



Title	鳥類による木本種果実の被食が種子発芽に与える影響
Author(s)	八木橋, 勉; YAGIHASHI, Tsutomu
Citation	北海道大学農学部 演習林研究報告, 58(1), 37-59
Issue Date	2001-03
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/21471
Type	departmental bulletin paper
File Information	58(1)_P37-59.pdf



鳥類による木本種果実の被食が 種子発芽に与える影響

八木橋 勉¹

Effects of bird ingestion on seed germination of
arboreal plants in Hokkaido, Japan

by

Tsutomu YAGIHASHI¹

要 旨

アカハラ、クログミ、コムドリ、ムクドリ、ツグミ、ヒヨドリは種子を物理的に破壊することはなかった。しかし、キジバトは種子を消化し、種子を散布することはないと考えられた。鳥類による被食は果実が成熟色を示してから観察された。鳥類による被食率は、20%程度から90%程度と幅があり、夏季に結実するエゾヤマザクラでは比較的低かったが、秋季に結実する樹種では、高い傾向にあり、種子が散布されている可能性が高い。鳥類に被食後排出された種子は人為的に果肉を除去した種子と同程度、未処理の果肉つきの種子よりも高率で発芽した。エゾヤマザクラ、シウリザクラ、ナナカマド、キハダ、ヤマブドウ、タラノキでは、鳥類の被食による種皮表面の浸透性の増大は発芽に必須ではなく、発芽または種子の後熟を抑制する果肉を取り除き、発芽しやすくする働きが重要であると考えられた。野外では果肉の除去作用は、分解者などによって代行される場合もあったが、北海道北部では、冬期間に低温、積雪条件になるため、秋季に結実し、雪解け直後に発芽する樹種では、発芽時期には果肉が未分解で発芽できないため、被食による果肉の除去の重要性が高くなると考えられた。

キーワード：果実食、種子発芽、果実成熟期、果肉、被食

2000年10月16日受理, Received October 16, 2000.

1 : 森林総合研究所更新機構研究室, 筑波農林研究団地内郵便局私書箱16号, 305-8687

Regeneration Process Laboratory, Forestry and Forest Product Research Institute, P.O. Box 16, Tsukuba Norin-danchi, Ibaraki, 305-8687, Japan

e-mail: yagihasi@affrc.go.jp

目 次

1. 序 論
2. 調査地概略
3. 鳥類の消化作用による種子の物理的破壊
4. 果実の被食と自然落下
4-1 被食の時期
4-2 果実成熟後の被食と自然落下
5. 鳥類による被食が種子発芽に与える影響
5-1 室内実験
5-2 野外実験
6. 総合考察
7. 結 論
謝 辞
引用文献
Summary

1. 序 論

森林を構成する木本植物は、動物散布種子を持つものが多く (HOWE & SMALLWOOD, 1982), その中でも動物に果実が食べられ、糞とともに種子が散布される被食型散布種子が大部分を占めている (FLEMING, 1991; JORDANO, 1992)。これらの種子は、発芽機構が複雑で、発芽の抑制や休眠性の存在が知られている (BRADBEER, 1988)。発芽抑制物質を含む果肉 (YAGIHASHI et al., 1998; YAGIHASHI et al., 2000) や、種子内と外部の水分やガスの交換を阻害する種皮が、発芽を妨げている (BRADBEER, 1988; MAYER & POLJAKOFF-MAYBER, 1989) と考えられている。動物による種子散布は、サル (LIEBERMAN & LIEBERMAN, 1979), クマ (APPLEGATE et al., 1979), コウモリ (IZHAKI & ARAD, 1995) といった哺乳類のほか、カメ (BRAUN & BROOKS, 1987) や魚類 (AGAMI & WAISEL, 1988) などでも報告が見られるが、鳥類が最も重要な散布者であると考えられており (Fleming, 1991; 小南, 1992), 研究例も比較的多い。

鳥類による被食は、種子を広範囲に散布するだけでなく (e.g. HOWE, 1977; JANZEN, 1983; HOWE, 1986), 果実を体内に取り込んだ後、種子を排出する過程で果肉を除去することや、種皮の構造を変えることが考えられるため (VANDER PIJL, 1972; MAYER & POLJAKOFF-MAYBER, 1989), これらの樹種の発芽に及ぼす被食の影響の研究も古くから行われてきた

(RIDLEY, 1930)。鳥類によって被食された種子の発芽率は、被食されなかった種子よりも高くなる (e.g. KREFTING & ROE, 1949; NOBLE, 1975; GLYPHIS et al., 1981; HOLTHUIJZEN & SHARIK, 1985), 低くなる (LIVINGSTON, 1972), 変わらない (DEBUSSCHE, 1985; CLOUT & TILLEY, 1992), などの結果があげられる。鳥類に被食されることで発芽率が高くなるという結論の研究が多いが、多樹種をアツかった研究では、発芽率が低くなる樹種や変わらない樹種も含まれている (KREFTING & ROE, 1949; HOLTHUIJZEN & SHARIK, 1985; LIEBERMAN & LIEBERMAN, 1986; CLERGEAU, 1992)。また、鳥類による果実の被食が種子発芽にとって必須と考えられる例 (Temple, 1977) はほとんどない。

BARNEA et al. (1991) は地中海地域の木本種 8 種について、2 種類の鳥類に被食された種子の内、種子の体内滞留時間の長い鳥類に被食された種子の方が発芽率が高くなる傾向を示し、鳥類による果実の被食は、種皮の浸透性を高めて発芽を促進することを提示した。また、IZHAKI & SAFRIEL (1990) は地中海地域において、様々な鳥類による果実の被食は種皮の浸透性の多様度を高め、発芽時期をずらす効果があり、雨期のはじめの不安定な降雨期に実生が全滅するのを防ぐ効果がある可能性を示した。さらに、AGAMI & WAISEL (1986), BARNEA et al. (1990) は、種皮構造の顕微鏡的観察により、鳥類による被食後は種皮の表面の構造に変化が見られることを示した。このように、研究例は少ないものの、水分条件の安定しない地中海

地域では鳥類による被食が種皮の浸透性に影響を与えている可能性は高い。しかし、IZHAKI & SAFRIEL (1990), BARNEA et al. (1991) の研究とともに、被食後排出された種子と人為的に果肉を除去した種子の発芽を比較した結果、差が見られなかったものについては、被食の影響は発芽に対してはないと判断されている。自然状態では被食されなかった果実は、いずれ落下し、種子は果実に含まれたままになると考えられる。そこで被食後排出された種子を用いた発芽実験の対照には、果実に含まれたままの種子を用いる必要がある(林田ら, 1994; YAGIHASHI et al., 1999)。しかし無処理の果実を対照に実験を行った研究は少ない。無処理の果実は室内ではほとんど発芽できないと考えられるが(ADAMS, 1927; 中西, 1974; FUKUI, 1995)、自然状態では落下した果実や種子は、土壤生物や菌類の分解作用を受けることが考えられる。しかし、これらを考慮して野外で実験を行った研究や、室内外で実験を行って比較した研究はほとんど行われていない(YAGIHASHI et al., 1998)。

従来の研究から予想されるように、鳥類による被食の影響が発芽に対してあると考えられる場合でも、被食された種子のうちのすべてが未消化で排出された場合と、ある程度が消化された場合では、未消化で排出された種子の発芽率が同じであっても鳥類の被食がもつ意味は異なる。そのため、種子が消化過程でどの程度消化されるのかを明らかにする必要がある。また、野外での果実の被食が内部の種子の形成前に起こっていれば、未発達な種子が散布される可能性はあるが、その後発芽することはできないため、被食される時期も明らかにする必要がある。さらに、被食率も重要であり、被食率が高い場合には、被食の影響を考慮することは非常に重要と考えられるが、被食率が非常に低い場合には、被食の影響を考慮する意義は小さくなる。果実成熟後の被食率については、研究例があり(e.g. HOWE & VANDE KERCKHOVE, 1981; HERRERA, 1982; IZHAKI & SAFRIEL, 1985; GUITIAN et al., 1992)、多くの果実が被食される場合もあるが、樹種や地域により異なっており、本研究の樹種でも測定する必要がある。

そこで本研究では果実(Fleshy-fruit)をつける北海道産木本種数種について

- 1) 鳥類による消化作用による種子の物理的な破壊率
- 2) 鳥類による果実の被食の時期、被食率、被食さ

れない場合の自然落下過程

- 3) 種子発芽に対する被食の影響(水分条件の良いと考えられる本研究調査地でも種皮の浸透性への影響が現れるのか、それとも果肉の除去が重要なのか、または被食はあまり重要ではないのか)

以上を明らかにし、鳥類による果実の被食が、自然状態での種子発芽にどのような影響を与えているのかを考察した。なお、本論文は北海道大学審査博士論文を修正したものである。

2. 調査地概略

本研究は北海道北部の北海道大学雨龍地方演習林と近接する名寄市弥生公園、北海道大学中川地方演習林(44°N, 142°E)で行った。この地域の年平均降水量は約1500mmで、年平均気温は3.0°Cである(1956-1989)。降水(降雪)は冬季に多く、積雪は1メートルを越え、11月から4月下旬までの6カ月程度は積雪期間である。気温は夏季には30°Cを越えることもあるが、冬季は-30°C以下になることもある。この地域の森林は汎針広混交林に属し(TATEWAKI, 1958)、アカエゾマツやトドマツなどの針葉樹にミズナラやダケカンバなどを主とする広葉樹が混交している。名寄市弥生公園は天然の針広混交林にエゾヤマザクラが補植されている。

3. 鳥類の消化作用による種子の物理的破壊

はじめに

鳥類による種子の散布過程では、被食された種子の消化による消失率、および未消化で排出された種子の発芽能力の有無を明らかにすることが、有効な散布量の推定に重要となる。従来の研究では鳥類に果実を与えて、排出された種子を一定数集め、発芽実験を行うことで鳥類による被食が種子に与える影響を検討しているものが多い(e.g. DEBUSSCHE, 1985; IZHAKI & SAFRIEL, 1990; BARNEA et al., 1991; CLOUT & TILLEY, 1992)。これは、未消化で排出された種子の発芽能力の有無を明らかにするには有効である。しかし、被食された種子のうちのすべてが未消化で排出された場合と、ある程度が消化された場合では、未消化で排出された種子の発芽率が同じであっても鳥類の被食がもつ意味は異なる。本章では鳥類に実際に果実

を与えることで種子の消化率を明らかにし、鳥類の散布者としての有効性と、被食されたことで発芽可能な種子数が物理的に減少することがないのかを検討した。

材料と方法

材料には5章の被食後排出された種子を使用した発芽実験に用いた、エゾヤマザクラ (*Prunus sargentii*), シウリザクラ (*P. ssiori*), ナナカマド (*Sorbus commixta*), ハリギリ (*Kalopanax pictus*) (発芽実験は継続中につき、5章の結果には含まれていない), キハダ (*Phellodendron amurense*), ヤマブドウ (*Vitis coignetiae*), タラノキ (*Aralia elata*), 全樹種を用いることが望ましかったが、キハダ, ヤマブドウ, タラノキについては行えなかった。鳥類の消化力を推定するためには樹種数が多い方が良いので、クロミサンザシ (*Crataegus chlorosarca*), イチイ (*Taxus cuspidata*) の果実も用いた。これらの果実を鳥類に与え、その後排出された種子を回収した。鳥類は、予備調査や従来の研究 (高野, 1981, 八木橋, 1995) から、各樹種の果実を野外で実際に採食していると考えられる種を用い、自然界での種子の消化率を推定した。夏期に結実するエゾヤマザクラでは、キジバト (*Streptopelia orientalis*), アカハラ (*Turdus chrysolaus*), クロツグミ (*T. cardis*), コムクドリ (*Sturnus philippensis*), ムクドリ (*Stu. cineraceus*) を用いた。また秋期に結実するシウリザクラ, ナナカマド, クロミサンザシ, ハリギリ, イチイでは、秋期に渡り鳥として飛来する

ツグミ (*T. naumanii*) を用いた。シウリザクラについてのみ、ヒヨドリ (*Hypsipetes amaurotis*) も用いた。体サイズ (全長) はキジバトが最も大きく33cmであり、ついでヒヨドリが27.5cm, ムクドリ, アカハラ, ツグミが24cm, クロツグミが21.5cm, 最も小さいコムクドリで19cmである。キジバトのみ、主に穀物食であり、他の鳥種は果実の他には昆虫やミミズなどを食べる (高野, 1981)。果実はケージに1羽ずつ入れた鳥に数回にわけて与え、口からの吐き戻しおよび糞として排出された種子を回収、計数した。エゾヤマザクラの果実は1992年7月11日に各250個ずつをそれぞれコムクドリ, ムクドリ, アカハラに、1993年7月20日に各350個ずつをクロツグミ, アカハラに与え、40個をキジバトに与えた。シウリザクラの果実は1992年10月12日に250個をツグミに、1996年10月5日に400個をヒヨドリに与えた。ナナカマドの果実は1993年10月15日に100個をツグミに与えた。ハリギリの果実は1994年10月30日に250個をツグミに、クロミサンザシ, イチイは1995年10月24日にそれぞれ50個, 250個をツグミに与えた。

