関西自然保護機構会報 20 (1) : 25－31, 1998

原　著

ナギに含まれる植物生長調節物質の溶脱

大阪市立大学理学部植物生態学研究室　大　前　義　男
大阪市立大学理学部生物化学研究室　柴　田　耕　造
大阪市立大学理学部植物生態学研究室　山　倉　拓　夫

LEACHING OF A PLANT GROWTH REGULATOR FROM PODOCARPUS NAGI

Yoshio OHMAE　*Laboratory of Plant Ecology, Faculty of Science, Osaka City University*
Kozo SHIBATA　*Laboratory of Biochemistry, Faculty of Science, Osaka City University*
Takuo YAMAKURA　*Laboratory of Plant Ecology, Faculty of Science, Osaka City University*

はじめに

御蓋山のナギ林

ナギ（*Podocapus nagi*）はマキ科イヌマキ属の常緑高木で，本州，四国，九州，沖縄に極少数が散在して分布している。古来，神社仏閣によく植えられ，古い神社には必ずといってよいほどこの木がある（鈴木，1997）。そのなかでも奈良市春日大社境内に聳える御蓋山に広がるナギの純林は，その規模において極めて異例で，世界的にみても希有な存在である。

御蓋山のナギの起源は，春日大社創祀の時代にまで遡る。永島（1985）は春日大社の創建に関して，『その創立年代は平城遷都があってまもなく，藤原不比等の代に遡るとしていい』と記しており，御蓋山のナギは春日大社創建の際に献木されたものとする説が定説として認められつつある（岸，1982；波戸岡・菅沼，1989）。

菅沼（1975）によれば，ナギ林拡大の理由として次の5項目があげられており，今後もより一層の純林化と分布域拡大が進むものと考えられている（菅沼・河合，1978）。

(1) 移植の際，雌雄の配分比が適当であった。
(2) 御蓋山周辺が紫蘇輝石安山岩帯であり，ナギの生育に適す。
(3) ナギは極度の被陰に耐えることができるため，他の植物の生育を圧して分布を拡大できた。
(4) シカがナギを食用としないために，他の植物と違って食害により淘汰されることがなかった。
(5) ナギのアレロパシーによって他植物の生長と更新を制御した。

ナギのアレロパシー

日本で初めて御蓋山のナギのアレロパシーについて生態学的調査を行った真田（1970）は，ナギの持つ化学成分にはアレロパシー効果がみられ，ナギのアレロパシーが安定な純林形成の一要因と考えられると結論した。ナギ固有の物質であるナギラクトンの単離および構造決定は，真田の研究以前に既に行われており（Hayashi *et al.*, 1968），石川（1971）は，ナギラクトンがナギのアレロパシー活性物質であることを示唆した。H

ayashi & Sakan (1974) は，様々な濃度のナギラクトン溶液をマカラスムギ（*Avena sativa*）に与えるバイオアッセイを行い，ナギラクトンのアレロパシー作用を定量的に確認した。

研究の目的

植物が生産したアレロパシー活性物質の外界への流出経路の1つとして，葉から林内雨への溶脱が考えられる（Rice, 1984)。林内雨に溶脱されたアレロパシー活性物質は，雨水と共に植物に吸収されるため，短時間に阻害効果を示すことが可能であると予想される。このことから1年を通して降水が見込まれる照葉樹林で，林内雨を介して移動するアレロパシー活性物質を定量することは，アレロパシーによる植物の生長と更新制御を評価する上で必要不可欠な問題である。本研究は，林内雨を介して葉から林床に移動するナギラクトンの量を定量し，溶脱されたナギラクトンがナギ純林の維持と拡大にどれだけ貢献しているのかを検討することを目的とした。

本研究を行うにあたり，大阪市立大学理学部神崎護講師，伊東明助手には，様々な面でご指導いただいた。大阪市立大学理学部林雄二名誉教授には3種類のナギラクトンの純物質を頂いた。大阪市立大学理学部故依田恭二名誉教授，同谷口誠教授，飯尾英夫教授には有意義な御批判と御示唆を頂いた。野外調査の際には，大阪市立大学理学部の院生・学生諸氏にご協力いただいた。合わせて感謝の意を表する。

