

E-1. 熱帯林生態系の環境及び構造解析に関する研究

(2) 熱帯林構成樹種の成長様式に関する研究

研究代表者 国立環境研究所 生物圏環境部 古川 昭雄

環境庁国立環境研究所

生物圏環境部 古川 昭雄

地球環境研究グループ 森林減少・砂漠化研究チーム 奥田 敏統・唐 艶鴻

木村 勝彦・藤間 剛

(委託先) 北海道大学低温科学研究所

佐藤 利幸

平成5-7年度合計予算額 47,284 千円

(平成7年度予算額 15,892 千円)

[要旨]

(1) 成長の季節性

マレーシア森林研究所の研究ステーションがあるパソー森林保護区、マレーシアの首都クアラルンプール近郊のセマンコック丘陵保護林、ケボンの森林研究所内の *Dipterocarpus baudii* Korth 人工林において、直径成長、リターの季節変動および年変動を調査した。

37 樹種、170 個体で調べた中の一部の種では、直径成長と降水量とが同調して変動していた。また、直径成長と落葉とが同調する種も見られた。しかし、一部の種では落葉の多い月と少ない月がランダムに起こっていた。しかも、多くの種が半年間の着葉期間であるのに対して、2年間もの間着葉している *Scaphium* のような種もあることが分かった。ケボンの人工林では、全リターフォールのうち葉が63%を托葉が12%を占めた。この傾向は、2年間を通して観察された。全リターフォール量は1991年が12.8 ton ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup>、1992年が9.6 ton ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup>で、有意な差が見られた。

ケボンの人工林における *Dipterocarpus baudii* の全落下量、葉および托葉の落下量の季節変動は年に2回のピークを示し、調査期間を通して同調する傾向を示した。*Dipterocarpus baudii* の全落下量、葉および托葉の落下量の時間変動は降水量の変化と有意な相関関係があった。調査期間を通して、*Dipterocarpus baudii* の開花と種子生産は葉および托葉の落下と同調していた。落下量の解析により、開花および種子生産は1991年よりも1992年の方が多く、1992年により多くの生殖器官が生産されたことにより、葉および托葉の生産量が減少していたことが分かった。

(2) シダ植物の空間分布と多様性

植栽後5年までにヤシの樹幹に定着するタマシダの仲間、10年以降に頻度が高まるシシランが棲み分けていた。この棲み分けは土壌環境要因によるものと思われた。さらに、約15種のシダ植物が確認され、狭い範囲での樹幹着生シダの種数は多いが、樹幹ごとの種組成は共通していることが分かった。

キーワード：リター、成長、生物季節、熱帯林、マレー半島

1. 序

近年における世界各地での森林の急速な減少は、森林資源の枯渇のみではなく、そこに棲息する生物種の減少をまねき、回復不可能の段階にあると危惧されている。特に、野生生物の宝庫でもある熱帯林の減少は大規模で、多くの野生生物種が消滅していると言われている。現在のところ熱帯林伐採跡地への植林が試みられているが、過去に熱帯の各地で見られた熱帯林更生にはほど遠く、自然条件における熱帯林生態系の基本的な知識、特にその環境と構造についての植物生態学的知識が研究の基盤として必要である。このような観点に立ち、本研究においては、複雑な階層構造で知られている熱帯林構成樹種

の成長様式、構造を決めるのに重要な役割を果していると考えられる着生植物の群集動態に関する基礎調査を行った。

## 2. 研究目的

### (1) 成長の季節性

年間を通して気温・降水量がほぼ一定していて、季節の変化が明瞭でない熱帯多雨林地域では、温帯地域や、熱帯でもモンスーンの影響で乾季や雨季が明瞭な地域とは異なり、植物の生育リズム、特に森林群集レベルで見た生育リズムに本質的な違いがみられる。即ち、明瞭な1年周期で繰り返される開花や落葉が種間で同調して観察されないことである。

熱帯多雨林域でもアメリカやアフリカと比べて東南アジアでは Mass flowering (一斉開花) と呼ばれる特異な現象が見られる。これは、Super-annual な開花が多く種の種で同調して起こる現象で、5年から10年程度の間隔でおこるとされている。一斉開花については多くの研究がなされているが、その機構とそれをもたらす要因には未だに不明な点が多い。また、多くの種が一斉に開花・結実することの適応的な意味や、それが誘導されたプロセスも明らかではない。一斉結実の実生の定着のタイミングや、花粉媒介をする動物、種子の散布に貢献する動物、種子を捕食する動物の個体群動態に影響するため、森林の更新過程に極めて重要な意味を持つものと考えられる。

熱帯多雨林は、高い一次生産力と有機物分解の早いことで特徴づけられている。森林生態系では、有機物を分解する土壌の分解者への炭素および養分供給源として落葉落枝が重要になる。落葉落枝量は一次生産を反映しているため、生態系研究では、一次生産量およびバイオマスや養分の回転速度を評価するための標準的な非破壊的方法として落葉落枝量の測定が行われている。そして、その結果、落葉・落枝量は  $5 \sim 15 \text{ ton ha}^{-1} \text{ y}^{-1}$  の範囲にあることが明らかにされた<sup>27, 33)</sup>。

さらに、これらの研究において熱帯林の落葉・落枝に季節的、年次的変動があることが報告されている<sup>27, 30)</sup>。このような落葉・落枝量の時間的変動はさまざまな樹種の落葉・落枝パターンを含むものである<sup>7, 14)</sup>。このため、各樹種の生物季節の研究を通して落葉・落枝の経時的パターンを説明することは困難である。落葉・落枝の季節変動は、熱帯林の気温や降水量のような気象条件に関連づけられてきた<sup>11, 19, 20, 22)</sup>。しかし、熱帯林における樹種毎の生物季節性パターンに関連づけられた落葉・落枝に関する研究は少ない<sup>26)</sup>。落葉・落枝とその樹種の生物季節の間関係を調査するには、構成樹種の単純な人工林は都合がよい。

このように、熱帯多雨林は年間を通じて高温多湿で気象要因の季節変化が不明瞭な所に発達している。そして、年間を通じて気象条件が植物の生育に適した状態にある。それにも関わらず熱帯多雨林で、樹木の成長には季節性が見られる。そこで、熱帯多雨林を構成している樹木がいつ成長しているのか、植物の活性が高いのは何時か、という点に着目して調査を行なった。

### (2) シダ植物の空間分布と多様性

熱帯多雨林の一つの特性に着生植物やつる植物の多いことがあげられる。シダ植物やラン科植物は移動世代(胞子・種子)が  $10 \sim 20 \mu\text{m}$  と小さい。サイズの小さい胞子や種子は、直立する樹木の樹幹や枝分かれした部位のくぼみに着地しうる。また、同一前葉体での自家受精能が伴った場合には定着(胞子体発達)の機会が増す。本研究では着生シダ個体群の構造と発達に着目して、垂直的な種多様性の維持機構を解明することを目的とした。そこで、熱帯林生態系の構造と多様性の維持機構を解明するための一つの試みとして、着生植物に着目して研究を行なっている。この目的のために、シダ個体群の経時変化が追跡可能なモデル系であるオイルヤシの樹幹に着生するシダの多様性と共存様式を調査した。

## 3. 調査地と方法

### (1) 成長の季節性

調査地は、半島マレーシアで3カ所で調査を行った。その一つは、マレーシア森林研究所 (FRIM) の研究ステーションとして管理されているネグリ・センピラン州のパソー ( $2^{\circ}\text{N } 102^{\circ}\text{E}$ ) の低地フタバガ

表 1. 調査地の概況.