なお、この実験に用いた鳥類は、旭川市立旭山動物園および北海道大学農学部附属雨龍地方演習林に傷病鳥として一時的に保護されていた個体を使用した。

結 果

被食後排出された果実数を表-1に示した。キジバトに与えた40個のエゾヤマザクラの果実は、完全に消化され、種子とわかるものは糞中にみられなかった。

Table 1. The number of fruits that were fed to each bird species and the number of seeds that were excreted after ingestion

plant species	bird species	year	the number of fed fruits	the number of excreted seeds
<i>Prunus sargentii</i>	<i>Turdus chrysolaus</i>	1992	250	250
<i>P. sargentii</i>	<i>T. chrysolaus</i>	1993	350	350
<i>P. sargentii</i>	<i>T. cardis</i>	1993	350	350
<i>P. sargentii</i>	<i>Sturnus philippensis</i>	1992	250	250
<i>P. sargentii</i>	<i>Stu. cineraceus</i>	1992	250	250
<i>P. sargentii</i>	<i>Streptopelia orientalis</i>	1993	40	0
<i>P. ssiori</i>	<i>T. naumanii</i>	1992	250	250
<i>P. ssiori</i>	<i>Hypsipetes amaurotis</i>	1996	400	400
<i>Sorbus commixta</i>	<i>T. naumanii</i>	1993	100	267
<i>Kalopanax pictus</i>	<i>T. naumanii</i>	1994	250	500
<i>Crataegus chlorosarca</i>	<i>T. naumanii</i>	1995	50	252
<i>Taxus cuspidata</i>	<i>T. naumanii</i>	1995	250	250

コムクドリ、ムクドリ、アカハラ、クロツグミにエゾヤマザクラの果実を与えた場合は、与えた果実と同数の種子が果肉や果皮がほぼ取り除かれた状態で排出された。ツグミとヒヨドリにシウリザクラの果実を与えた場合にも、与えた果実と同数の種子が、果肉や果皮がほぼ取り除かれた状態で排出された。ツグミにナナカマドの果実を100個与えた場合は、267粒の種子が排出された。未消化の果皮の断片が多く見られたが、果肉は取り除かれていた。また人為的に果肉を除去した100個のナナカマドの果実内には262粒の種子が含まれていたため、ツグミに採食された果実中のすべての種子が消化されずに排出されたと考えられる。同様に、ツグミにハリギリの果実を250個与えた場合は500粒、クロミサンザシの果実を50個与えた場合は252粒、イチイの果実を250個与えた場合は250粒の種子が排出され、同数の果実から人為的に果肉を除去した場合には、各樹種でそれぞれ500粒、250粒、250粒が含まれていたため、種子はすべて排出されたと考えられた。

考 察

キジバトに与えた果実はわずか40個であるが、40個すべてが消化されたことから、穀物食と考えられているキジバトは種子捕食者 (Seed predator) である可能性が高い。穀物食のウズラやキジに被食された種子は、75%から100%が消化されることが報告されており (SWANK, 1944)、またウズラやキジに被食された種子は消化されずに排出された場合の発芽率も低下する可能性があることがKREFTING & ROE (1949) の研究結果から読みとることができる。このことから、穀物食と考えられているキジバトが種子散布に貢献している可能性は低いと考えられる。ヒヨドリは、果実の消化過程で内部の種子を消化することはない (福井, 1993; FUKUI, 1995) といわれている。今回の結果からも、ヒヨドリはシウリザクラの種子を消化することはなかった。他の鳥種もヒヨドリと同じく、昆虫類と果実を主な食物としており、また体サイズは全てヒヨドリより小さい (高野, 1981)。消化力は体サイズに依存する (TEMPLE, 1977) ので、他の鳥種の消化力はヒヨドリと同程度またはそれ以下と考えられる。今回の実験でもアカハラ、クロツグミ、コムクドリ、ムクドリ、ツグミは種子を消化することはなかった。このため、キジバトを除く6種は種子を散布する能力があると考えられ、実験を行うことができなかったキハダ、ヤマブドウ、タラノキについても、消化することはない

と考えられる。キジバトは北海道北部では夏鳥 (4月から9月に観察されている) であるため (奥田・林田, 1993)、秋季に結実する樹種が被食されることはほとんどないと考えられるが、夏期に結実するエゾヤマザクラでは、キジバトに被食された場合には種子は全く散布されないと考えられる。

以上のことから、本調査地では、キジバトを除く鳥類によって、被食の段階で一部の種子が消化され、発芽可能な種子数が物理的に減少することはないと考えられた。

4. 果実の被食と自然落下

4-1 被食の時期

はじめに

鳥類による被食がいつ起きているかを検討することは、鳥類による種子散布の有効性を検討するうえで重要である。すなわち、果実の被食が内部の種子の形成前に起こっていれば、未発達な種子が散布される可能性はあるが、その後発芽することはできない。一方、被食が種子の形成後に起きていれば、種子は散布された後に発芽することができると考えられる。このため、成熟した果実を用いて発芽実験を行って、鳥類による被食の影響がみられた場合にも、一部が発芽が可能になる前に被食されていた場合には、被食のもつ意味は変わる。ここでは、鳥類による果実の被食がいつ起きているかを明らかにするために、樹上における果実の生残を開花から果実の消失するまで調査した。また、あわせて鳥類の飛来状況も観察した。

材料と方法

材料には3章、5章で用いた樹種のうち、調査の設定が可能であった4樹種、エゾヤマザクラ、シウリザクラ、ナナカマド、ハリギリを用いた。各樹種で10から30の果序について標識をつけ、満開時から果実が消失するまで花および果実の生残数をほぼ一週間おきに測定した (ただしハリギリは冬季の積雪のため調査を中断したので、果実消失時期を明らかにできなかった)。ここでは、果序内の開花数が80%を越えた日を満開と定義した。また、その時点でつぼみの状態のもの、花卉の損傷が激しくなったものも、満開時の開花数に含めてカウントした。エゾヤマザクラは1果序当たりの開花数が1から3と少ないので、長さ50cmの枝に着生する果実数を測定単位とし、ハリギリについて

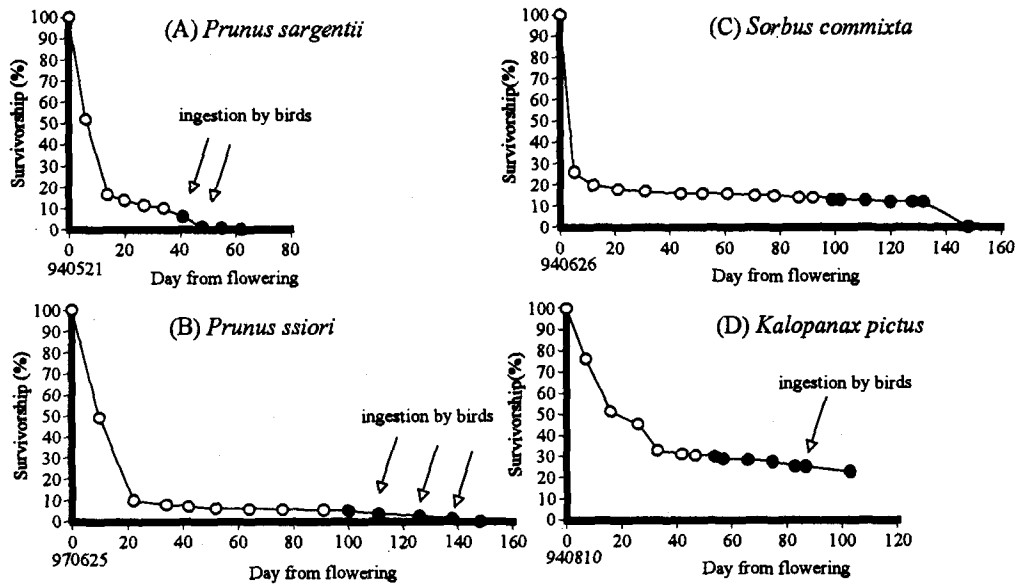


Fig. 1. Fruit survival rate on the tree from flowering to dispersal season. Black symbol indicate ripening fruits

は、1果序の開花数が2000程度と非常に多いので、小果序単位で測定した。エゾヤマザクラでは1994年5月21日から名寄市弥生公園で3個体の各10枝について測定し、シウリザクラでは1997年6月25日から中川地方演習林で3個体の各30果序について測定した。ナナカマドでは1994年6月26日から1個体の10果序について、ハリギリでは、1994年8月10日から1個体について、22小果序を測定した。測定用の個体は、比較的低層部にも結実が見られる林縁部に位置するものを用い、高さ3から4メートルの位置の果序を測定対象としたが、シウリザクラでは林縁個体でも結実が上層部に集中していたため、高さ10から11メートルの足場を組んで、高さ10から12mの高さに位置する果序を測定対象に用いた。

予備調査の結果、本調査地でのエゾヤマザクラ果実の主な散布者はアカハラ、ヒヨドリ、アオバトであり(八木橋, 1995)、シウリザクラ、ナナカマド、ハリギリではツグミであると考えられたため(奥田・八木橋, 未発表)、これらの鳥類が採食に現れるかを約7日おきに観察した。観察は果序に標識をつけた個体について双眼鏡を用いて行った。一回につき観察時間は1時間と限定し、果実を採食した(種子捕食者も含む)鳥種についてのみ記録した。

結 果

エゾヤマザクラでは開花数は個体1で481、個体2で393、個体3で239であった。シウリザクラでは個体1で1450、個体2で2230、個体3で2199であった。ナナカマドでは1227であり、ハリギリでは2335であった。エゾヤマザクラの開花期から果実成熟期までの生残過程を図-1(A)に、シウリザクラの生残過程を図-1(B)に、ナナカマドの生残過程を図-1(C)に、ハリギリの生残過程を図-1(D)に示した。どの樹種でも開花後まもなく急激に花や果実が減少した。この間多数の自然落下が見られ、それらは子房が未発達のものであった。エゾヤマザクラでは開花後14日目までに84%が消失し、残りの16%が緑色の果実になった。その後開花後40日頃までは漸減し、開花後62日までに果実は全て消失した。シウリザクラでは、開花後22日目までに90%が消失し、10%が緑色の果実になった。その後は開花後100日目まではほとんど減少しなかったが、100日目以降はほぼ一定の減少率で推移し、開花後148日までに果実は全て消失した。ナナカマドでは開花後21日目までに82%が消失し、18%が緑色の果実になった。その後開花後132日目まではほとんど減少がみられず、その後急激に消失速度が大きくなり、開花後148日で果実は全て消失した。ハリギリでは開花後33日目までに70%が消失し、残りの30%が緑色の

果実になった。果実は、その後積雪により調査を中断した11月下旬(開花後103日目)までは減少率の低い状態で推移していたが、翌春5月には果実は全て消失していた。

鳥類はエゾヤマザクラでは、開花後41日目にアオバトが、開花後48日目にはヒヨドリ、アカハラ、キジバトが採食した。シウリザクラでは、開花後111日目、126日目、138日目にツグミの群れが採食に現れた。ナナカマドでは、観察期間中には飛来しなかった。ハリギリでは、観察個体の上層部に開花後88日目にツグミが多数飛来し、周囲に種子の入った糞が多数見られた。シウリザクラの開花後111日目にのみ、ナンバリングした枝での採食も観察された。いずれの樹種でも鳥類が観察されたのは果実が色づいた後であった。

考 察

開花後約20日間の急激な果実の消失は、落下した多くのものは花または、子房が未発達な果実であることから、消失のおもな原因は従来の研究でいわれているように受粉、受精の失敗と考えられ(水井, 1993), この時期に鳥類が餌資源としての価値が低いと考えられる、子房が未発達な果実を採食している可能性は低いと考えられる(STILES, 1992)。また緑色の果実が形成された後は残存率が安定しており、被食はほとんど起きていないと考えられた。その後残存率に変化がみられたのは、果実の成熟後であり、果実が成熟してから被食もしくは、落下が起きていると考えられた。鳥類の観察からは、採食は成熟後に限って見られた。以上のことから、鳥類による被食が種子の形成前に起こり、発芽可能な種子数を減じていることはないと考えられた。