春日大社には，神鎮まる御蓋山を調査地として使用すること，ならびに貴重なナギを採取することの許可を頂き，深く感謝する。

調査地の概要

調査地

調査地であるナギ林は，奈良市春日大社の社寺林である御蓋山(標高294. 1 m，北緯34度41分，東経135度45分)を中心に西は飛火野，東は特別天然記念物春日山原生林，北は若草山山麓，南は能登川までの広い範囲にわたって観察される(菅沼，1982)。ナギ林が成立する領域は潜在自然植生的には，御蓋山西急斜面のコジイークロバイ群集と御蓋山山麓から飛火野にいたる緩斜面のイチイガシ群集の両者にまたがっている(菅沼・河合，1978)。

種組成と森林構造

御蓋山南斜面の成熟相に調査区(30m×30m)を1991年5月に設置し，調査区内の胸高直径1 cm以上の木本種全てについて毎木調査を行った。

調査区内にはナギ(137個体)とその他に3種しか出現しなかった。すなわちイヌガシ(*Neolitsea aciculata*；88個体)，アセビ(*Pieris japonica*；3個体)，クロバイ(*Symplocos prunifolia*；1個体)の3種類であった。前2種は，それぞれ毒物質を生産することが知られており(Glasby，1991)，シカやその他の植食性動物による被食はほとんどない。御蓋山に隣接する春日山原生林では，30m×30mの小さな面積内でも20種から30種の木本種が認められる（藤井，1991）ことから，ナギ林の種組成が極めて貧弱であり，種組成に対する毒物質の強い影響が示唆された。

調査区内の毎木調査の結果から1ヘクタール当たりの木本種の胸高直径の頻度分布を求めた結果胸高直径が0 cmから5 cmまでの幼木の個体数が極めて多く，このことからとくにナギとイヌガシの高い発芽率と実生定着率が考察できた（図1)。また，小径木ではナギよりもイヌガシの方が個体

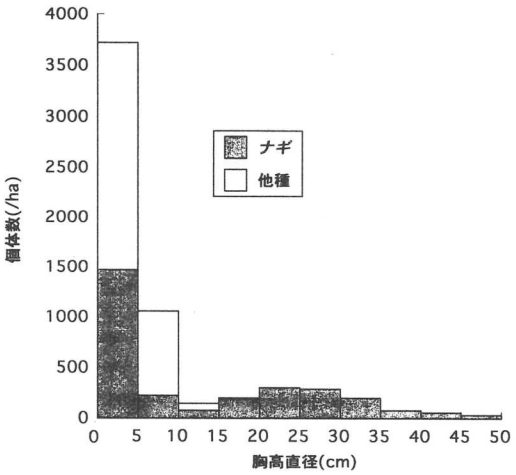


図1　調査区内の毎木調査の結果から求めた，1ヘクタール当たりの木本種の胸高直径の頻度分布.

数は多いが，胸高直径15cm以上の個体は全てナギである。従って，ナギ林の森林構造は，ナギとイヌガシの2種が高い密度で共存している低木層とナギのみが観察される高木層の2層で構成されている。

相対生長法によって調査区の林分現存量を推定した（表1）。相対生長式のは王(1993)が明らかにしたものを用いた。調査区は，成熟相の植物が高密度でパッキングされている地点を選んで設置した。従って，本研究で得られた現存量の推定値はやや過大評価の恐れがあるものの，針葉樹林の現存量が広葉樹林のそれと比較して一般的に大きな傾向にあることを考えれば本研究の推定値に大きな誤りはないと思われる。

表1　御蓋山ナギ林におけるナギの現存量.