*Dipterocarpus baudii* の DBH と樹高は平均値で、値の範囲はカッコ内に示した。

Establishment	1926
Stand age	65 years (at the onset of this research)
DBH	25.9 cm (6.5 to 57.5 cm)
Tree height	25 m (15 to 30 m)
Tree density	475 ind.·ha <sup>-1</sup>
Basal area	35 m <sup>2</sup> ·ha <sup>-1</sup>
Soil	Yellow latosols (Panton 1963)
Former land use	Vegetable field

キ林で、そこに設定されている2haの永久調査区内の樹木を対象に調査を行った。この他に、セランゴール州のセマンコック森林保護区の丘陵フタバガキ林、及びクアラルンプールの郊外ケボン (3° 14'N 101° 38' E) にある FRIM 構内の *Dipterocarpus baudii* 人工林においても調査を行った。

本研究では、成長様式の季節性を群集レベルでとらえるために、比較的少ない労力で長期間のデータを取れる方法として、2つの方法を用いた。

①デンドロメーターによる肥大成長の継続測定

パソーでの直径成長の変化の追跡には、0.1 mmの精度で直径変化を測定可能なアルミバンドタイプのデンドロメータを用いた。デンドロメータを装着したのは、37樹種170個体で、2週間間隔で測定を継続した。

②リタートラップによる落葉、落花、落果の測定

パソー、セマンコック両調査地に各100個のリタートラップ (開口面積0.5 m<sup>2</sup>) を等間隔に設置し、1ヶ月に1回落下物を回収した。回収したサンプルは研究室に持ち帰り、乾燥後、葉、花、果実/種子、その他に分けて秤量し、葉、果実については可能な限り種毎に秤量した。

ケボンでの落葉・落枝の測定は、1991年8月から1993年8月までの25ヵ月間おこなった。落葉・落枝測定用に20 m × 20 mの矩形調査地を *Dipterocarpus baudii* 人工林内に設けた。矩形調査地をさらに16個の調査地 (5 m × 5 m) に区切った。開口部面積0.5 m<sup>2</sup>の円形トラップを10個調査地内に設置した。調査期間中、落葉落枝を毎月1回の間隔で回収した。各トラップから回収したすべての落葉・落枝はビニル袋に入れ、ただちに実験室に持ち帰り、45℃で48時間乾燥させた。毎月の落葉・落枝の試料は、*Dipterocarpus baudii*の葉・托葉・花・種子、*Dipterocarpus kerii*および *Endospermum malaccense*の葉、その他の種の葉、木質器官、その他に選別した。それぞれの乾燥重量をFRIMの実験室で電子天

表 2. 土壌養分と他の化学要因.

炭素 (C)、窒素 (N): 乾重量当たりの総量; リン (P): Brayの方法による有効態; その他 (K, Na, Mg, Ca, Al, Fe): 1M-酢酸アンモニア可溶性、有機層の全量; 単位は、炭素: ton·ha<sup>-1</sup>; その他: kg·ha<sup>-1</sup>; pH: 乾燥土壌: イオン交換水=1:5.

	C	N	P	K	Na	Mg	Ca	Al	Fe	C/N	C/P	pH
Organic layer	0.77	22.1	0.8	4.0	1.1	1.4	17.5	121.7	29.3	34.7	1112	4.88
0-4 cm	5.60	355.2	16.0	9.5	0.5	4.9	18.8	14.7	3.8	15.7	350	4.11
Mineral Soil	4.12	308.0	11.1	7.3	0.6	3.5	8.8	7.0	2.2	13.4	371	4.04
4-8 cm	3.63	284.0	8.5	8.9	0.7	3.3	9.0	10.8	3.0	12.8	426	4.16
depth from	3.57	283.4	6.8	6.0	0.8	2.8	7.6	10.6	2.9	12.6	526	4.20
soil surface	3.30	275.2	5.6	7.7	0.8	3.0	8.7	19.1	4.7	11.9	590	4.22
12-16 cm												
16-20 cm												

秤を使って測定した。

*Dipterocarpus baudii*は半島部マレーシアの低地林の中でも排水のよい場所に分布し、*Shorea*属樹木同様成長が早い<sup>1)</sup>。表1にFRIMの*Dipterocarpus baudii*人工林の概況を示した。この林分の上層は*Dipterocarpus baudii*からなり、小さい個体は林分が成立した後に補植されたものである。*Endospermum malaccense* M.A. と *Elateriospermum tapos* Bl. は *Dipterocarpus baudii* の若齢木とともに下層を形成している。調査林分は *Dipterocarpus kerii* 人工林に隣接している。この林分の土壤養分条件を1993年4月に測定した。それによって得られた主要養分の垂直分布を表2に示した。

各トラップから得られた月毎の乾燥重量はある程度の正の歪を示すので、ノンパラメトリック検定法を使って各落葉・落枝の変動を解析した。1991年と1992年の年間落葉・落枝量の有意差はKruskal-Wallis およびMann-WhitneyのU検定で解析した。Spearmanの順位相関係数を降水量、気温、落葉・落枝について計算した。統計解析は、SYSTAT<sup>35)</sup> を使って行った。

## (2) シダ植物の分布

マレーシア半島部のクアラルンプール周辺、セマンコック、パソー3地域の異なった3ヶ所でのシダ植物相を調査し類似度を求めた。類似度指数 (SI, %) は、

$$SI = 100 \times 2C / (A+B) \text{ と } SI = 100 \times 3D / (A+B+C)$$

で求めた。自然林から、林縁及び人工林でのシダ構成種と出現頻度を算出した。3地域で各々1生育場所を選んで5m x 5mでのシダ出現頻度を求めた。これらの資料をもとに、数種のシダ植物について方形区面積の拡大(1m x 1m, 5m x 5m, 10m x 10m)に伴う出現頻度の変化についてスケーリング解析を行った。範囲は100m x 100mを対象とした。

この他にパソー保護林でのシダ着生率、隣接したオイルパーム林での着生様式、着生個体内の葉群構造について観察を行った。パソー保護林において *Asplenium nidus* の着生率を調べた。*Asplenium nidus* の着生が見られる林分についてベルト方形区(2m x 30m)内の胸高直径、推定樹高、林床植物種数分布を求めた。また、オイルパーム林の樹幹に着生したシダの個体群構造を解析した。着生頻度を求めるために葉痕(葉を切り落とした基部)数を求め、各種シダが着生している場所の数を葉痕数で割って相対出現頻度を求めた。被度の解析は、オイルパームの樹幹を東西南北から高さごとに撮影し、方形区での出現頻度を数えた。地上1mに着生した *Asplenium nidus* の6個体を採集し、群葉構造を解析した。

## 4. 結果及び考察

### (1) 気温・降水量のダイアグラム

熱帯地域では気温の年較差が極めて小さいため、季節は降水量の年変化、特に雨期・乾期で表現されることが多い。このような地域では、多くの植物が乾期の終わりに開花、雨期の初めに結実して、種子

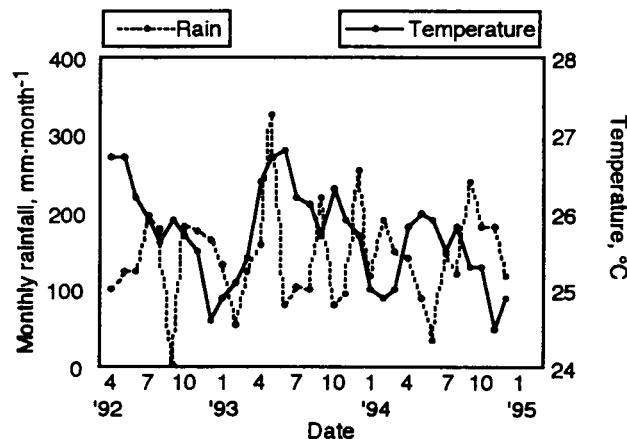


図1. パソーの気象観測ステーションでの気温と降水量の変化。

の発芽・成長が湿潤な時期に合うような成長リズムを持つため、群集全体での成長にも明瞭な同調性が見られる。東南アジアでもタイやミャンマーなどモンスーンの影響を強く受ける場所では、10月から4月までのほぼ半年は乾期で、降水量は極めて少ないため、乾期に落葉する森林が見られる。このように明瞭な乾季のある地域では、乾燥の継続が花芽の形成のトリガーになることが知られており、植物の成長の季節性を決める重要な要因となっている。

しかし、熱帯多雨林域の調査地では、長期的に見ると、一年周期の弱い降水量変化はあるものの、それ以外の変動が強く、一見するとランダムな降水量変化を示す。このため、植物は成長リズムを取るために乾燥トリガーだけを使うことは困難と思われ、少なくとも他の要因を組み合わせ、成長スケジュールを決めているものと考えられる。

