関西自然保護機構会誌 23 (2) : 157−167, 2001

原 著

春日山照葉樹林の未来

大阪市立大学大学院理学研究科 山倉 拓夫・川﨑 稔子・藤井 範次・水野 貴司
平山 大輔・野口 英之・名波 哲・伊東 明
農林水産省草地試験場 下田 勝久
京都大学大学院農学研究科 神崎 護

Predictive discussion on the fate of an evergreen broadleaf forest at Kasugayama. Takuo Yamakura, Toshiko Kawasaki, Noritsugu Fujii, Takashi Mizuno, Daisuke Hirayama, Hideyuki Noguchi, Satoshi Nanami, Akira Itoh (*Graduate School of Science, Osaka City University*), Katsuhisa Shimoda (*Grassland Research Institute, Ministry of Agriculture, Forestry & Fisheries*) & Mamoru Kanzaki (*Graduate School of Agriculture, Kyoto University*)

はじめに

照葉樹林の受難の歴史は，わが国では紀元前3～4世紀に遡るとされる稲作の歴史と並行したことであろう。低地から次々と森が消えていった過程で，奈良春日山に奇しくも照葉樹林が残ったのは，ひとえに神の力によったのだろう（Anon, 1982)。しかし，最近の春日山を見ると，神の加護を以てしても，その未来は決して安泰とは言えないようだ。例えば，小清水・岩田・菅沼・北川・浜田（1971）および菅沼（1991）らは，春日奥山周遊道路，奈良シカ，ナギ，ナンキンハゼ，植物及び腐植土の違法採取，自然撹乱（台風と山火事）後の不適切な森林管理，および春日山周辺地域の経済開発が，春日山の森の維持機構に与える負の影響を包括的に検討し，決して明るくはない春日山の森の未来を予測している。本小論は，これらの先駆的論考を指針とし，春日山の妙見山近くの照葉樹林内に設置した，森の生態観察のための13ヘクタール調査区（eg., 藤井，1991）からのデータを基に，この森の現在と未来を考えることを目的とする。なお，調査区設定法，調査区の地形，林分の組成と構造等の概要は既報（Mizuno *et al.*, 1999）に譲る。

春日山での研究実施に際し励ましとご助言を頂いた菅沼孝之先生，ニホンジカの一日あたり餌量をご教示頂いた農林水産省森林総合研究所・三浦慎悟博士，調査許可取得および野外調査の実施にご援助を頂いた奈良公園管理事務所および春日大社の皆様に感謝致します。

森は今

稀な種が多い森

小清水ら（1971）は春日山の植物目録を編纂し，人工植栽による移入種を含め191科1277種に及ぶ維管束植物を記載した。このうちツルを含めて木本植物は319種（厳密には種および変種）ある。先に述べた13ヘクタール調査区では，胸高直径（以後，直径と記す）20 cm以上の樹木について毎木調査が完了している。この調査では，4102個体の樹木を記録したが，同定された種数は55種にとどまった（Mizuno *et al.*, 1999)。すなわち，春日山樹木フロラの約17％が直径20 cm以

上となり，森林の上層に達する能力を持つことになる。

仲（1982）は春日山照葉樹林のギャップダイナミクスの研究で，直径 20 cm 以上の樹木を林冠木と表記した。この表記法を本小論でも用いる。55 種の林冠木の種数と個体数の関係を対数正規確率紙を用いて調べると，確率紙上のデータの配列は個体数の少ない稀な種を除いて直線状となり，近似的にプレストン（Preston，1948）の対数級数則が成立した。この種数～個体数関係を作図化するため，種あたりの個体数の度数分布表を作成した。観察値の度数分布表の作成において，スタージェス法は階級数を与える。この方法によれば，標本数 55 の度数分布表の階級数は 6.8（6～7）である。2 を底とする個体数の対数をとり，度数分布表の階級幅を対数値で 1.6 とすると，階級数は 6 となって，図 1 の種数～個体数関係が得られた。ここで階級幅を 1.6 に設定することは，プレストンが用いた 2.0 を底とするオクターブではなく，3.03 を底とするオクターブを考えることに相当する。図 1 から明らかなように，個体数の最小階級（0，3.03）あたり種数，すなわち 3 個体以下の種数は 18 種あり，林冠木には稀な種が極めて多い。現在の春日山照葉樹林の重要特性の一つに，稀な種が多いことをあげてよいだろう。

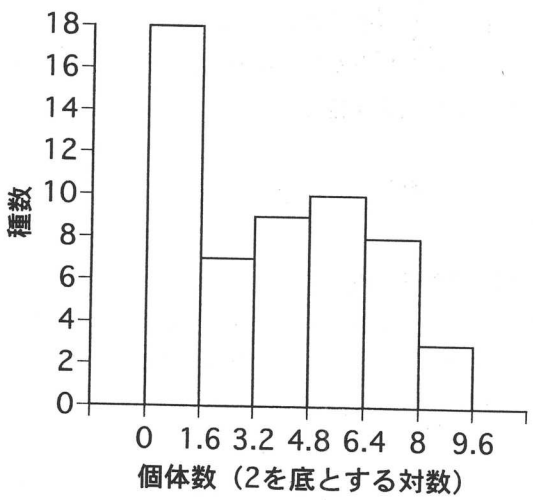


図 1． 調査区に出現する林冠木の種数～個体数曲線．調査地点は春日山妙見宮付近，調査区面積は 13 ha，林冠木は胸高直径 20 m 以上の樹木を表す．図の個体数軸は 2 を底とする対数，横軸の刻み幅は対数値で 1.6 である．

林冠木に稀な種が多い現象は，優占種が不明で種の多様性の高い場合にも生ずるが，若木の更新阻害が認められる場合にも生ずる。春日山照葉樹林の場合，優占種はシイ，カシと明瞭であるので（小清水ら，1971；菅沼ら 1991），調査区で稀な種が多い現状は更新阻害を示唆するように見える。