	葉	枝	幹	根
現存量（ton/ha）	10.2	55.6	331.8	119.3

林内雨へのナギラクトンの溶脱

方　法

本研究では，林外雨は調査区から北西に2.5km離れた地点にある奈良地方気象台(標高104m)で記録された降水量と同値であると仮定した。

調査区内で林内雨を回収するために，ポリエチレン製の容器(容積；10ℓ)とロート(外径；50cm)を利用して林内雨回収用具を作製した。10カ所の設置地点を調査区内でランダムに選出し，それぞれの地点に林内雨回収用具を設置した。林内雨の回収は1991年8月から1992年8月の間に，月に一度か二度の割合で，もしくは大雨の場合には降り止んだ次の日に行った。回収した林内雨は，研究室に持ち帰り，吸引濾過で不純物を除去した後，体積を測定し，ロータリーエバポレーター(60℃)を用いて体積が約200mℓになるまで濃縮し，塩化メチレン・酢酸エチルの順でナギラクトンの抽出を行い，有機化学的な常法通りに各分画の粗精製物を作製した。

各分画のナギラクトン含有量は，Ohmae *et al.*, (1996)が開発したナギラクトンの定量分析法に従って定量した。そのため，6種類の異性体が確認されている（林，1973）ナギラクトンの中のA，C，Dの3種類のみが定量できた。

定量結果

林外雨量と直接比較するために，林内雨の回収量は単位をmℓからmmに変換して扱った。各回収期間の総林外雨量と林内雨回収量の間には以下の関係が成立した。

$TH = 0.82IP - 1.28 (r^2 = 0.97)$

*TH*は林内雨[mm]を，*IP*は林外雨[mm]を示している。*IP*≪0の状態の時には遮断雨量は1.28mmを示し，日本の森林でこれまでに観察された遮断雨量と大きな違いはなかった(中野，1976)。

採取期間内に林内雨の回収は18回行い，回収した試料毎にナギラクトン濃度を定量した。林内雨ナギラクトン濃度は，回収した林内雨の単位体積当たりの含有量とした。林内雨ナギラクトン濃度の季節変動を知るために，各試料のナギラクトン濃度の定量結果を，回収期間の日数を考慮し，月毎に振り分けた(図2)。ナギラクトンCとDは，回収期間を通して13ヶ月全ての月で検出されたが，ナギラクトンAは13カ月中4ヶ月だけ検出された。3種類のナギラクトンの中でナギラクトンCは，回収期間を通して最高濃度を示し続けた。3種類のナギラクトンの合計から得られる林内雨ナギラクトン濃度は，0.6×10^{-12} g／mℓから10.2×10^{-12} g／mℓの間で変動し，年平均濃度は4.7×10^{-12} g／mℓであった。

Hayashi & Sakan(1974)の行ったバイオアッセイでは，ナギラクトン溶液の濃度が0.6×10^{-6} M以下の場合，ナギラクトンの植物に対する阻害性が観察されなかった。そこで，本研究の定量結果を，今回定量した3種類のナギラクトンの中で最大の分子量であるナギラクトンCの分子量を基にして体積モル濃度に換算すると，1年間に林内雨ナギラクトン濃度は1.6×10^{-11} Mから2.7×10^{-10} Mの間で変動する。このことから，林内雨に溶脱されたナギラクトンがアレロパシー活性を示さないことがわかった。

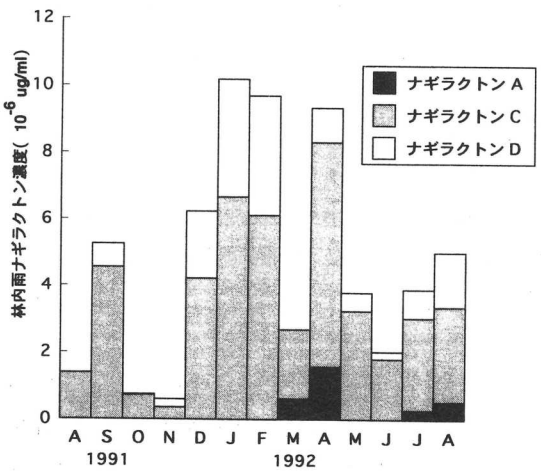


図2　林内雨ナギラクトン濃度の季節変動.