縦軸を強調して気温の変動を図示すると、年較差は小さいものの比較的明瞭な月平均気温の年変化があることが読みとれる。これも日較差に比べると小さなものであるが、1月の低温が一斉開花の引き金になると言われている。微妙な温度の変化が植物季節に影響しているとする、地球規模での温暖化が熱帯林の植物季節や更新過程に影響を及ぼす可能性も考えられる。

ケボン地区の45年間の気象観測によれば<sup>30</sup>、降水量の分布は1年に2つのピークを示す二山形を示し、第一の山は3月から4月にかけてみられ、第二の山は10月から11月にかけてみられる。平均の年間降水量は2,440 mmで、年平均気温は26°Cである。図1に、1991年7月から1993年7月までの調査期間を通しての調査地の気象条件を示した。1991年の降水量は2,970 mm、1992年の降水量は2,120 mmであった。年平均気温は、1991年が27.5°C、1992年が27.6°Cであった。

## (2) 成長の季節性

### ① 直径成長

デンドロメータを装着した個体のうち約半数は年間の成長が1 mm以下とほとんど成長していなかった。さらに、20個体はまったく直径の増加が認められなかった。直径生長量が非常に小さかった個体について、各測定期間ごとに直径の増加が認められた個体数を調べたところ、直径生長量が小さい個体が降水量が多い時期に同調して成長する傾向があった(図2)。

直径生長量大きい個体について、同樹種内で直径成長速度の変化を比較したところ、直径成長速度の変化が同調する傾向が認められた。また、樹種間の比較をおこなったところ、バラツキは大きいものの直径成長速度が低下する時期が同調しており、降水量の低い時期に一致した。

1994年1月は月降水量が50 mm以下と測定期間中でもっとも雨が少なく、40個体で直径の減少が認められた。これは降水量が少ないことにより成長速度が低下していたのに加えて、乾燥による幹の収縮がおこったためと考えられる。

直径成長量大きい個体をもつ樹種について同種内で直径成長経過、および期間成長速度の変化を比較したところ、同種内の個体間では直径成長が同調している傾向が認められ、それは直径成長速度が大きい個体でより顕著であった。また、同種内で直径成長に同調性が認められた樹種間で、期間成長速度の変化を比較したところ、異なる樹種間でも期間成長速度の変化が同調していた。このような直径成長速度の変化は降水量の変化に影響されており、降水量の少ない時期に成長速度が低下するものと考えられた。

直径成長量小さい個体について、直径成長がおこっている時期を比較したところ、多くの個体が集中して直径成長をしている時期と直径成長の認められない時期が認められた。成長量小さい個体が集中して成長するのは、降水量が多い時期に一致していた。図3にフタバガキ科のショレア属3種の直径生長量の経時変化を示した。

このように、成長のよい個体の成長速度の変化、成長の悪い個体の成長する時期はともに降水量の多寡を反映しており、直径成長は季節的な変化をしめすものといえた。しかし、温帯の冬、モンスーン熱帯の乾季のように、すべての個体の直径成長が完全に停止する時期は認められなかった。

以上のように、緩い乾期をもつパソでは、降水量の変化により直径成長速度が変化した。しかし、月別の降水量は年によりかなりの変動があり、温帯や熱帯季節林のように毎年すべての個体の成長が停

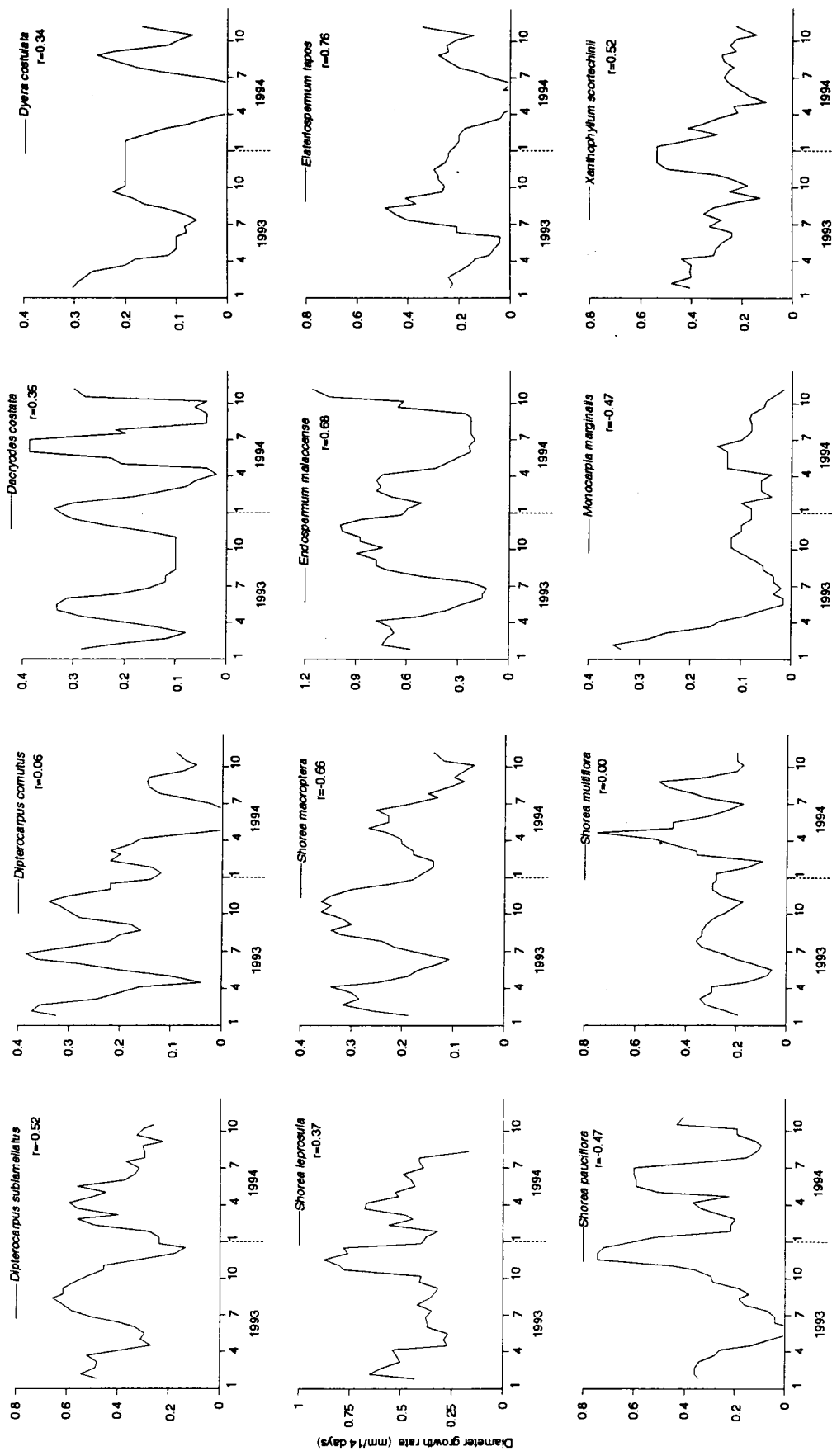


図2. パニーにおける16種の直径成長速度(5回の測定の移動平均で平滑化).  
rは1993年と1994年の同時期の成長パターンの相関係数.

