

ハイマツ種子の発芽と動物による隠匿貯蔵との関係について

斎藤 新一郎

079-01 美唄市光珠内町東山 北海道立林業試験場

まえがき

種子植物は、裸子植物・被子植物を問わず、何らかの手段で種子を散布し、次代の発芽・成長を図っている。種子散布の方法には、風・重力・水流などのような無機的な営力によるものと、動物によるものがある(黒田、1982; PILL, 1982)。

近年、動物による種子散布(Zoochory, seed dispersal by animals)の研究がいちじるしく発展してきた(LANNER et al., 1980; WHEELWRIGHT et al., 1982)。ただし、これらの動物による種子散布の研究の大部分は、動物——鳥類、哺乳類——の研究者による、動物の生態サイドからのものであって、植物の研究者による、植物の生態・形態サイドからのものはほとんどなかったといえる。

筆者は、知床半島のハイマツ群落の生態、球果と種子の形態を研究中であるが(斎藤、1982a、1982d; 斎藤ほか、1982)、動物によるハイマツ種子の散布にも関心をもつようになってきた(斎藤、1982c、1983)。そこで、北海道各地における野外観察、苗畑における苗木育成試験、種子の動物散布に関する諸文献などを通じて、ハイマツの発芽に及ぼす、動物による隠匿貯蔵(Hoarding by mammals, caching by birds)と、それにとまなう種子散布について、植物のサイドから考察してみた。

本稿の特徴は、無翼種子マツ類の出現および生態的な特殊化と、それらの種子を貯食利用する動物とを、地史的な相互関係から論じた点にある。

本研究に発表の場を与えられた、斜里町立知床博物館の田中輝之館長に、筆者は深く篤く感謝の意を表す。

なお、ハイマツの発芽条件、動物散布などについては、北海道立林業試験場の畠山末吉造林部長、鈴木悌司、宮木雅美、中田圭亮の各研究員、および斜里町立知床博物館の中川元学芸員から助言をいただいた。また、現地調査にあたって、北海道立林業試験場の斎藤 満自然保護科長、および

山形県尾花沢市の小林 朗、東京都台東区の太田賢児両氏から協力していただいた。付記して、各位に感謝の意を表す。

球果および種子の概要

ハイマツ(*Pinus pumila* REGEL)の球果および種子の、1981年9月に知床峠ふきんで採取されたものの測定値は、次のようであった(斎藤、1982a)。

球果 卵形、長さ40~58mm、直径32~41mm、気乾重量14~29g、球果柄の長さ・直径とも約7mm(図1)。

この球果は、成熟すると、球果柄と枝の境界に離層(Absciss layer)ができて、球果柄痕(Peduncle-scar)を枝上に残し、たやすくもぎ取ることができ、また自然落下してしまう。

種鱗 総数43~64個/球果、そのうち、成熟種子をつけるもの17~49個、長さ19~22mm、幅19~21mm、露出部の長さ9~12mm、気

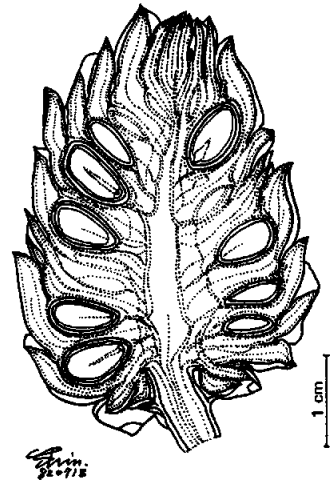


図1. 球果の縦断面

Fig. 1. Longitudinal section of a cone of *Pinus pumila*.

乾重量0.28g。

苞鱗 長さ10~12mm、幅4~9mm (図2)。

この種鱗は、球果の落下後にも、ほとんど開かず、したがって、種子が自然にこぼれ出ることとはほとんどない。

種子 成熟種子数40~65個/球果、無翼、長さ8~11mm、幅4~8mm、体積0.15~0.20cm³、気乾重量0.14~0.18g、胚乳+胚の重量0.072g、外種皮(種殻)の厚さ0.4mm (図3)。

野外観察の記録

亜高山帯における実生

ハイマツは、高山帯の代表的な樹木であり、北海道の各地の高山にはハイマツ群落が見られる(図4)。

しかしながら、高山帯において若木が割合に見出されにくい傾向がある。そこでは、ふつう、伏条更新(Regeneration by natural layering)により、群落が維持されている。ところが、より低い標高に、つまり、亜高山帯に、しばしばハイマツの実生や幼木が見出される。ここでは、母樹

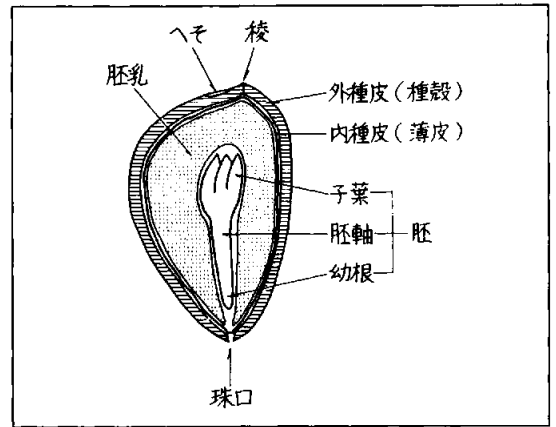


図3. 種子の模式縦断面

Fig. 3. Longitudinal section of a seed of *Pinus pumila* (schematic).

群 (Seed sources) は、かなり隔絶されている。換言すれば、群落としての垂直分布の下限よりもかなり下方にまでハイマツの実生が観察されるのである。筆者の観察記録を、表1に示した。

そして、標高を問わずに、ハイマツの実生や幼木は、多くの場合、単生 (Single seedling) では

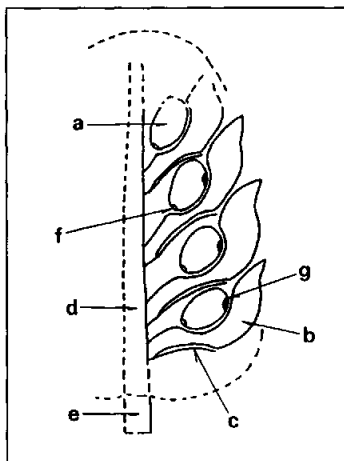


図2. 球果の模式縦断面

a:種子, b:種鱗, c:苞鱗, d:中軸
e:果柄, f:珠孔, g:へそ

Fig. 2. Longitudinal section of a cone of *Pinus pumila* (schematic).

a: seed, b: cone-scale, c: bract-scale, d: cone-axis, e: peduncle, f: micropyle, g: hilum.

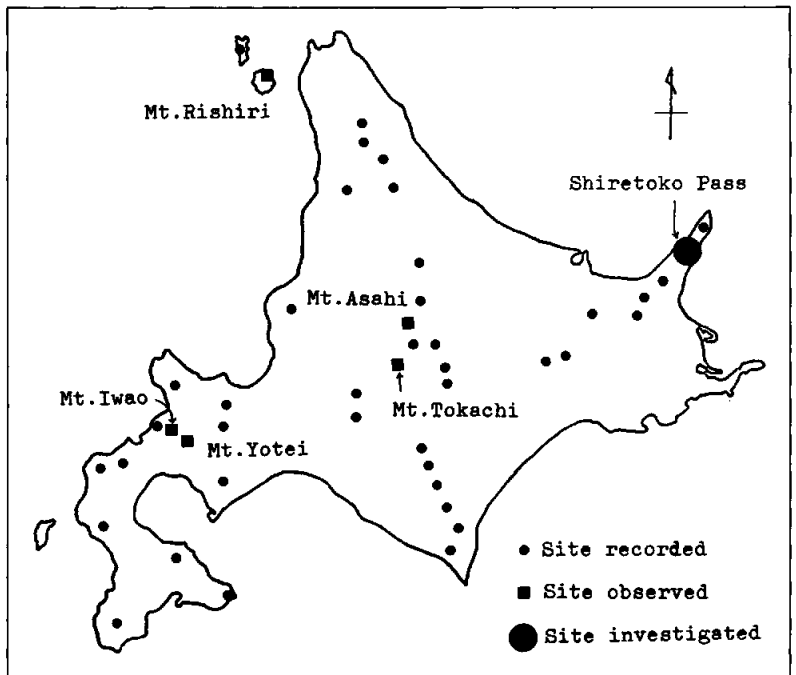


図4. ハイマツの分布 (伊藤ほか, 1982; ほかから変写)

Fig. 4. Distribution of *Pinus pumila* in Hokkaido.

表1. ハイマツの実生の観察地

Table 1. The sites of seedlings of *Pinus pumila* observed in Hokkaido.

