

## E-1 熱帯林の持続的管理の最適化に関する研究

### (3) 森林の荒廃が多様性の維持機能に及ぼす影響

独立行政法人国立環境研究所

生物圏環境研究領域 熱帯生態系保全研究室

奥田敏統・唐艶鴻

西村千・吉田圭一郎

鈴木万里子・沼田真也

財団法人自然環境研究センター

市河三英・佐藤香織

平成 11～13 年度合計予算額	56,029 千円
(うち、平成 13 年度予算額	18,292 千円)

[要旨] 森林伐採が生物多様性の維持機構に対してどのような影響を及ぼすかについて、幾つかの現地調査を用いて検討した。第一に、択伐が引き起こす森林の物理的変化を明らかにするため、異なる択伐履歴を持つ森林を対象に構造比較を行った。その結果、択伐直後に多くの損傷木や土壌の劣化が確認され、数十年経った森林においてもなお、森林構造や林内環境に対して影響がみられることが示唆された。第二に、森林伐採が樹木の繁殖機構に及ぼす影響を明らかにするため、伐採対象樹種であり、特異な繁殖リズムを持つフタバガキ科の開花、結実フェノロジーの調査を行った。その結果、比較的開花しやすい種と開花しにくい種が存在すること、また、開花頻度の低い樹種については規模の小さい一斉開花の場合において実生定着が困難であることが予測された。天然林、履歴の異なる択伐林の開花、結実頻度を比較した結果、新規に伐採が行われた択伐林の残存木の中での開花頻度は、天然林との間に差は見られないものの、個体密度が高いほど開花個体密度も高くなることが示唆された。第三に、森林内に生育する稚樹の更新様式を生態学的、遺伝学的手法を用いて解析し、択伐が樹木の世代交代に対して与える影響を検討した。その結果、同所的に共存し、系統的に近い植物群においても、様々な更新様式がみられるだけでなく、その更新様式には近親交配による遺伝的影響を受けている可能性が示唆された。そのため、今後、生態学的、遺伝学的研究を進展させ、複雑な種特異性を考慮した択伐による影響予測を行う必要があると考えられる。以上から、択伐による影響は森林の物理的構造の変化に伴う直接的なものに加え、将来の世代交代に対して影響を与え続ける間接的な影響が混在するため、生態学的、遺伝学的手法を進展させ、複雑な種特異性を考慮した択伐による影響予測を行うことで、森林の生物多様性を保全する管理指針を提示することが可能になると考えられる。

[キーワード] 生物多様性、熱帯低地林、森林構造、択伐、森林動態

#### 1. はじめに

急速な熱帯林の減少、劣化が明らかになるにつれて、熱帯林の持続的管理を行うための手法の確立が急務となっている。現在、半島マレーシアの森林の多くは開発などによる劣化が進んでいるため、択伐などを受け、劣化した二次林に対して生物多様性保全の機能を期待する必要がある。これまで、熱帯雨林に生息する多様な動植物に関する学術研究が数多く行われ、多くの学術論文として蓄積されてきた。しかし、本来森林が持つ様々な機能が、択伐などに代表される人為攪乱により、どのような影響を受けるかについては、現時点では十分な知見が得られていないだけでなく、管理指針への応用されているとは言い難い。例えば、森林伐採は林冠や林分の構造の変化を引き起こすと予想されるが、林内の植物群落や動物群集の多様性に与える影響はほとんど分かっていない。植物群落や動物群集の多様性に光環境に代表される林床の微気象の時空間的不均質性が大きく関与していることが示唆されているため、林冠、林分構造の変化は光環境に限らず、そこに生息する昆虫や草食獣などの生態にも変化が見られる可能性がある。また、林床に生育する植物の成長や生存率の変動として反映し、多くの生物の生態を変化させる可能性も高い。しかし、実際に樹木の更新初期過程や微気象の定置長期観測を行った例は限られ、こうした林内環境と動植物の相互作用についての生態学的知見はほとんどないのが現状であるため、生態学的研究を進めるだけでなく、有効な管理指針へと応用することが重要である。一方で、生物多様性の理解が進むにつれ、生物種間や種内の遺伝変異の重要性が認知されてきた。近年、遺伝解析技術においてめざましい進展が見られ、幾つかの興味深い事実が明らかになりつつあるが、熱帯林に生育する生物群集の遺伝的多様性を解明や人為攪乱による影響を評価するにあたっては、多くの問題が数多く残されているのが現状である。本研究テーマでは、現状を踏まえて幾つかの遺伝解析手法を発展させてきた。特に、これまで研究を進めてきたマイクロサテライトマーカーを用いた遺伝的解析により同一種内個体間の血縁度を算出することが可能になり、森林に生育する多様な樹種の遺伝的多様性を調べることも可能になりつつある。これらの点を踏まえて、本研究では熱帯林が択伐などによる林冠、林分構造の影響評価に始まり、林内の微気象、動植物の相互作用、林冠木の遺伝的多様性に対してどのような影響を与えるかを明らかにすることを究極目標として、6つの研究を遂行した。

## 2. 研究目的

現地調査データを中心にして、生物多様性からみた熱帯林の管理手法の提案を目指し、以下の項目について検討する。特に、森林生態系における生物多様性の脆弱性を明らかにするため、森林構成樹種の環境適応能力、更新能力、繁殖能力などを生態学的、遺伝学的手法を用いて解明することを目指す。本サブテーマでは研究の内容により、3つのサブサブテーマに分けて、研究を行った。

- (1) 低地熱帯林の森林構造・現存量・種構成が択伐施行後にどのように変化し、天然植生に近い状態まで回復するために必要なプロセスを明らかにすることを目的とする。(1) 択伐施業直後の林分を対象に詳細な樹木の消長や傷害を評価、追跡し、攪乱の内容(林道・搬出路・伐倒木によるギャップ・残存林)により植生の破壊や回復がどのように異なるかを明らかにする。(2) 択伐施業後、森林構造や林床環境においてどのような変化がみられ、今後の森林更新様式がどのように変化するかを検討する。

- (2) 森林伐採が森林の世代交代に及ぼす影響を明らかにすることを目的として、林冠構成樹種の繁殖様式(開花、結実、種子散布及び実生定着過程)においてどのような影響を及ぼすかを生態学的、遺伝学的手法を用いて明らかにする。(1)天然林内の開花・結実・種子散布・発芽・定着様式を明らかにする。(2)伐採対象樹種であるフタバガキ科が、伐採後の環境の中でどのような開花・結実・種子散布・発芽・定着様式を観察し、択伐による影響を明らかにする。
- (3) 熱帯林の高い生物多様性がどのような保持されているかを明らかにするため、多様性の高い天然林に生育する植物群集の共存メカニズムを解明する。(1)特に熱帯低地林の林冠を構成し、かつ木材資源として重要なフタバガキ科 *Shorea* 属の樹木に焦点を当て、それらの更新過程に影響する生物的、非生物的要因について種間比較研究、(2)熱帯林樹木の生長特性の解明を行い、熱帯林林内の異なる光環境下での林床植物の光合成特性を評価する。更新過程に種特異性(更新ニッチの分割)がどの程度存在するかを明らかにする。また、(3)フタバガキ科樹種の遺伝的要素が種子散布後の実生定着能力に及ぼす影響をマイクロサテライトマーカーを用いて明らかにする。

### 3. 研究方法

本サブ課題の調査はマレーシア半島、ネグリセンビラン州のパソ森林保護区およびその周辺域の天然林と択伐林で行った(図1)。それぞれの手法について以下に記す。

#### (1) 択伐が林分の構造組成・構造に及ぼす影響:

① 択伐による森林の変化を明らかにするため、パソ保護林の周辺域で択伐後 1 年半を経過した林分に約 12ha の調査区を設置した。さらにその調査区を 20 x 20 m のメッシュに分割し、択伐直後の森林の林分構造、構成種、荒廃状況の調査を行った。パソ重点研究地域および周辺の低地フタバガキ林(Red Meranti-Keruing Forest)に区分される森林において、履歴の異なる林分を約 10 カ所選び、それぞれに 1 ~ 数ヘクタールの調査区を設置し、胸高直径 10cm 以上の樹木・ヤシ・ツルに関して直径データを記録し、樹種の同定を行う。コントロールとしては現在まで伐採活動がおこなわれていないパソ森林保護区内の 6ha 調査区のデータを利用した。



