関西自然保護機構会誌 *24*（*1*）：*29−43*，*2002*

原　著

御蓋山のナギとイヌガシの個体群構造

大阪市立大学大学院理学研究科　名波　哲
大阪市立大学大学院理学研究科　山倉拓夫
大阪市立大学大学院理学研究科　伊東　明
島根大学生物資源科学部　川口英之

Population structure of *Podocarpus nagi* and *Neolitsea aciculata* at Mikasayama hill, Nara, Japan.
Satoshi Nanami, Takuo Yamakura, Akira Itoh (*Graduate School of Science, Osaka City University*) & Hideyuki Kawaguchi (*Faculty of Life and Environmental Science, Shimane University*)

はじめに

生物学的侵入とは，本来その地域に生育していなかった生物が人為的に持ち込まれ野生化することである。侵入種はその地域の生態系に重大な影響を及ぼす可能性があるため，現在その対策の緊急性が叫ばれている（村上・鷲谷，2002）。

生物学的侵入の一例として，奈良公園東部の御蓋山ナギ林がある。ナギ（*Podocarpus nagi*）は西南日本から琉球，中国にかけて自生する高木であり，御蓋山西側斜面を広く覆うナギは，約1200年前に植えられたものが分布拡大したものとされている（小清水，1943; 小清水・菅沼，1971; 山倉ら，2000）。奈良公園周辺では，人間に保護されているニホンジカ（*Cervus nippon*）の摂食圧により，シカに食べられない植物が優占する植生が広がっており，ナギが化学的防衛によりシカに食べられないことや極度に耐陰性が高いこと（菅沼・河合，1978）等が，ナギ林成立の理由の一つと考えられている。御蓋山ナギ林は，国の天然記念物に指定されている貴重な森林であるが，一方で，御蓋山に隣接しシイ，カシ類が優占する春日山照葉樹林（Naka, 1982; Mizuno *et al.*, 1999）へのナギの分布拡大が以前から危惧されている。春日山照葉樹林は，わが国に残された数少ない照葉樹林として，また，都市近郊の自然緑地として極めて価値が高く，後世に引き継ぐべき森林である。学術的，文化的に貴重なこれらの森林の保全が緊急に必要である。

本稿では，侵入種であるナギの分布拡大プロセス，個体群維持機構および在来種への影響を明らかにするため，ナギ林の空間構造を解析した。植物群集の空間構造は，種内および種間での個体間相互作用を反映しており（Pielou, 1977; Greig-Smith, 1979; Silvertown & Wilson, 1994），その解析から，群集構成種の更新動態を推測することができる。

ここで，植物の個体間相互作用の一つとして，光，水，養分等の資源をめぐる競争について触れたい。植物は固着性の生物であるため，資源をめぐる競争は主に隣接する個体間で起こり，その効果は群集の組成と構造に反映される（Greig-Smith, 1979; Fowler, 1986）。例えば，単一種が優占する森林においては，林木の空間分布は，サ

イズあるいは齢が大きくなるにつれて，より規則分布にシフトする例が多く報告され，種内競争の重要性が指摘されている（Laessle 1965, West, 1984; Kenkel, 1988; Kenkel *et al.*, 1997）。同様の結果は，多種が混交する森林においても報告されているが（Christensen, 1977; Phillips & MacMahon, 1981; Sterner *et al.*, 1986; Duncan, 1991; Fulé & Covington, 1998; He & Duncan, 2000），混交林においては，種内競争のみならず種間競争の効果を考慮することが必要である（Duncan, 1991; Peterson & Squiers, 1995; He & Duncan, 2000）。Frelich *et al.*（1998）は，複数種の混交する森林において，各種の優占するパッチの存在を示し，パッチ形成に対する種間競争の役割を強調した。Hart *et al.*（1989）は，種多様性の高い熱帯林内で，大型種子と高い耐陰性をもつ単一種が優占する林分の存在を報告している。種間競争により，競争力の弱い種のハビタットが競争力の強い種の密度の低い場所に制限される例も報告されている（Gurevitch, 1986; Haase *et al*., 1997; Bockelmann & Neuhaus, 1999）。一方，このように植物の個体間相互作用によって形成された群集の空間構造は，逆に，個体間相互作用に影響する（Duncan, 1991; Kubota & Hara, 1995, 1996）。個体の成長や死亡に対する個体間相互作用の効果は，隣接個体の距離，密度，サイズ，種組成に大きく影響されため（Harper, 1977; Mack & Harper, 1977; Antonovics & Levin, 1980; Weiner, 1984; Kenkel, 1988; Condit *et al.*, 1994; Peterson & Squiers, 1995; Kenkel, 1997; He & Duncan, 2000），種内および種間競争の強度は空間的にばらつくであろう。なんらかの理由で種間の定着サイトが分離すれば，種間競争の緩和（Duncan, 1991）や，競争力の弱い種の競争相手からの空間的逃避（Silvertown & Lovett Doust, 1993）が起こりうる。本研究では，上記の先行研究をかんがみながら，御蓋山におけるナギと在来種の中でも特に個体数の多いイヌガシ（*Neolitsea aciculata*）について，個体群の空間構造を明らかにし，その形成要因を考察した。

現存量が大きく長寿命である高木の侵入種は，生態系に与える影響が時間的空間的に大きいかもしれない。アメリカ合衆国ハワイ州ではヤマモモ属の木本，*Myrica faya* の侵入により，土壌も含めた生態系の変化が引き起こされた報告例がある（Vitousek & Walker, 1989）。植物の侵入種に関する報告例のほとんどは，開発や都市化の進んだ地域に分布拡大した草本に関するものであり，森林に侵入した高木に関する例は，小笠原諸島におけるアカギ（*Bischofia javanica*）の例（谷本ら，1995）があるものの，ほとんど見当たらない。ナギの分布拡大プロセス，個体群維持機構および在来種への影響を明らかにすることにより，各地で深刻化している生物学的侵入の問題に対し，有益な情報を提供できるであろう。

研究の実施にあたり，御指導，御助言をいただいた菅沼孝之先生，ならびに，御神域での調査許可をいただいた春日大社の皆様に感謝の意を表します。

調査地

調査地は奈良市春日大社社寺林の御蓋山である。地質は，花崗岩系統のうち花崗片麻岩および安山岩を基岩とし，土壌は礫質粘土，砂質粘土で，深度は中，結合度は軟，湿度は適，ph は 6 で弱酸性である（平田，1973）。奈良地方気象台の調べによると，奈良市の 1961 年から 1990 年にかけての年平均気温は 14.4°c，年間降水量は 1354.7 mm であった。暖かさの指数は 115.4，寒さの指数は -2.9 で，奈良市は吉良（1949）の定義する常緑広葉樹林帯に位置する。隣接する奈良公園周辺