4-2 果実成熟後の被食と自然落下

はじめに

4-1の結果から、果実の被食は主に果実成熟後におきると考えられた。成熟後の果実の被食率は研究例があり(HOWE & VANDE KERCKHOVE, 1979; THOMPSON & WILLSON, 1979; HOWE & VANDE KERCKHOVE, 1981; HERRERA, 1982; IZHAKI & SAFRIEL, 1985; GUITIAN et al., 1992), 多くの果実が被食される場合もあるが、樹種や地域により異なっており、本研究の樹種でも測定する必要がある。被食率が高い場合には、被食の影響を考えることは非常に重要と考えられるが、被食率が非常に低い場合には、被

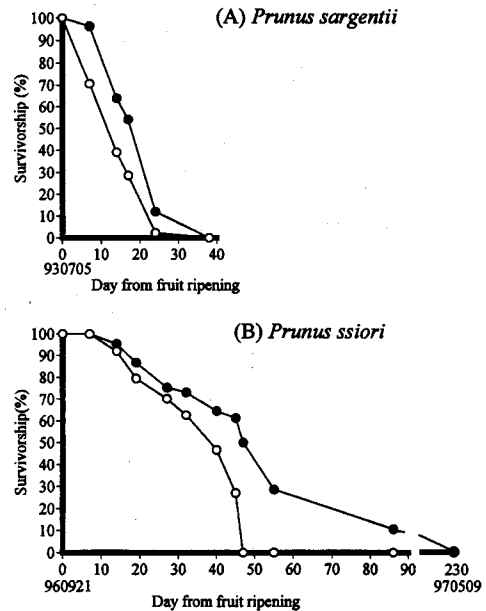


Fig. 2. Fruit survival rate that was bagged (●), and unbagged (○)

食の影響を考慮する意義は小さくなる。また、果実の成熟後、鳥類によって果実が被食されない場合に、果実がどのような残存過程を経て消失するかを明らかにする必要がある。すなわち、果実が被食されなくても速やかに落下するのか、樹上に残存するのかによって被食の影響の意義は異なる。ここでは、果実の被食率、果実成熟後の残存過程を明らかにするために、袋かけ実験を設定して検討した。

材料と方法

調査には3章、5章で用いた樹種のうち、調査の設定が可能であった、エゾヤマザクラ、シウリザクラ、ナナカマド、ハリギリ、キハダを用いた。果実成熟後の樹上における残存過程と被食量を調べるため、果実が成熟色に変色し始めた時期に袋かけ実験を設定した。鳥類によって種子散布が行われる果実の色は黒色と赤色が多く(WHEELWRIGHT & JANSON, 1985), 本研究の材料でも、ナナカマドは赤色で、他の4種は黒色である。ほぼ同数の成熟果実がついた、袋をかけた枝と袋をかけない枝を1セットとして設定した。これらの枝の果実の残存数と、袋内に落下した果実数をカウントした。袋をかけない枝から求めた消失率から、袋をかけた枝から求めた落下率分を引くことによって被食率を推定した。エゾヤマザクラでは1993年7月5日に

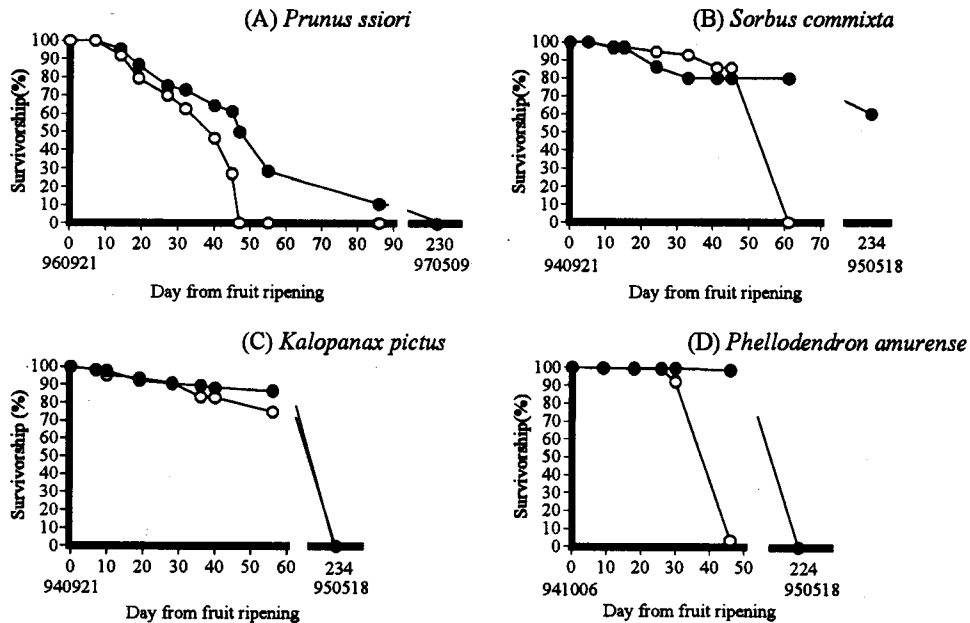


Fig. 3. Fruit survival rate that was bagged (●), and unbagged (○)

名寄市弥生公園で5個体で7セットを設定し、袋かけ果実、袋なし果実ともに、合計数は133で行った。シウリザクラでは1996年9月22日に中川演習林で3個体で31セットを設定し、袋かけ果実の合計数は416、袋なし果実は399、ナナカマドでは1994年9月21日に雨龍演習林で1個体4セットを設定し、袋かけ果実の合計数は96、袋なし果実は112、ハリギリでは1994年9月26日に1個体で22セット、袋かけ果実の合計数は705、袋なし果実は710、キハダでは1994年10月6日に雨龍演習林で1個体で10セット、袋かけ果実の合計数は294、袋なし果実は266で行った。

結 果

エゾヤマザクラ、シウリザクラ、ナナカマド、ハリギリ、キハダの果実成熟後の残存過程をそれぞれ、図-2(A)、図-2(B)と図-3(A)、図-3(B)、図-3(C)、図-3(D)に示した。全般的に袋をかけない自然状態のままのものの方が、袋をかけたものに比べて果実が早く消失した。袋をかけた枝の果実の残存率は、エゾヤマザクラでは30日程度で0%となったが、同じサクラ属でもシウリザクラでは比較的長期に渡り樹上に残り、成熟後32日目でも70%以上残存した(図-2)。11月下旬の本格的な降雪期にはシウリザクラでは残存率は30%以下となったが、ナナカマド、ハリギリ、キハ

ダの果実では80%以上が落下せずに樹上に残っていた。翌春5月にはシウリザクラ、ハリギリ、キハダの袋をかけた果実は、袋をかけた果序ごと落下していたが、ナナカマドでは62%が樹上に残存していた。被食率は、エゾヤマザクラでは成熟した果実の内の26.3%で、自然落下するものも多いことがわかった。シウリザクラでは52.3%、ナナカマドでは92.9%、キハダでは95.6%、ハリギリは調査期間内には16.9%のみしか被食されなかったが、その時点(11月21日)でまだ袋かけしなかった果実も残っており、最終的な値ではない。

考 察

本研究では夏季に結実するエゾヤマザクラの被食率は低く、また被食されない場合には果実はすぐに落下した。エゾヤマザクラと同様に夏季に成熟するサクラ類では、鳥類による被食率が低いと報告されている(THOMPSON & WILLSON, 1979; 小南, 1993)。夏季には昆虫などの鳥類の餌資源が豊富なことや、これらの樹種の果実は落下後タヌキなどの哺乳類によって被食されるため(小南, 1993; 八木橋, 1995)、鳥類への依存度が低いのかもしれない。またエゾヤマザクラの果実を採食する鳥種のうち、ヒヨドリ、アカハラなど種子を散布すると考えられる鳥種による被食率が約40%であるのに対し、果実を消化するキジバトと、採食時

に直接種子をかみ砕くシメによる採食率が約60%に達していた (八木橋, 1995の結果から計算)。このように樹上における種子捕食者が多いため, エゾヤマザクラの樹上に残存する期間が短いことは適応的意義がある可能性も考えられる。これらに対し, 秋季に結実する樹種では, 従来の研究と同様に被食率が高く (HOWE & VANDE KERCKHOVE, 1979; THOMPSON & WILLSON, 1979; HERRERA, 1982; IZHAKI & SAFRIEL, 1985), また果実が被食を受けない場合には比較的高い率で樹上に残存した。これらの樹種では, 秋季の渡り鳥による利用が主な被食であると考えられる。実際に本調査地では10月になるとツグミの群れが飛来し, 果実を採食するのが観察されている。またこの地域で主な種子捕食者と考えられるキジバト, シメは北海道北部では4月から9月に限って見られる夏鳥であるため (奥田・林田, 1993), 秋季に結実する果実が被食されることは少ない。このため秋季に鳥類によって被食された果実のほとんどは散布されていると考えられる。ハリギリについては最終的な被食率が不明であったが, 秋期に結実する樹種の中では, シウリザクラの被食率が比較的低かった。これはシウリザクラの果実が他の樹種に比べて, 樹上での残存期間が短く, 被食されない場合には, 自然落下するためと思われた。鳥類による被食が種子発芽に与える影響を検討することは, 特に秋期に結実する樹種で, また果実が樹上に長期にわたって残存する樹種で重要であると考えられた。

5. 鳥類による被食が種子発芽に与える影響

5-1 室内発芽実験

はじめに

4-2章から, 木本種の果実は樹種によってその

被食率に違いはあるものの, 実際に鳥類によって被食されていることが確認され, 鳥類による被食の影響を検討することの必要性が確認された。

序論で述べたように鳥類による果実の被食の影響は, 果肉を除去することによるものと種皮への傷つけによるものと考えられている。そこで, 鳥類による果実の被食が果肉を除去する作用のみ持つのか, 種皮への傷付けなど他の影響もあるのかを室内実験により検討した。また, 種子が鳥類の消化液によって内部に悪影響を受けている可能性についても検討した。

材料と方法

実験にはエゾヤマザクラ, シウリザクラ, ナナカマド, キハダ, ヤマブドウ, タラノキを用いた。エゾヤマザクラの果実を1992年 (エゾヤマザクラ(A)) と1993年 (エゾヤマザクラ(B)) の7月に名寄市弥生公園で採集した。またシウリザクラの果実を1992年 (シウリザクラ(A)) と1996年 (シウリザクラ(B)) の10月に北海道大学雨龍地方演習林内で採集した。ナナカマドの果実は1992年 (ナナカマド(A)), 1993年 (ナナカマド(B)), 1995年 (ナナカマド(C)) の10月に北海道大学雨龍地方演習林内で採集した。キハダ, ヤマブドウ, タラノキは1991年10月に北海道大学雨龍地方演習林内で採集した。

採集したそれぞれの果実から無作為に50個を抽出し, 果実および種子の形質を計測した。また種子の充実率は切断法によって, 胚の確認を行って判断した (表-2)。

種子の処理

実験では果実にそれぞれ以下の4処理を行い, 恒温恒湿器内で発芽実験を行った。

Table 2. Dimension of fruits that were used in the germination experiments

plant species	year	diameter	flesh weight	the number of seeds per a fruit	the number of viable seeds per fruit
<i>Prunus sargentii</i> (A)	1992	9.99±0.42	0.51±0.06	1	1
<i>P.sargentii</i> (B)	1993	8.51±0.46	0.51±0.06	1	1
<i>P.ssiiori</i> (A)	1992	9.70±0.43	0.57±0.07	1	0.96±0.20
<i>P.ssiiori</i> (B)	1996	10.66±0.64	0.75±0.13	1	0.66±0.48
<i>Sorbus commixta</i> (A)	1992	10.45±0.66	0.56±0.09	6.02±1.84	5.86±1.87
<i>S. commixta</i> (B)	1993	9.87±0.88	0.48±0.11	3.40±1.76	3.07±1.43
<i>Phellodendron amurense</i>	1991	8.65±0.74	0.37±0.09	5.04±0.57	2.00±1.62
<i>Vitis coignetiae</i>	1991	11.16±1.13	0.88±0.23	2.44±1.07	2.36±1.05
<i>Aralia elata</i>	1991	4.24±0.32	0.04±0.01	4.98±0.14	3.28±0.99