図1 パソ森林保護区の概要

② 過去に(1958年)択伐施業を受けた森林がどのように変化したか明らかにするため、パソ森林保護区に設置した調査区内(10ha)の天然林分及び択伐林分において毎木調査を行い、各林分の森林構造を評価した。調査は各林分内に20m X 20m サブプロットを無作為に5カ所設置し、それぞれのサブプロット内に生育する樹木(胸高直径DBH > 5cm)すべてについてDBHを計測した。DBH 60cm以上の大径木についてはプロット内のすべての個体について胸高直径を計測した。また、天然林分及び択伐林分の林冠ギャップの動態を評価するため、各林分においてそれぞれモニタリングサイトを設定した1992年から1999年にかけて、年に一度、視覚的に林冠ギャップの評価を行った。評価は各林分の各サイトを5m X 5mのサブコドラートについて行い、頭上にて空隙は確認できた時(20%を目安)は、そのサブコドラートを林冠ギャップ下であるとみなした。2000年に、天然林分及び択伐林分の林床光環境を評価するため2001年5月に、上記のサイト(1ha)を10mごとにグリッド化し、10mおきに撮影ポイントを設置し(各サイト、11ライン X 11ライン = 121ポイント)、各撮影ポイントにおいてデジタル全天写真システムを用いて撮影した。システムはデジタルカメラ(Nikon Cool Pix950)、フィッシュアイコンバーター(Nikon FC-E8)、カメラ用三脚、コンパス及び水準器からなる。撮影は各サブプロットの中心において高さ約1mの地点で行った。

得られた画像はコンピュータに取り込んだ後、Hemiview(Delta-T Devices)にて散乱光成分(Indirect Site Factor)ならびに直達光成分(Direct Site Factor)を評価し、それぞれの撮影ポイントの光環境とした。

(2) 林冠構成種の繁殖機構に関する研究:

① 森林の世代交代において、繁殖は最も重要な段階といえる。フタバガキ科樹種は、熱帯低地林における主要な林冠木であるだけでなく、有用な木材樹種であるため、学術研究のみならず、植林や木材施業などの対象樹種として高い注目を浴びている。しかし、フタバガキ科樹種の多くは、数年に一度の頻度で開花、結実する特異な繁殖リズムがみられ、その繁殖リズムや様式についてはほとんど分かっていない。本研究では、パソ森林保護区内の天然林分において繁殖フェノロジー観察用40ヘクタールプロットを設置し、胸高直径30cm以上の全てのフタバガキ科樹種を個体識別した。2001年9月より、約2週間間隔で40haプロット内にある胸高直径30cm以上のフタバガキ科樹木全個体の開花、結実の有無を確認し、その後、結実が確認された個体の周囲で実生の有無を確認した。

② 森林伐採が森林の世代交代に及ぼす影響を明らかにすることを目的として、伐採対象樹種であるフタバガキ科樹種が、伐採後の環境の中でどのような開花・結実・種子散布・発芽・定着を行うかを観察し、天然林内の開花、結実状況と比較した。新規択伐林調査区においては、Appanah等(1990)が報告した小径木の開花を受けて、胸高直径10cm以上の全てのフタバガキ科個体に関して週一回の間隔で4ヶ月間双眼鏡を用いた開花調査を行い、開花個体を明らかにした。天然林調査区ではフタバガキ科の開花個体のサイズを胸高直径30cmと想定し、同様の調査を2週間に一度の間隔で14週間行った。古い択伐林調査区では2001年11月と2002年1月の二回、胸高直径30cm以上の個体に関して結実個体を調べること、開花個体として代用した。新規択伐林調査区においては調査区内と調査区外に分布するフタバガキ科個体116個体を対象に、直径1mのネットトラップを取り付け、その中に落ちる花芽・花冠・種子の数を数えることにより、個体毎の開花期間、開花のピークを明らかにした。サンプルの回収は二日に一度の間隔で、結実終了まで行った。

(3) 熱帯林林冠構成樹種稚樹の共存メカニズムのに関する研究:

① 野外における更新様式の種特異性を検討するため、パソ森林保護区内の天然林分及び択伐林分に生育するフタバガキ科 *Shorea* 属6種(*Shorea acuminata*, *S. leprosula*, *S. macroptera*, *S. multiflora*, *S. pauciflora*, *S. parvifolia*)の2年生稚樹を対象に、生存率、成長の指標である樹高成長速度と葉群動態、成長様式に密接に関連する葉の生理的・形態的な形質群の評価を行った。半島マレーシア、パソ森林保護区内の天然林サイトと択伐採林サイト内に設置された規則的に設置した面積1m<sup>2</sup>をそれぞれの調査区内に各100箇所(計200箇所)に設置した。実生センサスサブプロット内に生育するフタバガキ科樹種の稚樹全てを個体識別した。1998年9月に個体識別されたすべての稚樹について、すべての葉にマーカーペンでラベルをつけて個葉識別した後、実生の樹高を記録した。その後、樹高、新葉落葉、全ての葉

の傷害の程度を2-3ヶ月に一度の頻度で行った。また1999年11月に葉のサイズ(縦、横の長さ)を計測し、個体あたりの葉面積と個葉サイズを推定した。光環境の測定として、野外の実生センサス用サブプロットの光環境の測定をデジタル全天写真を用いて行った。1998年12月に写真はデジタルカメラ(Nikon Cool Pix910)及びフィッシュアイコンバーター(Nikon FC-E8)を使用した。撮影は各サブプロットの中心において高さ約1mの地点で行った。得られた画像はコンピュータに取り込んだ後、Photoshop(Adobe system)で画像を二階調に加工したのち、Hemiviewソフトウェアにて林冠開空度(%)、直達光成分、散乱光成分を定量化した。

② 熱帯林林床稚樹の光合成の時間変動に及ぼす光環境の影響を明らかにするため、林床とギャップ下で稚樹(*Shorea macrophylla*; *Rothmannia macrophylla*; *Xerospermum noronhianum*)の光合成を測定し、光環境の瞬時変動が光合成反応に及ぼす影響を検討した。変動する光環境下での光合成生産と一定の光環境下での光合成生産を比較するため、一定の光条件下で測定した光・光合成反応の結果と葉に当たる光強度の平均値から日積算光合成(Aconst.)を推定し、変動する光環境下で測定した光合成から日積算光合成(Ainst.)を求めた。

③ 林冠構成種で、木材種として重要な *Neobalanocarpus heimii* (フタバガキ科)を対象に、発芽から実生が定着するまでに至る過程における遺伝的影響をマイクロサテライトマーカーを用いて分析を行なった。調査区とした42haプロットは36haの天然林と6haの択伐林からなり、天然林の端に位置するため、その北側を除く三方を択伐林に囲まれている。開花し、花粉親候補となり得ると考えられる胸高直径30cm以上の個体(以降、繁殖個体とする)は調査区内にあった30本の繁殖個体のうち、種子が採取できたのは19個体、実生が採取できたのは10個体であった。種子と実生のいずれについても採取できたのは10繁殖個体であったが、その中でも種子が十分にとれた5個体(C3、C4、C8、RP346、YG17)を本研究で対象とする繁殖個体(以降、母樹と呼ぶ)とした。30本の繁殖個体の内樹皮を採取し、5母樹の種子に関しては1999年3月と2000年2月に採取したものを、加えて当年生の実生として2000年7月に採取したものを分析に用いた。種子および実生はすべて母樹から半径10m以内で採取した。全DNAは30本の繁殖個体の内樹皮と種子の胚あるいは子葉、および実生の葉から改良CTAB法<sup>1)</sup>を用いて抽出した。繁殖個体と種子および実生それぞれの遺伝子型は、*N. heimii*で開発された4つのプライマーセット(*Nhe004*、*Nhe005*、*Nhe015*、*Nhe018*)<sup>2)</sup>を用いて、マイクロサテライト遺伝子座の多型によって決定された。遺伝子型の決定にはABI310 Genetic AnalyzerとGeneScan<sup>TM</sup> Software Ver.#3.0.1(PE Applied Biosystems)を用いた。5母樹の種子および実生が自殖・他殖どちらの交配様式に由来しているかの判定は、花粉親候補となる、母樹を含む30本の繁殖個体の遺伝子型をもとに、解析ソフトCERVUS1.0を用いた父性解析に基づいて行なった。

#### 4. 結果・考察

##### (1) 択伐が林分の構造組成、構造、林内環境に及ぼす影響

① 択伐林内に設置した調査区内で胸高直径 10cm 以上の樹木の毎木調査を行ったところ、1ha あたりの直径 10cm 以上の本数が 435 本、胸高断面積合計が  $18.5\text{m}^2/\text{ha}$  であることがわかった。これは天然林の約 75~80% の値であった。また調査区内の樹木の伐採による損傷の度合いを目視による観察を行ったところ、倒木・幹折れ・枝折れ・ツル巻きつき・樹皮の損傷を記録した。その結果、全個体の約 30% が幹折れや枝の破損などを被っていることが明らかになった(図 2)。これらの個体の一部は近い将来に枯死するもの可能性が高いため、今後数年間は現存量がさらに減少していくものと推定された。現在、調査地内の搬出道の地図および、 $20 \times 20\text{m}$  の各コードラート内の詳細な樹木位置図を作成し、樹木位置図内に記録された倒木や切り株の、伐採木の残渣などの位置図とあわせて、各コードラートの攪乱傾度に沿ったカテゴリズを行った。今後、出現種の採集した標本の同定作業を続け、より詳細な種構成に関するデータベースを作成する予定である。

