

E-1 熱帯林生態系の環境及び構造解析に関する研究

(1) 熱帯林構成種の群集動態に関する研究

研究代表者 森林総合研究所 九州支所 暖帯林研究室 新山馨
農林水産省 林野庁 森林総合研究所 九州支所 暖帯林研究室 新山馨
生産技術部 更新機構研究室 飯田滋生
国立環境研究所 地球環境研究グループ 木村勝彦
(委託先) 大阪市立大学 理学部 生物学科 神崎護

平成5-7年度合計予算額 18,717千円
(平成7年度合計予算額 5,312千円)

[要旨]

熱帯林の種多様性とその維持機構を明らかにするためには、長期の観察に耐えられる大型の試験地を設定し、種子生産、種子散布、実生の定着、幼木の成長から個体の成熟までの人口動態学的なデータをとる必要がある。このような個体群の構造と動態を基にした生活史特性の比較なしに、熱帯林の群集構造の形成原理の様な生態学上の重要なテーマに迫ることはできない。我々は、マレー半島のフタバガキ林を構成する主要樹種の個体群構造とその動態を明らかにすることを目的として、クアラルンプール近郊のセマンコック保護林内の丘陵フタバガキ林に6haの長期観察用の試験地を設定し、1992年以来、継続調査を行ってきた。セマンコック保護林は、狭い尾根に発達した典型的な丘陵フタバガキ林で、セラヤ(*Shorea curtisii*)が優占し、林床にはパーム(*Eugeissona tristis*)が多い。ここで、dbh(胸高直径) > 5cm以上のすべての樹木の位置と胸高周囲長を測定した。また10mごとに設置した1m x 4mの方形区で稚樹のセンサスを、100個の種子トラップおよび1m x 1mの方形区で種子と実生の生存率を調べた。またギャップの調査と更新に大きな影響を持つと考えられパーム(*Eugeissona tristis*)の分布調査を6haの全域で行なった。樹高5mと10mの2つにギャップを分類し、5 x 5m方形区ごとにギャップか否かを記載した。パームは各方形区ごとに個体数を記載した。緩斜面にある大型のバンブーの分布も合わせてチェックした。

この試験地には約500種が出現するが、個体数の多い上位の30種を主要樹種として個体群構造を解析した。最大胸高直径と稚樹の豊富さ、サイズ分布のskewnessの間にはこれら30種で相関がなかった。サイズ構造の類似度によるクラスター分析では、Emergent, Canopy, Understory, othersの4つの種群が認められた。しかし4グループのサイズ分布の違いはかなり連続的であった。空間分布の相関によるクラスター分析では、大きくは尾根を中心に分布する種群と斜面を中心に分布する種群の2つに分かれた。有意な負の分布相関を持つ種の組み合わせは、種の組み合わせ全体の約20%であった。すなわち空間の住み分けによる種の共存は種間関係の約20%でのみ当てはまるということである。

[キーワード] 丘陵フタバガキ林、個体群の構造、空間分布、サイズ構造、パーム、ギャップ、共存、半島マレーシア

1. はじめに

欧米ではIBP(International Biological Program)での調査地や研究者のネットワークを土台に、流域調査や大面積長期観察調査へと生態学、林学の研究が発展してきた(中静, 1991)。特に熱帯林研究ではパナマ(Hubbell & Foster, 1983)と半島マレーシア(Manokaran et al., 1990)に50haの調査地が完成し、熱帯林研究の中心となっている。タイでも同様の調査地が計画中である。それに対し日本でも、いくつかの大学、国際農林水産業研究センターの研究プロジェクト、あるいは森林総合研究所が関係

するJICAプロジェクトなどを通し、かなり多数の研究者がIBP以後も熱帯林研究に携わり、重要な成果をあげてきた。にもかかわらず、国際的に認知されるような、まとまりのある研究は少ないように思われる。その大きな理由は共通の固定調査地での集中的研究、あるいは長期的な研究が成されなかったこと、サーキュレーションの悪い報告書や和文の論文が多いために国際的に流通していないことが考えられる。内容の面からみても、多くの研究の中でIBP以後に発展した群集生態学や森林の動態論、進化生態学に対応できるものは少ない。かといってIBP以来の物質生産の研究や、施業に結びつく林学的センスの熱帯林研究が大きく進歩したわけでもない。その中では約10年、スマトラ島で継続調査が行なわれているのが特筆できる(Kohyama et al., 1989)。さらに現在、日本の研究者を中心にサラワクに50haの大面积調査地が設定中であり、今後のデータの蓄積が期待される。

われわれは上に述べたようなこれまでの研究の反省に立ち、多くの分野の研究者が共通に利用できる、かつ長期観察が可能な調査地を作ることを第一の目的に研究を開始した。第2に最新の種多様性や森林動態の研究に対応できるだけの個体群動態学的データを樹木の生活史の全ステージにわたってとることを目的とした。第3に熱帯林を特別視するのではなく、冷温帯林から照葉樹林、そして熱帯林とつながる森林動態の比較研究のネットワークができることを目指した。

第1の目的の、多くの研究者が利用できる条件として、ある程度の広い調査地面積と調査地までの交通の便がよいことがあげられる。また長期観察のためには現地スタッフの協力が不可欠で、マレーシア側、特にマレーシア森林研究所(FRIM)との信頼関係の構築がプロジェクトの全過程を通じて、個人的にも組織的にも重要である。第2の目的である樹木の生活史の全ステージで個体群動態学的データを取るための方法論はまだ確立していない。われわれ自身、試行錯誤の段階である。

このような大きな目標のもと、マレー半島のフタバガキ林を構成する主要樹種の個体群構造とその動態を明らかにすることを具体的な目的として、クアラルンプール近郊のセマンコック保護林内の丘陵フタバガキ林に6haの長期観察用の試験地を設定し、1992年以来、継続調査を行ってきた。

2. 調査地および調査方法

首都のクアラルンプールから北へ約60kmのセマンコック保護林内に、尾根から谷までを含むように6haの調査地を設置した(図1, 2)。FRIM(マレーシア森林研究所)から車で1時間20分、さらに歩いて12-3分で調査地の中心に着く。トラップの回収と実生のセンサスを考え、FRIMから日帰りが可能な距離に設置した。セマンコック保護林は、狭い尾根に発達した典型的な丘陵フタバガキ林で、セラヤ(*Shorea curtisii*)が優占し、林床にはパーム(*Eugeissona tristis*)が多い。この密に生育する林床性パームは樹木の更新を阻害すると従来から言われている。半島マレーシアには多くの保護林があるが(Putz, 1978)、この保護林は狭い尾根に発達した典型的な丘陵フタバガキ林である。ただし道路から近いので多少の人為的影響があること、30数haの狭い保護林なので、シカやゾウなどの中・大型動物の種子散布・被食への関与が研究できないことなどの問題がある。しかし長期調査地なので保護林で伐採の心配がないこと、交通の便が良いこと等の配慮から妥協した選択である。

