関西自然保護機構会誌 *24*（*2*）：*97－112, 2003*

ナギの種子落下速度（御蓋山ナギの分布域拡大3）

大阪市立大学大学院理学研究科
山倉拓夫・平山大輔・名波　哲・伊東　明

Seed-fall velocity of *Podocarpus nagi* (Territorial expansion of *Podocarpus nagi* at Mikasayama Hill, Nara Japan. 3). Takuo Yamakura, Daisuke Hirayama, Satoshi Nanami & Akira Itoh (*Graduate School of Science, Osaka City University*)

はじめに

ナギ，照葉樹そして鹿，これら3者間の相互作用は，奈良の御蓋山ナギ林と春日山照葉樹林の保全管理を考える上で重要である（菅沼，1988，2001）。本報告を含む一連の論考は，3者の相互作用に起因するナギ林の分布域拡大と照葉樹林の保全に関連している。前2報（山倉ら，2000，2001）では，ナギ林の起原に関する献木説（小清水，1943）およびナギの分布域拡大を説明する7仮説（小清水・菅沼，1971，菅沼，1988）を概観すると共に，分布域拡大の一説明仮説であるアレロパシー説（小清水・菅沼，1971）を検討した。

ナギ林の分布域拡大に関する7仮説の中，いわゆる風仮説（菅沼，1988；菅沼ら，1990）は種子散布におよぼす台風等の風の影響を論じたものである。この仮説は，動物の好きな果肉を持たず，風などを利用する特別な物理的散布器官も持たず，種子散布をもっぱら重力に頼るナギが，標高の低い所から標高の高い所に向かって稚樹を移動させ，分布域を拡大できるのは何故か？という問題を発掘し，問題がはらむ生物学的意義を明らかにすると共に，それに答えようとした最初の試みである。この仮説の更なる価値は，その適用範囲がナギだけにとどまらないことにある。重力散布種子を持つ他の樹木，例えばシイやカシなどの分布域拡大にも仮説は適用可能であり，その妥当性は検証されなければならない。本報告では風仮説を検証する準備として，ナギの種子散布の生物季節，種子サイズおよび種子の落下速度について考察する。風仮説を検証するためには，種子散布に関わる諸量を把握する必要があると考えるからである。

御蓋山ナギ林と春日山照葉樹林での研究実施に際し，御支援と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に感謝致します。野外調査，データ解析，討論を通じて，協力と有益な示唆を頂いた神崎護先生，所属研究室の皆様，特にナギ林を研究課題に学士，修士，博士の論文作成に勤しまれた皆様に感謝します。また種子落下試験に供したナギ種子を採集して下さった野田周央氏に感謝致します。

花と種子に関する知見

ナギの種子散布を考える際には，種子の生物季節や種子特性の理解が欠かせない。また，種子特性は種子を生み出す花の性質と深く関連する。これらの理由から，種子散布を検討する備えとして，これまでに御蓋山などで解明された，ナギの花と種子に関する一般的知見を概観する。

開花と受粉

御蓋山ナギの開花は5月下旬から6月上旬と遅く，雄花（束生），雌花（単生）ともに葉腋に着く。発達した穂状の雄花序は30 mm前後と大きく，離れた位置にあっても肉眼で有無を確認できる。しかし雌花は小さく，林床から大木の林冠を見上げても，肉眼でその有無を確認できない。雌花には花弁は無く，数個の鱗片が1個の倒性胚珠を包んでいる（佐竹，1999）。平田（1975）は花芽の分化と発育について詳細な観察を行っている。この観察によれば，前年の6月に分化を開始した花芽は12月には花器部分のできた状態で越冬する。花芽が発育を再開するのは4月上旬から中旬にかけてである。以後，開花に至るまでの約2ヶ月間で，急速に花粉と胚珠の形成が行われる。

ナギの花粉は風によって運ばれ，花粉が飛散する時期はナギの受粉効率を左右すると考えられる。従って，花粉飛散期はナギ種子の豊凶を考える上で極めて重要な要因である。この点で，気候の湿潤期よりは乾燥期に花粉放出が可能ならば，ナギは効率的に花粉を飛散させ，多くの雌花を受粉させることができるであろう。

奈良市の雨量データは，12月から2月の寡雨，梅雨期6月の多雨を示している（図1）。従って，乾燥が卓越する晩冬から早春に花粉を飛散させる春日スギなどの針葉樹は，極めて合理的に花粉飛散季を選んでいることになる。しかしながら，ナギはそれほど賢明ではないらしい。平田（1975）の観察した花粉飛散期間は5月31日～6月7日であり，その最盛期は6月2日～3日の2日間であった。雨の少ない初春ではなく，雨量の多くなりはじめる6月の初旬に開花することは，ナギの送粉にとって望ましい状況ではない（図1）。乾燥期よりは湿潤期に開花する現象は，ナギの起原地の記憶に由来するのであろうか。

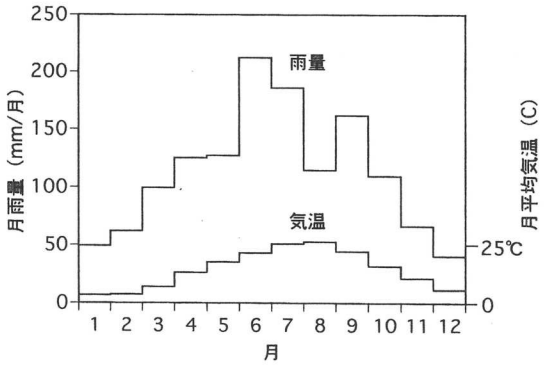


図1． 奈良市の雨量と平均気温の季節変化．データは国立天文台編（2001）理科年表平成14年による．

重力散布種子

6月に受粉に成功した雌器官は急速に成長し，半年を経ずして種子が膨らむ。植物図鑑では，ナギの種子は10月に熟し，球形で外皮は藍緑色，その大きさは直径10～15 mmと記載されている（大井，1965；北村・村田，1979）。藍緑色の外皮をまとった種子は厳密には果実として扱われるべきであろうが，本研究では図鑑などの従来の記述にならい，外皮をまとった状態のものを種子として扱う。すなわち果実と種子を特に区別することなく以後の記述を行う。

熟すと柔らかくなるパルプ（果肉）質の外皮は，大形種子では厚さ1～2 mmに達する。この外皮は，胚珠を包んでいた鱗片の発達したものとされている（佐竹，1999）。外皮は種子発芽の物理的障害となることが稀に観察されるものの（波戸岡・菅沼，1989；玉井，1990），被食防衛物質ナギラクトンを含み（Hayashi *et al.*, 1968; Ohmae *et al.*, 1999），動物による種子食害を防ぐのに有効に働く。菅沼（2001）は飢えたアオバトがナギの種子を食べて死亡した事例を報告している。