止するような時期は認められず、明瞭な周期をもつ季節性はみいだせない。ただしごく短い期間ではあるが例外的に降水量が少ない時期に、多くの個体の成長が同時に停止することが確認された。

デンドロメータを装着した個体のうち約半数は年間の成長が1 mm以下とほとんど成長していなかった。さらに、20個体はまったく直径の増加が認められなかった。直径生長量が非常にちいさかった個体について、各測定期間ごとに直径の増加が認められた個体数を調べたところ、直径生長量が小さい個体が降水量が多い時期に同調して成長する傾向があった(図2)。

幹の生長は連続的ではない。デンドロメータの性質上動きがある程度間欠的になるために、図2は5回分の測定の移動平均を取って平滑化してあるが、それでも成長する時期としない時期はかなり明瞭にある。1年の周期性を見るために1993年と1994年の同時期の成長速度の相関を取ってみると、特にフタバガキ科の種群で相関係数が極めて低く、どちらかというランダムな成長をしていることが分かった。フタバガキ科以外の種では *Elateriospermum*、*Endospermum* がそれぞれ相関係数 0.76、0.68 で比較的高く、予測性の高い年変動をもつ。*Elateriospermum* は毎年2月頃に一齐に葉を入れ替え、赤い新葉が目立つことで知られている。

緩い乾期をもつパソでは、降水量の変化により直径成長速度が変化した。しかし、月別の降水量は年によりかなりの変動があり、温帯や熱帯季節林のように毎年すべての個体の成長が停止するような時期は認められず、明瞭な周期をもつ季節性はみいだせない。ただしごく短い期間ではあるが例外的に降水量が少ない時期に、多くの個体の成長が同時に停止することが確認された。

明瞭な季節性を持たない熱帯多雨林域での開花、結実といった植物季節は主にフタバガキ科の樹種についてよく調べられているものの、数年~10年に1回といった低い開花頻度を持つ種が多いこともあって、どのような環境要因がどのようにかかわっているか、まだよく理解されていない。一方で、落葉も離層形成をともなう植物季節現象であり、開花・結実とも強く関連しているはずである。落葉は頻繁に起こる現象であり、リタートラップによって得られる花や果実の落下データとあわせて熱帯多雨林地域での植物季節を解明する手がかりになると考えられる。

## ②葉、花、果実の落下量

### (ア) 種毎の落下量

図4に主要な構成種の1992年4月から1993年3月までの11ヵ月間の落葉パターンを示した。全体として4月から6月の落葉量が多いが、種によって異なるパターンを示す。また、図には示していないが同一種でも全く異なるパターンを示す場合がしばしばあった。

図5にセマンコックにおける *Shorea curtisii* と *Scaphium* の落葉パターンを示した。優占種である *Shorea curtisii* は変動は大きく落葉の多い月と少ない月があるが(連続的には落葉しない)、極めてランダムに近いパターンを示す。*Scaphium* は2番目に優占度の高い種であり、個体数も多いが、非常によく同調しており、しかも1992年6月と1994年6月に落葉が集中する2年周期の特異的なパターンを示

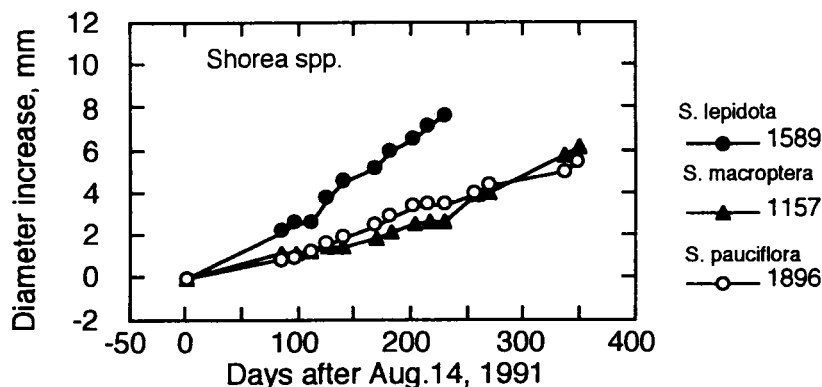


図3. フタバガキ科ショレア属3種の直径生長の変化。

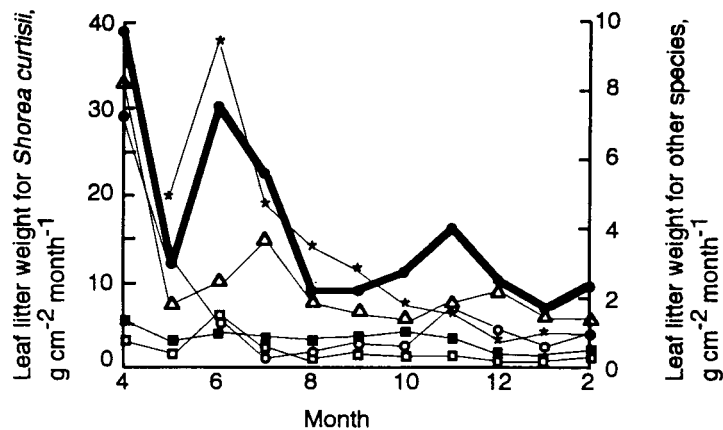


図4. 主な出現種についての種ごとの落葉量の月ごとの変化。

図中のシンボルは、*Shorea curtisii* (●) ; *Anisoptera curtisii* (○) ; *Clenolophon parvifollus* (□) ; *Lithocarpus wallicii* (Δ) ; *Scaphium macropodum* (\*) ; *Teijsmanniodendron coriaceum* (■)

した。このことから *Scaphium* は少なくとも葉の寿命が2年間あり、林冠に達する種類としては寿命が長いことがわかる。なお、*Scaphium* は調査期間中全く結実が観察されなかった。この種の結実は落葉のすぐ後におこることが知られており、開花は落葉と同時に起こるものと考えられる。今後、一斉開花がおきた場合、2年周期の落葉パターンがずれるのか、あるいは他の種とは異なる時期に結実するのかに興味を持たれる。

図6にセマンコックにおいて多く結実した種の種子落下パターンを示した。落葉に比べると結実する時期は限られている。調査を行った3年間にフタバガキ科の樹種をはじめとする優占度の高い種類の結実は顕著でなく、特にパソーにおいてはほとんど結実しなかった。セマンコックにおいては図7に示したように1992年の秋に比較的多くの結実があり、小規模な一斉開花であると考えられた。しかし、セマンコックで極めて優占度の高い *Shorea curtisii* は結実したものの量は少なかった。従って、ここに示した落葉パターンは優占種のもので、花と果実の落下パターンはやや異なった種群のものになるが、落葉が結実の年に多くなっている。開花と展葉、落葉は通常ほぼ同じ月におこるので、結実と何らかの関係があることは間違いないようである。

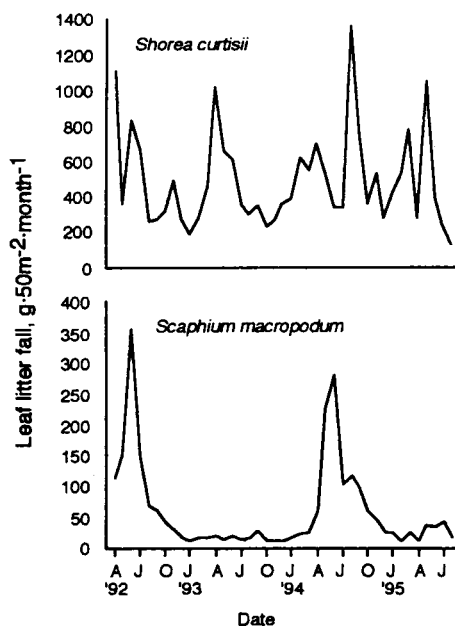


図5. セマンコックにおける2種の落葉パターン。



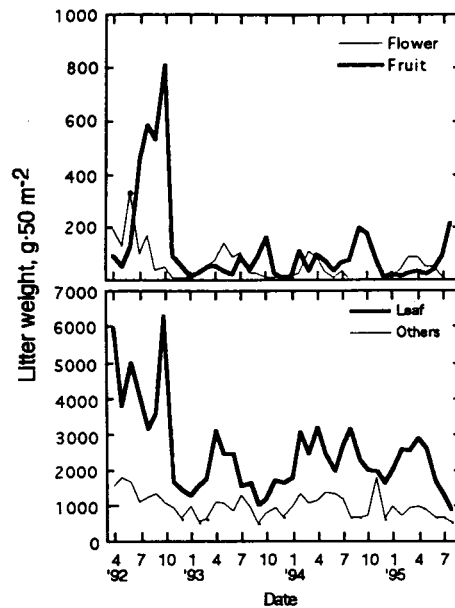


図6.セマンコックにおける花、果実、葉、その他の落下パターン

パソニーにおいて巨大高木層（エマージェント）を形成する重要なメンバーの一つであるマメ科の *Koompassia* は個体毎に同調性のない独自の明瞭な落葉周期を持つ（図8）。個々の個体の落葉はほぼ1年周期で、一斉に落葉し、ほとんど葉のない時期が観察された。このように個体毎の成長リズムがずれていると開花時に個体間で受粉できないことになり、繁殖にとっては明らかに不都合である。調査期間中にプロット内での結実は全く見られなかったが、一斉開花時には落葉パターンが同調する可能性もあり、DNAやアイソザイムを使った系統解析により、この点を明らかにするべきであろう。

