関西自然保護機構会誌 *23*（*1*）：*51*－*63*, *2001*

原　著

壊滅的森林撹乱が引き起こすアレロパシーの予測
（御蓋山ナギの分布域拡大 2）

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

Predicted allelopacy caused by catastrophic forest disturbance (Territorial expansion in *Podocarpus nagi* at Mikasayama Hill, Nara, Japan. 2). 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多様性の劣化の諸問題（菅沼，1988）の解明は，侵略の生態学，化学生態学，保全生物学の興味ある研究課題であると共に，ナギ林の合理的管理およびナギ林に隣接する春日山照葉樹林の保護を謀る上で重要である。前報（山倉ら，2000）で述べたように，本研究の目的はこれらの諸問題の解明および二森林の保全と管理に関連している。

前報では，ナギ林の起源に関する三好（1926）の植樹説と小清水（1943）の献木説，および分布域拡大要因に関する小清水・菅沼（1971）の仮説を中心に，これまでの諸研究を概観した。この小清水・菅沼の仮説は 7 つの部分仮説から成るが，その第 6 部分仮説はナギが産する生理活性物質ナギラクトンの毒作用によってナギの分布域拡大が起こるとするもので，この部分仮説を前報では（狭義の）アレロパシー仮説（または説）と記した。

大前（Ohmae *et al.*, 1999）が明らかにしたナギラクトンの群落内動態のデータを基にアレロパシー説を検討すると，アレロパシーは発達した純林状の林分では働かず，大規模撹乱後の林分でのみ働くという意外な可能性が示唆された。すなわち，発達したナギ林では，根によるナギラクトンの活発な再吸収がナギラクトンの土壌集積を妨げるため，アレロパシー効果は検知不可能な水準にまで引き下げられている。この状態においては，ナギラクトンは被食防衛物質としてのみ働く。しかし，ひとたびナギ林に大規模撹乱が生ずれば，根の再吸収能は失われるのに反し，ナギの死体から大量のナギラクトンが林地に放出されるので，強いアレロパシー効果が惹起される（Ohmae *et al.* 1999；山倉ら，2000）。この逆説的見解は，将来的にナギ林に大規模撹乱が生ずるかも知れないと考えるとき，ナギラクトンが予想もつかない影響を御蓋山の森林に与える可能性を示唆している。本報告はナギラクトン動態を記述する第一次近似モデルを用い，大森林撹乱時のアレロパシーについて数値的検証を試みるものである。

研究実施に際し御支援ならびに御助言を頂いた，菅沼孝之先生，林雄二先生，春日大社，奈良公園管理事務所の皆様に感謝致します。報文をお読み頂き，誤りの指摘を含めて貴重なコメントを頂いた米田健氏に感謝致します。なお，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-RFTF 96 R 16001，代表者・磯貝彰）の研

究助成を受けた。

ナギラクトン循環の諸量と推定法

ナギラクトンは炭素，水素，酸素から成る化合物であり，A（$C_{19}H_{24}O_6$）～F（$C_{19}H_{24}O_4$）の6構造異性体が知られている（Hayashi *et al.*, 1968）。化学式で明らかなように，その循環にはチッソやリンなどの栄養素の循環を考慮する必要が無く，炭素循環と類似する部分が多い。大前（Ohmae *et al.*, 1996, 1999）は御蓋山西斜面で，純林状の発達度の高いナギ林分を調査対象に選び，ナギラクトンの群落内動態を調べた。ナギラクトンはナギの樹体内で生成され，樹体と土壌の間を循環し，一部は外界に放出される。その様相は群落内の炭素循環に類似し，コンパートメントモデルを用いてあらわすと，図1のような第一次近似が得られた（Ohmae *et al.*, 1999；山倉，1999；山倉ら，2000）。ナギラクトンの群落内動態において，ナギラクトンの一部は樹体を構成する葉，幹，枝，