外皮を取り除くと，エンドウマメの種子に小さな突起をつけた形をした，薄茶褐色の堅果状の1

個のいわゆるタネが表れる。タネ表面の突起部は果柄の付着部の痕跡に相当する。外皮を除去したいわゆるタネは，薄いが堅い皮（厳密には外種皮）でおおわれおり，堅い皮の下には更に薄い渋皮（内種皮）がある。渋皮を除去すると，胚を含んだ白色の繁殖器官の本体が表れるが，受精機構に基づく詳しい形態学的記載はこれまでに無く，本研究でも観察を行っていない。

花托は果肉に発達せず（佐竹，1999），翼などの散布器官の発達も見られないため，アオバトによる誤飲のような例を除けば，多くの種子は重力によって林床に散布される。林床に散布された種子がネズミなどによって二次散布されることも，外皮中のナギラクトンを考えると，通常は起こりにくい。従ってナギの種子は，二次散布されるシイ，カシ，タブなどのそれと比べ，散布力の低い重力散布種子と考えられてきた（玉井，1990）。

種子散布の生物季節

豊作年

ナギの種子生産には豊凶があり，検証に耐え得る長期間の量的データはないものの，２年に一度種子が生産される隔年結果の傾向が認められる（山倉，1992）。隔年結果に対応して開花も隔年に生ずるようであるが，手許のデータは十分ではない。御蓋山でナギの種子が結実した 1991 年，王（1993）はリタートラップに落下した種子量を月ごとにモニタリングした。以下の記述は王の記録に従う。

種子落下のモニタリングに用いたトラップは，テフロン製チューブに寒冷紗を取り付けて作成し，円形，受け口の面積 0.258 平方メートルであった。小さなナギの木の多いギャップ相の林分，中形の木の多い発達途中相の林分，成熟したナギの高木が優占する成熟相の林分，大木が倒壊しはじめた過熟相の林分のそれぞれに，各 14 個（計 64 個）のリタートラップを設置し，トラップに落下した種子を選り分け，その乾燥重量を測定した（図２Ａ；王，1993）。図２Ａの縦軸に目盛った月別種子散布量は，64 個のトラップで得た数値の平均値を示す。種子散布は 1991 年秋から 1992 年春にかけて生じ，未熟種子を含みトラップあたり平均乾重 317.6 kg／ha の種子散布（生産）が記録された。1991 年８月と９月に散布された種子（15.9 kg／ha）の多くは未熟であると考えられる

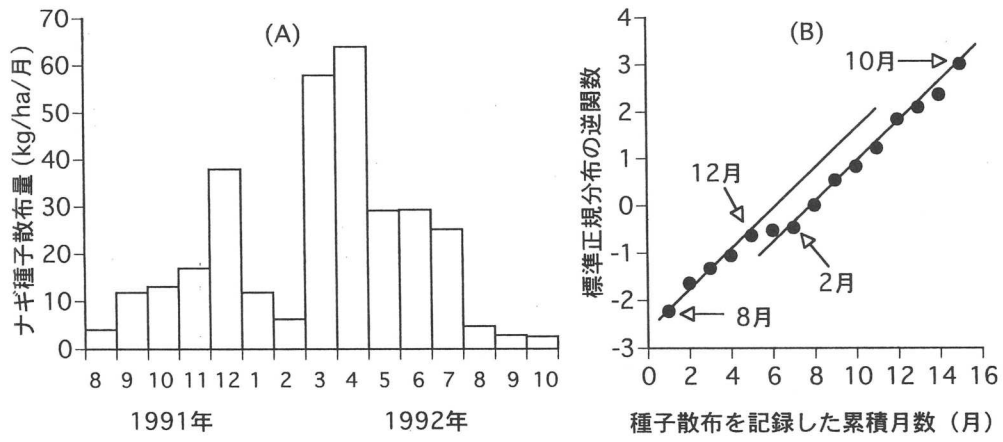


図２． ナギの種子散布の季節変動．３月から４月の早春時に種子散布のピークがある．

ため，この量を引き算した乾重種子散布量 301.7 kg／ha を，成熟種子 1 個の平均乾重 0.7 g（王，1993）で割算して求めた種子散布数は 43 個／m^2 となった。種子散布量を種間や林分間で比較する際には，種子サイズに加え，当該種の林分葉量または被度，林分発達段階等への配慮が欠かせない。この豊作年の数値は，熊本県水俣照葉樹林で記録されたコジイ優占林分（パッチ）でのコジイ充実種子数 380 個／m^2 に比べ小さいが，タブ優占林分でのタブ充実種子数 22.8 個／m^2（Tagawa, 1978）に比べ大きい。

二つの種子散布期

隔年結果は興味ある現象であるが，風によるナギの分布域拡大を考える上で，種子散布の季節変動も興味深い。御蓋山を含め，日本列島を訪れる風は季節的に変化するからである（竹内，1997）。風の力によって，できるだけ親木から離れた距離に種子を散布するためには，台風のような強風の季節に種子散布を行う方が良い（菅沼，1988）。このような視点で図 2 A の結果を検討すると，台風の襲来する 9 月から 10 月のナギ種子散布量は意外と少ない。種子散布量の月変動には 12 月と 4 月にピークが認められ，かつ 12 月のピーク値は 4 月のそれよりも明らかに低い（図 2 A）。この月変動の記述に正規分布曲線を当てはめ，総サンプル数の代わりに総種子散布重量に 1.0 kg を加えた量（市原，1990）を，変数には 1991 年 8 月を 1 とする累積観察月数を用い，正規分布の逆関数と累積観察月数の関係を画くと図 2 B の結果を得た。この図は正規確率紙に相当し，図に画いた互いに平行な 2 直線は，分散がほぼ等しく平均の異なる 2 集団の存在を示唆する。すなわち，ナギの種子散布量の月変動には，定性的ではあるが明らかな 2 峰性が認められる。確率紙上のデータ配列に従って，1991 年 8 月から 12 月までを種子散布の前半，1992 年 1 月から 10 月までをその後半と考えると，この 2 つの種子散布期は何を意味するのであろうか。

春日山照葉樹林のカラスザンショウ（川崎，1992），カナクギノキ（平山，1998）の観察では，果実や種子の早期の落下（アボーション）は受粉の失敗，虫害，親木の栄養不足など，複数の生物的過程が原因で生ずる。種子散布期の前半は，春日山での二つの研究例にあるように，未熟な種子のアボーションを意味するのであろうか。もし，アボーションが重要な意味を持つのであれば，種子の成熟期を従来の知見に倣って単に 10 月とするのでは無く，月毎に種子の充実度や発芽能力をモニタリングする必要があろう。

種子散布の後半に落下した種子についても，疑問は尽きない。林床のナギの種子には 5 月下旬から発芽を開始するものもあるが，その多くは 6 月上旬から中旬に発芽する。従って，晩秋から初冬に起こるシイやカシなどの原植生種の種子散布期に比べ，3 月から 5 月に起こる遅いナギの種子散布は，大形動物の踏みつけによる発芽前の種子の損傷を低減する上で合理的である。

