

E-2. 熱帯林生態系における野性生物種の多様性に関する研究

(1) 動植物種の生活史及び相互関係の多様性に関する研究

研究代表者 国立環境研究所 可知直毅

環境庁 国立環境研究所

地球環境研究グループ

上席研究官

古川昭雄

野生生物研究チーム

椿 宜高・高村健二・富山清升

森林減少・砂漠化

可知直毅・奥田敏統・木村勝彦・

研究チーム

藤間 剛

(委託先)

大阪市立大学

山倉拓夫・神崎 護

九州大学

小野勇一・榊本敏也

マレーシア森林研究所

S.K. Yap・Laurence G. Kirton・

Jurie Intachat・N. Nam-

karan・Quah Eng Seng

平成2年度～4年度合計予算額 41、406千円

[要旨] 熱帯雨林にみられる驚異的な種多様性がどのようなメカニズムで維持されているのか、また複雑な種間関係が森林生態系の動的平衡とどのように関連しているかを明らかにすることは、熱帯雨林保全のための科学的な指針を与えるために不可欠な情報となる。さらに、生態学の分野で未解決の基本問題を解き明かすことにもなる。

東南アジアの熱帯林を構成する樹種を代表するのはフタバガキ科の植物である。マレー名でカプールとよばれる *Dryobalanops aromatica* Gaertn. f. もフタバガキ科の高木である。そこでカプールの種子が落ちた後の稚樹の定着過程の調査をマレーシア森林研究所内の保護林内にあるカプールの植林と、その近くのカプールを全く含まない植林地で行った。種子が落下した段階で、約90%がすでに昆虫による被食を受け発芽能力を失っていた。また、林床においた種子や移植した芽生えの死亡率はきわめて高く3週間以内に全ての種子が死亡し、芽生えの死亡率は日あたり約3%であった。齧菌類とシロアリによる被食が主な死亡要因であった。

一方、パソー森林保護区に設定された50 ha プロットで直径1 cm以上の樹木の空間分布を調査したところ、ウルシ科の *Pentaspadon motleyi* (マレー名：ペロング) は親木の近傍に直径2.5 cm以下の稚樹が存在しないことがわかった。しかし、実生の生存率は同種の最近隣の親木からの距離や実生個体の密度によって影響を受けず、むしろその場所の光環境と関係していることが示された。

[キーワード] 熱帯林、マレーシア、植物と動物の相互作用、生物多様性、稚樹の定着

1. 序

熱帯雨林にみられる驚異的な種多様性がどのようなメカニズムで維持されているのか、また複雑な種間関係が森林生態系の動的平衡とどのように関連しているかを明らかにすることは、熱帯雨林保全のための科学的な指針を与えるために不可欠な情報となる。さらに、生態学の分野で未解決の基本問題を解き明かすことにもなる。熱帯林樹種の種多様性の維持機構を説明する仮説は、大きく分けて3つある。ひとつは、資源分割説とよばれるもので、住み分け仮説ともいう。すなわち、個々の種がそれぞれ異なる環境を選んで住み分けているというものである。しかし、ヘクタールあたり数百におよぶ多数の種類が住み分けられるほど、熱帯林の環境が多様であるとは考えにくい。そこで、交互平衡説という仮説が提唱された。これは、特定の樹種に特異的な天敵が存在するために親木の近くでは子どもの生存率が低い、すなわち親木の下には子が育ちにくいという仮説である (Janzen, 1970; Connell, 1971)。このような状況下では、親木が枯れた後にできたギャップは別の種類の木によって置き換えられる可能性が高くなる。個体数の多い種ほど種子が散布された先でもまた同じ種類の親木と出会う確率が高くなるため、相対的に個体数の少ない種の方が次の世代に残りやすくなる。その結果、より多く種が共存できるというものである。この仮説は理論的には正しいが、実際の熱帯林でどの程度「親木の下に子が育ちにくい」かは十分には実証されていない。

3番目の仮説は、「決着が着かない仮説」とよばれるもので、種間の競争力にほとんど差がなく、親木の寿命が長いことと、それぞれの樹種の競争力が時間的に変動することによって、多様性が維持されるというものである (Chesson, & Warner, 1981)。これは、前2者の仮説と異なり、森林生態系が非平衡な状態にあることを前提としている。これら3つの仮説はどれかひとつが正しいというのではなく、重要なことはどの仮説が熱帯林の種多様性に最も貢献しているかという定量的な見積りである。

上記の仮説のうち、「交互平衡仮説」は、実際のデータによって検証することが可能である。親木の下で子が育たない理由として様々な可能性がある。たとえばその種に特有な病原菌は親木のまわりに多いであろうし、その樹種の実を餌とする動物は親木の周りに集ってくるであろう。そこで、我々はマレーシア森林研究所内の森林保護区とパソー森林保護区において、高木樹種の種子落下～実生の定着までの生存過程の調査を1991年に開始した。以下、フタバガキ科樹木の種子捕食性昆虫、カプール (Kapur, *Dryobalanops aromatica*) 林における稚樹の生存過程、パソー保護林におけるペロング (Pelong, *Pentaspadon motleyi*) の生存過程の調査結果について報告する。