では約1000頭のニホンジカが生息し，植生の組成や構造に影響を及ぼしている（渡辺，1975; Ohmae *et al.*, 1996）。

調査方法

毎木調査

1988年に御蓋山の北西斜面に，斜面下部から山頂に向かって，幅40 m，長さ370 mのベルト調査区を設けた。1992年，調査区を5 m×5 mのサブコドラートに分割し，各コドラート内に生育している胸高直径5 cm以上の個体の，種，位置，胸高直径を記録した。斜面下部の40 m×40 mの部分では，1993年に当年生実生を含む全個体の毎木調査を行い，種，位置，個体サイズとして樹高130 cm未満の個体については樹高を，それ以上の個体については胸高直径を測定した。

雌雄の判別

ナギの性表現は雌雄異株で，雄機能と雌機能が個体レベルで分離している。雄花は円柱形尾状で長さ10 mm，雌花は球形で直径2 mm，開花期は5月下旬から6月上旬，種子は球形で直径10-15 mmで青白色，10月頃成熟する。開花年であった1989年，1991年，1993年に，胸高直径5 cm以上の個体について，双眼鏡で樹冠の開花，結実状況を観察し，雌雄の判別を行った。

イヌガシの性表現も同じく雌雄異株で，雄花，雌花ともに花径5 mm，開花期は3月中旬，種子は楕円形で長さ10 mmで黒色，10月頃成熟する。開花年であった1989年，1991年，1992年，1993年にナギの場合と同じく調査を行った。

種子散布

1991年はナギの開花豊作年になり，同年秋から翌年春にかけて多数の種子の落下が観察された。ナギの成熟果はその大きさ，色から林床に落下しても確認が容易である。そこで調査区全体を1 m×1 mのサブコドラート14800個に分け，成熟果が落下しきった1992年5月から7月にかけて各サブコドラート内に落下した種子数を数え，林床でのナギの種子の分布を観察した。

解析方法

個体群の空間構造を生育段階ごとに解析するため，齢，樹高（H），胸高直径（D）に基づき，ナギの個体群を，1991年に結実した種子，1992年に発芽した実生，0 cm＜H＜30 cm，30 cm≦H＜130 cm，0 cm＜D＜1 cm，1 cm≦D＜5 cm，5 cm≦D＜30 cmおよびD≧30 cmの8つの生育段階に分類した。また，イヌガシの個体群を，1992年に発芽した実生，0 cm＜H＜30 cm，30 cm≦H＜130 cm，0 cm＜D＜1 cm，1 cm≦D＜5 cm，5 cm≦D＜10 cmおよびD≧10 cmの7つの生育段階に分類した。

各生育段階の空間分布様式をIwao（1968, 1972）のm＊-m解析法により，また種内の各生育段階間および種間の分布相関を，Iwao（1977）のω指数により解析した。

空間構造の解析は，40 m×370 mの調査区内の40 m×40 mの部分における当年生実生を含む全個体と，40 m×280 mの部分における胸高直径5 cm以上の個体について行った。調査区下部から280 mより上部ではナギがほとんど生育していないので解析の対象から外した。

結果

種組成

表1に40 m×370 mの調査区内の種組成を示す。調査区内の胸高直径5 cm以上の個体は3058本（2066本／ha）であった。そのうちナギが

1227本，イヌガシが1568本でそれぞれ全本数の40％，51％を，両種あわせて91％を占めた。

表2に調査区最下部の40 m×40 mの部分の種組成を示す。調査区最下部の40 m×40 mの部分では1992年生実生を含めて7225本の個体が見られ，そのうちナギが5708本，イヌガシが1135本でそれぞれ全本数の79％，16％，両種あわせて95％を占めた。

表1． 40 m ×370 m 調査区内の胸高直径(D) 5 cm以上の個体の種組成.

Species	Number
ナギ	1227
イヌガシ	1568
アセビ	32
カゴノキ	22
シキミ	18
クロバイ	5
ヤブニッケイ	3
リンボク	2
ウラジロガシ	1
イチイガシ	1
ウリハダカエデ	54
ナンキンハゼ	12
ヤマザクラ	2
イロハモミジ	2
エノキ	2
ムクノキ	2
カスミザクラ	1
カラスザンショウ	2
イヌシデ	1
オオモミジ	3
アカメガシワ	1
クマノミズキ	1
ムラサキシキブ	1
スギ	7
カヤ	3
イヌマキ	1
フジ	42
ウドカズラ	29
ジャケツイバラ	5
ヤマイバラ	3
クマヤナギ	2
ツタ	1
ミツバアケビ	1
テイカカズラ	1
Total	3058

サイズ構造

図1に調査区内の主な樹種について，胸高直径の頻度分布を示す。ナギ，イヌガシ，ウリハダカエデ（*Acer rufinerve*），シキミ（*Illicium anisatum*）は連続的なL字型分布を示した。ナンキンハゼ（*Sapium sebiferum*）は15 cmから20 cmのクラスの個体数が多い，一山型の分布を示した。カゴノキ（*Litsea coreana*）は不連続的なサイズ分布を示した。

調査区内の40 m×280 mの部分における個体の空間分布

図2に胸高直径5 cm以上のナギのm＊-m関係を示す。5 cm≦D＜30 cmの個体，D≧30 cm

表2． 調査区内の40 m ×40 mの部分における全個体の種組成.

Species	Number
ナギ	5708
イヌガシ	1135
リンボク	52
イチイガシ	13
イズセンリョウ	198
ヤブニッケイ	13
アセビ	9
ヒイラギ	5
シキミ	5
カゴノキ	4
クロバイ	3
ナワシログミ	3
ムクノキ	5
エノキ	5
ナンキンハゼ	4
アカメガシワ	2
ムラサキシキブ	2
カヤ	7
イヌマキ	1
ツタ	23
ミツバアケビ	15
ウドカズラ	5
フジ	3
テイカカズラ	3
アオツヅラフジ	2
Total	7225