- (a) 被食種子：果実をケージに1羽ずつ入れた鳥に食べさせて、口からの吐き戻しおよび糞として排出された種子。この際、種子表面にはわずかに果肉が付着しているのがみられた。1992年のエゾヤマザクラ(A)とシウリザクラ(A)をのぞき、種子に付着した糞や果肉は水洗した。鳥種は野外でそれぞれの果実を採食するのが観察されたもので、エゾヤマザクラではアカハラ、コムドリ、ムクドリを用いた。シウリザクラ、ナナカマド、トラノキ、ハリギリではツグミを用い、キハダではムクドリ、ヤマブドウではヒヨドリを用いた。なお、実験に用いた鳥類は、旭川市立旭山動物園、北海道大学雨龍地方演習林に傷病鳥として保護されていた鳥類である。この処理は単なる果肉の除去のみならず、種皮表面の形態的、化学的变化がある可能性がある。
- (b) 果肉除去種子：果肉を手でもみほぐして除去し、残った果肉を水洗した種子。この処理は果肉の取り去りのみを意味する。
- (c) 無処理種子：自然状態では、被食されなかった果実は、そのまま落下し、種子は果実に含まれたままになると考えられる。また、サクランなどの比較的大きな果実では、フィンチ類などが果肉を食べようとして、つついて落下させてしまうことが多いと報告されている (GUITIAN et al., 1992; JORDANO, 1994)。このような果肉が付いたままの落下を想定して、果実に含まれたままの無処理種子を対照として設定した。
- 種子と果実は事前に160°Cで2時間以上高温殺菌したシャーレ(直径9cm)にいれ、殺菌した川砂で覆い、蒸留水で十分湿らせた。

種子数と温度設定

エゾヤマザクラとシウリザクラ

実験に用いた種子数はエゾヤマザクラ(A)、エゾヤマザクラ(B)、シウリザクラ(A)、シウリザクラ(B)ともに、被食種子は各鳥種ごとに100粒、果肉除去種子、無処理種子はそれぞれ100粒とした。種子は5個のシャーレにそれぞれ20粒ずつ並べた。サクランの種子の発芽には5°C以下の低温湿層処理を60日以上行った後に、5°Cから15°C程度の発芽条件を与えるのが良いとされている(石井, 1991)。そこで、シャーレは恒温恒湿器にいれ、エゾヤマザクラ(B)、シウリザクラ(A)、シウリザクラ(B)では、4°Cに180日(冬期間を想定した低温

湿層処理)の後、5°C-15°Cの変温(12時間おきに変温)に30日間セットした。2度目の低温処理は期間を短縮し、4°Cで60日間とし、その後5°C-15°Cの変温に30日間セットした。エゾヤマザクラ(A)のみ、実験の都合上以下の温度処理期間で行った。4°Cに120日間セットした後、30日間5°C-15°Cの変温条件にセットした。その後4°Cで90日間の後、5°C-15°Cの変温に30日間セットした。さらに4°Cに60日、5°C-15°Cの変温に30日間セットした。低温処理と変温の期間をあわせて1サイクルとし、エゾヤマザクラ(A)では3サイクル、その他では2サイクルの間発芽を観察した。

ナナカマド

被食種子と果肉除去種子は200粒用意し、4個のシャーレにそれぞれ50粒ずつ並べた。無処理種子はナナカマド(A)では33果実(種子200粒を含むと考えられる)を用意し、4個のシャーレにそれぞれ8粒または9粒ずつ並べた。ナナカマド(B)では64果実を用意し、4個のシャーレにそれぞれ16粒ずつ並べた。ナナカマドもサクラン類同様に、各シャーレは恒温恒湿器にいれ、4°Cに180日間セットした後、30日間5°C-15°Cの変温条件(12時間おきに変温)にセットした。その後4°Cで60日間の後、5°C-15°Cの変温に30日間セットした。低温処理と変温の期間をあわせて1サイクルとし、2サイクルの間発芽を観察した。

キハダ

種子数は被食種子は84粒で、4個のシャーレにそれぞれ21粒ずつ並べた。果肉除去種子は100粒で、4個のシャーレにそれぞれ25粒ずつ並べた。無処理種子は50果実(種子100粒を含むと考えられる)で、4個のシャーレにそれぞれ12粒または13粒ずつ並べた。温度条件は、5°Cに30日間セットした後、30日間15°C-25°Cの変温条件(12時間おきに変温)にセットした。その後5°Cで30日間の後、15°C-25°Cの変温に30日間セットした。さらに5°Cに30日、15°C-25°Cの変温に30日間セットした。つまり、発芽は3サイクル観察した。

ヤマブドウ

種子数は被食種子は127粒で、4個のシャーレにそれぞれ31粒または32粒ずつ並べた。果肉除去種子は100粒で、4個のシャーレにそれぞれ25粒ずつ並べた。無処理種子は50果実(種子100粒を含むと考えられる)

で、4個のシャーレにそれぞれ12粒または13粒ずつ並べた。温度条件はキハダと同様に行い、発芽は3サイクル観察した。

タラノキ

種子数は被食種子は427粒で、4個のシャーレにそれぞれ106粒または107粒ずつ並べた。果肉除去種子は100粒で、4個のシャーレにそれぞれ25粒ずつ並べた。無処理種子は30果実(種子100粒を含むと考えられる)で、4個のシャーレにそれぞれ7粒または8粒ずつ並べた。温度条件は、キハダと同様に行い、発芽は3サイクル観察した。

発芽は実生の一部が砂の表面に現れた段階とし、観察は2日から7日おきに行った。また湿度は70%に保ち、随時シャーレ内に蒸留水を追加した。実験終了時には、種子の生残を切断法を用いて調べた。

発芽率の検定にはG検定を Sokal & Rohlf (1981)の方法(ウィリアムスの修正を用いた)に従って用いた。

結 果

エゾヤマザクラ

各サイクル終了時の発芽率を表-3に示した。被食種子は、各鳥種ごとの発芽率にはエゾヤマザクラ(A)、エゾヤマザクラ(B)のどちらでも、またどのサイクルでも差が見られなかった(エゾヤマザクラ(A): 1サイクル終了時 $G=3.22, P>0.20$, 2サイクル終了時 $G=2.12, P>0.30$, 3サイクル終了時 $G=5.09, P>0.05$, エゾヤマザクラ(B): 1サイクル終了時 $G=0.17, P>0.50$, 2サイクル終了時 $G=0.11, P>0.70$) ため、その発芽率は各鳥種ごとに分けずに、

Table 3. Cumulative germination percentages of *Prunus sargentii* seeds in the laboratory, and the significance of differences between germination percentages of ingested and extracted seeds

	<i>P. sargentii</i> (A)			<i>P. sargentii</i> (B)	
	cycle1	cycle2	cycle3	cycle1	cycle2
Ingested seeds	6.0] ^{ns}	10.3] ^{**}	18.0] ^{***}	13.0] ^{ns}	26.0] ^{ns}
Extracted seeds	10.0]	26.0]	40.0]	12.0]	24.0]
Intact seeds(with pulp)	0	0	0	0	0

ns, not significant; *significant at $0.05>P>0.01$, ** $0.01>P>0.001$; *** $P<0.001$ by G-test. Data of intact seeds were not used for statistics, since the number of germination for these seeds were zero.

被食種子としてまとめた。

被食種子と果肉除去種子は発芽したが、無処理種子は発芽しなかった(表-3)。糞や果肉の一部が付着している被食種子を洗浄しなかったエゾヤマザクラ(A)では、実験終了時の被食種子の発芽率は果肉除去種子よりも低かったが($G=18.606, P<0.001$), 被食種子を洗浄して、糞などを流しさせたエゾヤマザクラ(B)では、各サイクル終了時の被食種子の発芽率と果肉除去種子の発芽率の間に有意差は見られなかった($G=0.06, P>0.80, G=0.14, P>0.50$ それぞれ1サイクル, 2サイクル終了時)(表-3)。

シウリザクラ

被食種子と果肉除去種子は発芽したが、無処理種子は発芽しなかった(表-4)。糞や果肉の一部が付着している被食種子を洗浄しなかったシウリザクラ(A)では、実験終了時の被食種子の発芽率は果肉除去種子よりも低かったが($G=9.391, P<0.01$), 被食種子を洗浄したシウリザクラ(B)では、実験終了時の被食種子

Table 4. Cumulative germination percentages of *Prunus ssiiori* seeds in the laboratory, and the significance of differences between germination percentages of ingested and extracted seeds

	<i>P. sargentii</i> (A)		<i>P. sargentii</i> (B)	
	cycle1	cycle2	cycle1	cycle2
Ingested seeds	17.0] ^{ns}	21.0] ^{**}	12.0] ^{ns}	18.0] ^{ns}
Extracted seeds	10.0]	41.0]	7.0]	17.0]
Intact seeds(with pulp)	0	0	0	0

ns, not significant; *significant at $0.05>P>0.01$, ** $0.01>P>0.001$; *** $P<0.001$ by G-test. Data of intact seeds were not used for statistics, since the number of germination for these seeds were zero.

の発芽率と果肉除去種子の発芽率との間に有意差は見られなかった($G=1.43, P>0.20, G=0.03, P>0.80$, それぞれ1サイクル, 2サイクル終了時)。

ナナカマド

被食種子と果肉除去種子は発芽したが、無処理種子は発芽しなかった(表-5)。ナナカマド(A)では、被食種子の発芽率は果肉除去種子よりも高く($G=19.75, P<0.001, G=25.31, P<0.001$, それぞれ1, 2サイクル終了時), 被食によって発芽が促進されることが考えられる結果となったが、ナナカマド(B)

Table 5. Cumulative germination percentages of *Sorbus commixta* seeds in the laboratory, and the significance of differences between germination percentages of ingested and extracted seeds

	<i>P. sargentii</i> (A)		<i>P. sargentii</i> (B)	
	cycle1	cycle2	cycle1	cycle2
Ingested seeds	28.5 ^{***}	37.5 ^{***}	17.1 ^{ns}	18.0 ^{ns}
Extracted seeds	11.0 ^{ns}	15.5 ^{ns}	16.0 ^{ns}	17.5 ^{ns}
Intact seeds(with pulp)	0	0	0	0

ns, not significant; * significant at $0.05 > P > 0.01$, ** $0.01 > P > 0.001$; *** $P < 0.001$ by G-test. Data of intact seeds were not used for statistics, since the number of germination for these seeds were zero.

Table 6. Cumulative germination percentages of *Phellodendron amurense* seeds in the laboratory, and the significance of differences between germination percentages of ingested and extracted seeds

	cycle1	cycle2	cycle3
Ingested seeds	2.4 ^{ns}	10.7 ^{ns}	10.7 ^{ns}
Extracted seeds	1.0 ^{ns}	6.0 ^{ns}	12.0 ^{ns}
Intact seeds(with pulp)	0	0	0

ns, not significant by G-test. Data of intact seeds were not used for statistics, since the number of germination for these seeds were zero.

では、発芽率に有意差は見られなかった ($G=0.07$, $P > 0.70$, $G=0.02$, $P > 0.80$, それぞれ 1, 2 サイクル終了時)。

キハダ

被食種子と果肉除去種子は発芽したが、無処理種子は発芽しなかった (表-6)。被食種子の方が果肉除去種子より 1 サイクル, 2 サイクル終了時に発芽率が高かったが、有意差はみられなかった ($G=0.52$, $P > 0.30$, $G=1.41$, $P > 0.20$, $G=0.08$, $P > 0.70$, それぞれ 1, 2, 3 サイクル終了時)。

ヤマブドウ

ヤマブドウでも被食種子と果肉除去種子は発芽したが、無処理種子は発芽しなかった (表-7)。被食種子の方が果肉除去種子より、どのサイクル終了時にも発芽率が高かったが、有意差が見られたのは 1 サイクル終了時のみで、2, 3 サイクル終了時には有意差はみられなかった ($G=6.91$, $P < 0.001$, $G=1.64$, $P > 0.20$, $G=2.04$, $P > 0.10$, それぞれ 1, 2, 3 サイ

Table 7. Cumulative germination percentages of *Vitis coignetiae* seeds in the laboratory, and the significance of differences between germination percentages of ingested and extracted seeds

	cycle1	cycle2	cycle3
Ingested seeds	10.9 ^{**}	12.4 ^{ns}	13.1 ^{ns}
Extracted seeds	2.0 ^{ns}	7.0 ^{ns}	7.0 ^{ns}
Intact seeds(with pulp)	0	0	0

ns, not significant; * significant at $0.05 > P > 0.01$, ** $0.01 > P > 0.001$; *** $P < 0.001$ by G-test. Data of intact seeds were not used for statistics, since the number of germination for these seeds were zero.