雨の多い 6 月（図 1）に発芽のピークを持つことも，合理的である。このため，発芽に必要な条件として豊富な水が必要であることは容易に理解できる。しかし，水を十分に与えさえすれば，ナギは何時でも発芽できるわけでは無いらしい。前迫によれば，12 月に砂の中に種子を埋め，十分に潅水しても，発芽は 5 月にしか起こらなかった（波戸岡・菅沼，1989）。このことは，発芽には温度が必要なことを示唆する。ナギ種子の発芽生理の研究は無く，発芽時の温度要求性を含め，休眠打破機構は不明である。ナギの種子散布の生物季節は，発芽期との関連において興味ある未解明課題である。

種子落下の力学モデル

なぜ落下速度か

例え短い時間であっても，種子が親木から離れて林床に到達するまでは，種子は確実に空中にある。空中にあるものは，ナギの種子であれ葉であれ，風によって運ばれる。落下により種子が林床に達する時間（落下時間）を T 秒（sec），風速を u（m／sec）とすれば，風は親木から［$u \cdot T$］m 離れた場所に種子を運ぶ。生態学では，風による種子散布距離（L，m）をこのように見積もり，種子散布に対する風の影響を検討してきた（Greene & Johnson, 1989 ; Ohkubo & Levin, 1989）。すなわち

$$L \equiv u \cdot T$$

である。この定義によって定まる関係は，強風はもちろん，微弱な風でさえ，種子の重力散布に影響を与えることを示す。従って種子散布に対する風の効果を検討するためには，種子の落下時間と風速を知る必要がある。風速は気象観測所の資料を援用するとしても，種子の落下時間は別に測定する必要がある。落下距離が定まれば落下時間は落下速度の逆数で与えられるから，落下時間の問題は力学的に取り扱い易い，落下速度の問題に置き換えて考えることができる。

静止大気中の種子落下

大気中の種子の運動を考える時，大気の運動（流れ）として最も単純で一様な流れとしての層流を仮定し得る場合でも，流れの方向と種子の運動の方向の相対的な関係によって，考慮すべき主要な力は異なってくる。例えば，大気の流れに逆らって種子が運動する場合，大気の流れは種子の運動方向とは逆向きの力（抵抗）と運動方向に直角の力（揚力）とを種子に与える（多田ら，1963）。空気の抵抗と揚力は大気の流れの方向（流線の向き）に対する種子の運動方向はもちろん，流速によっても変化する。大気の流れと種子の運動とが同じ方向を持つならば，種子の運動速度は大気によって加速される（多田ら，1963）。このように，種子の運動に影響を与える力は，大気の流れとしての風の方向をどのように設定するかによって異なる。ここでは風の方向性を考えなくても良い，最も単純な状態を考える。そのような状態の例として，大気の運動が無視し得るほど小さい状態，すなわち静止大気と見なし得る場合をあげることができる。静止大気中では，種子がとる運動は重力による落下運動となる。

運動方程式

静止大気中では，親木が放出した質量 m の種子は，重力加速度を g として，$m \cdot g$ の重力作用を受けて鉛直に落下する。この種子落下において，種子は重力とは反対の方向に働く浮力による抵抗を受ける。この抵抗力は種子の体積を V，空気の密度を ρ（a）とする時，$V \cdot \rho$（a）であらわされる。

2003 年 2 月，スペースシャトルが帰還時に燃え尽きた痛ましい事故は記憶に新しい。この事件は，高速で運動する物体にかかる大気の摩擦抵抗の凄さを物語る。摩擦抵抗は鉛直方向の大気の流速（静止大気ではゼロ）と種子の落下速度間の差（相対種子落下速度）が小さい場合，圧力抵抗と同じ程度の大きさで，二つの抵抗は相対種子落下速度に比例する（Anon, 1971a & b ; 最上，2000）。一方，速い流れでは，圧力抵抗に比べ摩擦抵抗は非常に小さいが，二つの抵抗は相対種子落下速度の 2 乗に比例すると見なし得る（多田ら，1963 ; Anon, 1971a & b ; 最上，2000）。このように大気と種子の相対運動が生み出す抵抗力は複雑である。ここでは種子にかかる摩擦抵抗など，静止大気中で重力とは逆向きに働く諸力をひとまと

めにして空気の抵抗を考え，これをfと置く。

重力，浮力，空気の抵抗を上述のように定義すれば，静止大気中を速度uで落下する種子に働く力Fに関して，

$$F = m\cdot\frac{du}{dt} = mg - V\cdot\rho(a)\cdot g - f \qquad (1)$$

の関係が成り立つ（多田ら，1956；最上，2000）。空気抵抗fにマイナス符号を付したのは，この力が重力とは逆向きに働くと考えたからである。また，変量tは時間を表す。ここで種子の密度を$\rho(s)$とすると，$m \equiv V\rho(s)$と書き改めることができるので，この関係を（1）式に代入すれば次式を得る。

$$m\cdot\frac{du}{dt} = V\{\rho(s) - \rho(a)\}g - f \qquad (2)$$

上式で$V\{\rho(s) - \rho(a)\}$の項は空気中で測定した種子の質量（みかけの質量または重量）を意味するので，これを再度Wと書き改める。すなわち

$$W = V\{\rho(s) - \rho(s)\}$$

の関係を（2）式に代入して次の（3）式を得る。

$$m\cdot\frac{du}{dt} = W\cdot g - f \qquad (3)$$

上式でfの関数形は不明であるが，fは落下速度uの増加関数と考えて良い（多田ら，1963；Anon. 1981 a & b；最上，2000）。既に述べたように，uが小さければfはuに比例するとして取り扱え得る（Anon. 1981 a & b；最上，2000．一方uが大きい場合には，fはuではなく，uの2乗に比例する（多田ら，1963）。ここでは小さくはない種子落下速度を考え，$f \sim u$間の関係として

$$f = K\cdot u^2 \qquad (4)$$

を仮定する。上式で係数Kはuを含まない定数とするが，流体中の物体の運動について定義されている抵抗係数（多田ら，1963）との重複を避けるため，ここでは便宜的に空気抵抗示数と記す。

（4）式を（3）式に代入し，

$$\frac{du}{dt} = \frac{W}{m}\cdot g - \frac{K}{m}\cdot u^2 \qquad (5)$$

を得る。上式でm，Wの変量には対象とする落下物で測定した数値を当てはめることとすれば，m，Wの2変量は時間と無関係の定数として扱える。m，W，Kが定数であるなら，（5）式の解として，

$$u = \sqrt{\frac{Wg}{K}}\,\frac{1 - C\exp[\frac{2}{m}\sqrt{KWg}\cdot t]}{1 + C\exp[\frac{2}{m}\sqrt{KWg}\cdot t]} \qquad (6)$$

