関西自然保護機構会誌 22 (2) : 173－184, 2000

総　説

御蓋山ナギの分布域拡大1．諸説概観

大阪市立大学大学院理学研究科　山倉拓夫・大前義男・名波　哲・伊東　明・神崎　護

TERRITORIAL EXPANSION IN *PODOCARPUS NAGI* AT MIKASAYAMA HILL, NARA, JAPAN. 1. A REVIEW OF PRECEDING HYPOTHESES

Takuo YAMAKURA, Yoshio OHMAE, Satoshi NANAMI, Akira ITOH, & Mamoru KANZAKI
Graduate School of Science, Osaka City University

はじめに

春日大社の社寺林として知られる奈良市御蓋山の森は，西暦841年（Anon., 1982）に神山として留山となった春日山の森と並んで千数百年間，自然のままに保護されてきたと信じられている。現在この森ではナギが繁茂し，天然記念物指定域9.4 haを含む西斜面一帯では，純林化したナギ林が認められる。その種組成は原植生とされる春日山の照葉樹林に比べ極端に単純化し，ナギを除けばカゴノキ，イヌガシ，アセビ，イズセンリョウなどの限られた種を見るに過ぎない（菅沼・河合，1977；菅沼，1988）。これらの樹木の中，高木となるのはカゴノキであるが，その個体数は少ない。イチイガシの大径の林冠木も稀に認められるが，その数はカゴノキに比べ極めて少なく，20 m x 20 m程度の調査枠を単位とする森林組成調査で，複数個体が同じ調査枠内で同時に記録されることは滅多に無い（玉井，1990；王，1993）。個体数の多いイヌガシはナギの樹冠を超えて上層に突き出ることは無く，アセビは中層から下層に，イズセンリョウは絶えず下層に留まる。このため最寄りの若草山から御蓋山を望むと，西斜面の森の林冠はナギのみで占められているように見える。菅沼（1988）による優れた総説にあるように，このナギ林の起源，純林化，分布域拡大，およびナギの侵入による春日山照葉樹林の種の多様性の劣化の諸問題の解明は，侵略の生態学（エルトン，1958，川那部ほか訳，1988）や化学生態学（古前・林，1985）の興味ある研究課題であると共に，春日山照葉樹林の保護を考える上でも極めて重要であり，保全生物学（プリマック，1995，小堀訳，1997）の発展にも寄与する筈である。

本報告を含む一連の研究は，1）ナギ林の起源と分布域拡大に関する諸説の概観，2）春日山照葉樹林でのナギの侵入状況の把握，3）分布域拡大駆動力としての風の効果について検討すると共に，4）春日山照葉樹林に侵入しつつあるナギの個体数制御法の試験施業計画を述べることを目的とする。これらの事項の重要性と問題解明の手がかりは既に菅沼（1988）の総説によって述べられており，再論することには屋上屋を架す感があるものの，若干の新たなデータ解析を加えて敢えて私見を述べたい。

本報告は研究目的の第一項目と関連し，奈良女子大学研究グループおよびその周辺の関係者によって行われた，御蓋山ナギ林の起源とその分布域拡大に関連する諸研究と諸説を概観する。小清水・菅沼（1971）および菅沼（1990）は，分布域拡大要因に関して後述の7説を述べている。この7説

関西自然保護機構業績　第274号

の中，本報告ではいわゆるアレロパシー説（小清水・菅沼，1971）の検討に焦点を定める。これまでの研究および知見の概要を把握することは，ナギ林および隣接する照葉樹林の管理に関する議論と認識を深め，二森林の合理的生態管理法の開発に役立つ筈である。

御蓋山ナギ林と春日山照葉樹林での研究実施にあたり，菅沼孝之先生，林雄二先生，春日大社，奈良公園管理事務所をはじめ，これまでに御支援ならびに御助言を頂いた皆様に感謝致します。本報告の取りまとめに際し，日本学術振興会未来開拓学術研究推進事業による研究プロジェクト（課題番号 JSPS-RFTF96R　16001，代表者・磯貝彰）の研究助成を受けた。

二つの起源論

三好の植樹説

御蓋山ナギ林の起源については，三好（1926）の先駆的論考がある。彼は「春日神社境内ノなぎガ自生ナルヤ否ヤニ関シテハ異説ナキニ非ザルモ専門家ノ意見ハ概ネ其自生ヲ非認スルガ如シ（外国ノ植物学者モ亦同様ノ意見ヲ発表セリ）」，「春日ノなぎハ昔時珍樹トシテ種（移？）植セラレアルモ未之ヲ確ムルニ至ラズ」と述べ，御蓋山のナギは自生ではなく，移植により植樹されたものであると考えた。その推論の根拠として，1）御蓋山のナギ林は孤立しており，隣接地域にナギは見あたらない，2）奈良県の他の地域，特に南部にはナギの自生はない，3）ナギの自生地は九州や四国などの暖地の海岸地方である，4）自生地では，ナギは山中に散生し，純林を形成することは無い，5）奈良県よりは暖地の和歌山県および三重県ではナギの社叢も認められるが，その樹数も少なく，自生とは認めがたい，6）新宮地方の山中にはナギの自生があるとする説があるが，その真偽は確かめられていない，という6項目の理由が述べられた。

