147	2		1		1						151
Total	714	55	12	7	1	1					1	790

キタゴヨウは同一地点から複数個体が束生しているものがある。6調査区内のキタゴヨウの1か所あたりの成立個体数の頻度分布を表—1に示した。約90%は1個体からなる単生で，束生は約10%であった。1か所あたりの成立個体数も11本が1か所あっただけで，ほとんど4本以下であった。同じアカエゾマツ—キタゴヨウ林のQ5～Q8のなかで，キタゴヨウ稚樹の成長がよいQ5とQ6は，成長が悪いQ7とQ8に比べて束生しているものが多かった。死亡率が高いQ7・Q8では束生している個体間の競合が激しく，死亡率が低い調査区よりも束生率が大きく減少するためと推察される。

2. 登山道沿いの稚樹の発生状況

ハイマツ稚樹56か所313本とキタゴヨウ稚樹191か所492本を記録した。記録された稚樹の1か所あたりの成立個体数の頻度分布を表—2，3に示した。ハイマツ稚樹の84%は束生で，とくに5年生以下はすべて束生している。1か所あたりの成立個体数は樹齢が大きくなるにつれ，小さくなる傾向が見られ，11年生以上は3か所とも単生であった。キタゴヨウ稚樹は束生率28%，ハイマツに比べて低い。しかも5年生以下の稚樹も単生が多い。しかし，単生を除く1か所あたりの成立個体数の頻度分布は類似し，その最大値もハイマツが26，キタゴヨウが25でほぼ一致している。登山道沿いのキタゴヨウ稚樹は林内の調査区よりも束生率が高く，1か所あたりの平均成立個体数も大きかった。

3. キタゴヨウの種子散布

1984年から1987年までの4年間のキタゴヨウの結実は，1984年と1987年が豊作で，1986年はまったく結実しなかった。このように結実に豊凶性が認められた。調査は2か所で行ったが，結実や消失，裂開などにほとんど差が認められなかったので，解析はすべて合計した値で行った。

キタゴヨウ球果の消失は著しく少なかった。1984年は776個のうちの2.8%，1985年は294個のうちの8.8%，1987年は846個のうちの0.7%がそれぞれ消失した。球果を採集する行動は

表—2 登山道沿いのハイマツの樹齢別1か所あたりの成立個体数

Table 2. Frequency distribution of number of individuals per cluster of *P. pumila* in each age on mountain path.

	Number of individuals per cluster (Max.=26)											
Age	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11≦	Total
1												0
2			1	1	2					1	1	6
3								2	1	1	1	5
4				1							1	2
5		4	3	1	2	1	1	1		1		14
6	1	1		1			1				2	6
7	2	1		2	1			2				8
8	3	2	3			1						9
9							1					1
10				1	1							2
11≦	3											3
Total	9	8	7	7	6	2	3	5	1	3	5	56

表—3 登山道沿いのキタゴヨウの樹齢別1か所あたりの成立個体数

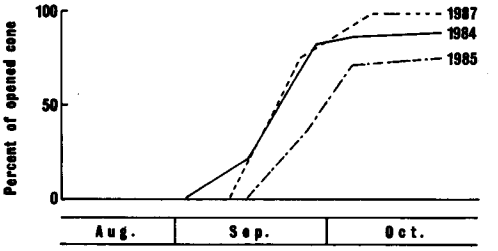
Table 3. Frequency distribution of number of individuals per cluster of *P. pentaphylla* in each age on mountain path.

	Number of individuals per cluster (Max.=25)											
Age	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11≦	Total
1	15		1	2	1				1		1	21
2	19	3	1	1							1	25
3	25	2	1	1		1		1	1		2	34
4	6			1	1						1	9
5	14	1		1	1	1	1	2		2		23
6	17	2	2	1	1						2	25
7	11				1	1		1				14
8	9					2						11
9	7										1	8
10	6	1		1	1				1			10
11≦	8	3										11
Total	137	12	5	8	6	5	1	4	3	2	8	191

