

短 報

春日山原始林におけるツクバネガシの種子および 当年生実生の初期動態

京都大学大学院理学研究科 ¹⁾	依 田 綾 子
大阪産業大学大学院人間環境学研究科	前 迫 ゆ り
大阪市立大学大学院理学研究科	名 波 哲
京都大学大学院農学研究科	神 崎 護

Seed and current-year seedling dynamics of *Quercus sessilifolia* in Kasugayama warm temperate forest. Ayako Yoda (Graduate School of Science, Kyoto University), Yuri Maesako (Graduate School of Human Environment, Osaka Sangyo University), Satoshi Nanami (Graduate School of Science, Osaka City University) and Mamoru Kanzaki (Graduate School of Agriculture, Kyoto University)

要旨：世界遺産「春日山原始林」において、ツクバネガシの秋期から翌年夏期までの堅果の落下動態および落下翌年の夏期から冬期までの当年生実生の消長を調査した。母樹の周囲に設置した調査区において調査開始時の2007年10月7日から12月7日まで種子の落下は続き、落下ピークは11月中旬であった。落下初期には昆虫による穿孔、齧歯類などによる被食、菌類による腐朽などで死亡した落下堅果が多かったが、落下ピーク時の11月以降は健全な堅果の比率が80%程度と高くなる傾向を示した。落下的年の12月まで林床での堅果の死亡はほとんど見られなかった。12月時点の生存堅果密度は71.4~528.9/m²で、母樹による差が大きかった。落下当年の秋から翌年の夏期間に生存堅果密度は0.3~2.0/m²にまで減少したが、この時期の死亡要因については明らかにできなかった。落下した堅果は翌年の7月から11月まで発芽した。積算実生発生密度は0.46個体/m²であったが、発生後の枯死によって減少し、11月の平均生残実生密度は0.08/m²に減少した。前年の積算落下堅果密度に対する翌年11月の生存実生密度の割合は0.05%しかなく、高いとはいえない結果を示した。

キーワード：照葉樹林、ツクバネガシ、堅果、実生、初期動態

はじめに

奈良市域に位置する春日山原始林（特別天然記念物、世界文化遺産）にはコジイ・カナメモチ群集が成立している（前迫, 2010a）。ツクバネガシはコジイと混生あるいは優占して群落を形成するブナ科樹木であるが、春日山照葉樹林（約300

ha）には胸高直径80cm以上の個体が75本確認されている（奈良県奈良公園事務所, 2012, 2013）。

Tanouchi et al. (1994) は鹿児島島の成熟林分でツクバネガシを含むブナ科4種の種子落下動態と実生の定着に関する調査から、種子落下量と実生の発生数との間に有意な正の相関があることを指摘している。シカの採食影響を強く受けている

春日山照葉樹林（前迫，2013）において，優占種を形成するブナ科樹木の初期動態を明らかにすることは森林保全においても重要であるが，個体群動態に関する基礎資料はきわめて少ない。そこで本研究は春日山原始林におけるツクバネガシの種子落下から実生発芽までの初期動態を明らかにすることを目的として実施した。

本調査に際して，シニア自然大学大下弘志氏ほかのみなさま，里山保全ボランティア森の輪，自然観察グループならなぎ会，京都大学農学研究科森林科学専攻学生のみなさまには野外調査でご協力いただいた。奈良公園管理事務所には調査許可に際してお世話になった。各位に厚く御礼申し上げる。さいごに，貴重なご指摘をいただいた査読者にお礼を申し上げる。

調査地

春日山原始林（以下，春日山照葉樹林）には発達した常緑広葉樹林が成立しており，優占種であるコジイ（*Castanopsis cuspidata*），ツクバネガシ（*Quercus sessilifolia*），ウラジロガシ（*Quercus salicina*）などの常緑シイ・カシ類に，アカシデ（*Carpinus laxiflora*），ウリハダカエデ（*Acer rufinerve*），ヤマザクラ（*Prunus jamasakura*）などの落葉広葉樹，モミ（*Abies firma*），ツガ（*Tsuga sieboldii*）などの針葉樹が混交する（Mizuno et al., 1999）。自動撮影装置によって春日山照葉樹林におけるニホンジカ（*Cervus nippon*，以下シカと略称）の森林利用が確認されており（前迫，2010b），更新阻害の主要因として，高密度に生息するシカの採食影響が指摘されている（Shimoda et al., 1994；前迫，2001，2009；山倉ほか，2001；Maesako et al., 2007）。