場所 Site	標高 Altitude	垂直分布の下限 Lower limit of vertical distribution		束生数 Seedling no./clump	観察年月 Date
十勝岳、十勝側	900m	十勝岳	約 1,000m	>10本/束	1974. 9
利尻島、姫沼	130	利尻岳	約 500	>10	1981. 7
旭岳温泉ふきん	① 1,000	旭岳	約 1,400	3	1981. 8
	② 990	〃	〃	1	&
	③ 950	〃	〃	7	1982. 10
知床峠ふきん、道路 の切り取り斜面	a. 675	ラウス岳	665	1~10	1981. 9
	b. 580	〃	〃	1~13	&
	c. 400	〃	〃	1~7	1982. 9
ラウス湖、歩道ぞい	720	天頂山	660	1~3	1982. 7
羊蹄山、山頂ふきん	1,870	羊蹄山	約 1,700	1~8	1982. 9
イワオヌフリ	750	イワオヌフリ	750	1~5	1982. 10

なくて、群生ないし束生 (Clumping of seedlings, multiple-stem clumping) している (写真1、2)。

球果および種子の食痕

また、種鱗の露出部をかじり取られた球果が、しばしば観察される。

この場合には、ハイマツ群落にごく近い場所であることがふつうであり、林縁・岩の上・林内孔状地・雪渓上などに、食痕をもつ球果がみられる。これらには、かじられた球果だけの場合(写真3)と、球果+かじり取られた種鱗+かじられた種皮がみられる場合(写真4)とがある*。

かじり取られた種鱗を観察すると、厚くて固い露出部がかじられたもの(図5a~c)と、薄い下半部がかじられたもの(図d~f)とがある。

そして、胚乳(+胚)を取出すために、種皮(種殻)がかじられていたが、これには3つのタイプがみられた(図6)。つまり、a) 種皮の腹面ないし背面の下半部(珠孔側)がかじられたもの、b) 下半部全体がかじられたもの、そして、c) ほぼ種皮の稜(発芽時の裂開線)に沿って割られたもの、の3タイプであった。



写真1. ハイマツの実生の束生(知床硫黄山、標高500m、中川 元氏写す、1981. 7)

Photo. 1. A clump of seedlings of *Pinus pumila* at Mt. Shiretoko-iwōyama, 500m a. s. l.



写真2. ハイマツのめばえの束生(利尻島姫沼、1981. 7)

Photo. 2. A clump of germinants of *Pinus pumila* at the lakeside of Himenuma, Rishiri Island.

*VANDER WALL et al. (1977) ほかによると、カナダホシガラスは、Pinon thicketで球果を採り、Perchで種子を取出し、Cacheに種子を埋める。かじられた種皮の存在は、Perchであろうが、Cacheであろうが、そこがFeeding placeであることを示す、とみられる。

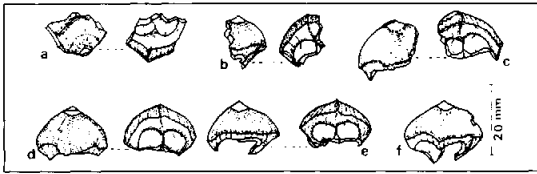


図5. 球果からかじり取られた種鱗
 a~c: 露出部がかじられたもの
 b~f: 下半部がかじられたもの
 各種鱗とも、左側が背面、右側が腹面
 Fig. 5. Cone-scales removed from cone of *Pinus pumila*.

a~c: scales gnawed at apophysis,
 d~f: scales removed at scale-base.



図6. 種皮(種殻)のかじられ方のスケッチ
 a: 腹面か背面の下半部がかじられたもの
 b: 下半部(珠孔側)がかじられたもの
 c: ほぼ裂開線に沿って割られたもの

Fig. 6. Seed-coats gnawed by animals.
 a: gnawed and split at nearly half length,
 b: gnawed at nearly half length,
 c: split along suture.

道路法面における実生の東生

国道 334 号線 (知床横断道路) の、知床峠からウトロへかけての、道路の切り取り法面に、ハイマツ実生の東生が多数みられた。8カ所の法面の位置は、図7に示したとおりである。

調査地Bにおける実生の分布は、図8のようである。ハイマツは斜面上部に限られ、単生もみられたが、2~13本が東生し、苗齢が1~3年生であった。ミネカエデ (*Acer tschonoskii*) では40本もの東生が、トドマツ (*Abies sachalinensis*) でも6本の東生がみられた。残りの樹種は、いずれも単生であった。

東生する実生の数を、A、B₁、B₂およびCの4調査区で測定したら、23本もの東生があつて、全30 clumpsの内訳は次のようであった。

Seedlings clump 1 2 3 4 5 6 7 8 9 11 13 23 Total
 Number of clump 7 5 3 3 3 1 3 1 1 1 1 1 30

ただし、E調査区は、法面でなく、風衝ハイマツ叢林の林縁にあり、低木や草本の成育がみられ、ハイマツ実生の年齢には大きな幅があつた。

10clumpsの内訳は、次のようであった。

Clump number	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Seedlings clump	1	10	2	1	1	14	19	11	1	9
Height (cm)	27	9	10	12	26	20	11	8	6	23
Age (year)	≥10	3	4	6	≥9	5	3	3	3	8

*これらの調査結果について、詳しくは斎藤 (1983) を参照されたい。



写真3. 種鱗の露出部がかじり取られた球果 (知床、ラウス湖ふきんの雪渓上で採取、1982. 7)
 Photo. 3. Apophysis-removed cones observed at near Lake Rausu, Shiretoko Peninsula.

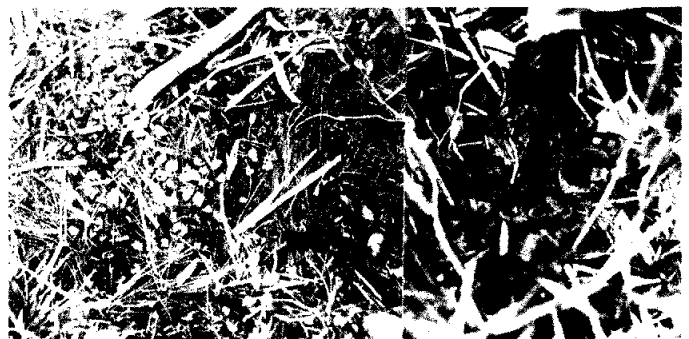


写真4. ハイマツの種子を取出し、食べた跡 (ラウス湖歩道、標高700m、中川 元氏写す、1982. 7)
 Photo. 4. Signs of eating seeds of *Pinus pumila*, near Lake Rausu, 700m a. s. l.

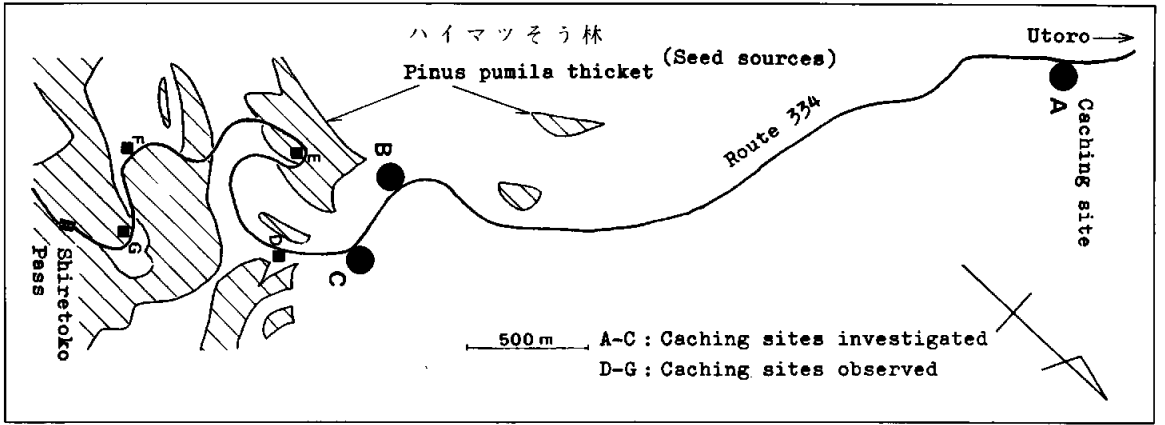


図7. 知床峠ふきんにおけるハイマツ実生の束生の観察地

Fig. 7. The sites, clumps of *Pinus pumila* seedlings are growing, investigated and observed around Shiretoko Pass.