Table 8. Cumulative germination percentages of *Aralia elata* seeds in the laboratory, and the significance of differences between germination percentages of ingested and extracted seeds

	cycle1	cycle2	cycle3
Ingested seeds	30.7 ^{ns}	47.6 ^{ns}	57.5 ^{ns}
Extracted seeds	32.0 ^{ns}	51.0 ^{ns}	60.0 ^{ns}
Intact seeds(with pulp)	0	0	1.0

ns, not significant by G-test. Data of intact seeds were not used for statistics, since the number of germination for these seeds were very low or zero

クル終了時)。

タラノキ

タラノキでも、被食種子と果肉除去種子は発芽したが、無処理種子は発芽しなかった (表-8)。被食種子と果肉除去種子の発芽率にはほとんど差がなく、有意差もみられなかった ($G=0.04$, $P > 0.80$, $G=0.23$, $P > 0.50$, $G=0.13$, $P > 0.70$, それぞれ 1, 2, 3 サイクル終了時)。

考 察

実験に用いた 6 樹種ともに被食種子は発芽し、また実験終了時に被食種子の方が果肉除去種子よりも発芽率が有意に低くなったのは、被食種子を水洗しないで実験に使用したエゾヤマザクラ(A)とシウリザクラ(A)のみであった。エゾヤマザクラ(A)とシウリザクラ(A)のみ発芽率の低下が見られたのは、被食種子を水洗したエゾヤマザクラ(B)とシウリザクラ(B)では被食種子と果肉除去種子の発芽率に差がなかったことから、被食種子の表面にわずかに残っていた果肉や糞が、発芽に影

響した可能性が考えられる。このため、これらの樹種の種子が鳥類の消化液によって内部に悪影響を受けている可能性は少ないと考えられる。

実験に用いた6樹種ともに被食種子と果肉除去種子は発芽したが、無処理種子はタラノキの一例を除き発芽しなかった。果肉には発芽を抑制する作用があることが指摘されている (BRADBEER, 1988; MAYER & POLJAKOFF-MAYBER, 1989)。キハダには発芽抑制物質がないという提唱もあったが (山中, 1975), 本研究で用いた樹種は、キハダを含めて、その果肉には発芽を抑制する作用があると考えられた。

TEMPLE (1977) は鳥類による被食が発芽に必須である例を示し、AGAMI & WASEL (1988) とBARNEA et al. (1990) は鳥類による被食によって種皮構造が変化し、発芽率が高くなる例を提示した。しかし、本研究では、ナナカマド(A)を除き、果肉除去種子も被食種子と同程度発芽した。ナナカマド(A)では被食種子の方が発芽率が高く、有意差も見られたが、ナナカマド(B)では果肉除去種子と被食種子の発芽率にほとんど差がなく、有意差もなかった。また、ナナカマド(A)の果肉除去種子も、発芽できないわけではなく、被食による種皮構造の変化が発芽に必須とは考えられなかった。ナナカマド(A)とナナカマド(B)の発芽の違いはおそらく種子の形質の違いによるものと考えられる。このため、今回用いた樹種に関しては、ナナカマドも含めて、従来の研究で指摘された鳥類の被食による種皮構造の変化は発芽に不可欠な要素ではない、もしくは仮に種皮構造が変化していたとしても、発芽率が向上することはほとんどない、と考えられた。

今回実験に用いたエゾヤマザクラ、シウリザクラ、ナナカマド、キハダ、ヤマブドウ、タラノキにとっては果肉の除去が発芽に不可欠な要素であり、鳥類による被食は果肉を除去することで発芽を促進する働きがあると考えられた。

5-2 野外発芽実験

はじめに

5-1章の結果から、果実内に含まれたままの種子は発芽できず、鳥類による被食によって果肉が取り除かれることは重要であることが示された。しかし、従来の研究では、被食の影響が果肉の除去のみと考えられる場合には、被食は重要ではないと考えられてきた (BARNEA et al., 1991; TRAVASET & WILLSON, 1997)。野外では自然落下した果実は土壌微生物など

の働きで果肉が分解されると考えられるため、鳥類の被食による果肉の除去の重要性は低いと想定したと思われる。しかし、分解による果肉の除去作用は、鳥類による場合より、はるかに時間がかかることが予想され、また低温、その他の環境条件によっても分解しづらくなることが考えられる。ここでは鳥類の被食による果肉の除去が自然状態で持つ意義を評価するため、野外発芽実験を行った。日本では、高温多湿な夏季と、低温で積雪の見られる冬季の気候差が大きく、樹木の種子の多くは春季から夏季にかけて発芽する。そのため、夏季に結実する樹種と秋季に結実する樹種では、散布から発芽までの期間が異なり、果肉の分解程度も異なってくる可能性がある。そこで研究対象には、発芽期が同じ (雪解け直後) で結実期が異なるエゾヤマザクラ (夏期結実) と、シウリザクラ、ナナカマド (秋期結実) を取り上げた。また、結実期はシウリザクラやナナカマドと同じであるが、発芽期が異なるキハダ、ヤマブドウ、(主に6月から7月に発芽) を取り上げて比較検討した。

材料と方法

5-1章で用いた6樹種の果実を用いて野外発芽実験を行った。実験は果肉の除去の影響を検討するために、果肉除去種子と無処理種子 (種子の処理方法については4-1章と同様) を用意してその発芽パターンを比較した。エゾヤマザクラ、シウリザクラ、ナナカマドについては、被食種子についても比較した。野外実験では、被食種子は糞などがついたままの状態で使用した。

エゾヤマザクラ、シウリザクラでは各処理100種子ずつを、他の樹種については無処理種子は200果実で、果肉除去種子や被食種子は200果実を処理して得られる種子を使用した (表-2 参照)。種子は北海道大学農学部付属演習林林木育種試験場の苗畑にサクラ2種は深さ5mm、その他の樹種は深さ1mm程度で播種した。エゾヤマザクラ(A)は1992年8月1日に、シウリザクラ(A)、ナナカマド(A)は1992年の10月13日に播種した。ナナカマド(B)は1993年10月20日に、キハダ、ヤマブドウ、タラノキは1991年11月1日に播種した。

発芽は土壌の表面に実生の一部が現れた段階とした。発芽の観察は雪解け直後から発芽が見られなくなるまで、ほぼ1週間おきに行った。実験終了時には、種子の生残を切断法を用いて調べた。発芽率の検定にはG検定をSOKAL & ROHLF (1981) の方法 (ウィリ

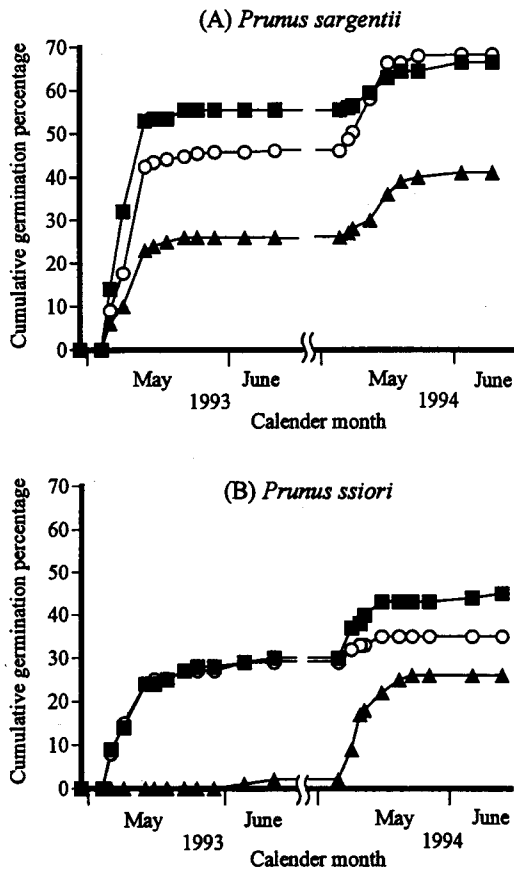


Fig. 4. Field germination patterns of seeds that has been ingested by birds (○), extracted from the pulp (■) or untreated (▲)

アムスの修正を用いた)に従って用いた。

ナナカマドでは、ナナカマド(A), ナナカマド(B)ともに、無処理種子がほとんど発芽せず、実験終了時には未発芽種子がすべて死亡していた。そこで、ナナカマドの無処理種子の生残過程をナナカマド(C)の果実を用いて調べた。ナナカマド(C)の果実は採集後翌春までは5℃にセットした恒温器内で保存した。果実を0.7-mmメッシュの10×10cmサイズの袋に10個づつ入れて、この袋を24個用意した。この袋を1995年5月10日に苗畑の深さ1mmにセットし、3ヶ月ごとに4袋ずつ回収し、種子の生残を切断法によって判別した。対照には、同様のものを、15℃にセットした恒温器内に土や水分を与えずに保管したものをを用いた。

結 果

エゾヤマザクラとシウリザクラ

野外におけるエゾヤマザクラの発芽パターンを図-4(A)に示した。被食された鳥種によって発芽率に違いはみられなかった($G=4.58, P>0.1, G=0.28, P>0.8$, 順に1年目, 2年目)ため被食種子は一つにまとめた。発芽は1年目(1993)に開始し、果肉除去種子と被食種子の発芽率には有意差はなかった($G=2.420, P>0.1$)。恒温恒湿器内での結果と異なり、無処理種子でも発芽したが、その発芽率は果肉除去種子よりも有意に低かった($G=12.84, P<0.001$)。2年目(1994)にも追加発芽がみられたが、3年目(1995)には発芽は見られず、実験を終了した1995年10月には発芽せずに残った種子はすべて死亡しているのが確認された。

無処理種子の発芽率が低いものの、発芽パターンはどの処理でも1年目と2年目の5月に一斉に発芽する型を示した。

シウリザクラの発芽パターンを図-4(B)に示した。1年目には果肉除去種子と被食種子では発芽したにも関わらず、無処理種子ではほとんど発芽しなかった。発芽は2年目にもみられた。実験終了時の積算発芽率は無処理種子では果肉除去種子よりも低くなった($G=7.03, P<0.01$)。3年目には発芽は見られず、実験を終了した1995年10月には発芽せずに残った種子はすべて死亡しているのが確認された。

発芽パターンは、無処理種子の場合、果肉除去種子や被食種子とは異なっていた。果肉除去種子や被食種子ではほとんどが1年目の春に発芽したが、無処理種子ではほとんどが2年目の春に発芽した。

エゾヤマザクラ、シウリザクラともに果肉除去種子と被食種子は播種の翌春に発芽した。しかし無処理種子は結実期の遅いシウリザクラではエゾヤマザクラより発芽開始年が1年遅くなっていた。

ナナカマド

ナナカマド(A)の発芽パターンを図-5(A)に示した。1年目の発芽率は果肉除去種子で37.9%, 被食種子で44.4%, 無処理種子で0.3%であった。2年目にはわずかに追加発芽がみられ、積算発芽率は果肉除去種子で38.6%, 被食種子で48.0%, 無処理種子で2.6%であった。3年目には発芽は見られず、実験を終了した1995年10月には発芽せずに残った種子はすべて死亡しているのが確認された。

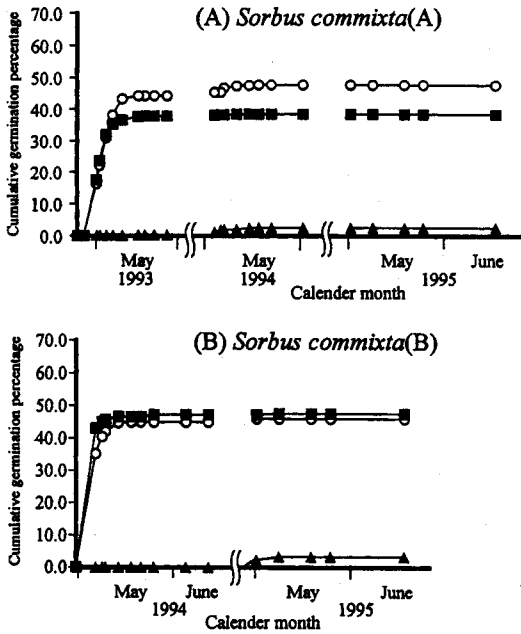


Fig. 5. Field germination patterns of *Sorbus commixta* seeds that has been ingested by birds (○), extracted from the pulp (■) or untreated (▲)

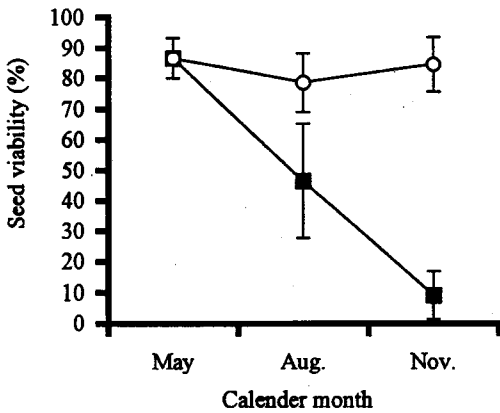


Fig. 6. Survivorship of seeds inside fruits of *S. commixta* in the nursery (■) and in the incubator (○)