本調査は奈良市に位置する春日山（花山，標高497m）の北東側尾根部の標高310m～330mの範

囲（N34° 41′ 6″，E135° 51′ 25″）において，2007年10月～2008年7月の期間に実施された。調査地の2 km北西に位置する奈良地方気象台の観測によると，平均気温14.9℃，年間降水量1316.0mm（1981年～2010年の平年値）である（気象庁ホームページ URL：http://www.jma.go.jp/jma/index.html 2012.1参照）。

調査方法

落下種子の追跡調査

ツクバネガシは開花から種子（以後，堅果）の成熟までに約1年半かかり，成熟堅果は開花翌年の秋に林床に落下する（Hirayama et al., 2012）。また，落下した堅果の発芽はそのまま冬を越し，翌年の春以降に発根する（Tanouchi et al., 1994）。

供給源である堅果の母樹として，春日山照葉樹林の同一尾根上で胸高直径（DBH）30cm以上のツクバネガシ成熟木（DBH 48.0cm～112.3cm）を5本選択した。これら5本の母樹は，堅果の落下地点が重ならない程度に離して選定し，各母樹の周囲に1調査区ずつ，計5個の調査区（I-V）を設定した。5調査区に計100個のサブプロットを設置して堅果の追跡調査を行った。各調査区においては，母樹の幹の中心から約1mの地点を始点とし，傾斜方向に沿って斜距離で下方に10mのラインを引き，その両側に50cm×50cmのサブプロットを計20個設置した（図1）。なお，調査区I-Vに20サブプロットを設置したが，倒木などの影響により，調査区I・II・IIIは19サブプロット，調査区IVは20サブプロット，調査区Vは17サブプロット，計94サブプロットのデータを解析の対象とした。

サブプロットの多くは各母樹の樹幹下に位置したが，一部のサブプロットは樹幹の外に出ていた。

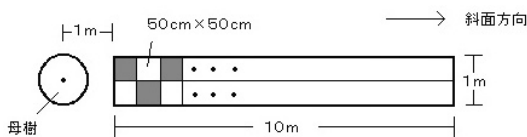


図1. 堅果の調査区デザイン。「母樹」の点は母樹の中心を、外円は樹幹を示す。50cm×50cmのサブプロット（白色の部分）で調査を行った。

2007年10月7日～12月7日までの60日間はおおよそ一週間毎に計10回の調査を行った。12月の最終調査日から翌年の2008年5月26日（調査区ⅠおよびⅣ）または7月10日（調査区Ⅱ、Ⅲ、Ⅴ）まで調査を行わなかった。調査区Ⅰ～Ⅴ内に自然落下した堅果を調査日毎になる色で標識し、前回以降に新たに加入した堅果と識別した。なお堅果は次の6つの状態に分類した。

- （1）健全果：外見上傷や異常がない成熟堅果
- （2）緑色果：サイズは健全果と同様だが緑色をしている堅果
- （3）昆虫被食果：目視で確認できる程度の昆虫類の産卵孔や幼虫の存在が確認された堅果
- （4）動物被食果：歯形等から齧歯類による採食の痕跡のある堅果
- （5）未熟果：果実が1cm未満の小型サイズで未熟な堅果
- （6）腐朽果：菌類などによる腐朽が視認できる堅果

調査間隔が1週間であったため、新規加入堅果における死亡堅果（上記2～6）は主に樹上で死亡したものと考え、各調査日の新規加入堅果中の健全果と緑色果を合わせたものを「有効堅果」とした。また、緑色果は数週間以内に健全果の色に変化するため、後の調査では健全果として記録されている場合がある。そのため、各調査日の健全果数と緑色果数を合わせた数をその調査日の「生存堅果数」とした。なお、2008年5月と7月の調