更新阻害は，将来の親木がなくなることを意味し，森林の劣化または不安定化を示すものと解釈されている。しかし，更新阻害は親木である上層の林冠木が繁茂しすぎる場合にも観察される。この場合，台風などによる森林の自然撹乱や老衰などで林冠木が死ねば，林冠木の死後に生じた林冠ギャップに若木が更新できるから，森林の不安定化は生じない（仲，1982，1983）。それ故に，林冠木の繁茂をチェックをすることなく，若木の更新阻害と森林の将来的不安定化を論ずることは危険である。親木が繁茂しすぎか否かを検討するため，13 ヘクタール調査区で林冠木の胸高断面積合計を求めると 34.0 m^2／ha の値を得た（藤井，1991）。十分に発達した照葉樹林の胸高断面積合計が経験的に 30～50 m^2／ha となることから，その上限は 50 m^2／ha と見積もられている（四手井，私信）。この上限値に比べ，調査区の 34.0 m^2／ha の低い数値は林冠木の繁りすぎを意味しない。従って，春日山照葉樹林の林冠木に稀な種が多いことは，若木の更新阻害による森林構造の将来的不安定化と種の多様性消失の可能性を示唆する。

若木が少ない森

上に述べた更新阻害の検討には，若木の有無を調べる方が，より直接的ある。13 ha 調査区内の直径 20 cm 以下の個体の毎木調査は未だ途上にあるが，データクリーニングを終えた 5.06 ha の面積の部分調査区に出現した樹木の状況を述べる。図 2 は部分調査区の直径 1 cm 以上の樹木について画いた，直径サイズの度数分布を表す。この図で直径を示す横軸は，後に示す他の林分との比較を容易にするため，5 を底とする対数に目盛った。このため，横軸で 1 の数値は 5 cm，2 は 25 cm，3 は 125 cm に相当する。図で直径 5 cm 以下の樹木は 10847 個体，林冠木は 1070 個体，直径 30cm 以上の樹木（以後，大形林冠木と記す）は 570 個体あった。これらの数値および図 2 は，小さな直径を持つ樹木の数は林冠木の数に比べて圧倒的に多く，若木の順調な更新を示しているようにも見える。しかし，天然林では大きな樹木に比べ小さな樹木が非常に多いのが一般的であるから，春日山の森で若木の更新が順調か否かを判定するには，図 2 のパターンを他の林分のそれと比較することが必要となる。

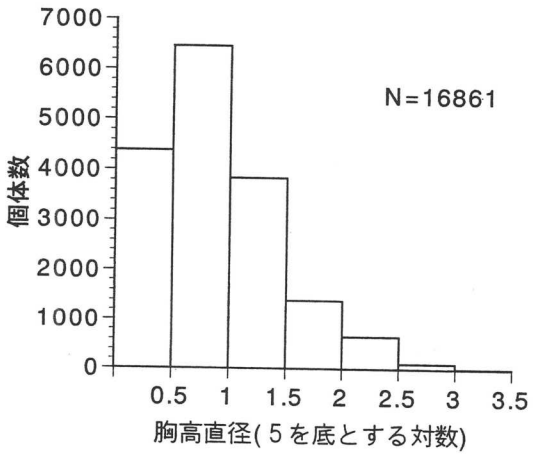


図 2． 調査区内の部分調査区（5.06 ha）に出現する全種樹木の胸高直径の度数分布．横軸は 5 を底とする対数目盛を表す．記号 N は総個体数を表す．

Itoh *et al.*（1997）に従い，若木を直径 5 cm 以下の個体と定義し，大形林冠木（直径 30 cm 以上）1 個体あたりの若木の数を求めると 19.0 の値を得た（表 1）。類似の数値は，わが国の照葉樹林で報告された数値が無く，最近始まった熱帯雨林の大面積森林動態観察区で若干得られているのみである。このため，比較数値として熱帯雨林の数値を引用した（表 1）。大形林冠木のヘクタールあたり個体数には春日山照葉樹林とランビルの熱帯雨林で大きな違いは認められないが，春日山の若木の数はランビルの熱帯雨林の半分以下であり，このため大形林冠木 1 個体あたりの若木数はランビルで大きく，春日山のそれの2.4倍となった。パソーの熱帯雨林では，大形林冠木数が春日山の 66 %と小さいせいもあって，大形林冠木 1 個体あたりの若木数は，春日山のそれの 3.8 倍となった。これらの数値は，春日山の森の明らかな更新阻害を示している。

忍び寄る二次林化

13 ha 調査区内には，林冠木として 7 種，2 属（シイ属およびコナラ属）のブナ科樹木が出現する。この中 1 種はシイ属（コジイ，352 個体），6 種はコナラ属（*Quercus*）である。コナラ属の 1 種はコナラ亜属（コナラ，11 個体），5 種はアカガシ亜属（アカガシ，226 個体；アラカシ，84 個体；イチイガシ，5 個体；ウラジロガシ，250 個体，ツクバネガシ，139 個体）に属する（Mizuno *et al*, 1999）。これらのブナ科樹木の中，ここでは種数が多く，先駆種から極相種を含むコナラ属について，林冠木 1 個体あたりの若木数を検討する。

若木の数は 5.06 ha の部分調査区でしか得られていないが，この部分調査区に出現したコナラ属はアカガシ亜属の 4 種のみであった（表 2）。コナラ，イチイガシが出現しなかったのは，この 2

種の稀少性を反映する。また，アカガシの出現数が少ないのは，部分調査区が，アカガシの少ない谷部に偏っていたことによる（表2）。表2の数値から明らかなように，林冠木1個体あたり若木数は二次林に多いアラカシで大きく，極相種とされるアカガシ，ウラジロガシ，ツクバネガシで低く，2.0以下の値となっている。熱帯雨林での経験によれば，2.0の数値以下となる種には，原因は不明であるものの更新阻害の兆候が認められるようである（Itoh *et al.*, 1997）。