ナナカマド(B)の発芽パターンを図-5(B)に示した。1年目の発芽率は果肉除去種子で47.3%, 被食種子で45.0%, 無処理種子で0%であった。被食種子と果肉除去種子の発芽率の間には有意差はみられなかった ($G=0.059, P>0.7$)。2年目にはわずかに追加発芽がみられ, 積算発芽率は果肉除去種子で47.6%, 被食種子で46.0%, 無処理種子で3.3%であった。実験を

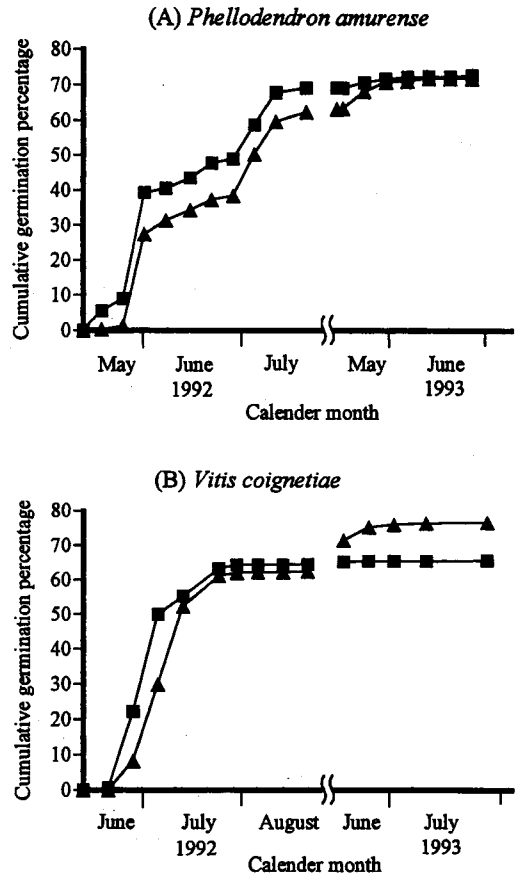


Fig. 7. Field germination patterns of seeds that has been extracted from the pulp (■) or untreated (▲)

終了した1995年10月には発芽せずに残った種子はすべて死亡しているのが確認された。

発芽パターンは無処理種子の場合, 被食種子や果肉除去種子とは異なっていた。被食種子と果肉除去種子では翌春の5月にほとんどが発芽したのに対し, 無処理種子では翌春, 翌々春も含めてほとんど発芽しなかった。

無処理種子の内部の種子の生残過程を図-6に示した。野外では, ほとんどの種子が結実の翌年の夏期の間死亡していた。

キハダ

キハダの発芽パターンを図-7(A)に示した。発芽は翌年(1992)に始まった。恒温恒湿器内での結果と異なり, 無処理種子でも発芽した。2年目(1993)にも追加発芽がみられたが, 3年目には(1994)発芽

は見られず、実験を終了した1994年10月には発芽せずに残った種子はすべて死亡しているのが確認された。また無処理種子と果肉除去種子の発芽パターンに大きな違いはみられなかった。

ヤマブドウ

ヤマブドウの発芽パターンを図-7(B)に示した。発芽は翌年(1992)に始まった。恒温恒湿器内での結果と異なり、無処理種子でも発芽した。2年目(1993)にも追加発芽がみられたが、3年目には(1994)発芽は見られず、実験を終了した1994年10月には発芽せずに残った種子はすべて死亡しているのが確認された。また無処理種子と果肉除去種子の発芽パターンに大きな違いはみられなかった。

タラノキ

タラノキの発芽パターンを図-8に示した。無処理種子は1年目(1992)には発芽しなかったのに対し、果肉除去種子は5%程度発芽した。2年目には無処理種子もわずかに発芽したが、その発芽率は有意に果肉除去種子よりも低かった($G=39.8, P<0.001$)。実験終了時の種子の生残は観察できなかった。

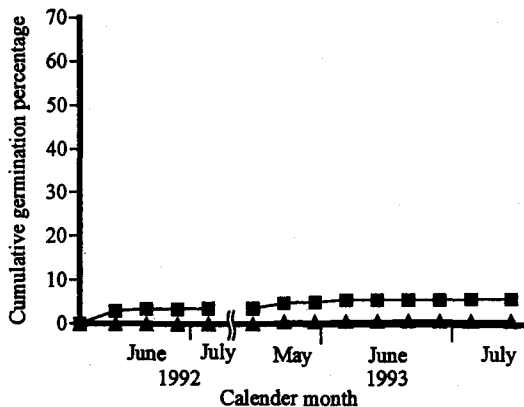


Fig. 8. Field germination patterns of *Aralia elata* seeds that has been extracted from the pulp (■) or untreated (▲)

考 察

サクラ属 2種の無処理種子の発芽期の違い

日本のサクラ属は果肉を除去しないと発芽しない(石井, 1991)と報告されている。本研究でも、室内実験ではエゾヤマザクラ、シウリザクラともに人為的に果肉を除去するか、被食によって果肉が除去されなけ

れば発芽しなかった。しかし、野外実験では無処理種子でも発芽し、その発芽パターンには両種で差が見られた。エゾヤマザクラでは多くの無処理種子は1年目の春期に発芽したが、シウリザクラでは2年目の春期まではほとんど発芽しなかった。夏季に成熟したエゾヤマザクラでは苗畑の深さ5mmに土中埋蔵した無処理種子の多くで、その年の秋季には果肉がなくなっており、また母樹樹冠下では、果肉はわずか1ヶ月ですべて消失したが、秋期に結実するシウリザクラの多くでは1年目の春期にはまだ果肉に覆われており、結実の翌年の秋期になって果肉がなくなっていた(宮本・林田・八木橋, 未発表)。果肉の消失は土壤小動物や、菌類等の働きを受け、果肉が分解除去されたためと推測される。7月に結実したエゾヤマザクラの場合は、その年の夏期から秋期にかけて果肉が分解したと考えられる。本調査地では11月から4月までは積雪期間であり、また低温期間である。この条件が、10月に結実したシウリザクラの早期の果肉の分解を困難にした可能性が高い。また、秋期に結実する果実は夏期に結実する果実よりも成分的に果肉が分解されづらいことが示されており(CIPOLLINI & STILES, 1992a; 1992b; 1993a; 1993b; CIPOLLINI & LEVEY, 1997), このためにシウリザクラの果肉の分解が遅れた可能性もある。

自然状態では、夏期に結実するエゾヤマザクラの果実の果肉の早期の分解が翌春の発芽を可能にすると考えられた。一方シウリザクラでは秋期に結実することが、エゾヤマザクラに比べて果肉の分解が遅れること、そしてその後の発芽が遅れる原因になっていると考えられた。無処理種子の発芽年の違いはエゾヤマザクラとシウリザクラの結実期の違いに起因すると考えられた。

サクラ属 2種の発芽に与える被食の効果

サクラ属のPin cherryは埋土種子集団を維持するといわれている(MARKS, 1974)。また、エゾヤマザクラ、シウリザクラともに、種子を10cmの深さに埋土すると3年以上発芽力を保つ(水井, 1993)。しかし、本研究では両種ともに、深さ5mmに播種した種子は散布年の3年後の春期までに種子はすべて発芽または死亡した。エゾヤマザクラや、シウリザクラのような大きな種子を持つサクラ類の種子は、昆虫などの種子捕食者に利用されやすい(WEBB & WILLSON, 1985; WILLSON & WHELAN, 1990)。そのため、早期に発芽することは両種にとって時間的捕食回避の効果

(JANZEN, 1971) があることが考えられる。サクラ属は果肉を除去し、60日以上低温湿層処理後、5℃から10℃前後の発芽条件になれば発芽する(石井, 1991)。鳥類に被食された種子は、果肉が除去されており、また積雪下で低温湿層条件にさらされるので、1年目の春期に発芽できる。果実が自然落下した場合は、前述したように1年目の春期にはエゾヤマザクラは発芽できるが、シウリザクラは発芽できない。つまり、シウリザクラの発芽に及ぼす被食の影響は、発芽を1年早める効果があると考えられる。発芽の時期が早まることは、本来の発芽時期とずれる場合もあり、必ずしも生存に有利とはならない(WILLSON, 1983)と考えられるが、本研究では発芽年には変化が見られたが、雪解け直後という発芽時期そのものには変化がなかった。エゾヤマザクラでは本研究の野外実験では無処理種子は果肉除去種子よりも発芽率が有意に低かったが、自然状態では、前述のように果肉の分解がわずか1ヶ月で終了するため、その差が消失することも考えられる。しかし、果肉の分解過程で内部の種子が死亡した可能性もあり、今後果肉の分解過程での種子の生存率の解明が必要である。

被食の影響の直接的な効果は両種ともに果肉の除去であったが、それが持つ意義は秋期に結実するシウリザクラでは発芽年の変化に、夏期に結実するエゾヤマザクラでは発芽率の変化に現れた。

ナナカマド

1年目の春期には無処理種子はまだ果肉に覆われており、発芽できなかった。シウリザクラと同様に冬期間は果肉の分解が進まなかったものと考えられる。果肉が分解した後に発芽が可能になると考えられたが、無処理種子は1年目の夏期の間に種子が死亡してしまうため、2年目の春期には発芽できない。このため、ナナカマドの種子は鳥類の被食なしにはほとんど発芽できないと考えられた。従来の研究で、鳥類の被食が不可欠と考えられる植物はほとんどなく(TEMPLE, 1977)、また、ナナカマドのように果肉を除去すれば発芽できる樹種は、被食の影響は小さいと考えられてきた。そのため、ナナカマドの種子は鳥類の被食なしにはほとんど発芽できないという結果がでたことは非常に重要であり、従来の研究の一部には再検討を要するものがあると考えられる。

キハダ、ヤマブドウ

これらの2種は、シウリザクラやナナカマドと同様に、秋期に結実する樹種であり、無処理種子の果肉の分解は冬期間は進まないと考えられた。しかし、これらの樹種の無処理種子の発芽率や発芽パターンは果肉除去種子と差がなかった。シウリザクラや、ナナカマドがその年の融雪の一週間後には発芽するのに対し、キハダは融雪の1ヶ月後から3ヶ月後にかけて発芽し、ヤマブドウは2ヶ月後から3ヶ月後にかけて発芽した。このような、結実期から発芽期までの期間の違いが果肉の分解の程度に影響を及ぼし、その後の発芽に影響した可能性がある。しかし、単純にシウリザクラやナナカマドよりも低温下で分解しやすい特性であることも考えられ、この点については、今後果肉や、果肉に含まれる化学物質の、詳しい分解過程の研究が必要になる。無処理種子と果肉除去種子の発芽に差がみられなかったことから、これら2樹種にとって、鳥類の被食による果肉の除去は、発芽段階ではあまり重要ではないと考えられ、被食の効果は、種子の散布のみと考えられる。

タラノキ

果肉除去種子は1年目の春期に発芽したのに対し、無処理種子ではほとんど発芽せず、果肉の除去効果が発芽年に対して表れていると考えることもできるが、果肉除去種子も発芽率が低く、また、未発芽種子の生残が不明であるので、結論づけることはできなかった。

6. 総合考察

従来の研究では鳥類による被食が種子発芽に与える影響を考える際に、鳥類に果実を適当数与え、排出された種子を一定数集めて、人為的に果肉を除去した種子と発芽を比較した研究が多い。しかしこの場合には、種子がある程度消化されていても見落とす可能性が高い。また本研究では、調査地での主な果実の採食者であると考えられる鳥類はキジバトを除いて、種子を消化することはないと考えられたが、この結果を鳥類相の異なる他の地域にそのままあてはめることはできない。次に、本研究では鳥類による被食率は、エゾヤマザクラの26.3%からキハダの95.6%と幅があった。エゾヤマザクラでは、鳥類による被食後排出された種子の発芽だけでなく、自然落下した果実のその後の発芽を考慮する必要性が大きいと考えられた。キハダや

ナナカマドでは、ほとんどが鳥類に被食されると考えられたので、落下果実の発芽についてはその重要度が低いと思われるが、秋期の渡り鳥の個体数は変動が大きいことが知られており、必ずしも高率で果実が被食されるとは限らない。そのため、キハダのように被食を受けない場合には果実が落下するのか、ナナカマドのように樹上に残存するのか、といった特性を把握することも重要である。以上のことから、鳥類による果実の被食が種子発芽に与える影響を検討する際には、被食後の種子を用いた発芽実験だけでなく、各地域の鳥類による種子の消化率、鳥類による果実の被食率、自然落下率、被食を受けない場合の果実の樹上での残存率等を調べることが重要であると考えられた。