エゾリスとシマリスで毎年観察され，1984年にはホシガラスに見られた。これらはすべて裂開していない球果を採集した。エゾリスとシマリスのキタゴヨウ球果の採集は9月上旬から球果がすべて裂開してしまう10月上旬まで観察された。種子の貯蔵はエゾリスは球果のまま，シマリスは種子をほお袋につめて運搬し貯蔵した。冬期の掘り跡調査ではエゾリスは積雪期に貯蔵したキタゴヨウ球果やアカエゾマツ球果を掘りだし，これらの種子を採食していた。シマリス

は球果の裂開後も落下した種子をほお袋に集めて運搬する行動が見られた。分散貯蔵は1987年9月下旬に1例だけ観察された。針葉樹林内のコケ型林床で深さ約3cmに33個のキタゴヨウ種子を埋土した。1984年はハイマツがまったく結実しなかった。そのためホシガラスは9月上旬からまだ裂開していないキタゴヨウ球果を枝から食いちぎって，球果から種子を抜き出してのど袋に貯めて運搬した。3例の観察から1回に処理した球果は1～3個で1個の球果から平均24.7個の種子を取り出した。この時，球果1個を処理するために約130秒を要した。

残った球果は樹上で裂開した。球果の裂開過程を図―6に示した。年によって多少時期がずれるが，ほとんど9月中旬から10月上旬に裂開している。10月下旬に裂開していない球果はすべて昆虫に食害されたもので，1987年は0.6%と少なかったが，1984年は9.1%，1985年は15.3%が虫害にあった。したがって，1984年が88.1%，1985年が75.9%，1987年が98.7%の球果が樹上で裂開したことになる。このことからキタゴヨウの種子散布は裂開後の種子の動向が焦点となる。



図―6　キタゴヨウ球果の裂開時期

Fig. 6. Percent of open cones of *P. pentaphylla* from August-October in 1984-1987. All of the closed cones found at the end of October had been attacked by insects.

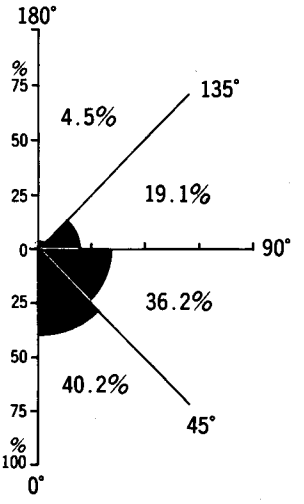
キタゴヨウ球果は9月中旬から裂開しはじめた。裂開時期は調査地Bと調査地Cとの地域間に差はなく，個体内では同調した。しかし，同じ調査地内でも個体間でばらつきが見られ，その差は最大1か月であった（図―6）。この裂開した球果から多くの鳥類が種子を採集，採食するのが観察された。採集が観察された種はホシガラス，ヤマガラ，ゴジュウカラ，カワラヒワ，シメの5種類である。カワラヒワとシメは樹上の裂開した球果の中の種子と落下した種子を採食するのが観察された。これらの種は運搬，貯蔵は行わなかった。ホシガラス，ヤマガラ，ゴジュウカラはキタゴヨウ種子を運搬，貯蔵した。ヤマガラとゴジュウカラはキタゴヨウ種子を1個裂開した球果から取り出し，翼を剝いで運搬した。観察された貯蔵（n=18）の83%は地面に埋土された。ホシガラスは樹上の裂開した球果から種子を少しずつ採集し，のど袋につめた。この時，種子の翼はくちばしで剝がされた。ホシガラスののど袋には，キタゴヨウ種子とほぼ同じ大きさのハイマツ種子を約200個つめ込んで運搬することができる。運搬後，種子はほとんど地面に分散貯蔵された。キタゴヨウの種子の貯蔵行動を直接観察し，確認できた貯蔵は5か所でそれぞれ1，2，8，14，27個の種子が貯蔵されていた。このうち1個と2個の貯蔵は倒木の樹皮の中に貯蔵し，残りはすべて地中約3cmに埋土した。翌春，ホシガラスが貯蔵場所を掘り返し，種子を採食した掘り跡の調査による貯蔵個数は1～40個（$\bar{x}=6.6\pm6.0$，n=80）であった。これらの動物の種子運搬の相対頻度を求めるために，調査地Cで定点観察を行った。調査は1987年9月24日から10月27日までの8日間計32.5時間行った。その結果キタゴヨウ

