

E-3 熱帯林の環境形成作用の解明に関する研究

(3) 植物群落及び土壌生物の土壌形成作用に関する研究

研究代表者 国立環境研究所 高村 健二

環境庁 国立環境研究所

地球環境研究グループ	野生生物保全研究チーム	高村 健二
(委託先)	京都大学	武田 博清
マレーシア森林研究所		Laurence G. Kirton

平成2 - 4年度合計予算額 33,826千円

[要旨] 熱帯林の土壌形成における植物遺体供給と土壌動物群集の関連を明らかにすべく、低地熱帯雨林において調査を行なった。調査地はマレーシア半島部のケボン（クアラランブール市）とバソ（ネゲリ・スンビラン州）であった。熱帯林樹木からの植物遺体の供給は明瞭な季節変化を示した。月間量は最高で約2.3 ton/haあり、年間では約12.0 ton/haであった。同じ時期の土壌有機物現存量は4.9 ton/haあったので、土壌有機物の年回転率は2.4であった。この回転率は低地熱帯林では比較的低い値であったが、植物遺体の分解は速やかであることがわかった。土壌動物は、数の上ではトビムシ・ササラダニが多く、重量の上ではシロアリとアリが多かった。トビムシは個体数の多い地中性の種と種数の多い地表性の種とに区別され、前者は有機物残査を、後者は菌類を主食としていた。木材の分解過程を調べるために新鮮な材を林床に設置したところ、分解定数0.2前後のゆっくりした分解が認められた。分解の進行具合は2調査地間で差はなかった。今回の調査結果から調査対象林での植物遺体供給と土壌動物群集の概要が判明したが、それらは他の低地熱帯雨林とも共通している物が多かった。ただし、従来指摘されてきたシロアリの重要性以外にも、トビムシなどの土壌動物についても重視する必要性が明らかとなった。また、今回あきらかになった植物遺体と土壌動物の主要なものについて土壌形成における重要性を個々に検討する必要性が明らかとなった。

[キーワード] 植物遺体、シロアリ、トビムシ、分解、フタバガキ科

1. 序

熱帯林における土壌形成過程に関する研究は広く世界中で行なわれてきた。熱帯雨林では、植物遺体の林床への供給量と消失量を測定することによって研究が進められてきたが、それらの研究によって植物遺体の分解速度が非常に速いことがわかってきた。その結果、植物遺体の供給量が多いにもかかわらず、土壌有機物層の発達が貧弱であることもわかった。

植物遺体は葉・小枝・大枝・幹・花等の様々な形で供給される。いくつかの熱帯雨林で測った

結果、これらの供給量や栄養塩含有量には季節的変異が認められている。一方、植物遺体を分解する土壌動物についても調査が進められ、生息種類相や一般的な生態について報告がなされている。これらの土壌動物の中にはシロアリ・アリ・ミミズ・トビムシなどが含まれるが、なかでもシロアリの活動が分解進行に重要であるとの指摘がなされてきた。

以上のように熱帯雨林における土壌形成過程の概要については従来の研究によってかなりよくわかってきた。しかしながら、土壌形成に関わる多くの要素は独立した形で評価されることは少なかった。例えば、熱帯雨林に生えている樹種についての知識は整ってきたが、どの種の葉が分解されやすく、どの種の葉が分解されにくいについては知識がそろっていない。また、シロアリが分解を促進すると言われているが、どの種類の植物遺体についてシロアリの働きが最も有効なのかについては知見が少ない。これは、先にも述べたように、従来の研究が植物遺体の供給と分解をそれぞれ一括して扱うことが多かったため、さらに研究を深めるためには土壌形成に関わる個々の要素の動態やそれらの相互作用について調査して行く必要がある。

この課題を追及していくには、実験的手法などを採り入れていく必要があるが、有効な手法を採用するためにも、熱帯林の土壌形成に関わる要素を正確に把握しておくことが、まず必要とされる。本研究では、この基本的作業に重点を置いてきた。