次の大きな問題は樹木の全生活史にわたっての個体群動態データをとることができるかである。調査地の基本的なデザインは、日本の落葉広葉樹林に設置した6haの調査地(Masaki et al., 1992)と同じであるが、種子トラップ、実生方形区の数と位置や稚樹方形区の形が違っている(図5)。生活史の各ステージの区分と測定方法を表1にまとめた。ステージ6と7の、dbh(胸高直径) > 5 cm以上のすべての樹木の位置と胸高周囲長を測定した。また10mごとに設置した600個の1m x 4mの方形区で、ステージ3, 4, 5にあたる稚樹のセンサスを、20mごととその中心に設置した100個の種子トラップおよび1m x 1mの方形区で、ステージ1の種子とステージ2の実生の生存率を調べ

た。またギャップの調査と更新に大きな影響を持つと考えられパーム(*Eugeissonia tristis*)の分布調査を6haの全域で行なった。樹高5mと10mの2つにギャップを分類し、5x5m方形区ごとにギャップか否かを記載した。パームは各方形区ごとに個体数を記載した。緩斜面にある大型のバンブーの分布も合わせてチェックした。

空間分布の解析にはカイ二乗検定で有意性の検定を、パイ指数で分布の類似度を計算し、クラスター分析を行った。サイズ分布の類似度は百分率類似度(Whittaker and Fairbanks, 1958)を用いた。

種の同定はFRIMのボタニストであるチャン氏が主に担当してくれたが、通常、胸高直径10cm以上の太い樹木を同定することが多いので稚樹の同定はかなり難航した。

3. 結果および考察

調査地のサイズやデザインは目的によって決まるのであって、大きければいいというものではないが、50haの調査地が大面積の調査地と呼ばれているので、ここでは10-100haを大面積調査地、1-10haを中面積調査地、1ha以下を小面積調査地と呼ぶことにする。

熱帯林は種数が温帯に比べて格段に多く、かつ1種の個体数が少ないため、少数種を含めできるだけ多数の種を研究するという目的から、大面積調査地が作られることになった。当然ながら調査地サイズに依存した様々な得失があるのでまとめてみる。長所として、1) 種多様性の研究や稀少種の個体群動態など、大面積でなければ出来ない研究がある、2) 個体群の構造、死亡率や加入率、ギャップのサイズや生成速度の推定値の信頼性が高い、3) 森林構造の空間的異質性についての様々な研究が可能になる、4) 広さが必要な動物散布等の研究にも使用できる、といった点がある。短所としては、1) 設定にたくさんの資金と労力と時間がかかる、2) 個人や少人数の研究グループでは維持が困難で、最低でも研究所や大学が組織的に対応する必要がある、3) 1回のセンサスが数年にまたがるために個体群動態学的データとしては問題がある、4) 多くの調査者が関わるためデータの精度に問題がでる、5) データ管理業務が膨大になるので専門のコンピューター要員が必要である、6) データや業績の帰属が問題になる、などの点が上げられる。

一方、これまで普通に行なわれてきた小面積調査区の長所は、1) 設定は少ない資金、労力と時間ですむ、2) 個人や少人数の研究グループで維持できる、3) 1回のセンサスが短期間ですむ、3) 調査者が同じためデータの精度がばらつかない、4) 他に同サイズの調査地を作り比較するのが簡単である、5) データや業績の帰属がはっきりしている、6) 特殊な立地や不便なところでも設置できる、ことである。短所は、1) 種多様性の研究や稀少種の個体群動態などには不向きである、2) 個体群の構造、死亡率や加入率、ギャップのサイズや生成速度の推定値は、局所的な現象の影響を受けるので信頼性が低い、3) 動物による種子散布の研究には狭い、などがある。

こういったサイズによる得失に加え、国内での森林研究の経験をふまえ(Masaki et al., 1992; Nakashizuka et al., 1992), 試験地は6haというサイズに設定した。この調査地の得失は大面積調査区と小面積調査区の間にある。たとえば、稀少種はともかく主要な樹種の個体群生態学的研究には十分なサイズであるし(図3, 4), 種子の動物散布・被食にもある程度対応できる。設定や再センサスも1か月で終了し、別の場所に比較のための同サイズ、同システムの調査地を作ることもできる。

この調査地には尾根を中心に林床性の幹を持たないパーム(*Eugeissonia tristis*)が広く分布していた(図6)。このパームの分布と優占種であるセラヤ(*Shorea curtisii*)の分布はほぼ一致していた(図6)。特に尾根ではこのパームの密度が高く、林床には稚樹が少なかった。林冠ギャップの総面積は全体の13.6%を占めていた。また大型のバンブーは全体の1.8%を占めていた(図7)。このバンブーは幹密度の高い群落を形成するため、群落内には大きな樹木個体は生育せず、樹木の密度も低かつ

た。熱帯林雨林では、温帯のササ類に見られるような林床植生と森林の更新はあまり注目されてこなかったが、われわれの結果は、丘陵フタバガキ林ではパームとバンブーが森林の構造や更新に大きな影響を与えていることを強く示唆している。

この試験地には約500種が出現するが、個体数の多い上位の30種を主要樹種として個体群構造を解析した。空間分布の相関によるクラスター分析では、大きくは尾根を中心に分布する種群と斜面を中心に分布する種群の2つに分かれた(図8, 9)。有意な負の分布相関を持つ種の組み合わせは、種の組み合わせ全体の約20%であった(表2)。すなわち空間の住み分けによる種の共存は種間関係の約20%でのみ当てはまる。サイズ構造の類似度によるクラスター分析では、Emergent, Canopy, Understory, othersの4つの種群が認められた(図10, 11)。しかし4グループのサイズ分布の違いはかなり連続的であった。特にCanopyと分類された樹種のなかには、分類群が異なるが空間分布とサイズ分布が共によく似た種が多く、このような生態的近縁種の共存のメカニズムは今後の重要な研究課題である。最大胸高直径と稚樹の豊富さ、サイズ分布のskewnessの三者間にはこれら30種で相関がなかった。このことは同じ階層(最大胸高直径から推測できる)に生育する樹種でも、更新の特性(稚樹の豊富さから推測できる)とギャップなど攪乱への反応の仕方(サイズ分布のskewnessから推測される)が異なり、更新特性や生活型から見た樹種のグループ分けは難しいことを意味する。

ギャップの成因では幹折れと立ちがれが多いように思われた。小規模な斜面崩壊による大きなギャップも見られた。パームは特に尾根地形で優占し、尾根にギャップができて林床の光環境はあまり好転していない例が多かった。

1993年と1995年の2回しか毎木調査が済んでいないので、個体群の動態を解析するには至らなかった。しかし確実にデータは蓄積されつつあり、今後どれだけ長期間にわたって研究が続けられるかが一番の問題である。以上のように、熱帯林保続のための基礎データとしてきわめて貴重な成果があがってきたが、いまだにフタバガキ科の樹種の豊作年が来ないので、種子と実生のデータが満足に得られていない。これが今後の最大の課題である。

4. 本研究により得られた成果

1) 精度の高いデータの収集が可能で、長期観察に耐えられる6haという大型の試験地が完成した。これは世界に類のない熱帯林研究サイトとしてこの研究の貴重な成果であり、財産である。

2) 従来、重要視されていなかった林床のパームやバンブーが森林の動態に大きな影響があることが示唆されるデータが得られた。

3) 熱帯林の種多様性のメカニズムの解明の第一歩として、主要樹種の空間の住み分けについて解析し、尾根を中心に分布する種群と斜面を中心に分布する種群があることを明らかにした。

4) 最近、種の多様性の維持に関し注目されているサイズ構造の解析のため、主要樹種のサイズ構造を稚樹を含め詳細に明らかにした。

5. 引用文献

Hubbell, S. P. and Foster, R. B. 1986. Biology, chance, and history and the structure of tropical rain forest tree communities. "Community Ecology"(ed. by Diamond, J. and Case, T.J.) p314-329, Harper& Row, New York.