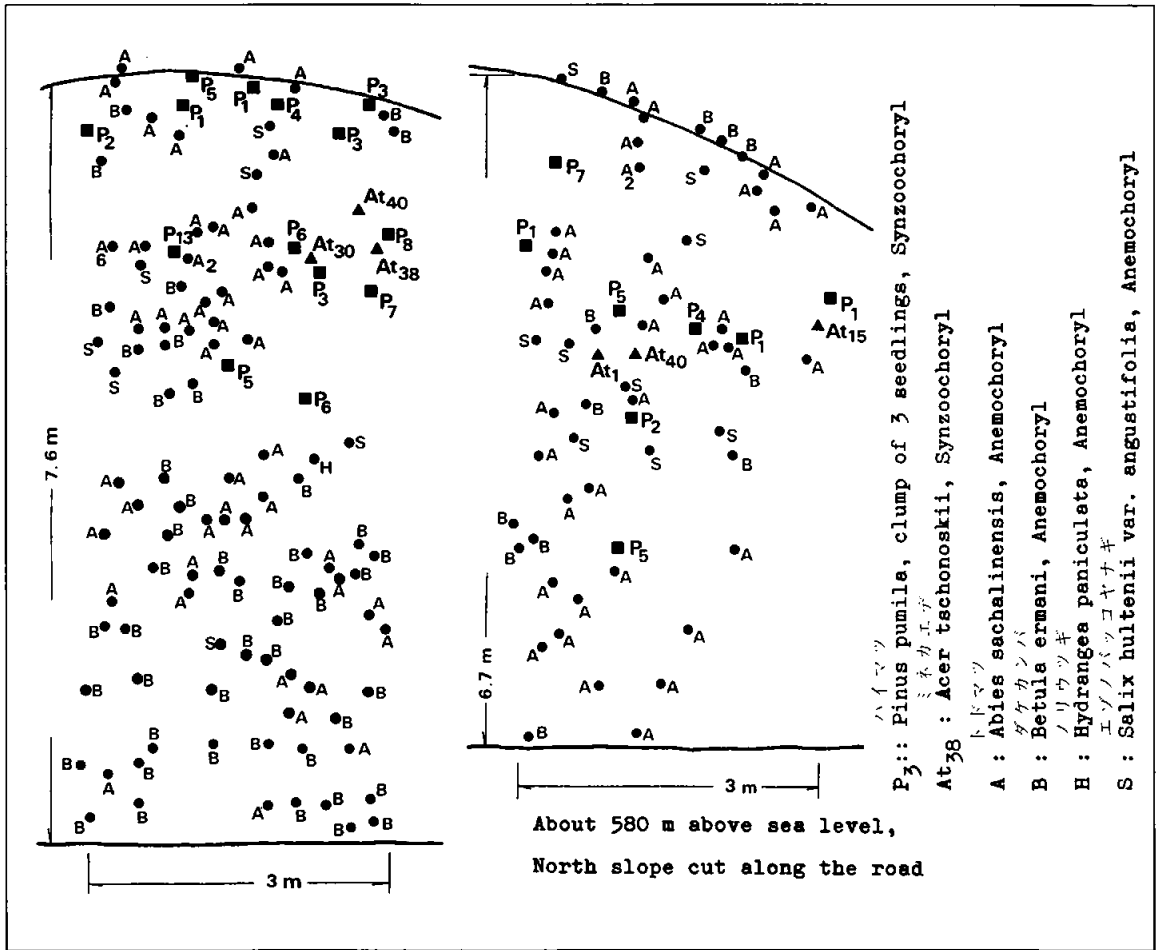


図8. 道路法面における木本の実生の分布 (Site B)

Fig. 8. Distribution of woody plant seedlings on slopes cut along the road.

播種実験

動物の隠匿貯蔵による食べ忘れ種子の発芽条件を実験的に検討するために、播種実験を行った。採取地は知床峠ふきんで、標高約750m、暖かさの指数 ≥ 35 であり、苗畑は北海道立林業試験場（美幌市光珠内町東山）にあって、それぞれ40m、 ≥ 65 である。播種は、1981年9月22日であり、採取から13日後であった。

播種 (Seeding) にあたり、次の3方式を用いた。

- A) 1粒ずつ播く (1粒/穴) 320粒
 - C) まとめて播く (20粒/穴) 1,800粒
 - C) 球果のまま埋める 10球果 約 500粒
- A、Bについては、表2のように、深さ別 (0~15cm) に行った。

ハイマツの発芽の進み方は、図9のように模式化できた。発根し、胚軸が伸び、曲り、鎌首をも

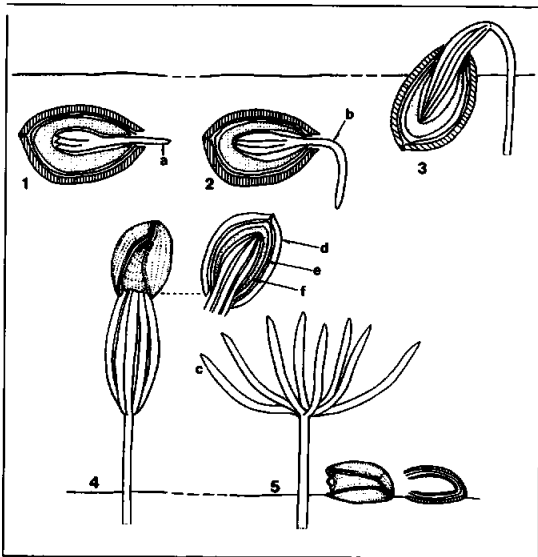


図9. ハイマツの発芽の模式図

- 1: 発根、種皮が割れて幼根と胚軸が伸び出す
- 2: 胚軸が曲がる
- 3: 胚軸が鎌首をもち上げるように地表に出る
- 4: 種皮をもち上げる
- 5: 種皮を落とす、胚乳は膜状になる

a: 幼根、b: 胚軸、c: 子葉、d: 外種皮、
e: 内種皮、f: 胚乳

Fig. 9. Germination of *Pinus pumila* (schematic).
a: radicle, b: hypocotyl, c: cotyledons, d: outer seed-coat (shell), e: inner seed-coat, f: albumen.

ち上げるように地上に出て、種殻および葉をを引上げた。種殻を帽子のようにかぶったままの段階では、胚乳がなおかなりの量残っていたが、子葉を展開して種殻を落とした段階では、胚乳はほとんど消費され、やせたチーズ皮の状態となった。

めばえ (Germinant) の大部分は、輪生した子葉の中心から一次葉 (Primary leaves, ないし長枝葉、long-shoot leaves) を伸ばした。やがて、それらのいくらかは、ゴヨウマツ亜属本来の、5本1束の二次葉 (Secondary leaves, ないし短枝葉、dwarf-shoot leaves, fasciculated leaves) を伸ばし、実生 (Seedling) の段階へ進んだ (図10)。

地表に落ちた種殻 (外種皮) は、珠孔 (種孔、Micropyle) 側から開いて、へそ (Hilum) 側を蝶番として、稜に沿って割れていた (図11)。

さて、秋播きされた種子は、翌春の5月中旬から発芽した (写真5)。一般に、針葉樹の種子の発芽は、地温の上昇に強く影響されるから、土中水分が不足しない限り、できるだけ浅く、いわゆる「見えず、隠れずの深さ」に覆土された場合に高い発芽率が得られる、といわれている。事実、浅い種子ほど、発芽が早く、苗高が大きく、発芽率が高い傾向にあった。

1穴1粒区では、深さ3.5cmまでの種子は、60%以上の高い発芽率を示し、生存率、苗高、五葉出現率についても、各深さに大きな差はみられな

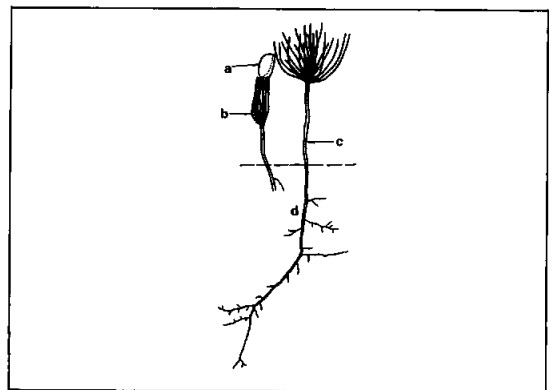


図10. 正常に発芽した実生

a: 種皮、b: 子葉、c: 胚軸、d: 根

Fig. 10. Germinants of *Pinus pumila* germinated normally.
a: seed-coats, b: cotyledons, c: hypocotyl, d: root.

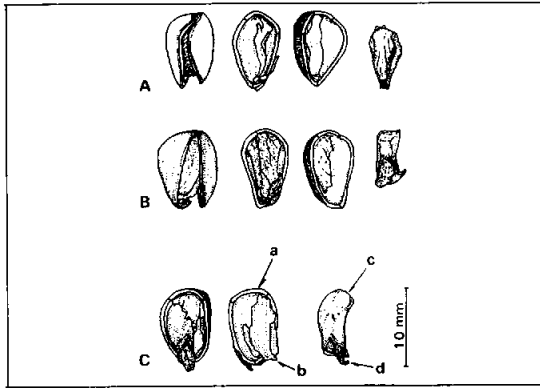


図11. 発芽して地面に落ちた種皮

A, B: 正常なもの、C: 子葉を残して切れたもの

a: 外種皮(種殻)、b: 内種皮(薄皮)、c: 胚乳、d: 子葉の一部

Fig. 11. Seed-coats fallen from germinants.

A, B: normal, C: with cotyledons cut from hypocotyl, a: outer seed-coat (shell), b: inner seed-coat, c: albumen, d: cotyledons.

表2. 種子の播き方および深さと発芽率および生存率

Table 2. Method and depth of seeding, and percentage of germination and survival of *Pinus pumila*.