2. 調査地と研究方法

本研究の調査はマレーシア国半島部の2ヶ所で行なわれた。1ヶ所は首都クアラルンプールにある森林研究所のケボン構内にある森林である。もう1ヶ所は、ネグリ・スンビラン州にあるパソ森林保護区である。両者ともに、フタバガキ科の樹木の多いことが特徴的であるが、前者は植林された森林でありフタバガキ科樹木が圧倒的に多いが、後者は一次ないし二次の自然林であり、フタバガキ科以外の樹木も多い。したがって、樹種の多様性も後者のパソの方で高い。

気候条件は両調査地間ではっきりした差はないが、パソのほうがケボンよりも乾燥した状態である。降雨量は4月と11月頃に山があるが、年間降雨量は1,500~2,500 mmの範囲にある。林内の気温は昼間は26~27度であるが、夜間は20度台前半までに低下する。湿度は非常に高い。林床の光条件は、上方の林冠部の開き具合にもよるが、鬱閉した所では林冠上の1%程度の光量にまで減少し、植物の生育には極めて良くない環境と成っている。

ケボンとパソの両調査地で縦10 m、横25 mの調査区を設定した。これらの調査区は植物遺体と土壌動物を採集するために設けたものである。この調査区の中にそれぞれ10個の植物遺体収集わなを置いた。それぞれのわなは開口部が0.5 m²あり、全体として円錐型の布袋を逆立ちさせた格好をしている。わなからの植物遺体の回収は毎月行なった。

土壌動物もやはり毎月採集を行なった。一つの調査区を20個に区分して、そこから15個の土壌柱状標本を採取した。これらの植物遺体・土壌動物の採集は1991年7月より開始した。

土壌動物の土壌標本よりの回収は森林研究所の昆虫学研究室に備えたツルグレン抽出装置を用いて行なった。抽出は気温40度の条件下に土壌標本を5日間以上置いて行なった。土壌標本をまずロートの中に入れて、ヒーターと電球の付いた箱の中に設置し乾燥した。土壌が乾燥するにつれて土壌内の土壌動物は逃げ出しはじめ、ロートの口を通じてねじ口瓶中のエタノール溶液に落ち込み、そのまま固定される。

このようにして保存された動物標本は分類群毎に選り分けられ、トビムシについては種の段階まで同定が行なわれた。同定作業は京都大学の森林生態学研究室において行なわれた。

トビムシの食性調査もこれらの抽出標本を用いて行なわれた。トビムシの消化管の内容物を顕微鏡下で検査して食物の項目毎に定量した。

植物遺体採集わなで取れるのは、おもに葉と小枝であるが、より太い木材の分解についても知見を得るために新鮮な木を小片にして林床に設置し、分解の進み具合を測定した。ケボンでは *Dryobalanops aromatica*、パソでは *Quercus gemelliflora* の直径5 cmほどの若木を林内から伐りだして、それを20 cmの長さに分割した。材が紛失しないように、鉄製の金枠に材を紐で繋いだ。ケボンでは材の内半分を金枠から吊り下げて、翅のない材食性動物(例えばシロアリ)が近付けないようにした。ケボンの設置場所は *D. aromatica* のほぼ純林内であり、パソの設置場所は混交の二次林内であった。

この作業は1990年3月より開始し、その後ほぼ3~4ヶ月おきに重量を測定し、シロアリなどによる摂食の様子を観察した。

3. 結果

(1) 土壌構造

土壌有機物層は土壌動物群集にとって重要な食料源であると同時に生息場所を提供するものでもある。調査地での土壌有機物現存量は1991年から1992年にかけて測られた。土壌有機物現存量を表1に示した。

表1. ケボン・パソ両調査地における土壌有機物堆積量

調査地	森林類型	腐植類型	現存量(ton/ha)
ケボン	フタバガキ林 (<i>Dipterocarpus baudii</i> 植林地)	ムル	4.9
パソ	フタバガキ混交林	ムル	4.3

土壌有機物の現存量はケボンとパソでそれぞれ4.9 ton/haと4.3 ton/haであった。両調査地において土壌有機物はムル型の腐植からなっており、落葉と落枝で構成されていた。F層とH層の発達は極めて悪かった。これらの結果は、有機物の堆積が極めて貧弱であることが明らかになった。