Kohyama, T., Hotta, M., Ogino, K., Syabuddin, and Mukhtar, E. 1989. Structure and dynamics of forest stands in Gunung Gadut, west Sumatra. "Diversity and Plant-Animal Interaction in Equatorial Rain Forests."(ed

- . by Hotta, M.) p33-47. Occasional Papers No.16, Kagoshima University, Research Center for the South Pacific, Kagoshima.
- Manokaran, N., LaFrankie, J.E., Kochummen, K.M., Qua, E.S., Klahn, J.E., Ashton, P.S. and Hubbell, S.P. 1990. Methodology for the fifty hectare research plot at Pasoh Forest Reserve. Research Pamphlet, No.104. Forest Research Institute Malaysia.
- Masaki, T., Suzuki, W., Niiyama, K., Iida, S., Tanaka, H. and Nakashizuka, T. 1992. Community structure of a species-rich temperate forest, Ogawa Forest Reserve, central Japan. *Vegetatio* 98:97-111.
- 中静透. 1991. 森林動態の面積長期継続研究について. *日生態会誌 (Jap.J.Ecol.)* 41:45-53.
- Nakashizuka, T., Iida, S., Tanaka, H., Abe, S., Masaki, T. and Niiyama, K. 1992. Community dynamics of Ogawa Forest Reserve, a species rich deciduous forest, central Japan. *Vegetatio* 103:105-112.
- Putz, F.E. 1978. A study of virgin jungle reserves in Peninsular Malaysia. Research Pamphlet No.73. The Forest Department Peninsular Malaysia.
- Whittaker, R.H. and Fairbanks, C.W. 1958. A study of plankton copepod communities in the Columbia Basin, southeastern Washington. *Ecology* 39:46-65.

6. 国際共同研究の状況

この研究はすべてマレーシア森林研究所との共同研究により行なわれた。
 カウンターパート： Abd. Rahman Kassim, E.S. Quah, Y. C. Chan, R. Azizi, and S. Appanah

7. 研究発表のリスト

- 新山馨・Abd.Rahman Kassim・飯田滋生・木村勝彦・S.Appanah.1993.半島マレーシアで開始した丘陵フタバガキ林での熱帯林研究の紹介. *森林立地* 35 : 25-29.
- 新山馨・飯田滋生・木村勝彦・Abd.Rahman Kassim・Azizi Ripin・Qua Eng Seng・Chan Yee Chong・S.Appanah.1996.フタバガキ林を構成する主要樹種の個体群構造. 第43回日本生態学会大会講演要旨集. p17.
- K. Niiyama, Abd. Rahman Kassim, K. Kimura, T. Tange, S. Iida, E.S. Quah, Y. C. Chan, R. Azizi, and S. Appanah. 1996. Design and methods for the study on tree demography in a hill dipterocarp forest at Semangkok Forest Reserve, Peninsular Malaysia. Research Pamphlet (submitted)
- 木村勝彦・新山馨・飯田滋生・Abd.Rahman Kassim・S.Appanah.1993.マレーシア・セマンコック森林保護区の丘陵フタバガキ林の空間構造. 第40回日本生態学会大会講演要旨集. p161.
- 木村勝彦・Yap,S.K.・S.Appanah・Abd.Rahman Kassim.1994. フタバガキ林の種子落下と落葉パターン. 第41回日本生態学会大会講演要旨集. p83.
- 木村勝彦・新山馨・飯田滋生・Yap,S.K.・Abd.Rahman Kassim・S.Appanah.1995. 半島マレーシアのフタバガキ林のフェノロジー. 第42回日本生態学会大会講演要旨集. p79.
- 田内裕之・勝木俊雄・飯田滋生・木村勝彦・新山馨・A.Hassan・Abd.Rahman Kassim.1996. マレーシア丘陵フタバガキ林における *Shorea curtisii* のサイズ別空間分布. 第43回日本生態学会大会講演要旨集. p94.

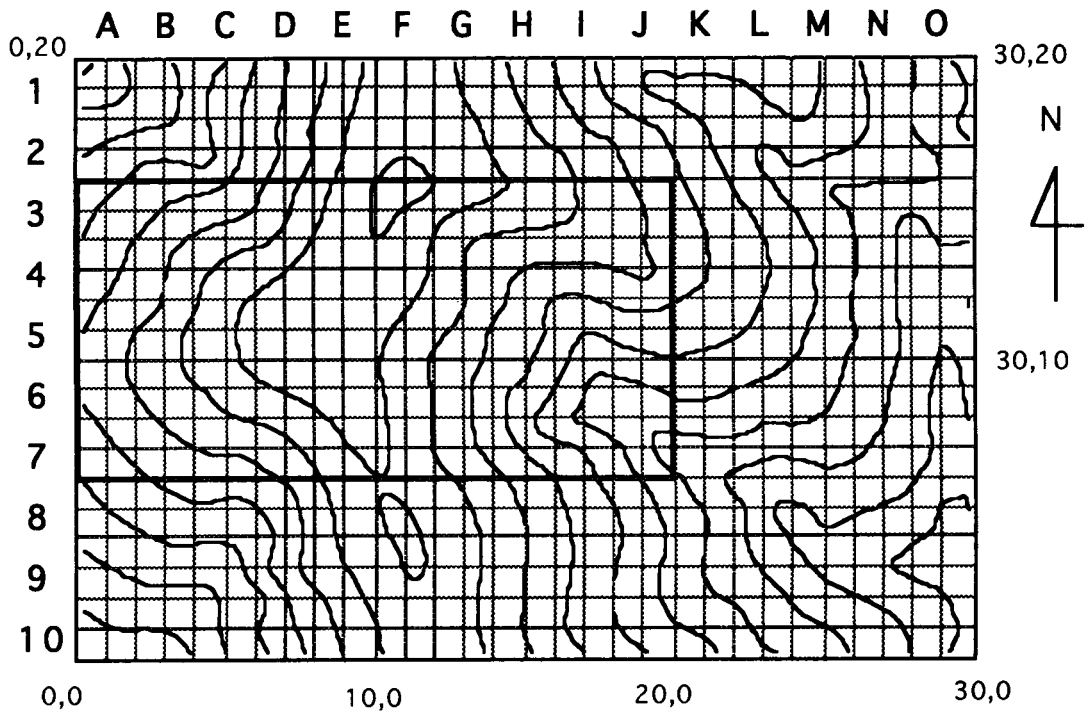


図1. 試験地の地形の概要. 等高線は10m間隔. 太線で囲んだ2haがコアエリア.