植樹の年代については，直径 15～55 cm の供試材の年輪数（131～341）および大径木の直径 125 cm を基に，1000 年前と推定した。また，ナギの繁茂の要因として風土がナギの生育に適するからだと推論しつつも，西斜面の純林化した林分が植林によって造成されたと考えた。彼の論考に付された奈良県公園課の調査に基づくと思われるナギの分布図では，春日大社境内の低地に加えて御蓋山全域にナギの分布が及ぶと共に，純林化した部分（三好では密生林）は少なく見積もっても 10 ha は下らない。三好はこの純林化した部分で植林が行われたと推定した節がある。三好の考えが正しいとすると，御蓋山西斜面で，広範囲にナギの植林が行われたことになる。

小清水の献木説

小清水（1943）は御蓋山ナギ林の論考において，三好と同じく御蓋山におけるナギの自生を否定し，ナギの起源を移植によるものとした。この小清水の説をここでは便宜的に献木説とする。彼の表現においてもナギは「昔時珍樹として春日神苑に移植された」ことになるが，その根拠として，1）ナギは九州や四国などの暖地の海岸に自生し，かつ山中に散生するため，奈良市のような内陸に自生して純林となる例は不自然であること，2）奈良県よりは暖地と思われる近畿圏の他府県，すなわち和歌山県および三重県ではナギの社叢も認められるが，樹数も少なく自生と認めがたいこと，3）新宮地方の山中にあるとされるナギの自生には異説があること，の3項目をあげている。これらの3項目はいずれも奈良市周辺におけるナギの自生を否定するものである。三好と重なる表現は，当時多くの人が類似の考えを採用していたことに由来するものであろう。

ナギが献木された年代について，小清水は自らが発見した直径 153 cm の巨木の存在に言及し，三好が推定した 1000 年の大木の樹齢を基に，献木の年代を千数百年前の奈良朝（天平時代）に遡ると推定した。この年代は，春日大社が創祀されたとされる西暦 768 年（Anon., 1982）前後に相当する。

植樹説と献木説の対立点

三好と小清水の見解は，ナギが人の手によって植えられたものであるという結論において同じであり，結論を導く過程で採用された推論の根拠や手法において重なる点も多い。しかし，両者には決定的な違いが認められる。それは植樹されたナギの個体数および面積に関連する。三好の植樹説では，御蓋山西斜面において広範囲にわたって多数のナギが植え付けられたことが想定されているのに対し，小清水の献木説では狭い範囲に限定された少数のナギを植えたことが暗に仮定されている。この違いはナギ林の将来と管理を考える上で，非常に重要である。植樹説ではナギが広範囲に分布域を拡大する現象を見通すことは困難であるが，献木説ではナギ林の拡大と春日山照葉樹林の劣化という今日的問題が予見されている。

ナギが自生種でないとして，植樹説では大量に必要とされる苗木をどのように確保したのであろうか。筆者らはこの疑問が大変気になる。それは日本の造林技術史における人工林造成の起源と発達に関して，興味深い事例となる可能性を秘めるからである。植林の起源は室町時代に遡るという説（四手井，私信）はあるが，奈良朝をまで遡るとする説は文献に見あたらない。ナギの山引き苗の移植は活着率が低いため，大量の苗木の入手には苗畑での育苗が必要になる。遠隔地からの苗木の輸送は種子の輸送に比べ困難を伴うので，種子を奈良まで運んで育苗する必要に迫られたと思われる。果たして 1000 年以上の昔に種子輸送と大量育苗が行われたのであろうか。

御蓋山で観察されるナギ種子の自然落下は，晩秋から翌年の早春にかけて生ずる。種子発芽期は 6 ～ 7 月の梅雨期と重なるが，冬から春の間に乾燥が卓越する奈良市の気象条件下では，林床に落下した種子の多くは発芽前に乾燥枯死する。このようにナギ種子は乾燥に強くはないため，遠隔地からの種子輸送と輸送後の種子貯蔵には，種子の乾燥を防ぐ工夫が必要とされる。ナギの種子貯蔵には冷湿な貯蔵庫が必要であり，古くからの文字記録や遺構が残されていることの多い春日大社でも，これに類するものは知られていない。また，大規模苗畑の記録や遺構も発見されていない。更には，大量苗木養成に必要な人手と生物技術をも合わせて考慮すると，1000 年以上の昔に短期間で大面積を植林することは困難であったと思われる。また，困難を乗り越えて，ナギを植えなければならない社会的要請も無かったであろう。

献木説の継承と検証

ナギ林の起源に関する小清水の見解は，後継者である菅沼に引き継がれ，奈良女子大学グループを中心とする一連の研究で検討されることになる（小清水・菅沼，1971；菅沼，1975，1982，1985，1988，1990；菅沼・高津，1975；菅沼・河合，1977，1978；平田，1975；渡辺，1977；波戸岡，1989）。これらの研究で述べられた諸説の中で，菅沼（1988）が「春日神鹿御正体」の論考で記した，春日大社創祀時に鹿島神宮から大社へ招いた神が鹿に乗り，ナギを携えて奈良に来たとする歴史的考察は，大社の縁起とナギ林の起源を直接に結びつけるものとして意義深い。

献木説の検証に関連して行われた研究は多くはない。平田（1975）の研究は，わが国におけるナ

ギの地理分布を基に，ナギの自生地に関する小清水の見解の立証を試みたものといえよう。渡辺（1977）の研究では，樹幹解析による供試木の樹齢推定が行われ，小清水が推定した献木年代の検証に必要な基礎データが付加された。