回収した試料毎の林内雨ナギラクトン濃度と気象データとの間の相関関係を調べた結果，各試料のナギラクトン濃度は，林内雨の回収期間の日数と回収期間内の晴天日数の日数に関してわずかに正の相関が見られ，逆に降水量に関してはわずかな負の相関が観察された。このことから，晴天の間にナギラクトンは葉の表面に集積し，そこから林内雨に溶脱されるという機構の存在が示唆された。

林内雨によるナギラクトンの移動量

林外雨は年によっていくらかの変動があり，それに伴い林内雨も変動する。台風などの気象現象が原因で起こる突発的な林外雨の大きな変動を消去するために，1961年から1990年までの期間に奈良地方気象台で記録された林外雨量と，林外雨と林内雨との関係式から得られる林内雨を用いて1年間の林内雨のナギラクトンの総量を求めた。

林内雨に溶脱されるナギラクトンの量は，それぞれの月の林内雨量と林内雨ナギラクトン濃度の乗算で推定することができる。このとき林内雨は高さの単位に1haの面積の次元を加えて，1ha当たりに流入してくる体積として表した。例えば，8月の1ヶ月の間に林内雨により移動するナギラクトンの量は，8月の単位面積当たりの林内雨量(92.9×10^{8} mℓ／ha／月)と，8月の林内雨ナギラクトン濃度(1.4×10^{-12} g／mℓ)を乗算した結果である，0.0013g／ha／月となる。残りの月に関しても同様の計算を行い，林内雨へのナギラクトン溶脱量の季節変動を調べた(図3)。溶脱量には，明瞭な季節変動はみられないが，秋から冬にかけて若干低くなる傾向を示した。1年間の林内雨へのナギラクトンの総溶脱量は0.05g／ha／yrであっ

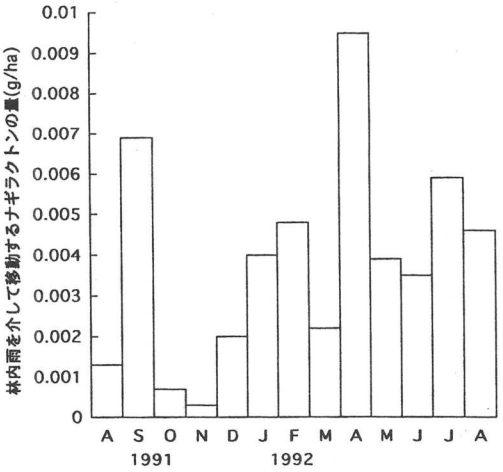


図3　林内雨を介した，ナギラクトンの移動量の季節変動.

た。この総溶脱量の算出に際して，8月のナギラクトン溶脱量は，1991年と1992年の8月の値の平均値とした（図3）。

葉のナギラクトン現存量

前章では，葉の表面から林内雨へナギラクトンを溶脱させる機構の存在が示唆されるものの，実際の溶脱量では阻害効果は起こりえないことを述べた。このことから，葉に含まるナギラクトンの量が僅かであることが考えられる。そこで次に葉内ナギラクトン濃度の季節変動を調べ，その結果をもとに葉のナギラクトン現存量を推定を行った。

方　法

ナギラクトン定量用の試料として，林冠部に展開している成熟葉を採取した。試供木として調査区の北5mにあるメスのナギ(胸高直径；27.8cm，樹高；20.1m)を選出した。1991年10月に供試木ナギに隣接するナギの個体に一本梯子をかけ，これを用いて林冠部に達し，さらに高枝切りを利用して供試木の林冠部の葉を採取した。採取は1991年10月から1992年10月まで月に一度の割合で行った。ナギラクトンの定量には，充分に成熟した葉のみを用いた。また，1992年6月にこの年に新しく展葉した新葉を同供試木から採取し，ナギラクトンの定量を行った。研究室に持ち帰った試料は，湿重を測定し，メタノール抽出物を作製し，有機化学的常法通り，塩化メチレンと酢酸エチルの順でナギラクトンを抽出し，各分画の粗精製物を作製し，分画毎にナギラクトン濃度を定量した。葉内ナギラクトン濃度は，葉の単位乾重当たりのナギラクトンの量として求めた。