2. フタバガキ科樹木の種子捕食性昆虫

熱帯雨林では、樹木がさまざまなかたちや性質の種子や果実を生産する。たとえば、東南アジアの熱帯雨林ではフタバガキ科の樹木が生み出す種子は大きさ、形、比重、成分などの特徴が樹種によって大変に変異に富んでいる。これらの種子は森林に住んでいる多種の昆虫を含めたさまざまな動物にとって重要な食物資源である。従来の研究により、植物食性の昆虫は限られた数の植物種を利用するように特殊化しているこ

とが知られているので、異なる種の昆虫が異なる樹種の種子を利用しているとも考えられる。

この研究では、種子への捕食圧が選択圧として働いてフタバガキ科の種子の大きさに影響を与えるかどうかに関心をあてて計画を立てた。種子1個当りにどれだけの量のエネルギーを与えるのが最適かは、種子の数を増やす方向とそれとは逆に1個の種子当りの重量を増やす方向のどちらの方向で親木が利益を最大にし得るかによると考えられる。どの方向に進むか、あるいは両方向の中間のどの当りで安定するかは、個々の種子の生残可能性と個々の種子を形成するのに要する投資量との釣り合いで決まる。例えば、種子の発芽・生残に影響する温度・湿度・雨量・土壌成分などの物理的環境条件が異なれば、種子の側の生残に最適なやり方も異なって来ると考えられる。さらに、捕食者がどの大きさの種子を食うかも種子の大きさが決定される場合の選択圧となり得る。

種子の捕食者が種子に影響する筋道は少なくとも次の3とおりが考えられる。

(1) 捕食者が種子の大きさを判別した上で大きい方の種子から食べる。(2) 捕食者が種子の大きさを判別した上で小さい方の種子から食べる。(3) 捕食者は種子の大きさを選択せず、ただ適切な樹種の種子を選択することに集中する。捕食が種子の大きさの進化に与える影響の大きさを調べるためには、捕食者が種子に関わる頻度およびその方法を明らかにすることが必要である。この研究では現地名カプールというフタバガキ科の*Dryobalanops aromatica*を材料に選び、捕食圧と種子の大きさとの関連を調べた。

フタバガキ科のカプール*Dryobalanops aromatica*の成木から落下してきた新鮮な種子をあつめて、それらの種子から出現する昆虫を採集しその種類相を明らかにし、また種子が発芽するかどうかを記録した。種子の採集は、カプール植林地の林床で大きさに関係なく新鮮な種子を拾った。場所はマレーシア森林研究所構内で、期間は1991年の7月15日と17日であった。採集した種子は0.1gの精度で湿重量を測定した。その後、1個ずつ透明なプラスチック容器に入れて容器ごと室内に保管し、昆虫が種子から出現するまで37日間待った。各種子の検査は毎週行い、同時に種子の発芽しているかどうかを記録した。

合計591個の種子を採集した。採集した種子の重量の頻度分布を図1に、また各重量階級の種子のうち発芽した種子とゾウムシ、ゾウムシ以外の鞘翅目、鱗翅目、膜翅目、双翅目のそれぞれの昆虫が出現した種子の割合を百分率で図2に示した。種子の重量は0.3gから9.9gにわたり平均±標準偏差は $2.97\text{ g} \pm 2.00$ であった。採集した種子のうち10.7%の63個が発芽した。発芽した種子の平均重量は $7.18 \pm 1.60\text{ g}$ であったのに対して、発芽しなかった種子の平均重量は $2.46 \pm 1.34\text{ g}$ であり、大きい種子が発芽することがわかった。

集めた種子のうち39.3%の232個の種子から昆虫が出現した。また平均重量は $2.61 \pm 1.05\text{ g}$ で、軽いか中ぐらいの重さの種子から昆虫が出現した。昆虫の出現した種子のうち発芽した種子はわずか3個であったので、昆虫に食われた種子はほとんど発芽しないことがわかった。1個の種子から出現した昆虫の数は20匹までで、それらは鞘翅目・