深さ* Depth	20粒/穴**		1粒/穴***	
	発芽率 1982.5.27	生存率 82.10.19	発芽率 82.5.27	生存率 82.10.19
0	64%	48%	85%	70%
0.5	85	60	80	45
1	96	79	85	65
1.5	93	71	90	70
2	83	56	80	55
2.5	91	78	60	35
3	89	67	60	55
3.5	92	85	70	65
4	64	49	15	10
4.5	79	61	0	5
5	63	47	0	0
6	78	58	0	0
7	10	1	0	0
8	7	0	0	0
9	13	5	0	0
10	12	0	0	0
12.5	0	0	—	—
15	0	0	—	—

*わら敷き、Mulching; **20seeds/pit, like a cache; ***1 seed pit.

かった。しかし深さ4 cmをこえた種子では、発芽率が極端に低下し、6 cm以深のものでは地上に現われなかった。

これに対して、1穴20粒区では、深さ6 cmまでの種子の発芽率は高く、20粒のうちの平均して12~19粒が発芽し、東生した。7 cm以深の種子の発芽率は極端に低く、10cmをこえたものは発芽することができなかった(表2)。

また、球果のまま土中に埋めた区では、10球果のうち、わずか2球果の種子だけが発芽(子葉が地上に出た状態)した。しかも、それぞれの球果には約50粒の成熟種子があったのに、正常に子葉を展開したためばえは、それぞれわずか1本にすぎなかった。発芽率はおよそ0.4%であった(図12)。

発芽不良な(ないし異常な)めばえを調べたら、子葉が種殻から抜けられないもの、および根が地中に伸びられないもの、の2タイプがあった(図13)。

これらを球果内の種子の位置からみたら、全般的に、球果の中軸を境にして、上側の種子では、胚軸が鎌首状ないし環状に地上に出て、一部は子葉が種殻から抜けていたが、根は種鱗内にとどまり、地中へ伸びていなかった。一方、下側の種子では、根が地中に伸び出したものもあったが、胚軸が子葉を種鱗の外へ出せなかった(図14)。8月上旬に球果を掘取ったところ、発根さえしていない種子は、菌類、線虫などに犯されていた。



写真5. ハイマツの東生発芽(20種子/穴、1982.5.27)

Photo. 5. Germination of *Pinus pumila* in a clump (20 seeds per pit) at a nursery.

*深さ別、播き方別の結果について、詳しくは斎藤(1982d)を参照されたい

考 察

種子の散布方法

種子植物は、黒田 (1982)、PIJL (1982)、ほかによると、次のような方法によって種子を散布している。

1) 風散布 (Anemochoryl) 翼果、蒴果、有翼種子、有毛種子など。

2) 自動的にはね飛ばす、ないし自然落下 (Autochoryl) 蒴果、まめ果、堅果など。

3) 水の流送 (Hydrochoryl) いろいろな果実ないし種子。

4) 動物散布 (Zoochoryl) 多肉果、堅果、付着果など。

そして、動物散布には、黒田 (1982)、PIJL (1982)、ほかによると、次のような方法がある。ただし、無翼種子マツ類は、自然落下のような、非動物散布による場合も考えられようが、本来的には動物散布に対応したものにちがいない。

1) 動物が果実・種子を過って落とす (Dyszoochoryl) いろいろな果実ないし種子。

2) 種子が動物の消化管を通過して出る (Endozoochoryl) 多肉果。

3) 種子が動物の体について運ばれる (Epizoochoryl) 付着果、多肉果など。

4) 口からペリットとして吐出される多肉果。

5) 果実・種子が隠匿貯蔵され、食べ忘れられたものが発芽する (Synzoochoryl) 堅果、大粒種子など。

これらのうち、Endozoochoryl (消化管通過型) および Synzoochoryl (貯蔵型) の2つが、樹木の種子の散布に重要であり、種子と動物散布との Coevolution に深く関係していると考えられる (WHEELWRIGHT et al., 1982; 斎藤, 1976; ほか)。

Endozoochoryl の場合には、多肉果が、果肉の肥大と種皮の硬化とによって、果実食動物 (Frugivores, fruit-eating animals) により、果実ごとと食べられ、種子が消化されずに、糞として散布されるのである (斎藤, 1976)。

この多肉果の進化は、散布者との関係で、きわ

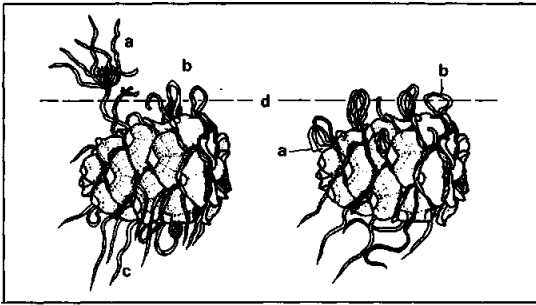


図12. 球果ごと土中に埋めた場合の発芽不良

a: 子葉、b: 胚軸、c: 根、d: 地面

Fig. 12. Unsuccessful germination out of cones of *Pinus pumila* buried into soil.

a: cotyledons, b: hypocotyl, c: root, d: soil surface.

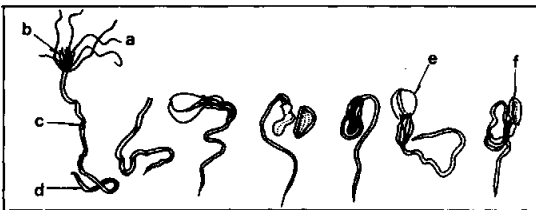


図13. 発芽不良なめばえのスケッチ

a: 子葉、b: 初生葉、c: 胚軸、d: 根、
e: 種皮、f: 胚乳

Fig. 13. Abnormal germinants of *Pinus pumila*.

a: cotyledons, b: primary leaves, c: hypocotyl, d: root, e: seed-coats, f: albumen.

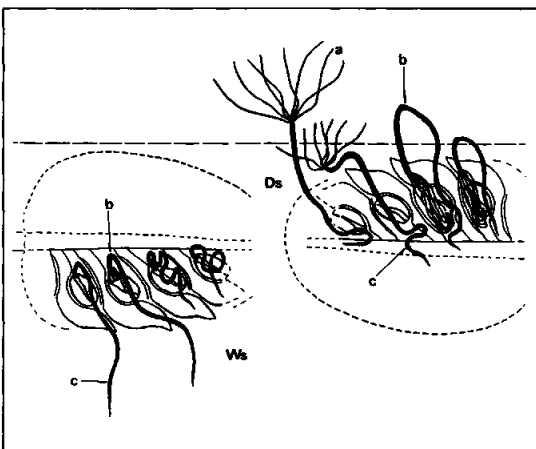


図14. 球果ごと土中に埋めた場合の発芽不良の模式断面

Ds: 乾いた土、Ws: 湿った土、a: 子葉、
b: 胚軸、c: 根

Fig. 14. Unsuccessful germination out of cones of *Pinus pumila* buried into soil (schematic section).

Ds: dry soil, Ws: wet soil, a: cotyledons, b: hypocotyl, c: root.

表3. 無翼種子マツ類と種子散布者

Table 3. Wingless seed pines and their disseminators.

種 Species	散布者 Disseminator	研究者 Investigator
ハイマツ <i>P. pumila</i>	ホシガラス <i>Nucifraga caryocatactes japonica</i> シマリス <i>Tamias sibiricus</i> エゾリス <i>Sciurus vulgaris</i> * エゾアカネズミ <i>Apodemus speciosus ainu</i> * ヒメネズミ <i>A. argenteus</i> * ミヤマカケス <i>Garrulus glandarius pallidifrons</i> *	清棲、1978; ネチャエフ、1979 This study (*可能性がある、Possible.)
チョウセンゴヨウ <i>P. koraiensis</i>	エゾリス エゾアカネズミ	渡辺、1977; 宮木ほか、1980
シロカワゴヨウ <i>P. albicaulis</i>	カナダホシガラス <i>Nucifraga columbiana</i>	TOMBACK, 1978
フレキシリスマツ <i>P. flexilis</i>	カナダホシガラス アカリス <i>Tamiasciurus hudsonicus</i> *	LANNER et al., 1980
エデュリマツ <i>P. edulis</i>	カナダホシガラス マツカケス <i>Gymnorhinus cyanocephalus</i>	VANDER WALL et al., 1977 BALDA et al., 1971; LIGON, 1978
センブラマツ <i>P. cembra</i>	ヨーロッパホシガラス <i>Nucifraga caryocatactes caryocatactes</i>	MATTES, 1982

めて合目的的とみられる。しかし、この散布方法は、いわゆる「前金払い」(Advance payment)であり、散布される場所が、必ずしも発芽・成長に好都合であるとはいえない (WHEELWRIGHT et al., 1982)。さらに、発芽のために重要な種子の覆土 (ないし埋土、Burial of seeds into soil) の可能性も乏しいから、風散布ほどではないにしても、Endozoochorylは确实生の高い散布方法とはいえないであろう。