ナギの分布域拡大の説明仮説

小清水・菅沼の仮説

御蓋山ナギの起源が献木にあるとすれば，最初に移植されたナギの個体数は，小清水（1943）が想定したようにそれほど多くはなかったであろう。ここで問題となるのは，ナギの増殖に関与する要因や過程である。この問題の解明は，献木説の妥当性を確かなものにするためにも，避けては通れない。

小清水（1943）が想定したナギの繁茂を導くに至った要因は，1）移植時のナギの小集団での適正な性比，2）ナギの生育に適した風土，3）鹿がナギを食べないこと，4）ナギの高い耐陰性の4項目であった。これらの要因の中，1）の要因はナギが雌雄異株で風媒花を持つことに関連する。2）の要因の風土とは，気候と土壌を指すと思われる。これらの4要因は，ナギに関する当時の生物学的知見を総合することによって導き出されたものであった。従って，ナギに関する知見が増大するに伴い，新たな要因が付加されることになる。

小清水・菅沼（1971）では新たな2要因が付加された。その2要因とは，5）ナギと共生する菌根菌の働き，および菌根の発達に好適な御蓋山の弱酸性土壌，6）ナギのアレロパシー効果による他植物の発芽および生育阻害であった。アレロパシー効果への言及は，林ら（Hayashi *et al.*, 1968; Ito *et al.*, 1969）によって，カラスムギ子葉鞘の伸長やガン細胞の増殖を抑制する生理活性物質，ナギラクトンがナギから分離，精製されたことを背景にしている。

菅沼ら（1990）の研究では，ナギの分布域拡大要因として更なる要因が取り上げられた。それは種子散布に関連している。ナギは10〜15 mmの球形の種子を産し，その藍色がかった緑色の白い粉をふく（大井，1965）蓋皮（鈴木，1997）とパルプにはナギラクトンが含まれる（Hayashi *et al.*, 1968）。種子の形態は重力散布種子の特徴を満たすものの，蓋皮とパルプに有毒物質ナギラクトンが含まれることから，重力散布後に生ずるネズミなどの齧歯類による二次散布は無いと考えられている。動物による種子の二次散布が無いとしたら，低標高地から高標高地への分布域拡大は大域的に起こり難いはずである。しかし，植物社会学的調査法を駆使した森林構造の詳細なデータは，低標高地から高標高地への分布域拡大を示していた。重力散布種子が低標高から高標高へ向かって山を駆け登る力が存在するとすれば，それは菅沼の蘊蓄では風以外には着想され得ず，分布域拡大に関する第7番目の要因として種子成熟期に奈良を襲来する台風が浮かび上がった（菅沼，1990）。

上述の7要因は，十分な検証を受けたものばかりではなく，小清水および菅沼の慧眼によって想定されたものも含み，ナギの繁茂要因として特定されるためには，その後の批判的検証を必要とした。この意味で7項目の要因は，ナギの繁茂を説明するための作業仮説であった。以後7要因を7仮説と記す。

仮説の検証

既に述べたナギの繁茂に関する7仮説の検証と関連して，野外調査や実験的研究が行われた。菅沼・河合（1977）によるナギ林の植物社会学的研究では土壌分析が行われ，第2仮説「ナギの生育に適した風土」の検証に必要な，土壌の化学組成およびPHに関する基本データが整備された。

鹿が食べない植物を調査した渡辺（1975）の研究は小清水（1943）の第3仮説，「鹿がナギを食べないこと」と関連している。真田（1970）は被陰格子を用いてナギ稚樹を栽培し，第4仮説の妥当性を立証した。既に述べた菅沼・河合（1977）の研究で行われた土壌分析では，PHの範囲4.05～5.95，平均5.0（サンプル数＝12）の値が得られ，第5仮説で述べられた弱酸性土壌の条件を支持した。

被陰格子実験と平衡して，真田（1970）はナギの生葉，根，種子の水抽出物が，10種の草本植物に与える発芽および栄養成長抑制効果を調べた。ナギの各器官の水抽出物は供試植物の発芽と成長を阻害し，第6仮説を支持する結果となった。この真田の実験は石川（1971）の実験に引き継がれ，後に述べるいわゆる石川のパラドックスを生む。

第7仮説については，その裏付けとなる群落構造の豊富なデータが存在する（菅沼ら，1990）。しかし台風の気象データ解析，種子散布のデータ解析など，更なる研究は今後の課題である。

石川のパラドックス

真田による2実験の中，第6仮説の実験はナギ生葉の水抽出物を用いて石川（1971）が追試し，抽出物が他植物の発芽および栄養成長を阻害するという，真田が示したものと同じ結果を得た。しかし，同じく石川（1971）がナギ林から土壌を採取し，採取土壌を用いて栽培したハツカダイコンとスズメノヤリには，発芽および栄養成長の阻害は認められなかった。供試種が2種とはいえ，他種植物の発芽および栄養成長をナギ林の土壌が阻害しなかった事実は極めて重要である。というのは，石川が行った2実験では，ナギ生葉の水抽出物は他植物の発芽や成長を阻害する効果を持つ反面，ナギ林土壌には阻害効果が無いことを示すからである。この石川によって発見されたパラドックスを合理的に理解するためには，ナギラクトンの林内動態に関する定量的な調査が必要となった。