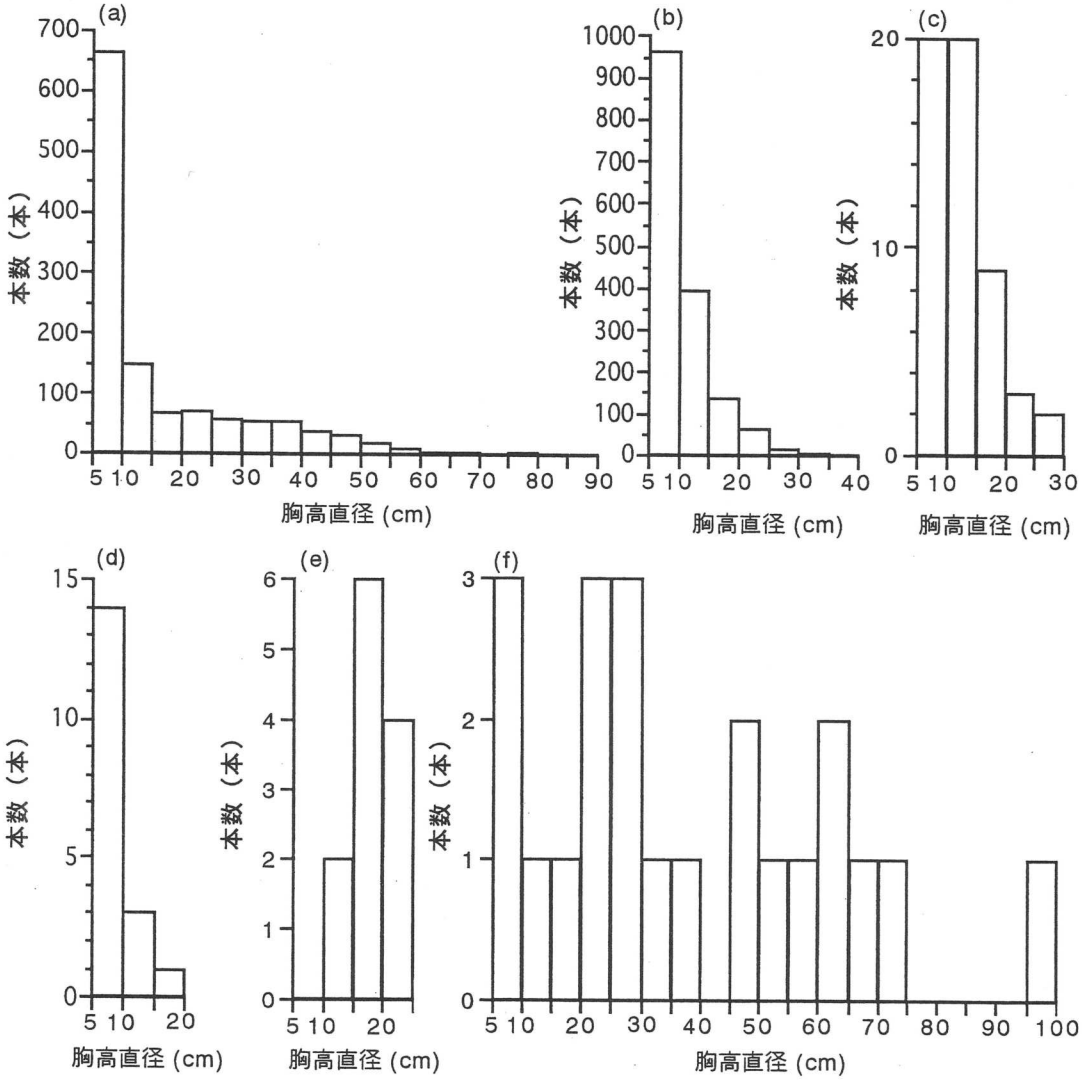


図1．調査区内の主な樹種の胸高直径階分布．(a) ナギ，(b) イヌガシ，(c) ウリハダカエデ，(d) シキミ，(e) ナンキンハゼ，(f) カゴノキ．

の個体は，ともにランダム分布を示した。

図3に胸高直径5 cm以上のイヌガシのm＊-m関係を示す。イヌガシの5 cm≦D＜10 cmの個体はランダム分布，D≧10 cmの個体は集中分布を示した。

表3，表4に種内および種間の10 m×10 m枠でのω指数を示す。種内関係をみると，ナギの種子は雌株と同所的に分布する傾向があった。雄株とは独立的に分布していた。種間関係を見ると，ナギのD≧30 cmの個体とイヌガシのD≧10 cmの個体との間には排他的に分布する傾向があったが，それ以外の関係は独立的であった。イヌガシの5 cm≦D＜10 cmの個体はナギの雄個体，雌個体どちらとも独立的に分布していた。イヌガシ

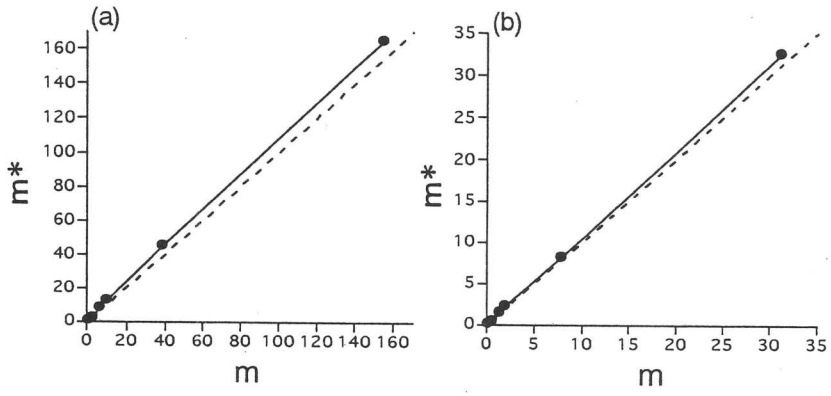


図2．調査区の 40 m×280 m の部分におけるナギの各生育段階の m＊-m 関係．生育段階は胸高直径（D）に基づき分類した．（a）5 cm≦D＜30 cm，（b）D≧30 cm．

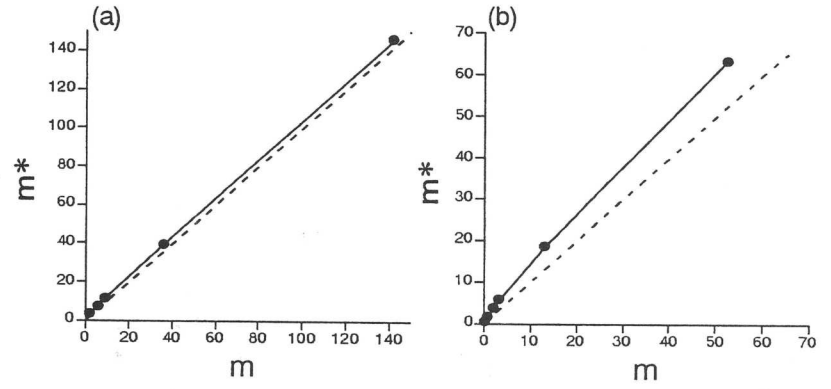


図3．調査区の 40 m×280 m の部分におけるイヌガシの各生育段階の m＊-m 関係．生育段階は胸高直径（D）に基づき分類した．（a）5 cm≦D＜10 cm，（b）D≧10 cm．