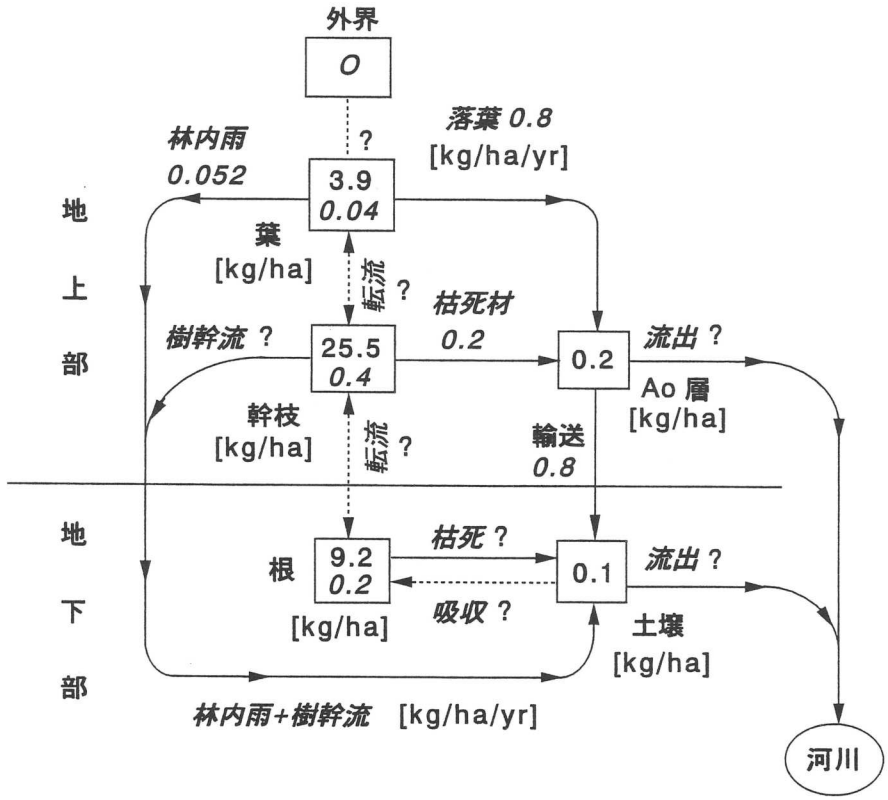


図1． 純林化が進み，良く発達したナギ林のナギラクトン循環．ボックスおよびボックス内の立体数字はナギラクトン現存量（kg／ha），ボックス内の斜体の数字はナギラクトン現存量増加量（kg／ha／年），実線・点線・斜体の数字はナギラクトンのフロー（kg／ha／年），点線は未解明の仮説的なフロー，矢印の向きはフローの方向，点線の両端に矢印を持つフローは樹体内の物質の転流，および疑問符付フローは未測定のフローを示す．ナギラクトンの生産器官と生産過程が不明なため，外界と樹体を結ぶフローに矢印を付せない．現存量とフローの諸数値は，ナギ林の炭素循環（山倉，1999）の各諸量に，ナギラクトン濃度（Ohmae *et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

根の諸器官の間および樹体と土壌の間を循環するので，ここではナギラクトンの群落内動態をナギラクトン循環と記す。

本報が依拠する基本データは，上に述べた大前が測定したナギラクトン循環の諸数値である（図1）。これらの諸数値は前報に記したが，諸量の推定および算出の方法についての説明は省略した。本報ではこれらの諸数値に簡単な演算を施し，更なる諸量を算出する。その算出に際し，基礎数値の推定法に関する情報は必須である。このため，以下に図1の諸数値推定法の概要を記す。

図1の諸数値で，葉，幹枝の植物体コンパートメントに貯留されているナギラクトン量は相対成長法（Ogawa & Kira, 1977）で求めた植物体現存量（g／ha）に，各器官の単位重さあたりナギラクトン濃度（g／g）の12カ月平均値を乗じて算出した。根のナギラクトン量はT／R比を用いて推定した。林分のT／R比が3～4の値を取ることが多い（吉良，1976）ので，地上部現存量の30％として根の現存量を推定し，これに根のナギラクトン濃度を乗じて，根のナギラクトン量とした。なお，葉，幹枝，根のナギラクトン濃度は，前報で述べたカラスムギ子葉鞘の50％成長阻害濃度（3.14 x10^{-5} M ; Hayashi & Sakan, 1974）に比べ十分大きかった。A_o層のナギラクトン量は，A_o層乾物重にA_o層乾物重あたりのナギラクトン量を乗じて求めた。無機質土壌（以後土壌と記す）中のナギラクトン量は，土壌のナギラクトン集積量（g／ha／土深1 cm）の土の深さ方向の変化を指数関数で近似し，これを土深方向で積分することから求めた。

植物体現存量の増加にともなうナギラクトン増加量は，積み上げ法で求めた葉，幹枝，根の植物体現存量の増加量（g／ha／年）に単位重さあたりナギラクトン濃度（g／g）の12カ月平均値を乗じて算出した。落葉にともなうナギラクトンフローは，月別落葉量（g／ha／月）に月別に測定した落葉のナギラクトン含有率（g／g）乗じて，葉からA_o層への月別のナギラクトン移動量（g／ha／月）を求め，その12カ月間の総和（g／ha／年）を算出して推定した。幹枝からA_o層へのフローは落枝によるものであるが，その算出法は落葉にともなうナギラクトンフローに準ずる。ナギラクトンの林内雨によるフローは，林内雨のナギラクトン濃度を1年間測定して求めた。樹幹流によるフローは未測定である。

リターバックを用いて落葉からのナギラクトンの消失の時間t（年）方向の変化を調べると，次式が得られた。

$X(t) = X(0)\ \mathrm{Exp}[-5.8t]$,

$X(1) = 0.003\ X(0)$

ここで，$X(t)$は実験開始からt年後における落葉ナギラクトン濃度（g／g），$X(0)$は初期濃度，$X(1)$は$t=1$における落葉ナギラクトン濃度である。すなわち，落葉中のナギラクトンは1年間でその99.7％が消失する。この消失の原因としては，ナギラクトンの分解およびA_o層から土壌への輸送が考えられる。しかし，ナギラクトンは微生物の増殖を強く阻害する難分解性物質であるので，ナギラクトンの分解によるA_o層からの消失は考えにくい。ナギラクトンが分解されにくいとすれば，ナギラクトンのA_o層からの消失は主として土壌への物質の輸送によることになる。この考えに基づき，図1のA_o層から土壌へのフローを，落葉による葉からA_o層へのフロー（0.8 kg／ha／yr）の99.7％として算出した。そのため，この値は落葉による葉からA_o層へのフローにほぼ等しい。

1年間で99.7％の落葉からのナギラクトン消失率は，同じく時間t（年）の指数関数

$X(t) = X(0)\ \mathrm{Exp}[-0.33\,t]$,

$X(t)$：分解試験開始後t年目の落葉重（g），

X (0)：初期落葉重 (g),

を用いて推定したナギ落葉の乾物消失率,

$1-X$ (1) $/X$ (0) = 0.281 (28.1%)