査では堅果の一部が発芽していたが、これらも生存堅果とみなした。

実生追跡調査

堅果調査で設定した母樹Ⅱと母樹Ⅳの周辺に実生調査区を設定した。実生調査区は母樹を中心とした半径15mの円形の調査区とした。ただし、半径15m円内の一部がシカ排除フェンスで囲まれた領域と重複したため、フェンス外の領域を実生調査の調査範囲（母樹Ⅱ：696.9m²、母樹Ⅳ：520.1m²）とした。

調査区内に出現したツクバネガシ当年生実生の全個体にナンバーテープを付けて個体識別し、各調査日の新規加入実生と生残実生の数を記録した。また、死亡実生の状態は1）葉がとれて軸のみ、2）動物による被食（実生が引き抜かれ、堅果がついていない状態で発見された個体）、3）立ち枯れ（見た目には損傷がないが枯死していた個体）に分類した。

調査は、7月12日から8月16日の期間は約2週間毎に、8月16日以降は約3週間毎に、計7回行った。

結果

種子動態

2007年の調査期間中に調査区に加入した有効堅果の積算密度は64.4±41.1/m²～548.9±254.0/m²、調査区Ⅰ～Ⅴの平均密度は157.0±219.2/m²であった（表1）。調査区Ⅰ～Ⅳにおける平均密度はおおよそ70/m²程度であったのに対し、調査区Ⅴは平均密度が非常に高く（548.9/m²）、母樹による大きなばらつきがみられた。

各調査日における健全果、緑色果、腐朽果、動物被食果、昆虫被食果および未熟果の新規加入密度と落下堅果数に対する生存堅果数の比率を図2

表 1. 生存堅果の有効加入数と平均密度および標準偏差値 (2007年10月 7 日～2007年12月 7 日).

調査区	I	II	III	IV	V	計
母樹のDBH(cm)	56.8	48.0	112.3	69.2	54.2	
有効加入数	378	337	315	322	2333	3685
サブプロット数	19	19	19	20	17	94
面積(m ²)	4.75	4.75	4.75	5	4.25	23.5
平均密度(個/m ²)	79.6±88.3	70.9±47.0	66.3±55.6	64.4±41.1	548.9±254.0	157.0±219.8

に示した。ツクバネガシ堅果の落下は、調査を開始した2007年10月 7 日には既に始まっていた。調査区Ⅲでは、加入密度に明瞭なピークが見られなかったが、調査区Ⅰ, Ⅱ, Ⅳ, およびⅤにおいては、11月中旬(11月10日または18日)に加入密度のピークが確認された。落下堅果数に対する生存堅果数の比率は、いずれの調査区においても11月 3 日以前は60%未満であったが、11月10日以降増加し、12月 7 日には80%以上となった。

図 3 に各調査日における有効堅果密度の積算値と生存果密度を示した。また、生存果における落下日の異なる堅果の割合も示してある。いずれの落下日の堅果も2007年12月 7 日まではほとんど死亡しなかったことがわかる。

なお図 3 において、生残堅果の密度が前回の調査日より増える不自然なデータがみられた。この原因として、生存堅果数を数え間違えた、一度サブプロット外に出てしまった生存堅果が再びサブプロット内に移動した、等が考えられる。ただし、調査区Ⅴで2007年10月29日に新規加入した堅果数が、翌11月 3 日に増えている点についてはこれらの要因では説明できない。そこで、11月 3 日の積算有効堅果数を、11月 3 日に加入した生存堅果数と10月29日に加入し、11月29日に生存していた堅果の数を加えて求めた。したがって調査区Ⅴの10月29日のデータは仮値としてみていただきたい。ただし、これら不備があると思われるデータは全体の調査堅果数に比べて多くないため、結果の全

体的な傾向にはほとんど影響を与えないと考えている。

2008年夏期(5月または7月)の生存堅果密度はいずれの調査区でも0.8～1.5/m²と2007年冬期(12月 7 日)に比べ著しく低くなっていた(表 2)。2007年冬期の生存堅果に対する2008年夏期の生存堅果の割合は0.3～2.1%で、有効堅果数が最も多かった調査区Ⅳで最も生残率が低かった(0.3%)。なお、この間、半年以上調査を行わなかったため、死亡要因を明らかにすることは出来なかった。