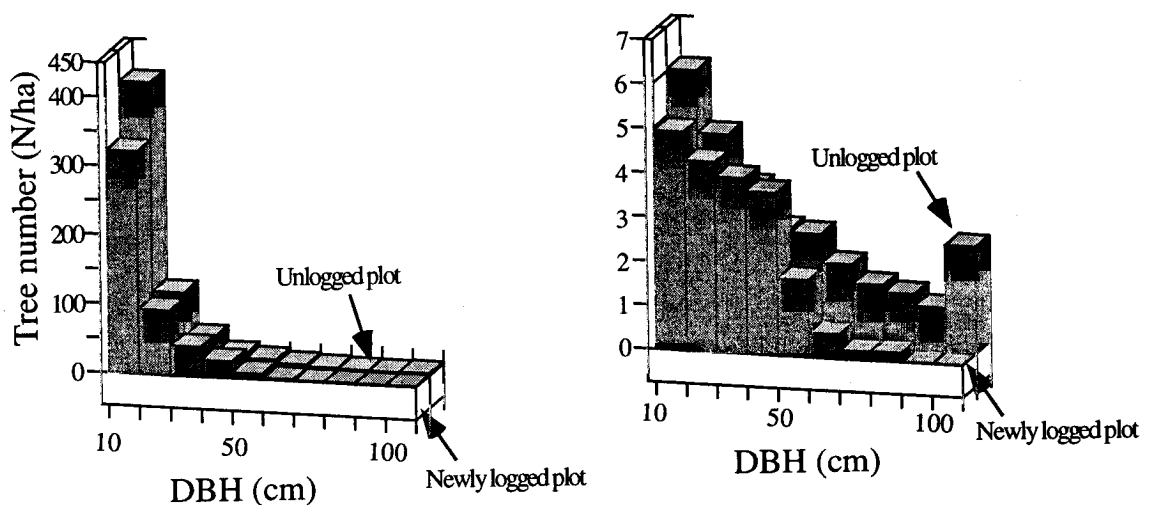


図2 パソの天然林(奥)との択伐直後(セルティン)の森林(手前)における個体数の直径階分布(右)と胸高断面積合計の直径階分布(左)。伐採により収穫された個体(胸高直径50cm以上)と伐採に伴う攪乱により損傷を受けて死亡した個体(胸高直径30cm以下)がわかる。パソの天然林データは奥田の未発表データを使用。

② 天然林分及び択伐林分のサイズ頻度分布を比較したところ、直径 60 cm 以下の小、中径木の個体密度は天然林分で 1415 本/ha、択伐林分で 1740 本/ha、また、直径面積は天然林分で  $32.3\text{m}^2/\text{ha}$ 、択伐林

分で 44.0 m<sup>2</sup>/ha であった。特に、小径木(DBHクラス 5-10 cm、10-15 cm)における個体密度は天然林分に比べて択伐林分のほうが顕著に高かった。一方で、天然林分において DBH90 cm を越える大径木が多く見られたものの、択伐林分ではほとんど見られなかった。10 年にわたる林冠ギャップ動態の観察結果から、林冠ギャップの形成頻度やサイズは二つの林分の間で大きな違いがみられた(図 3)。天然林分における平均ギャップ率は 0.102 であるのに対し、択伐林分では 0.017 と有意に低い値を示した。天然林分における平均ギャップサイズは 0.426 であるのに対し、択伐林分では 0.161 と有意に低い値を示した。

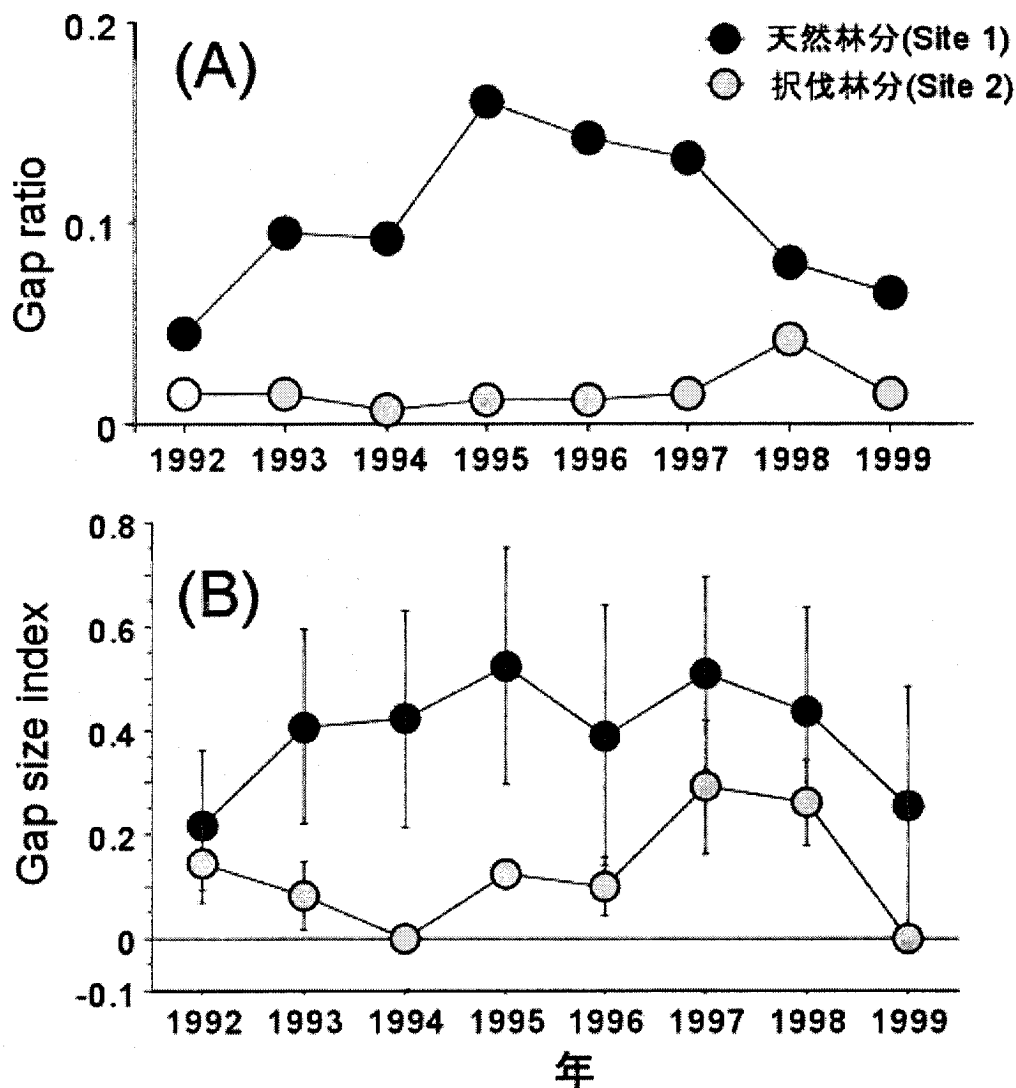


図 3 各林分に設けたコドラート(Site 1 及び Site 2)における林冠ギャップ動態。(A) ギャップ率、(B) ギャップサイズのインデックス (方法を参照)。

天然林分、択伐林分ともに多くの林床は閉鎖林冠下もしくは小さいギャップ下であり、多くの林床は暗かった。林床光環境を散乱光成分及び直達光成分に分けて評価した結果、両者ともに択伐林分では天然林分と比べて有意に高い値を示した。上記をまとめると、択伐施業により樹木サイズの均質化が起こるため、林床が若干



明るくなることが、林冠ギャップ率、ギャップサイズの低下が起こっていると結論できる。ただし、樹木の光要求性は樹種間で大きく異なるため、樹種間で異なる影響がみられると考えられる。例えば、更新初期段階において林冠ギャップの形成に依存しない樹種は、ギャップ依存的な更新を行う樹種に比べて択伐林分ではより適応的であることが予想される。耐陰性の高い樹種においても、高い成長速度を実現させるには林冠ギャップの存在が不可欠である。択伐林分において耐陰性の高い樹種群の稚樹個体群が見られるのは、平均的に高い散乱光成分により生存は可能なものの、林冠ギャップ形成の欠如により形成されたと考えられる。今後、林冠ギャップ動態及び林床光環境の変化に伴う森林更新の影響を検討するため、各林分に生育する稚樹の分布や成長に注目する必要があると予想された。