これに対して、Synzoochorylの場合には、大型化した果実ないし種子が、動物の食糧として貯蔵されるのである。ふつうは、単なる「えさ」として、その場で食べられてしまうのである。しかし、一部の (貯食型の) 動物は、これらを土中に埋めて隠し、次の結実期までこれらを掘出して食べつづける。

こうした貯食は、げっ歯類 (Rodentia) による、越冬場所ふきんにおける分散貯蔵 (Scatterhoarding, STAPANIAN et al., 1978)、巣穴貯蔵 (Midden)、そしてカラス類 (Corvidae) による貯蔵区域 (Caching area) におけるCache (土埋め、LANNER et

al., 1980; ほか) が知られている。春までに食べられなかった種子は、覆土されているから、条件よく発芽することができる、といえる。しかも、貯食者による食べ忘れ率はきわめて高く、50%以上に達するのがふつうのようである (宮木ほか、1980; LANNER et al., 1980)。それゆえ、全くの受動的な種子散布方法でありながら、Synzoochorylは确实性がきわめて高いものといえよう。

ただし、げっ歯類によるMiddenは、地中に深すぎたり、球果のまま貯蔵されたりして、種子の発芽に条件がよいとは必ずしもいえない (LANNER et al., 1980; 本研究)*

無翼種子マツ類の種子散布者

ゴヨウマツ亜属 (*Haploxyton*) のうち、大型で無翼の種子をつける種と、種子散布動物との関係は、表3のようにまとめられる。

*中田圭亮氏によると、知床峠ふきんでは、アカネズミ類 (*Apodemus*) が、ハイマツの豊作年には、Middenのほかに、Scatter-hoardingも行おうようである。

チョウセンゴヨウ (*Pinus koraiensis*) は、北海道では植栽木であるが、*エゾリス (*Sciurus vulgaris*) による種子の散布・貯蔵がしられ (渡辺, 1977)、球果の重量や種皮の厚さからみても、エゾリスが主要な散布者といえる (宮木ほか, 1980; 斎藤, 1982a)。

北アメリカのロッキー山脈では、エデュリスマツ (*Pinus edulis*)、フレキシリスマツ (*P. flexilis*)、シロカワゴヨウ (*P. albicaulis*) などの無翼種子が、カナダホシガラス (*Nucifraga columbiana*) およびマツカケス (*Gymnorhinus cyanocephalus*) によって、高標高の山火跡地に散布・貯蔵されている (BALDA et al., 1971; VANDER WALL et al., 1977; TOMBACK, 1978; LIGON, 1978; LANNER et al., 1980)。

アルプス山脈では、センブラマツ (ヨーロッパゴヨウ, *P. cembra*) は、ヨーロッパホシガラス (*Nucifraga caryocatactes caryocatactes*) によって、Timber lineの上にもまで種子が散布されている (MATTESS, 1982)。

ハイマツについては、清棲 (1978)、ネチャエフ (1979) の研究を参考にすると、ホシガラス (*Nucifraga caryocatactes japonica*) によって、種子が利用され、散布・貯蔵されている、と考えられる。** また、ハイマツの実生の観察例 (表1、図7) からみて、母樹群から数kmも離れた実生は、鳥による、とくにホシガラスによるものと考えられる。ただし、ミヤマカケス (*Garrulus glandarius pallidifrons*)、キツツキ類 (Picidae) による散布の可能性も否定することはできない。

そして、哺乳類による種子散布については、運ばれ、かじられた球果 (写真3、4)、露出部がかじられた種鱗 (図5a~c)、さらにかじられた種皮 (図6a~b) からみて、シマリス (*Tamias sibiricus*) が関係している、と考えられる。***

種子の形態の変化

ゴヨウマツ亜属の種子には、有翼種子 (Winged seed) と、無翼種子 (Wingless seed) とがある。それらのおもなものを、図15に示した。

有翼種子には、翼部の長さにもいろいろな段階がみられる。また、無翼種子は、有翼種子より、種子の本体が大きい傾向にある。

種子の翼の有無からみて、有翼なものは風により、無翼なものは動物によって散布される、と予

想できる。そして、地史における鳥類・哺乳類の出現から推定して、**** マツ属の種子散布に関しては、翼の退化した種子の方が、有翼種子よりもより進化したタイプと考えられる。

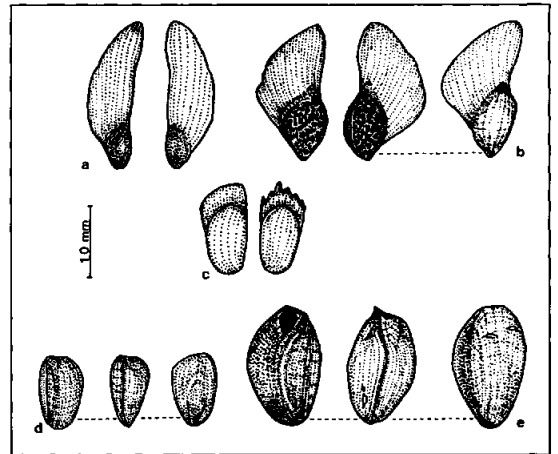


図15. センブラマツ節の種子

a : ストローブマツ、b : キタゴヨウマツ、
c : ゴヨウマツ、d : ハイマツ、e : チョウセンゴヨウ

Fig. 15. Seeds of Section Cembra of Genus *Pinus*.
a: *Pinus strobus*, b: *P. parviflora* var. *pentaphylla*, c: *P. parviflora*, d: *P. pumila*, e: *P. koraiensis*.

*矢野 (1983) によると、洪積世の北海道にはチョウセンゴヨウが成育していた。従って、当時のエゾリスもこの種子を食糧としていた、とみなされる。

**ホシガラスが枝から採取した球果を運び、種鱗をつついて種子を取出す場所 (Perch) を発見し、シマリスのかじった球果との違いを区別する必要がある。斎藤 (1982c) によれば、図5a~fおよび図6cは、ホシガラスによる食痕の可能性はある。

***中川 元氏は、ハイマツ種子を食べているシマリスを観察している。

また、中田圭亮氏によると、知床峠ふきんでは、エゾリス、エゾアカネズミ (*Apodemus speciosus ainu*)、ヒメネズミ (*A. argenteus*) が関係している可能性もある。

****両生類・虫類は、消化管通過型の種子散布の可能性はあるが、隠匿貯蔵型の種子散布をしてこなかった、と筆者は仮定している。イチョウ類 (*Ginkgoales*) の衰退は、EndozoochorylにおけるDinosaursの滅亡と関係している、とさえ推測される。

種子の散布方法を、原始的な風散布から、より進化した動物散布へと発展させるためには、* 次のような形態の変化が不可欠であったにちがいない。

種子のサイズの大型化 (栄養物の増大)

有翼から無翼へ (運搬・覆土に都合よい)

種皮 (外種皮) の肥厚・堅牢化 (採取・貯蔵に耐える)

それゆえ、図15のように、センブラマツ節 (*Cembra*) における、翼の退化による動物散布への対応は、次のように発展してきたと考えられる。

原始型 有翼 広い ストローブマツ

中間型 やや広い キタゴヨウ

狭い ゴヨウマツ

進化型 無翼 ハイマツ・チョウセンゴヨウ

ストローブマツ (*Pinus strobus*) は、ニヨウマツ亜属 (*Diploxylon*) の種子と同様に、広い翼部をもっている。ところが、キタゴヨウ (*P. parviflora* var. *pentaphylla*) では、種子本体に比較すると、翼部が風散布に十分な広さをもたないし、種皮がハイマツなみに厚い。そして、その母種のゴヨウマツ (*P. parviflora*) では、有翼ではあるが、翼部が狭く、しかも欠けやすく (岩田ほか、1954)、風散布には全く役立たないといえる。これらストローブマツ亜節 (*Strobi*) のうちで、フレキシリスマツは、無翼であり、完全に動物散布である (LANNER et al., 1980)。

同じセンブラマツ節でも、センブラマツ亜節 (*Cembrae*) の種子はすべて無翼であり、その散布を動物に依存している (表3)。

また、パラセンブラマツ節 (*Paracembra*) の、センプロイデスマツ亜節 (*Cembroides*) に属するエデュリスマツ類 (Pinons, or pinyons) も、無翼種子であり、動物散布が知られている (VANDER WALL et al., 1977; LANNER, 1981)。

球果の種鱗の開閉

風散布から動物散布への移行は、上述のように種子の翼の退化をともなると仮定できるが、これにある程度は平行的に、球果にも形態の変化がいくらかみられる。

球果の種鱗は、ふつう、成熟後に開いて、種子を風散布ないし自然落下させるのであるが、狭い翼しかもたないゴヨウマツでは、種鱗が少ししか開かない。

センブラマツ亜節の球果は、成熟しても種鱗が

ほとんど開かず (MATTES, 1982; ほか)、しかも、球果柄痕を枝に残して自然落下しやすい。小動物によっても、たやすくもぎ取られうる。落下後にも種鱗は開かないから、種子が自然にこぼれ出るとはほとんどない。つまり、動物が種子を取出し、地中に貯蔵しなければ、ハイマツの種子は発芽できない、と考えられる。

