御下賜の花櫚、あるいはその周囲の柵を巡る研究の話(1) ；植物と柵とシカについて

酒井　敦

理学部　化学生物環境学科生物化学コース　教授

記念館前の左右にある緑地帯に、若草色の鉄柵で大事そうに守られた 1 対の低木がある。まもなく太平洋戦争に突入しようかという昭和 16 年 11 月 30 日に当時の皇太后陛下より賜り、同年 12 月 2 日付で厳粛な式典の下に植樹された、「御下賜の花櫚」である。この 2 本のカリンは今も毎年秋になると立派な実をつけるほどに元気である。ちなみに、筆者の同僚のひとりは、この由緒正しいカリンの実を用いて香り豊かなカリン酒をつくることを密かな楽しみにしている。

さて、かくも由緒正しい樹木ゆえ、御下賜の花櫚が鉄柵で保護されていることは上述の通りである。しかし、この鉄柵は御下賜の花櫚を、いったい何から保護しているのであろうか？普通の都市においてであれば、仮想敵はヒトであろう（ちなみに前述の同僚は異様に身長が高いので 1 mの柵などは無効である）。しかしながら、奈良における樹木の保護となると、話は違ってくる。主に遠ざけておくべき相手は、シカである。二本の「御下賜の花櫚」のうち南側の一本の柵内を見てみると、高さ 60 cm くらいのモミの稚樹が育っている。おそらく、柵の外であればここまでは育たず、シカに食われて一巻の終わり、となっていたであろう。柵の中は、御下賜の花櫚以外の居候植物にとってもシカから守ってもらえる安全地帯なのである。

奈良市内、本学周辺にはシカが多い。シカは草食動物であり、地表近くの草本植物や樹木の芽生えを食べるほか、口の届く範囲の樹木の葉や枝も食べるし、樹木の樹皮を剥ぐ「樹皮剥ぎ」と呼ばれる行動を行う。また、食べないにしても踏みつけたり、押しのけたりすることで、植物にさまざまな物理的ストレスを与える。こうしたシカの振る舞いは、時として植物や植生に対し重大な影響をおよぼすことになる。奈良公園のシカは国の天然記念物に指定され保護されているものの、全国的にみるとシカの個体数増加に伴う植生の変質は大きな問題になっている。もちろん、奈良の植生も、シカによってかなり特徴的な　―あるいは偏った―　ものになっているのである。

シカの食害に対する植物の対抗手段は、大きく二つに分けられる。一つは、「食われないようにする」であり、もう一つは「食われてもなんとかする」である。一つ目の「食われないようにする」手段とは、トゲなどで物理的に武装したり、毒や摂食忌避物質（不味い味、あるいは消化の阻害などにより、餌資源としての価値を低下させるような物質）をもつことで化学的に武装したりする方法である。奈良ではシカの個体群密度が高いため、こうした手段を発達させてシカに食われないようにした植物が繁栄しやすい。奈良公園でトゲ（刺毛）だらけのイラクサ（しかも、奈良公園のイラクサはシカが少ない地域のものに比べて刺毛が

長く、たくさんある)、シカが食べないアセビ（馬酔木）やナンキンハゼが目立つのはそのせいである。二つ目の、「食われてもなんとかする」という方法は少し分かりにくいが、食われてもすぐに再生したり、食われずに残った部分や再生した部分の能力を高めたりして損害を補う、という方法だ。トゲや毒をもたない植物であれば、こうした能力が高くないことにはシカだらけの環境で生き抜くことはできない。

今から 15 年以上も前のことになるが、我々の研究室は奈良県南部の大台ヶ原にてミヤコザサに関する調査研究を開始した。このミヤコザサに関する研究がきっかけで、我々はトゲや毒に頼らずにシカに対抗する植物の生き方について学ぶこととなった。