を得る。ただし，Cは積分定数を表す。ここで初期条件として，$t=0$，$u=0$を仮定すると，積分定数の満たすべき条件，$C=1$が得られる。従って（6）式は，

$$u = \sqrt{\frac{Wg}{K}}\,\frac{1 - \exp[\frac{2}{m}\sqrt{KWg}\cdot t]}{1 + \exp[\frac{2}{m}\sqrt{KWg}\cdot t]} \qquad (7)$$

と表記できる。上式のモデルが示す落下速度uと落下時間tの関係を図3に模式的に示す。図に示すように，始めはゼロであった落下速度は次第に増加し，時間が十分に経過すれば一定の上限に達する。この段階では，加速度をともなう落下運動は，空気抵抗の働きによって等速運動に近似し得る。（7）式から明らかなように，落下速度の上限値はWが増加すれば大きくなる。また，空気抵抗係数Kの増加は落下速度の上限値を小さくすると共に，短い時間で落下速度を上限値に到達させる（図3）。

平衡種子落下速度

導出のための基礎過程から明らかなように，（7）式のモデルは，静止大気中の種子落下を極めて単純化したものである。その単純化にも関わらず，モデルは種子落下の実験的取扱いにおいて，

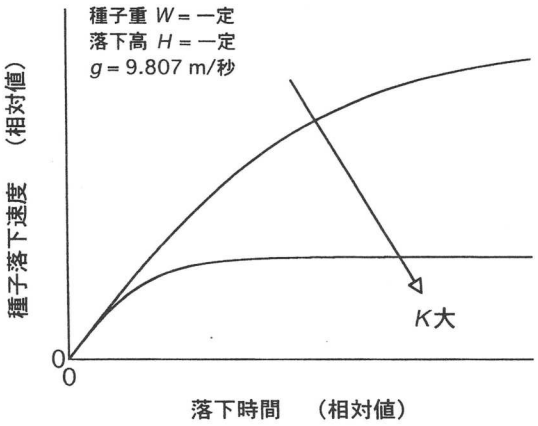


図3．種子落下速度の落下時間依存性．種子落下速度は時間が経るに従って増加し，一定の平衡値（平衡種子落下速度）達する．空気抵抗Kが大きければ，平衡値は小さく，かつ急速に平衡値に達する．

重要な示唆を与える。モデルが示唆する重要と思われる変量の一つに，既に述べた落下速度の上限値があげられる（図3)。この上限値は，(7) 式で$t >> 0$として求められるが，この上限の落下速度をU^*とする。すなわち，

$$U^* = \sqrt{\frac{W \cdot g}{K}} \qquad (8)$$

である。この落下速度U^*は，刻々変わるべきuが変化の無い平衡状態に達した時点での速度を表すから，以後の記述ではU^*を平衡種子落下速度と記す。多様な樹木種の中にあって，それぞれの樹木種は固有な種子の形と大きさを持つ。種子の形と大きさは (8) 式のWとKの変化に表れるから，WとKは樹木種に固有の値を取ることが考えられる。もしそうであるならば，平衡種子落下速度は各樹木種に固有な値であり，種子落下速度の種間比較に有効な指標を与える。

上に定義した平衡種子落下速度を求めるためには，重力加速度gを既知としても，WとKの2変量の測定が欠かせない。Wは天秤で容易に測定できるが，Kの測定法は自明ではない。

種子サイズ

種子重Wは重要な変量として，既に述べた種子落下速度のモデルに組み込まれている。また平衡種子落下速度の推定には，この量が欠かせない。2003年2月11日，御蓋山で47個ナギの種子を採取し，そのサイズを調べた（表1)。

球形とされるナギの種子にも，長径と短径で若干の差が認められる。表1で長径は果柄（約0.5 cm）の付着部を通る種子直径を，短径は長径に対して直角方向で測定した種子直径を表す。平均径は長径と短径の平均を，体積は種子形を球形近似して平均径から算出した種子体積を示す。平均径は1.5 cm以下となり，従来の記載の範囲内にあるが，体積の数値は比較データが無い。

みかけの湿重は空気中に置かれた未乾燥種子の重量を示し，研究室内で電子天秤（島津，京都）を用いて測定した（表1)。湿質量は，みかけの湿重に空気の浮力を加えた量を表す。空気の浮力は，空気の密度に標準値1.293グラム／リットル（Anon., 1981c）を仮定し，これに種子の体積を乗じて算出した。種子の体積が小さいため，空気の浮力は小さく，湿質量はみかけの湿重にほぼ等しい。みかけの湿重と湿質量（湿重量）の間に原点を通る直線を仮定し，最小自乗法で求めた湿重と湿質量の比は1：1.001577となった。湿密度は湿質量を種子の体積で除して求めたが，その平均値は1.0より小さい。すなわち，多くの種子は水に浮く（表1)。

歪み度および尖り度の統計数値は基準をゼロとするように規格化してある（表1)。正の歪み度は測定値の度数分布が正の方向へ延びて非対称となることを，逆に負の歪み度は度数分布が負の方

表1．種子サイズ特性.

	標本数	長径 (cm)	短径 (cm)	平均径 (cm)	体積 $V(cm^3)$	みかけの湿重 $W(g)$	湿質量 $m(g)$	質密度 $\rho(s)(g/cm^3)$
平均	47	1.5462	1.3760	1.4611	1.6510	1.3266	1.3287	0.8020
分散	47	0.0089	0.0090	0.0080	0.0901	0.0970	0.0972	0.0133
標準偏差	47	0.0943	0.0947	0.0896	0.3002	0.3115	0.3118	0.1155
変動係数	47	0.0610	0.0688	0.0614	0.1818	0.2348	0.2347	0.1440
歪み度	47	−0.1074	−0.0829	−0.0876	0.0818	−0.5649	−0.5638	−1.5894
尖り度	47	−0.9822	−0.9493	−1.0783	−1.0715	0.0179	0.0151	2.3995

向に延びることを表す。正の尖り度は測定値の度数分布が鋭角的になっていることを，負の尖り度は度数分布が平坦なことを示す。サンプル数が少ないため，諸量の測定値は正規分布のような釣り鐘形の分布（対象な分布）に従わず，非対象な分布となっている（表1）。

種子落下速度の簡易測定

2003年2月14日，表1の諸量の測定に用いた種子と同じ種子を用いて，種子落下速度を測定した。測定場所は大阪市立大学理学研究科構内とし，サイズ計測を終えた種子を，4階建校舎の3階と4階を繋ぐ階段踊り場から種子を落下させ，個々の種子の落下速度を測定した。種子を落下させた高さ（種子落下高）は10.95 mで，測定時の気象状態は，気温12.8 ℃，晴，無風であった。種子落下速度の測定にはデジタル表示式ストップウオッチ（Q＆Q社，中国）を用い，1／100秒単位で落下時間を測定した。ここで落下時間は，放出した種子が地面に到達するのに要した時間を示す。測定した落下時間Tは1.30〜1.65秒の間にあり，平均1.493秒，標準偏差7.599×10^{-3}秒となった（図4）。Tの測定値は種子のみかけの湿重W（g）が大きければ小さく（図5A），落下高10.95 mをTで割算した平均落下速度はWが大きければ大きい程大きい（図5B）。落下速度，落下時間，落下高の間には，後で述べる定義式によって定まる関係が存在する。このため，図5A，Bに示す変量間の関係の吟味には，定義により定まる諸関係の理解が欠かせない。