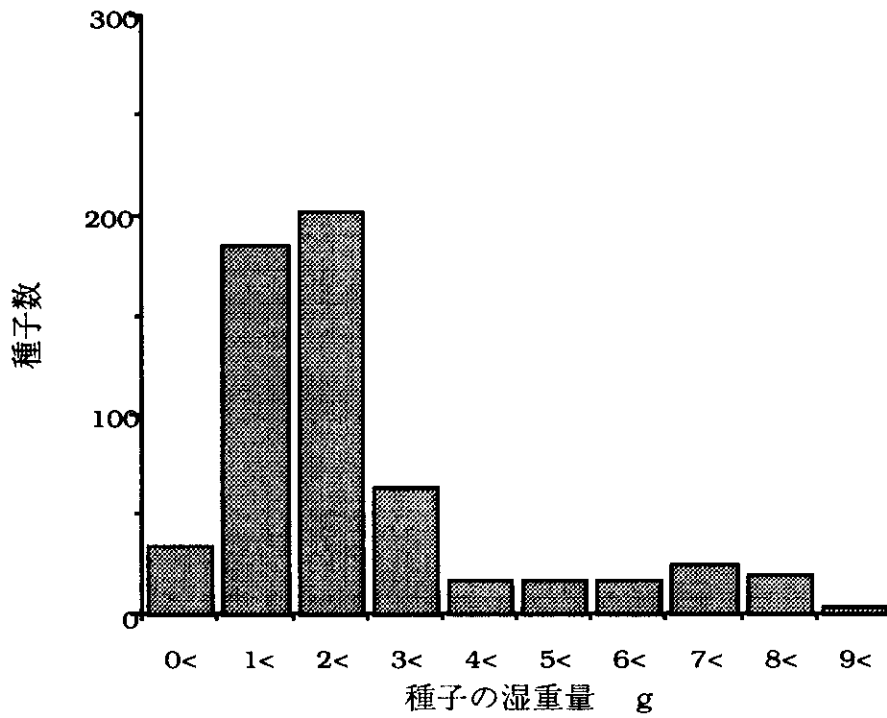


図1. カプル種子の湿重量頻度分布

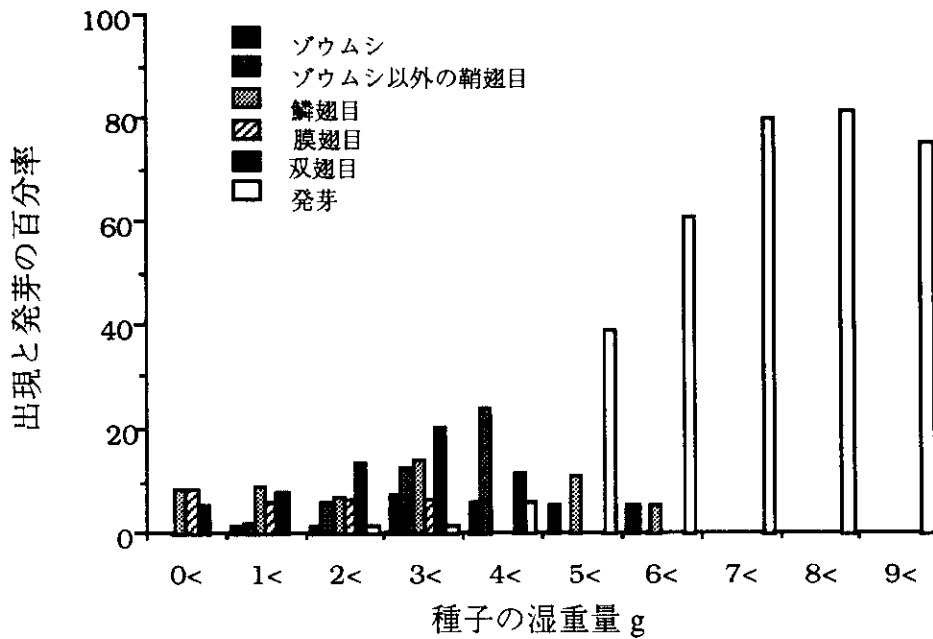


図2. カプル種子からの昆虫出現率と種子の発芽率

鱗翅目・膜翅目・双翅目の何れかに属していた。

今回の調査では、発芽しなかったが昆虫も出現しなかった種子が50.5%にものぼった。これらの種子では、種子のなかでその種子を食べた昆虫が死んでいる可能性があり、種市内での昆虫の死亡を調べる必要が認められた。

また、昆虫が出現したのは軽いか中ぐらいの重さの種子にほとんど限られるのは、昆虫かあるいは樹木の側からなんらかの選択が働いていると考えられる。例えば、昆虫成虫が小さい種子を選んで産卵しているか、あるいは種子が小さい未熟な段階で昆虫に産卵されるとその種子は成長しなくなるという場合が考えられる。このことを検証するために、昆虫の産卵行動の観察を行なう必要がある。

3. カプール (*Dryobalanops aromatica*) 植林地におけるカプール稚樹の生存過程

東南アジアの熱帯林を構成する樹種を代表するのはフタバガキ科の植物である。マレー名でカプールとよばれる *Dryobalanops aromatica* Gaertn. f. もフタバガキ科の高木である。カプールは、熱帯低地林の構成樹種としては例外的に優占林を作る。しかし、優占林の自然分布はマレーシア半島部では東海岸の標高の低い所に限られていて、内陸部や西海岸にはないとされている(図3)。このように、局所的にカプールが優占する林ができるためには、まず親木の下に稚樹バンク(稚樹の個体群)が形成されること、さらに親木が枯れて林冠にギャップが形成された時に他の樹種の稚樹よりも早く林冠部に到達できるように早い伸長成長をすることが必要である。したがって、稚樹バンクを構成する個体が、どのように生存し成長するかが、カプール林が維持される上で最も重要なプロセスになる。カプールは、他の大部分のフタバガキ科の樹種とはちがって、なぜ親木が高密度に存在する優占林をつくるのかがわかれば、逆に典型的な熱帯多雨林でなぜ優占種が存在しないかをさぐるためのヒントとなる可能性がある。そこで、我々はカプールの種子が落ちた後の稚樹の定着過程の調査を行った。本報告では、1992年9月～12月の3ヶ月間にこのカプールの植林地と、その近くのカプールを全く含まない植林地で行ったカプールの種子と芽生えの生存過程の調査結果について述べる。また、カプールの芽生えは葉が6枚以上になると死亡率がきわめて低くなる。したがって、林床には稚樹バンクが形成されるが、稚樹バンクの段階にある稚樹の成長や生存過程に関してはこれまで定量的な情報がほとんどない。そこで、6葉期以後の稚樹について、葉の展開や稚樹の伸長成長の調査を1991年12月から約1年間行なったのでその結果もあわせて報告する。