苗畑実験からみれば (図12、13)、球果ごと動物に貯蔵され、忘れられても、また、偶然に球果ごと自然に覆土されても、良好な発芽の可能性はきわめて乏しいと考えられる。種鱗が開かないこと、土中水分が種子に届きにくいこと、珠孔の位置が中軸側にあることなどが原因で、発根や胚軸の機能を阻害するからにちがいない (図2、14)。

ただし、ストローブマツ亜節のフレキシリスマツ、センプロイデスマツ亜節のエデュリスマツなどの球果は、成熟すると、枝上で上向きに、種鱗を開く (HARLOW et al., 1958) から、小動物に採集されなくても、種子が自然にこぼれ出る。** ただし、エデュリスマツでは、種子がこぼれ難いようである (VANDER WALL et al., 1977)。そして、これらの種皮は、センブラマツ亜節のそれより、薄いようである。

これらの観点から、ゴヨウマツ亜属の分類、種鱗の開閉、種子の翼の有無、散布者などを要約すると、表4のようになる。

ハイマツ種子の隠匿貯蔵への対応

上述してきたように、センブラマツ亜節の種子は、有翼から無翼へ、小粒から大粒へ、*** 薄い種

* PULL (1982) によると、裸子植物 (Gymnosperms) の時代の散布者は、は虫類から鳥類へ、そして哺乳類へと進み風によるのは被子植物 (Angiosperms) の時代中期以降からとみられる。

ただし、筆者は、針葉樹類 (Coniferopsida) の祖先型は無翼であったとしても、マツ属の祖先型は、有翼種子の段階にまで進化していた、と仮定している。

** 球果が開かないことから、カナダホシガラスは種子を採取し、貯蔵する (LANNER et al., 1980)。従って、これらのマツ類は、やはり動物散布が主体であると考えられる。ただし、種鱗が開く前には、種子が完熟ではないと予想されるから、たとえ貯蔵され、食べ忘れられても、発芽力が十分にあるとはいえないであろう。

*** 大粒化にともない、1球果あたりの種子 (充実種子) 数は減少する傾向にある。

表4. ゴヨウマツ亜属の分類、種子の形態および散布者

Table 4. Classification, morphology of seeds and their disseminators of Subgenus *Haploxyylon*.

節 Section*	亜節 Subsection*	種 Species	分布 Distribution**	種鱗 Cone-scale**	種子 Seed**			散布者 Disseminator***
					長さLength	種皮Seed-coats	翼Wing	
センブラマツ <i>Cembra</i>	ストローブマツ <i>Strobi</i>	ストローブマツ <i>P. strobus</i>	北アメリカ東部	開く Open	6mm	薄い Thin	有、広い Broad	風 Wind
		キタゴヨウ <i>P. p. v. pentaphylla</i>	本州中部以北、北海道	〃 〃	8~10	やや厚い Moderately thick	有、やや広い Somewhat broad	風(+動物) 〃(+Animal)
		ゴヨウマツ <i>P. parviflora</i>	本州中部以南、四国、九州	少し開く Some what open	10~12	〃	有、狭い Narrow	動物(+風) Animal(+Wind)
		フレキシリスマツ <i>P. flexilis</i>	ロッキー山脈	開く Open	10~13	やや薄い Somewhat thin	0.37 無 Wingless	カナダホシガラス <i>Nucifraga columbiana</i>
		センブラマツ <i>Cembrae</i>	ハイマツ <i>P. pumila</i>	本州中部以北、北海道、千島、樺太、シベリア東部	開かない Closed	8~11	やや厚い Moderately thick	0.4 〃
		シロカワゴヨウ <i>P. albicaulis</i>	ロッキー山脈	〃 〃	9~10	〃	〃	ホシガラスほか
		センブラマツ <i>P. cembra</i>	アルプス山脈	〃 〃	12	厚い Thick	0.65 〃	ヨーロッパホシガラス <i>N. caryocatactes caryocatactes</i>
		チョウセンゴヨウ <i>P. koraiensis</i>	本州中部(山地)、朝鮮、中国東北部	〃 〃	15~18	きわめて厚い Very thick	0.9 〃	エゾリス <i>Sciurus vulgaris</i>
パラセンブラマツ <i>Paracembra</i>	センプロイデスマツ <i>Cembroides</i>	エデュリスマツ <i>P. edulis</i>	ロッキー山脈	開く Open	13	やや薄い Somewhat thin	0.39 〃	カナダホシガラスほか
		ヒトツバマツ <i>P. monophylla</i>	〃	〃 〃	17	〃	〃	〃

* MIROV, 1967; ほかによる。

** HARLOW et al., 1958; KRÜSSMANN, 1972ほかによる。

***表3の文献を参照。

皮から厚い種皮へと形態が変化し、また、球果も宿存性から落下性へ、種鱗が開くから閉じたままへと形態・生態が変化して、貯食型の動物散布(Synzoochoryl)に対応してきた(特殊化した)と考えられる。

散布者については、風や自然落下、水流などの非動物散布、貯食性のない動物による偶然的なDyszoochorylも考えられる。しかし、発芽のための覆土の必要性、東生による初期の種間競争での生残りおよび気象害の緩和という、きわめて基本的な条件を考察するなら、Synzoochorylによってはじめて、センブラマツ亜属は世代を交代することができ、また移住することができる、ということが出来る。

センブラマツ亜属内で、生活形を比較すると、高木から低木まで、次のように並べることができる(KRÜSSMANN, 1972; ほか)。

チョウセンゴヨウ	大高木	樹高20~30m
シベリアゴヨウ (<i>P. sibirica</i>)	小高木~大高木	~30
センブラマツ	小高木~高木	10~20
シロカワゴヨウ	低木~小高木	~10
ハイマツ	匍匐低木	0.5~ 3

ハイマツは、通直の主幹をもたず、複数の斜上

する幹をもち、伏条更新をすることができる。シロカワゴヨウも匍匐形をとる(HARLOW et al., 1958)が、残り3種は匍匐しない。

生活形に対応して、成育場所が種ごとに少しずつ異なっている。高木種は低山型であり、低木種は高山型である。ハイマツは最も北方まで、最も高標高まで分布・成育している(MIROV, 1967)のである。

地史における気候条件の悪化(乾燥および低温の出現)と、植物の北方への移住とを考察すると、厳しい環境条件へ適応した植物ほど、進化したものといえる。それゆえ、ハイマツは、Timber lineを越えた高山帯に適応した、生態的に最も進化したマツ属種ということができよう。常緑性でありながら、厳しい気象条件下に越冬できるのは、匍匐することによって、保湿・保温効果をもつ積雪下に埋没してしまうからである(斎藤ほか, 1982)。しかし、匍匐低木化することにより、Timber line

* こうした複幹株(多幹株、株立ち木)は、伏条によるものとは必ずしもいえず、CacheによるClumped seedlingsに由来する可能性もある。

表 5. ゴヨウマツ亜属の形態・生態の進化 (案)

Table 5. Evolution of Subgenus *Haploxyton* in morphology and ecology (schematic).

	原始型 Primitive type	移行型 Transitional type	進化した型 Evolved type
種子翼 Seed Wing	広翼 Broadly winged ストローブマツ <i>P. strobus</i>	狭翼 Narrowly winged キタゴヨウマツ <i>P. p. v. pentaphylla</i>	無翼 Wingless ゴヨウマツ <i>P. parviflora</i>
種子本体 Seed proper	小さい Small ストローブマツ	中くらい Moderate ゴヨウマツ	大きい Large ハイマツ センブラマツ <i>P. cembra</i>
種皮 Seed-coats	薄い Thin ストローブマツ	やや厚い Moderately thick エデュリスマツ <i>P. edulis</i>	厚い Thick フレキシリスマツ <i>P. flexilis</i> センブラマツ チョウセンゴヨウ
球果 Cone	宿存性 Persistence 枝に宿存する Persistent on branchlet (ニヨウマツ亜属) <i>Diploxyton</i>	散布後に落下する Deciduous after dispersal ストローブマツ	落下する Deciduous ゴヨウマツ チョウセンゴヨウ ハイマツ
種鱗 Cone-scale	開く Open ストローブマツ	いくらか開く Somewhat open エデュリスマツ キタゴヨウ	開かない Closed ゴヨウマツ チョウセンゴヨウ センブラマツ ハイマツ
重さ Weight	軽い Light エデュリスマツ	中くらい Middle ハイマツ ゴヨウマツ	重い Heavy センブラマツ フレキシリスマツ チョウセンゴヨウ
生活形 Life form	高木 Tree チョウセンゴヨウ	小高木 Small tree ゴヨウマツ フレキシリスマツ	低木 Shrub センブラマツ シロカワゴヨウ ハイマツ <i>P. albicaulis</i>
成育場所 Habitat	低山帯 Low mountain ストローブマツ	中山帯 Middle mountain チョウセンゴヨウ	亜高山帯 Subalpine zone センブラマツ 高山帯 Alpine zone シロカワゴヨウ ハイマツ
散布者 Disseminator	風 Anemochoryl 自然落下 Autochoryl	動物 Zoochoryl (Dyszoochoryl) ヒグマ <i>Ursus</i>	Synzoochoryl イスカ <i>Loxia</i> アカゲラ <i>Dendrocopos</i> ハシボソガラス <i>Corvus</i> シマリス <i>Tamias</i> ホシガラス <i>Nucifraga</i>