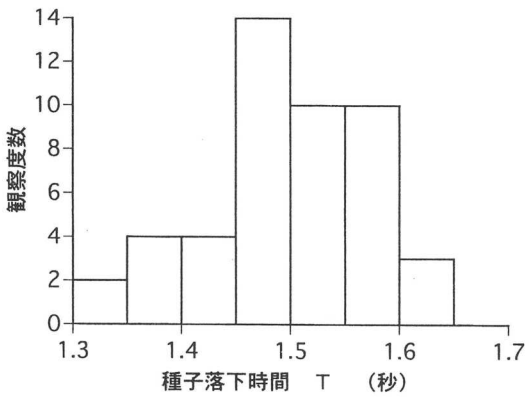


図4．種子落下時間の度数分布.

落下時間，平均落下速度，種子重の間の関係は，単純な線形関係ではないらしい（図5）。空気抵抗示数Kを直接測定するには，特別の装置が必要である。このような装置を我々は持たないため，これまでに測定したW，m，Tの値を用いて，Kの値を間接的に推定することとした。以下にその推定法を述べる。

空気抵抗示数 K の推定

反復法

種子落下モデル（7）式が含む空気抵抗Kを間接的に推定するため，（7）式に簡単な演算を施す。

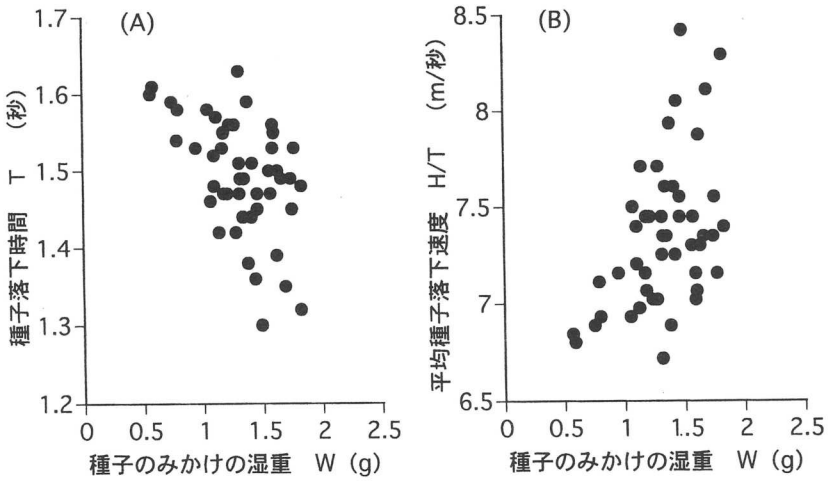


図5．みかけの種子湿重に対する種子落下時間，平均種子落下速度の関係．

種子落下時間の区間を［0, T］として，落下高H（m）を考える。速度$u(t)$で落下する種子が微少時間Δt内に落下する距離は，定義から$u(t)\cdot\Delta t$で表される。従って，$u(t)$とΔtの積，$u(t)\cdot\Delta t$をtの区間［0, T］で積分したものは落下高Hを与える。すなわち，

$$H \equiv \int_0^T u(t)dt$$

である。上の定義式に（7）式を代入して次式を得る。

$$H=\sqrt{\frac{Wg}{K}}\cdot T+\frac{m}{K}\ln(1+\exp[-\frac{2T}{m}\sqrt{WgK}\,])-0.6931\frac{m}{K} \qquad (9)$$

HとKの関係は複雑で，KをH, W, m, g, Tの陽関数で表せない。従ってKを知るためには，何らかの代替的方法が必要となる。ここでは反復法（長嶋，1979）を用いてKを数値的に解くことを試みる。このため（9）式を変形して次のKに関する漸化式を考える。

$$K_{n+1}=\sqrt{Wg}\frac{T}{H}\sqrt{K_n}+\frac{m}{H}\ln(1+\exp[-\frac{2T}{m}\sqrt{Wg}\cdot\sqrt{K_n}\,])-0.6931\frac{m}{H} \qquad (10)$$

上式の4変量H, W, m, Tにはこれまでに求めた諸量の実測値を，gには標準とされる値を当てはめ，かつKの初期値を適当に取り，これを（10）式の左辺のK_nに代入すると，新たなKの値としてK_{n+1}を得る。K_{n+1}を再度（10）式の左辺のK_nに代入すれば，K_{n+2}を得る。このように漸化式を用いて計算を反復し，求める変量を推定する方法は反復法といわれる。この方法がKの推定に有効であるならば，計算を繰り返すことによって，Kに関する安定した値（収束解）が得られる（長嶋，1979）。

Kの推定値と平衡種子落下速度

既に述べたように，（10）式の4変量H, W, m, Tにはこれまでに求めた諸量の実測値を，gには標準とされる値（9.807 m／sec^2；多田ら，1963）を代入し，反復法を用いてKの値を求めた。47個の種子について求めたKの推定値は10^{-5}〜

10^{-1} の範囲にあり，平均 0.02879 g/m，標準偏差 0.1182 g/m，変動係数 411 %となった。これらの数値は K の推定値は非常に大きくバラツクことを示す。平均値とバラツキに関するこれらの数値が，他の重力散布種子でも普通に認められるか否かは興味深い検討課題であるが，これまでに報告されたデータはない。

K の推定値に関して興味ある現象は，その度数分布に 2 峰性が認められことである（図 6 A）。言い換えると，K に関して種子サンプルを 2 分することができる。この現象は何を意味しているのであろうか。K の度数分布の 2 峰性は，(8)式に K, W, g, を代入して求めた平衡種子落下速度 U^* にも反映されており，U^* の度数分布の 2 峰性も作図的に明らかである（図 6 B)。

高速落下種子と低速落下種子

重力加速度 g は 9.807 m／sec^2 と一定であり，みかけの種子湿重は 0.57～1.83 グラムの範囲にあったのに反し，空気抵抗 K は大きなバラツキを有した。このため，(8) 式の平衡落下速度 U^* の計算値は小さな K を持つ種子で大きく，大きな K を持つ種子で小さくなる場合が多かった。ここでは大きな U^* を持つ種子を高速種子，小さな U^* を持つ種子を低速種子と記す。正規確率紙上に U^* を目盛り，中間の数値を無視すれば，15 m＜ U^* ＜30 m の部分集団（低速種子）と 200 m＜ U^* ＜800 m の部分集団（高速種子）の存在を確認できる（図 7)。