調査地と方法

調査地は、クアラルンプールの西に位置するケポン(Kepong)にあるマレーシア森林研究所内の保護林である(図3)。この林は、1920年代後半に植林された人工林であるが、カプールが優占する林はその第一世代が樹高40m以上にまで成長している。

カプールは平均すると数年に一回開花結実するが、多くの個体が一斉に開花する年とそうでない不作の年がある。1992年はマレーシア森林研究所の植林地では開花した

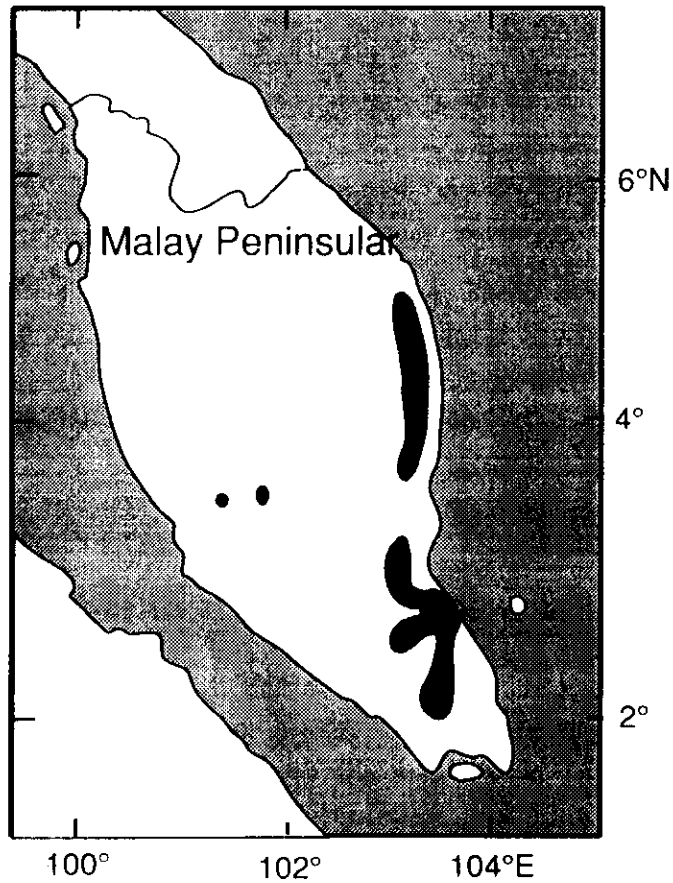


図3 カプール (*Dryobalanops aromatica*)のマレーシア半島部における分布と調査地。Symington (1974)を改図 (奥田敏統, 1993より)。

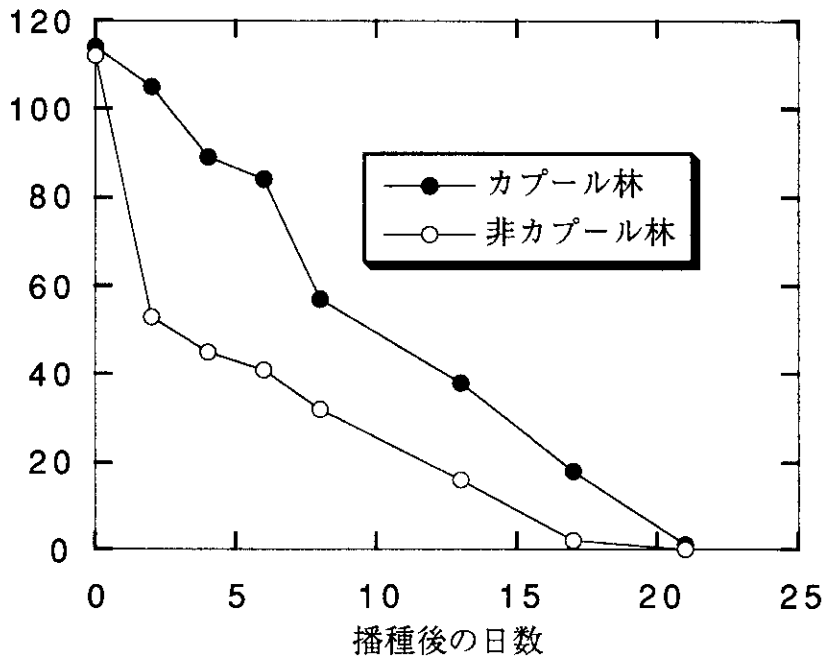


図4 カプール (*Dryobalanops aromatica*) 種子の生存曲線。●：カプール林；■：カプール林。

木はほとんど見られず不作の年であった。そこで、不作年に実った種子の生存過程を調査するための野外実験を行った。調査地から約10 km離れたカプール林で隣接した2個体が結実したので、これらから成熟種子を採取し、ただちにマレーシア森林研究所内のカプール林とそれに隣接したカプールを含まない植林地（非カプール林）に移植し、その後の生存を調べた。また、発芽して子葉段階に達した芽生えの生存率を調べるため、子葉段階までポットで栽培した個体をカプール林と非カプール林に移植し、その後の生存過程を調査した。さらに、本葉が4枚出た以後の生存過程を追跡するために、4葉期までポットで育てた苗をそれぞれの林に移植して生存過程を追跡した。