日本の照葉樹林では比較データがないため，北タイ，ドイ・インタノン，標高1700 m地点の熱帯下部山地林に設定した調査区に出現するコナラ属2種の数値を示す。この山地林はシイ（*Castanopsis*），カシ（*Quercus*），マテバシイ（*Lithocarpus*）などのブナ科樹木に加え，クスノキ科樹木が優占する一種の照葉樹林である。この北タイの照葉樹林の2種の林冠木1個体あたりの若木数は，2.0以上はある（表2）。また，表1に示したランビルの熱帯雨林の52 ha調査区には，35万個体，1182種の樹木が出現する。この中21種はシイ，カシ，マテバシイ属のブナ科樹木であるが，いずれの種も直径60 cm以上の大きさに達することはなく，調査区内の出現個体数も1種あたり100／52 ha以下と少ない。これらの稀な植物でさえ，林冠木1個体あたり若木数の平均値は9.54であり，春日山のそれに比べはるかに大きかった（Lee *et al.*, 1999）。これらの数値を表2

表1．大形林冠木1個体あたり若木数．若木は胸高直径Dが1 cmから5 cmの個体を，大形林冠木はDが30 cm以上の個体を表す．熱帯雨林の数値はItoh et al.（1997）による．

森林タイプ	所在地	調査面積（ha）	胸高直径（*D* cm）クラス別の平均密度（1／ha）			大形林冠木1個あたり若木数 a／b
			若木 a $1 \leqq D < 5$	林冠木 $20 \leqq D$	大形林冠木 b $30 \leqq D$	
照葉樹林	春日山 奈良	5.06	2143	211	113	19.0
熱帯雨林	パソー マレーシア	50	5401	−	75	72.0
熱帯雨林	ランビル マレーシア	52	5434	−	119	45.7

表2．アカガシ亜属の林冠木1個体あたりの若木数．若木は胸高直径Dが1 cmから5 cmの個体，林冠木はDが20 cm以上の個体を，種名の記号*Q.*は*Quercus*を表す．

種　名	森林タイプ	所在地	調査面積（ha）	若木数 $1 \leqq D < 5$	林冠木数 $D \geqq 20$	林冠木1個体あたり若木数
アカガシ	照葉樹林	春日山	5.06	25	32	0.781
ウラジロガシ	照葉樹林	春日山	5.06	125	101	1.24
ツクバネガシ	照葉樹林	春日山	5.06	180	93	1.94
アラカシ	照葉樹林	春日山	5.06	98	18	5.44
Q. brevicalyx	熱帯下部山地林	北タイ	9.0	391	56	6.98
Q. eumorpha	熱帯下部山地林	北タイ	9.0	242	112	2.16

の春日山のそれと比較すると，アカガシ，ウラジロガシ，ツクバネガシの数値は明らかに小さい。唯一アラカシだけが良好な若木の更新を示しており，アラカシが二次林に多い先駆性樹種であることを考慮すると，春日山に忍び寄る二次林化が危惧される。

森の未来

森の語り部カラスザンショウ

春日山照葉樹林の未来は，森林の組成と構造の現状からの推論ではなく，森林動態，すなわち森林構成樹木の出生，成長，および死亡の具体的観測値に基づいてなされるべきである。しかしながら，森林群集全体を語るに足る観測数値は，我々の研究グループには無い。僅かに，カラスザンショウ（Shimoda *et al.*, 1994；下田，1997；川崎，1992, 1995），クロバイ（藤井，1991），ムクロジ（高田，1996；Wakasugi *et al.*, 2001），ヒサカキ（大和，1999）の4種について，個体群レベルの動態を語るデータがあるにすぎない。ここではカラスザンショウを取り上げるが，その理由はデータが不十分な現状下にあって，データ整備が比較的良好で，かつデータの部分的公開も進んでいることによる（Shimoda *et al.*, 1994；下田，1997）。以下にカラスザンショウが語る森の未来を述べる。

語り部としてのカラスザンショウが如何に森の未来を語るかは，聞き手の感性にも掛かる事柄ではある。森の観察者の使命は，樹と森に自らの生き方を彼らの言葉をして語らせることにある。この作業は，民話の聞き書き作業に似る。聞き取られた内容が十分に樹と森の声を反映するならば，その成果は語り部としての森および樹木個体と，聞き手としてのヒトに対して，互いの共存の道を開くはずである。

埋土種子戦略者

カラスザンショウはミカン科，イヌザンショウ属の落葉広葉樹である。わが国では本州，四国，九州の山中に生え，温帯から暖帯の温度気候帯を分布域とする。個体群動態を考える際に重要となる繁殖特性として雌雄異株性があげられるが，その詳細は略す（下田，1997；川崎，1992）。花期は7～8月，花序は約20 cmの散房状の集散花序となり，小花の大きさは約5 mmである。開花量には個体によるバラツキが認められるが，多くの林冠木は毎年休むことなく開花する（川崎，1995）。受粉から種子成熟に至る期間は3カ月内外で，秋には種子をつける。多くの個体が多量の実をつける，「なり年」の有無は不明瞭である。種子は10月から2月の4カ月間で散布されるが，その主要期間は12月～1月である。種子は球形で3～5 mm，平均湿重0.0126 g，平均乾重0.0095 g，薄い果被には脂肪が多く含まれる。このため，鳥が好んで食べ，散布形態としては鳥散布種子にあたるが，重力散布される種子も多い。林床に散布された種子は，土中に埋没し，埋土種子となって休眠する。次世代の後継樹の基を確保する方法はカシ類のような稚樹バンクにはなく，土中に豊富に形成される埋土種子バンクにある。埋土種子は暗い林床下よりは，明るい林床下で良く発芽する。室内の発芽試験では，種子発芽に光を必要としないようであるが，オナモミで知られる種子発芽のタイミングに関する種子の異形性が示唆され，短期間で発芽試験を完了することは困難である。これらの時間方向で変わらない，静的ともいえる繁殖特性の多くは，先駆種のそれに特徴的なものであり，カラスザンショウが先駆種とされる所以である（下田，1997）。

