関西自然保護機構会誌 29（2）：155－161，2007

■□ 自然へのアプローチ－今，若い研究者がとりくんでいること－7

森林生態系の構造と機能を探る

大阪市立大学大学院理学研究科 名 波 哲

Studies on structures and functions of forest ecosystems. Satoshi Nanami（*Graduate School of Science, Osaka City University*）

大阪市立大学大学院理学研究科植物機能生態学研究室では，森林生態系の構造と機能を解明するために，森林を構成する植物の生活史，更新動態，共存機構について研究を進めている。研究対象種や注目する現象は，多岐にわたる。ここでは，奈良県春日山および御蓋山で行われている高木種の繁殖特性に関する研究と，大阪市内の社寺林の植生に関する調査研究について，紹介したい。

照葉樹林の主役，カシ類の繁殖生態に関する研究

暖温帯の極相である照葉樹林は，日本においては関東以西の低地を覆っていたが，伐採や開発が進み面積が著しく減少した。奈良県春日山照葉樹林（図1）では，アカガシ，ツクバネガシ，ウラジロガシ等のブナ科の常緑広葉樹が優占している。ここは，国の特別天然記念物およびユネスコの世界文化遺産に指定された学術的，文化的に貴重な森林であるとともに，奈良市の都市域に隣接した自然緑地としての価値も高い。大阪市立大学の研究グループでは，上記のカシ類の堅果生産の年次変動とその要因を明らかにするため，長期的なデータ収集に取り組んでいる。



図1． 若草山山頂より，春日山を望む．

樹木の繁殖量が年により大きく変動することは，世界中から数多く報告されている。その生理的なメカニズムや進化的意義の解明は，植物生態学における重要課題の一つである。この問題については，個体が持っている資源の量に応じて繁殖量が決まるという「資源適合説」や，一度にたくさんの種子を生産したほうが有利だとする「大量生産の経済説」などが提唱されてきた。アカガシ，ツクバネガシ，ウラジロガシの3種について，トラップ法を用いて堅果生産量を個体レベルで測定したところ，大量に生産される年とほとんど生産されない年があり，しかもその変動は個体間，種間で一致していることが示された。堅果生産量の多かった年と少なかった年で，個体レベルで純生産量をもとめ，そのうち葉や幹などの栄養器官への投資量と，繁殖器官，特に堅果への投資量を測定した。すると2年間で純生産量に差は見られず，変化し

ていたのは，栄養器官と繁殖器官への投資比率であった。すなわち堅果生産の多寡は，その年の個体の同化産物の量ではなく，同化産物の使い方により生じることが示されたのである。前述の「大量生産の経済説」が当てはまる時は，このような投資の切り替えが起こるとされており，カシ類3種の堅果生産の年次変動は，後者の説で説明できそうだ。