アレロパシー説の再検討

アレロパシーの概念を，生理活性物質を媒介とする多様な生物間相互作用の総体として広義に理解するならば，小清水の第3仮説「鹿がナギを食べないこと」はアレロパシー現象に含まれる。この意味で，毒物質ナギラクトンを産するナギは，確かにアレロパシー効果を持つ。しかしながら，ナギの抽出物が土壌を介して他植物の発芽や成長を抑制するという，狭義のアレロパシー効果については，石川（1971）のパラドックスが示すように詳細な検証を必要とする。

更新稚樹が被る鹿の被食圧と踏圧の推定

玉井（1990）は御蓋山で，更新稚樹が大形動物，特に鹿から受ける被食の影響を調べた。調査に際しては，御蓋山の8箇所で林冠ギャップを選び，ギャップ内に1ｍx1ｍの方形調査区を26個設置した。26方形区の中の13区には，更新稚樹に対する鹿の食害を防ぐため，網戸用のネットで調査方形区の周囲を囲み，高さ約2ｍの防護柵を設置した。防護柵の上部はネットで閉じられてはおらず，ネズミなどの小動物の侵入は可能である。防護柵のない方形区は，防護柵を取り付けた方形区の近傍に併置した。調査期間の1987年6月から1989年12月までの2.5年間，ほぼ2週間に1回の間隔で各方形区内に出現した稚樹の個体数および種名を記録した。調査期間中に26区内で出現した稚樹の総個体数は517，種数は30であった。ナギの個体数は82で，30種中で出現個体数が最も多かった。これらの稚樹の中で，出現個体数が少なく，10個体以下であった種は13種であった。出現個体数が11個体以上の種について鹿が

食べない（あるいは嫌いな）種と食べる種に分け（表1），防護柵の内外で最終調査時に生残していた稚樹数と調査期間内に死亡した累積稚樹数を求めると，表2の結果を得た。

柵内で観察した鹿が食べない種の生残数および死亡数，鹿が食べる種の生残数および死亡数の4数値に（表2），χ^2検定の手法を適用して数値間の有意差を調べると，$\chi_0^2 = 10.8$の値が得られた。この値は有意水準5％でかろうじて有意であるものの，1％では有意ではない。即ち，柵内では鹿が食べない種の生残数は死亡数にくらべ若干多いものの，鹿が食べる種の生残数は死亡数と同じで，4数値間に意味のある違いは見いだせない。一方，柵外の稚樹の生残および死亡個体数について枠内と同じ検定を行うと（$\chi_0^2 = 127.7$, $p<0.001$），数値間に十分な有意差が認められた。即ち，柵外では鹿が食べる種および食べない種とも生残数に比べ死亡数が多く，かつ生残数と死亡数の差は鹿が食べる種で極めて大きい（表2）。この被食回避実験の結果は，良く知られた小清水の第3仮説を支持しているが，これまでに碩学が予見した現象を超えるものではない。しかし，この結果は鹿が稚樹を摂食することによる稚樹死亡率（被食死亡率）と踏みつけることによる稚樹死亡率（踏圧死亡率）を分離できる点で，興味深い。

表2の死亡率Dを，先に述べた被食死亡率$D(G)$，踏圧死亡率$D(T)$，その他の原因による死亡率$D(B)$に分解すれば，次式が得られる。

$$D = D(G) + D(T) + D(B) \qquad (1)$$

$D(B)$の項には，昆虫などの無脊椎動物やネズミなどの脊椎動物による食害，水・温度・光などの無機的環境要因の欠乏による死亡，稚樹の内的性質など，無数の死亡要因が含まれる。ナギラクトンによる成長阻害を原因する死亡，すなわち狭義のアレロパシー効果が起こる場合には，この効果もこの$D(B)$に含まれる。この$D(B)$項を，鹿の影響以外の多様な環境圧による死亡の意味で，ここではバックグラウンド死亡率と定義する。

$D(B)$の項に関わる各死亡要因の識別は，調査期間を通じて困難であったとは言え，昆虫の食害による直接的死亡は特定できなかった。ネズミなどの小形脊椎動物の食害も認められなかった。御蓋山に隣接する春日山にはイノシシが多い。調査

表1　防護柵を用いた更新稚樹の被食回避実験.

シカが食べない種	シカが食べる種
イズセンリョウ	アカメガシワ
イヌガシ	イヌシデ
ウリハダカエデ	ウドカズラ
クロバイ	エノキ
テイカカズラ	カラスザンショウ
ナギ	コジイ
ナンキンハゼ	ツタ
	ノダフジ
	ヒサカキ
	ヤマイバラ
7種	10種

表2　防護柵を用いた更新稚樹の被食回避実験.