実生の初期動態

調査を開始した7月にはすでに約300個体の実生が発芽しており、9月 8 日頃までかなりの数の当年生実生の加入が見られた(図 4)。9月 8 日

表 2. 堅果の生存密度および生存率。生存率は2007年12月 7 日の生存個体数に対する2008年の生存個体数の割合(%)。

調査区	生存堅果密度(個体/m ²)			越年した生存堅果比率(%) ⁴
	2007 秋期 ¹	2007 冬期 ²	2008 夏期 ³	
I	5.1	71.4	1.5	2.0
II	3.4	64.2	0.8	1.3
III	3.6	55.8	1.1	1.9
IV	3.6	55.8	0.8	1.4
V	10.1	528.9	1.4	0.3

1. 2007年10月 7 日の生存堅果密度

2. 2007年12月 7 日の生存堅果密度

3. 2008年 5 月26日(調査区Ⅰ, Ⅳ)と7月10日(調査区Ⅱ, Ⅲ, Ⅴ)の生存堅果密度

4. 2007年12月 7 日から翌年5月26日(Ⅰ, Ⅳ)または7月10日(Ⅱ, Ⅲ, Ⅳ)までの生残率

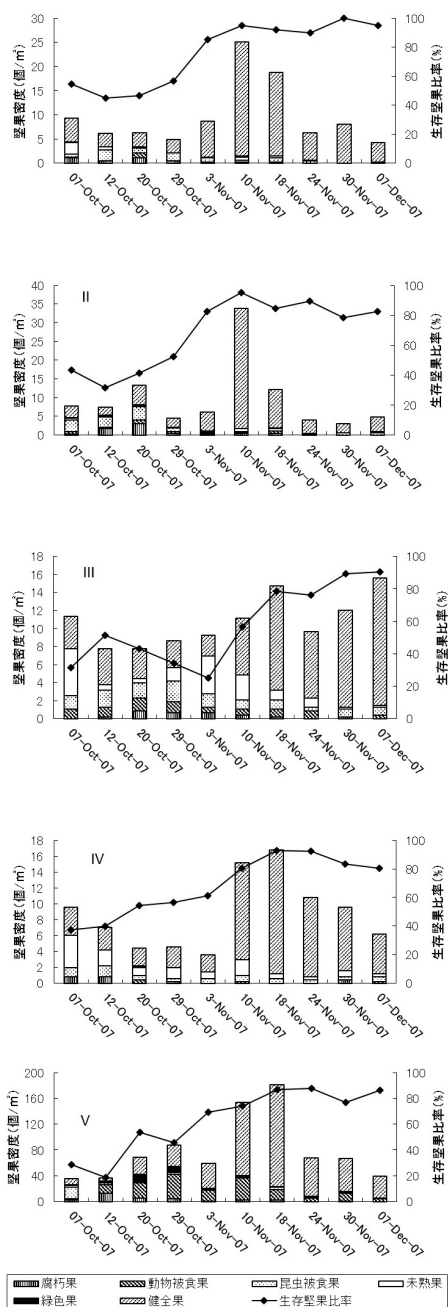


図2. 堅果の新規加入密度の変動。折れ線は落果堅果個体に占める生存堅果の比率を示す。

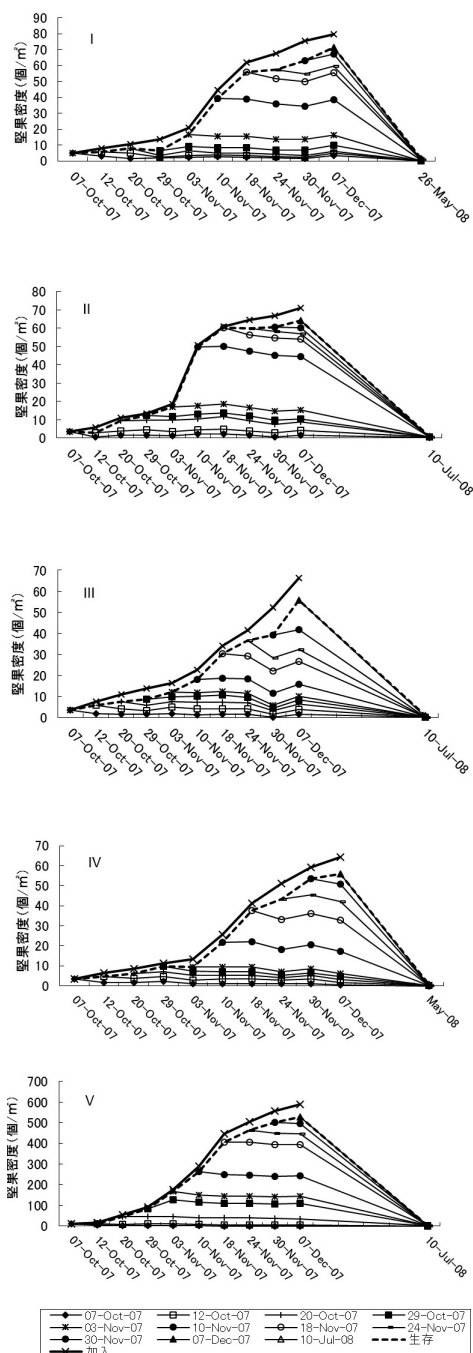


図3. 有効堅果密度の積算値（太実線）と生存堅果密度（破線）。新規加入時期の異なる集団毎の生存堅果密度の内訳を細い実線として示す。2008年のデータは生存個体密度（生存堅果＋発芽個体）のみを表示している。