土壌有機物層の貧弱な発達はおそらく土壌微生物による速やかな分解に起因しているのである。一方土壌構造のこのような特徴は土壌動物群集の組成に反映されているであろう。

(2)植物遺体の供給

本報告ではケボンでの植物遺体の供給についてまとめる。供給量は大きな季節変化を示していた。月毎の供給量は8月を除いて0.5 ton/ha以上に達した。供給量の山は10月と6月に記録された。最も大きな供給量は2.3 ton/haに達し、6月に記録された。年間の植物遺体供給量は12.0 ton/haに達した。

植物遺体の供給量と土壤有機物現存量とを比較すると、この森林林床では有機物がどれほど速く回転しているかがわかる。有機物の年回転率は次に紹介する式で計算される。

$$\text{年回転率} = \frac{\text{年間植物遺体供給量}}{\text{年平均土壤有機物現存量}}$$

計算の結果、年回転率は2.4と算出された。この結果では、ある時点で現存する土壤有機物は一年経たないうちにすべて分解されてしまうことになり、植物遺体の分解が非常に速いことを示している。

(3)土壤動物群集

土壤動物の生息量と組成についてはパソについて報告する。土壤動物生息数は12,300~16,800 個体/m²にのぼり、平均は14,000個体/m²であった。

土壤動物群集はさまざまな動物群から構成されていた。優占的な動物群はトビムシ・ササラダニ・アリ・中気門ダニ・シロアリであった。個体数の上ではトビムシとササラダニが多く、全個体数の45~60%を占めていた。重量から見ると組成は異なり、シロアリとアリが優占していた。

土壤動物の生息量は熱帯林のさまざまな土壤から報告されているが、土壤有機物層の発達が悪い熱帯林では一般にそれらは低い。パソにおいても、土壤有機物現存量は4.3 ton/haと少なく、この有機物の少なさが土壤動物の少なさに関連しているものと推測される。

(4)トビムシ群集

トビムシは土壤動物群集の中では優占的な動物群であった。本研究では29種が記録された。それらの種名を表2に一括して示した。

この群集は少数種が優占的に構成している点が特徴的である。2種の汎分布種 *Isotomiella minor* と *Folsomina onychiurina* が優占しており、前者が全個体数の約33%(1,708個体/m²)、後者が約13%(657個体/m²)を占めていた。一方、*Lepidocyrtus*属は種数が多く、これらの種はすべて特産種か熱帯アジアに特有の種であった。このようにパソ調査地のトビムシ群集は、個体数の多い汎分布種、*Isotomiella minor*, *Folsomina onychiurina*, *Folsomides purvus* と多様性に富む土着種、*Lepidocyrtus* spp., *Pseudosinella* spp. とから成ることがわかった。

表2. パソ調査地で採集されたトビムシ種名一覧

<i>Alloscopus</i> sp.	L.	sp.6
<i>Arrhophalites</i> sp.	L.	sp.7
<i>Callyntrura</i> sp.	L.	sp.8
<i>Dicranothentrus</i> sp.1	<i>Meganthrox minium</i>	
<i>Folsomides purvus</i>	<i>Neanura</i> sp.	
<i>Folsomina onychiurina</i>	<i>Odontella</i> sp.	
<i>Friesea</i> sp.	<i>Onychiurus</i> sp.	
<i>Isotoma thermophylla</i>	<i>Pseudoachoroutes</i> sp.	
<i>Isotomiella minor</i>	<i>Pseudosinella</i> sp.	
<i>Lepidocyrtus heterolepis</i>	<i>Setoderus</i> sp.	
L.	sp.1	<i>Sinella hofti</i>
L.	sp.2	<i>Sminthurides</i> sp.
L.	sp.3	<i>Tullbergia</i> sp.
L.	sp.4	<i>Xenella</i> sp.
L.	sp.5	