種子を運搬する行動が観察されたのはヤマガラだけであった。ヤマガラの運搬行動は合計46回観察された。ホシガラスは調査地B付近では観察されたが，調査地Cでは定点観察時間以外でも観察されなかった。ゴジュウカラは1987年はほとんど観察されなかった。このように1987年はキタゴヨウ種子の動物による散布はわずかな量であったと考えられる。これに対し，定点観察は行っていないが，1984年と1985年にはホシガラスによるキタゴヨウ種子の運搬が数多く観察された。ヤマガラが種子を1個ずつ運搬，貯蔵するのに比べ，ホシガラスの運搬，貯蔵能力ははるかに大きい。したがって，ホシガラスの貯蔵によるキタゴヨウ種子の散布は量的にも無視できないものと考えられる。

そこで，落下する種子と動物によって運搬される種子の比率を推定する手段として，裂開した球果にどれだけ種子が落下せずに保持されているかを調べることにし，球果の軸の着果角度とシードトラップを用いた種子の落下時期を調査した。

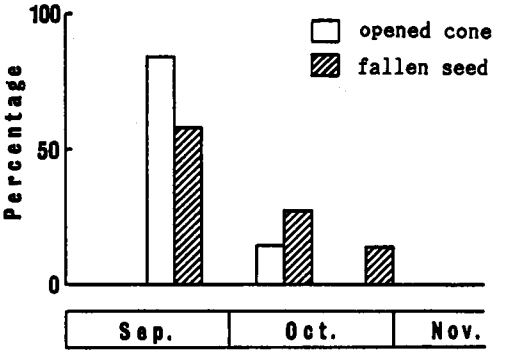
球果の着果角度は1987年9月に調査地Bで調査した。調査対象木は結実量の調査対象木を含めた42本で，288個の球果を調べた。着果角度は図—7に示したように4段階に分けた。90°以下の下垂している球果が76.4%と大半を占めた。下垂している球果は裂開するとすぐにほとんどの種子が落下する。これに対し，135°以上の上向きの球果は裂開しても多くの種子を保持している場合が多かった。90～135°の球果も上側に種子が残っているものがあった。しかし，90°以上の球果は23.6%しかないことから，種子の80%以上は裂開後すぐに落下すると推察される。

シードトラップは結実量調査を行った調査地Aの10 m×15 m内に5 mおきに12台設置した。1987年8月26日に設置した後，9月10日，9月24日，10月9日，10月28日にシードトラップ内の落下物をすべて回収した。結



図—7　キタゴヨウ球果の着果角度

Fig. 7. Cone orientation in *P. pentaphylla*. Sample size were 288 cones from 42 trees.

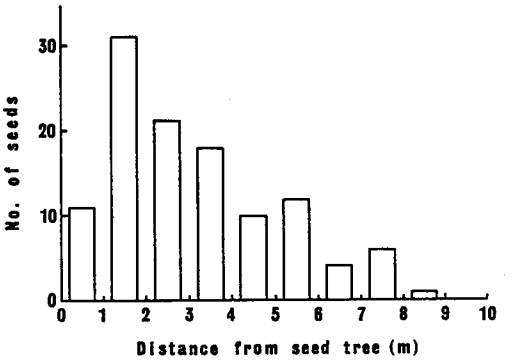


図—8　キタゴヨウ球果の裂開時期と種子の落下時期

Fig. 8. Relationship between the time of cone opening and the time of seed fall in *P. pentaphylla*.

果は図—8に球果の裂開時期とともに示した。種子の落下は球果の裂開時期と同調しており，裂開とともに種子が落下することがこれで裏付けられた。しかし，ほぼ裂開が終わった10月中旬から下旬にかけても種子が約20%落下している。このことは前述した着果角度の結果とも一致した。

以上の結果からキタゴヨウ種子の80%以上は球果の裂開直後落下し，ホシガラス，ヤマガラ，ゴジュウカラによる種子の貯蔵は20%以下であると推察される。ただし，落下後の種子をシマリス，ネズミ類，ヤマガラなどが貯蔵するが，これらの量はまったく不明である。