定量結果

図4に成熟葉ナギラクトン濃度の季節変動を示した。採取期間を通して，ナギラクトンCが最高濃度を示し続けた。ナギラクトンAとDは，検出されない月があった。葉内総ナギラクトン濃度は，3月に定量結果の最高値，777.2μg／gを示し，2カ月後の5月には最低値の83.6μg／gにまで落ち込んだ。成熟葉の年平均ナギラクトン濃度は，383.6μg／gであった。

6月に採取した新葉のナギラクトン濃度は972.2μg／gであった（図4）。この値は，同じ月の

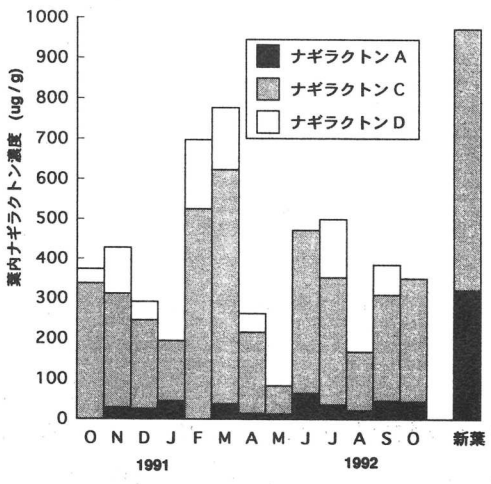


図4　葉内ナギラクトン濃度の季節変動.

成熟葉ナギラクトン濃度(472.5μg／g)のほぼ2倍で，さらに採取期間を通した全ての成熟葉のナギラクトン濃度よりも高い値である。

成熟葉ナギラクトン濃度の年平均値，3.84×10^{-4} g／gに，成熟葉1枚当たりの乾重の平均値，0.17g／枚を乗して，成熟葉一枚当たりのナギラクトン含有量，6.53×10^{-5} g／枚を得た。ナギの成熟葉一枚当たりの平均含水量が0.18gであることから，葉に含まれているナギラクトンが完全に葉内の水に溶けていると仮定し，そのときの濃度をナギラクトンCの分子量を基にして体積モル濃度で表すと，1×10^{-3} Mになる。ナギラクトン溶液はその濃度が1×10^{-3} Mの時，生長阻害効果を示す(Hayashi & Sakan, 1974)ことから，ナギの葉にはナギラクトンが，阻害性を発揮しうる濃度で蓄積されていることになる。

葉のナギラクトン現存量

成熟葉ナギラクトン現存量は，葉の現存量に成熟葉ナギラクトン濃度の年平均値を乗算することで得られる。すなわちナギラクトンA，C，Dの年平均濃度，2.9×10^{-5} g／g，2.9×10^{-4} g／g，6.1×10^{-5} g／gに，葉の現存量の10.2t／haを乗算した値，296.8g／ha，2998.8g／ha，622.2g／ha，がナギラクトンA，C，Dそれぞれの葉内現存量である。また，これらを加算して葉のナギラクトン現存量，3917.8g／haを得た。

考　察

奈良市は，毎年1300㎜近くの降水量が見込まれる。本研究は，この豊富な水資源を利用して，ナギがナギラクトンを積極的に外界に放出し，御蓋山で他植物の生長や更新を制御していると仮定して行なった。しかし，林冠部の葉と林内雨のナギラクトン濃度の定量結果は，この仮定を否定するものであった。すなわち，葉には阻害性を示しうる状態でナギラクトンが蓄積されており，葉の表面から林内雨へナギラクトンを溶脱させる機構の存在が示唆されているにもかかわらず，林内雨のナギラクトン濃度は阻害性を示しうる濃度ではなかった。