(5) トビムシの食性

トビムシの消化管内容物は大部分が菌類か有機物残渣に類別された。その他の食物は少なかった。

トビムシはその生息場所によって地中性の種と地表性の種とに分けられるが、*I. minor*, *F. purvus*, *F. onychiurina*, *Tullbergia* sp., *Onychiurus* sp.といった地中性の種は主に有機物残渣を食べており、一方*Lepidocyrtus* spp., *Pseudosinella* sp.といった地表性の種は主に菌類を食べていた。ただし、地表性の種の中にも*Dicranothentrus* sp., *Sinella* sp.のように主に有機物残渣を食べている種も存在した。このようにトビムシの食性がある程度その生息場所を反映することが分かった。

(6) 木材の分解

林床に設置された木材は見かけ上は徐々に分解しているように見えた。分解の速さを定量的に評価するために、次式から分解定数(k)を求めて評価した。

$$W_t = W_0 \cdot e^{-kt}$$

この式で W_t は時間 t における木材の残存重量、 W_0 は時間0(分解開始時)における木材の重量、 e は自然対数の底である。この定数が大きいほど分解が速いことを示す。

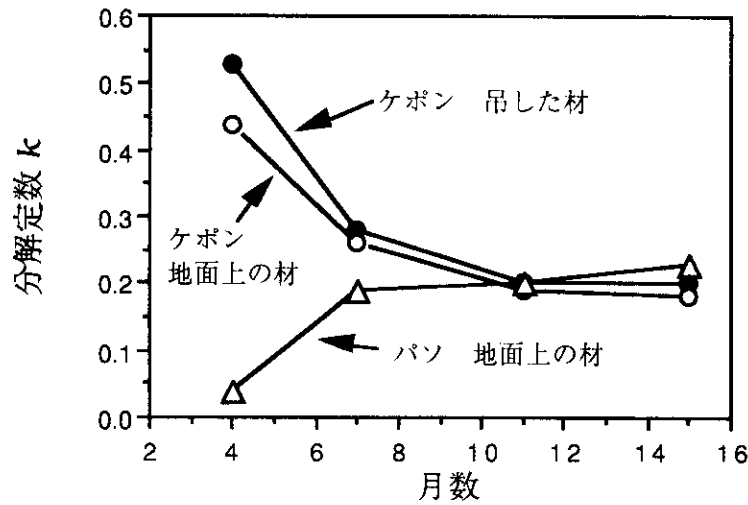


図1. 分解定数の分解開始後月数との関連での変化

この定数を木材の湿重量から求めて、その変化を図1に示した。分解が始まって4ヶ月後にはケボンとパソとでは分解定数に大きな差があった。パソでは重量減少が極めて遅かった。しかし、7ヶ月かそれより後には分解定数は差が小さくなり、重量減少に差がなくなってきた。分解開始15ヶ月後には分解定数はどちらの調査地でも0.20前後と収束してきた。

ケボンでは、木材は地面の上に置くだけでなく、地面から離して吊り下げた状態にも置いた。地面上に置いた材にはすべてシロアリがついたが、地面から離して吊り下げた材にはシロアリも他の食材性昆虫もつかなかった。しかしながら、分解定数は地面上の材では $k=0.18$ 、吊した材では $k=0.20$ とほとんど差はなかった。すなわち、この段階ではシロアリの働きは材の重量減少に違いを産み出すことはなかった。ここで観察された材の重量減少には乾燥や含有物の浸出が働いていることが推測された。

4. 考察

熱帯雨林の土壌は一般に貧栄養である。そのために、樹木の成長に必要なとされる栄養塩がどこから供給されるかが、究明されるべき問題であった。土壌に蓄えられている栄養塩量が少なくとも供給量が豊富であればよいのだが、供給源として考えられるのは降雨・流水・落下植物遺体である。このうち、植物遺体の落下量は本研究や従来の研究によって報告されているが、これらの報告値は温帯林に比べて飛び抜けて高いとは言えない。むしろ注目されるべきなのは、植物遺体の分解速度であろう。