風まかせの放浪者

カラスザンショウが先駆種とみなされる理由は，

その静的な繁殖特性のみに止まらない。時間方向で変わる動的な更新ニッチにも，先駆種の特徴が認められる。既に述べた13 ha調査区では，カラスザンショウは直径50 cm，樹高23 m，樹冠は森林上層に達する。幹には無数のトゲがあり，トゲの鎧を纏った姿はカラスザンショウが林冠木であることに疑念を抱かせない。この意味でカラスザンショウは林冠木であるものの，その発芽した実生が定着し，若木として更新する過程では，オポチュニスト的な側面が認められる。それは更新の初期過程で，何時起こるかも知れない，十分な広さの林冠ギャップを待ち続けることにある。下田（1997）に従って，以下にその根拠を述べる。

図3は，1987年時点における当該樹種の13 ha調査区内の胸高直径の度数分布を示す。図から明らかなように，胸高直径5 cm以下の若木は存在せず，既に述べたアカガシ亜属の樹木とは異なり，最近の若木の更新は皆無である。このことは，個体の年齢分布のデータを合わせて考えると，容易にその理由を理解できる（図4）。

図4Aは1987年2月時点でのカラスザンショウの樹齢分布を示すが，72年～73年に出現度数のピーク（モード）を持つ老齢集団と，24～25年をモードとする若齢集団を識別できる。このことは，更新の主要な波は間歇的に生じ，かつ過去80年間で2回しか起こらなかったことを示す。また，2集団は正規確率紙上で二つの折れ線で表され，かつ二つの折れ線の傾きはほぼ等しい（図4B）。等しい折れ線の傾きは2集団の樹齢の分散が互いにほぼ等しいことを表すと共に，更新するたびに異なってもかまわない筈の，更新の時間的過程が極めて類似していた可能性を示唆する。

春日山照葉樹林に住む多くの種で，その主要な更新の場が，林床に強い光が射し込む所（林冠ギャップ）であることが判明している（仲，1983）。カラスザンショウも明るい林床で良く発芽し，実生

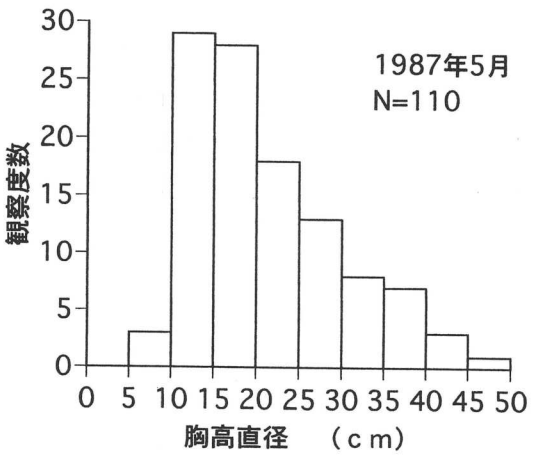


図3． 調査区に出現するカラスザンショウの胸高直径の度数分布．調査区の面積は13 haである．下田（1997）から画く．

を林床上に送り出す。従ってカラスザンショウの更新にも林冠ギャップが必要である。林冠ギャップは寿命による老齢木の死亡の他，台風による大木の倒壊や豪雨による地滑りなどの自然災害によっても生ずる。これらの林冠ギャップ形成要因の中，平均6.57年に一回の確率で春日山に襲来すると推定される台風が，主要な要因として浮かび上がってきた（Naka, 1982）。この考えに基づき，下田（Shimoda *et al.*, 1994，1997）は図4の二つの樹齢集団の形成時期を，奈良県を襲った台風の記録と重ね合わせた。その結果，若干のずれを伴うものの，若齢集団の形成期は春日山の森に大撹乱を引き起こした第二室戸台風の襲来年（1961年）に加え，伊勢湾台風襲来年（1959）とも対応した。また老齢集団は，奈良県に襲来した台風の中で，最低気圧を記録した大形台風の襲来年（1912年）に対応した。1934年の第一室戸台風，1950年のジェーン台風の爪痕が明らかではない理由に，2台風は妙見山付近の森に大きな撹乱をもたらさなかったことが考えられる。