表3．調査区内の 40 m ×280 m の部分におけるナギとイヌガシのω指数（枠サイズ10m×10m）．

		ナギ	イヌガシ	
		5 ≦ D ＜ 30 cm	5 ≦ D ＜ 10 cm	D ≧ 10 cm
ナギ	5 ≦ D ＜ 30 cm	-0.142	-0.154	-0.158
ナギ	D ≧ 30 cm		0.188	-0.248
イヌガシ	5 ≦ D ＜ 10 cm			-0.016

の D≧10 cm の個体はナギの雌個体とは排他的に，ナギの雄個体とは独立的に分布していた。

調査区内の 40 m×40 m の部分における個体の空間分布

図4にナギの各生育段階の個体の空間分布と m＊-m 関係を示す。種子と 1992 年生実生は強い

表4．調査区内の40 m ×280 m の部分におけるナギの雄個体、雌個体とナギの種子、イヌガシのω指数（枠サイズ10m×10m）.

		ナギ	イヌガシ	
		種子	5 ≦ D ＜ 10 cm	D ≧ 10 cm
ナギ	雄個体	0.111	0.199	-0.181
ナギ	雌個体	0.334	0.035	-0.357

集中分布を示した。0 cm＜H＜30 cm も集中分布を示したが，その集中度は種子や 1992 年生実生に比べ弱かった。クランプの平均の大きさはいずれも 10 m×10 m であった。生育段階が上がるにつれて，さらに集中度は弱まり，ランダム分布に近づいた。

表5にナギの各生育段階間および各生育段階と雄個体，雌個体との間のω指数を示す。生育段階間の分布相関を見ると，近い生育段階間で同所的に分布する傾向あり，特に種子と 1992 年生実生，0 cm＜H＜30 cm の個体と 30 cm ≦ H＜130 cm の個体，30 cm ≦ H＜130 cm の個体と 0 cm＜D＜1 cm の個体，0 cm＜H＜30 cm の個体と 0 cm＜D＜1 cm の個体との間で，その傾向が強かった。各生育段階と雌個体との間の分布相関を見ると，種子とは独立的に分布していた。1992 年生実生とは同所的に分布していたが，その傾向は弱かった。0 cm＜H＜30 cm，30 cm ≦ H＜130 cm，0 cm＜D＜1 cm の個体と雌個体は同所的な傾向を示した。1 cm ≦ D＜5 cm，5 cm ≦ D＜30 cm の個体と雌個体は独立的に分布していた。各生育段階と雄個体との間の分布相関を見ると，雄個体と同所的に分布する生育段階はなく，1992 年生実生，0 cm＜H＜30 cm の個体，5 cm ≦ D＜30 cm の個体は，雄個体と排他的に分布していた。

図5にイヌガシの各生育段階の個体の空間分布と m＊-m 関係を示す。1992 年生実生は弱い集中分布を示した。クランプの大きさは 10 m×10 m であった。0 cm＜H＜30 cm の個体はほぼランダム分布であった。30 cm ≦ H＜130 cm の個体は弱い集中分布を示したが，クランプ構造は見られなかった。0 cm＜D＜1 cm，1 cm ≦ D＜5 cm の個体はランダム分布であった。D ≧ 5 cm の個体は集中分布を示した。クランプの大きさは 10 m×10 m であった。

表6にイヌガシの各生育段階間および各生育段階と雄個体，雌個体との間のω指数を示す。生育段階間の分布相関を見ると，1992 年生実生と 0 cm＜H＜30 cm の個体，1992 年生実生と 30 cm ≦ H＜130 cm の個体，0 cm＜H＜30 cm の個体と 30 cm ≦ H＜130 cm の個体，0 cm＜H＜30 cm の個体と 0 cm＜D＜1 cm の個体，30 cm ≦ H＜130 cm の個体と 0 cm＜DBH＜1 cm の個体など，近い生育段階間の個体は同所的に分布していたが，その傾向はナギの場合ほど強くなかった。各生育段階と雌個体との間ではナギの場合のような同所的な傾向はなく，0 cm＜H＜30 cm の個体，0 cm ≦ H＜130 cm の個体と雌個体の間には排他的な傾向があった。雄個体との間では 1 cm ≦ D＜5 cm の個体が同所的な傾向を示したが，他では独立的に分布していた。

表7にナギとイヌガシに種間のω指数を示す。胸高直径5 cm までの生育段階のイヌガシは，ナギとは独立的か，あるいは同所的に分布していた。D ≧ 5 cm のイヌガシは雄のナギの雄個体とは同所的に分布していたが，ナギの雌個体とは排他的に分布していた。