図2． 春日山の林内の様子．ニホンジカの摂食により，下層の植生は乏しい．

雌雄異株植物の性比に関する研究

春日山照葉樹林に自生するカナクギノキは，雌雄異株の高木である。調査の結果，集団中の性比は雌に偏っていることが明らかになった。雌株1個体あたりの雄株の個体数は，1997年には0.34，2002年には0.30であった。調査区内の空間配置の解析からは，雄株と雌株がそれぞれ集中分布していることが示された。平均の胸高直径は，雌株で16.5cm，雄株で17.7cmと雌雄間で顕著な差はなかった。ロジスチック成長モデルによる解析からは，雌株についてはr=0.0318，K=68.9，雄株についてはr=0.0261，K=58.5と，雌のほうが栄養成長で勝ること，また一年あたりの死亡率は，雌株で0.0074，雄株で0.0428と，雄のほうが顕著に高いことが示された。これらのデータからは，雌に偏った性比は当然の帰結のように思われるが，これがカナクギノキの個体群の本来の構造なのだろうか？これほど極端に雌に偏った性比の報告事例は稀であること，また他地域では，カナクギノキの個体群で雄に偏った性比が報告されていることなどから，カナクギノキの性比の雌への偏りは，春日山における特殊な状況だと，我々は考えている。例えば，多くの雌雄異株植物で報告されているように，雄株のほうが早熟であるならば，栄養成長や生存率の点で雌株が優位であっても，開花個体の性比は1：1に近づく可能性は十分ある。ところが，観察期間中，カナクギノキの若い個体の更新は，全く見られなかった。ニホンジカによる摂食圧が高く，多くの樹種の更新が妨げられているという春日山の状況（図2）が，カナクギノキの性比をアンバランスにしているのではないだろうか？カナクギノキは雌雄異株であるため，雄株の個体数が少なくなると，雌株の受粉率，結実率が低下する恐れがある。ニホンジカの摂食により，実生の定着や成長が阻害されるという直接的な影響だけでなく，個体群中の性比がアンバランスになることにより，間接的に種子生産量が低下するという影響もあるかもしれない。

つる植物の発芽特性に関する研究

春日山照葉樹林に自生するウドカズラ，ミツバアケビ，ムベ，ジャケツイバラ，フジの種子発芽実験を，大阪市立大学構内の実験圃場で行った。観察は15ヶ月にわたって行われた。1年目の発芽率はミツバアケビの15.27%からフジの94.87%まで，種によりばらついた。種子の平均生重量は，ウドカズラ，ミツバアケビ，ムベ，ジャケツイバラ，フジの順にそれぞれ，14.0mg，32.7mg，109.0mg，223.1mg，395.5mg，一年目の発芽率はそれぞれ，71.2%，15.27%，71.47%，51.15%，94.8%

であった。最小の種子サイズを持つウドカズラと最大の種子サイズを持つフジは，１年目で発芽を完了したと思われ，２年目の発芽は起こらなかった。ミツバアケビ，ムベ，ジャケツイバラについては２年目に発芽する種子もあり，その割合はそれぞれ，播種数の1.64%，0.29%，7.31%であった。これら５種の播種後日数と発芽率との関係をワイブル分布で近似して，規格化発芽曲線を描いた。曲線の係数を用いて，発芽日に関する統計量を計算した。いくつかの統計量の中で，５%発芽日は，種子の生重量，乾重量，体積，表面積などの種子特性との間に有意な相関が認められた。樹木と並んで森林の普遍的構成要素でありながら，樹木に比べ不明な点が多かったつる植物の生態の一端が明らかになりつつある。

御蓋山ナギ林に関する研究

奈良公園の東部に美しい円錐形の姿を見せる御蓋山（図３）には，ナギが優占する珍しい森林が成立している。ここも，国の天然記念物に指定された貴重な森林である。ナギは，耐陰性が極めて高いことや，ニホンジカに摂食されないことなどから，御蓋山の優占種となったと考えられている。ナギ林の下層には，ナギの若齢個体がたくさん生育しているが，調査の結果，無視できない数のイヌガシも生育していることがわかった。この観察事実から，耐陰性や最大サイズの点で劣るイヌガシが，ナギ林内でいかに個体群を維持し，ナギと共存しているか，ということに興味をもち，研究を進めてきた。注目したのは，種子の分散力の点で，ナギがイヌガシに劣るということだ。ナギは雌雄異株であり，かつ，重力散布種子をもつ。したがって，種子は，雌株の近傍のみに散布されると考えられる。一方，イヌガシも雌雄異株の植物であるが，その種子は，鳥によって散布される。したがって，雌株から離れた場所にも，種子は飛び込むことができると考えられる。ゆっくりとしか動けないが，十分に限られた場所で競争すれば，最終的には勝ち残る可能性が高いナギと，大きな種子散布力でナギが少ない場所にどんどん飛び込み，ナギとの競争をさけて更新するイヌガシとの陣取り合戦，と見なすことができる。では，競争力と分散力とのトレードオフ関係が成り立つ2種は共存可能なのだろうか？実はこのトレードオフが成立することだけでは，共存は起こらない。結果は，ナギが勝つはずである。なぜなら，ナギの勝つ確率が十分高いのであれば，たとえ分布拡大の速度は遅くとも，ナギはゆっくりとイヌガシの陣地を侵食してしまうであろう。競争力に劣る種が集団を維持するためには，プラスαの条件が必要だ。その条件とは，競争力に勝る種（ここではナギ）の陣地がなんらかの要因で破壊され，競争力に劣る種（ここではイヌガシ）が更新可能な“空き地”が生まれることである。ナギの個体群の中には，種子を生産しない雄株が存在し，さらに種子散布のほとんどは重力落下により雌株の近傍に限られるため，雄株の樹冠下にはナギの種子や実生，稚樹がほとんど存在しない場所が生まれてしまうであろう。このナギが少ない場所が，イヌガシにとって定着可能な場所であり，また散布力が大きいイヌガシの種子は，そこに十分到達可