(イ) *Dipterocarpus baudii* の生物季節性

表3に1年目と2年目の落葉・落枝の割合を示した。落葉・落枝の割合は、平均で、*Dipterocarpus baudii*の葉が63%、*Dipterocarpus baudii*の托葉が12%、その他の葉が14%、枝が9%であった。落葉・落枝の割合で特徴的なのは、*Dipterocarpus baudii*の落葉量が高い割合を占めていることで、2年間通して観察された。

年間の落葉・落枝量は、1年目が12.8 ton·ha<sup>-1</sup>·y<sup>-1</sup>、2年目が9.3 ton·ha<sup>-1</sup>·y<sup>-1</sup>であった。この二年間の落葉・枝量の間には有意な差が認められた (p<0.01)。 *Dipterocarpus baudii*の葉と托葉と枝は1年目と2年目で有意に異なっていた。 *Dipterocarpus baudii*の月平均落葉量は675 kg·ha<sup>-1</sup>·y<sup>-1</sup>と458 kg·ha<sup>-1</sup>·y<sup>-1</sup>で1年目と2年目とで有意な差がみられた (p<0.001)。 *Dipterocarpus baudii*の托葉では、130 kg·ha<sup>-1</sup>·y<sup>-1</sup>と82 kg·ha<sup>-1</sup>·y<sup>-1</sup>でありこれにも有意差があった。その他の落下量は、4 kg·ha<sup>-1</sup>·y<sup>-1</sup>と31 kg·ha<sup>-1</sup>·y<sup>-1</sup>であり有意差がある。 *Dipterocarpus kerii*や *Endospermum malaccense*などの葉の落下量には明らかな年次変動は観察されなかった。

図9に落葉・落枝の季節変動を示した。各器官の示す季節性を統計的に解析したところ、落葉・落枝全体、 *Dipterocarpus baudii*の葉、 *Dipterocarpus baudii*の托葉、 *Dipterocarpus kerii*の葉、その他は明らかに月毎の変動を示した (p<0.01)。一方、それ以外の落葉・落枝は25ヵ月の調査期間中有意な変動を示さなかった (p>0.05)。落葉・落枝パターンの季節変化を前述の5つの器官（落葉・落枝全体を含む）で比較した。各器官の季節変化はSpearmanの順位相関係数法で検定した。落葉・落枝全体、 *Dipterocarpus baudii*の葉、 *Dipterocarpus baudii*の托葉の示す季節変動は、調査期間中類似の傾向を示した (p<0.01)。さらに、月毎の落葉・落枝は月毎の降水量と有意な相関を示した (r=0.47, p<0.05)。

*Dipterocarpus baudii*の葉と托葉はその季節パターンとして一年に二回のピークを示した。葉および托葉の落下はそれぞれ落葉および展葉の生物季節性パターンの良い指標となる。調査期間中、

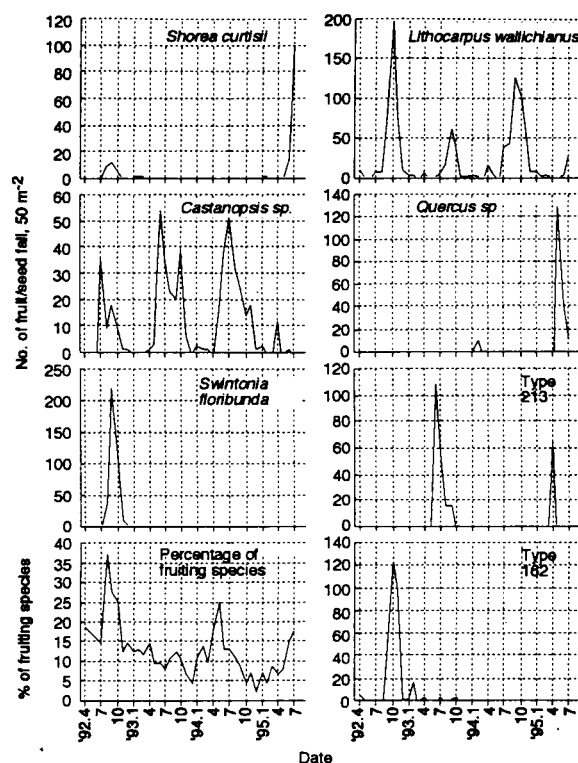


図7. セマンコックの果実/種子落下の季節変化。

*Dipterocarpus baudii* の落葉パターンは托葉の落下パターンとよく同調していた ( $p < 0.001$ )。25ヵ月の調査期間中、托葉と葉の落下の季節パターンは図10に示すような4つの期間からなる。一年目は、葉および托葉の落下第一期間と落下第二期間が10月から11月と5月から6月の二度の雨期に一致した。二年目は、8月から3月の第三期間と4月から8月の第四期間に分けられた。コレログラム分析によれば、*Dipterocarpus baudii* の葉と托葉の落下には明らかな周期制が認められ (葉で  $p < 0.05$ 、托葉で  $p < 0.01$ )、どちらの器官も落下周期は7ヵ月であった。

葉や托葉の落下よりも、花と種子の落下の季節変動および年次変動は大きかった。一年目、調査地内では花の落下はみられなかったが、1992年4月に少々の種子の落下があった。二年目、1992年8月から11月と1993年1月から3月の二回花が落下した。花の生産量は、二回目の落花期の方が明らかに多

表3. 1991年8月から1992年7月まで(第1年目)と1992年8月から1993年7月まで(第2年目)の落葉・落枝量。落葉・落枝量は  $\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{y}^{-1}$  で示した。カッコ内に相対値(%)を示した。

	first year	second year
Leaf of <i>Dipterocarpus baudii</i>	8096 (63.3)	5500 (59.2)
Stipule of <i>Dipterocarpus baudii</i>	1556 (12.2)	980 (10.5)
Leaf of <i>Dipterocarpus kerii</i>	151 (1.2)	152 (1.6)
Leaf of <i>Endospermum malaccense</i>	222 (1.7)	252 (2.7)
Other leaf	1293 (10.1)	1145 (12.3)
Twig and Branch	1410 (11.0)	751 (8.1)
Flower	0 (0.0)	27 (0.3)
Seed	9.8 (0.1)	120 (1.3)
Miscellaneous	49 (0.4)	374 (4.0)
Total	12787 (100.0)	9301 (100.0)

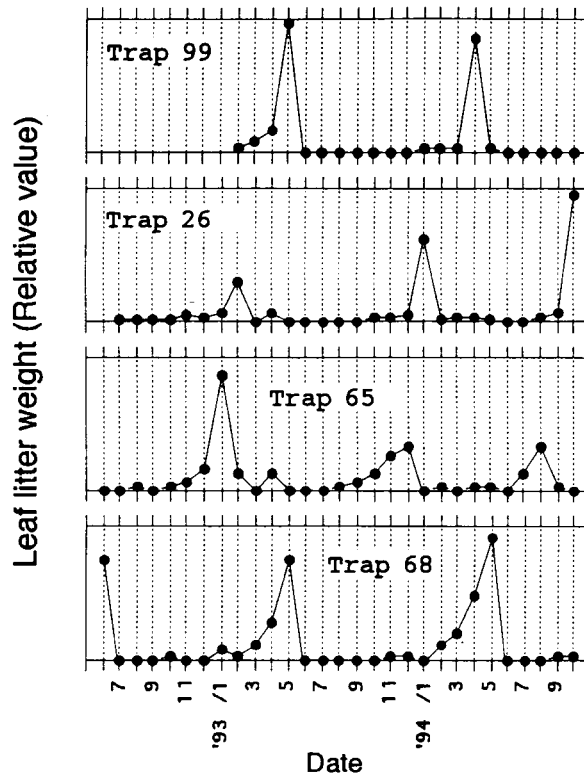


図8. 異なるトラップに落下した *Koompassia* の落葉パターン (パター).