	調査区出現総個体数	鹿が食べない種		鹿が食べる種		鹿が食べない種の死亡率	鹿が食べる種の死亡率
		生残個体数	死亡個体数	生残個体数	死亡個体数		
	（1／13m²／2.5年）	（1／13m²／2.5年）	（1／13m²／2.5年）	（1／13m²／2.5年）	（1／13m²／2.5年）	（1／2.5年）	（1／2.5年）
柵内	206	71	39	48	48	0.355	0.500
柵外	270	43	94	6	127	0.686	0.955

期間中にイノシシによる防護柵の破壊，調査区の地表撹乱，それに伴う稚樹の死亡は無かった。従って，イノシシによる食害，踏みつけは無かったと考える。柵内，柵外とも死亡の多くは夏期の乾燥時に生じたので，水分の欠乏による死亡がD (B)項では重要な要因と考えられた。

柵内では鹿による被食死亡率D (G)，踏圧死亡率D (T) も働かないので，(1) 式は以下のように単純化される。

$$D = D(B) \qquad (2)$$

ここで，柵内で死亡した稚樹個体数は鹿が食べない種で39個体，鹿が食べる種で48個体であるから，その総死亡数は87個体となる。従って鹿が食べない種および食べる種の平均死亡率Dは

$$D = D(B) = 87/206 = 0.422 \qquad (3)$$

と推定し得る（表2）。柵外の鹿が食べない種D (G) = 0に対しても死亡が認められ，

$$D = D(T) + D(B) = 0.686 \qquad (4)$$

である（表2）。(4) 式に (3) 式のD (B) の値を代入して，

$$D(T) = 0.264 \qquad (5)$$

を得る。柵外の鹿が食べる種には (1) 式の3死亡要因の全てが関わり，

$$D = D(G) + D(T) + D(B) = 0.955$$

となる（表2）。上式に (3)，(5) 式のD (B)，D (T) の数値を代入してD (G) を求めると

$$D(G) = 0.269 \qquad (6)$$

が得られる。これらの数値から，鹿が食べる種および食べない種について，柵外における全死亡率Dに対する各死亡要因の比率が計算できる。この比率をここでは寄与率とする。

鹿が食べる種の柵外での全死亡率D =0.955に及ぼす被食死亡率および踏圧死亡率の割合（寄与率）は，$D(G)/D$ =0.269／0.955=0.282，$D(T)/D$ =0.264／0.955=0.276となって両者はほぼ同じである。また，両死亡要因の全死亡率に対する寄与率は0.282+0.276=0.558となって，バックグラウンド死亡率D (B) の寄与率0.422／0.955 =0.442を超えている。即ち，鹿が食べる種の稚樹の死亡に関しては，狭義のアレロパシー効果が仮定できる場合でも，狭義アレロパシー効果が示す土壌を介した間接相互作用比べ，鹿の食害と踏圧という直接相互作用の影響が大きい。

鹿の食べない種の柵外での全死亡率D =0.686に対する踏圧死亡率とバックグラウンド死亡率の寄与率は，それぞれ0.385，0.615となって，全死亡率に対するバックグラウンド死亡率の寄与が大きい。バックグラウンド死亡には狭義のアレロパシー効果も排除しないので，この数値は狭義のアレロパシー効果が強力にあると仮定する時，その影響は鹿の食べない種で表れ易いことを示す。鹿の食べない種で最も数多く出現した種はナギであったから，ナギに狭義アレロパシー効果が最も表れ易いことになって，論理矛盾に陥る。従って，玉井による，鹿避けの防護柵を用いた更新稚樹の被食回避実験は，鹿の食害という広義のアレロパシー現象を肯定しつつも，ナギラクトンを用いた他植物への攻撃という狭義のアレロパシー効果を明らかに否定するものであった。

葉のナギラクトン含量

大前（Ohmae *et al.*, 1996）は御蓋山西斜面で，純林化の進んだ良く発達したナギ林を調査林分として，ナギの葉のナギラクトン濃度の季節変動をモニタリングした。葉齢1年以上の成熟葉のナギラクトン濃度には，5月～6月の新葉展開時に高く，冬期に低い季節変動が認められた。また，葉齢1～2カ月の新葉のナギラクトン濃度は，5月～6月時点での成熟葉のそれの約1.5倍の高濃度となり，成熟葉から新葉へのナギラクトンの転流を示唆した。これらのナギラクトン濃度の季節変

動は，被食防衛を効率的に行うため，ナギラクトンが樹体内で移動することを示している（Ohmae *et al.*,1996）。

成熟葉の乾重1gあたりのナギラクトン量の12カ月平均値，3.81×10^{-4} g／g に，成熟葉1枚の平均乾重0.17gを乗じて，成熟葉1枚あたりのナギラクトン量 6.48×10^{-5} g の値を得た。ナギの成熟葉1枚の平均含水量が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た状態を仮定し，ナギラクトンの1異性体であるナギラクトンCの分子量（380）ベースの体積モル濃度で，葉のナギラクトン濃度を求めると 9.47×10^{-4} M（モル／リットル）の値が得られた。ナギラクトンにはA～Fの6タイプの構造異性体が知られているが，中でもナギラクトンCは最大の分子量を持つ。9.47×10^{-4} M の濃度は，Hayashi & Sakan（1974）が報告している，ナギラクトンによるカラスムギ子葉鞘の50％成長阻害濃度の平均値 3.14×10^{-5} M を上回るものであった。即ちナギの個々の葉は被食防衛に見合うナギラクトンを集積している（Ohmae *et al.*, 1996）。