6葉期以後稚樹バンクを形成する過程での稚樹の生存と成長については、1991年7月に結実した種子を6葉段階までポットで育てた後、カプールと非カプール林にそれぞれ2つのプロットを設定して移植し、1ヶ月ごとに調査を行った。また、サンステーションによって積算受光量の測定も行なった。

結 果

図4に林床においた種子の生存曲線を示した。実線がカプール林、破線が非カプール林での結果である。平均すると非カプール林の方が初期の死亡率が高い結果となったが、どちらの場合も3週間以内に全ての個体が死亡した。1991年の成り年に行った野外実験では、地上に落ちた成熟種子の大部分が齧歯類によって食われて死亡したと推定したが、今回の実験でも齧歯類によるものが主な死亡原因と考えられた。ただし、今回はそれに加えてシロアリの食害による死亡が確認され、テングシロアリの一種（*Longipeditermis longipes*）と同定された。シロアリが生きた在来種を食害することはほとんど報告されていないが、今回の調査ではカプール林でも非カプール林でも、ともに25%の種子がシロアリによって死亡した。こうした現象が植林地でのみ見られるものか、あるいは自然林でもあるのかについては不明である。子葉段階の芽生えの生存曲線は、片対数グラフではほぼ直線となった（図5）。1日あたりの死亡率は、カプール林で2.7%、非カプール林で3.8%であったが、プロット間の変動を考慮するとこの平均値の差は有意でなかった。1991年の成り年に行った実験ではどちらの林でも死亡率は約6%であったので、今回の実験ではその半分程度の死亡率になった。また、子葉段階の主な死亡原因も種子と同様に齧歯類など動物による食害であった。さらに、シロアリによる子葉やシュートの被食も観察された。

4葉期の芽生えの生存曲線を図6に示す。図ではそれぞれ6個の調査区合計したものを示したが、カプールと非カプール林との差は統計的に有意でなかった。平均すると1日当たり0.6%の減少率となり、子葉段階の死亡率のおよそ1/5~1/6程度であった。1991年の成り年の時に行った同様な野外実験での死亡率は、1.6%であったので、今回の実験の方が1/3程度低下した。今回の実験で生存率が比較的高かったのは、カプール種子という魅力的な餌がないために齧歯類などの植食者が集ってこなかった可能性がある。6葉期以後の死亡率は、4葉期以前に比べて極端に小さくなり、移植後1年間の間にカプール林で20個体中13個体が生存し、非カプール林では20個体全てが生存した。サンステーションによる積算受光量の測定では、カプール林のプロットの相対