図３．若草山山頂より，御蓋山を望む．

能だと考えた。イヌガシが定着できる空き地を，雌雄異株性と重力散布種子という性質により，ナギ自身が不可避的に作り出してしまうのである。競争力が強いナギは，分布を広げる一方で自ら空き地を作り，他種に場所を譲る奥ゆかしさをもった樹とも言える。林床に散布された種子や実生を含む全個体の空間配置を解析したところ，上記の仮説を支持する結果が得られた。

ナギが雌雄異株であることが，ナギはもちろん，他種，特にイヌガシの個体群維持にも重要であるならば，ナギの個体群内の雄株と雌株の本数比率が，次に問題となる。雌雄異株植物の個体群においては，雄株と雌株の本数比，すなわち性比は，ほぼ１：１かと思いきや，そうとも限らないのである。既に紹介したカナクギノキの研究が好例であるが，どちらかの性のほうが多いという事例は，多くの雌雄異株植物について，世界中から報告されている。

約1200本のナギの性を調べたところ，雄株のほうが多かった。また，ナギはたいへん大きく育つ。調査個体中の最大個体の胸高直径（地際から130㎝の位置での幹の直径）は80㎝を超えていた。サイズに基づき，ナギの個体群をいくつかのクラスに分割して，クラスごとに性比を見た。サイズの小さい若齢個体では，花を咲かせていない未成熟個体が圧倒的に多かったが，開花個体に限って見ると，性比は顕著に雄に偏っていた。このことは雄のほうが，サイズが小さくても花を咲かせる，すなわち早熟であることを意味する。花を咲かせないため性別が分からない未成熟個体の中には，多くの雌個体が隠れていると考えられる。サイズが大きくなるにしたがって，開花個体の比率が増加し，胸高直径が30㎝を超えるとほぼ100％の個体が開花し，性が判別された。そのサイズクラスでは，性比はほぼ１：１であった。さらに大きくなって胸高直径が50㎝を超える老齢個体の集団になると，性比は雄に偏った。大きいサイズクラスで性比が雄に偏る原因としては，二つのことが考えられる。一つは，雌株に比べ雄株は成長速度が高く，大きいサイズクラスに加入する個体数は雄株のほうが多い，ということだ。もう一つは，雄株のほうが死亡率が低く寿命が長い，ということだ。これまで得られたデータからは，後者の可能性が高いと考えている。まず，成長速度は，雄株のほうが高いわけではなかった。また，もし前者が正しいとすれば，大きいサイズクラスで雄株の比率が増加すると同時に，中程度のサイズクラスにおいては逆に雄株の比率は減少し，雌に偏った性比が生じるはずである。なぜなら，雄株は，次々と中程度のクラスから大きいクラスに移るのに対し，雌株は，長い間中程度のクラスにとどまるからである。しかし既に述べたように，中程度のクラスでの性比は１：１であった。では，後者の生存率の差が原因だとする説を支持するデータが得られているかといえば，残念ながら得られていない。ナギはその耐陰性の高さもあって，10年以上追跡しても，その間に死亡する個体は，ほとんど現れない。寿命の長い高木を相手にしている以上，仕方のないことであろう。したがって今のところ，消去法的に後者が指示されている。このように，ナギの個体群内には，種子散布に貢献しない雄株のほうが多いことは，イヌガシにとって有利な状況といえるだろう。