林内雨のナギラクトン含量

上に述べた葉のナギラクトン濃度の季節変動の知見は，ナギラクトンが被食防衛に効果的に働くことを示すものの，必ずしも狭義のアレロパシー効果を支持するものでは無い。狭義のアレロパシー効果が起こるためには，ナギラクトンが樹体から土壌に移動し，土壌水に熔け，根から他植物に吸収される必要がある。この意味で雨水は狭義のアレロパシーにおける化学物質の有効な移動ルートとなると共に，アレロパシー物質の濃度によっては雨水そのものが他植物の生育に影響を与えることにもなる。大前ら（1998）は，ナギラクトンの降水による溶脱量を1年間測定し，以下の結果を得た。

林内雨に含まれるナギラクトン濃度の月変動は 0.6×10^{-12} g／ml～10.2×10^{-12} g／ml の範囲にあり，平均 4.7×10^{-12} g／ml ＝ 1.24×10^{-11} M をとなった。この値は，先に述べたカラスムギ子葉鞘の50％成長阻害濃度よりはるかに小さく，降水が他植物の成長を直接に阻害する可能性を否定するものである。また，降水ルートを経由したナギラクトンの土壌への大量移動を否定するものでもある。

石川（1971）は破砕したナギの葉の水抽出物には他植物の成長阻害が認められるが，破砕しないナギの葉の水抽出物には阻害効果が認められなかった経験についても言及している。降水中の低いナギラクトン濃度は石川の経験に合致すると共に，ナギラクトン結晶が水に溶解しない性質を反映するかも知れない。

ナギラクトンの群落内動態

降水によるナギラクトンの移動が僅かであるとすれば，移動ルートの可能性は落葉や樹木の倒壊など，リターフォールのみが担うことになる。また，たとえ雨水を介したナギラクトンの樹体から土壌への移動が微々たるものではあっても，土壌中でのナギラクトンの分解が極めて遅く，林外への流出も少なければ，ナギラクトンは土壌に蓄積可能である。この可能性を検討するためには，諸量を精密に測定し，詳細なナギラクトン動態を把握する必要がある。大前はこれを御蓋山西斜面の純林化の進んだ林分で実施し，その結果を図1のコンパートメントモデルで表した（Ohmae *et al.*, 1999；山倉, 1999）。

ナギラクトンの性質に関しては，1）6種の構造異性体の存在，2）葉や幹など植物器官の違いによって各異性体の存在量が異なること，3）微生物，植物，ガン細胞に対する毒性などが指摘さ

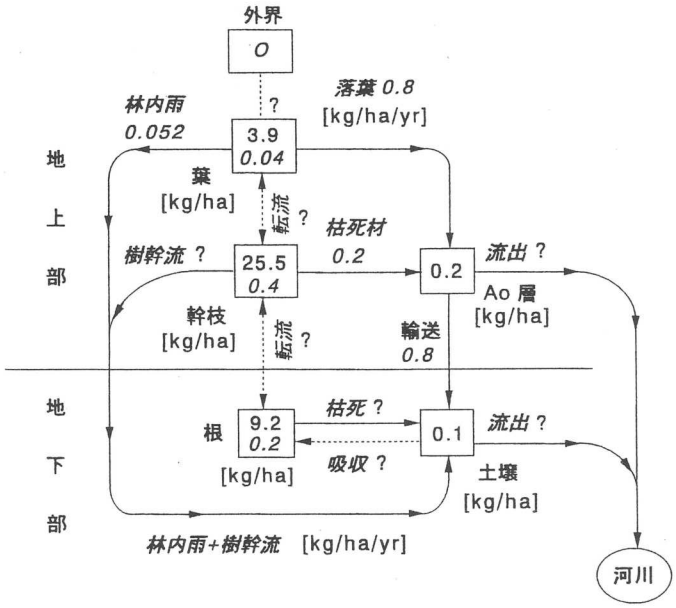


図1 純林化が進み，良く発達したナギ林におけるナギラクトンの群落内動態．ボックスおよびボックス内の立体数字はナギラクトン現存量（kg／ha），ボックス内の斜体の数字はナギラクトン現存量増加量（kg／ha／年），実線・点線・斜体の数字はナギラクトンのフロー（kg／ha／年），点線は未解明の仮説的なフロー，矢印の向きはフローの方向，点線の両端に矢印を持つフローは樹体内の物質の転流，および疑問符付フローは未測定のフローを示す．ナギラクトンの生産器官と生産過程が不明なため，外界と樹体を結ぶフローに矢印を付せない．現存量とフローの諸数値は，ナギ林の炭素循環（山倉，1999）の各諸量に，ナギラクトン濃度（Ohmae et al., 1999）を乗じて求めた．

れている（Hayashi & Sakan, 1974）。しかし，各異性体が生産される器官の特定は未だ成されておらず，構造変換を通じた異性体間の相互関係，植物体内の転流なども未解明である。このため，測定困難の項目も含めて，ナギラクトンの動態には不明な点が多い。図1の疑問符？は，その性質が全く不明であるか，または量的把握が困難であった諸量を表す。また，図中の数値には，更なる検討を必要とするものもある。図1のナギラクトン動態の諸数値が暫定的であるとはいえ，Ao層からの極めて大きなナギラクトンのフローに対し，無機質土壌（土壌）での少ないナギラクトン集積は注目に値する。