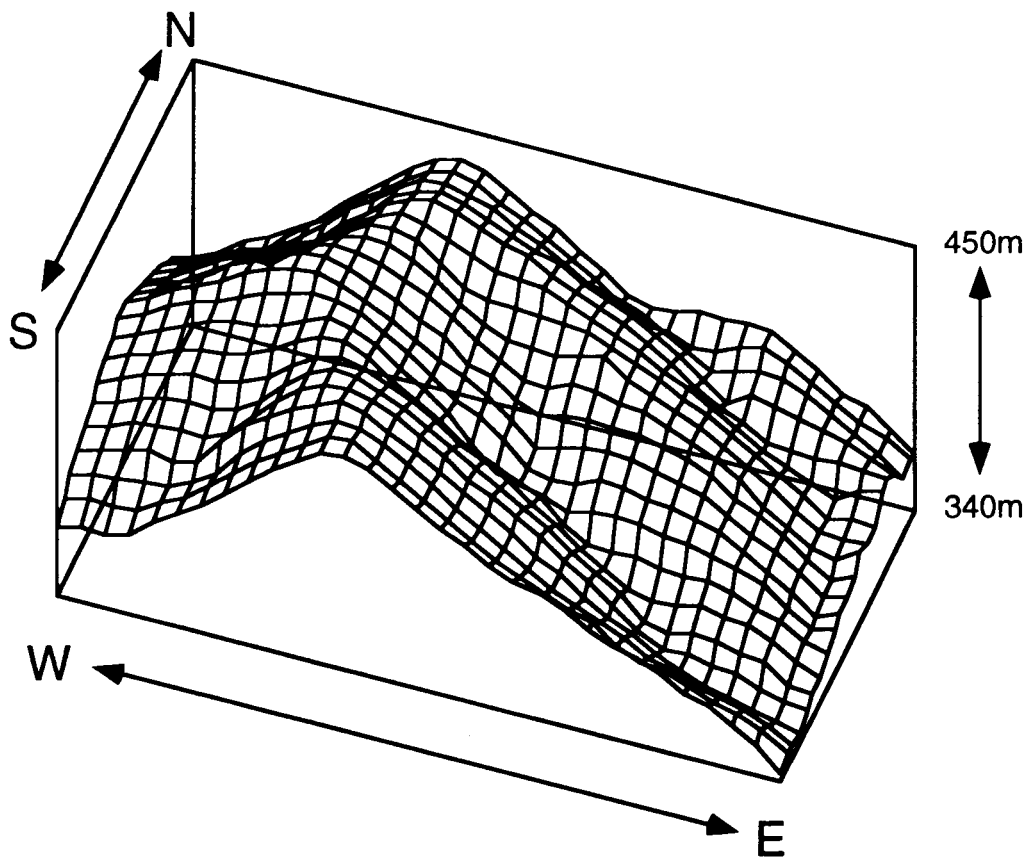


図2. ワイヤーフレームで表した試験地の地形の概要

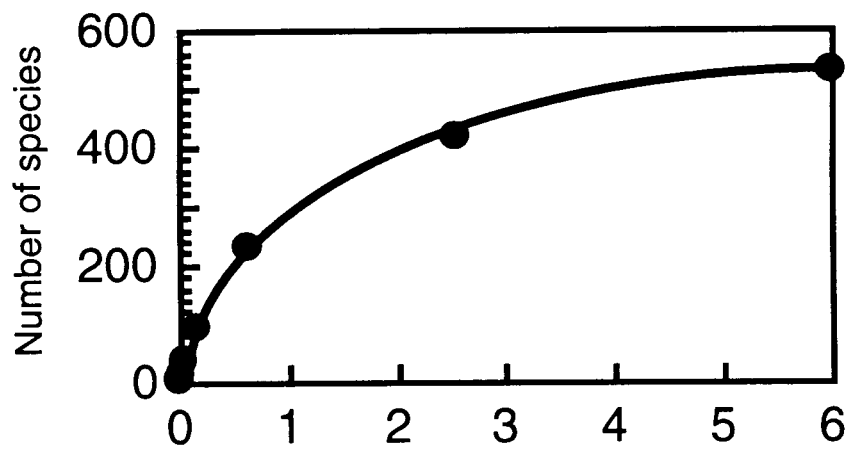


図3. 丘陵フタバガキ林に設置した6 h aの試験地で得られた種数-面積曲線

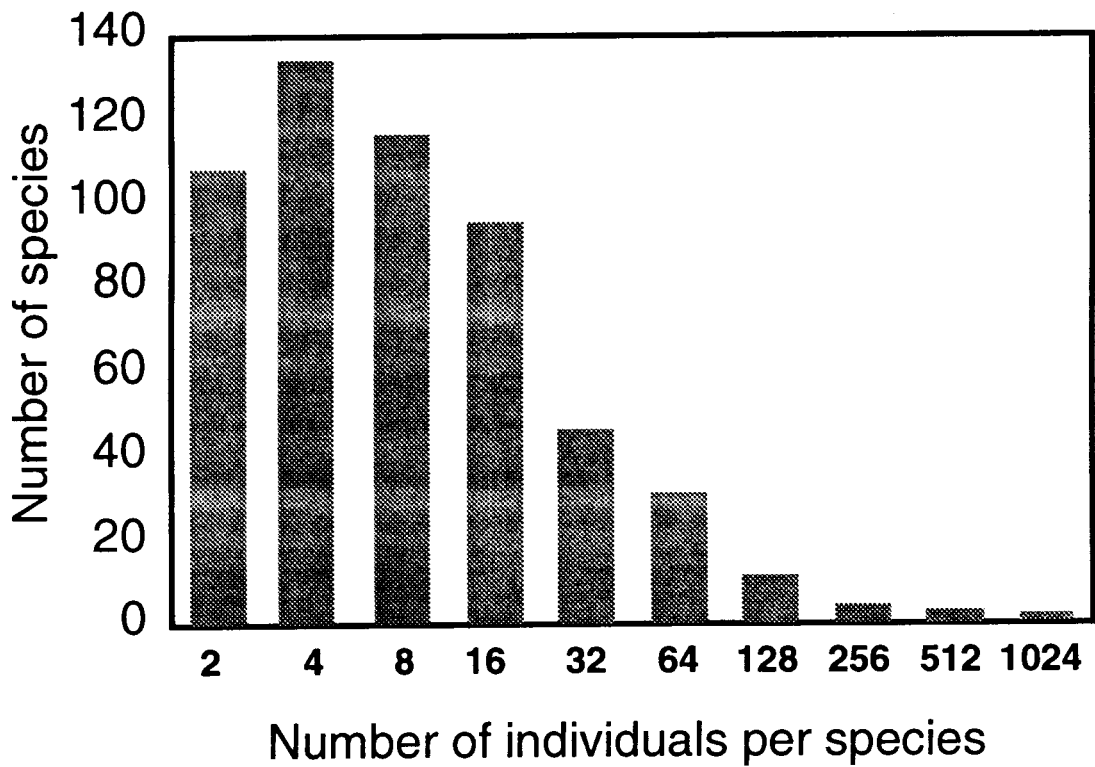