これとは別に本研究の結果から，新葉が展開する直前の3月から5月にかけて成熟葉のナギラクトン濃度は，測定値の最高値から最低値へと大きく変動し，6月に展葉した新葉のナギラクトン濃度が極めて高いことがわかった（図4）。これらのことから，ナギラクトンが成熟葉から新葉へ転流されている可能性が示唆される。いま，ナギにとってナギラクトンが被食防衛物質であるとするなら，動物が食べやすい新葉のナギラクトン濃度を高くし，林内雨には溶脱させず葉に蓄積する戦略はきわめて合理的である。一度ナギの葉を食したことのあるシカは，それ以降決してナギの葉を食することはないという（1991）。

ナギラクトンが持つ被食防衛効果を研究した例は僅か（Singh *et al.*, 1979；林1991）であり，上記のことは推測の域をでない。また，林内雨という移動経路によって移動するナギラクトンのアレロパシー効果は否定されたが，アレロパシー活性物質の移動経路は他にもいくつか知られている（Rice, 1984）.今後，これらの移動経路を介して移動するナギラクトンの量を推定し，アレロパシー効果について考察することで，ナギラクトンがナギ林の維持に果たす役割を定量的に検討していく必要がある。

文　献

藤井範次. 1991. 春日山照葉樹林構成種の分布と地形の関係, 大阪市立大学卒業論文.

Glasby, J. S. 1991. Dictionary of plants containing secondary metabolites. Taylor & Francis, London.

波戸岡ゆり・菅沼孝之. 1989. 春日大社境内の緩傾斜面に成立するナギ林の林分構造およびナギの実生の形態. 奈良植物研究, 12 : 25-30.

林　雄二. 1973. マキ科植物に含まれる植物生長調節作用を持つラクトン類について. 植物化学研究会大会要旨集, 35-42.

————. 1991. 植物に含まれる草食性哺乳動物の摂食忌避成分. 化学と生物, 29: 353-355.

Hayashi, Y., & Sakan, T. 1974. Nagilactones, plant growth regulators with antiauxin-like activity, 525-532, in Plant Growth Substances : Proceedings of the 8th International Conference on Plant Growth Substances. Hirokawa, Tokyo.

Hayashi, Y., Takahashi, S., Ona, H., & Sakan, T. 1968. Structures of nagilactone A, B, C, and D, novel nor- and bisnorditerpenoids. Tetrahedron Letters, 17 : 2071-2076.

石川洋江. 1971. ナギのallelopathy効果について. 奈良女子大学生物学会誌, 21 : 6-7.

岸俊男. 1982. 平城京と社寺.「奈良公園史」(奈良公園史編集委員会編), 11－23. 奈良県, 奈良.

永島福太郎. 1985. 春日神社.「日本歴史大事典第二巻」(日本歴史大事典編集委員会編), 646. 河出書房新社, 東京.

中野秀章. 1976.森林水文学, 水文学講座13.共立出版, 東京.

真田智永子. 1970. ナギの植物生態学的特性に関する研究. 奈良女子大学生物学会誌 第20号 : 38-40.

Rice, E. L. 1984. Allelopathy, 2nd ed. Academic Press, Orlando, Florida.

Singh, P., Russell, G.B., Hayashi, Y., Gallagher, R. T., & Fredericksen, S. 1979. The insecticidal activity of some norditerpene dilactones. Ent. exp. & appl. 25 : 121-127.

菅沼孝之. 1975. 春日大社境内の植生(予報)とナギの生態学的特性について. 昭和49年度春日大社境内原生林調査報告, 5－10. 財団法人春日顕彰会, 奈良.

————. 1982. 奈良公園平坦部の樹木景観.「奈良公園史(自然編)」(奈良公園史編集委員会編), 35－44. 奈良県, 奈良.

————. ・河合洋子. 1978. 奈良市春日大社境内のナギ林の植物社会学的研究. 北陸の植物, 25 : 221-228.

鈴木三男. 1997. マキ属.「朝日百科植物の世界11」(岩槻邦男・大場秀章・清水建美・堀田満・G. T. プラント・P. H. レーヴン監修), 274－279. 朝日新聞社, 東京.

王玉南. 1993. ナギ林の炭素循環, 大阪市立大学修士論文.