## (2) 熱帯林における林冠構成種の繁殖に関する研究

① 40ヘクタール調査区内で確認されたフタバガキ科樹種では、ほぼすべての種(25種中22種)で開花が確認された。全フタバガキ科全体では約31%の個体が開花していた。開花した個体の中で結実まで至った個体の割合は約84%であった(表1)。この中には、一斉開花参加種ではないと言われている種もあり、一斉開花とそれ以外の開花イベントの間に明確な区別はないと推察された。一方で、開花、結実における個体サイズの依存性を検討するため、比較的開花個体数の多い樹種を選びロジスティック回帰分析を行ったところ、種毎の分析では半数以上の種で個体サイズが開花を説明しなかった。全種をプールした分析でははじめて、大きな個体ほど開花しやすいという結果になったものの、個体サイズと開花の有無との相関が弱いことが明らかになった。このことは、樹木の場合、個体サイズによって開花に必要な資源の量の有無を判断できない事を示唆する。また、結実が確認された個体の中で、その個体の周りで実生の定着が確認された個体は41個体にすぎなかった。2001年の一斉開花は非常に規模の大きなものであったと思われたが、1996年の開花由来の稚樹と比べて個体数、種数ともに少なかった。そのため、(i) 2001年の開花規模では次世代が更新できるような数の実生定着には不十分である、(ii) 開花イベントによっては実生の定着が、気候的要因などによって難しい場合があることが考えられる。もしこれら仮説が正しければ、どちらの場合であっても、潜在的開花可能個体数が大幅に減少した場合、次世代の更新が困難になる可能性があり得る事になる。今後、熱帯林の多様性保全、あるいは資源の持続的利用を考えるためには、どれくらいの潜在的開花可能個体があればどれくらいの確率で次世代が更新するのかを明らかにしなければならない。そのためには、継続して複数回の開花・結実イベントの調査を行う必要がある。

表 1 2001 年のフタバガキ科植物の開花、結実のまとめ。調査はパソ森林保護区に設置した 40 ヘクタール調査区に生育するすべてのフタバガキ科植物（直径 30cm 以上）について、開花、結実の有無の観察を行った。

属	節	種	個体数	開花個体	結実個体	開花個体頻度
Anisptera		<i>A. laevis</i>	5	1	1	0.20
		<i>A. magistocarpa</i>	1	0	0	0
			6	1	1	0.17
Dipterocarpus		<i>D. costulatus</i>	12	5	5	0.42
		<i>D. cornutus</i>	105	31	28	0.30
		<i>D. crinitus</i>	5	4	4	0.80
		<i>D. kunstreli</i>	9	2	2	0.22
		<i>D. sublamellatus</i>	44	13	11	0.30
		175	55	50	0.31	
Hopea		<i>H. dryobalanoides</i>	14	8	8	0.57
		<i>H. sangel</i>	1	1	1	1.00
			15	9	9	0.60
Neobalanocarpus		<i>N. heimii</i>	43	3	3	0.07
Parashorea		<i>P. densiflora</i>	8	2	0	0.25
Shorea	Anthoshorea	<i>S. bracteolata</i>	6	4	4	0.67
	Brachypterae	<i>S. pauciflora</i>	42	7	5	0.17
	Mutica	<i>S. acuminata</i>	57	32	28	0.56
	Mutica	<i>S. lepidota</i>	39	2	2	0.05
	Mutica	<i>S. leprosula</i>	68	30	29	0.44
	Mutica	<i>S. macroptera</i>	97	36	25	0.37
	Mutica	<i>S. parvifolia</i>	75	50	46	0.67
	Ovanis	<i>S. ovalis</i>	27	1	1	0.04
	Richetioides	<i>S. multiflora</i>	31	3	1	0.10
	Richetioides	<i>S. hopeifolia</i>	2	2	2	1.00
	Shorea	<i>S. guiso</i>	3	0	0	0
	Shorea	<i>S. ochrophloia</i>	2	0	0	0
	Shorea	<i>S. maxwelliana</i>	129	15	9	0.12
		<i>S. spp</i>	1	0	0	0
			582	182	152	0.31
<b>TOTAL</b>			<b>829</b>	<b>252</b>	<b>215</b>	<b>0.30</b>

② 新規択伐林調査区では 30cm 以下の小径木の開花を確認することができた。しかし、小径木の開花個体を加えたとしても、天然林調査区の開花個体密度には及ばず、小径木が開花したところで、択伐により収穫された成熟したフタバガキ科個体全部を補うことはできないことが明らかになった(図 4)。択伐林内におけるフタバガキ科各樹種の開花時期および開花期間は、同一種内の個体間ではほぼ同調していたため、林分内での花粉のやりとりは、時期的には十分可能であったと考えられる。しかし、近隣の天然林の開花時期とは、同一種内でもわずかにズレが生じることが明らかになった(図 5)。

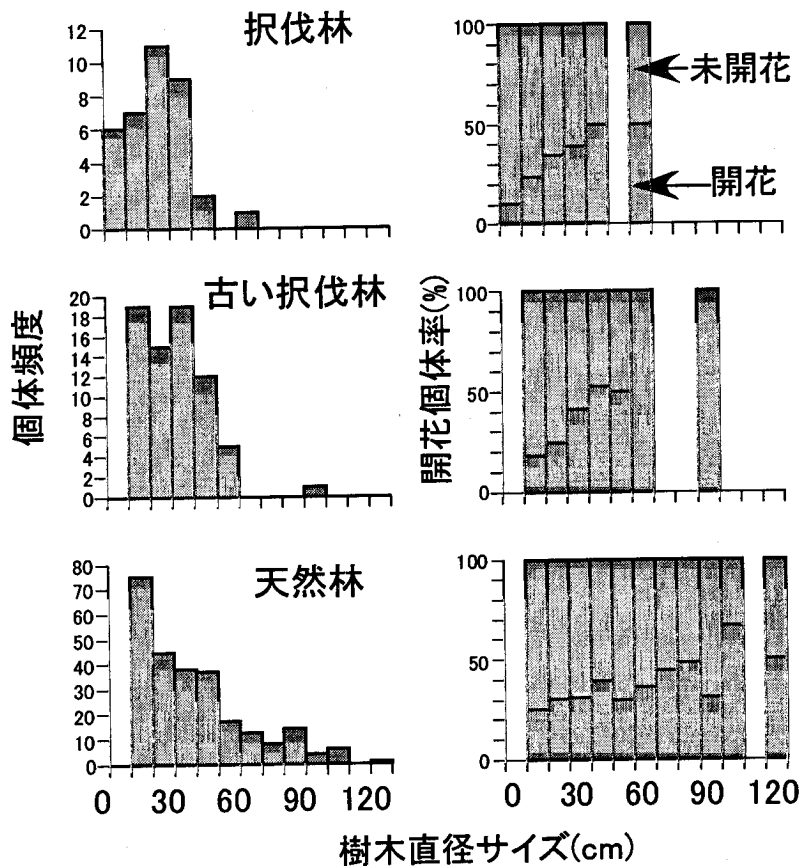


図4 異なる林分間における開花個体の直径サイズ分布の比較

また観察から、隣接する天然林内でも、林冠の疎開度によって開花時期がずれていたため、林分に攪乱が生じ、林冠が露出している個体が多い林分ほど、開花が早く始まる傾向が見られる可能性がある。また、伐採により開花個体密度の低下により、他個体との花粉の受け渡しが天然林ほど円滑に行えず、種子の割合が増加する可能性が危惧された。自殖率の増加は後継樹の質に影響を及ぼす可能性が高いが、この点を明らかにするために、発芽試験とDNA解析による花粉親判定を平行して行うことに必要である。

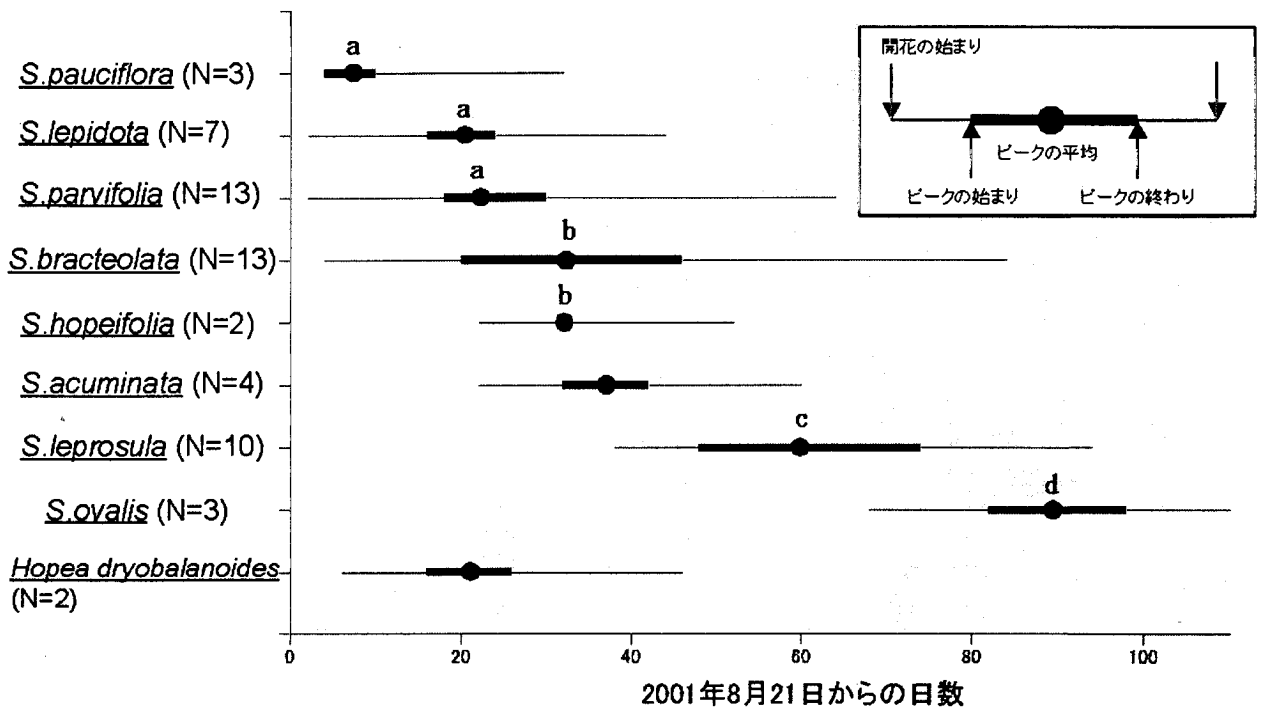


図5 2001年8月からの一斉開花時にセルティン森林保護区で観察された *Shorea* 属8種の開花順序。開花ピークの平均が種間で有意に異なる (Scheffe's post-hoc test:  $p < 0.05$ ) 種は異なる上付き文字で示した (ただし、 $N < 3$  の種 (*S. hopeifolia*、*H. dryobalanoides*) は分散分析に含めていない。