ナギラクトンの再吸収

図1でAo層から土壌へのフローは，ナギラクトンが微生物に対して強い毒性を持ち，難分解性であることを根拠に，リターバック法で観察したナギラクトンの落葉からの消失量（kg／ha／yr）をそのままフローの項に代入したものである。落枝，枯死幹からのナギラクトン消失は未測定で含まれていないので，ナギラクトンの難分解性の仮定と落葉からの消失量の推定が正しいとすると，このフローは過小評価となっている筈である。土壌のナギラクトン集積量は，栄養塩類の土壌集積量推定法をナギラクトンの土壌中の垂直分布データに適用して推定されている。このフローと集積量のアンバランスを合理化するためには，すばや

いナギラクトンの再吸収または土壌水を経由した外界への流出が必要である。ナギ林の近くを流れる吉城川の水では，ナギラクトンは検知不可能であったため，大前はナギによるナギラクトンの積極的再吸収が生じているのではないかと推論した（Ohmae *et al.* 1999）。この推論を，ここでは再吸収説とする。

発達したナギ林では土の中のナギラクトンは働かない

ナギラクトンの土壌集積量 0.1 kg／ha（図 1）が，ナギ林土壌の平均圃場容水量から求めた土の深さ 100 cm までの総土壌水量，4200 m^3／ha／100 cm，に溶解した時のナギラクトン濃度を求めると 6.27 x 10^{-8} M となった。この濃度はカラスムギ子葉鞘の 50 %成長阻害濃度 3.14 x 10^{-5} M 以下で，ナギ以外の他植物の成長を阻害しない。土壌水が減少してナギラクトン濃度が 3.14 x 10^{-5} M に達する時の土壌水量を求めると 8.38 x 10^6 cm^3／ha となる。この水量が土深 100 cm までの土壌に蓄えられるとして，1 cm^3（面積 1 cm^2 x 土の深さ 1 cm）あたりの水量に換算すると，8.38 x 10^{-4} cm^3／cm^3 となった。このような水量では，植物はアレロパシーによる生育阻害ではなく，乾燥によって枯死する筈である。これらの数値は，土壌に集積されたナギラクトンが他植物の生育を阻害するという，狭義のアレロパシー効果を否定すると共に，ナギ林土壌は他植物の成長を阻害しないという石川（1971）のパラドックスを再現している（Ohmae *et al.*1999）。

土の中のナギラクトンが働ける条件

小量であるとはいえ，ナギラクトンは土壌に存在し，これを抽出して濃縮すれば確実に他植物の成長を阻害できる（玉井，1990）。ナギによる土壌ナギラクトンの積極的再吸収と集積量の低下（再吸収説）は，純林化の進んだ発達したナギ林で認められた。再吸収説が成り立つためには十分な根の量が必要なので，発達した林分で再吸収説が成立しやすいことは理解できる。しかし，ナギの根が未発達な状況下では何が起こるであろうか。ナギラクトンの集積如何では，他の植物の生長が阻害されることも生じ得る。土壌中のナギラクトン集積が十分であり，かつナギの根が未発達な状況を生み出すには，ナギを倒壊させれば良い。このような状況を自然条件下で導く駆動力として，台風などの気象災害があげられる。従って，発達した林分で働けなかったナギラクトンの毒作用は，森林の大規模撹乱時には働けることになる。この意味で（狭義の）アレロパシー説を全て否定することはできない。

ナギラクトンの用法

合目的解釈を施せば，ナギは効率良くかつ巧みに毒を操っている。その繁栄にあっては積極的に毒を再吸収し，外力による繁栄の崩壊に際しては一気に毒を放出して子孫の更新を助ける。平時にあっては動物からの攻撃には備えるが他植物を攻撃することを慎む謙虚な生活，動乱期には一族の存続をかけて他植物を攻撃することを厭わない生活。ナギラクトンの用法に関して，ナギの生活は合理的に仕組んである。

結　論

御蓋山ナギ林の起源に関しては三好の植樹説と小清水の献木説がある。植樹説は御蓋山の西斜面でかなり大規模なナギの植林が行われたことを想定するのに対し，献木説は春日大社創祀時に少数のナギが献木植栽されたとするものである。献木説は春日山照葉樹林へのナギの侵入がもたらす種多様性の劣化など，自然保護の今日的課題を予見

しており，ナギ林および照葉樹林の管理と保護に指針を与える。

ナギ林の分布域拡大を説明する小清水・菅沼の仮説は，始祖集団適正性比説，生育環境説，被食説，耐陰性説，共生菌根説，アレロパシー説，台風説の7部分仮説から成る。これらの部分仮説の中，検証データが存在するものは，生育環境説，被食説，耐陰性説，アレロパシー説，台風説である。共生菌根を直接取り扱った研究は無い。台風説については，種子散布や気象データの解析が必要である。

被食説とアレロパシー説をデータを基に検証した結果，被食説の有効性と良く発達した林分におけるアレロパシー説の非実現性を確認した。被食説の有効性は，ナギは春日大社神鹿に助けられて，その分布域を拡大することを意味する。アレロパシーとは，ナギの産する毒物質が土壌や雨水を介して他植物に移動し，移動先の他の植物の成長を阻害するという現象である。このアレロパシーが働かない理由として，土壌に放出された毒物質をナギが積極的に吸収する可能性（再吸収説）があげられる。アレロパシーが働く場合として，ナギ林の大規模一斉倒壊があげられる。

ナギ林の管理の具体策については，本研究の別の報告で述べる。ナギ林拡大に関する被食説の有効性は，既に多くの識者によって指摘されている”ナギ林管理における神鹿個体群制御の重要性”を再確認するものである。

引用文献

Anon. 1982. 奈良公園史年表.「奈良公園史」(奈良公園史編集委員会編)，付表1－24. 奈良県，奈良.