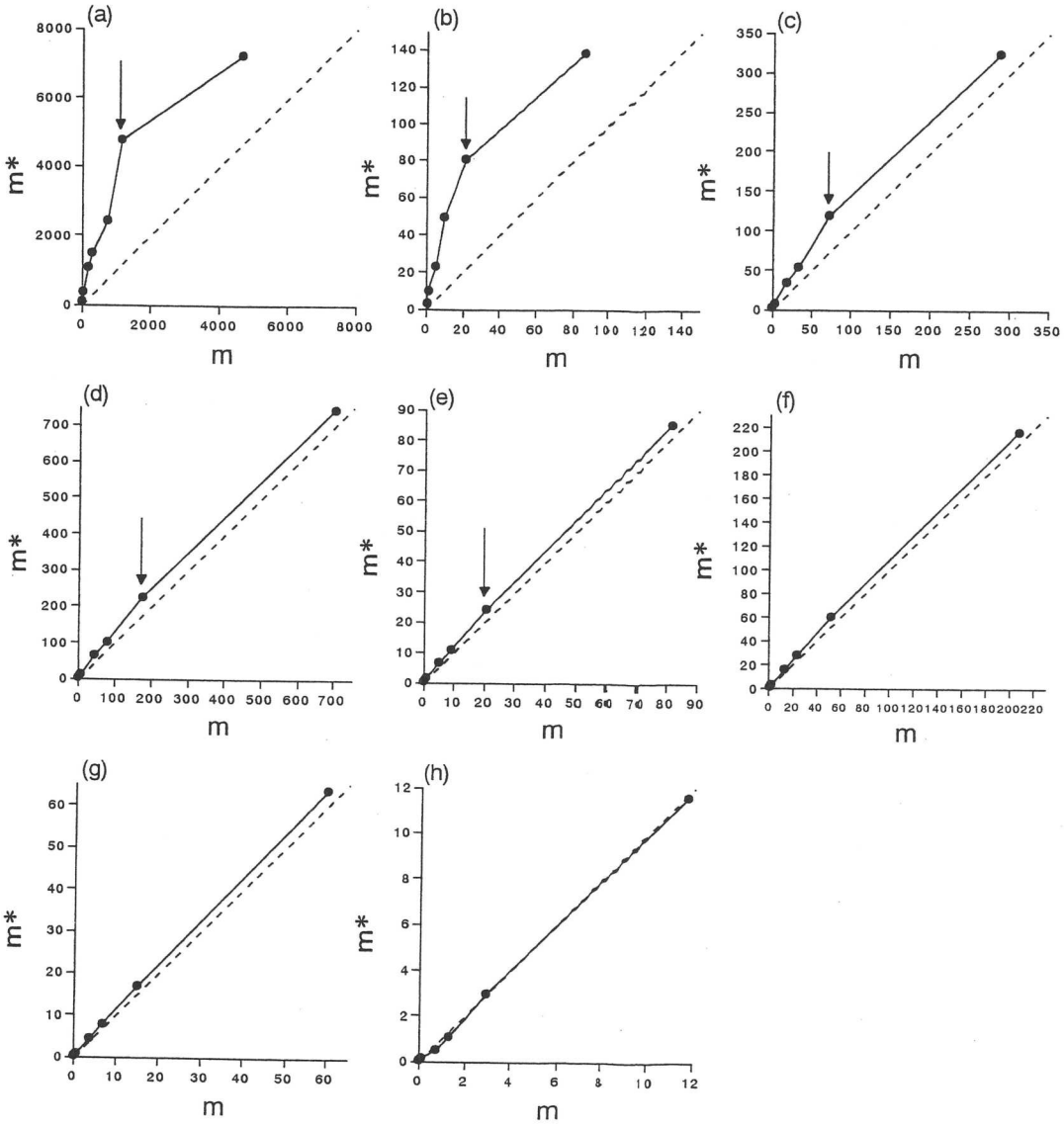


図4．調査区の40 m×40 mの部分におけるナギの各生育段階のm＊-m関係．生育段階は齢，樹高（H），胸高直径（D）に基づき分類した．(a) 1991年に結実した種子，(b) 1992年に発芽した実生，(c) 0 cm＜H＜30 cm，(d) 30 cm≦H＜130 cm，(e) 0 cm＜D＜1 cm，(f) 1 cm≦D＜5 cm，(g) 5 cm≦D＜30 cm，(h) D≧30 cm．

考察

調査区内の種組成は，優占しているナギ，イヌガシをはじめ，カゴノキ，シキミ，ウリハダカエデ，ナンキンハゼなどニホンジカの不嗜好植物（高槻，1989）が多く見られた。御蓋山と隣接する春日山での優占種が，コジイ（*Castanopsis cuspidata*）をはじめ，ツクバネガシ（*Quercus*

表5．調査区の40 m×280 mの部分におけるナギの生育段階間および、雄個体、雌個体と各生育段階のω指数（枠サイズ10m×10m）．

	'92年生実生	0≦H＜30	30≦H＜130	0＜D＜1	1≦D＜5	5≦D＜30	D≧30	雄個体	雌個体
種子	0.956	0.462	0.097	0.025	-0.136	0.028	0.033	0.010	0.129
'92年生実生		0.576	0.251	0.127	-0.062	-0.024	0.018	-0.044	0.119
0≦H＜30			0.792	0.647	0.429	-0.090	-0.079	-0.150	0.591
30≦H＜130				0.814	0.593	-0.074	-0.031	-0.170	0.517
0＜D＜1					0.781	-0.036	-0.051	-0.063	0.360
1≦D＜5						-0.024	-0.058	-0.051	0.351
5≦D＜30							-0.176	0.052	-0.351

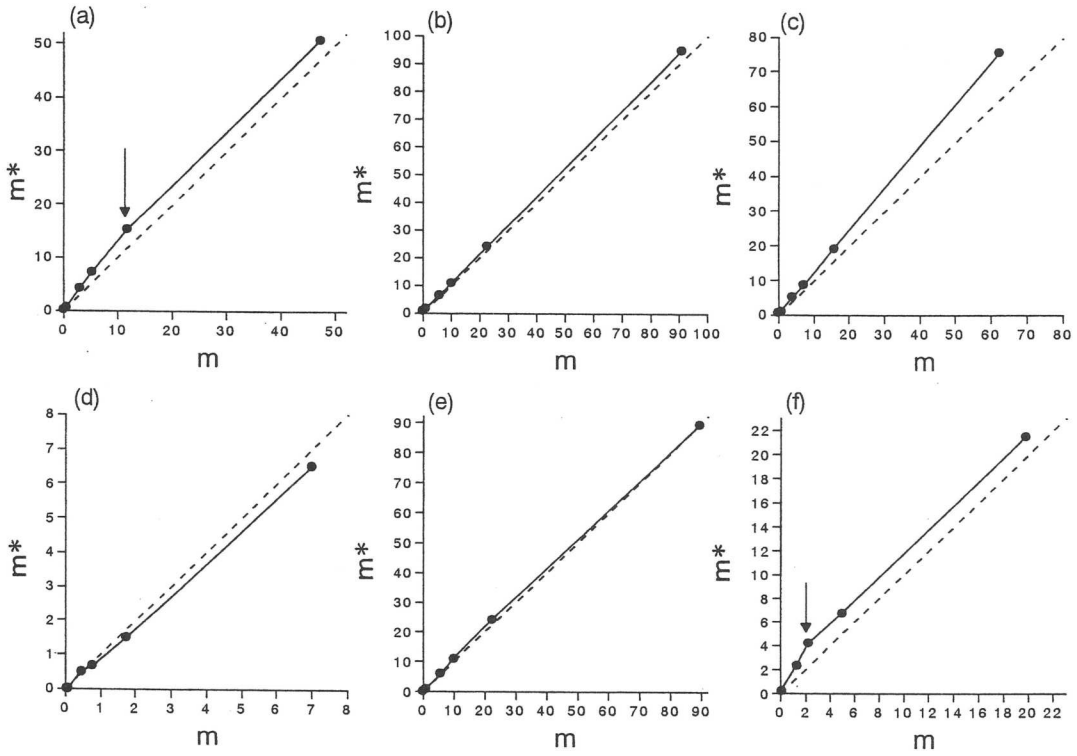


図5．調査区の40 m×40 mの部分におけるイヌガシの各生育段階のm＊-m関係．生育段階は齢，樹高（H），胸高直径（D）に基づき分類した．(a) 1992年に発芽した実生，(b) 0 cm＜H＜30 cm，(c) 30 cm≦H＜130 cm，(d) 0 cm＜D＜1 cm，(e) 1 cm≦D＜5 cm，(f) D≧5 cm．

sessilifolia），ウラジロガシ（*Quercus salicina*）であること（Naka, 1982）と比較すると，特異な植生であることが分かる。

ナギ，イヌガシはサイズ構造がL字型であることから，若齢個体の新規加入が連続的に起きていると考えられる。ウリハダカエデ，ナンキンハゼ，シキミ，カゴノキなどはシカの被食圧から逃れてはいるが，耐陰性が低い，あるいは中程度である