と比べると極めて大きい (Ohmae *et al.*, 1999)。

ナギラクトン循環モデルの構成

外界とナギを結ぶフローの仮定

ナギラクトンは他の被食防衛物質とならんで，二次代謝産物であると考えられている。樹体内における生産器官や生成に関与する化学反応は全く不明である。しかし，その化学式から明らかなように，ナギラクトンは炭素，酸素，水素の元素から成る化合物であり，構成元素において光合成産物である糖類と変わらない。これらの3元素は外界たる大気圏と土壌圏に豊富に存在する。3元素の中，炭素および酸素は二酸化炭素として葉の気孔を経由して外界からナギの樹体に取り込まれる。また水素は酸素と共に，水として根によって外界からナギの樹体に取り込まれる。二酸化炭素と水の形で取り込まれた3元素は葉の光合成によって糖類に変換されるが，ナギラクトンの原材料はこの糖から出発していると考えても大きな誤りは無いであろう。このように考え，本報告では外界とナギを結ぶフローを外界Oからナギの葉Fへと向かう V (OF) と仮定する。

記号と定義

図1のナギラクトン循環のコンパートメントモデルで，コンパートメントとフローの諸量を次の記号と単位で表す。諸量の記号化および単位の指定は，諸量の微分方程式を用いてナギラクトン循環を数値解析するために必要である。

t：時間 [yr]

F：葉のナギラクトン集積量 [kg／ha]

C：幹と枝のナギラクトン集積量 [kg／ha]

L：A_o 層のナギラクトン集積量 [kg／ha]

R：根のナギラクトン集積量 [kg／ha]

M：土壌のナギラクトン集積量 [kg／ha]

V (OF)：外界Oから葉Fへのフロー [kg／ha／yr]

V (FL)：落葉によるFからAo層Lへのフロー [kg／ha／yr]

V (LM)：輸送によるLから土壌Mへのフロー [kg／ha／yr]

V (FM)：林内雨によるFからMへのフロー [kg／ha／yr]

V (CM)：樹幹流による幹と枝CからMへのフロー [kg／ha／yr]

V (CL)：落枝と倒木によるCからLへのフロー [kg／ha／yr]

V (RM)：枯死による根RからMへのフロー [kg／ha／yr]

V (MR)：再吸収によるMからRへのフロー [kg／ha／yr]

V (RC)，V (CR)：R～C，C～R 間の転流 [kg／ha／yr]

V (CF)，V (FC)：C～F，F～C 間の転流 [kg／ha／yr]

V (LO)：分解によるLからOへのフロー [kg／ha／yr]

V (MO)：分解および流出によるMからOへのフロー [kg／ha／yr]

上の諸量の記号と定義から，微分記号をdとして，以下の関係式を得る。

$$dF/dt = V(OF) + V(CF) - V(FC) - V(FL) - V(FM) \quad (1)$$

$$dC/dt = V(FC) + V(RC) - V(CF) - V(CR) - V(CL) - V(CM) \quad (2)$$

$$dR/dt = V(CR) + V(MR) - V(RC) - V(RM) \quad (3)$$

$$dL/dt = V(FL) + V(CL) - V(LM) -$$

$$V(\mathrm{LO}) \qquad (4)$$

$$dM/dt = V(\mathrm{FM}) + V(\mathrm{CM}) + V(\mathrm{RM}) + V(\mathrm{LM}) - V(\mathrm{MR}) - V(\mathrm{MO}) \qquad (5)$$

輸送係数

上の（1）～（5）式の諸量間の関係には不明な部分が多い。ここでは V（OF）を除くすべてのフローに対する第一次近似として，次の仮定を置く。すなわち，ナギラクトンフローの大きさは，ナギラクトンフローの流出源コンパートメントにおけるナギラクトン集積量（貯留量）に比例する。この仮定に従い，フローの流出源にあたる任意のコンパートメントをP，Pにおけるナギラクトン集積量を P，フローの流入先となる任意のコンパートメントをQ，P～Q間のフロー V（PQ）の比例係数を K（PQ）［1／yr］で表記すると，V（OF）以外については次式が成り立つ。

$$V(\mathrm{PQ}) = K(\mathrm{PQ}) \cdot P \qquad (6)$$

上式で新たに定義した K（PQ）をナギラクトンの輸送係数と呼ぶ。この輸送係数と性質不明とした V（OF）を具体的に定めれば，（6）式を（1）～（5）式に代入してナギラクトン循環を数値的に解くことが可能となる。（6）式が V（OF）について成り立たない理由として，大気中などの外界ではナギラクトンは存在せず $P=0$ と考えなければならないことがあげられる。