写真 1　カリンの木

写真 2　カリンの実

写真 3　カリンの花

御下賜の花櫚、あるいはその周囲の柵を巡る研究の話(2)；大台ケ原のミヤコザサから見えてきた植物の機械的ストレスへの対処の仕方

大台ケ原一帯は、昭和前半まではトウヒやウラジロモミといった針葉樹の大木が生い茂る森林であったが、昭和 34 年の伊勢湾台風で多数の樹木が倒れたことがきっかけで針葉樹林のあちこちに大規模なギャップ（高木層が失われ、光が林床まで差し込むようになった領域）ができた。すると、それまで暗い林床で成長が抑圧されていたササが盛んに成長するようになり、ササを主食とするシカが多数、集まるようになった。集まったシカは成木の樹皮を剥いで成木を枯死させ、稚樹を食べることで樹木の世代交代を阻害した。その結果、森林は急速に衰退し、立ち枯れた針葉樹が白骨のように並ぶ地表をササが覆いつくすようになった。　―　これが、我々が調査を始める直前、1990 年代の大台ケ原の状況である。危機感を募らせた環境省は、その頃から大台ケ原の森林の保全・再生プロジェクトを実施するようになる。その主な手段の一つが、防鹿柵、つまり鹿よけの柵を作って一定のエリアを囲い込み、その中からシカを締め出すことだった。環境省は針葉樹を守りたくて柵を作ったのだが、当然ながら周囲の地表を覆っていたササも、一緒にシカから守られるようになった。我々は、いわば針葉樹に便乗してシカから守られるようになった柵内のササと、相変わらずシカの影響を受けている柵外のササを比べることで、ササに対するシカの影響（あるいはシカに対するササの対抗手段）を調査することができたのである。

我々の調査は、名古屋大学教授だった故　柴田叡一氏、ならびに本学での同僚である佐藤宏明氏のお招きを受けて開始したものである。我々が参加する前から防鹿柵内外でのササ（ミヤコザサ）の形質の比較は行われており、1）大台ケ原のミヤコザサは異様に小型化している（通常、高さ 60 ㎝程度に達するが大台ケ原のものは高さ 20 cm 程度にしかならない)、2）防鹿柵内のササは柵外のササに比べ大型化する、3）防鹿柵内のササは柵外のササに比べ窒素含量が低くなる、といったことが明らかになっていた。そこで、我々としては a)サイズ変化の仕組みと意義、b）窒素含量変化の仕組みと意義、の 2 つに重点をおいて調査することとした。

大台ケ原のササが「シカから保護すると大型化する」という現象は、正確に言うと「シカの影響下で小型化していたものが、シカから保護すると本来のサイズに戻っていく」というべきものである。従って、サイズ変化の仕組みに関する問題設定は「シカがいるとササはなぜ小型化するのか？」となる。まず、「小型化をもたらす刺激は何か」について検討した。ササは地下茎でつながり合っているクローナル植物なので、地下茎や揮発性物質を通じたシグナル伝達によって一斉に小型化している可能性についても検討した。小さなケージでササを保護する実験、ケージ内や防鹿柵内で葉の一部を切除したり、ハタキで撫でて物理的なストレスを与えたりする実験を行った結果、「ミヤコザサは、シカによる食害そのものではなく、シカによる踏みつけや折り曲げなどの機械的ストレスを、個々の地上茎がそれぞれ感じ取って小型化している。地下茎や揮発性物質を介したシグナル伝達の影響は無視でき

る」という結論に達した。また、植物体サイズの変化は細胞サイズの変化によるものではなく、細胞数の変化によるものであることも明らかになった。植物が接触などの機械的刺激に応じて形態形成を変化させる現象は「接触形態形成」と呼ばれる。我々の調査結果は、シカの影響下で見られるササの小型化が、この接触形態形成の一例であることを示すものだった。