上に述べたことから明らかなように，春日山の

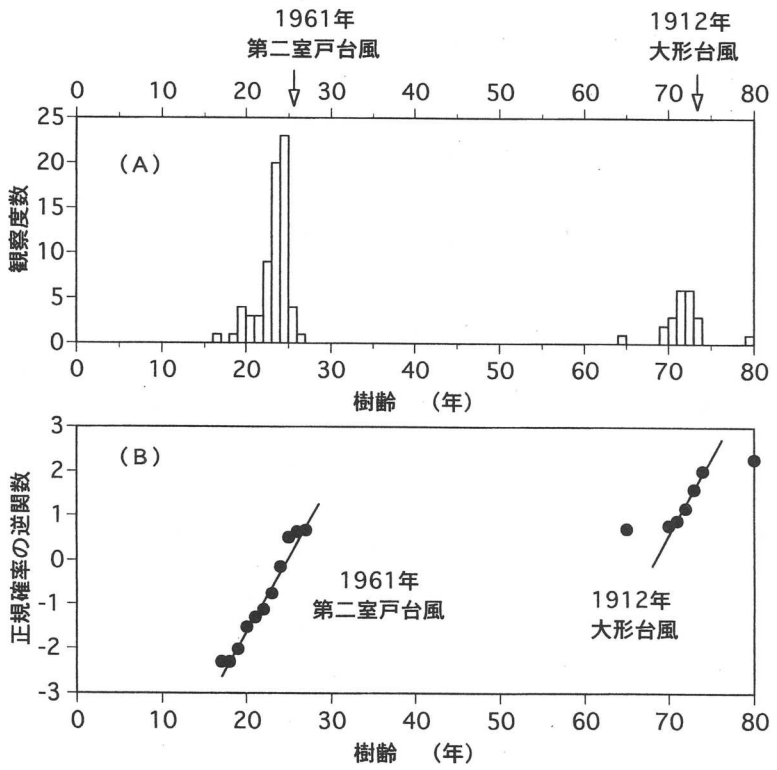


図4．カラスザンショウの樹齢分布．図（A）は樹齢の度数分布を，図（B）は正規確率紙上のデータ配列を表す．調査は1987年2月に行った．下田（1997）から画く．

カラスザンショウは大形台風を契機として更新しており，その個体群維持に森の大撹乱を必要とする。大撹乱が無い森では，祖先達の遺産である埋土種子バンクを巧みに運用して，復活の機会を待つのであろうか。このような更新特性は先駆種に特有のものであり，林冠ギャップからギャップを渡り歩く森の放浪者の性質を強く反映する。

シカによる個体群制御

個体群維持機構の更なる理解には，個体群動態の量的把握が必要となる。ここでは個体群動態の諸過程を，コンパートメントモデルを用いて表す（図5）。図でボックスは存在量を，矢印を付けた線はボックス間を結ぶフロー（単位は1／年）を表す。また，図に書き込んだ数値は野外観察を通じて下田（1997）と川﨑（1992）が得た，諸量の13 haあたりの測定値を表す（図5）。

13 ha調査区内には直径5 cm以上の樹木110個体が存在し，毎年2.77個体が死亡する。これらの個体は，例え小さくても種子を作る能力があるので，その呼称としてここでは成熟木の語を用いる。彼らは種子生産に努め，毎年956000個の種子を埋土種子バンクに貯め込む。埋土種子バンクの種子蓄積量は7メガ個，そこから毎年38900個の種子が発芽し，当年生実生となる。埋土種子蓄積量は採取した土壌標本中の埋土種子を数えることから求めた。毎年の発芽数は，林冠ギャップが新たに形成されると，ギャップ内の埋土種子が全て発芽すると仮定して算出した。すなわち，Naka（1982）が求めた台風1回あたり，ヘクター

ルあたり撹乱林分面積（365 m^2／ha）を，台風襲来間隔の平均値6.57年でわり算した値，0.00556／年に埋土種子量を乗じ，毎年の発芽数とした。埋土種子の死亡数878000／年は埋土種子バンクの平衡状態を仮定して求めた。（下田，1997）。

当年生実生の中，32700個体は水や光などの資源の不足よりは，むしろ奈良シカの食害を主要因として毎年大量に死亡するため，1年生の稚樹になれるのはわずか年あたり6200個体でしかない。この稚樹数は当年生実生の20％にあたる。実生時代の困難をくぐり抜けた1年生の稚樹は，その後も更に厳しいシカの食害にさらされ，直径5 cm以上の成熟木に成長することなく死に絶える。高さ30 cm程度に稚樹が育つと，シカによる稚樹の食害が高頻度で発生するさまは，シカによる野菜栽培と野菜の収穫という有り得ない錯覚を覚えさせる（下田，1997）。

稚樹が成長して大きくなることがなければ，やがて種子を産む成熟木は死に絶えるだろう。親木になれる成熟木が死に絶えれば，種子はできず，埋土種子バンクもいつかは底をつく。そうであるなら，台風を生活史に組み込んだ，このユニークな種の春日山からの絶滅もあり得る。このようなカラスザンショウの現状は，シカが操舵手となって進路を定める箱舟（＝春日山の森）に乗り合わせた，旅客のようなものである。個体群存続の鍵はシカが握っており，その行く末を確かめるためには，図5の数値に簡単な計算を施す必要がある。

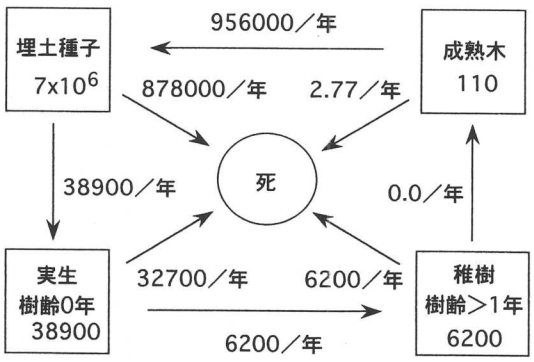


図5． カラスザンショウの個体群動態の模式図．ボックス内の数値は調査区あたり存在量（1／13 ha）を，矢印の数値は調査区あたりフロー（1／13 ha／年）を表す．下田（1997）から画く．

185年後

成熟木の死亡速度2.77個体／年を成熟木数110個体で割れば，年あたり個体あたりの成熟木死亡率，0.0252／年を得る（図5）。この死亡率は半減期27年を与え，他の林分で種の違いを無視して全樹木について求めた，林分あたりの平均死亡率と大きく違わない（山倉，1996）。成熟木個体数N（1／13 ha）の死亡率を0.0252／年，シカの食害のため稚樹から成熟木への補給がないものと仮定する時（図5），時間（t，年）方向の成熟木個体数$N(t)$の変化は，$N(t)$に関する1階の差分方程式，

$$N(t+1) = (1-0.0252)\,N(t)$$

で書き表すことができる。ここで$t=0$を現在に取り，$t=0$のNの初期条件として$N(0)=110$（図5）を仮定すると，差分方程式の解として，

$$N(t) = 110\,(0.9748)^t \qquad (1)$$

を得る。また，t年時点での埋土種子数を$X(t)$（1／13 ha），その死亡率を0.125（＝878000／7 x 10^6），埋土種子からの当年生実生発生率を0.00556（＝38900／7 x 10^6），成熟木1個体あたり年あたりの種子生産量を8690（＝ 956000／110，1／年）とするとき（図5），$X(t)$は差分方程式，

$$X(t+1) = (1-0.125-0.00556)\,X(t) + 8690\,N(t)$$

で表し得る。ここで$N(t)$は（1）式で与えられているので，$t=0$（現時点）における$X(t)$の初

期条件として，$X(0) = 7 \times 10^6$（図5）を仮定すれば，差分方程式の解として，

$$X(t) = 9.073 \times 10^6 (0.9748)^t - 2.073 \times 10^6 (0.86944)^t \quad (2)$$