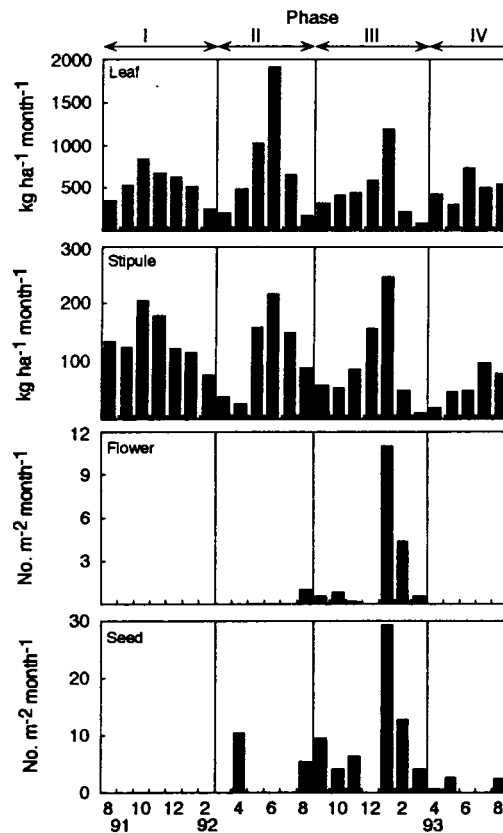


図9. 1991年8月から1993年8月までの *Dipterocarpus baudi* 人工林の落葉・落枝の季節変化。棒グラフ：繰り返し10回の平均値；縦線：標準誤差。

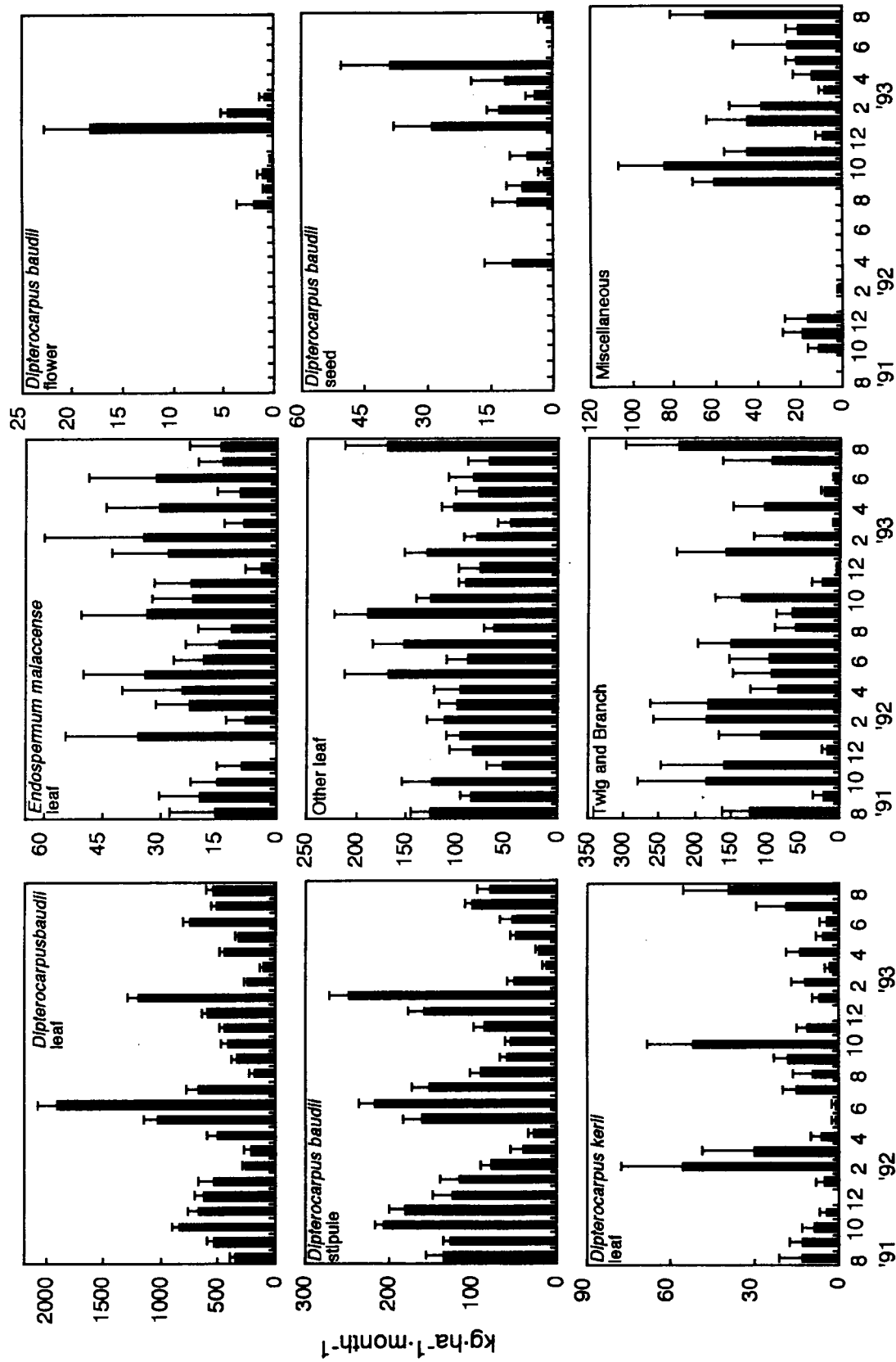


図10. *Dipterocarpus baudii*の葉, 托葉, 花, 種子の落下における生物季節性。25ヵ月の調査期間を葉および托葉の落下様式にしたがって4期間に分けた。

かった。二年目の場合、種子の落下は落花と同調していた。一回目の落花は葉および托葉の落下の終了時に生じた。二回目の落花は葉、托葉および種子の落下によく同調しており、成熟種子を生産した。一回目と二回目の落花期には、落花直後から小さな不稔種子の落下がみられた。成熟種子は、1993年4月から5月のみに生じた。このことから、種子の成熟には開花後3～4ヵ月かかり、大多数は成熟する前に落下することがわかる。

この人工林で推定された全落葉・落枝量は他の熱帯多雨林で記録されている5～15 ton·ha<sup>-1</sup>·y<sup>-1</sup>という値の範囲内にあった<sup>26,33)</sup>。この調査地における年間落葉・落枝量は9.6～12.8 ton·ha<sup>-1</sup>·y<sup>-1</sup>であり、一年目と二年目の間には有意な差が認められた。落葉・落枝の年次変動は他の熱帯林でもみられることが知られている。最小落葉・落枝量に対する最大落葉・落枝量の比で表わされる年次変動は、パナマの二次林で1.4:1<sup>15)</sup>、マレーシアのパソーにある熱帯多雨林で1.4:1<sup>16)</sup>、ベネズエラの熱帯雨緑林で1.6:1<sup>12)</sup>、インドの熱帯山地林で1.9:1<sup>17)</sup>であった。本調査地の場合、最も高い値と最も低い値の比は1.3:1であった。このような落葉・落枝の年次変動を説明するために、Spain<sup>30)</sup>は木質器官の落下量の差異を挙げ、Bernhard<sup>2)</sup>は降水量や気温といった気象条件を挙げていた。本調査地では、落葉・落枝の構成は二年間を通じて大きな違いはなかった。落葉・落枝の構成は、調査地が*Dipterocarpus baudii*の単一樹種からなる植林地であることを反映し、*Dipterocarpus baudii*の葉と托葉が高い割合を占めていることで特徴づけられる。すなわち、落葉・落枝の年次変動は葉の生産の変動によって説明できるものと考えられる。