次に、サイズ変化の意味について検討した。柵外のササを様々な期間、ケージで保護しておくと、保護期間の長さに応じて様々な程度に大型化（正確にはサイズ回復）したササのパッチをつくることができる。そうしておいて保護ケージを一斉に取り外し、シカによる食害の程度を比較する実験を行った。結果は明白だった。小型化したササの群落の中で、周囲より少しでも丈が高くなってしまったササのパッチは、1 週間もたたないうちに、徹底的にシカに食われてしまったのである。通常、植物は互いに光合成のエネルギー源である光を獲得する競争を行っているため、背の高い方が有利になる。しかし、シカが居るところでは、少なくとも周囲のササよりも突出しない程度に小型化することが、集中的な食害を避けるために絶対的に必要なのである。

続いて、柵内外のササの間で窒素含量の違いが見られるようになる仕組みと、その意義について検討した。前述のケージ保護法により様々なサイズのササを作り、その葉のサイズと窒素含量を測定したところ、葉面積の逆数と葉面積当たりの窒素含量との間に強い正の相関があることが分かった。つまり、ミヤコザサの葉は小型化するほど窒素含量が高く、大型化するほど窒素含量が低くなるのである。我々はこの結果から、窒素含量変化の主な原因はサイズの変化そのものである、と推測した。利用可能な窒素資源量が一定である状況を考えて見よう。植物体サイズが小さくなればそれだけ体内窒素濃度を高めることができるが、大きくなればそれだけ希釈されて濃度が低下してしまう、ということである。では、こうして窒素含量が変化することになにか意味があるのだろうか？

一般に、植物の葉の窒素含量と光合成能力との間には強い正の相関関係がある。これは、葉の窒素のかなりの部分は光合成のために使われていることを考えれば理解できる。光合成能力の高い葉を作るためには光化学系やカルビン回路などを構成するためにたくさんのタンパク質や色素が必要で、そのためには多量の窒素を投入する必要があるのだ。したがって、（窒素を無駄に蓄積している、あるいはほかの用途に用いているのでない限り）柵外の窒素含量の高い葉は、柵内の窒素含量の低い葉よりも光合成に関わる含窒素分子（クロロフィルや光合成関連タンパク質）の含量が高く、単位面積当たりの光合成能力も高いことが予測できる。調べてみると実際にその通りであった。さらに、前述のケージ保護法により作成した様々なサイズのササの葉の窒素含量と光合成能力の間の関連を調べたところ、葉面積当たりの窒素含量と光合成能力との間に強い正の相関があることが分かった。サイズ変化に伴う窒素含量の増減は、光合成能力の増減をもたらしていたのだ。

以上の結果をまとめると、ササはシカの存在下で小型化するほど葉内に窒素を充填する密度を高めることができ、その結果光合成に関わるタンパク質やクロロフィルなどの含窒

素分子の含量も高くなり、その分、光合成能力も高くなる、ということになる。考えて見れば、シカの存在下で小型化することは集中的な食害を避けるためには必要なこととはいえ、葉の面積が小さくなれば受け取れる光の量が減るので光合成による物質生産も少なくならざるを得ない。しかし、ミヤコザサは小型化に伴って窒素を高密度で充填できるようになることで葉の単位面積当たりの光合成能力を高め、面積の減少による光合成生産の低下を単位面積当たりの能力の向上で部分的に補うことができているのだろう。つまり、小型化＞窒素含量の増加＞光合成能力の向上という連鎖的反応は、小型化がもたらす光合成物質生産の低下を部分的にせよ自動的に補償する仕組みとしてはたらいている、と考えられるのである。

その後、ミヤコザサ以外の様々な植物についても、踏みつけなどの機械的ストレスが小型化＞窒素含量の増大＞光合成能力の向上を連鎖的にもたらすか調査した。その結果、クローバーやシバの仲間など、踏みつけに強い多年生植物ではしばしば、こうした連鎖的変化が見られることが分かってきた。シカの存在下に限らず、機械的ストレスの下では体を小さくしないと物理的な損傷を被る可能性が高くなる。さりとて、ただ体を小さくしたのでは光を受ける面積が減って光合成による稼ぎが減ってしまう　―　こうしたジレンマを和らげるためのビルト・イン方式の自動保障機構として、このサイズ―窒素含量―光合成能力の連鎖的反応は、ひっそりと多くの植物の役にたっているのかもしれない。