諸量の検討と未測定量の推定

平衡状態

輸送係数は図1のコンパートメントモデルの諸量から推定される。この推定を行うためには，諸量が既知である必要がある。しかし，実際には多くの未測定の諸量が存在する。この未測定諸量を検討し，可能ならばその推定値を得るため，ここでナギラクトン循環の平衡状態を仮定する。これまでに得た諸数値が発達した林分に対応した数値であることを考慮すると，この平衡状態の仮定に大きな誤りは無いと思われる。平衡状態の仮定から，（1）～（5）式の束縛条件として次式を得る。

$$dF/dt = dC/dt = dR/dt = dL/dt = dM/dt = 0 \qquad (7)$$

上の（7）式の条件下で個々の諸量を検討し，以下に未測定量の仮説的推定を試みる。

V（OF）の推定

V（OF）は外界からナギ林分内へのナギラクトン取り込み速度を意味する。この量を直接測定することは技術的に不可能であるが，取り込まれたナギラクトンは新たな生成物として一度はナギの樹体内に集積されるはずであろう。ここでは，新たに取り込まれたナギラクトンの意味で，ナギの植物体現存量の増加量に対応するナギラクトン増加量を V（OF）と仮定する。すなわち，

$$V(\mathrm{OF}) = 0.04 + 0.4 + 0.2 = 0.64\ [\mathrm{kg/ha/yr}] \qquad (8)$$

を得る（図1）。

V（FC）および V（CF）の推定

平衡状態では葉への流入フローの総和は，葉からの流出フローに等しく，（7）式で示すように F の増加は生じない。（1）式の右辺に V（OF）＝0.64，図1の V（FL）＝0.8，V（FM）＝0.052 を代入し，（7）式の条件を当てはめると，

$$V(\mathrm{CF}) - V(\mathrm{FC}) = 0.212 > 0\ [\mathrm{kg/ha/yr}]$$

を得る。このフロー推定値は，葉と地上部非同化部の間の転流の差し引き量について，葉から地上部非同化部への転流量に比べ，地上部非同化部から葉への転流量が卓越していることを示す。従って，転流の差し引き量のみに注目すれば，

$$V(\mathrm{FC}) = 0,\ V(\mathrm{CF}) = 0.212\ [\mathrm{kg/ha/yr}] \qquad (9)$$

として扱うことができる。

V(CM)，V(CR) および V(RC) の推定

樹幹流による幹枝から土壌へのナギラクトン輸送 V(CM) は未測定である。ここでは，この輸送量は林内雨による輸送量 V (FM) にほぼ等しいと仮定し，

$$V(\mathrm{CM}) = 0.05\ [\mathrm{kg/ha/yr}] \qquad (10)$$

と見積もる。

(2) 式の右辺に，図1の幹枝コンパートメントに関与するフローおよび (9)，(10) 式の値を代入し，(7) 式の条件下で転流量を求めると，

$$V(\mathrm{RC}) - V(\mathrm{CR}) = 0.462\ [\mathrm{kg/ha/yr}]$$

の結果を得る。この結果は (9) 式で述べた理由から，

$$V(\mathrm{CR}) = 0,\ V(\mathrm{RC}) = 0.462\ [\mathrm{kg/ha/yr}] \qquad (11)$$

と見なし得ることを示す。

V(RM) および V(MR) の推定

枯死根量は，極めて推定が困難な量である。中根 (1979) は土壌中炭素の土の深さ方向の変化を数理的に解析して，細根枯死量が細根現存量の約20％に匹敵するという推定結果を得，この細根枯死率の値を全枯死根量の算出に適用した。この見積もりに従えば，根のナギラクトン集積量 9.2 [kg/ha] (図1) の 20％，1.84 [kg/ha/yr] のナギラクトンが土壌に輸送されることになる。根の枯死量に関しては，他に代替推定法がないため，この 1.84 の値を根の枯死による根から土壌へのナギラクトンフローとする。すなわち，

$$V(\mathrm{RM}) = 1.84\ [\mathrm{kg/ha/yr}] \qquad (12)$$

図1の根の関連数値，および (11)，(12) 式の数値を (3) 式に代入し，(7) 式の条件下で (3) 式を解くと，

$$V(\mathrm{MR}) = 2.302\ [\mathrm{kg/ha/yr}] \qquad (13)$$

を得る。この大きな V (MR) は，土壌ナギラクトンの根による活発な再吸収を示し，前報で述べた大前の再吸収説 (Ohmae *et al.*, 1999) を支持する。

V(LO) の推定と V(LM) の再推定

図1で A_o 層 (L) での貯留量とフローを注目すると，L，V (FL)，V (CL)，V (LM) の諸量は明記されている。ここで V (LM) には V (FL) 由来の量は含まれているものの，幹枝の分解率が不明であったため V (CL) からの量は含まれていない。従って，V (LM) = 0.8 [kg/ha/yr] は過少評価となっている。

幹枝の枯死によって生ずる枯死材の分解は米田 (1980) によって詳しく研究されており，成熟した熱帯雨林の枯死材供給速度は枯死材分解速度とほぼ等しいことが報告されている。ナギ林においても枯死材の供給と分解がつり合う平衡状態を仮定することには，大きな矛盾は無いであろう。問題となるのはナギラクトンの分解による消失である。図1では，落ち葉を形作るナギラクトン以外の他の有機物 (セルロースなど) が分解されても，落ち葉のナギラクトンはほとんど分解されることなく土壌に輸送されると仮定されている。この仮定に従えば，枯死材由来のナギラクトンもほとんど分解されることなく土壌に輸送されると仮定するほうが良い。すなわち第一次近似として，

$$V(\mathrm{LO}) = 0\ [\mathrm{kg/ha/yr}] \qquad (14)$$

を仮定する。この仮定および (7) 式に従えば，

$$V(\mathrm{LM}) = V(\mathrm{FL}) + V(\mathrm{CL}) = 1.0\ [\mathrm{kg/ha/yr}] \qquad (15)$$