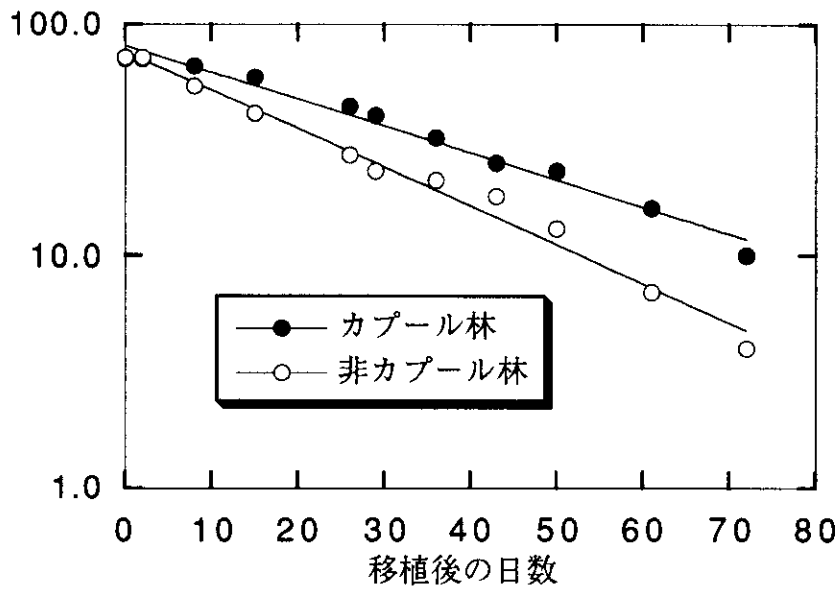


図5 カプール (*Dryobalanops aromatica*) の芽生え (子葉段階) の生存曲線。●：カプール林；○：非カプール林。縦軸は対数。

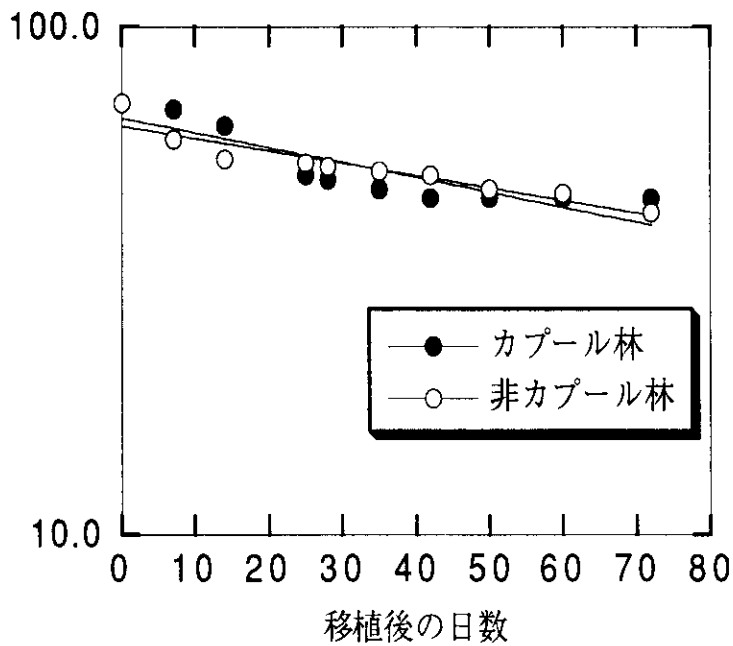


図6 カプール (*Dryobalanops aromatica*) の芽生え (4葉段階) の生存曲線。●：カプール林；○：非カプール林。縦軸は対数。

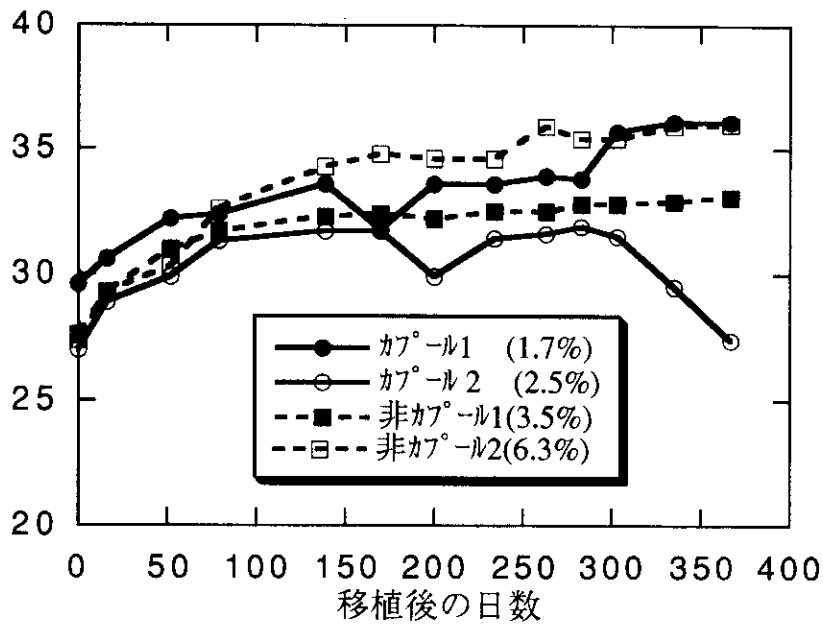


図7 カプール (*Dryobalanops aromatica*) の稚樹 (6葉期以後) の高さの成長。●と○：カプール林；■と□：非カプール林。括弧内は各プロットにおける林外に対する相対積算受光量。

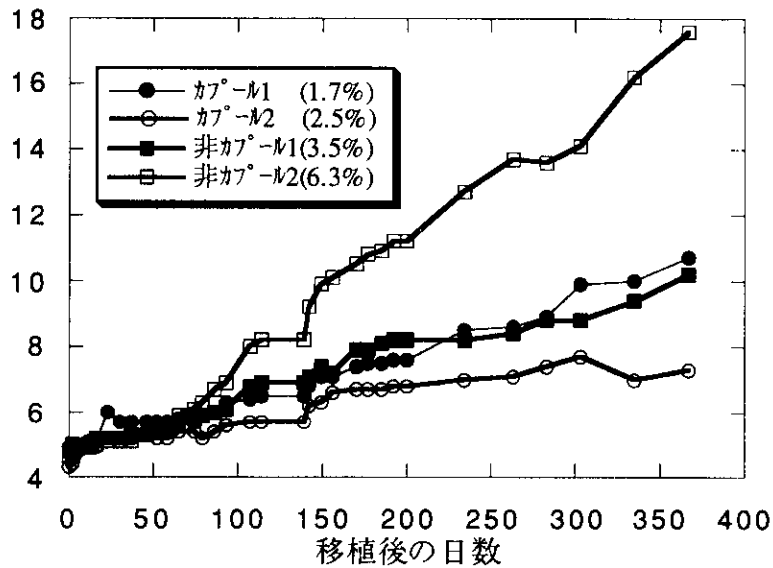


図8 カプール (*Dryobalanops aromatica*) の稚樹 (6葉期以後) の個体あたりの着葉数の変化。●と○：カプール林；■と□：非カプール林。括弧内は各プロットにおける林外に対する相対積算受光量。

受光量は、非カプール林の約1/2であったので、カプール林で死亡率が高かったのは、その光環境の悪さが影響したことも考えられる。

図7に6葉期以後の稚樹高の成長を示す。黒丸と白丸がカプール林で比較的暗いプロット、黒四角と白四角が非カプール林で比較的明るいプロットである。その場所の相対的な明るさを示す指標として、サンステーションで測定した相対積算相対受光量を括弧中に示した。どのプロットも初めの5ヶ月間に5 cm～8 cm程度成長した後顕著な成長を示さず、明るいプロットで特に高さの成長がよいということにはなかった。したがって、ギャップ形成などによって光環境が極端に改善しない限り、カプールの稚樹の樹高成長は遅いといえる。