熱帯多雨林において、これまでの落葉・落枝の研究で樹木の生物季節に依存した季節変動を示してきたが、森林を構成する各樹種の生物季節性様式によってすべてが説明できたわけではない<sup>2,14,30)</sup>。この人工林においては、*Dipterocarpus baudii*と*Dipterocarpus kerii*の二種は落葉パターンから推察される栄養成長の明白な周期性を示した。下層木である*Endospermum malaccense*は連続的な落葉様式を示した。これら3種のうち、*Dipterocarpus baudii*の生殖および栄養成長の季節性を葉、托葉、花、種子の落下を解析することにより、托葉の落下は、新葉の展開の指標となりうるものと思われる。葉の落下は、枝条から葉を落とすことの指標となりうるので、落葉と新葉の展開はこの調査期間中よく同調していたことを示している。托葉と葉の落下が同調しているということは、枝条に新葉がでるときに古い葉を落とすことを示唆する。このことは、枝条上の葉の分布を野外で観察し確認できたことから明らかであろう。樹冠内で新葉は当年性枝のみに着葉しており、より古い枝条には葉はみられない。落葉と展葉の同調は新葉と古い葉の交換として解釈できる<sup>21)</sup>。このような同調は熱帯樹木では普通みられる「leaf exchange (葉の交換)」現象で、樹種によっても、また、生育条件によっても異なるが、葉の平均寿命はおよそ半年程度であるとされている<sup>17)</sup>。

葉および托葉の落下は1年に2回のピークをとめない明らかな季節性を示した。落葉落枝の季節性は降水様式と有意な相関関係を示した。Ng<sup>21)</sup>は半島マレーシアに生育する9属67種120個体の樹木の生物季節性に関するデータを解析し、平均的にみれば1年に2回つまり4月と10月に展葉活動がみられることを報告している。また、Ng<sup>21)</sup>は、5年間の展葉ピークの年次変動について以下のように述べ

表4. 調査地点数におうじた積算種数.

地域 (生育場所)	積算種数 (TN)				積算出現 種数 (N)	平均 種数	β 多様度
	調査地点数						
	10	20	30	40			
セマンコック (自然林林床)	22	28	32	33	240	6.00	5.50
ケボン (カプール人工林林床)	14	19	21	29	146	3.65	7.95
パソー (自然林林床)	16	18	18	19	108	2.70	7.03
パソー (自然林ギャップ)	14	20	21	25	89	2.45	10.20
パソー (オイルヤシ植林林床)	17	20	21	23	174	4.35	5.29
パソー (オイルヤシ樹冠)	11	12	12	14	211	5.28	2.65

表5. オイルパームに出現するシダ植物の種とその出現頻度.

供試木	高さ	葉痕数	シダのある 葉痕数	出現頻度	種数 (N)	方角
	(m)			%		南-北
A	1	35	19	54.29	2	2.79 - 2.52
B	1	40	18	45.00	4	4.87 - 2.13
C	1	80	25	31.25	3	9.88 - 5.78
D	2	70	18	25.71	2	4.61 - 2.79
E	2	80	28	35.00	3	5.66 - 3.96
F	2	84	44	52.38	3	20.08 - 13.11
G	4	240	198	82.50	4	3.64 - 20.61
H	4.5	217	105	48.39	5	4.30 - 3.10
I	4.5	231	98	42.42	7	5.93 - 4.77
J	4.5	288	107	37.15	4	3.03 - 7.27
K	5	216	94	43.52	6	14.35 - 10.87
L	5	232	55	23.71	5	2.76 - 2.76
M	5	272	96	35.29	6	5.53 - 3.22
N	5.5	264	92	34.85	8	12.32 - 7.33
O	5.5	288	148	51.39	8	6.00 - 32.67
P	6	200	120	60.00	8	1.55 - 1.75
Q	6	224	147	65.63	7	1.51 - 2.83
R	6	288	108	37.50	4	10.38 - 4.25
S	6	288	144	50.00	6	3.95 - 3.95
T	6.5	259	110	42.47	8	1.94 - 1.51
U	6.5	315	197	62.54	8	7.63 - 1.40
V	6.5	320	95	29.69	7	6.86 - 6.12
W	7	312	107	34.29	4	2.94 - 3.18
X	8	360	197	54.72	9	3.00 - 3.38
Y	8	344	175	50.87	11	5.92 - 5.53

\* : オイルヤシ樹幹の表面積は約  $0.6 \text{ m} \times 3.14 \times 10 \text{ m} = 19 \text{ m}^2$  である。

$\beta$  多様度は 40 地点での積算種数 (TN) を方形区あたりの平均種数で割った値である。

ている。1年という周期でみた場合、展葉にみられる2回のピークは降水のピークと同時に生じていた。落葉落枝の1年2回のピークはクアラランプール近郊の Hill Dipterocarp Forest (丘陵フタバガキ林) でも観察されている<sup>20)</sup>。本研究において、*Dipterocarpus baudii*の葉と托葉の落下は1年に2回のピークを示し、Ng<sup>21)</sup> や Medway<sup>20)</sup> の報告にみられたように降水との相関関係が認められた。

フタバガキ科の樹木は、一斉開花をすることで知られている<sup>21)</sup>。しかし、フタバガキ科の生殖における生物季節性はこれまで栄養成長に触れずに研究されてきた。*Dipterocarpus baudii*は展葉と落葉に1年に2回のピークがあった。1年目には、開花および種子の生産が少なく、2年目に多かった。生殖枝と栄養枝は樹木の似通った位置を占める芽から生じる<sup>21)</sup>。生殖器官と葉の生産は相互補完的であろう。2年目には、開花のピークが展葉のピークと同調していたことが観察され、花芽の生産が葉の生産を減少させ、ついで落葉を減少させることが示された。Ng<sup>21)</sup> は、樹木や森林の成長を管理する手段を得るために栄養成長と生殖成長の平衡の性質を発見すべきであると言っているが、今回の観察により、*Dipterocarpus baudii*の場合、栄養成長と生殖成長は相互補完的であることが明らかになった。すなわち、栄養成長と生殖成長の平衡を通して落葉の年次変動を説明しうるものと考えられる。さらに、*Dipterocarpus baudii*人工林における落葉生産の年次変動に開花は重要な役割を果たしているといえる。

### (3) シダ植物の分布

マレーシア半島低地のシダ植物の種構成と頻度を調べた。調査範囲はセマンコック、ケボン、パソーでそれぞれ2haである。調査全域(800方形区および156本オイルヤシ樹幹)における5m x 5mあたりの種数はそれぞれ、セマンコック自然林では0~13種(平均3.5種)・ケボン人工林では0~5種(平

均 1.0 種)・パソー自然林では 0~6 種 (平均 1.5 種)・パソオイルヤシ林床では 0~6 種 (平均 3.0 種) 及びオイルヤシ樹幹では 1~8 種 (平均 4.5 種) / 0.6 m x 3.14 x 10 m である。19~25 m<sup>2</sup> の狭い範囲では、樹幹スケールでは樹幹>セマンコック自然林>オイルヤシ林床>パソー自然林>ケボン人工林床の順にシダ多様度が高いことが導かれた。調査方形区のうち多くの種数が確認できた上位 40 地点 (5 m x 5 m 方形区 40 個) とオイルヤシ樹幹 40 本について種多様度をまとめた (表 4)。

それぞれの地域、及びパソーの生育場所における 40 地点の平均種数 ( $\alpha$  多様度) はセマンコック自然林林床とオイルヤシ樹幹で 5~6 種ともっとも高い。一方、方形区ごとの  $\beta$  多様度の違いは自然林ギャップで最も高く、オイルヤシ樹幹で最も低い。積算出現種数はある程度豊富さを示すことから、パソの生育場所ごとのシダの頻度はオイルヤシ樹幹>オイルヤシ林床>自然林林床>自然林ギャップの順となる。積算種数が  $\gamma$  多様度に相当し、おしなべてセマンコック自然林林床が最も高く、オイルヤシ樹幹がもっとも低かった。