本研究では被食後排出された種子と人為的に果肉を除去した種子の室内実験での発芽の比較だけでなく、被食後排出された種子と無処理の果実内に含まれたままの種子の発芽もあわせて比較した。また、室内実験と野外実験を両方行うことで、被食の影響の生態的意義を検討できるようにした。従来の研究では被食後排出された種子と人為的に果肉を除去した種子の室内実験での発芽の比較において、被食後排出された種子の方が発芽率が高い場合にのみ、鳥類による果実の被食により種子発芽が促進されると結論づけているが(序論の引用文献参照)、この比較では、被食による影響は種子表面の構造の変化を想定しており(IZHAKI & SAFRIEL, 1990; BARNEA et al., 1991)、果肉の除去作用は考慮されていない。しかし、本研究により、鳥類の被食を通した果肉の除去が重要な意味を持つ場合があることが示されたことから、従来の研究で、鳥類による被食の影響がないとされていた樹種の中にも、被食による影響があるものが含まれている可能性があり、再検討が必要なものもあると考えられる。また本調査地では冬期に果肉の分解が進まないために鳥類による被食を通した果肉の除去が重要な意味を持つ場合があることが示されたが、このような分解の進みづらい条件は、例えば乾期の直前に結実し、雨期の到来直後に発芽する植物などにもあてはまる可能性もある。今後の研究では、被食後排出された種子と人為的に果肉を除去した種子の室内実験での発芽の比較だけでなく、本研究のように無処理の果実内に含まれたままの種子の発芽もあわせて、室内外で比較する必要があると考えられた。

果肉には発芽抑制効果があるといわれ(MAYER & POLJAKOFF-MAYBER, 1989)、本研究でもエゾヤマ

ザクラ、シウリザクラ、ナナカマド、キハダ、ヤマブドウ、タラノキの果肉には発芽の抑制作用があることがわかったが、野外発芽実験では、キハダ、ヤマブドウは、果肉除去種子でも、果肉が付いたままの無処理種子でも発芽パターンに変化はなく、発芽抑制作用は野外では表面上現れなかった。シウリザクラでは無処理種子の発芽が果肉除去種子の発芽より一年遅く、発芽抑制作用により、発芽時期をずらすことで実生の危険を分散する(IZHAKI & SAFRIEL, 1991)という説明ができるかもしれないが、他の樹種では、果肉がなぜ発芽抑制作用を保持しているのか説明できない。特にナナカマドは果肉が付いたままの無処理種子ではほとんど発芽しないまま種子が死亡したため、果肉の発芽抑制作用はナナカマドの種子発芽にとって完全にデメリットとなっている。果肉の発芽抑制作用の説明としては、1) 種子の樹上での発芽を抑制する。2) 母樹のもとに落下した種子の発芽を抑制する。などを考えることができるが、1)については、果肉による発芽抑制作用がなくても、種子は一定の温度処理をしなければ発芽しないようにできており、可能性は低い。2)については、実際にキハダやヤマブドウは果肉付きのままでも発芽しており、説明できない。そこで、ここでは果肉の発芽抑制作用の存在意義について考えられる仮説をたてることにする。被食型散布樹種は、鳥類などの動物によって果実が被食された際に、内部の種子までも消化されると更新することが出来ない。本研究では3章と4-1章から、種子が物理的に破壊されることは少なく、また消化されずに排出された種子が内部に悪影響を受けることはないものと考えられた。種子の表面(種皮)は形成直後は水分やガスなどが浸透しづらく、後熟とともに浸透しやすくなる(Bradbeer, 1988)。本研究で用いた樹種は、冬期の低温条件により後熟が進むと考えられるため、果実成熟後に鳥類によって被食されても後熟が進んでおらず、消化液が内部に浸透することはなかったものと推察される。ところが、長期に渡り樹上に残存する樹種では、鳥類による被食が遅れた場合には、樹上で後熟が進むことが考えられ、この場合には種子内部が乾燥にさらされて死亡したり、鳥類に被食された場合に内部に消化液が浸透して死亡する可能性が考えられる。このため、鳥類に被食されて種子が散布されるためには、樹上で後熟が進むことは望ましくないと考えられる。そこで、果肉は発芽そのものを抑制しているのではなく、種子の後熟を抑制している可能性が考えられる。シウリ

ザクラとナナカマドでは果肉がついたまま低温処理をしてから、果肉を取り除いて発芽適温においたものは発芽せず、果肉を取り除いたあとの低温期間が必要であり、シウリザクラの5%濃度の果汁をかけた種子も、発芽には果汁を洗浄してからの低温期間をを必要とした(八木橋、未発表)。このことから、果肉内の、従来発芽抑制物質と呼ばれているものは、発芽そのものよりも、種子の後熟を抑制している可能性が高いと考えられる。

樹木の多くは春期から初夏に開花するが、その結実期が秋期に集中するのは、春期から夏期には、種子を捕食したり、病害をひきおこす昆虫や菌類などが多いことが理由のひとつとして考えられている(Howe, 1986)。これと同様に、秋期に結実した果実が翌春以降も樹上に残存することは、捕食や病害の危険にさらされると考えられる。果実が被食されない場合に、春期までに自然落下するものが多いのは、このような理由が考えられる。ところが、果実は樹上では後熟が抑制されていると考え、この効果が翌春まで働き続けていると、自然落下した果実内の種子は果肉の分解後に低温の期間をはさむことなく発芽期を迎えることになり、発芽することが出来なくなる。このため、後熟を抑制する物質が冬期間に徐々にその作用が弱まるような物質であるか、種子発芽が次の年になった場合でも発芽が可能な種子を生産することが望ましいと考えられる。果実内の種子をある時期までは樹上で被食を受けても種子内部に消化液が浸透しないように後熟を抑え、長期にわたり被食されない場合には、後熟を抑える作用が弱まると同時に落下する、または、後熟を長期にわたって抑制し、落下した果実内の種子の発芽は、翌々年にする。これらが、被食型散布樹種の発芽のしかたとしては最も考えやすい。

ナナカマドは後熟を抑制する作用は翌春を越えても保持する(八木橋、未発表)ため、果実内の種子の発芽は、翌々年と予想されるが、果実内の種子は野外では翌々年までにほとんどが死亡する。ナナカマドは果実の残存過程が他の樹種と異なり、被食されない場合には翌春になっても多くの果実が樹上に残存していた。春期以降も樹上に残存することは、先に述べたように捕食や病害の危険にさらされると考えられる。このため、ナナカマドの種子は、果実が鳥類に被食されない場合には、落下した場合も、樹上に残存した場合も生き残る可能性は少ないと考えられ、鳥類による被食に非常に依存した樹種であると考えられることができる。

しかし、果実の残存過程が他の樹種と異なっていることから、ナナカマドは例外的な樹種であり、多くの場合、種子は鳥類による果実の被食なしにも発芽できる方法があると思われる。以上考えられ得る可能性について記したが、あくまで仮説であり、今後は、樹種ごとの後熟を抑制する物質の解明など化学的なアプローチや、より長期的な野外観察が必要となると考えられる。

本研究で用いた6樹種では、すべての樹種で同様に、鳥類による果実の被食は果肉を除去するという、従来あまり重要と考えられていなかった影響しか持っていなかった。しかし、鳥類による果実の被食率、自然落下率、被食を受けない場合の果実の樹上での残存過程、果肉の後熟抑制作用の違いなどによって、鳥類による果実の被食が、種子発芽に与える生態的意義は異なっていた。

7. 結 論

アカハラ、クロツグミ、コムクドリ、ムクドリ、ツグミ、ヒヨドリは種子を物理的に破壊することはなかった。しかし、キジバトは種子を消化し、種子を散布することはないと考えられた。キジバトは北海道北部では夏鳥であるため、秋季に結実する樹種が被食されることはほとんどないと考えられるが、夏期に結実するエゾヤマザクラでは、キジバトに被食された場合には種子は散布されないと考えられる。

夏季に結実するエゾヤマザクラでは鳥類による被食率も低く、また、種子を消化するキジバトによる被食が多いことが予想され、鳥類のみに依存した種子散布を行っている可能性は低いと考えられた。秋季に結実する樹種では、鳥類による被食率が高い傾向にあり、ツグミ類などによって種子が散布されている可能性が高い。特にナナカマドは、袋をかけて被食されない条件にした場合には翌春の5月でも約6割が樹上に残存しており、鳥類による種子散布に依存している可能性が高い。

アカハラ、クロツグミ、コムクドリ、ムクドリ、ツグミ、ヒヨドリに被食後排出された種子は人為的に果肉を除去した種子と同程度、またはより高率で発芽し、種子内部が消化液による悪影響を受けている可能性は低い。またエゾヤマザクラ、シウリザクラ、ナナカマド、キハダ、ヤマブドウ、タラノキでは、鳥類の被食による種皮表面の浸透性の増大は発芽に必須では

なく、発芽または種子の後熟を抑制する果肉を取り除き、発芽しやすくする働きが重要であると考えられた。

果肉の除去作用は、分解者などによって代行される場合もあると考えられ、エゾヤマザクラ、キハダ、ヤマブドウのように結実期から発芽期までの期間が長いもの、また種子の後熟の抑制作用が長期に渡っては維持されないと考えられるものでは、鳥類による被食を通じた果肉の除去が野外では発芽にとって重要でないと考えられる場合もあった。しかし北海道北部では、冬期間に長期に渡り低温、積雪条件になるため、秋季に結実し、雪解け直後に発芽するシウリザクラやナナカマドでは、果肉は分解されにくく、被食による果肉の除去の重要性が高くなると考えられた。

鳥類による果実の被食は果肉を除去するという、従来あまり重要と考えられていなかった影響しか持っていなかった。しかし、それが野外で持つ意義は、樹種により異なっていた。特に、ナナカマドのように自然状態では種子が散布期の翌春の発芽期以降に急速に死亡するものでは、果肉の分解によって発芽が可能になる翌々春には種子はほとんど死亡してしまうため、鳥類による被食が種子発芽にとって必須と考えられた。

本研究により、野外では鳥類によって被食されないと、ほとんど発芽できないと考えられる、世界的にも稀な例が発見されるとともに、種子発芽におよぼす鳥類による被食の影響を検討する場合には、自然状態を考慮した野外実験が非常に重要であることが示された。今後は各樹種の果肉内に含まれる物質が、どのような条件や、どれくらいの期間で、分解されるのか、種子の発芽または後熟を抑制する作用はどのくらいの期間に渡って保持されているのか、といった研究も必要であろう。

謝 辞

本研究を進めるにあたり、北海道大学農学部の高橋邦秀教授、五十嵐恒夫名誉教授、矢島崇教授、渋谷正人助教授、宮本敏澄博士（現茨城県林業技術センター）、山形大学農学部林田光祐助教授には懇切な御指導、御助言をいただいた。また、高橋邦秀教授、矢島崇教授、北海道大学農学部附属演習林の石城謙吉教授には本論文をご校閲頂き、御助言を頂いた。同演習林の、神沼公三郎教授、松田彊教授、野田真人助教授、門松昌彦助教授、後藤芳彦助教授には調査の便宜等、大変御協力頂いた。また奥田篤志、香織夫妻をはじめ

とする演習林の多くの職員や関係者の方々には、調査の便宜だけでなく、当地での生活面に関しても大変お世話頂いた。奥田篤志氏、旭川市立旭山動物園の小菅正夫氏、坂野和英氏、坂東元氏には、鳥類を使用した実験で多大な便宜を図って頂いた。北海道大学農学部造林学講座の院生、学生、卒業生の皆様には様々な御助言を頂くとともに、日常生活の様々な場面において支えて頂いた。最後になったが、父、故八木橋稔、母、玲子、妻、由紀子の支援なしには、本研究はなし得ないものであった。以上の方々には深く感謝するとともに、お礼申し上げます。