低速種子と高速種子の違いを理解するため，その直径，体積，みかけの湿重量の平均値を 2 グループ間で比較したが，グループ間に優位な差は無かった。また種子サイズと U^* の間に優位な相関は認められなかった。従って，種子サイズだけで，U^* を説明することは困難であるらしい。検証に耐え得る定量データは無いが，低速種子の外皮の表面には，高速種子の表面に比べ皺が多い傾向が認められた。

議論と考察

種子散布期間の長期化

隔年結果するナギの種子散布は 15ヶ月もの長期にわたる。その季節変化には，結実年の 12 月

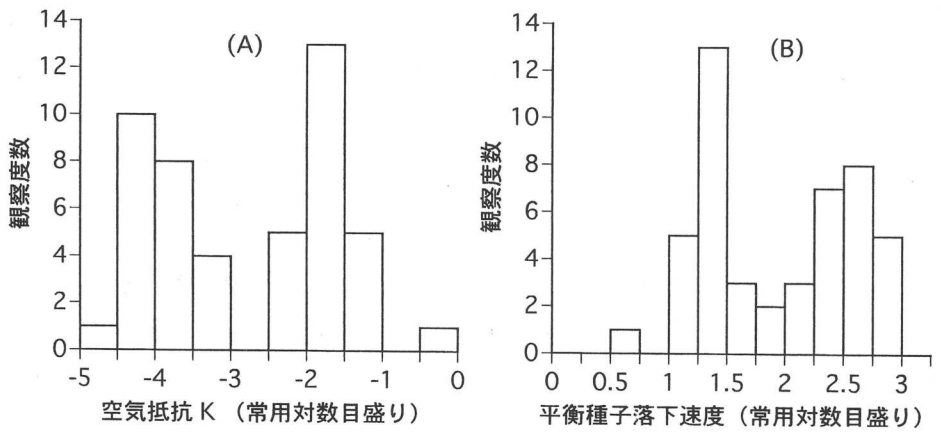


図 6．空気抵抗示数と平衡種子落下速度の推定値の度数分布．K の単位は g/m，平衡種子落下速度の単位は m/sec とする．

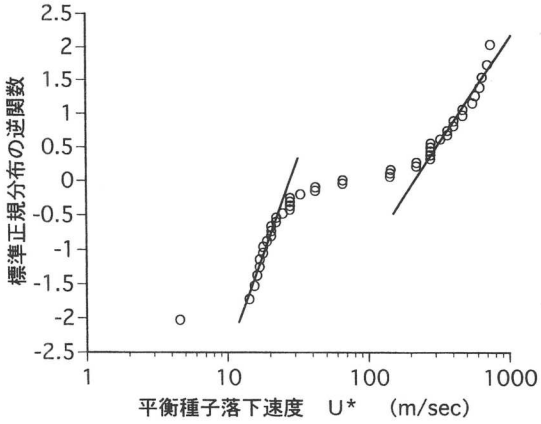


図7．平衡種子落下速度推定値の確率分布．正規確率紙上の2直線は，種子落下速度に関する種子の2形性を示唆する．詳細は本文参照．

および翌年の3～4月にピークが認められ，種子散布の全期間を前半（8～12月）と後半（1～10月）に分けることができた（図2）。照葉樹などの他の樹木の種子散布とナギのそれとを比較する時，ナギの際立った特徴の一つに，長い散布期間があげられる。種子散布期間を議論する際には，散布期間によって種子の成熟度や発芽率が異なる可能性についての配慮が欠かせない。発芽試験によるデータは無いものの，15ヶ月の種子散布期間にわたって少なくはない量の発芽可能種子が散布されることを仮定して，ナギの延長された種子散布期間の意味を推論する。

ナギも含めて，樹木の種子生産には年次的に豊凶が認められる。種子の豊凶の進化的要因を，動物の食べ残す種子が豊作年では増加する可能性が高いことに求める考え方（Janzen, 1974; Ashton, *et al.*, 1988）は広く知られている。餌がその多さのために，捕食から逃れる現象をエスケープという（伊藤ら，1992）。捕食からのエスケープを考えるなら，種子はできるだけ短期間に散布される方が良い。従って，種子散布期間の延長には，種子捕食を回避する機構の開発が必要となる。ナギが作る生理活性物質ナギラクトンは種子捕食を回避する役割を十分に果たし得る（Hayashi *et al.*, 1968; Ohmae *et al.*, 1999）。このように考えると，種子散布期間の長期化を可能にした要因の一つに，ナギが進化過程でナギラクトンを獲得したことがあげられる。それでは，何のために種子散布期間を長期化させる必要が生じたのであろうか。

菅沼（1988）の風，特に台風を利用した種子散布の考え方（風仮説）は，上述の疑問に一つの明解な答を与える。春日山の照葉樹のように，種子結実年の秋から冬に種子散布を集中させるならば，一回の結実あたり一回しか種子を台風に乗せる機会が無い。種子散布期間を操作し，これを翌年の台風襲来時まで延長することが可能な樹木があるならば，その樹木には，一回の種子生産で台風を利用する機会が2回も与えられる。台風はナギの種子生産年にナギ林を訪れてくれるとは限らないから，翌年の台風をも利用できる種子散布様式は理に適う。台風または台風に類似の大風が，ナギの起原地で存在し得るか否かは不明である。原産地では大風も無く，種子散布期間の長期化が認め難いならば，風仮説の基では，御蓋山ナギは極めて短期間で適応的な種子散布能を獲得したことになる。

種子のアボーションを考える時，種子散布の前半期に散布された種子には，未熟種子が高率で混入している可能性を否定できない（川崎，1992；平山，1998）。この可能性を認めるならば，種子生産年にナギが台風を有効利用して種子を散布できる可能性は減ずる。この推論と風仮説を共存させるためには，種子散布期間を延長し，種子生産年の翌年の台風に種子散布をゆだねることを考えなければならない。この意味で，種子散布の長期化は，種子のアボーションに基づく風仮説の否定を否定し得る。

春日山のシイやカシは，ナギラクトンのような特別の被食防衛物質を持たず，種子結実年の秋から冬に種子散布を集中させる。この種子散布期の設定はエスケープ説の基では合理的ではあっても，風仮説の基では必ずしも合理的ではない。この点で，ナギの種子散布の振る舞いはシイやカシより優れている。奈良シカがナギを食べないことによって，ナギの分布域拡大に一定の貢献していることは否定できない。巧みな被食防衛に加え，種子散布の生物季節に関する優れた特性も，ナギの分布域拡大に一定の役割を果たしているのではなかろうか。