図—9　キタゴヨウ種子の落下による分散距離

Fig. 9. Distribution of fallen seeds from a seed tree of *P. pentaphylla.*

一方，裂開後落下する種子がどの程度の範囲に分散するかを見るため，母樹が特定できて落下種子の位置が確認できる場所で，落下種子の分布状況を調査した。調査地は調査地Cに隣接した旧土場の裸地で，その林縁に樹高7.5mのキタゴヨウ母樹が存在する。母樹の北側は針葉樹林であるが，最も近い結実したキタゴヨウまで約8mの距離がある。母樹の南側に約400 m^2 の裸地があり，その裸地から南側のキタゴヨウまでは10m以上離れている。調査は十分種子が落下した1987年10月13日に行った。裸地に落ちていた108個の種子のうち1個だけシイナで残り107個はすべて充実種子であった。母樹に近い場所に多く落下していたが，母樹の根元から最大8.8mまで分散していた。また，1か所に多くの種子がまとまって落下していることはなく，種子間の最短距離は約3cmであった。母樹の根元からの距離で落下種子の位置の頻度分布を図—9に示した。1～2mに最も多くの種子が落下しているが，これは樹冠上の球果の位置が1～1.5mに集中していたためと推察される。また，種子の重量と翼のバランスからほとんど樹冠下に集中すると考えていたが，頻度分布の傾きは緩やかであった。アポイ岳付近はこの時期強風の日が多く，枝先が細くしなやかなキタゴヨウはとくに風にたなびいている。この枝先の大きな反動でおよそ樹高と同じ距離まで種子が飛散すると考えられる。等間隔に任意に設置した12台のシードトラップのうち種子が捕捉できなかったのは1台だけであった。このことから林内でもキタゴヨウ種子は1個ずつばらばらに広く落下分散していると考えられる。

考　　察

キタゴヨウは純林を形成することはきわめて少なく，群生あるいは散生することが多い（舘脇，1952；舘脇ら，1960；林，1969）。アポイ岳では，岩石が露出している尾根上には純林状のキタゴヨウの疎林が形成されているが，その他の地域はアカエゾマツ，トドマツと混交してい

る。本州でもコメツガやアオモリトドマツ，ミズナラなどと混交していることが多い（吉岡，1938；YOSHIOKA & SAITO, 1962；林，1969)。アカエゾマツ—キタゴヨウ—トドマツ林に設定した4か所の調査区(Q5～Q8)のうち，伐採によるギャップが現在でも残っているQ5とQ6ではキタゴヨウがよく更新していて，中層，下層がキタゴヨウによって占められている（図—3, 4)。それに対し，林冠がうっ閉しているQ7とQ8では20 cm以下の稚樹は多数見られたが，いずれも成長が悪く，下層はトドマツやハクサンシャクナゲが優占していた。Q5～Q7では1971年に伐採が行われたため，これらの調査区では伐採前後に発芽したものが多く，樹齢分布が一致している（図—5)。これらのことから，キタゴヨウは光条件がよい所で急激な成長によって中下層を優占すると推察される。また，光条件が悪い所でほとんど成長していないにもかかわらず，30～40年生き延びている個体がある。平野（1937）はキタゴヨウが伏条更新して株状になり，それらはうっ閉した林内の樹高1 m以下の稚樹で多いことを報告している。Q7とQ8で伏条したキタゴヨウ稚樹が6個体観察された。それらはきわめて成長が悪い個体で，長く伸びた力枝が埋まって伏条し，本体が枯れても伏条した枝だけが生き残っているものが多かった。したがって，キタゴヨウ稚樹の伏条は積極的な更新手段ではなく，生き延びるためにしか機能していないと考えられる。平野（1937）はさらに，稚樹期30年間は耐陰性強く，それ以後はかなり急激に陽樹に変化すると述べているが，今回の調査はこれを支持する結果となった。アポイ岳ではキタゴヨウより耐陰性が強いトドマツは風倒や皆伐による一斉林で優占している。このような比較的大きな攪乱後に優占するトドマツに対して，キタゴヨウは相対的に小さなギャップで更新する樹種であると推察される。

アポイ岳でとくにキタゴヨウが優占する林分は岩石が露出する尾根上である。アポイ岳周辺のカンラン岩以外の地質でもキタゴヨウは生育しているが，岩石が露出する尾根上に限られる。これは他の分布地でも同じである（吉岡，1938；林，1969)。このように他の樹種が侵入，生育できない環境でキタゴヨウは優占種となっている。そのような場所に侵入するためには大きな散布力が必要である。