以降、加入率は低下したが、調査を終了した11月17日までの期間もわずかながら新規加入個体がみられた。11月までに発生した実生の積算密度は母樹Ⅱが $0.34/\text{m}^2$ 、母樹Ⅳが $0.62/\text{m}^2$ であった。7月13日に生存していた実生の7月13日までに加入した実生の多くが7月13日から8月2日の期間に死亡した。11月17日の生存実生密度は $0.1/\text{m}^2$ 未満であった（平均 $0.08/\text{m}^2$ ）。

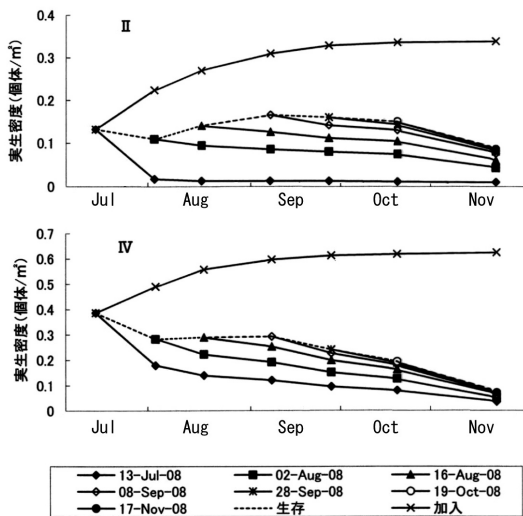


図4. 実生の加入個体数(実線)と生存個体数(実生の個体密度)。

考察

堅果の動態

ツクバネガン樹幹下において、調査開始時の10月から12月まで堅果の落下が続き、11月中旬にピークが確認された。鹿児島県の照葉樹林においてもツクバネガン成熟堅果が10月から12月に落下し、11月にピークを持つことが報告されている(Tanouchi et al., 1994)。5個体の母樹のうち1個体(調査区Ⅲ)は堅果散布のピークが明瞭でなかったが、この個体は他の個体よりも胸高直径

が30cm以上大きかったことから、老齢であったために挙動が異なった可能性がある。落下堅果に占める生存堅果の比率は季節の進行とともに上昇し、加入ピークを過ぎても高い状態が維持された。この傾向はピークが明瞭でない個体も含めて全ての個体でみられ、生産量の異なる個体間でも同様であった。