種子落下の運動方程式

種子落下を速度の大きな運動とみなし，空気抵抗が種子落下速度の2乗に比例すると仮定して運動方程式を考え，(7) 式の種子落下モデルを得た。一方，種子落下速度が低速であるならば，空気抵抗は種子落下速度に比例するとして取り扱え得る（Anon, 1971a & b ; 最上2000)。空気抵抗が種子落下速度に比例する場合，その比例係数を K として，種子落下の運動方程式は

$$m\cdot\frac{du}{dt} = W\cdot g - Ku$$

の形で書き表される（最上，2000)。ただし諸記号の物理的意味は，(5)式のそれと同じである。K を一定と仮定し，$t=0$ の時 $u=0$ の初期条件を満たす，上の微分方程式の解を求めると，

$$u = \frac{W\cdot g}{K}(1-e^{-K\cdot t/m})$$

が得られる（最上，2000)。また落下時間を T，落下高を H とすれば，

$$H = \int_0^T u\,dt = \frac{Wg}{K}(T+\frac{m}{K}e^{-K\cdot T/m}-\frac{m}{K})$$

である。従って，上式に対応する空気抵抗示数 K の推定のための漸化式として，

$$K_{n+1} = \frac{Wg}{H}(T+\frac{m}{K_n}e^{-K_n\cdot T/m}-\frac{m}{K_n})$$

を得る。この漸化式に H，T，W，m の測定値，および既知として扱う重力加速度の標準値 $g = 9.807m/sec^2$ を代入し，反復法で推定した K の値は，(10) 式から求めた K より遥かに小さく，平衡種子落下速度 Wg/K の値には真空中の光速（3億 m／sec）を超える数値も多く含まれた。この漸化式の違いがもたらす空気抵抗係数の推定値の違いは運動方程式の表現の差に由来する。落下速度そのものに比例する抵抗，およびその2乗に比例する抵抗，これら2つの抵抗を認め，両者を矛盾なく統合するためには，別の表現，例えば

$$m\cdot\frac{du}{dt} = W\cdot g - K_1u - K_2u^2$$

が有効であるかも知れない。ただし K_1，K_2 は空気抵抗示数とする。上式はリカッチ型の微分方程式であるから，その解析解は存在する（後藤ら，1979)。数学的扱いを容易にするため，K_1，K_2 の値を種子ごとに一定と仮定すると，上式の右辺の2次式の逆数は部分分数に展開できるから，容易に解析解が得られる。この解析解の表記において $t=0$ の時 $u=0$ の初期条件を考量すると，

$$u = \alpha\frac{1-\frac{1}{\beta}\cdot\exp[-K_2(\alpha-\beta)\cdot t]}{1-\frac{\alpha}{\beta}\cdot\exp[-K_2(\alpha-\beta)\cdot t]}$$

を得る。ただし α，β は微分方程式の係数を用いて，次式で表される。

$$\alpha = \frac{K_1}{2K_2}(\sqrt{1+\frac{4WgK_2}{K_1^2}}+1)$$

$$\beta = -\frac{K_1}{2K_2}(\sqrt{1+\frac{4WgK_2}{K_1^2}}+1)$$

上の $u\sim t$ 関係は2つの空気抵抗示数を持つ。非線形最小2乗法などによって2つの空気抵抗示数を推定するには，$u\sim t$ 関係の時系列データが必要であり，種子落下の詳細な過程の観察を可能に

する何らかの装置を必要とする。

落下速度に関する種子の2形性

平衡種子落下速度に関する2つの種子タイプ，すなわち高速種子と低速種子の存在については既に述べた。落下速度に関する種子の2形性はこれまでに報告されていないため，その生物学的意味については検討を要する。以下に種子散布の観点から，この問題を検討する。

種子散布はナギが自らを移動させることが可能な，一生に一度の機会である。移動が不可能となってしまった母樹にとっては，自らの分布域を拡大するためには，できるだけ遠くに種子を散布する方が良い。一方自らが占拠した地を，死後に他の植物に譲り渡さないためには，母樹はできるだけ近くに後継となる子供の木を確保しておく必要がある。この矛盾する要請に応えるには，一タイプの種子ではなく，複数タイプの種子を必要とする。この意味で落下速度の異なる2タイプの種子を作ることは，対立する要請に応えるものであり，ナギの分布域拡大と存続にとって適応的である。この適応的な2タイプの種子の発達を導くに至った機構として，種子捕食と菌類との共生という，2つの生物間相互作用を想定できるであろう。

一般に親木のまわりには子供の木は育たないといわれる。親木の周りでは，親木と子供の木が属する樹木の種に特異的な，動物の食害や病害が活発化すると考えられるからである。この種子捕食を基本に置く考え方は，ジャンセン・コンネル（Janzen, 1970; Connell, 1971）のモデルとして広く知られている。このモデルは，より一般的には，既に述べた捕食に対するエスケープ説に属す（伊藤ら，1992）。エスケープ説に従えば，風に運ばれ易い低速種子は，強力な被食防衛物質ナギラクトン（Ohmae *et al.*, 1999）を持つナギにとっても，皆無とは言えない食害や病害からのエスケープをはかる上で有利である。ナギラクトンによって食害はほぼ防御されているとして，問題となるのは病害である。御蓋山でナギの病害は記録されていない。ナギの起原地では，どのような病害が働いていたのであろうか。病害も無かったとしたら，ナギの鏃はナギラクトンが開発される以前の古い記憶なのであろうか。

ナギの種子と芽生えが食害と病害から逃れられ得たとしても，イノシシなどの大形動物による地表撹乱と踏みつけによる物理的障害から逃れることはできない（玉井，1990）。種子が障害を受ける危険性を下げるためには，種子を一ケ所に集中させるよりは，分散しておく方が得策であろう。風散布能が相対的に高い低速種子は，物理的障害の危険分散をはかる上でも有効であろう。

ナギラクトンは親木の周りに落下した種子から芽生えた子供の木を，食害から守っている（Ohmae *et al.*, 1999）。また，ナギは菌類と共生し，根に菌根を発達させる（小清水・菅沼，1971）。菌根菌は親木の周りに多いはずであるから，親木の周りに芽生えた木は，遠くで芽生えた木に比べ，いち早く菌根菌と共生関係を結べるであろう。また，親木から子供の木への栄養の移動が，菌根を介して成される可能性も否定できない。親木の周りに散布される可能性が大きい高速種子は，菌根とナギの共生関係の維持に有効に働くであろう。高速種子を発達させた契機は，種子捕食回避のために行われたナギラクトンの開発に並行して生じた菌根菌との共生にあったと仮説的に考えても，不思議ではなかろう。

おわりに

要約

ナギの分布域拡大に関する菅沼（1988）の風仮説を検証するための準備として，ナギの開花と結

実および種子散布の生物季節に関する従来の知見の取りまとめを行い，将来検討されなければならない未解明課題，および更なる研究の方向性を指摘した。また，15ヶ月という長期にわたるナギの種子散布期間について，その進化的意義を考察し，種子散布の長期化が菅沼のいわゆる風仮説と整合性の高い特性であるとする推論を述べた。

種子落下の力学モデルを開発し，モデルの媒介変数である種子サイズと種子落下時間の測定を行い，これまでに測定が試みられなかった空気抵抗を推定した。その結果，低速落下種子と高速落下種子の存在を見出し，2タイプの種子の適応的意義，および2タイプの進化をもたらしたと推定される生物間相互作用について考察した。