図4. 丘陵フタバガキ林に設置した6 h aの試験地で得られた種ごとの個体数の頻度分布

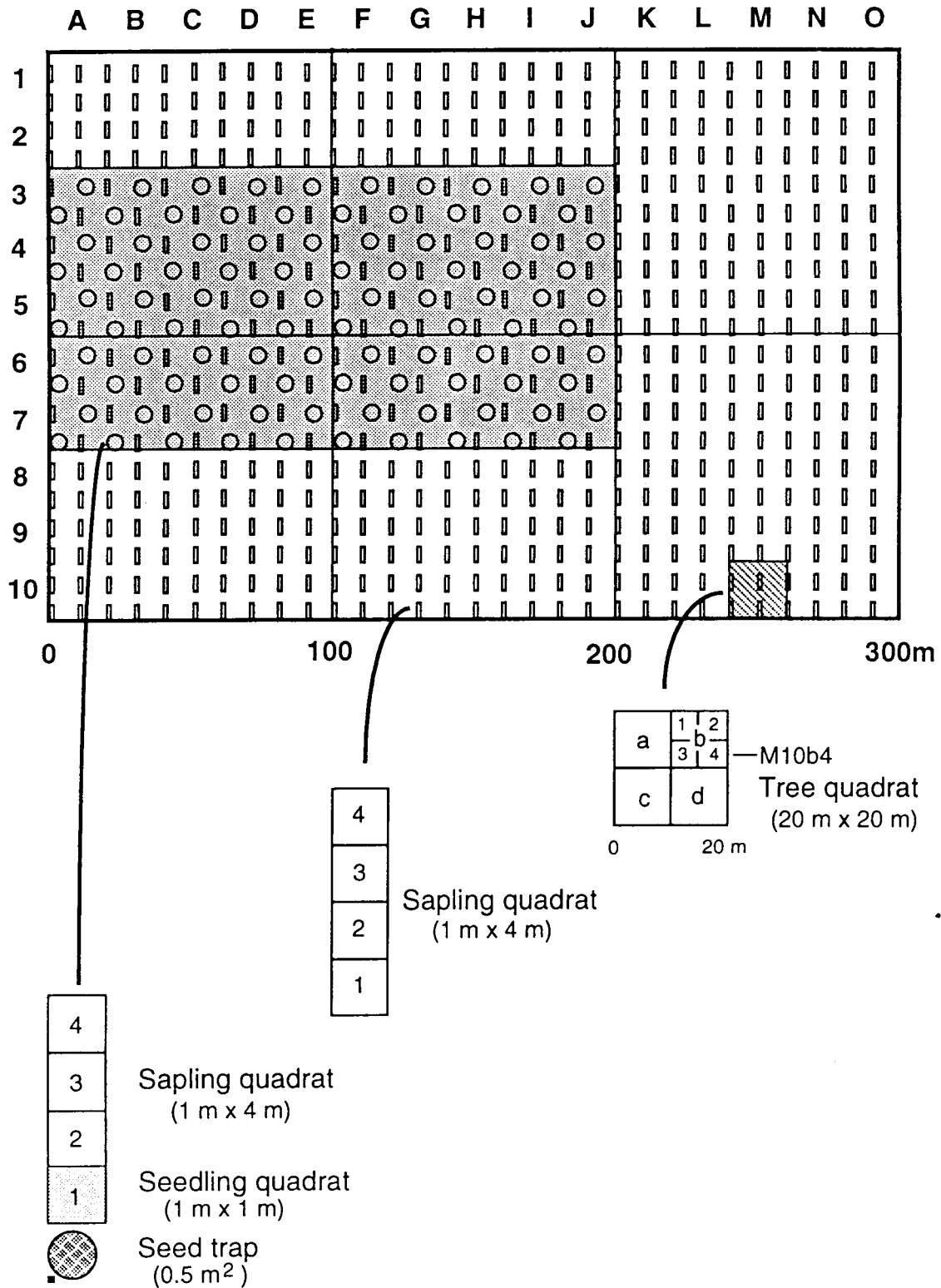
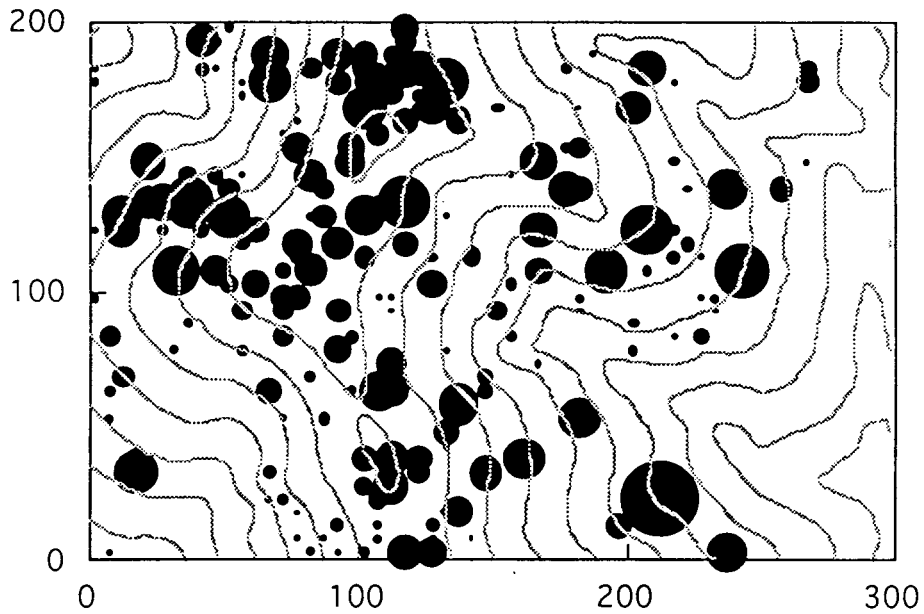


図5. 試験地の基本デザイン. コアエリアには100個の種子トラップが規則的に配置してある. 各5 m x 5 mのコードラートはM10b4のようにすべてコーディングされている.