落下堅果の積算密度には母樹によって大きなバラツキがみられた。バラツキの要因については明確ではなく、母樹のサイズと堅果密度の間には特定の傾向は確認されなかった。また、当初、考えていた堅果落下年の秋のシカによる堅果に対する被食は顕著ではなかった。そのため、12月時点での生存堅果密度にも母樹間で10倍の差が生じていた($55\sim530/\text{m}^2$)。これら生存堅果の98~99.7% (平均98.6%)が翌年の5月~7月までの約半年間で消失し、生存堅果密度は $0.8\sim1.5/\text{m}^2$ に減少した。この消失率は、コナラ属で報告されている堅果の生残率(*Quercus pyrenaica*, 自然散布, 1.6%, Gomez et al., 2003; *Quercus liaotungensis*, 実験, 0.15~1.61%, Li & Zhang, 2003)から求められる死亡率とほぼ同じである。

林床でコナラ属の堅果が消失する主な要因としては、降雨時の流失、動物による消費または持ち去り(Kanazawa & Nishikawa, 1976; Li & Zhang, 2003; Gomez et al., 2003)が知られている。Kanazawa & Nishikawa (1976)は、日光国有林のミズナラ(*Quercus crispula*)において、林床の種子は落下が終了する頃からなくなり始めること、96%以上が翌年5月までに消失すること、消失要因として野ネズミが大きな役割を果たしていることを示している。一方、Matsuda (1985)によると、コナラ(*Quercus serrata*)二次林では、9月末から11月初めにかけて堅果が落下し、早期の落下堅果は一斉に発芽・定着したが、遅れて落下した堅果は未発芽で越冬した。発芽堅

果、未発芽堅果ともに主な死亡要因は甲虫や蛾の幼虫、菌類であったとし、ネズミによる持ち去りはほとんど確認されていない。

今回の調査結果は、堅果の消失が落下期ではなく落下終了後から発生したとするKanazawa & Nishikawa (1976) のミズナラの結果とよく似ており、ネズミ類が影響を与えた可能性もある。また、本調査区においては自動撮影装置にネズミ類やニホンジカの姿が撮影されている(前迫, 2010b)。ただし、今回は生存堅果数が大幅に減少した12月～7月の期間調査を行っておらず、堅果消失の主要因がネズミやシカによるものなのか否か明らかにできなかった。消失要因を明らかにするためには、動物被食の影響を排除する実験などを含め、当該期間における堅果動態の詳細な解明が必要である。

実生の動態

ツクバネガシの実生の発生は落下翌年の11月まで長期間にわたって観察された。また、7月中～下旬に実生死亡率が高くなる傾向が見られた。ツクバネガシは、他のカシ類と同じく稚木から林冠木に成長するためにギャップ攪乱が必要であるが、閉鎖林冠下でも継続的に稚樹・実生バンクを形成する(Tanouchi et al., 1994)。シカの食害が少ない鹿児島県照葉樹林におけるツクバネガシの実生密度は平均0.23個体/m² (Tanouchi et al., 1994) とされる。今回は母樹の周囲で調査を実施したため、この値と直接比較できないが、落下翌年12月の生存実生の平均密度が母樹周辺で0.08/m²であったことから、森林全体の平均実生密度は更に低いと考えられる。これは、春日山のツクバネガシ実生密度が鹿児島県照葉樹林よりかなり低いことを示唆する。落下堅果数に対する翌年秋の生存実生数の割合が、Tanouchi et al. (1994) では0.78～0.81%であったのに対して、

本調査では0.05% (積算落下堅果密度157/m², 生存実生密度0.08/m²) と低かったことも春日山の実生密度が低いことを支持する。また、調査地の林床には2年生以上の実生個体はきわめて少なく、防鹿柵実験においてツクバネガシ実生の生残は柵内外で顕著な差異が生じている(Maesako et al., 2010) ことから、森林更新を考えるためにさらに長期的な実生の追跡調査も必要とされる。今回の調査から、堅果落下期間の秋までについては、シカの採食影響は小さいことが示唆された。冬期以降の堅果と実生の消失・死亡要因については確認することができなかったが、冬期以降の発芽前までに堅果が著しく減少することや、翌年秋まで生存できる実生の割合が鹿児島県照葉樹林より低いことが示唆された。