調査期間中に枯れたり、あるいは動物の食害によって消失した葉はほとんどなかったので、着葉枚数の変化は展開葉の積算枚数にほぼ対応する。6葉期以後の葉の展開速度は、相対受光量6.3%の非カプール林のプロットで最も高く、1年あたり約14枚となった(図8)。一方、他の3つのプロットでは年間3.5枚～5.7枚の展開速度を示した。Ng (1992)によると、カプールの展葉速度は、相対光量子密度4%の条件で個体あたり年間6枚であるので、比較的鬱閉した林床の光条件では、カプールの稚樹は年間3～6枚程度の新葉を展開するといえよう。

4. Pelong (*Pentaspadon motleyi* Hk.f.)の稚樹及び親木の空間分布とその芽生えの定着過程

調査値および調査方法

Pelongはウルシ科に属し、マレー半島低地林に広く分布する。調査地であるパソの森でも胸高直径30から40 cmの成熟木を頻繁に見かけることができる。そのパソの保護林の中心部にはアメリカのスミソニアン研究所とマレーシア森林研究所が共同で設置した大規模面積(50 ha)の調査区があり、その調査区内で出現した胸高直径1 cm以上の全ての植物個体の胸高直径と位置が記載されている。我々は予備的調査として、この中で出現した稚樹個体(直径1～2.5 cm)の密度が近隣域にある同種の個体の大きさ(胸高直径)によってどのような影響をうけるかという解析を試みた。それによると胸高直径が40 cm以上の大径木の周囲半径6 m以内には稚樹個体が全く存在しないことがわかった(図9)。はたして、これはJanzenらのいう稚樹の親個体からの逃避の結果であろうか。このことを明らかにする目的で、親木の周囲に生育する実生個体(約10～15 cmの高さ)生存過程のモニタリングを1991年8月より開始した。調査は最近隣域の親木から0～20 mの範囲内に調査プロットを22個設置しその中で出現した全ての実生個体を識別し、1カ月毎に個体の生死、高さを記録した。

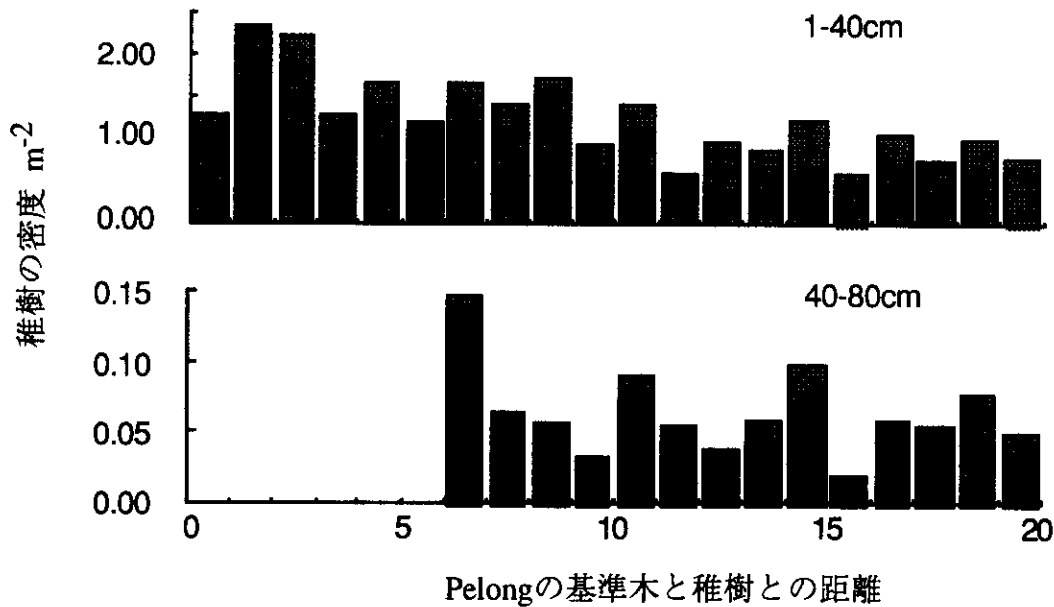


図9 50haプロット内におけるPelong小径木(1-40cm)と大径木(40-80cm)の周囲20m以内にある稚樹の個体密度。

結果

実生個体の生存率は処理区間(最近隣の親木からの距離が異なるプロット間)で有意な差を示さず、実生の生存率が親木からの距離によって影響を受けないことが示唆された(図10)。また実生の生存率は実生自体の個体密度によってどう影響を受けるかという点について親木からの距離が6m以上(遠方域)のプロットと6m以下(近隣域;ほぼ林冠を投影したエリア)に分けて解析したところ、両者ともに実生の生存率は個体密度によって影響を受けないことがわかった。以上のことから、50haのプロットで見られたような、親木直下で稚樹(1~2.5cm)個体が存在しない現象の原因について次のようなことが推察される。1) 樹冠直下に生育していた稚樹個体は我々が調査対象とした実生個体のサイズから胸高直径が1cm程度になる過程において死亡する。すなわち親木からの近隣域の稚樹個体が死亡する時期は発芽直後から実生定着に至るまでの個体が脆弱な時期ではなく、ある程度大きくなってから親木の近隣域のみで多量死がおこる。2) Pelongの実生は林冠ギャップ依存型である。すなわち、50haで作成されたプロットマップに親木の存在が示されているということは少なくとも、その地点を中心とするある一定のエリア(樹冠を投影したエリア)ではギャップが形成されなかったということを示している。さらにペロング実生個体を林冠ギャップや林外の育苗圃で移植して育てたところそれらの個体の生存率は自然状態の鬱閉林下で生育している実生個体のそれに比べてはるかに高い成長量をしめしたことから(図11)ペロングの実生の生存率には林床の光環境が強く関与していることが示唆された。