キタゴヨウ種子の80%以上は球果の裂開直後に落下し，ホシガラス，ヤマガラ，ゴジュウカラによる種子の貯蔵は20%以下であると推察された。キタゴヨウは単生で生育しているものが多く，とくに針葉樹林内では80%以上が単生であった。ヤマガラ，ゴジュウカラは1個ずつ貯蔵し，ホシガラスもときに1個だけの貯蔵を行うが，80%以上の種子が落下することから考えて，これらの単生の稚樹はほとんど落下種子を起源とすると推察される。これに対し，ハイマツ帯への移行帯や登山道わきのキタゴヨウ稚樹は束生率が高かった(表—1, 3)。その1か所あたりの成立個体数は1～25本でホシガラスの貯蔵個数とほぼ一致した。落下による散布の場合は種子は1個ずつばらばらに分散され，シマリスや野ネズミ類も複数個数の分散貯蔵を行うが，これらの行動習性からこのような開放地には貯蔵しないと考えられる。以上のことから，登山道の法面などの裸地での束生するキタゴヨウはホシガラスの貯蔵から発生したものと推察

される。

北米のハイイロホシガラス（*N. columbiana*）は *Pinus edulis, P. albicaulis* などの大型無翼種子を雪が少ない南向きの急斜面に集中して貯蔵する（VANDER WALL & BALDA, 1977, 1981；TOMBACK, 1982）。アポイ岳では登山道や崩壊地などの裸地化したところにホシガラスによる貯蔵が多く記録されたが，とくに南向きの急斜面に好んで貯蔵する傾向は見られず，針葉樹林内でもミヤコザサが少ない林床のところで多く観察された。このことは草地などには貯蔵せず，草木や林床植物が少ない所に貯蔵する傾向があるという（MATTES, 1982）ヨーロッパの同種のホシガラスの貯蔵行動と一致する。キタゴヨウ稚樹が登山道，崩壊地，山火跡地，急峻な尾根上で多く見られ，これらの束生率が高いことからも，ホシガラスによるこのような場所へのキタゴヨウ種子の貯蔵がキタゴヨウのパイオニア的な更新を可能にしていると考えられる。

これまでのことをまとめると，キタゴヨウは林内でのギャップ更新と岩石が露出する尾根上などの劣悪な立地での更新の二つの更新様式を持っている。大部分の種子は球果の裂開後，落下するが，一部はホシガラスの貯蔵によって散布される。これら二つの散布様式（風散布とホシガラスによる貯蔵散布）が上述した二つの更新様式にそれぞれ対応し，機能していると推察される。量的には少ないが，ホシガラスの貯蔵による散布はキタゴヨウの種の存続に重要な役割を果たしてきた可能性がある。

謝　　辞

本研究をまとめるに際して北海道大学農学部五十嵐恒夫教授，東三郎教授，大金永治前教授，石城謙吉教授に本文の御校閲を賜った。また，故柴草良悦助教授をはじめとする北海道大学農学部造林学教室の教官，大学院生諸氏には有益な御助言を頂いた。アポイ岳での調査にあたって浦河林務署並びに王子緑化株式会社の皆様には多大な便宜を図って頂いた。また，アポイ岳に滞在中は様似町役場の方々にお世話になった。特に小林正義氏をはじめとするアポイ山麓自然公園の職員の皆様には多大な御協力を頂いた。これらの方々に心から感謝の意を表する次第である。

引 用 文 献

林　弥栄　1960：日本産針葉樹の分類と分布．246 pp. 農林出版，東京．

林　弥栄　1969：有用樹木図説林木編．472 pp. 誠文堂新光社，東京．

HAYASHIDA, M. in press: Seed dispersal by red squirrels and subsequent establishment of Korean pine. For. Ecol. Manage.

平野吉行　1937：日高東部地方に於ける五葉松の無性繁殖に就いて．日林誌，**19**, 483-494.

石井盛次　1968：マツ属植物の基礎造林学的研究—特にその分類学的ならびに地理学的考察．高地大学農学部紀要，**19**, 1-114.