さらに考慮しなければならないのは，ナギの雄株と雌株の空間配置である。雄株の樹冠下では，ナギの後継樹の密度が低いと述べたが，もし，雄株のすぐ隣に雌株が生えていたらどうだろうか？その雌株からの種子散布により，雄株の樹冠下といえどもナギの加入が起こるに違いない。上記の理屈は，雌株からの種子散布が起きない程度に雄株と雌株の距離が離れていて，初めて成り立つのである。実は，ナギ林の中で感じるのは，狭い範

囲であるが，雄株ばかりが目につく場所があるということだ。樹木の空間配置の解析したところ，ナギの雄株ばかりが集中している場所が存在することが示された。このこともイヌガシにとって有利な状況を生むに違いない。

上町台地における社寺林の植生に関する研究

大阪市上町台地の斜面部には，大都市域の中でまとまった面積の緑地が形成されており，これは都会のオアシスとも言える存在である。大阪の文化や歴史と深く結びついた緑地を理解するため，上町台地斜面部に成立している植生の組成と構造を調査した（図４）。調査にあたっては，天王寺区下寺町の多くのお寺から，境内への立ち入りのお許しを得たおかげで，2500本余りの樹木を調査することができた。その結果，154種という多様な木本種が確認された。まず，確認された種の中には，大阪における原生的な自然環境下で出現する種が多く含まれていることは見逃せない。大阪市を含む近畿地方中部の気候的極相の植生は，ブナ科，クスノキ科，ツバキ科，モチノキ科の常緑広葉樹に代表される照葉樹林である。斜面緑地においてはスダジイ，アラカシ，ヤブニッケイ，ヤブツバキ，ヒサカキ，モチノキ，クロガネモチ，ナナミノキ，タラヨウ等が確認された。これらの種は，失われた照葉樹林の記憶と言えるだろう。巨木が多かったことも特徴の一つである。特に大きな樹が多かったのは，クスノキ，スダジイ，ムクノキ，イチョウで，最大個体の胸高直径はそれぞれ112.8cm，97.8cm，84.5cm，81.7cmであった。低木種でも，大きな個体が見つかった。斜面緑地では幹の直径が21.0cmのシャシャンボ，14.8cmのシャリンバイが確認されが，種特性としてサイズがそれほど大きくならないこれらの種においては，このサイズの個体も「巨木」と見なせるだろう。

さらに，生物間の「関係」が残されていたことも注目に値する。例えば公園のような人工的要素の多い環境下では，様々な植物が植えられていても生物間の関係が貧弱であることが往々にして起こる。個々の生物が存在することに加え，生物同士の「結びつき」があってこそ豊かな自然と言えるが，その点において斜面緑地では注目すべき植物があった。それはイヌビワ（図５）である。このクワ科の低木はイヌビワコバチという小さな昆虫のみに花粉の運搬を依存しており，種子生産にはこの昆虫の存在が不可欠である。イヌビワコバチもまた，産卵場所としてイヌビワの花のうだけを利用するため，イヌビワが生えていなければ，種族を維持することができない。自然に発芽，定着したと思われるイヌビワが多く見られたことは，このような生物同士の関係が残されていることを