分解速度の速さは回転率の高さとして表わされる。表3に世界各地の熱帯林における土壌有機物の年回転率を従来の研究報告^{1),2)}から参照して示した。熱帯林でも標高が高くなると、回転率が低い。これは、気温が比較的低温で分解が遅くなるためと考えられる。低地熱帯林の中では、比較的乾期の明瞭な半常緑林で回転率の高い傾向が認められる。本研究の報告値2.4は雨林(フタバ

ガキ林も含まれる)の中では比較的高いところに位置する。これは調査値が雨林地域のなかでも比較的雨量の少ない地点であることが関連している可能性がある。

表3.世界各地熱帯林の土壌有機物年回転率

調査地	年回転率
低地林	
フタバガキ林、マレーシア(本研究)	2.4
フタバガキ林、マレーシア	2.36
沖積地、サラワク	1.7
フタバガキ林、サラワク	1.3
ヒース林、サラワク	1.3
石灰岩地層、サラワク	1.5
雨林、コロンビア	1.7
半常緑二次林、ザイール	3.2
半常緑二次林、ガーナ	4.6
モラ・エクセルサ純林、トリニダード	1.6
低山地林	
標高1630 m、コロンビア	0.6
標高460 m、プエルトリコ	0.9
標高2400-2500 m、ニューギニア	1.2

これらの年回転率の逆数を求めると、それは土壌有機物の平均存在時間を年単位で表したものとなる。本研究の値は $1/2.4=0.42$ となり、地表に落下してきた植物遺体はおよそ半年弱で分解されて消失すると考えられる。

これまで議論してきたのは、落葉や直径1~2 cmまでの小枝など小さな植物遺体の分解である。この他にも太い枝や倒木が土壌有機物の元として供給される。これらの植物遺体は供給量は小さいが分解速度は遅いために林床に長期間残存しやすい。本研究で求められた木材の分解定数は湿重量に基づいているために他の研究で求められた分解定数との直接の比較はできないが、湿重量減少のなかには水分や低温での揮発成分が含まれているので乾重から求めた定数よりは高めに算

出されると考えられる。今回の調査地と同じパソの森林で測定された例³⁾では、0.4~2.1の値が報告されている。またマレーシア国サラワクの低地熱帯雨林で求められた値¹⁾は0.1~0.4となっている。本研究で求めた値が湿重量変化から求めたものであることを考慮すると、この値は木材の分解がかなり遅いことを示唆している。

5.まとめ

本研究でマレーシア国半島部の低地熱帯雨林における土壌形成に関わる二つの大きな要素、すなわち植物遺体の供給と土壌動物群集の組成が明らかとなった。植物遺体の供給量や分解の速さは従来の報告と差はなかったが、将来はこのような分解の実態に関わる要因との関連で分解過程の動態についての解析が求められる。その際には、土壌動物のうち生息重量の多いシロアリ・アリだけでなく、生息数の多いトビムシなどにも着目していく必要がある。これらの動物はお互いに、またそれぞれのまとまりの中でも食性などの違いを反映してさまざまな機能を発揮しているものと考えられるのでその点を考慮した研究が必要である。

6.参考文献

- 1) Anderson, J.M., J. Proctor and H.W. Vallack 1983. Ecological studies in four contrasting lowland rain forests in Gunung Mulu National Park, Sarawak. III. Decomposition processes and nutrient losses from leaf litter. J. Ecol. 71: 503-527.
- 2) Edwards, P.J. 1977. Studies of mineral cycling in a montane rain forest in New Guinea. II. The Production and disappearance of litter. J. Ecol. 65: 971-992.
- 3) Abe, T. 1980. Studies on the distribution and ecological role of termites in a lowland rain forest of West Malaysia. (4) The role of termites in the process of wood decomposition in Pasoh Forest Reserve. Rev. Ecol. Biol. Sol. 17: 23-40.

国際共同研究などの状況

共同研究名	熱帯林の生態と生物学的多様性に関する共同研究
カウンターパート	マレーシア森林研究所
参加・連携状況	1991年3月から1993年4月までマレーシア国半島部で現地調査を行なった。

研究発表の状況

武田博清・Laurence G. Kinton、熱帯降雨林における土壌動物群集について、日本生態学会第40回大会、1993.