引用文献

- ADAMS, J. (1927) : The germination of the seeds of some plants with fleshy fruits. *Amer. J. Bot.*, **14**, 415-428.
- AGAMI, M. & WAISEL, Y. (1986) : The role of mallard ducks (*Anas platyrhynchos*) in distribution and germination of seeds of the hydrophyte *Najas marina* L. *Oecologia*, **68**, 473-475.
- AGAMI, M. & WAISEL, Y. (1988) : The role of fish in distribution and germination of seeds of the submerged macrophytes *Najas marina* L. and *Ruppia maritima* L. *Oecologia*, **76**, 83-88.
- APPLEGATE, R. D., ROGERS, L. L., CASTEEL, D. A., & NOVAK, J. M. (1979) : Germination of Cow Persnip seeds from Grizzly Bear feces. *J. Mamm.*, **60**, 655.
- BARNEA, A., YOM-TOV, Y. & FRIEDMAN, J. (1990) : Differential germination of two closely related species of *Solanum* in response to bird ingestion. *Oikos*, **57**, 222-228.
- BARNEA, A., YOM-TOV, Y. & FRIEDMAN, J. (1991) : Does ingestion by birds affect seed germination? *Func. Ecol.*, **5**, 394-402.
- BRADBEER, J. W. (1988) : Seed dormancy and germination. 146pp, Chapman & Hall, New York.
- BRAUN, J. & BROOKS, G. R. (1987) : Box turtles (*Terrapene carolina*) as potential agents for seed dispersal. *Amer. Midl. Nat.*, **117**, 312-318.
- CIPOLLINI, M. L. & STILES, E. W. (1992a) : Relative

- risks of fungal rot for temperate ericaceous fruits : effects of seasonal variation on selection for chemical defense. *Can. J. Bot.*, **70**, 1868-1877.
- CIPOLLINI, M. L. & STILES, E. W. (1992b) : Relative risks of microbial rot for fleshy fruits : significance with respect to dispersal and selection for secondary defense. *Adv. Ecol. Res.*, **23**, 35-91.
- CIPOLLINI, M. L. & STILES, E. W. (1993a) : Fruit rot, antifungal defense, and palatability of fleshy fruits for frugivorous birds. *Ecology*, **74** (3), 751-762.
- CIPOLLINI, M. L. & STILES, E. W. (1993b) : Fungi as biotic defense agents of fleshy fruits : alternative hypotheses, predictions, and evidence. *Am. Nat.*, **141**, 663-673.
- CIPOLLINI, M. L. & LEVEY, D. J. (1997) : Secondary metabolites of fleshy vertebrate-dispersed fruits : Adaptive hypotheses and implications for seed dispersal. *Am. Nat.*, **150**, 346-372.
- CLERGEAU, P. (1992) : The effect of birds on seed germination of fleshy-fruited plants in temperate farmland. *Acta Oecol.*, **13**, 679-686.
- CLOUT, M. N. & TILLEY, J. A. V. (1992) : Germination of miro (*Prumnopitys ferruginea*) seeds after consumption by New Zealand pigeons (*Hemiphaga novaeseelandiae*). *New Zealand J. Bot.*, **30**, 25-28.
- DEBUSSCHE, M. (1985) : Rôle des oiseaux disséminateurs dans la germination des graines de plantes à fruits charnus en région méditerranéenne. *Acta Oecol., Oecol. Plant.*, **6**, 365-374.
- FLEMING, T. H. (1991) : Plant-animal interactions. John Wiley & Sons, Inc., New York.
- 福井晶子 (1993) : 被食種子散布における動植物の相互関係. 鷲谷いづみ・大串隆之編 : 動物と植物の利用しあう関係, pp.207-221. 平凡社, 東京.
- FUKUI, A. W. (1995) : The role of Brown-eared bulbul *Hypsypetes amaurotis* as seed dispersal agent. *Res. Popul. Ecol.* **37**, 211-218.
- GLYPHIS, J. P., MILTON, S. J. & SIEGFRIED, W. R. (1981) : Dispersal of *Acacia cyclops* by birds. *Oecologia*, **48**, 138-141.
- GUITIAN, J., FUENTES, M., BERMEJO, T. & LOPEZ, B. (1992) : Spatial variation in the interactions between *Prunus mahaleb* and frugivorous birds. *Oikos*, **63**, 125-130.
- 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. *日本林学会論文集*, **105**, 575-578.
- HERRERA, C. M. (1982) : Seasonal variation in the quality of fruits and diffuse coevolution between plants and avian dispersers. *Ecology*, **63** (3), 773-785.
- HOLTHUIJZEN, A. M. A. & SHARIK, T. L. (1985) : The avian seed dispersal system of eastern red cedar (*Juniperus virginiana*). *Can. J. Bot.*, **63**, 1508-1515.
- HOWE, H. F. (1977) : Bird activity and seed dispersal of tropical wet forest tree. *Ecology*, **58**, 539-550.
- HOWE, H. F. (1986) : Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals. *Seed dispersal* (ed. Murray, D. R.), pp.123-189. Academic Press New York.
- HOWE, H. F. & SMALLWOOD, J. (1982) : Ecology of seed dispersal. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **13**, 201-228.
- HOWE, H. F. & VANDE KERCKHOVE, G. A. (1979) : Fecundity and seed dispersal of a tropical tree. *Ecology*, **60**, 180-189.
- HOWE, H. F. & VANDE KERCKHOVE, G. A. (1981) : Removal of wild nutmeg (*Virola Surinamensis*) crops by birds. *Ecology*, **62**, 1093-1106.
- 石井幸夫 (1991) : サクラのタネの取扱い法. *林木の育種*, **161**, 7-12.
- IZHAKI, I. & SAFRIEL, U. N. (1985) : Why do fleshy-fruit plants of the mediterranean scrub intercept fall- but not spring-passage of seed-dispersing migratory birds? *Oecologia*, **67**, 40-43.
- IZHAKI, I. & SAFRIEL, U. N. (1990) : The effect of some Mediterranean scrubland frugivores upon germination patterns. *J. Ecol.*, **78**, 56-65.
- IZHAKI, I., KORINE, C. & ARAD, Z. (1995) : The effect of bat (*Rousettus aegyptiacus*) dispersal on seed germination in eastern Mediterranean habitats. *Oecologia*, **101**, 335-342.

- JANZEN, D. H. (1971) : Seed predation by animals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **2**, 465-492.
- JANZEN, D. H. (1983) : Dispersal of seeds by vertebrate guts. *Coevolution* (ed. Futuyama, D. J. & Slatkin, M.), 232-262. Sinauer, b Sunderland, M. A.
- JORDANO, P. (1992) : Fruits and frugivory. Seeds : The ecology of regeneration in plant communities (ed. Fenner, M.), 105-156. C. A. B. International, Wallingford
- JORDANO, P. (1995) : Spatial and temporal variation in the avian-frugivore assemblage of *Prunus mahaleb* : patterns and consequence. *Oikos*, **71**, 479-491.
- 小南陽亮 (1992) : 果実食鳥による種子散布の機構とその働き. *生物科学*, **44** (2), 65-72.
- 小南陽亮 (1993) : 鳥類の果実食と種子散布. *動物と植物の利用しあう関係* (鷲谷いづみ・大串隆之編), pp.207-221. 平凡社, 東京
- KREFTING, L. W. & ROE, E. I. (1949) : The role of some birds and mammals in seed germination. *Ecol. Monogr.*, **19**, 269-286.
- LIEBERMAN, D., HALL, J. B., SWAINE, M. D. & LIEBERMAN, M. (1979) : Seed dispersal by Baboons in the Shai Hills, Ghana. *Ecology*, **60**, 65-75.
- LIEBERMAN, M. & LIEBERMAN, D. (1986) : An experimental study of seed ingestion and germination in a plant-animal assemblage in Ghana. *J. Trop. Ecol.*, **2**, 113-126.
- LIVINGSTON, R. B. (1972) : Influence of birds, stones and soil on the establishment of Pasture juniper, *Juniperus communis*, and Red cedar, *J. Virginiana* in New England pastures. *Ecology*, **53**, 1141-1147.
- MARKS, P. L. (1974) : The role of pin cherry (*Prunus pensylvanica* L.) in the maintenance of stability in northern hardwood ecosystems. *Ecol. Monogr.*, **44**, 73-88.
- MAYER, A. M. & POLJAKOFF-MAYBER, A. (1989) : The germination of seeds. 270pp, Magness Press, Jerusalem.
- MIZUI, N. (1993) : Ecological studies on reproduction in deciduous broad-leaved tree species. *Bull. Hokkaido For. Res. Insti.*, **30**, 1-67.
- 森 徳典 (1991) : 北方落葉広葉樹のタネ. 139pp, 北方林業会, 札幌
- 中西弘樹 (1974) : 鳥の糞中に見いだされた種子とその発芽率. *種子生態*, **8**, 3-5.
- NOBLE, J. C. (1975) : The effects of Emus (*Dromaius novaehollandiae* Latham) on the distribution of the nitre bush (*Nitraria billardier* DC.). *J. Ecol.*, **63**, 979-984.
- 奥田篤志・林田光祐 (1993) : 北海道北部の針広混交林における鳥類群集の季節変化. *北大演研報*, **50**, 219-227.
- RIDLEY, H. N. (1930) : The dispersal of plants throughout the world. 744pp, L. Reeve & Co., Ashford, Kent.
- 佐竹義輔・原 寛・亘理俊次・富成忠夫 (1989) : 日本の野生植物. 321pp, 平凡社, 東京.
- STILES, E. (1992) : Animals as seed dispersers. In "Seeds : The ecology of regeneration in plant communities" (M. Fenner, ed.), pp. 87-104. C. A. B international, Wallingford.
- SWANK, W. G. (1944) : Germination of seeds after ingestion by Ring-necked pheasants. *J. Wildlife Management*, **8**, 223-231.
- 高野伸二 (1981) : 日本産鳥類図鑑. 474pp, 東海大学出版会, 東京.
- TATEWAKI, I. (1958) : Forest ecology of the islands of the North Pacific Ocean. *J. Fac. Agri., Hokkaido Univ.*, **50**, 371-486.
- TEMPLE, S. A. (1977) : Plant-Animal mutualism : Coevolution with Dodo leads to near extinction of plant. *Science*, **197**, 885-886.
- THOMPSON, J. N. & WILLSON, M. F. (1979) : Evolution of temperate fruit/bird interactions : phenological strategies. *Evolution*, **33**(3), 973-982.
- TRAVASET, A. & WILLSON, M. F. (1997) : Effect of birds and bears on seed germination of fleshy-fruited plants in temperate rainforests of south-east Alaska. *Oikos*, **80**, 89-95.
- VAN DER PIJL, L. (1972) : Principles of dispersal in higher plants. 161pp, Springer-Verlag, New York.
- WEBB, S. L. & WILLSON, M. F. (1985) : Spatial

- heterogeneity in post-dispersal predation on *Prunus* and *Uvularia* seeds. *Oecologia*, **67**, 150-153.
- WHEELWRIGHT, N. T. (1985): Fruit size, gape width, and the diets of fruit-eating birds. *Ecology*, **66**, 808-818.
- WILLSON, M. F. (1983): Plant reproductive ecology. 282pp, A Wiley-Interscience publication, New York.
- Willson, M. F. & Whelan, C. J. (1990): Variation in postdispersal survival of vertebrate-dispersed seeds: effect of density, habitat, location, season, and species. *Oikos*, **57**, 191-198.
- 八木橋勉 (1995): エゾヤマザクラの開花から果実消失までの生残過程. *日林北支論*, **43**, 183-185.
- YAGIHASHI, T., HAYASHIDA, M. & MIYAMOTO, T. (1998): Effects of bird ingestion on seed germination of *Sorbus commixta*. *Oecologia*, **114**, 209-212.
- YAGIHASHI, T., HAYASHIDA, M. & 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. & MIYAMOTO, T. (2000): Inhibition by pulp juice and enhancement by ingestion on germination of bird-dispersed *Prunus* seeds. *J. For. Res.*, **5**, 213-215.
- 山中寅文 (1975): 植木の実生と育て方. 256pp, 誠文堂新光社, 東京.

Summary

Seeds ingested by birds were not digested, except seeds ingested by *Streptopelia orientalis* were all digested. The percentage of fruits removal after fruit ripening were approximately from 20% to 90%. Germination experiments were performed in the laboratory and field, using bird-ingested seeds, hand-extracted seeds, and intact seeds with pulp of 6 Japanese plant species. In the laboratory, intact seeds with pulp did not germinate, but bird-ingested and hand-extracted seeds germinated, and difference in germination percentage between ingested and extracted seeds were not significant for all plant species. Thus, the pulp appeared to inhibit germination, and bird ingestion had the same effect as manual pulp removal in 6 Japanese species. In the field, bird-ingested or hand-extracted seeds germinated in first germination season. Intact seeds also germinated if their pulp disappeared before germination season, but did not germinate if their pulp still remained in germination season. Therefore, pulp removal through bird ingestion enabled rapid germination for the species, whose fruit pulp was not likely to be decomposed until the germination season. On the other hand, the effects of ingestion might be not striking on germination for the species, whose fruit pulp was likely to be quickly decomposed.

Key words: bird ingestion, seed germination, ripening season, fruit pulp, frugivory