エルトンC.S. 1958 (川那部浩哉・大沢秀行・安部琢哉訳，1988). 侵略の生態学[新装版]. 3＋223＋15pp. 思索社，東京.

波戸岡ゆり・菅沼孝之. 1989. 春日大社境内の緩傾斜地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.

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

Hayashi, Y. & Sakan, T. 1974. Nagilactones, plant growth regurators with anantiauxin-like activity. In: *Plant Growth Substances: Proceedings of the 8th International Conferenceon Plant Growth Substances*, 525－532. Hirokawa, Tokyo.

平田善文. 1975. ナギ (*Podocarpus nagi* Zoll. et Moritzi) について：春日大社境内のナギ林について.「昭和49年度春日大社境内原生林調査報告，植物・動物」(春日顕彰会編)，11－16. 春日顕彰会，奈良.

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

Ito, S., Kodama, M., Sunagawa, M., Honma, H., Hayashi, Y., Takahashi, S.,Ona, H., Sakan, T. & Takahashi, T. 1969. Configurations of nagilactones C and D. *Tetrahedron Letters*, :2951－2954.

古前恒・林七雄. 1985. 身近な生物間の化学的交渉：化学生態学入門. 2＋221pp. 三共出版，東京.

小清水卓二. 1943. 春日神社のナギの樹叢.「大和の名称と天然記念物」(小清水卓二著)，39－45. 天理時報社，奈良.

――・菅沼孝之. 1971. 御蓋山の植生.「奈良市史自然史編」(小清水卓二編)，138－147. 奈良市，奈良.

三好学. 1926. 春日神社ノなぎノ樹叢.「天然記

念物調査報告植物之部第三輯」(内務省編), 112－122. 白鳳社, 東京.
大井次三郎. マキ科. 日本植物誌 (大井次三郎著), 47. 至文堂, 東京.
Ohmae, Y., Shibata, K. & Yamakura, T. 1996. Seasonal change in nagilactone contents in leaves of *Podocarpus nagi* forest. *Journal of Chemical Ecology*, 22 (3) : 477－489.
――・――・――. 1998. ナギに含まれる植物成長調整物質の溶脱. KONC 20 (1) : 25－31.
――・――・――. 1999. The plant growth inhibitor nagilactone does not work directly in a stabilized *Podocarpus nagi* forest. *Journal of Chemical Ecology*, 25 (4) : 969－984.
プリマック R. B. 1995 (小林洋美訳, 1997). 保全生物学のすすめ. 398pp. 文一総合出版, 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, 20 : 38－40.
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」(春日顕彰会編), 5－10. 春日顕彰会, 奈良.
――. 1982. 奈良公園平坦部の樹木景観.「奈良公園史自然史編」(奈良公園史編集委員会編), 35－44. 奈良県, 奈良.
――. 1985. 天皇陛下とナギ林. 随想森林, 13 : 39－40.
――. 1988. 春日大社境内のナギ林の生態. 関西自然保護機構会報, 15 : 55－68.
――・河合洋子. 1977. 春日大社境内植生の植物社会学的研究.「昭和51年度春日大社境内原生林調査報告」(春日顕彰会編), 15－40. 春日顕彰会. 奈良.
――・――. 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 (4) : 221－228.
――・織田くみこ・水野一美. 1990. 春日大社境内ナギ林の林分構造とナギの密度分布.「史跡春日大社境内地実態調査報告及び修景整備基本構想策定報告書」(春日顕彰会編), 51－63. 春日顕彰会, 奈良.
――・高津加代子. 1975. 春日山原始林の自然保護のための植物生態学的研究および提言.「特別天然記念物春日山原始林緊急調査報告書, 奈良県文化財調査報告第22集」(奈良県教育委員会編), 83－96. 奈良県教育委員会, 奈良.
鈴木三男. 1997. マキ科.「朝日百科植物の世界」(岩槻邦男・大場秀章・清水建美・堀田満・G. T. プランス・P. H. レーヴン鑑, 岩月善之助ほか16名編) 11巻, 274－278. 朝日新聞社, 東京.
玉井潤. 1990. ナギ林の組成と構造. 61pp. 大学院理学研究科修士論文, 大阪市立大学, 大阪.
王玉南. 1993. ナギ林の炭素循環. 43＋57pp. 大学院理学研究科修士論文, 大阪市立大学, 大阪.
渡辺弘之. 1975. 奈良公園の植生, 景観に及ぼす鹿の影響.「昭和50年度春日大社境内原生林調査報告」(春日顕彰会編), 35－42. 春日顕彰会, 奈良.
――. 1977. ナギ林の林分構造.「昭和51年度春日大社境内原生林調査報告」(春日顕彰会編), 47－52. 春日顕彰会, 奈良.
山倉拓夫. 1999. 陸上生態系における二酸化炭素収支のモデル化.「農林水産生態系を利用した地球環境変動要因の制御技術の開発」(農林水産技術会議事務局編), 90－95. 農林水産省農林水産技術会議事務局, 東京.