表6．調査区の40 m×40 mの部分におけるイヌガシの生育段階間および、雄個体、雌個体と各生育段階のω指数（枠サイズ10m×10m）．

	0≦H<30	30≦H<130	0<D<1	1≦D<5	D≧5	雄個体	雌個体
'92年生実生	0.201	0.220	-0.181	-0.013	0.073	0.050	0.098
0≦H<30		0.603	0.379	-0.005	-0.121	-0.114	-0.175
30≦H<130			0.377	-0.030	-0.181	-0.154	-0.393
0<D<1				-0.012	-0.081	-0.061	-0.238
1≦D<5					0.319	0.346	0.122

表7．調査区の40 m×40 mの部分におけるナギとイヌガシの間のω指数（枠サイズ10m×10m）．

		イヌガシ					
		'92年生実生	0≦H<30	30≦H<130	0<D<1	1≦D<5	D≧5
ナギ	種子	-0.207	0.166	-0.045	0.379	-0.135	-0.573
	'92年生実生	-0.215	0.312	-0.094	0.426	-0.089	-0.476
	0≦H<30	-0.063	0.451	0.384	0.621	-0.009	-0.280
	30≦H<130	-0.064	0.506	0.353	0.582	0.198	-0.083
	0<D<1	-0.021	0.474	0.538	0.410	0.138	-0.139
	1≦D<5	0.155	0.247	0.453	0.157	0.256	-0.028
	5≦D<30	-0.027	-0.032	-0.041	-0.045	-0.029	-0.152
	D≧30	-0.026	-0.017	-0.067	-0.064	0.286	0.443
	雄個体	-0.020	-0.074	-0.142	-0.143	0.131	0.598
	雌個体	-0.033	0.143	0.052	0.061	0.226	-0.292

ため光条件のよい林冠ギャップ等に依存して更新し，個体群を維持していると考えられた。ナンキンハゼの胸高直径15 cmから20 cmのクラスの個体数が多いことは更新，成長に都合の良い時期があったことを示唆している。

本研究では，調査区内で特に個体数の多かったナギとイヌガシについて，個体群の空間構造を解析した。高木種は寿命が長く，個体群中にさまざまなサイズクラスの個体の空間構造は，過去の更新の履歴を反映している（Sterner *et al.* 1986, Lusk & Ogden 1992）。

サイズの小さいナギの個体は強い集中分布を示した。個体の集中分布を引き起こす要因の一つとして，種子散布力が小さいことが挙げられるが（Prentice & Werger 1985, Sterner *et al.* 1986, Hatton 1989），ナギの個体の集中分布も，種子が重力散布であり，散布力が極めて小さことに起因するのであろう。サイズが大きくなるにしたがい，ナギの個体の集中度は小さくなったが，これは多くの事例（例えばLaessle 1965, Sterner *et al.* 1986, Kenkel 1988, Duncan 1991, Kenkel *et al.* 1997, Fulé & Covington 1998, He & Duncan 2000）に示されているように，種内競争による密度依存的な個体の死亡の結果であると考えられる。

渡辺（1976）はナギ林の空間構造の解析に種子散布力のみならず，ナギが雌雄異株であることを考慮すべきだと提案している。サイズの小さいナギの個体は，種子の散布源となる雌個体と同所的

に，雄個体とは逆に排他的に分布しており，ナギの分布は雌個体の位置の制約を受けていた。

サイズの小さいイヌガシの個体は，ナギの場合のような明瞭な集中分布や同種の雌個体と同所的な分布は示さなかった。これはイヌガシの種子が鳥散布であること（Nakanishi 1996, Noma & Yumoto 1997）に，起因すると考えられる。さまざまな種子散布様式の中でも，鳥散布は散布範囲が広いことが特徴であり（Hubbell 1979, Murray 1988），母樹から離れた場所に散布される種子の割合が高い（Holthuijzen *et al.* 1987）。

興味深いのはイヌガシのサイズの大きな個体が集中分布を示したことである。このような例はBriggs & Gibson (1992), Rebertus *et al.* (1989), Peterson & Squiers (1995), He & Duncan (2000) などによって報告されており，種の生育にとって好適な場所が限られていることが，その原因であると考えられている。He & Duncan (2000) は種間競争により，時間の経過に従い，*Tsuga heterophylla* と *Thuja plicata* の集中度が大きくなることを示し，その原因として，種間競争を挙げている。イヌガシのサイズの大きな個体はナギの雌個体と排他的，雄個体とは同所的あるいは独立的な分布を示した。ナギの雌個体の近接ではナギの後継樹の密度が高いことを考えると，イヌガシの分布はナギとの種間競争の影響を受けており，ナギの密度の低い場所で，イヌガシが生育の適地になっているのかもしれない。