### (3) 熱帯林林冠構成樹種稚樹の共存メカニズムに関する研究

① 野外における更新様式の種特異性を検討するため、*Shorea* 属6種の生存率、成長特性の指標である樹高成長速度と葉群動態、成長様式に密接に関連する葉の生理的・形態的な形質群について種間比較を行った。その結果、野外における実生の樹高成長は葉群動態と密接に関連し、樹高成長速度が高い樹種ほど展葉、落葉速度、及び林床環境下における光合成速度は高い傾向にあった。また、葉の増加速度が高く、個葉サイズが大きい樹種ほど、個体の総葉面積が増加する傾向にあった。一方、樹高成長速度が高い樹種ほど林床における生存率が低い傾向にあったことから(図6)、極相林樹種の更新において成長よりも生存を重視する戦略と生存よりも成長を重視する戦略が存在することが示唆された。一方で、物理的環境要因の空間的、時間的な変化に対する実生の成長反応を検討した結果、林冠ギャップ下(林冠開空度0.08以上)に生育する実生の展葉、落葉速度は閉鎖林冠下に生育する実生に比べて約10倍以上に増加することが明らかになった(図7)。一方、降水量と日射量の季節変化と実生の成長を検討した結果、対象種3種について調査期間の日射量と展葉速度の間に有意な正の相関関係が見られた。以上より、光資源に対する成長反応は種間で異なるものの、野外に生育する実生の多くは光資源の制限により成長が抑制されていることが示唆された。

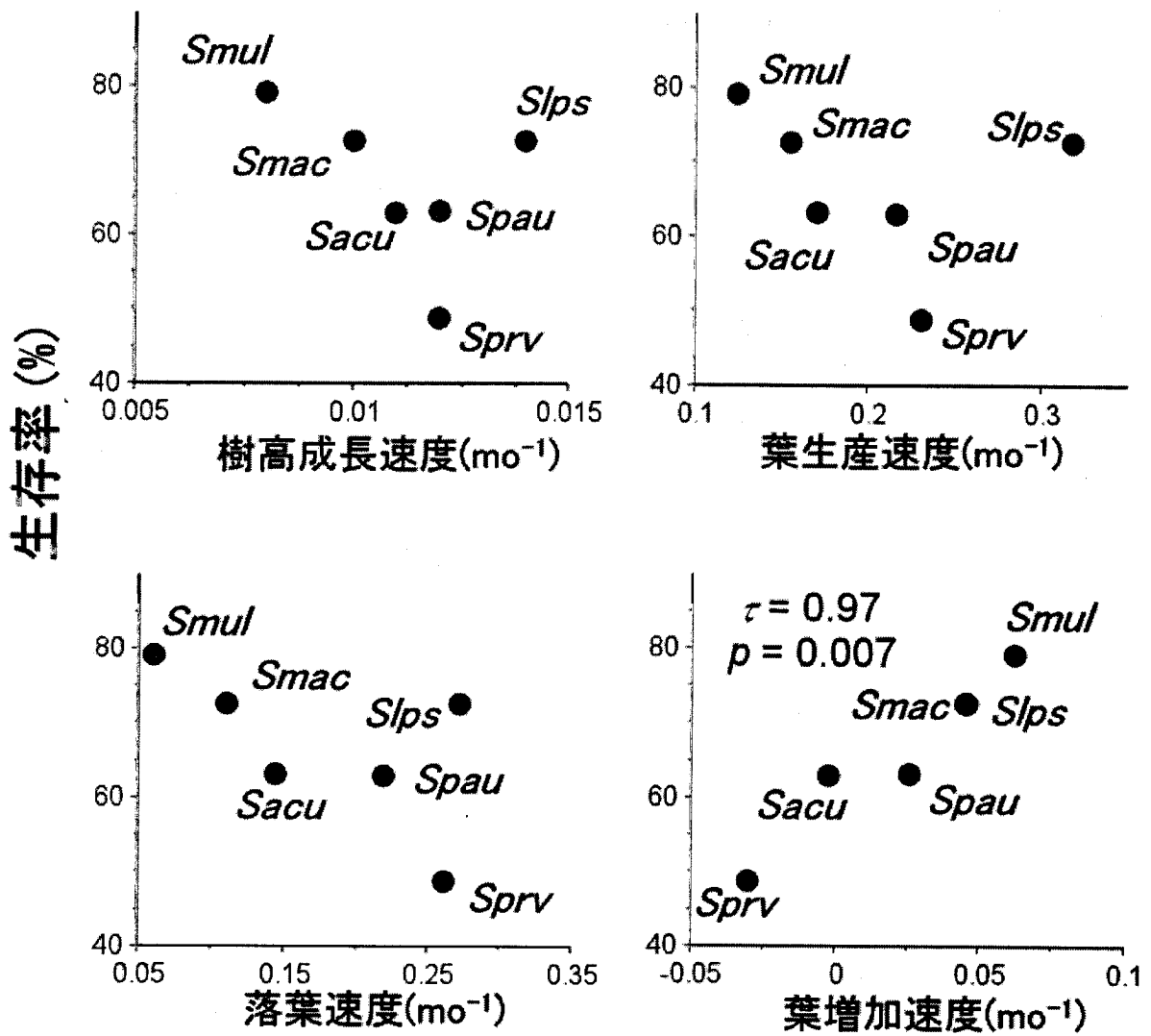


図 6 フタバガキ科ショレア属 6 種における成長特性と生存率の関係。Sacu-*Shorea acuminata*; Slps-*S. leprosula*; Slpd-*S. lepidota*; Smac-*S. macroptera*; S. pau-*S. pauciflora*; Sprv-*S. parvifolia*

● *S. acuminata*    ■ *S. macroptera*    ◆ *S. pauciflora*  
 ○ *S. leprosula*    □ *S. multiflora*    ◇ *S. parvifolia*