を得る。

（1）式と（2）式から，未来の任意時点での成熟木数と埋土種子数を知ることができる。（1）式から成熟木の個体数を算出すると，157年後には2個体，184年後には1個体，185年後には1個体以下の0.98個体となった。カラスザンショウは雌雄異株の樹木であるから，個体群の維持を考える上で2個体となる年数には特別の意味がある。また個体数は1.0以上で初めて意味を持つから，算出された185年後の個体数0.98はカラスザンショウの親木が13 ha調査区から消滅した状態を表す。この過程は，資産を食いつぶすしか術のない，窮乏生活と同じである。

先に枯渇する埋土種子

親木消滅後も大量に蓄積された埋土種子は存続し続けるのであろうか。（2）式によれば，601年後でようやく2個以下，628年後に1個以下の値（絶滅状態）となる。しかしながら，この数値をこのまま採用することは誤りである。

（2）式の右辺で第1項は成熟木の種子生産を，第2項は実生発生と種子の死亡による埋土種子の減少を表す。成熟木が消滅した後では，新たに生産された種子が埋土種子へ流入することは絶えるので，（2）式は別の式に置き換えられなければならない。すなわち，

$$X(T+1) = (1-0.125-0.00556)\, X(T),$$
$$X(T) = 156785\, (0.86944)^T. \quad (3)$$

上式で，記号Tは成熟木が2個体未満となって，種子生産が期待できなくなった後の年数をあらわす。カラスザンショウは雌雄異株種であるので，性比が幸運にも1：1であるとして，種子生産のためには少なくとも2個体が必要である。また，（3）式の右辺の156785の数値は，（1）式で求められる成熟木が2個体未満となる年数t＝158年を，（2）式に代入して算出した埋土種子数をあらわす。従って，（3）式は成熟木が種子生産をやめて以後の，埋土種子の時間変化をあらわす。この式を用いて，埋土種子が1個以下となる年数を求めると，T＝13年となった。この数値にt＝158年を加えると171年となるが，算出値は前に求めた成熟木が調査区から消滅する年数185より小さい。すなわち，成熟木が消滅する以前に埋土種子は枯渇しており，成熟木消失後に埋土種子から個体群が復活することはない。シカの住む春日山では，前節で期待した「種子バンクの巧みな運用」は困難であるようだ。

絶滅

これまでに記したカラスザンショウの現在の生活実態は，次のように要約できよう。すなわち，成熟木は毎年大量の種子を生産し，膨大な種子を埋土種子として土中に蓄積するものの，シカの食害によって稚樹や若木の更新が阻害されるため，185年後には13 ha調査区から絶滅する。類似の絶滅は，同じ調査区に住む他の種でも十分に起こり得る。特に，埋土種子バンクによらず，稚樹バンクを形成して更新樹木のタネを確保する樹種にとっては，稚樹バンクがシカの食害に曝されやすいので，カラスザンショウに比べ絶滅の危険性が高い。また，モデル調査区13haで起こり得る樹木の絶滅は，春日山の他の林地でも起こり得る。従って，カラスザンショウが語る森の未来は決して安泰ではない。

沈みゆく箱舟

準絶滅時間

カラスザンショウの調査区からの絶滅は，今から185年後に起こると予測した。その原因は，稚樹から成熟木への移行がゼロであることにあった。また，我々のこれまでの経験によれば，13 ha調査区の他の種にも，同様に強い更新阻害が認められる。このような更新阻害が全ての群集構成種に普遍的である時，時間方向で生ずる群集からの種の絶滅（または消失）パターンは図1の種数～個体数曲線から推定できる。

現在を起点として未来に向かう時間をt，任意の時刻tで調査区に生存する樹種iの個体数を$N_i(t)$，現在（$t=0$）調査区に生存する樹種iの個体数を$N_i(0)$，種iの死亡率をa_i（生残率$=1-a_i$）とし，かつ強い更新阻害のため稚樹や若木の更新が無いことを仮定し得る時，$t \sim N_i(t)$は次式で表される。

$$N_i(t) = N_i(0)\,(1-a_i)^t \qquad (4)$$

ここで$N_i(t)=1.0$は調査区内に種iが1個体しかない状態を表す。この状態では，自家不和合性を持つ多くの樹種は，調査区内の繁殖資源のみでは種子生産することができない。従って，$N_i(t)=1.0$は近似的に絶滅状態を表しており。この状態を便宜的に準絶滅状態と記す。（4）式によれば，この状態に陥るのに必要な時間（準絶滅時間t^*，年）は，

$$t^* = -\log\,[N_i(0)] \,/\, \log\,(1-a_i) \qquad (5)$$

上式で，$(1-a_i)<1$，$\log\,(1-a_i)<0$であるから，$t^*>0$となり，t^*は図1のように個体数軸（横軸）を対数値で表した種数～個体数曲線において，横軸を$-1/\log\,(1-a_i)$倍したものに相当する。図1は林冠木について画いたものである。従って，この図1は林冠木の準絶滅時間のスケールを変えた度数分布でもある。