となる。

V(MO) の推定

(10)，(12)，(13)，(15) 式の値，および図1の V (FM) =0.052 を (5) 式に代入し，(7) 式の条件下で V (MO) について解くと，

$$V(\mathrm{MO}) = 0.64\ [\mathrm{kg/ha/yr}] \qquad (16)$$

の値を得る。この値は V（OL）の値と等しいが，定常状態を仮定しているので2数値は一致しなければならない。既に述べた議論では微生物によるナギラクトンの分解は無いと仮定したので，外界へのナギラクトン輸送 V（MO）は土壌水の渓流河川への流出を通じて起こると考えなければならない。河川へのナギラクトンの流出は，検討すべき重要な問題をはらんでいる。

流出水のナギラクトン濃度

V（MO）の推定が正しいとすると，ナギ林からの流出水にはナギラクトンが含まれ，この毒物質を含んだ流出水が河川に流入することになる。流出水のナギラクトン濃度が高ければ，河川の水生生物に影響を与えるであろう。土壌からの流出水のナギラクトン濃度は流出（水）量に依存するので，ナギラクトン濃度の検討には流出量のデータを必要とする。しかし，御蓋山で流出水を測定した記録は見あたらない。

流出量は降水量と流出率の積に分解して考えることができる。奈良市の平均年降水量は1355 mm／年（国立天文台，1992）であるから，流出率の値さえ解れば流出水量の概数を知ることができる。榧根（1973）は日本で測定された24の流出率データを示しているが，その平均値は0.589であった。この流出率を用いて奈良市の平均年降水量から算出した流出量は798 mm／年となる。流出量の数値は条件によって大きく変わるため，この値の検討は流出量と表裏一体の関係にある蒸発散量によって行う。

蒸発散量は降水量から流出量を差し引いた量であるから，1355－798＝557 mm／年となる。蒸発散量は温度に対する依存性が高く，幾つかの基準となる値が知られている。例えば，Thornthwaitの気候的水収支法から求めた奈良市周辺の可能蒸発散量は750～850 mm／年（榧根，1973）とされているので，蒸発散量557 mm／年は可能蒸発散量の65～75％の値となる。比較的乾いた季節がある場合には，実際の蒸発散量は可能蒸発散量以下となるので，557 mm／年の値は可能蒸発散量の予測の範囲内にある。緯度的にみて奈良市が含まれる緯度40～50度の範囲の蒸発量の全球平均は641 mm／年（榧根，1973）とされている。557 mm／年の蒸散量は全球平均値に比べ84 mm少ないが，大きくは違わない。従って，ナギ林からの流出量を798 mm／年としても，大きな誤りは無いと考える。

0.64 kgのナギラクトンを798 mm x 1 ha＝7980 m^3 の水に溶解する時のナギラクトン濃度は2.11 x 10^{-7} Mとなる。この濃度は流出水の平均濃度を与えるが，カラスムギの50％成長阻害濃度3.14 x 10^{-5} M（Hayashi & Sakan, 1974）に比べ小さい。従って，流出水に含まれるナギラクトンが渓流や河川の水生生物に甚大な負の影響を及ぼし得る可能性は無い。

輸送係数の決定

図2はこれまでに述べた議論を基に作成した，平衡状態にあるナギラクトン循環を表している。この図で図1との相違は9箇所に及ぶが，多くは未測定量に仮説的数値を与えたことによる。このように諸量が定まれば，（6）式で定義したナギラクトンの輸送係数は K（PQ）＝V（PQ）／P として具体的定めることができる（表1）。V（PQ）および P は定数で与えられているので（図2），K（PQ）も定数である。