Shorea curtisii



Palm, *Eugeissona tristis*

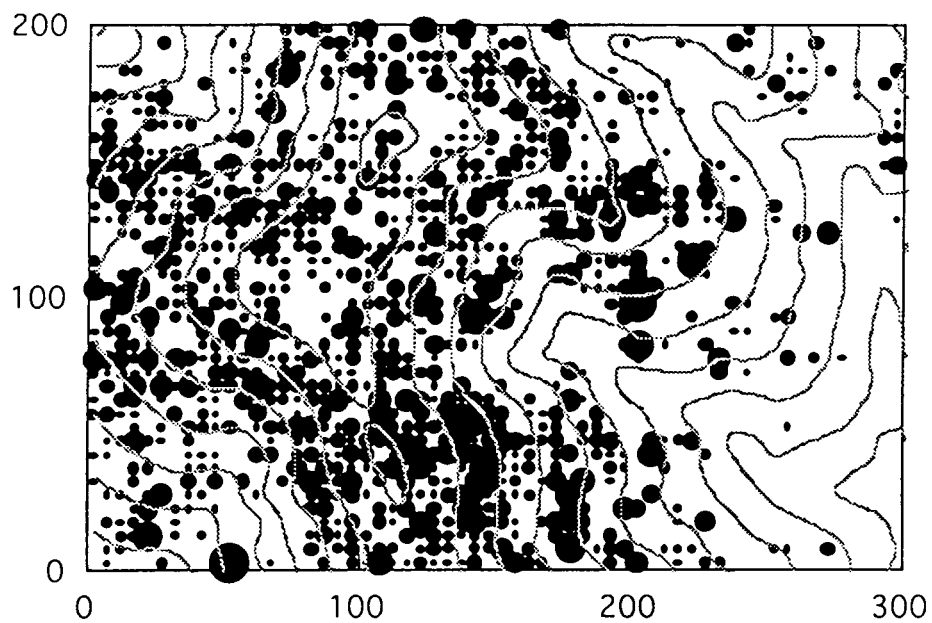
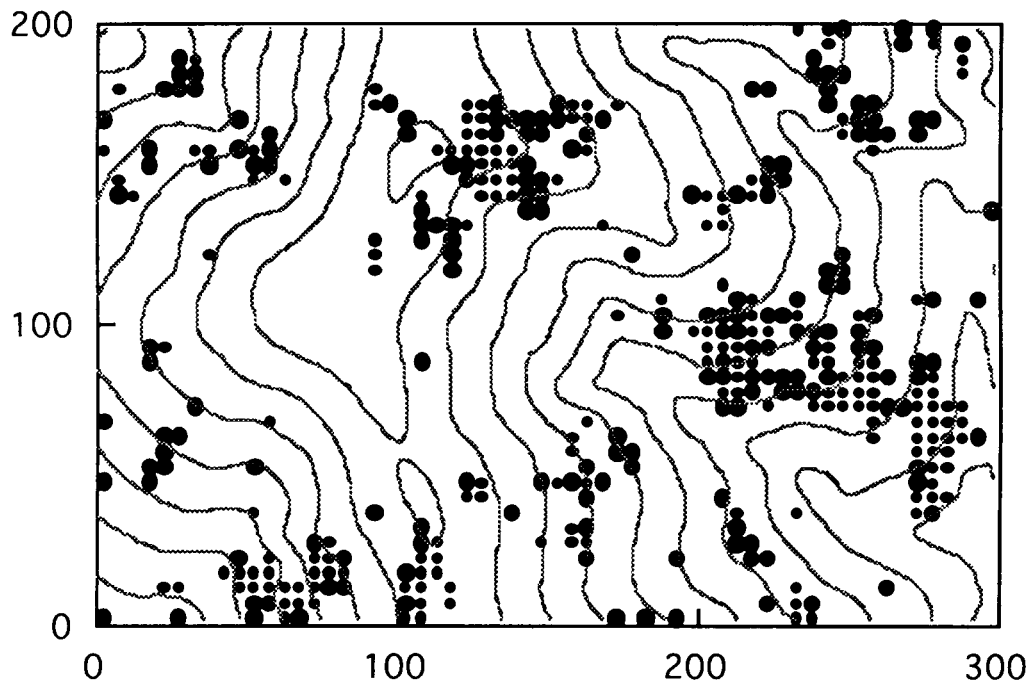


図6. 優占種のセラヤ (*Shorea.curtisii*) とバータムパーム (*Eugeissona tristis*) の空間分布. 黒丸の大きさはセラヤでは胸高直径の, パームでは個体数の違いを表している.

Gap



Bamboo

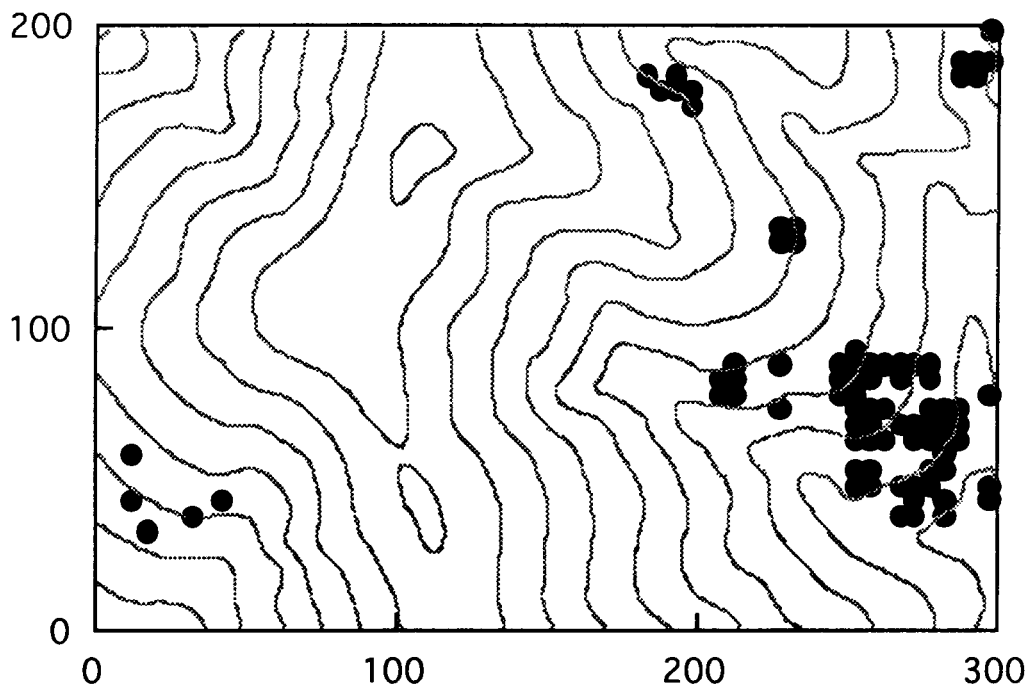


図7. 林冠ギャップと大型のバンブーの空間分布.