13 ha調査区の55種の中，多くの種について死亡率は不明である。カラスザンショウで観察した$a_i=0.0252$が他の種にもあてはまると仮定し，図1の各樹種の個体数（1／13 ha）を（5）式に代入して林冠木の準絶滅時間t^*を計算した。シカに食害されにくいイヌガシを除く54種について算出したt^*は，スギで253年（最大値），コジイで230年などとなった。スギは人工植栽された可能性があるので，自然更新したとみなし得る種の中では，コジイの値が最大であった。t^*を大きさの順にならべ，t^*の大きい方からの累積度数を求めると，図6の結果を得た。図6を画く際には，シカが食べないイヌガシのt^*はスギのそれよりも十分に大きいとして扱った。このようにして画いた図6は，調査区の林冠木の種多様性の減少過程を近似的に表す。多くの種が調査区から消え，シカが食べない種の移入がないとして，約250年後にはイヌガシ1種の貧弱な種組成となる。

沈みゆく箱舟と乗組員

春日山の森から多くの種が消える（図6）。小清水ら（1971），菅沼（1991）が予測したように，種が減少する過程でナギ，ナンキンハゼの侵入が起これば，やがてはこれらの有毒植物が繁茂し，最終的には御蓋山のように上層ではナギが，下層ではシカが好まないイヌガシが繁茂する森林へと変わるのであろうか。観測データに基づく議論は困難であるが，この予測の是非を，種間相互作用に関する既存の数学モデルを用いて論ずることは難しくはないようだ。詳細は述べないが，連立常微分方程式で書かれたロトカ・ボルテラの捕食と競争のモデル（eg., 伊藤ら，1992；寺本，1997）は，シカ，シカが食べる照葉樹（シイ，カシ），シカが食べない照葉樹（イヌガシ），ナギ，ナンキンハゼの種間関係を表現でき，小清水らの予測を定性的に再現することができる。

マイヤース（1979）は地球を箱舟に見立て，世界の各地で多くの種が絶滅しつつある現在の地球の姿を，ヒトが操舵手として進路を定める「沈み

ゆく箱舟」に例えた。このマイヤースの造語に従えば，船頭にヒトとシカの違いはあるものの，春日山は正に沈みゆく箱舟の縮図である（図6）。

森のシカ扶養力

春日山の森を沈みゆく箱舟とさせないための一手法に，シカの個体数または行動圏を制御することがあり得る。以下に，手法の指針として重要な，森によるシカ扶養能力について簡単な検討を加える。

三浦慎悟（私信）によれば，日本のシカが一日に食べる餌量は体の大きさによって異なるものの，幼獣から成獣を込みにする場合には，1～3 kg 湿重／日と見積もれるという。体の大きさは年齢，雌雄を反映する上，一般に北方のシカほど大形となる。前地ら（2000）は，大台ヶ原で年齢不詳の大形雌シカについて 48.5 kg，6 歳の大形雄シカについて 62.0 kg の体重を記録した。これらの値から予測される基礎代謝量（体重の 0.75 乗 x 70 kcal／日）は 1287～1546 kcal／日，多糖類換算量（1 kcal＝4.2 g）は 306～368 g／日となった。餌の種類によって栄養素含有率は変化するが，食品成分表によればホウレンソウ生重 100 g は，水 92.2 g，脂質 0.4 g，タンパク質 3.0 g，炭水化物 2.8 g，灰分 1.6 g からなり，これから算出される栄養価は 28.4 kcal／100 g となる。従って，既に述べたシカの基礎代謝量を満たすホウレンソウ量は，4.5～5.5 kg 湿重／日となる。この量は大形のシカの値であるから，既に述べた三浦の見積もりの妥当性を裏付ける。

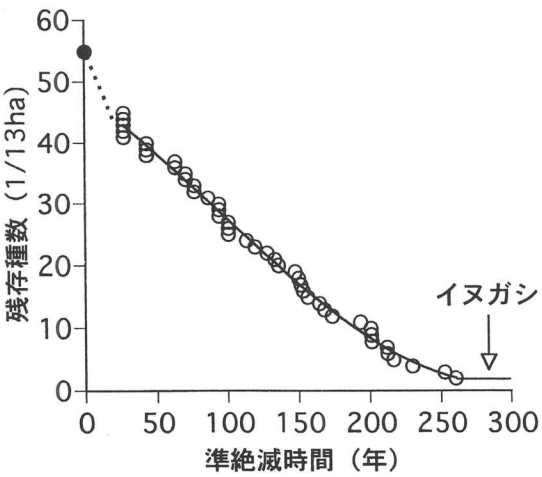


図6． 調査区からの林冠木の消失．林冠木は胸高直径 20 m 以上の樹木を意味し，縦軸は調査区あたりの林冠木の種数（1／13 ha），横軸はそれぞれの種について求めた準絶滅時間を示す（詳細は本文参照）．調査区内に 1 個体しか出現しない準絶滅状態の種は，現在既に 10 種あり，これらの種を含む総種数を図の黒丸であらわした．林冠木の中でイヌガシはシカが食べないので，その準絶滅時間を無限大として扱った．スギやコジイなど，個体数の多い種が調査区内から消失した後には，イヌガシのみが残存し得る最後の種となる．作図に用いたデータは図 1 と同じである．

三浦の見積もりを基に，シカの基礎代謝を満たす草や樹の葉の量を，平均 2 kg 湿重／日＝1 kg 乾重／日と仮定する時，1 年間に必要な餌量は 0.37 トン（t）となる。森林ではシカは下層植生を餌として利用する。シカが食べることができる下層植生を地上高 1.3 m 以下の植物と便宜的に定義し，その葉量（乾重）を既報から検索すると，芦生のブナ林で 1.2 t／ha（吉良 1976），水俣照葉樹林で 0.6 t／ha（Nagano & Kira, 1978），半島部マレーシアの熱帯雨林で 0.4 t／ha（吉良，1976），筆者らが調べたボルネオの熱帯雨林で 0.3 t／ha の値となった。下層植生の発達度は上層植生の発達度と負の相関を持つが，ここでは水俣照葉樹林の値 0.6 t／ha を採用する。この値をシカ 1 頭あたり年間餌量 0.37 t でわり算すると，1.6（頭・年／ha）となる。即ち，照葉樹林の下層植生は 1.6 頭のシカを 1 年間だけ養う力を持つ。