MATTES, H. 1982: Die Lebensgemeinschaft von Tanenhäher, *Nucifraga caryocatactes* (L.), und Arve, *Pinus cembra* L., und ihre forstliche Bedeutung in der oberen Gebirgswaltstufe. Berichte Eidgenössische Anstalt forstliche Versuchswesen. **241**, 1-74.

MIYAKI, M. 1987: Seed dispersal of the Korean pine, *Pinus koraiensis*, by the red squirrel, *Sciurus vulgaris*. Ecol. Res., **2**, 147-157.

NIIDA, K. 1984: Petrology of the Horoman ultoramafic rocks in the Hidaka Metamorphic Belt, Hokkaido, Japan. Jour. Fac. Sci., Hokkaido Univ., Ser. IV, **21**, 197-250.

舘脇 操 1943：アカエゾマツ林の群落学的研究. 北大演研報, **13**, 1-181.

舘脇 操 1952：アカエゾマツ林とゴヨウマツ林—浦河林務署管内の植生調査—. 林, (10), 44-49.

舘脇 操・辻井達一・河野昭一 1960：北海道ゴヨウマツ林の群落と分布. 日生態誌, **10**, 120-123.

舘脇 操・五十嵐恒夫 1971：北大天塩・中川演習林の森林植生. 北大演研報, **28**, 1-192.

TOMBACK, D. F. 1982: Dispersal of whitebark pine seeds by Clark's nutcracker: A mutualism hypothesis. J. Anim. Ecol., **51**, 451-467.

VANDER WALL, S. B. & BALDA, R. P. 1977: Coadaptations of the Clark's nutcracker and the pinon pine for efficient seed harvest and dispersal. Ecol. Monog., **47**, 89-111.

VANDER WALL, S. B. & BALDA, R. P. 1981: Ecology and evolution of food-storage behavior in conifer-seed-caching corvids. Z. Tierpsychol., **56**, 217-242.

渡部 裕 1977：エゾリスとチョウセンゴヨウ—植物分布拡大にはたす役割—. 野ねずみ, **138**, 11-13.

吉岡邦二 1938：八甲田山の山岳林 第一報 ブナ群叢. 生態学研究, **4**, 27-38.

YOSHIOKA, K. & SAITO, K. 1962: Differences in the distribution of forest communities due to topography of the habitats in Okunikkawa, Miyagi prefecture. Ecol. Rev., **15**, 213-220.

Sammary

Seed dispersal and regeneration patterns of Japanese white pine (*Pinus parviflora* var. *pentaphylla*) were studied on Mt. Apoi in Hokkaido.

The rocky slopes and ridges of Mt. Apoi are occupied by white pine stands, while the greater part of the rest of the mountain is covered by coniferous stands dominated by *Picea glehnii, Pinus parviflora* var. *pentaphylla,* and *Abies sachalinensis.* In the coniferous stands, the understory beneath the closed canopies was dominated by *A. sachalinensis* and *Rhododendron brachycarpum,* and that in the gaps created by cutting was dominated by seedlings of *P. parviflora* var. *pentaphylla.* These seedlings were recognized to be established just after cutting, and demonstrate that white pine probably regenerates intensively in the gaps. Many seedlings of *Pinus pumila* and *P. parviflora* var. *pentaphylla* were found on the rocky ridges and barren slopes along mountain paths. These seedlings were often found in clusters consisting of several individuals of the same age. Eighty-four percent and 28 % of the occurrences of *P. pumila* and *P. parviflora* var. *pentaphylla* seedlings, respectively, were in groups of 2 or more trees.

Ten percent or less of the white pine cones were lost, and the remaining cones opened on the trees. Just after opening, 80 % or more of the seeds fell scatteredly on the ground. Nutcrackers (*Nucifraga caryocatactes*) collected the seeds still held in the cones, and hoarded these seeds in clumps (average size=6.6±6.0 seeds) underground at a depth of 2 to 3 cm. From this we conclude that single seedlings within coniferous stands originate from fallen seeds, and clusters of seedlings on barren slopes originate from the seeds cached by nutcrackers. Seed dispersal by nutcrackers makes it possible for Japanese white pines to grow in areas that are inaccessible to other coniferous trees.