図４． 上町台地斜面緑地の植生調査のひととき．



図５． イヌビワの花のう．

示唆する。

上町台地の斜面緑地の魅力は，都市域に残された自然というだけではない。ここでは，大阪市内では珍しい起伏のある地形と社寺の緑が一体となった特徴的な景観が地域の魅力を高めていた。歩道から見える植物の四季折々の変化も道行く人々の目を楽しまてくれるであろう。また，いくかのお寺では，境内の樹々にまつわる興味深いエピソードをうかがうことができた。お寺の裏の墓地に立つ大きなクスノキがお墓参りに訪れる人々に木陰を提供し，「裏の大楠」として親しまれていること，スダジイが天王寺区椎寺町の名前にちなみ大切されてきたこと，戦時中の空襲時，焼けたイチョウの幹から水がほとばしったことなど，地域の生活や歴史と結びついた樹々にまつわるエピソードも，斜面緑地の大きな魅力であろう。

一方，緑地の下層では，シュロの実生，稚樹が多く確認された。また，胸高直径16.6㎝に達した中南米原産のアボガドも確認されている。これらは，大都市のヒートアイランド化が原因かもしれない。都市に残された貴重な自然を今後も守るために，何らかの対策が必要かもしない。

なぜ高木を研究対象とするのか？

高木というものは，研究対象としては厄介な相手である。サイズが大きいため，個体全体の計測が困難で，また，寿命が長いため，一個体の全生活史を一人の研究者が観察することは不可能である。寿命の短い草本やサイズの小さい低木を研究対象にすれば，そんな問題に直面しなくてすむのであるが，では，わざわざ高木を研究対象にする理由は何だろうか？草本や低木にはない，高木の特徴とは何だろうか？なぜ，高木について調査しよう，というモチベーションが沸くのだろうか？

まず，高木は，生育している場所の環境を規定する生物である，ということだ。生物は周囲の環境からさまざまな影響を受けながら生育している。一方，生物の方が環境を改変したり，また他の生物の生育に影響を及ぼす環境を作り出すことがある。森林の内部では，裸地に比べ，日射量が少ない，湿度が高い，最高気温が低く最低気温が高いといった特有の環境が，高木が存在することによって作り出される。林床に生育する低木は，高木が作り出す環境の中で生活することになる。例えば，先に紹介したイヌガシの生育は，ナギの雌雄株が作り出す環境に依存しているといえる。また，高木が生産する果実や種子，葉，幹といった器官は昆虫，鳥類，哺乳類などの動物にとっての餌資源である。地中にも，例えばセミの幼虫など，高木に依存して生活する動物がいる。カナクギノキの果実や，カシ類の堅果は動物達の餌である。高木の大きく頑丈な体は，動物達の巣穴や越冬場所として，住み場所でもある。森林の消失や縮小により，生活できなくなる動物がいることは，多くの事例で示されている。高木の大きく頑丈な体に依存するのは動物だけではない。つる植物や着生植物といった他の植物の体によりそって生活する植物にとっては，高木の存在が不可欠だ。

次に，高木においては，個体を取り巻く環境や個体の生理的特性が，一生の中で大きく変化するという特徴がある。これは，草本や低木とは質的に異なる特徴であると考える。その原因は，個体の生涯を通じてサイズが大きくなり続けることにあるだろう。サイズが大きくなれば，それに伴い個体のもつ資源量も増加する。カシ類では，光合成による同化産物の栄養器官と繁殖器官への投資比率が年によって変動したが，その変動の大きさは，個体サイズに強く依存することが示されている。これは高木ならではの現象である。

生態系の基幹を形作る高木の生活史特性や集団の構造や動態を知ることは，森林という複雑な生

態系の仕組みを知ることに直結するはずだ。森林の保全や管理に関して，自然の理にかなった提言を行えるよう，今後も地道にデータ収集を続けたい。

謝　辞

調査にあたり境内への立ち入りを快くお許し下さった神社，寺院の関係者の皆様に厚く御礼申し上げる。地域の植生を調査することができたことを喜びに思うとともに，樹々や植生を守り続けてこられた関係者の皆様へ，敬意と感謝の意を表したい。