ナギラクトン集積過程の数値解

ナギラクトン循環の線形システム

既に述べたように，ナギラクトンの合成原料の

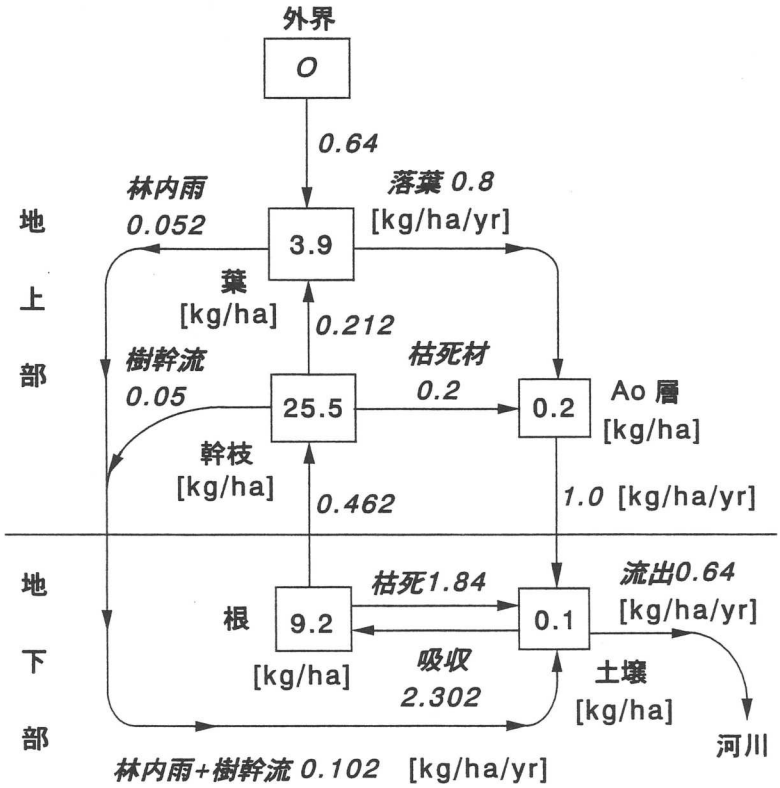


図2．平衡状態のナギラクトン循環．ボックスおよび矢印の意味は図1と同じである．諸数値はナギラクトン循環が平衡状態にあることを仮定して推定した．

表1．ナギラクトン循環の輸送係数．

輸送原因となる作用	輸送元 (P)	輸送先 (Q)	輸送量V(PQ) (Kg/ha/yr)	輸送係数の記号K(PQ)	輸送係数 (1/yr)
原料の取込	外界(O)	葉(F)	0.640	K(OF)	不明
落葉	葉(F)	Ao層(L)	0.800	K(FL)	0.205
林内雨	葉(F)	土壌(M)	0.052	K(FM)	0.0133
転流	幹枝(C)	葉(F)	0.212	K(CF)	0.00831
幹枝の枯死	幹枝(C)	Ao層(L)	0.200	K(CL)	0.00784
樹幹流	幹枝(C)	土壌(M)	0.050	K(CM)	0.00196
転流	根(R)	幹枝(C)	0.462	K(RC)	0.0502
根の枯死	根(R)	土壌(M)	1.840	K(RM)	0.200
水による輸送	Ao層(L)	土壌(M)	1.000	K(LM)	5.00
根の吸収	土壌(M)	根(R)	2.302	K(MR)	23.02
水による輸送	土壌(M)	河川(O)	0.640	K(MO)	6.40

取込は外界から葉へのフローで行われると仮定した。このフローの詳細は不明であるが，図2および表1では仮説的にナギ林の現存量増加量に対応するナギラクトン増加量を用いて，これを数値化した。このフローを葉に含まれるナギラクトン量（F）の関数で表すことができれば，他のナギラクトンフローの輸送係数は既に与えられているので（表1），（1）式～（5）式で定義したナギラクトン循環を数値的に解くことができる。ここでは，最も単純な場合を想定し，図2および表1で示した，

V（OF）＝ 0.64 [kg／ha／yr] ＝一定（17）

を葉へのナギラクトンフローと仮定する。すなわち，Fに関わらず，V（OF）は一定である。このように仮定すると，（1）～（5）式のナギラクトン循環は単純な線形システムとなり，その解析解や数値解を容易に求めることができる。ここでは，解析解の代わりに数値解を求めることによってナギラクトンの集積過程を検討する。

ナギラクトン集積過程

ナギラクトン循環の線形システムに表1の輸送係数および（17）式を代入し，t = 0の時

$F=C=R=L=M=10^{-20}$ [kg／ha]

とする初期条件を仮定する。この条件の基にシステムの数値解を求めると図3（A）および図3（B）の結果を得た。この結果は，ナギ林の時間方向の発達にともなうナギラクトンの集積過程を表す。ナギラクトンの集積量が飽和値に漸近する時間は，輸送係数の大きさに従ってM, L, F, R, Cの順に長くなっている。最も遅いCについて調べると，ナギラクトン集積量は330年および500年で飽和値の95％および99％に達する。従って，ナギラクトン循環がほぼ定常に達するには300年程度の時間を必要とし，この時間はナギ林の現存量蓄積に要する時間と密接に関係する。

森林崩壊時のナギラクトン循環

春日山照葉樹林で林冠ギャップの動態を研究した仲（Naka, 1982; Naka & Yoneda,1984）によれば，森林に撹乱をもたらす大形台風は平均6.57年に1回の間隔で奈良市を襲来し，春日山においては土地面積ベースで平均3.22％の林地を崩壊させる。この程度の部分的森林崩壊がナギ林で生じても，ナギラクトン循環が大きく変化することは無い。ここで問題とするのは，更に大規模な撹乱である。全てのナギが一斉に倒壊したら何が起こるであろうか。Ohmae *et al.*（1999）が危惧したように，ナギラクトンが大量に放出され，小清水・菅沼（1971）のアレロパシーが生ずる可能性がある。

ナギラクトンの土壌集積と土壌からの流出

既に述べたナギラクトン循環の線形システムに次の初期条件を与える。すなわちt＝0の時

$F=C=R=10^{-20}$ [kg／ha],

L＝ 25.7 [kg／ha], M＝ 9.3 [kg／ha]

とする初期条件を考える。ここでLの大きな値は，ナギの一斉倒壊により葉，幹，枝に集積されたナギラクトンが，全てA_o層に付加されることを意味する。Mの大きな値はナギの死亡によって，根のナギラクトンが土壌に移動することと対応する。この条件下でナギラクトン循環を数値的に解くと，図3（C）および図3（D）の結果を得た。

土壌中のナギラクトン集積量は初期から急激に減少し，2カ月，1年，2年，5年後にはそれぞれ3.52, 0.235, 0.184, 0.154 [kg／ha] の値となる。これらの量のナギラクトンが土の深さ1mまでの圃場容水量 4.2×10^6 リットル／haに溶解した時の濃度は，それぞれ 2.2×10^{-6} M, 1.4×10^{-7} M, 1.2×10^{-7} M, 9.7×10^{-8} Mとなって，ナギラクトン集積の平衡値0.1 kg／haを基に算