下方での高木種との生存競争についての能力は、大きく失われてしまった。生態的に特殊化することにより、適応性が狭くなったともいえよう。

しかしながら、ハイマツは、センブラマツ亜節に共通であるが、もうひとつの特殊化、つまり、高山帯の動物による隠匿貯蔵への対応という種子散布方法をも獲得してきた。ホシガラス、シマリスなどの特殊化した貯食性が、ハイマツの高山における成育・群落形成を確実なものとしているのである。不確実とみえる食べ忘れ種子の発芽は、高山帯においても亜高山帯においても、実生を東生させて、ハイマツを地球規模の気候の変動によく対応させている、と考えることができる。

上述してきたゴヨウマツ亜属の、とくにセンブラマツ亜節の形態・生態の進化は、種子の散布方法を中心にみると、表5のように表わすことがで

きる。

なお、ハイマツ種子の発芽と Synzoochoryl の関係を検討するためには、裸子植物よりも新しい植物、つまり、被子植物における Synzoochoryl をも考察する必要がある。何となれば、地史的にみて、裸子植物の全盛期は、は虫類の全盛期にほぼ相当するからである。そして、被子植物の発展・全盛期は、鳥類・哺乳類の発展・全盛期にほぼ相当するからである (図16参照)。

被子植物における Synzoochoryl には、次のような研究がある。

クログルミ (<i>Juglans nigra</i>)	ミズナラ
リス (<i>Sciurus niger</i>)	エゾリス
STAPANIAN et al., 1978	宮木 (未発表)
ミズナラ (<i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>)	
の堅果 (どんぐり、Acorn)、クルミ属 (<i>Juglans</i>)	

の核(殻、Shell)は、きわめて大型化し、無胚乳で、子葉がいちじるしく肥厚している。

裸子植物の無翼マツ類は、動物に地中に埋められても、図9のように、発芽時には子葉を地上にもち上げる、地上子葉性(Epigeal germination)である。

これに対して、被子植物の堅果(ミズナラ、ハシバミほか)、核果(サクラ属、クルミ属ほか)、大粒の種子(トチノキほか)などは、同じく動物散布であるが、地中に埋められると、発芽時には子葉を地下にとどめる、地下子葉性(Hypogeal germination)である(岡本、1976; 斎藤、1982b)。

子葉(および種皮)をもち上げる地上子葉性では、地中に深く埋められてしまうと、表2のように、発芽を全うすることが不可能となる。しかし、地下子葉性の場合には、かなり深く埋められても、

比較的たやすく発芽を全うすることができる。たとえば、ミズナラでは、単粒で、10cmの深さに埋められても、上胚軸を地上に出すことができる(斎藤、1981b)。つまり、地下子葉性の発芽は、地上子葉性のそれよりも、動物の隠匿貯蔵への対応として、より進化したものである、ということができる。

被子植物では、哺乳類や鳥類が発展・分化して、Synzoochoryl型の動物が現われたのに対応して地下子葉性にまで進化したものがかなりある。これに対して、より早くに地球上に出現した裸子植物(とくに針葉樹)では、散布方法が風を主としていて、ごく一部がその後の動物散布に対応できるようになった。しかし、これらの進化(ないし対応の発展性)が既に衰えていたために、ついに地下子葉性の発芽にまで進むことができなかった、と考えられる*。

Cachingに由来する束生発芽は、それでも、単粒の約2倍の覆土にも耐える(表2)から、Epigeal germinationの弱点をかなり補っている、といえる。

Zoochorylにおける樹木と散布動物の地史的な関係は、図16のように模式化できよう。

また、ハイマツを中心にした、センブARAMツ亜節の進化は、散布動物との相互作用から、図17のように推測される。

要 約

ハイマツの球果および種子の形態、野外観察の記録、および播種実験から、種子の散布方法、隠匿貯蔵への対応などを考察して、次のような知見および仮説を導いた。

1. ハイマツの実生は、母樹群から遠く離れた亜高山帯にしばしば見出され、その大半は束生している。
2. 球果の種鱗および種皮には、動物がつけた食痕がみられる。
3. 播種実験によると、発芽率は60~95%であるが、単粒では4cm以深の覆土があると発芽できにくい。
4. 1穴20粒(人為による束生実験)の場合には、

*ただし、裸子植物のうちでも、イチョウ(*Ginkgo biloba*)は、胚乳をもった、地下子葉性である。

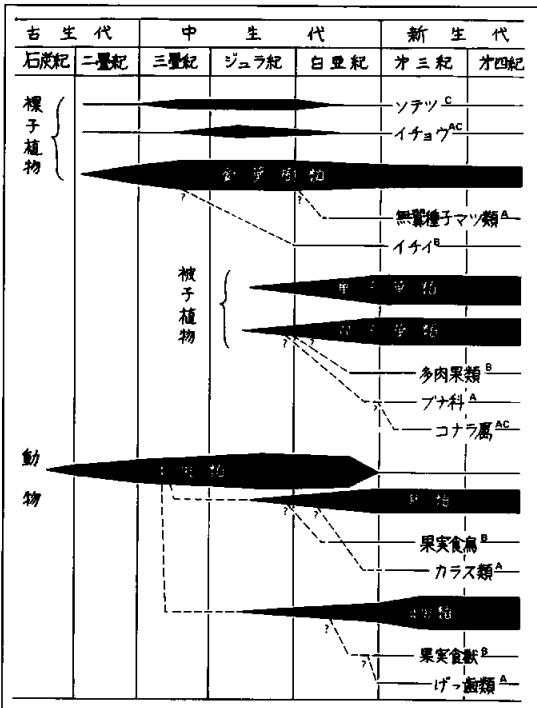


図16. 動物散布型樹木と散布者の地史的な関係の模式図(地学事典[平凡社], 1970をもとに作製)

Fig. 16. Geohistorical relation between zoochorous trees and shrubs and disseminators (schematic).

- A : 隠匿貯蔵型、Synzoochoryl
- B : 消化管通過型、Endozoochoryl
- C : 地下子葉性発芽、Hypogeal germination.

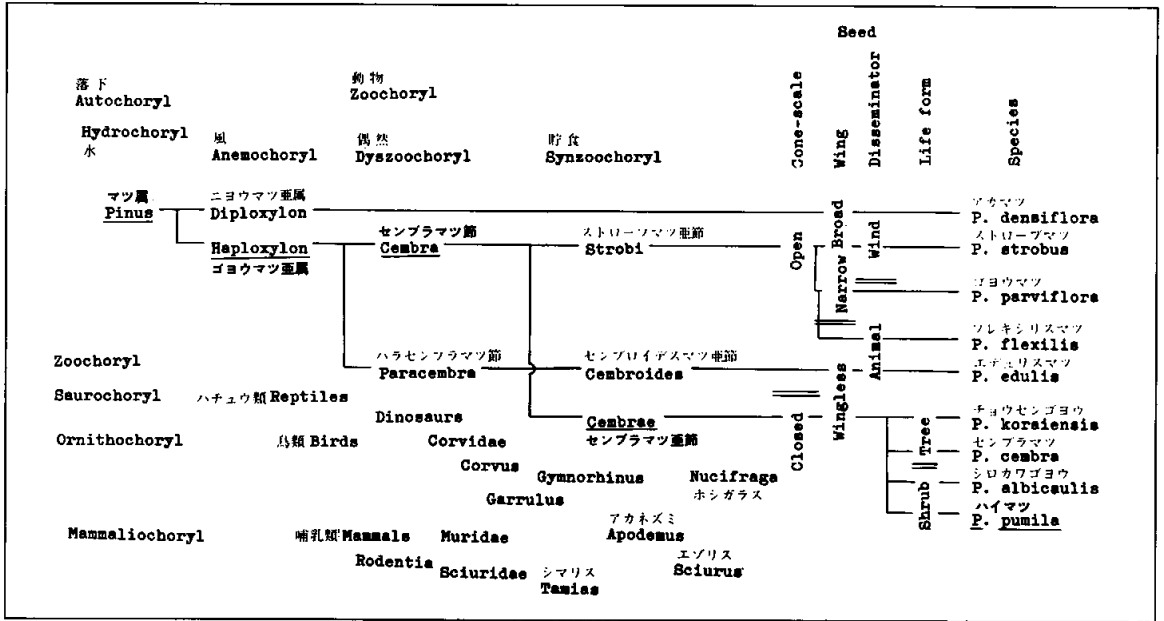


図17. 動物散布に対応したセンブラマツ亜節の進化 (案)

Fig. 17. Evolutional adaptation of Subsection Cembrae to zoochoryl (schematic).