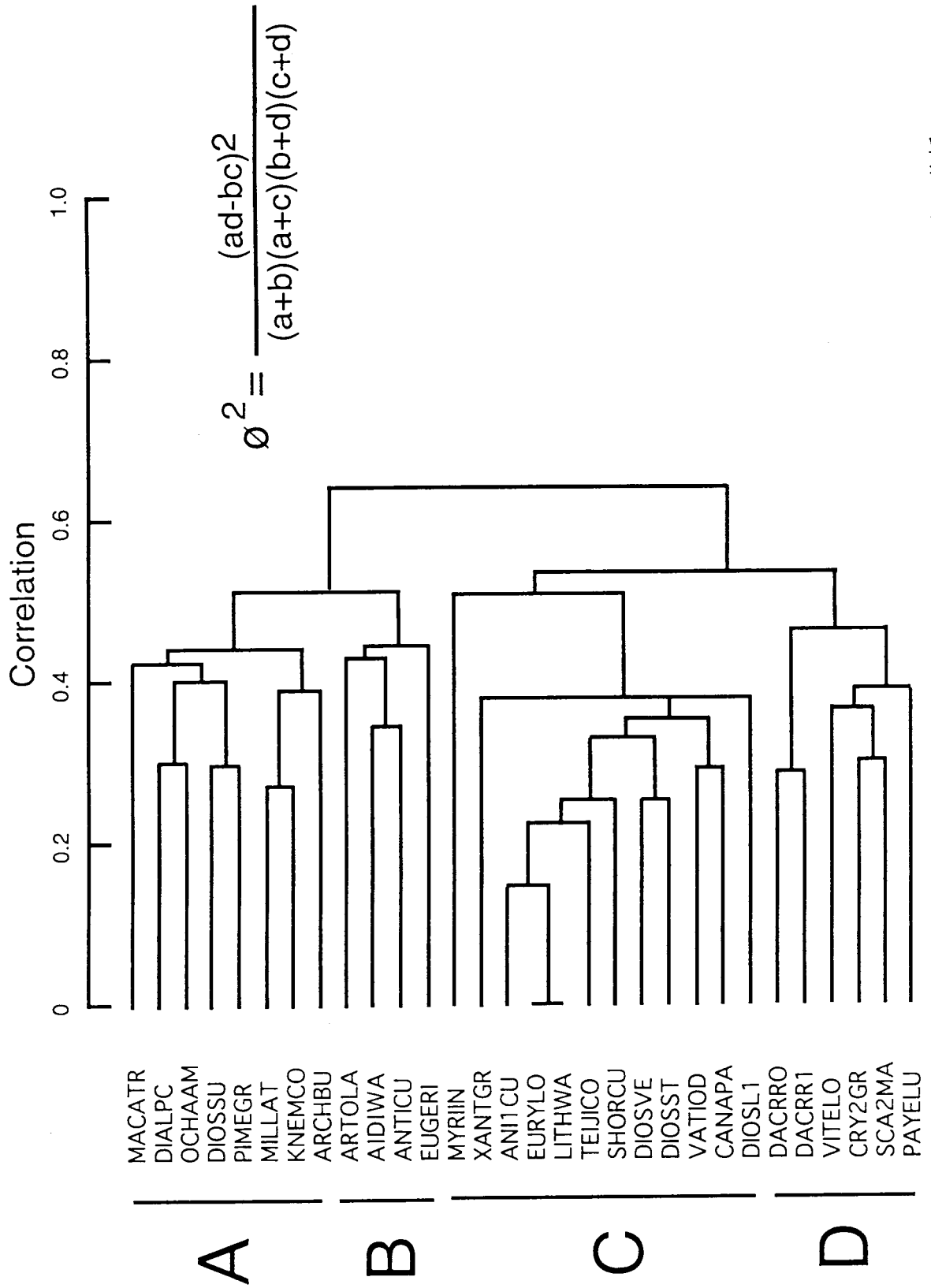


図 8. 個多数の多い上位 30 種の空間分布の類似度 (パイ指数) によるクラスター分析.

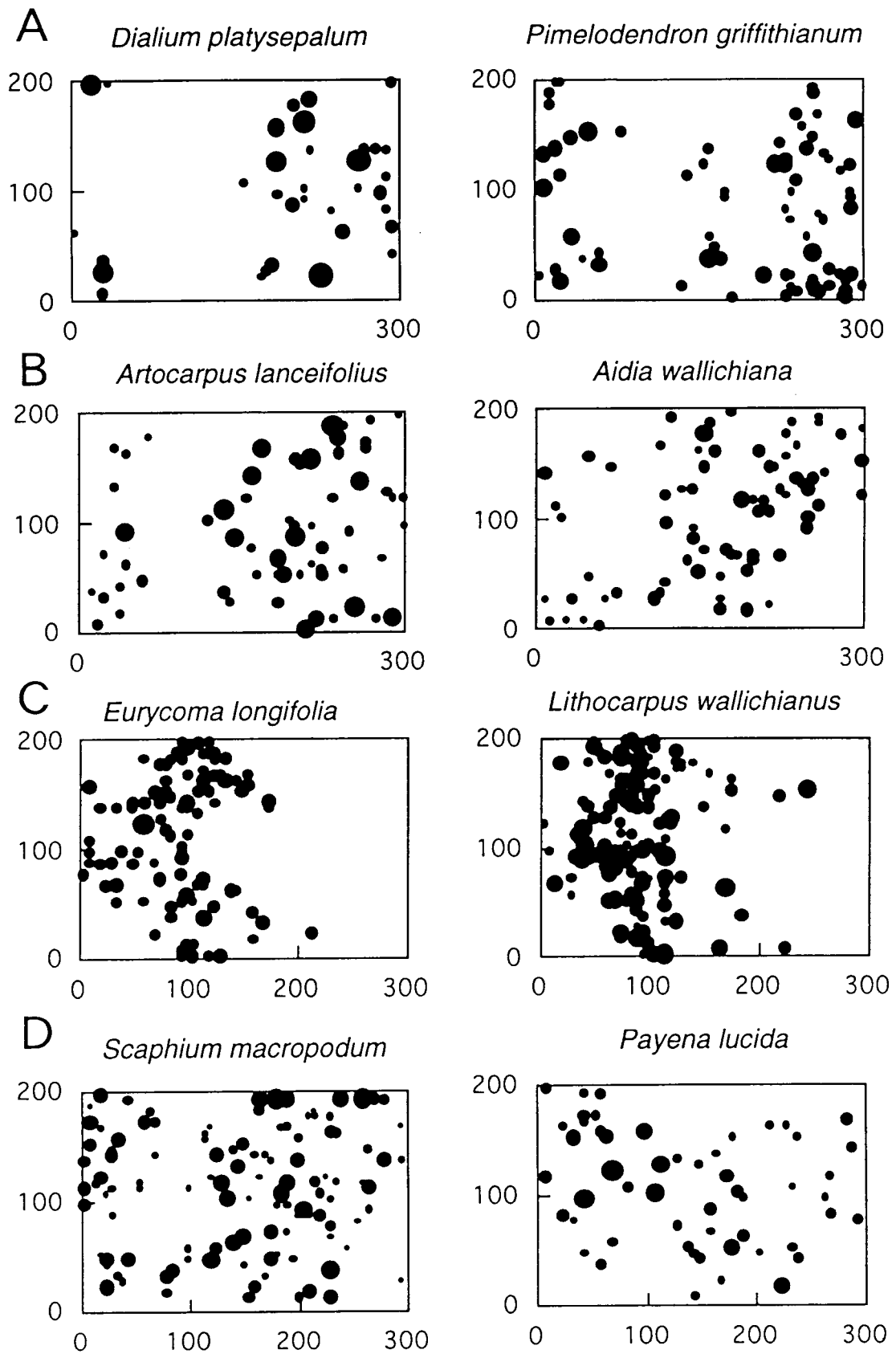


図9. 空間分布の代表例. AとBは尾根に分布が少ない種群, CとDは尾根に分布する種群.