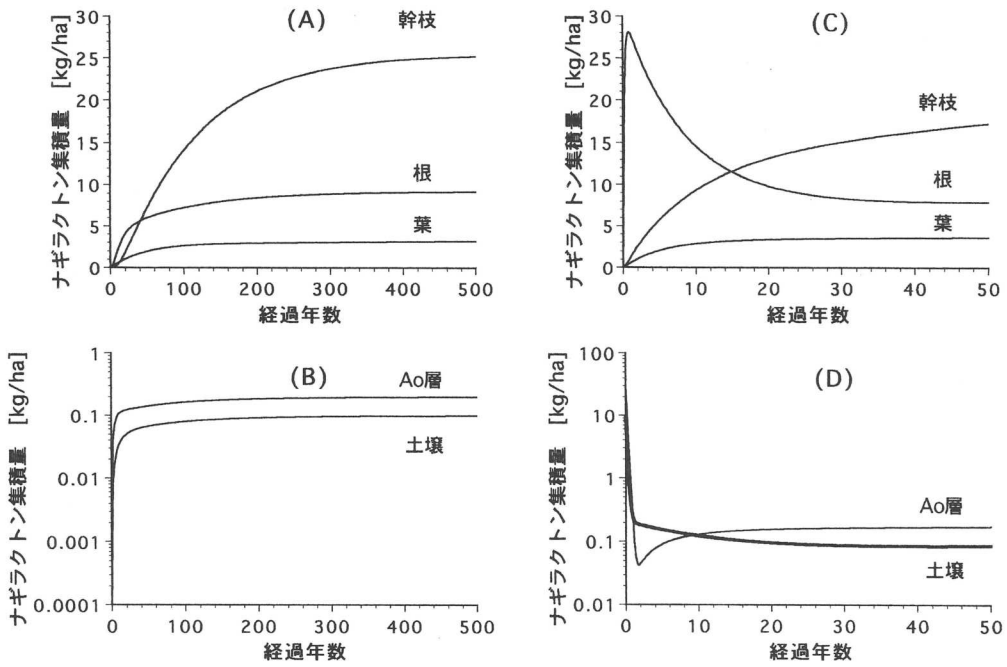


図3． ナギラクトン循環の数値解．図(A)および(B)はナギ林発達に伴うナギラクトン集積量の時間方向の変化を，図(C)および(D)はナギ林崩壊時のナギラクトン集積量の時間方向の変化を示す．

出したナギラクトン濃度 6.3×10^{-8} M よりは高濃度であるものの，カラスムギ子葉鞘の 50 %成長阻害濃度 3.14×10^{-5} M (Hayashi & Sakan, 1974) の 1／14 である。従って，森林倒壊直後においても土壌中のナギラクトンがアレロパシーを起こす危険性は少ない。

林地からの流出水 7980 m^3 に含まれるナギラクトン量は，森林崩壊後 1 年間で 6.773 kg／ha／year に達し，流出水の平均ナギラクトン濃度として 3.8×10^{-6} M の値が得られた。この濃度はカラスムギ子葉鞘の 50 %成長阻害濃度の約 1／8 であり，流出水のナギラクトンは，軽度とはいえ何らかの影響を水生生物に与える恐れがある。しかし 2 年目にはこの濃度は 4.2×10^{-7} M に降下し，水生生物に影響を与える危険性は減少する。従って，ナギラクトンの土壌からの流出が長期にわたってアレロパシーを引き起こす危険性は低い。

ナギラクトンの急速大量吸収

植物体に集積されるナギラクトン量が再び安定化するために必要な時間は，A_o 層や土壌のそれに比べ，長期間にわたる（図 3）。A_o 層および土壌に大量放出されたナギラクトンは急速に根に移動し，9.6 カ月で極大 (28.1 kg／ha) 集積量に達した後，急速に減少して平衡値に近づく。しかし森林崩壊後 10 年経ても 15 kg／ha の値を取り，平衡値 9.2 kg／ha の 1.6 倍の大きさを保っている（図 3 C)。このナギラクトンの根における集積量の変化は，森林崩壊後の根の発達の程度とも関わるが，根の吸収能さえ十分であればナギラクトンが根に大量に取り込まれることを意味する。ナギが根にナギラクトンを集積することには何ら問題は無い。しかし，ナギの根が未発達で，ナギに

よるナギラクトンの選択的吸収能が低い状態では，ナギ以外の植物にも大量のナギラクトンが取り込まれる。ナギ以外の植物がナギラクトンを取り込んだ場合には成長が抑制され，いわゆるアレロパシーが起こる。従って，計算に用いたシステムでは，アレロパシーは土壌におけるナギラクトンの大量貯留では無く，ナギラクトンの根への急速輸送によって生ずることになる。このシステムではフローの供給コンパートメントがフロー大きさを決定する構造となっている。土壌から根へのナギラクトン輸送に関しては，フローの受け手コンパートメントたる根の現存量がフローを決定する構造の方がより現実的かも知れない。しかし，この現実的であるかも知れないフロー構造を，如何に定式化すべきかは不明である。ナギラクトンの土壌から根への輸送の影響は10年を経ても消えず，ナギ林が安定するまで残存する（図3C)。このように考えると，Ohmae *et al.*（1999）が示した「発達したナギ林でアレロパシーは働かない」ことを単純に拡大解釈して，「アレロパシーはナギ林の拡大に働かない」とは言えなくなる。