堅果と実生に対するシカの採食影響および実生の定着阻害について、防鹿柵実験などを含めた長期的データの集積によって明らかにする必要があると考えている。

引用文献

- Gomez, J. M., D. Garcia & R. Zamora. 2003. Impact of vertebrate acorn and seedling predator on a Mediterranean *Quercus pyrenaica* forest. *Forest Ecology and Management*, 180 : 125-134.
- Hirayama, D., T. Fujii, S. Nanami, A. Itoh & T. Yamakura. 2012. Two-year cycles of synchronous acorn and leaf production in biennial-fruiting evergreen oaks of subgenus *Cyclobalanopsis* (*Quercus*, Fagaceae). *Ecological Research*, 27 : 1059-1068.
- Kanazawa, Y. & S. Nishikawa. 1976. Disappearance of acorns from the floor in *Quercus crispula* Forests. *Japanese Forestry*

- Society, 58 : 52-76.
- Li, H. & Z. Zhang. 2003. Effect of rodents on acorn dispersal and survival of the Liaodong oak (*Quercus liaotungensis* Koidz.). Forest Ecology and Management, 176 : 387-396.
- 前迫ゆり. 2001. 春日山における「シカと植物」の現状と問題点. 関西自然保護機構会誌, 23 : 171-177.
- . 2009. 森とシカの生態学的問題をめぐって. 関西自然保護機構会誌, 31 : 39-48.
- . 2010a. 世界遺産春日山照葉樹林におけるギャップ動態と種組成. 社叢学研究, 8 : 60-70.
- . 2010b. カメラトラップ法による春日山照葉樹林の哺乳類と鳥類. 大阪産業大学人間環境論集, 9 : 79-96.
- . (編著). 2013. 世界遺産春日山原始林-照葉樹林とシカをめぐる生態と文化-. pp. 255. ナカニシヤ出版, 京都.
- Maesako, Y., S. Nanami & M. Kanzaki. 2007. Spatial distribution of two invasive alien species, *Podocarpus nagi* and *Sapium sebiferum*, spreading in a warm-temperate evergreen forest of the Kasugayama Forest Reserve, Japan. Vegetation Science, 24 (2) : 103-112.
- , —— & ——. 2010. Relationship between biodiversity of lucidophyllus forest and alien tree species enlarged by sika deer in western Japan. International Symposium on biodiversity Sciences "Genome, Evolution and Environment" ISBDS2010 (Abstracts), 127-128.
- Matsuda, K. 1985. Studies on the early phase of the regeneration of a Konara Oak (*Quercus serrata* Thunb.) secondary forest. II. The establishment of current-year seedlings on the forest floor. Japanese Journal of Ecology, 35 : 145-152.
- Mizuno, T., N. Fujii, M. Kanzaki & T. Yamakura. 1999. Fractal nature of spatial patterns in Japanese evergreen oak forest trees. Vegetation Science, 16 : 103-113.
- 奈良県奈良公園管理事務所. 2012. 春日山原始林の大径木. 「平成23年度 奈良公園植栽管理計画調査業務報告書」, pp. 53-94. 奈良.
- . 2013. 平成24年度 奈良公園施設魅力向上事業（春日山原始林保全計画策定業務）報告書. 119 pp. 奈良県, 奈良.
- Shimoda, K., K. Kimura, M. Kanzaki & K. Yoda. 1994. The regeneration pattern of pioneer tree species under browsing pressure of Sika deer in an evergreen oak forest. Ecological Research, 9 : 85-92.
- Tanouchi, H., T. Sato & K. Takeshita. 1994. Comparative studies on acorn and seedling dynamics of four *Quercus* Species in an evergreen broad-leaved forest. Journal of Plant Research, 107 : 153-159.
- 山倉拓夫・川崎稔子・藤井範次・水野貴司・平山大輔・野口英之・名波 哲・伊東 明・下田勝久・神崎 護. 2001. 春日山照葉樹林の未来. 関西自然保護機構会誌, 23 : 157-167.