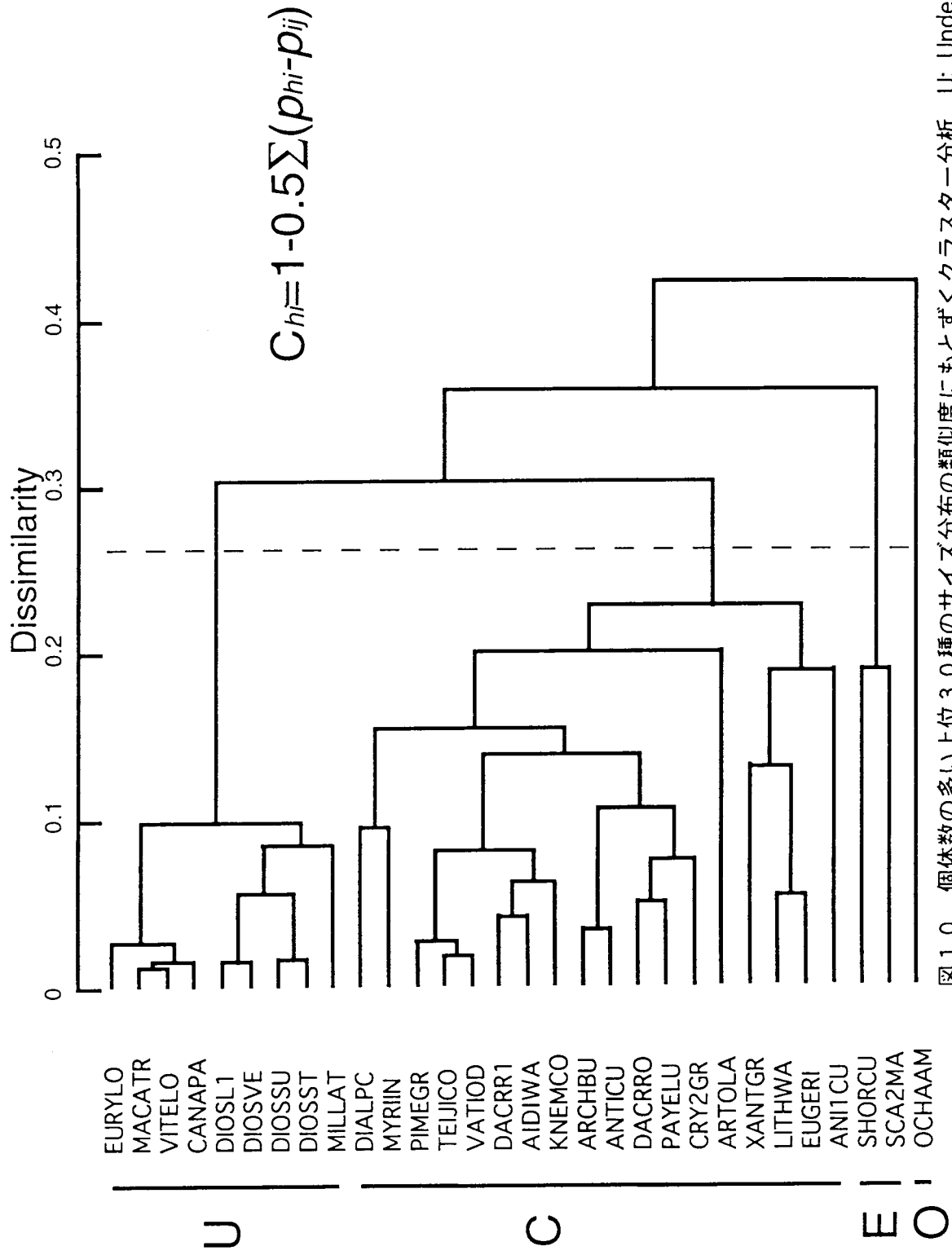
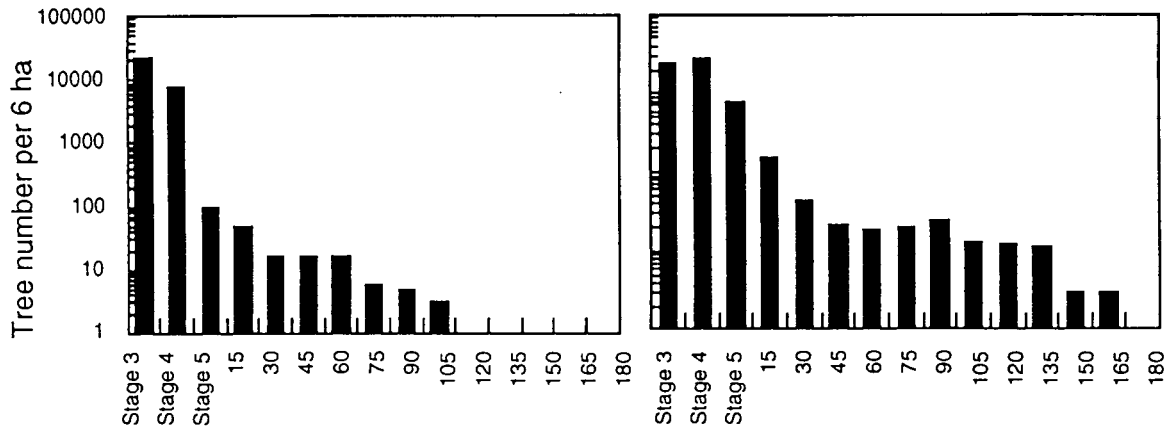


図10. 個体数の多い上位30種のサイズ分布の類似度にもとづくクラスター分析. U: Understory, C: Canopy, E: Emergent, O: Others

Emergent

Scaphium macropodum

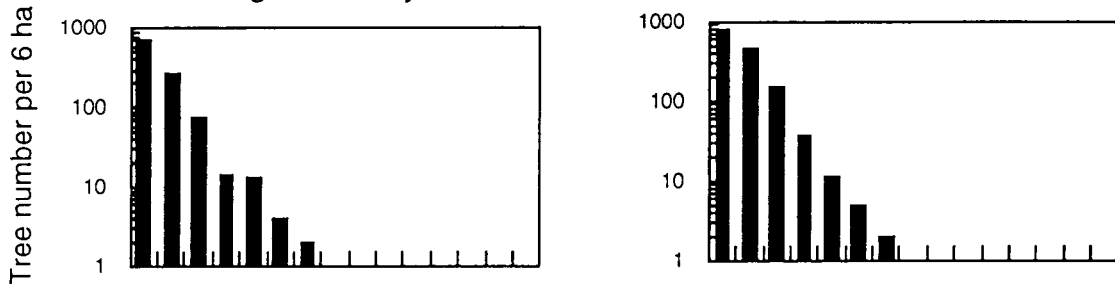
Shorea curtisii



Canopy

Eugenia ridleyi

Payena lucida



Understory

Diospyros styraciformis

Diospyros sumatrana

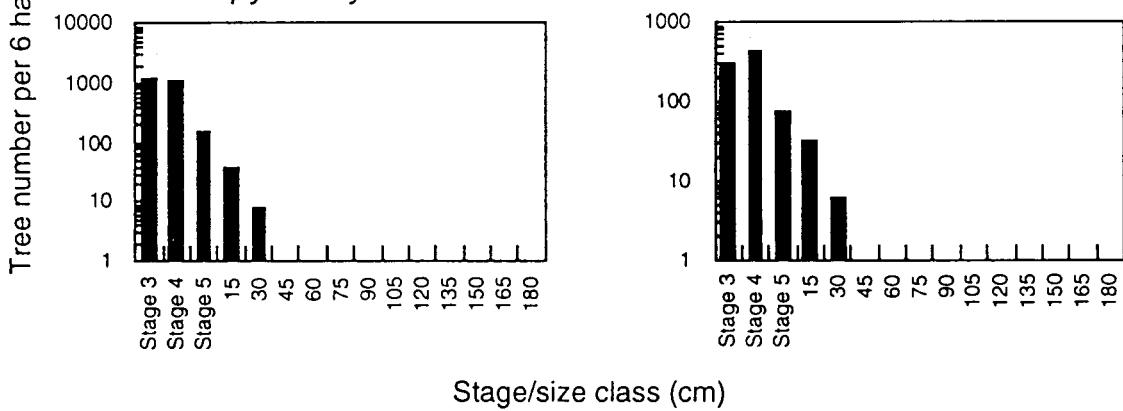


図 11. 胸高直径 (DBH) の頻度分布. Emergent, Canopy, Understory の代表例. Stage 3,4,5はDBHが5 cm以下の稚樹の頻度.