5. 球果ごと土中に埋めても、種子はほとんど発芽できない。
6. ゴヨウマツ亜属の無翼種子マツ類については、外国では、動物散布 (ホシガラス類による Caching) が知られている。
7. ハイマツの球果の種鱗は閉じたままであり、種子の散布は動物に依存するよりほかにない。
8. 無翼化した種子は、動物に採取され、しかも覆土されなければ、発芽条件が十分とならない。
9. 実生の束生は Caching の結果であり、束生することにより、厳しい気象条件や生存競争に耐えやすくなる。
10. 知床半島におけるハイマツ種子の散布は、特殊化した貯食性をもつホシガラスが主役で、食性がより多様なシマリスが脇役とみなされる。
11. センブラマツ亜節は、ゴヨウマツ亜属のうちで、球果と種子の形態が動物散布に最もよく対応していると考えられる。
12. それでも、これらは地上子葉性であって、Syn-

- zoochoryl への対応の頂点とみられる地下子葉性の発芽にまで到達できなかった。
13. ハイマツは、センブラマツ亜節のうちで、最も寒冷多雪な場所 (高山帯) に成育し、無性繁殖方法のひとつの伏条更新の能力が高い。
14. 匍匐低木化して、高山帯に適応できたこと (特殊化) により、ハイマツは低山帯での生存競争力を失ってしまった。
15. それでも、ハイマツは、高山帯での実生更新および伏条更新と、亜高山帯への動物散布による不断の進出 (という潜在能力を有する) とから、地史における気候変動にきわめて適応した種ということが出来る。

参考文献

BALDA, R. P., and BATEMAN, G. C., 1971: Flocking and annual cycle of the pinon jay, *Gymnorhinus cyanocephalus*. Condor. **73**: 287~302.

BANG, P., DAHLSTROM, P. and VEVERS, G., 1974: Animal tracks and signs. 240pp., Collins, London.

HARLOW, W. M. and HARRAR, E. S., 1958:

- Textbook of Dendrology. 561pp., McGraw Hill, New York.
- 伊藤浩司ほか、1982：北海道植生図(60万分の1)および概説書、32pp., 日本造船振興財団、東京。
- 岩田利治・草下正夫、1954：邦産松柏類図説、247pp., 産業図書、東京。
- 河辺久男、1981：ホシガラスの貯食、アニマ、'81. 10：30～32。
- 清棲幸保、1978：日本鳥類大図鑑、I、652pp., 講談社。
- KRÜSSMANN, G., 1972：Handbuch der Nadelgehölze. 366pp., Paul Parey. Berlin.
- 黒田長久、1982：鳥類生態学、614pp., 出版科学総合研究所、東京。
- LANNER, R. M., 1981：The pinon pine: a natural and cultural history. 208pp., University of Nevada Press, Reno, USA.
- LANNER, R. M. and VANDER WALL, S. B., 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、ひがし大雪日より、7：8～9)。
- LIGON, J. D., 1978：Reproductive interdependence of pinon jays and pinon pines. Ecological Monograph, 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, 241: 1～74, Eidgenössische Anstalt für das forstliche Versuchswesen(斎藤新一郎抄訳、1983：ヨーロッパホシガラスによるセンブラマツの種子の散布、ひがし大雪日より、8：8～9)。
- 宮木雅美・宮木郁子、1980：森の造林家エゾリス——チョウセンゴヨウの種子を埋める、北方林業、32: 205～209。
- MIROV, N. T., 1967：The Genus *Pinus*. 602pp., Ronald Press, New York.
- ネチャエフ、V. A., 藤巻裕蔵訳、1979：南千島の鳥類、200pp., 日本鳥学会。
- 岡本素治、1976：ブナ科の分類学的研究——実生の形態、大阪市立自然史博物館研報、30：11～18。
- PIJL, L. van der, 1982：Principles of dispersal in higher plants. 215pp., Springer-verlag, Berlin.
- 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。
- 斎藤新一郎、1981a：イチイの造林について、名古屋営林局誌〈みどり〉、299:18～29。
- 斎藤新一郎、1981b：ミズナラの播種の深さ別試験、日林北支講集、30:108～110。
- 斎藤新一郎、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。
- 斎藤新一郎、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。
- 斎藤新一郎、1982c：ハイマツの種子散布者としてのホシガラスの行動の痕跡について、日林北支講集、31: 155～157。
- 斎藤新一郎、1982d：ハイマツの播種のサイズおよび深さ別試験、日林北支講集、31:224～226。
- 斎藤新一郎、1982b：針葉樹のたね、北林試季報、54: 29～35。
- 斎藤新一郎、1983：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、鳥、32:13～20。
- 斎藤新一郎・斎藤満・鈴木悌司、1982：ハイマツの生育におよぼす風の影響について、北海道林技研論文集、S56: 77～78。
- 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、180pp., 北海道生活環境部自然保護課。
- SMITH, C. C., 1970：The coevolution of pine squirrels (*Tamiasciurus*) and conifers. Ecological Monograph, 40:349～371。
- STAPANIAN, M. A. and SMITH, C. C., 1978：A model for seed scatter-hoarding: coevolution of fox squirrels and black walnuts. Ecology, 59:884～896。
- TANTON, M. T., 1965：Acorn destruction potential of small mammals and birds in British woodlands. Quart. J. Forestry, 59:230～234。

VANDER WALL, S. B. and BALDA, R. P., 1977: Coadaptations of the Clark's nutcracker and the pinon pine for efficient seed harvest and dispersal. *Ecological Monograph*, **47**:89~111 (菊沢喜八郎抄訳、1977:ホ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)。

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。

WHEELWRIGHT, N. T. and ORIAN, G. H., 1982: Seed dispersal by animals : contrasts with pollen dispersal, problems of terminology, and constraints on coevolution. *American Naturalist*, **119**:402~413.

矢野牧夫、1983:埋もれた森林をさぐる(2)、北方林業、**35**:12~16。

On relations of the caching by animals on the seed germination of Japanese stone pine, *Pinus pumila* REGEL.

Shin-ichiro SAITO

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

Summary

The present paper deals with the relation of the caching by animals on the seed germination of the Japanese stone pine, *Pinus pumila*, from the point of view of the geohistorical adaptation of the pine to synzoochoryl.

The pine are broadly growing at alpine zones in Hokkaido(Fig.4). The author has investigated the morphology and zoochoryl of the pine chiefly at Shiretoko Peninsula.

The results studied were as follows:

1. Seedlings of the pine are found occasionally at subalpine zones in Hokkaido, being widely apart from the seed sources(Table 1, Fig. 7). And these seedlings are mostly clumping, 2 to 23 in number(Photos. 1, 2, Fig. 8).
2. Cones, cone-scales and seed-coats of the pine at perches or caches have signs gnawed by animals(Photos. 3, 4, Figs. 5, 6).
3. In nursery experiments, germination rates of the pine were 60 to 95 %, when seeds were seeded in suitable depths of soil. However, most of seeds, singly seeded deeper than 4 cm, could not germinate, because of epigeal germination(Table 2, Figs. 9, 10).
4. On the contrary, most of seeds, seeded in 20 seeds unit, could germinate from the soil depth of 6 cm, and germinants were in clump(Table 2, Photo. 5).

5. When cones deposited into soil, the seeds could not germinate normally, because of epigeal gemination(Figs. 12 to 14).
6. Wingless seeds of Subgenus *Haploxyton* are disseminated by animals(zoochoryl), especially caching by nutcrackers(synzoochoryl) in North America and Europe(Table 3).
7. Cone-scales of *P. pumila*, and all species of Subsection *Cembrae*, are closed in maturity (Figs.1, 2). For dispersal, therefore, seeds must be taken out from the cone-scales by animals.
8. For dispersal and germination, these wingless seeds, geohistorically adapted to synzoochoryl from originally winged seeds in anemochoryl (Figs. 3, 15, Table 4), must be transported and cached into soil by animals.
9. Clumped seedlings, resulted from caching, are tolerable against severe climate and competition at alpine zones.
10. At Shiretoko Peninsula, Japanese nutcracker, *Nucifraga caryocatactes japonica*, is recognized as the most effective disseminator of seeds of the pine. And Siberian chipmunk, *Tamias sibiricus*, is recognized as the secondary disseminator(Figs. 7, 8).
11. It is presumed that Subsection *Cembrae* has best adapted to synzoochoryl in the morphology of cones and seeds among Subgenus *Haploxyton*(Figs. 16, 17, Table 5).
12. However, germination of these wingless seeds of Gymnosperms is epigeal(Figs. 9, 10). And, in a part of Angyosperms adapted to synzoochoryl, germination has advanced to hypogeal.
13. Among *Cembrae*, *P. pumila* grows at the coldest and heavy snow areas (alpine zones, Table 5) and regenerates both by seedlings and by natural layering.
14. The pine, adapted to alpine zones, is a prostrate shrub, and has losed the ability to compete with trees at lower altitudes.
15. It is concluded that *P. pumila* has abilities to regenerate at alpine zones of severe climate, and to send seedlings successively to subalpine zones by synzoochoryl in order to survive against geohistorical changes of climate.