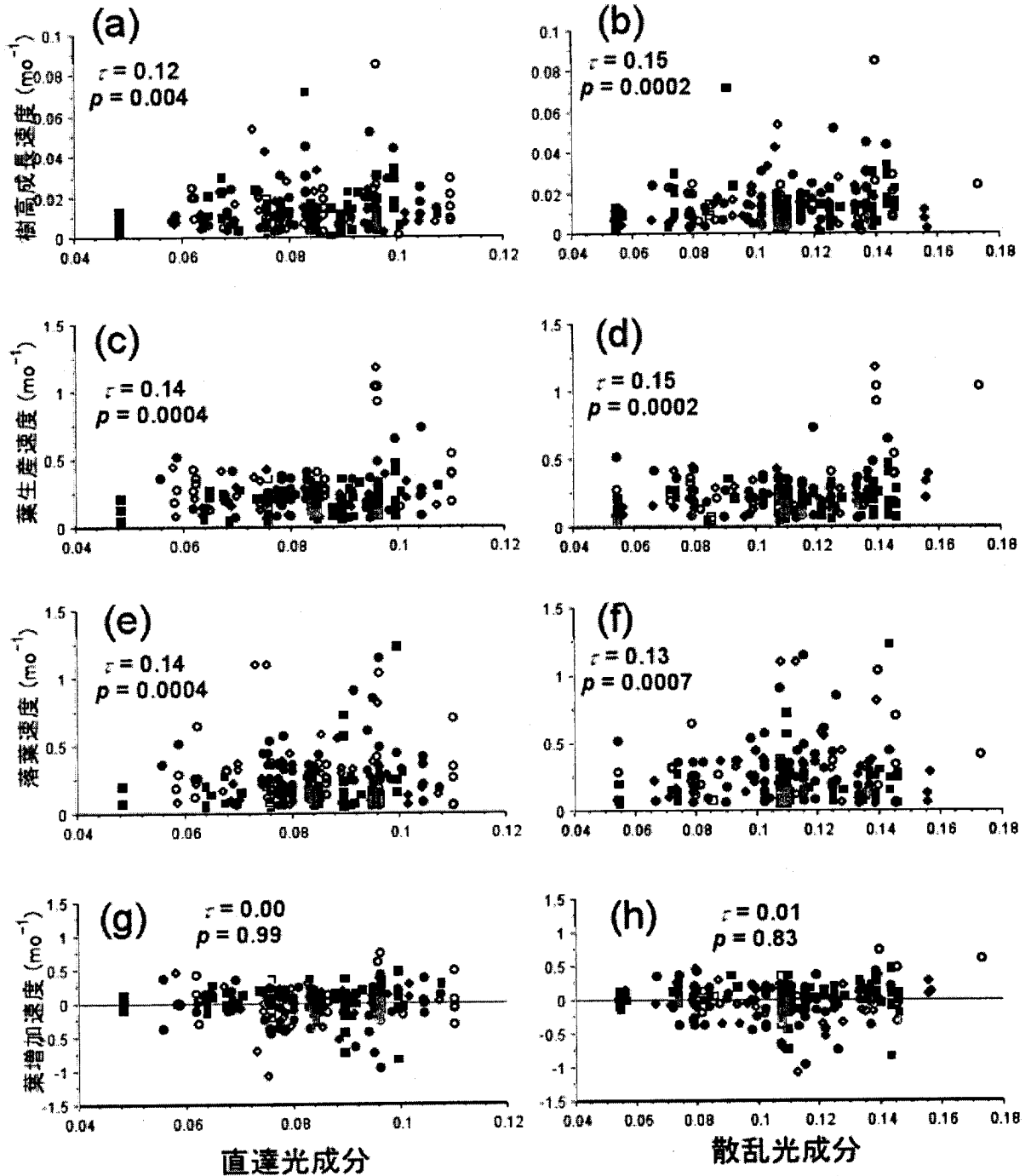


図7 フタバガキ科 Shorea 属6種の実生における成長特性の光依存性。

② 変動する光環境下での光合成生産と一定の光環境下での光合成生産を比較するため、一定の光条件下で測定した光・光合成反応の結果と葉に当たる日積算光量子密度の平均値から日積算光合成 (Aconst.) を推定し、変動する光環境下で測定した光合成から日積算光合成 (Ainst.) を求めた。Aconst./Ainst. の比は樹種、微環境及び光瞬時変動のパターンによって大きく異なることがわかった。特に、樹木実生の成長において重要な役割を担うと考えられているサンフレック(光斑)の多い微環境に生育する実生に比べて、サンフレックの少ない微環境に生育する実生の Aconst./Ainst. の比は低く、サンフレックによる光環境の変動は光合成生産に大きな影響を与えていることが示唆された(図 8)。また、一定の光条件下で測定した光・光合成反応の結果に基づき、変動する光環境下での光合成生産をシミュレーションした結果、光合成誘導反応(光が上昇してから光合成反応)による光合成生産への制限は、ギャップより林床の方が高いことがわかった。一方、Post-illumination CO<sub>2</sub> fixation(光強度が低下してから光合成 CO<sub>2</sub> 吸収)量もギャップより林床の方が高かった。このことから、林床植物の光合成生産を推定するためには、光環境の変動性の役割をさらに詳しく定量的な評価を行なう必要があると推察された。

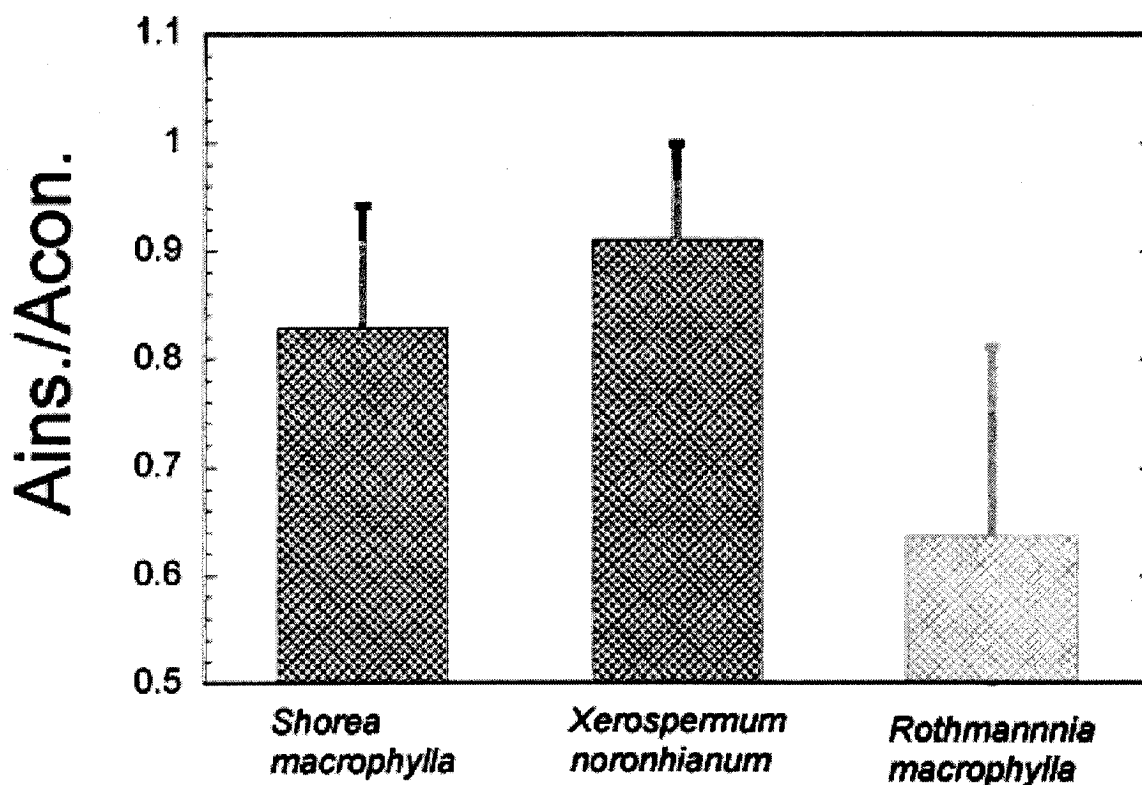


図8 変動環境下における熱帯樹種3種の光合成効率の比較

③ 発芽から実生が定着するまでに至る過程における遺伝的影響を検討するため、調査区内で胸高直径 30 cm 以上の繁殖可能個体 5 個体から分散時期の異なる(初期と後期)種子(20~45 個)および実生(39

~44 個体)を採集し、その遺伝子型の決定および親子解析を行った。4 母樹に関して、分散時期の異なる2つの種子の段階それぞれと実生の段階との間で自殖由来の個体の占める割合を比較した結果から、*N. heimii*において種子から実生に至る段階で近交弱勢が働いていることを示していると考えられた(図9)。