土壌ナギラクトンの定量と生物検定の新たな必要性

アレロパシーは土壌におけるナギラクトンの大量貯留では無く，ナギラクトンの根への急速輸送によって生ずると考えることが正しいとすると，更なる逆説的着想に至る。すなわち，御蓋山ナギ林の広がりを考える時，アレロパシーは十分に根が発達したナギの繁茂のセンターでは検知不可能ではあっても，根の未発達なナギの広がりの周辺部で検知し得る可能性がある。もしそうであるなら，アレロパシーはナギ林の拡大に働くことになる。この見解は，土壌中のナギラクトンの生物検定という単純な生理学的発想に基づいてナギラクトンのアレロパシーの有無を論ずることは危険であり，アレロパシーの検出には物質の生態学的作用機構への配慮が重要であることを示唆する。

ナギ林周辺部の土壌からナギラクトンを抽出する試みはこれまでに成されていない。ナギラクトンの土壌での集積がそれほど多量ではない場合をも考えると，土壌試料採取に関する熟考が必要である。土壌のナギラクトン濃度は土深の増加に伴い急激に減少するから，採取する土壌は表層土で良いであろう。採取量を変えて表層土の採取を行い，ナギラクトンを検出できるまで土壌採取量を増やすなど，土壌サンプリングに工夫を必要とする。

ナギラクトンの生物検定法にも工夫を要する。ナギの稚樹を育苗ポットなどで事前栽培し，十分に根が発達してから検定植物を混植することなどは一つの方法であろう。根の量の調整には，ナギの植え付け密度を変化させれば良い。ナギラクトンは純正なものでなくても良く，真田（1970）および石川（1971）が用いた温湯粗抽出物やメタノール粗抽出物でも良いであろう。

要約と結論

1）ナギラクトン循環に関する線形システムを数値的に解き，ナギラクトンの集積が定常状態の95％に達する時間を求めると330年の値が得られた。この値はナギ林の成熟に必要な年数に概数を与える。

2）定常状態では土壌におけるナギラクトン集積量は小さく，ナギラクトンの土壌集積が他種植物の成長を抑制するアレロパシー効果は認められない。ナギラクトンは被食防衛物質として機能し，神鹿によるナギの食害は生じない。

3）ナギ林の崩壊時には土壌でのナギラクトン集積がおこり，土壌水のナギラクトン濃度はアレ

ロパシーが危惧される 3.14×10^{-5} M の約 1／14 の値に近づくが，その持続期間は 1 年以下と短い。従って崩壊時におこるナギラクトンの土壌での集積が森林の更新を長期間妨げる危険性は少ない。

4）林地からの流出水のナギラクトン濃度も土壌水のナギラクトン濃度に類似し，森林崩壊直後の 1 年目には，3.14×10^{-5} M の約 1／8 の値となり，軽度とはいえ何らかの影響を水生生物に与える恐れがある。しかし 2 年目にはこの濃度は 4.6×10^{-7} M に降下し，水生生物に影響を与える危険性は減少する。

5）ナギラクトンは森林崩壊直後から急速かつ大量に植物の根に取り込まれる。この急速大量取込は基礎となるシステムの構造にもよるが，フローの供給コンパートメントがフロー大きさを決定すると仮定したことに帰因する。植物の根によるナギラクトンの急速大量取込は，ナギの根が未発達と考えられる森林更新の初期では，アレロパシーが起こり得ることを示唆する。生理活性物質の土壌への集積ではなく，植物体への急速取込みよって生ずるアレロパシーはこれまでに報告されておらず，その可能性に関する新たな生物検定を必要とする。

6）新たな生物検定は，生理活性物質の作用機構に関する生態学的過程を配慮したものでなければならない。検定法としてナギとナギ以外の植物を混植してナギラクトンの生物検定を行うこと，その代替的方法としてナギの分布の中心部と周辺部で土壌中のナギラクトン濃度を比較することなどが考えられる。これらの検定法によって，ナギ林の大崩壊時のアレロパシーの可能性は原理的に検証できると思われる。

引用文献

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

—— & 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.

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.

樋根勇. 1973. 水の循環. 水文学講座 3, 230pp. 共立出版, 東京.

吉良龍夫. 1976. 陸上生態系. 3＋166＋6 pp. 共立出版, 東京.

国立天文台. 1992. 理科年表. 20＋1040pp. 国立天文台, 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.

中根周歩. 1979. 極相林の土壌・植生系における炭素循環の動態. 111pp. 大学院理学研究科博士論文, 大阪市立大学, 大阪.

Naka, K. 1982. Community dynamics of evergreen broadleaf forests insouthwestern Japan. I. Wind damaged trees and canopy gaps in an evergreen oak forest. *Botanical Magazine Tokyo*, 95：385－399.

—— & Yoneda, T. 1984. Community dynamics of evergreen broadleaf forests

insouthwestern Japan. III. Regeneration in gaps in an evergreen oak forest. *Botanical Magazine Tokyo*, 97 : 275－286.

Ogawa, H. & Kira, T. 1977. Methods of estimating forest biomass. In: *Primary Productivity of Japanese Forests. JIBP Synthesis* 16 (eds. Shidei, T. & Kira, T.), 15－25. University of Tokyo Press, Tokyo.

Ohmae, Y., Shibata, S. & Yamakura, T. 1999. The plant growth inhibitornagilactone does not work directly in a stabilized *Podocarpus nagi forest. Journal of Chemical Ecology*, 25(4) : 969－984.

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. 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.

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.

――・大前義男・名波哲・伊東明・神崎護. 2000. 御蓋山ナギの分布域拡大 1. 諸説概観. 関西自然保護機構会誌, 22 (2) : 173－184.

米田健. 1980. 森林における材器官の枯死・分解過程の生態学的研究. 164pp. 大学院理学研究科博士論文, 大阪市立大学, 大阪.