図6に，空間構造の解析結果から予想される，御蓋山におけるナギとイヌガシの更新プロセスを

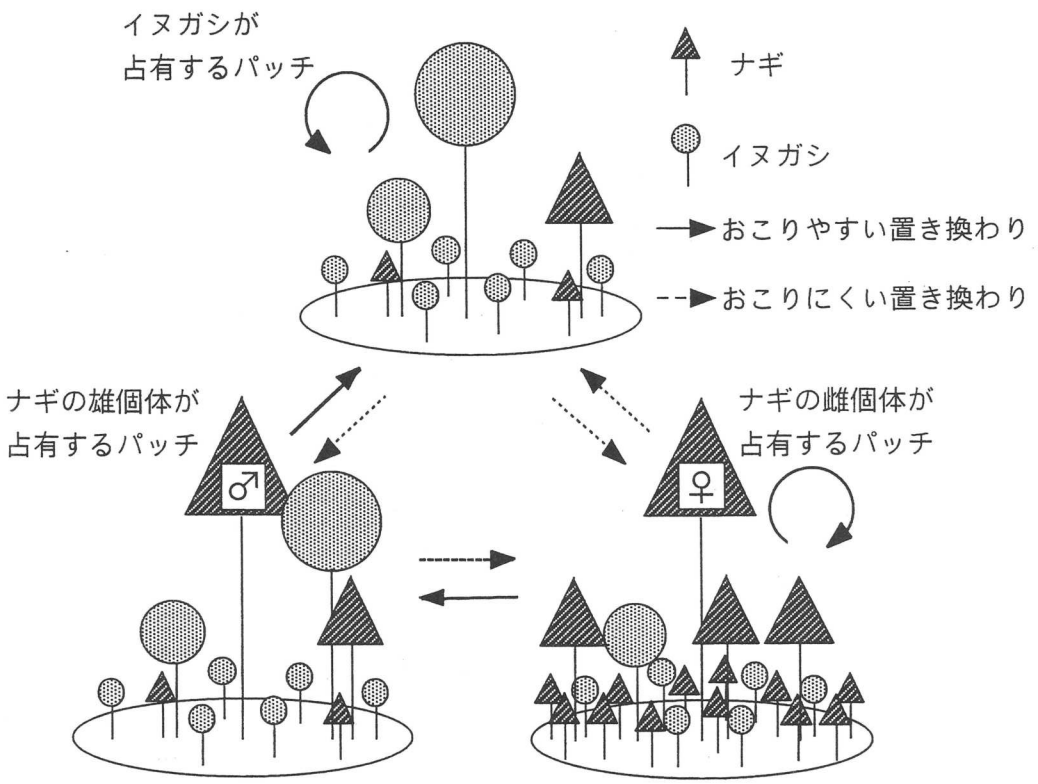


図6． 空間構造解析から示唆されたナギとイヌガシの更新プロセス．

示す。ナギは雌雄異株で種子散布様式が重力散布であるため，雌個体の周囲の狭い範囲にしか種子を散布できず，雄個体の近接では後継樹の密度が低くなると考えられた。一方イヌガシも雌雄異株であるが，種子散布様式は鳥散布であるため，種子は雌株の位置に制約されず，広く散布されると考えられた。ナギ，イヌガシともに，性表現は雌雄異株であるが，その効果は種子散布力の小さいナギでのみ，明瞭に現れた。広い範囲で発芽，定着したイヌガシは，ナギの密度の低い場所で更新に成功すると考えられた。

このプロセスは，競争力は大きいが分散力が小さいナギと，逆に競争力は小さいが分散力が大きいイヌガシの，定着場所を巡る競争のプロセスである。二種の間で，競争力と分散力とのトレードオフ関係が成り立つ場合，共存が促進されることが示されているが（Skellam 1951, Hutchinson, 1975; Hanski & Ranta 1983, Shmida & Ellner 1984, Marino 1991, Tilman 1994），その際の必要条件は，競争力の大きい種は侵入しにくいが，競争力の小さい種は大きな分散力によって侵入できる場所が発生し続けることである（Grubb 1977）。そのような場所を発生させる要因として，これまで自然攪乱の役割が注目されてきた（Sprugel 1976, Runkle 1981, Romme 1982, White & Pickett 1985）。本研究では，ナギの個体群内に種子を生産しない雄個体が存在することにより，ナギの後継樹の密度の低い場所が不可避的に発生し続けることが予想された。

引用文献

Antonovics, J. & Levin, D.A. 1980. The ecological and genetic consequences of density-dependent regulation in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11 : 411－452.

Bockelmann, Anna-Christina & Neuhaus, R. 1999. Competitive exclusion of *Elymus athericus* from a high-stress habitat in a European salt marsh. *Journal of Ecology*, 87 : 503－513.

Briggs, J.M. & Gibson, D.J. 1992. Effect of fire on tree spatial patterns in a tallgrass prairie landscape. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 119 : 300－307.

Christensen, N.L. 1977. Changes in structure, pattern and diversity associated with climax forest maturation in Piedmont, North Carolina. *American Midland Naturalist*, 97 : 176－188.

Condit, R., Hubbell, S.P. & Foster, R.B. (1994) Density dependence in two understory tree species in a neotropical forest. *Ecology*, 75 : 671－680.

Duncan, R.P. 1991. Competition and the coexistence of species in a mixed Podocarp stand. *Journal of Ecology*, 79 : 1073－1084.

Fowler, N. 1986. The role of competition in plant communities in arid and semiarid regions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17 : 89－110.

Frelich. L.E., sugita, S., Reich, P.B., Davis, M.B. & Friedman, S.K. 1998. Neighbourhood effects in forests: implication for within stand patch structure. *Journal of Ecology*, 86 : 149－161.

Fulé, P.Z. & Covington, W.W. 1998. Spatial patterns of Mexican pine-oak forests under different recent fire regimes. *Plant Ecology*, 134 : 197－209.

Greig-Smith, P. 1979. Pattern in vegetation.

Journal of Ecology, 67 : 755－779.

Grubb, P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews*, 52 : 107－145.

Gurevitch, J. 1986. Competition and the local distribution of the grass Stipa neomexicana. *Ecology*, 67 : 46－57.

Hanski, I. & Ranta, E. 1983. Coexistence in a patchy environment: three species of Daphnia in rock pools. *Journal of Animal Ecology*, 52 : 263－279.

Harper, J.L. 1977. Population Biology of Plants. Academic Press, London.

Hart. T.B., Hart, J.A. & Murphy, P.G. 1989. Monodominant and spacies-rich forests of the humid tropics: causes for their co-occurrence. *American Naturalist*, 133 : 613－633.

Haase, P., Pugnaire, F.I., Clark, S.C. & Incoll, L.D. 1997. Spatial pattern in *Anthyllis cytissoides* shrubland on abandoned land in southern Spain. *Journal of Vegetation science*, 8 : 627－634.

Hatton, T.J. 1989. Spatial analysis of a subalpine heath woodland. *Australian Journal of Ecology*, 14 : 65－75.

He & Duncan. 2000. Density-dependent effects on tree survival in an old-growth Douglas fir forest. *Journal of Ecology*, 88 : 676－688.

平田義文. 1973. ナギ (Podocarpus nagi Zoll. et Moritzi.) に関する研究 (1) —春日山のナギ林について—. 第 82 回日林大会講演集 : 185－187.

Holthuijzen, A.M.A., Sharik, T.L. & Fraser, J.D. 1987. Dispersal of eastern red cedar (*Juniperus virginiana*) into pastures: an overview. *Canadian Journal of Botany*, 65 : 1092－1095.