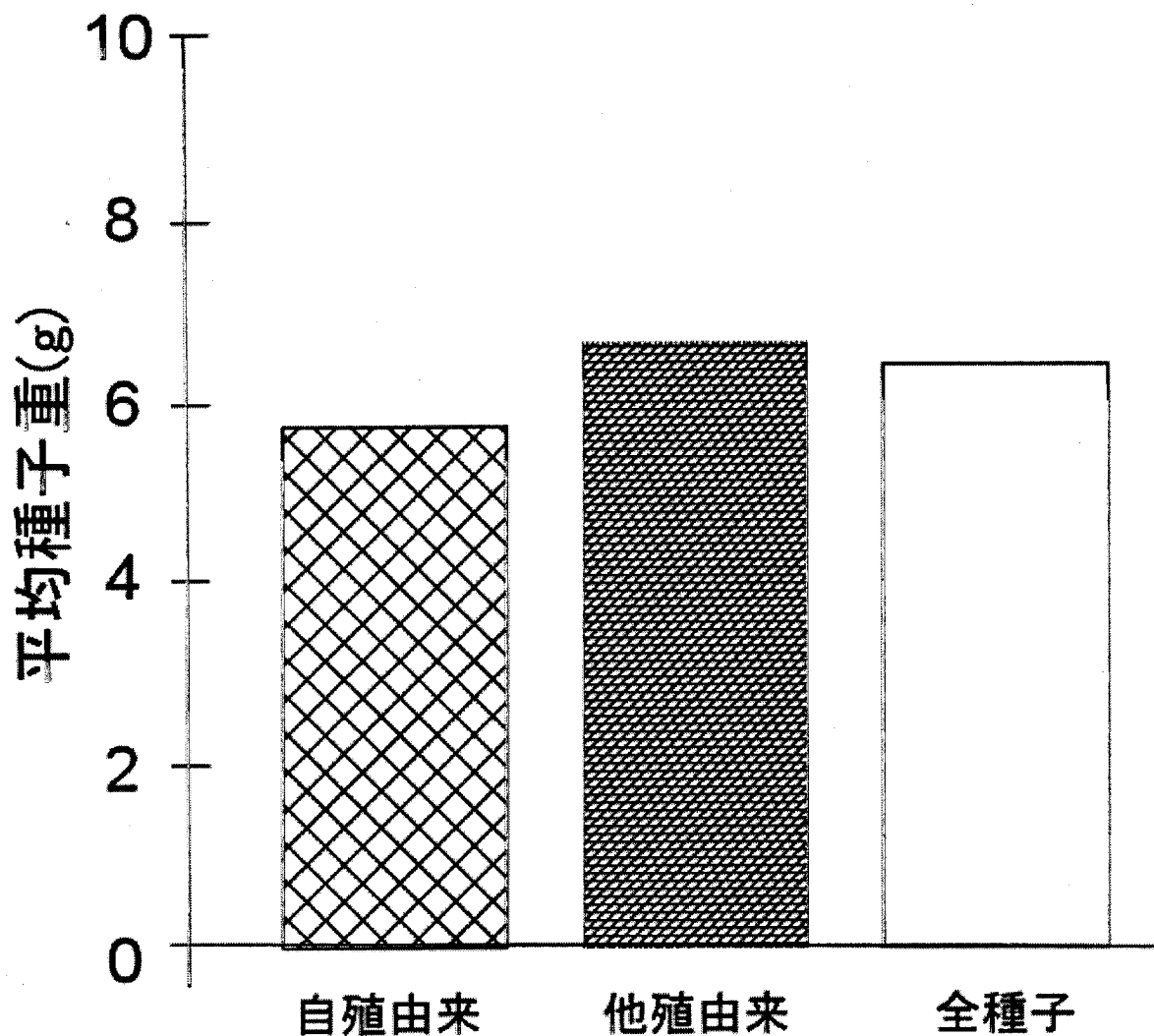


図9 種子サイズにおける近交弱性の影響

ただし、種子の分散期間が1年半に及ぶため、分析に用いた種子が、その分散時期の種子が種子集団全体に占める部分を正確に反映したものであるか、また実生集団にどの程度の貢献をしているかということへの配慮はなお必要である。また、本研究で種子重が他殖由来のものに比べて自殖由来のもので有意に軽いという結果が得られたことから、*N. heimii*の種子重を決定する要因として、自殖・他殖という遺伝的な要素が関わっていると考えられた。重量の軽い自殖由来の種子では、光環境の悪い *N. heimii* の母樹下での実生の定着に特に重要であると考えられる種子の貯蓄養分が少ないために、重い他殖由来の種子と比べて生存しにくくなる可能



性があると考えられる。ただし、発芽率のデータには自殖・他殖という遺伝的な要素が加味されていないため、種子重が自殖由来の種子で軽いということは、種子から実生へ至る段階での自殖由来の種子の生存率を下げる可能性があると考えられる。上記のように、*N. heimii* の種子から実生へ至る段階において近交弱勢があることが示され、かつ進行中の先行研究では、*N. heimii* の稚樹の段階で自殖由来の個体が確認されなかった<sup>3)</sup>。したがって、*N. heimii* の更新過程において、自殖が子孫の生存力を低下させていると考えられる。そのため、択伐による繁殖個体密度の低下は、自殖や近親交配の増加に伴う近交弱勢を招き、*N. heimii* の次世代の更新に対して致命的な影響を与える可能性があると考えられる。しかし、伐採や断片化の影響をより詳細に評価するには、実際に天然林と比べて、伐採された林内ではどの程度自殖率が増加するのか、そして、自殖率にどの程度開花個体密度が影響しているのかという天然林内と伐採された林内での比較や、花粉を媒介する昆虫相の構成やその行動(どのくらいの距離花粉を媒介するのか)に関するさらなる研究が求められる。

## 5. 本研究により得られた成果

本研究の結果により、森林伐採の直接的な影響に加え、構造の変化が引き起こす、間接的な影響がみられることが明らかになった。①より、択伐直後の森林を対象に森林構造の評価の結果、択伐直後の森林における直径 10cm 樹木の個体密度、胸高断面積合計は天然林の約 75~80%の値であること、択伐の影響は数十年経った現在もなお、森林構造の単純化や林冠ギャップ形成頻度の低下を通して林内環境に対して影響を与え続けることを明らかにしたことは、今後の管理指針を作成する上で、重要な知見となる。一方で、天然林に生育する林冠木2種については遺伝構造がみられ、種子散布能力(距離)や自家不和合性などの繁殖機構が重要であることが示唆されたため、今後は樹木の遺伝構造に注目した研究を行うことにより、択伐施業が遺伝的多様性に与える影響を検討することが可能になると期待される。森林伐採によって繁殖可能な成熟個体の密度が低下すると、自殖率が高まり、更新に大きな影響がでる可能性も危惧されるため、今後、熱帯林に生育する樹木の種特異性を明らかにし、択伐に伴う変化により生態的、遺伝的に影響を詳細に検討する必要があると考えられる。②より、森林伐採は樹木の開花、結実及び遺伝構造に対して大きな影響を与えることが明らかになった。新規に伐採が行われた択伐林の残存木の中での開花頻度は、天然林との間に差は見られなかった。しかし、繁殖に重要な開花個体密度は成熟木の個体密度と相関があり、個体密度が高いほど開花個体密度も高くなることが示唆された。これらは、択伐林における森林の再生を検討する上で、必要不可欠な情報であると期待される。③より、樹木の世代交代については、林冠木稚樹の更新特性は同所的に共存し、系統的に近縁な樹種間においても相違がみられ、共存の成立は林内微気象との密接に関連している可能性が示唆された。また、更新初期過程において近交弱性などの遺伝的要因が関わっていることを明らかにした。択伐施業は森林構造の単調化により林内微気象の不均質性を低下させ、潜在的な更新ニッチを減少させる恐れがあること、択伐施業による母樹の減少は次世代個体における近交弱性の影響を増幅させ、健全な更新が損なわれる危険があることは、熱帯林の高い生物多様性を保全するために必要不可欠な知見になると考えられる。しかしながら、多くの生物が生息し、複雑な相互作用が見られる熱帯林に対して択伐施業が与える影響を予測することは、断片的な知見しかない現段階においては困難であると言わざるを得ない。そのため、今後も対象と

する森林において、指標となる生物を中心に生態学的、遺伝学的調査を進め、生物多様性保全のために不可欠な要因を抽出することが望ましい。

## 6. 引用文献

- 1) Tsumura, Y., Kawahara, T. & Wickneswari, R. (1996). Molecular phylogeny of Dipterocarpaceae in Southeast Asia using RFLP of PCR-amplified chloroplast genes. *Theoretical Applied Genetics* 93, 22-29
- 2) Iwata, H., Konuma, A. & Tsumura, Y. (2000). Development of microsatellite markers in the tropical tree *Nepbalanocarpus heimii* (Dipterocarpaceae). *Molecular Ecology*, 9, 1684-1685.
- 3) Konuma, A., Tsumura, Y., Lee, C., Lee, S. & Okuda, T. (2000). Estimation of gene flow in the tropical-rainforest tree *Neobalanocarpus heimii* (Dipterocarpaceae), inferred from paternity analysis. *Molecular Ecology*, 9(11), 1843-52.

### [国際共同研究等の状況]

この研究はすべてマレーシア研究機関との共同研究により行なわれた。

マレーシア側カウンタパート（協力案件名）:

#### (1) マレーシア森林研究所

- ① N. Manokaran（択伐が林分の構造組成・構造に及ぼす影響、熱帯林林冠構成樹種稚樹の共存メカニズムに関する研究）
- ② Nur Supardi Md. Noor,（択伐が林分の構造組成・構造に及ぼす影響、熱帯林林冠構成樹種稚樹の共存メカニズムに関する研究）
- ③ Lee Chai Ting,（熱帯林における林冠構成種の繁殖に関する研究）
- ④ Lee Soon Leon（熱帯林における林冠構成種の繁殖に関する研究）

#### (2) マレーシアプトラ大学

- ① Muhamad Awang（熱帯林林床稚樹の光合成の時間変動に及ぼす光環境の影響）

・担当者との間で、年に数回ほど打ち合わせを行い、連携を深めている。

・本研究の成果は、現在マレーシア-アメリカで開始されるGEFプロジェクトやミレニアムエコシステムアセスメントプロジェクトにおいて、技術の高さ、豊富な情報量から、非常に注目されている。

### [研究成果の発表状況]

#### (1) 誌上発表(学術誌・書籍)

- ① Numata S., Kachi N., Okuda T. & Manokaran N. (1999) Chemical defences of fruits and