残された課題

延長された種子散布期間の意味を明確にし，風仮説の有効性を確認するためにも，一年を通じて月ごとに種子を集めて発芽実験を行い，種子の発芽力の季節変動を調べなければならない。種子落下速度の異なる2タイプの種子の形質についても不明な点が多い。形の観察から，低速種子の表面には皺が多い傾向は認められた。どのような方法で皺を定量化すべきか？些末な問題かも知れないが，測定法は検討されなければならない。実験に用いた種子を切断し，すべての種子が充実した種子であることの確認は行っているが，発芽実験を行っておらず，その発芽力も不明である。また，全体的にデータの不足も否定できない。従って本報告はナギの種子散布の入口を述べたにすぎず，種子発芽力を始め，未解明の問題点は数多く残されている。

メンデルのエンドウマメ

本報告の終わりに，種子の表面の皺が一定の意味を持つ可能性を指摘したい。皺は空気抵抗を高め，種子落下速度を減らすであろう。風が種子を運ぶチャンスがあれば，皺はそれなりの効用を発揮し得るはずである。

外皮を除いたナギの種子の形が，小さな突起をつけたエンドウマメのそれに似ることは既に述べた。この形と外皮の皺を眼前にして，メンデルが行ったとされるエンドウマメの遺伝の実験の話しを思い出した。記憶の彼方の事柄で恐縮するが，これを最初に耳にしたのは高等学校の生物学の時間であった。エンドウマメの種子の皺は劣性形質で，皺のないマメが優性形質を表すというように習ったと思う。遺伝学と離れて，日常用語の語感で優性（＝優勢），劣性（＝劣勢）という言葉をとらえたためか，劣性には劣ったものの意味が言外に含まれているような気がした。また，食料品店にいってマメを買う時，水分が抜けたような皺のあるマメを買うことは，消費者ならば誰でも避けるであろう。ハツカダイコンなどの野菜の種播きの時には，皺のある種は播かない。このような日常の経験も手伝ってか，種子の皺には否定的な印象しかなく，積極的に観察しょうとしたことは無かった。ナギの種子の皺には意味があるらしいことを学んだ現在，メンデルのエンドウマメの皺の意味を，私達は考えはじめている。劣性として取り扱われ，これまでに議論されることが少なかった種子の皺にも，進化の過程ではそれなりの存在理由があったのではなかろうか。

春日山のシイやカシなどのいわゆるドングリでは，その表面に目立った皺を持つ者はほとんどない。一方，御蓋山のナギのそれには明瞭に皺を刻んだものがある。この差は何を意味するのであろうか。まだ見たことも無いメンデルの皺のあるエンドウマメに加え，見なれた皺のないドングリも不思議に見えてくる。

引用文献

Anon. 1981a. 圧力抵抗.「岩波理化学辞典第3版増補版」(玉虫文一・富山小太郎・小谷正雄・安藤悦郎・高橋秀俊・久保亮五・長倉三郎・井上敏編), 24. 岩波書店, 東京.

——. 1981b. 摩擦抵抗. 岩波理化学辞典第3版増補版」(玉虫文一・富山小太郎・小谷正雄・安藤悦郎・高橋秀俊・久保亮五・長倉三郎・井上敏編), 1305. 岩波書店, 東京.

——. 1981c. 空気. 岩波理化学辞典第3版増補版」(玉虫文一・富山小太郎・小谷正雄・安藤悦郎・高橋秀俊・久保亮五・長倉三郎・井上敏編), 345－346. 岩波書店, 東京.

Ashton, P.S., Givnish, T.J. & Appanah. S. 1988. Staggered flowering in Dipterocarpaceae: new insights into floral induction and the evolution of mast fruiting in the asesonal tropics. *American Naturalist*, 132: 44－66.

Connell, J.H. 1971.On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In : *Dynamics of Populations* (eds. Boer P.J. & Gradwell, G.R.), 298－310. Center for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen.

後藤憲一・山本邦夫・神吉健. 1979. 詳解物理応用数学演習. 444pp. 共立出版, 東京.

Greene, D.F. & Johnson, E.A. A model of wind dispersal of winged or plumed seeds. *Ecology* 70: 339－347.

波戸岡(前迫)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 of nagilactone A, B, C and D, novel nor- and bisnorditerpenoids. *Tetrahedron Letters*, 2071－2076.

平山大輔. 1998. カナクギノキ雌の繁殖成功率の個体変異. 25pp. 理学部卒業論文. 大阪市立大学, 大阪.

市原清志. 1990. バイオサイエンスの統計学. 378pp. 南江堂, 東京.

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

Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist*, 104: 501－528.

——.1974. Tropical black water rivers, animals and mast fruiting by the Dipterocarpaceae. *Biotropica*, 6: 69－103.

川崎稔子. 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.

国立天文台. 2001. 理科年表平成14年(国立天文台編), 984pp. 丸善, 東京.

北村四郎・村田源. 1979. ナギ.「原色日本植物図鑑木本編Ⅱ」(北村四郎・村田源著), 447－448. 保育社, 大阪.

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

小清水卓二・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.

最上善広. 2000. よくわかる生物基礎物理学. 新生物学ライブラリ4.161pp. サイエンス社, 東京.

長嶋秀世. 1979. 数値計算法. 248pp. 槙書店, 東京.

大井次三郎. 1965. マキ科.「日本植物誌」(大井

次三郎著), 47. 至文堂, 東京.

Ohkubo, A. & Levin S.A. A theoretical frame work for data analysis of wind dispersal of seeds and pollen. *Ecology*, 70: 329－338.

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

佐竹義輔. 1999. ナギ「日本の野生植物木本 1 (新装版)」(佐竹義輔・原寛・亘理俊次, 富成忠夫編), 22. 平凡社, 東京.

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.

――. 2001. 奈良市春日大社のナギとナギ林. 関西自然保護機構会報, 23 : 15－155.

菅沼孝之・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.

多田政忠・田原秀一・三谷健次・竹山幹夫・丹羽進・喜多秀次・徳岡善助・木方洋・川井孝夫・宮武義郎. 1963. 改稿物理学概説上巻. 288pp. 学術図書出版, 東京.

Tagawa, H.1978. Seed fall and seedling regeneration. In : *Biological Production in a Warm Temperate Evergreen Oak Forest of Japan*. JIBP Synthesis 18 (eds. Kira, T., Ono, Y. & Hosokawa, T.), 32－46. University of Tokyo Press, Tokyo.

竹内清秀. 1997. 風の気象学. 172pp. 東京大学出版会, 東京.

玉井潤. 1990. ナギ林の組成と構造. 43＋57pp. 大学院理学研究科修士論文. 大阪市立大学, 大阪.

山倉拓夫. 1992. 混合フタバガキ林の撹乱防衛機構. 森林科学, 9 : 39－47.

山倉拓夫・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 : 173－184.

――・――・――・――・――. 2001. 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). 関西自然保護機構会誌, 23 : 51－63.

王 (Wang) 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.