Hubbell, S.P. 1979. Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Science*, 203 : 1299－1309.

Hutchinson, G.E. 1975. Variations on a theme by Robert MacArthur. Ecology and Evolution of Communities (eds M.L. Cody & J.M. Diamond), pp. 492 － 521. Harvard University Press, Cambridge, MA.

Iwao, S. 1968. A new regression method for analyzing the aggregation pattern of animal population. *Research on Population Ecology*, 10 : 1－20.

——. 1972. Application of the m＊-m method to the analysis of spatial pattern by changing the quadrat size. *Research on Population Ecology*, 14 : 97－128.

——. 1977. Analysis of spatial association between two species based on the interspecies mean crowding. *Research on Population* Ecology, 18 : 243－260.

Kenkel, N.C. 1988. Pattern of self-thinning in jack pine: testing the random mortality hypothesis. *Ecology*, 69 : 1017－1024.

Kenkel, N.C., Hendrie, M.L. & Bella, I.E. 1997. A long-term study of Pinus banksiana population dynamics. *Journal of Vegetation Science*, 8 : 241－254.

吉良竜夫. 1949. 日本の森林帯. 日本林業技術協会, 東京.

小清水卓二. 1943. 大和の名勝と天然記念物. 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.

Kubota & Hara. 1995. Tree competition and species coexistence in a sub-boreal forest, northern Japan. *Annals of Botany*, 76 : 503−512.

——・——. 1996. Allometry and competition between saplings of *Picea jezoensis* and *Abies sachalinensis* in a sub-boreal coniferous forest, northern Japan. *Annals of Botany*, 77 : 529−537.

Laessle, A.M. 1965. Spacing and competition in natural stands of sand pine. *Ecology*, 46 : 65−72.

Lusk, C. & Ogden, J. 1992. Age structure and dynamics of a podocarp-broadleaf forest in Tongariro National Park, New Zealand. *Journal of Ecology*, 80 : 379−393.

Mack, R.N. & Harper, J.L. 1977. Interference in dune annuals: spatial pattern and neighbourhood effects. *Journal of Ecology*, 65 : 345−363.

Marino, P.C. 1991. Dispersal and coexistence of mosses (Splachnaceae) in patchy habitats. *Journal of Ecology*, 79 : 1047−1060.

村上興正・鷲谷いづみ. 2002. 外来種ハンドブック. 地人書館, 東京.

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

Murray, K.G. 1988. Avian seed dispersal of three neotropical gap-dependent plants. *Ecological Monographs*, 58 : 271−298.

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.

Nakanishi, H. 1996. Fruit color and fruit size of bird-disseminated plants in Japan. *Vegetatio*, 123 : 207−218.

Noma, N. & Yumoto, T. 1997. Fruiting phenology of animal-dispersed plants in response to winter migration of frugivores in a warm temperate forest on Yakushima Island, Japan. *Ecological Research*, 12 : 119−129.

Ohmae, Y., Shibata, K. & Yamakura, T. 1996. Seasonal change in nagilactone contents in leaves in Podocarpus nagi forest. *Journal of Chemical Ecology*, 22 : 477−489.

Peterson, C.J. & Squiers, E.R. 1995. An unexpected change in spatial pattern across 10 years in an aspen__white-pine forest. *Journal of Ecology*, 83 : 847−855.

Phillips, D.L. & MacMahon, J.A. 1981. Competition and spacing patterns in desert shrubs. *Journal of Ecology*, 69 : 97−115.

Pielou, E.C. 1977. Mathematical Ecology. John Wiley & Sons, New York.

Prentice, I.C. & Werger, M.J.A. 1985. Clump spacing in a desert dwarf shrub community. *Vegetatio*, 63 : 133−139.

Romme, W.H. 1982. Fire and landscape diversity in subalpine forests of Yellowstone National Park. *Ecology*, 52 : 199−221.

Runkle, J.R. 1981. Gap regeneration in some old-growth forests of the eastern United States. *Ecology*, 62 : 1041−1051.

Silvertown, J.W. & Lovett Doust, J. 1993. Introduction to plant population biology. Blackwell Science, Oxford, UK.

Silvertown, J. & Wilson, J.B. 1994. Community structure in a desert perennial community. *Ecology*, 75 : 409－417.

Skellam, J.G. 1951. Random dispersal in theoretical populations. *Biometrika*, 38 : 196－218.

Shmida, A. & Ellner, S. 1984. Coexistence of plant species with similar niches. *Vegetatio*, 58 : 29－55.

Sprugel, D.G. 1976. dynamic structure of wave-regenerated *Abies balsamea* forests in north-eastern United States. *Journal of Ecology*, 74 : 889－911.

Sterner, R.W., Ribic, C.A. & Schatz, G.E. 1986. Testing for life historical changes in spatial patterns of four tropical tree species. *Journal of Ecology*, 74 : 621－633.

菅沼孝之・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.

高槻成紀. 1989. 植物及び群落に及ぼすシカの影響. 日本生態学会誌, 39 : 67－80.

渡辺弘之. 1975. 奈良公園の植生・景観に及ぼすシカの影響. 昭和50年度春日大社境内原生林調査報告 : 32－42. 春日顕彰会, 奈良.

――. 1976. 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 : 47－52. 春日顕彰会, 奈良.

谷本丈夫・豊田武司・渡辺富夫・飯田滋生・苅住昇・千葉春美, 1995. 小笠原試験地の植生遷移とフロラ. 森林総合研究所研究報告, 369 : 1－61.

Tilman, D. 1994. Competition and biodiverswity in spatially structured habitats. *Ecology*, 75 : 2－16.

Vitousek, P.M. & Walker, L.R. 1989. Biological invasion by Myrica faya in Hawai'i: plant demography, nitrogen fixation, ecosystem effect. *Ecological Monographs*, 59 : 247－265.

Weiner, J. 1984. Neighbourhood interference amongst Pinus rigida individuals. *Journal of Ecology*, 72 : 183－195.

West, P.W. (1984) Inter-tree competition and small-scale pattern in monoculture of *Eucalyptus oblique* L'Herit. *Australian Journal of Ecology*, 9 : 405－411.

White, P.S. & Pickett, S.T.A. 1985. Natural disturbance and patch dynamics: an introduction. The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics (eds S.T.A. Pickett & P.S. White), pp. 3－13. Academic Press, New York.

山倉拓夫・大前義男・名波哲・伊東明・神崎護. 2000. 御蓋山ナギ林の分布拡大 1. 諸説概観. 関西自然保護機構会誌, 22 (2) : 173－18.