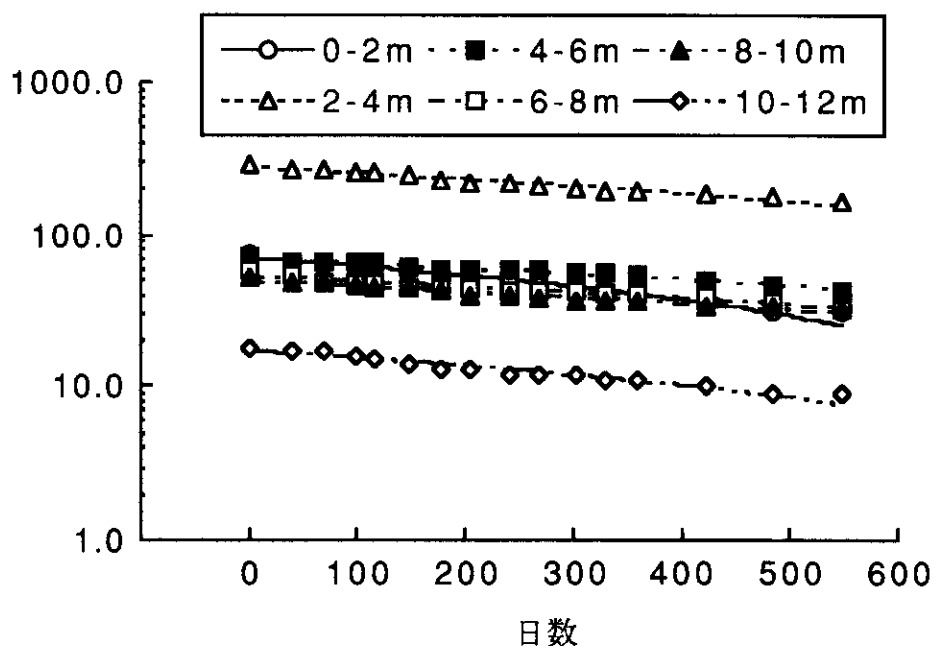


図10 Pelongの親木と実生の距離と実生の生存率の関係

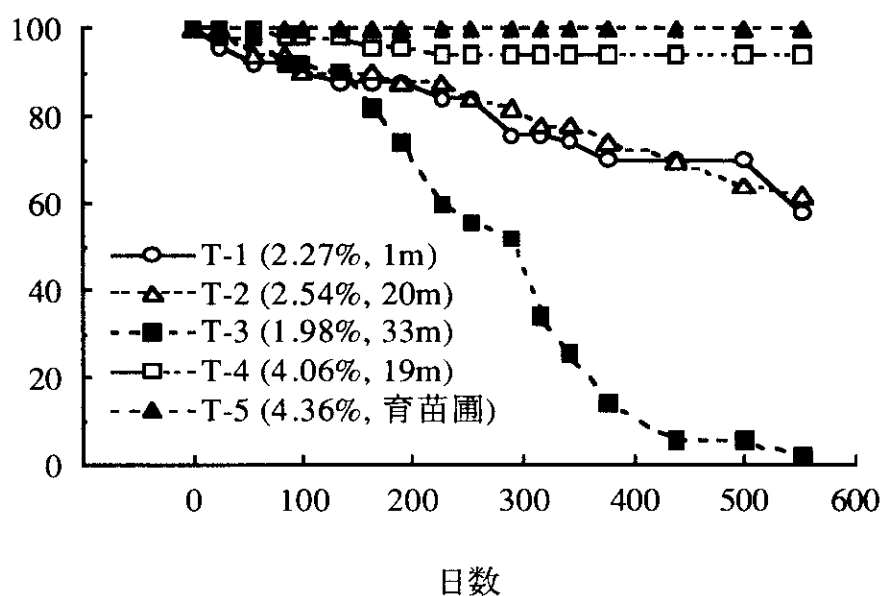


図11 移植したPelongの実生個体の生存率の変化。プロットT-1,2,3,4の初期個体数は50、プロットT-5は42個体。括弧内の数値は各プロットの相対照度及び最近隣の親木個体からの距離を示す。

5. 研究発表

- Kachi, N. (1992) Seedling establishment as affected by predators. Bulletin FRIM 2(No.2): 5.
- Kachi, N., Okuda, T. , Tsubaki, Y. & Yap, S.K. (1992) Regeneration of *Dryobalanops aromatica* in a Malaysian tropical rain forest. Annual Meeting of the Botanical Society of America (Honolulu, Hawaii).
- Kachi, N., Okuda, T. & Yap, S.K. (1993) Seedling establishment of Kapur (*Dryobalanops aromatica*) as affected by herbivory in Malaysian tropical plantation forests. 15th International Botanical Congress (Yokohama, Japan).
- Kachi, N., Okuda, T. & Yap, S.K. (1993) Seedling establishment of canopy tree species in Malaysian tropical forests. International Symposium: Maintenance Mechanism and Diversity of Plant Species Populations (Kyoto, Japan).
- Okuda, T., Kachi, N. & S.K. Yap (1993) Difference in role of herbivore between tropical and temperate forest. 15th International Botanical Congress (Yokohama, Japan)