- mast-fruiting of dipterocarps. *Journal of Tropical Ecology*, 15, 695-700
- ② 奥田敏統 煙で木が育たない (1999). 林業技術協会編 森の百不思議 (一部執筆).
  - ③ Bunyavejchewin, S., Okuda, T. And Ashton, P. Khao Ban Tat: A BCI in Asia (1999) Inside CTFS summer p. 6.
  - ④ Yasuda, M., Matumoto J., Osada, N., Ichikawa, S., Kachi, N. Tani, M., Okuda, T., Furukawa, A., Rahim, N., Manokaran, N. (1999) Mechanism of mass flowering in Dipterocarpaceae. *J. Tropical Ecology* 15:437-449.
  - ⑤ Tang Y. (1999) Heterogeneity of light availability and its effects on simulated carbon gain of tree leaves in a small gap and the understory in a tropical rain forest. *Biotropica*, 31(2), 268-278
  - ⑥ Konuma A., Tsumura Y., Lee C.T., Lee S.L. & Okuda T. (2000) Estimation of gene flow in the tropical- rainforest tree *Neobalanocarpus heimii* (Dipterocarpaceae), inferred from paternity analysis. *Molecular Ecology*, 9, 1843-1852
  - ⑦ Numata S., Kachi N., Okuda T. & Manokaran N. (2000) Leaf damage and traits of dipterocarp seedlings in a lowland rain forest in Peninsular Malaysia. *Tropics*, 9, 237-243
  - ⑧ Yamada T., Okuda T., Abdullah M., Awang M. & Furukawa A. (2000) The leaf development process and its significance for reducing self-shading of a tropical pioneer tree species. *Oecologia*, 125, 476-482
  - ⑨ Okuda, T. (2001) Pasoh Forest, The Site for FRIM-NIES-UPM Collaborative Research. FRIM in Focus, August 2001 p 6-7.
  - ⑩ Liang N., Tang Y. & Okuda T. (2001) Is elevation of carbon dioxide concentration beneficial to seedling photosynthesis in the understory of tropical rain forests? *Tree Physiology*, 21, 1047-1055
  - ⑪ Nagamitsu T., Ichikawa S., Ozawa M., Shimamura R., Kachi N., Tsumura Y. & Muhammad N. (2001) Microsatellite analysis of the breeding system and seed dispersal in *Shorea leprosula*.(Dipterocarpaceae). *International Journal of Plant Science*, 162, 155-159
  - ⑫ Obayashi K., Tsumura Y., Ihara-Ujino T., Niiyama K., Tanouchi H., Suyama Y., Washitani I., Lee C.-T., Lee S.L. & Muhammad N. (2002) Genetic diversity and outcrossing rate between undisturbed and selectively logged forests of *Shorea curtisii* (Dipterocarpaceae) using microsatellite DNA analysis. *International Journal of Plant Science*, 163(1), 151-158
  - ⑬ Okuda T., Azman N., Manokaran N., Saw L.Q., Amir H.M.S. & Ashton P.S. (2002) Local variation of canopy structure in relation to soils and topography and the implications for species diversity in a rain forest of Peninsular Malaysia. (In press). In: *Forest diversity and dynamism: results from the global network of large-scale demographic plots.* (eds. Losos E, Condit, R. & LaFrankie Jr., V. M.). University Chicago Press
  - ⑭ Okuda T., Adachi N., Suzuki M., Quah E.S. & Manokaran N. (2002) Effect of selective logging on canopy and stand structure in a lowland dipterocarp forest in Peninsular Malaysia.(In press). *Forest Ecology and Management*

(2) 口頭発表

- ① 奥田敏統 日本生態学会第46回大会 東広島 (2000) 「パソの森林について-林冠構造、組成は択伐によってどう変わったか シンポジウム “熱帯林で木を切ると。択伐40年後の森の姿と生き物たち」
- ② 奥田敏統 ヒコビア第50周年記念シンポジウム、東広島 (2000) 熱帯林の多様性保全へ向けて。
- ③ Okuda, T., Adachi, N. Suzuki, M., Quah, E.S. And Manokaran, N.: CTFS meeting, Singapore. (2000) “Changes in Canopy, Stand Structure, and Tree Species Composition in a Malaysian Lowland Dipterocarp Forest 40 Years After Selective Logging”
- ④ Okuda, T., In Suzuki et al “Value of the Forest”, Tokyo (2000) “Logging impacts on a lowland rainforest in Peninsular Malaysia -Implication for the sustainable management of natural resources and the landscapes”
- ⑤ Numata, S., Kachi, N., Okuda, T. And Manokaran, N.: XXI IUFRO meeting, Kuala Lumpur. (2000). “Leaf dynamics of dipterocarp seedlings in a primary and secondary forest in relation to the effects of leaf herbivores and light conditions”
- ⑥ Tang, Y., Okuda, T., Manokaran, N. And A.N. Rahim.:XXI IUFRO meeting, Kuala Lumpur. (2000). “Photosynthetic characteristics of tropical trees and their ecological significance in climate changes”
- ⑦ Adachi, N., Okuda, T. And Manokaran, N.: XXI IUFRO meeting, Kuala Lumpur. (2000) “Comparison of canopy gap dynamics between unlogged and selective logged forests”
- ⑧ Okuda, T., Adachi, N. Suzuki, M., Quah, E.S. And Manokaran, N.: XXI IUFRO meeting, Kuala Lumpur. (2000) “Effect of Selective Logging on Canopy Structure and Tree Species Diversity in a Lowland Dipterocarp Forest in Peninsular Malaysia”
- ⑨ Ohtani, Y., Yasuda, Y., Watanabe, T., Okano, M., Tang, Y, Liang, N., Yokota T., Rahim, N.A., Yusop, Z., Tani, M., And Okuda, T.: XXI IUFRO meeting, Kuala Lumpur. (2000) “Monitoring of CO<sub>2</sub> Flux above Pasoh Forest”
- ⑩ 奥田敏統・鈴木万里子、足立直樹、Manokaran, N. 日本生態学会第47回大会、熊本。(2001)。「空中写真判読による低地熱帯雨林の地上部現存量推定の試み」
- ⑪ 沼田真也、可知直毅、奥田敏統、Manokaran, N.、日本生態学会第47回大会、熊本。(2001)。「熱帯低地林に生育する林冠木の更新過程：実生の成長における親木からの距離効果」
- ⑫ 内藤洋子、陶山佳久、清和研二、奥田敏統、小沼明弘、津村義彦、Lee S.L.、Norwati M. 日本生態学会第47回大会、熊本(2001)。「*Neobalanocarpus heimii* (フタバガキ科)におけるマイクロサテライト分析を用いた繁殖機構の分析」
- ⑬ 竹内やよい、戸丸信弘、奥田敏統、小沼明弘、津村義彦、Lee, SL、Norwati, M、日本生態学会第47回大会 熊本 (2001)「熱帯樹種3種における遺伝構造の比較」
- ⑭ 奥田敏統 熱帯生態学会11回大会公開シンポジウム八王子 (2001)「熱帯林のエコロジカルサービスを探るーエコロジカルサービスとは」
- ⑮ 足立直樹、Nur Spardi Md. Norr, 奥田敏統 (2002) 東南アジア低地熱帯雨林における倒木・落葉発生の季節変化。日本生態学会第49回大会、仙台
- ⑯ 小沼明弘、内藤洋子、津村義彦、Lee S. L., Norwati, M. 奥田敏統. *Neobalanocarpus heimii* (Dipterocarpaceae)における繁殖時期と交配距離の関係 (2002). 日本生態学会第49回大会、

仙台

- ⑰ 沼田真也、可知直樹、奥田敏統、N. Manokaran (2002) 展葉様式と食害：遅延緑化は非職防御戦術か？日本生態学会第49回大会、仙台
- ⑱ 西村千、小沼明弘、沼田真也、奥田敏統、Nur Spardi (2002) 択伐林に置けるサラノキ属8種の開花パターン。日本生態学会第49回大会、仙台
- ⑲ 内藤洋子、小沼明弘、岩田洋佳、須山佳久、清和研二、奥田敏統、Lee S.L. Norwati M. 津村義彦 (2002) *Neobalanocarpus heimii* におけるマイクロサテライトマーカーを用いた繁殖様式及び近交弱性の評価 日本生態学会第49回大会、仙台
- ⑳ 沼田真也 (2002) 半島マレーシアの一斉開花 2001 日本生態学会第49回大会 自由集会 仙台 2002年3月
- 21 小沼明弘 (2002) パン森林保護区における一斉開花 日本生態学会第49回大会 自由集会 仙台 2002年3月
- 22 西村千 (2002) 一斉開花における人為攪乱の影響 日本生態学会第49回大会 自由集会 仙台
- 23 西村千、奥田敏統 (2002) 択伐がもたらす林分構造と立地環境への攪乱の程度 第113日本林学会 新潟大 2002年4月

(3) 出願特許

なし

(4) 受賞等

なし

(5) 一般への公表・報道等

- ① 地球カルテ(2000年、青春出版社)
- ② 保険展望(2000年7月号、8月号、簡易保険加入者協会)
- ③ ニュートン(2001年7月号、ニュートンプレス)
- ④ 環境儀(2002年4号、独立行政法人国立環境研究所)

(6) その他成果の普及、政策的な寄与・貢献について

IPCC(気候変動に関する政府間パネル)において、森林における炭素蓄積量推定法における技術的な情報寄与を行っている。日本生態学会、日本熱帯生態学会などの学会活動において成果の広報、普及につとめている。現地にて、日本人学校生徒に対する環境教育事業の補佐、DIWPA (Diversitas Western Pacific and Asia)プログラムの一環として東南アジア大学院生を対象に野外生物学実習や講義を行い、専門教育への貢献を図った。