葉に換算した0.6 t／haの下層植生が，幸運にも毎年再生産されるならば，春日山の森は1.6頭／haのシカを養い続けることができる。この値は春日山の森のシカ扶養能力の最大値であり，実際はもっと低いであろう。春日山の森に餌を求めるシカの総数は不明である。照葉樹林の面積を約400 ha（北川，1994）として，その数は森の楽観論的最大扶養能力（640頭）以下であってほしいものである。

おわりに

スダジイではなくコジイを擁する森林組成，発達した構造，および狭小ではない保護区面積など，春日山の森の属性を考える時，この森が残存する世界の照葉樹林の北限に位置し，**わが国が世界に誇るべき自然遺産**であることを実感できる。小清水ら（1971）が奈良シカによる春日山照葉樹林の劣化を予測して以来30年を経た。シルクロード博を経て，奈良シカの個体数は1400頭を越え，予測の正しさは見事に実証された。予測の的中は先達の慧眼を讃えるべきものではあっても，決して喜ぶべきことではない。また，現状は予測を超えて，より深刻化しているようにも見える。この照葉樹林と奈良シカを共存させることは，今の我々に課せられた任務である。

既に述べたように，春日山の森に餌を求めるシカの頭数は不明である。しかし，その頭数を抑える努力が，正に求められている。森に入るシカの頭数制御が困難であるならば，春日大社が境内で実施している植生管理法は，解決法として示唆に富む。すなわち，複数個のシカ避けの柵を照葉樹林内に計画的に設置し，柵内で起こる照葉樹の更新状況にあわせて，設置した柵の除去と新たな柵の設置を反復する方法である。このような手法を含めて，春日山の森の管理施業には特別の工夫が必要である。森林管理法を科学的に検討し，春日山の森の存続をはかるためには，専門の研究機関を必要とする。奈良に「県立博物館を作る会」が行っている春日山照葉樹林の保護運動は，極めて重要な任務を担っており，その発展と成果としての博物館の設立が期待される。

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.

藤井範次. 1991. 春日山照葉樹の分布と地形の関係. 35pp. 理学部生物学科卒業論文. 大阪市立大学，大阪.

藤井俊夫. 1991. 先駆性常緑樹クロバイの林分発達過程と種子動態. 41＋54pp. 大学院理学研究科修士論文. 大阪市立大学，大阪.

Itoh, A., Yamakura, T., Ogino, K., Lee, H.S., & Ashton, P.S. 1997. Spatial distribution of two predominant emergent trees in a tropical rain forest in Sarawak, Malaysia. Plant Ecology, 132 : 121－136.

伊藤嘉昭・山村則男・嶋田正和. 1992. 動物生態学. 507pp. 蒼樹書房，東京.

川﨑稔子. 1992. カラスザンショウの性表現と繁殖成功率. 41pp. 大学院理学研究科修士論文. 大阪市立大学，大阪.

——. 1995. かすがやま. 関西自然保護機構会誌，17(2) : 151－152.

吉良竜夫. 陸上生態系. 166＋6 pp. 共立出版，東京.

北川尚史. 1994. 奈良公園の概要.「奈良公園の自然」（北川尚史編），11－12. 奈良教育大学，奈良.

小清水卓二・岩田重夫・菅沼孝之・北川尚史・浜

田稔. 1971. 植物.「奈良市史自然編」(奈良市史編集審議会編), 109－260. 奈良市, 奈良.

マイヤース, N. 1979 (林雄次郎訳, 1981). 沈みゆく箱舟. 348＋19pp. 岩波書店, 東京.

前地育代, 黒崎敏文・横山昌太郎・柴田叡弋. 2001. 大台ヶ原におけるニホンジカの行動圏. 名古屋大学森林科学研究, 19 : 1－10.

Mizuno, T., Fujii, N., Kanzaki, M. & Yamakura, T. 1999. Fractal nature of spatial patterns in Japanese evergreen oak forest trees. *Vegetation Science*, 16 : 103－113.

Nagano, M. & Kira, T. 1978. Aboveground biomass. In : Biological Production in a Warm-Temperate Evergreen Oak Forest of Japan. *JIBP Synthesis* 18 (eds. Kira, T. & Hosokawa, T.), 69－82.

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

仲和夫. 1983. 照葉樹林の組成と構造の維持に果たす林冠ギャップの役割. 大学院理学研究科博士論文, 大阪市立大学, 大阪.

Preston, F.W. 1948. The commonness and rarity of species. *Ecology*, 29 : 254－283.

Shimoda, K., Kimura, K., Kanzaki, M. & Yoda, K. 1997. The regeneration of pioneer tree species under browsing pressure of deer in an evergreen oak forest. *Ecological Research*, 9 : 85－92.

下田勝久. 1997. カラスザンショウの埋土種子戦略と定着過程に関する研究. 大学院理学研究科博士論文. 大阪市立大学, 大阪.

菅沼孝之. 1991. 植物とともに40年 (菅沼孝之業績集・下). 292pp. 菅沼孝之先生退官記念出版事業会, 奈良.

高田みちよ. 1996. ムクロジの個体群動態に関する研究. 83pp. 大学院理学研究科修士論文. 大阪市立大学, 大阪.

寺本英. 1997. 数理生態学. 183pp. 朝倉書店, 東京.

Wakasugi, T.M., Yasuda, M., Kanzaki, M. & Yamakura, T. 2001. Seed dispersal of *Sapindus mukorossi* identified by an automatic camera system at the Kasugayama Forest, central Japan. *KONC*, 23 : 3－12.

山倉拓夫. 1996. 熱帯雨林の物質生産と養分循環.「森林生態学」(岩坪五郎編), 258－291. 文栄堂出版, 東京.

大和俊貴. 1999. 春日山ヒサカキ (*Eurya japonica*) の個体群動態特性. 47pp. 大学院理学研究科修士論文. 大阪市立大学, 大阪.