*Asplenium nidus* は直径 12~75 cm、樹高 8~40 m、着生高 8~25 m で確認された。パソー森林内では 316 本の樹木 (2m 以上) に確認され、*Asplenium nidus* が着生した樹木は 9 本 (2.8%) あった。着生シダが見られるの個のベルトで、316 本の樹木 (2 m 以上) が確認され、*Asplenium nidus* を着生させた樹木は 9 本 (2.8%) であった。直径 10 cm 以上の樹木は 48 本であるから、18.8% となる。着生シダが見られるのは胸高直径 12 cm 以上、樹高 8 m 以上の樹木であった。

表 5 には樹高の違う 25 本のオイルパームに出現する種と頻度を示した。樹幹全体での出現頻度は 24~67% であり、平均 45.2 ± 13.4% となる。相対出現頻度の樹高依存性はない。被度は樹高に応じて増加傾向がありそうである。種数は樹高に伴って 2~11 種と増加する傾向がある。種組成に着目すると、樹高 1~8.5 m のオイルパーム全てで確認できた種は、*Nephrolepis biserrata* と *Davalia denticulata* である。5.5 m 以上の樹幹にのみ見られる種が 4 種ある (*Vittaria elongata*, *Drynaria sparsisera*, *Polypodium* sp., *Phymatosorus scolopendria*)。

図 10 に樹高 7 m のオイルパームに関して、高さごとの種組成と相対出現頻度をまとめた。地上高の増加に伴って頻度が次第に高まる。各々の高さでの種数は 2~5 m<sup>-1</sup> であった。

各樹幹に見られる各シダ種の出現頻度は、25 本のうち 11 本以上の樹幹に確認でき、低木から高木まで広く生育できる種群は *Nephrolepis biserrata*, *Davalia dentata*, *Vittaria ensiformis*, *Asplenium nidus*, *Asplenium glaucophyllum* と *Asplenium longissimum* の 6 種であった。これら 6 種全て確認できた樹幹は 5 本であった。

樹高 6~8 m のオイルパームに着生した *Asplenium nidus* 6 個体の根茎に棲む昆虫相の分布を調査した。同定が完了していないが、いずれの根茎にも、ゴキブリ類・ハサミムシ類がみられた。大まかにはムカデ類・アリ類・クモ類など計約 20 種であり、各根茎にはダニ類・トビムシ類を含め 10 種ほど生存していると思われる。サイズの最も大きいものはゴキブリ類 1~2 cm であり、ハサミムシ類は卵、幼虫、成虫すべての生活史相が 6 個体すべての根茎で確認された。

本研究は、熱帯林の多様性を支える一つの着生 (シダ) 植物の個体群構造を、マクロ (自然林: 2 m x 30 m x 40 m) からメゾ (個体・オイルパーム樹幹: 0.5 m x 1 m x 5 m) そしてマイクロ (個体内器官・根茎: 10 cm x 20 cm x 20 cm) 視野へと 3 段階のスケールダウンを行った。こうしたスケール解析では、調査範囲の大きさに応じて調査精度や調査対象を一定化することが難しい。本調査でも、マクロスケールでは *Asplenium nidus* の出現頻度: メゾスケールでは複数シダの共存: ミクロスケールでは群葉構造と昆虫相を解析する試みた。しかしマクロスケールの自然林の比較とミクロスケールの昆虫相解析は今後の調査と解析が待たれる。

ここでは、オイルパーム樹幹の垂直方向のシダ相の定量比較の整理ができたにとどまる。定着プロセスは背丈の低い樹幹に見られる種、*Nephrolepis biserrata* や *Davalia denticulata* から開始すると言えよう。地上性の帰化シダと言われる *Adiantum latifolium* や *Thelypteris* sp. も僅かに樹幹下部に見られる。オイルパームは一カ月に約 2 枚の大きな葉を展開するといわれるから、葉痕からも大まかな樹齢推定が可能である。20 年を過ぎると葉痕 (葉の基部) が下部から脱落する。その頃には実をつける群葉基部

も 10 m を越え、収穫作業も難しいと言われる。

スライドに基づく被度解析は現在進行中であり、若い樹高の 1~2 m のものでは小型のシダが葉痕のすきまに多くみられ、やがて樹高の高まりとともに上部に移動しシダも大型化することが確認できる。樹幹の中央部に群葉を広げる *Asplenium nidus* を除くと、高木樹幹全体としては逆三角錐の構造を示す。このことは陽地性シダがオイルパームの主構成員であることを示す。

パソー保護林は、FRIM の低地熱帯林やフレーザーズヒルの丘陵熱帯林よりも着生シダが少なかった。このことは、着生シダの種数は、当然のことながら生育環境によって大きく影響を受けていることを示唆している。すなわち、そこに生育する樹木の幹の形態や分枝の仕方によってシダの胞子が付着できるチャンスが決り、それによって種数も決定されるものと考えられる。今後は、異なった場所の自然林で調査を行ない、上述の仮説を検証する必要がある。

各調査地域間と生育場所間での確認種数と共存率（類似度指数）を求めた。3 地域での共通種数は 9~15 種であり、類似度指数（SI）は 18~30% となった。3 地域 3 生育場所での共通種数は 0-11 種であり、類似度指数は生育場所間の類似度は 0.0~64.5% と変異が多かった。地域間では 17.8~30.2% であった。

永久方形区 3 地点での種の出現頻度分布を図 11 に示した。方形区サイズによって種数分布は変わったが、セマンコックでの出現種数が最も大きかった。総シダ種数はセマンコックで 35 種 / 400 区、ケボンで 19 種 / 171 区、パソーで 15 種 / 400 区であった。

セマンコックとパソーで方形区サイズを変えたときの方形区内種数の頻度分布の変化を調べた。パソーでは方形区面積を 5 m x 5 m、10 m x 10 m、20 m x 20 m と拡大すると、0.93、1.80 から 2.84 種と増加し、セマンコックでは 3.06、5.67 から 9.84 種へと増加した。

セマンコックでのシダ植物数種の空間配置（水平分布）を調べた。*Bolbitis sinuata* は 1 m x 1 m の方形区での頻度（28 区）が高く、その他の 3 種の頻度（3-9 区）は低かった。一方、10 m x 10 m と 5 m x 5 m 方形区では *Tectaria singaporeana* の頻度が最も高く、*Abocopteris rubicunda* と *Diplazium tomentosum* はそれぞれ中間的なパターンを示した。

10 m x 10 m 区で確認された 16 種のうち、*Bolbitis sinuata* は 1 m x 1 m の狭い範囲では高い頻度を示したが、方形区の面積を 5 m x 5 m ~ 10 m x 10 m に広げると頻度が低くなった。*Thelypteris singalanensis* ではいずれの方形区でも頻度は変わらず約 20% であった。他の種は狭い範囲で低い頻度を示し、方形区面

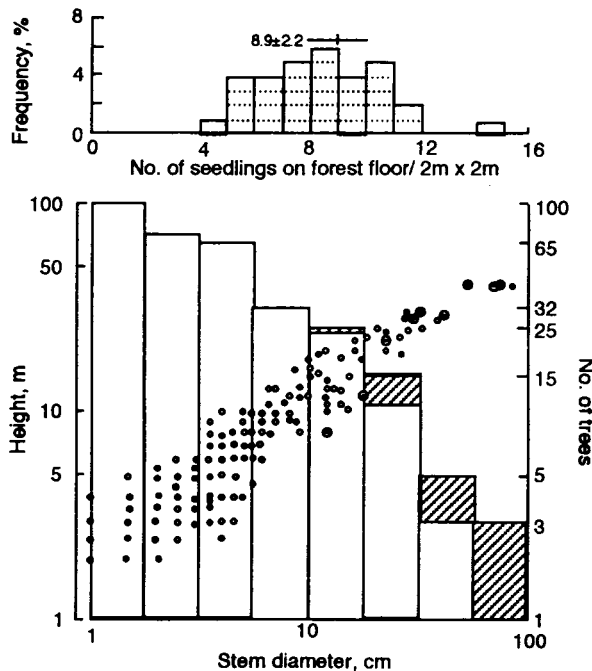


図 11. 着生シダが付着しているオイルパームのサイズによって表した森林構造。



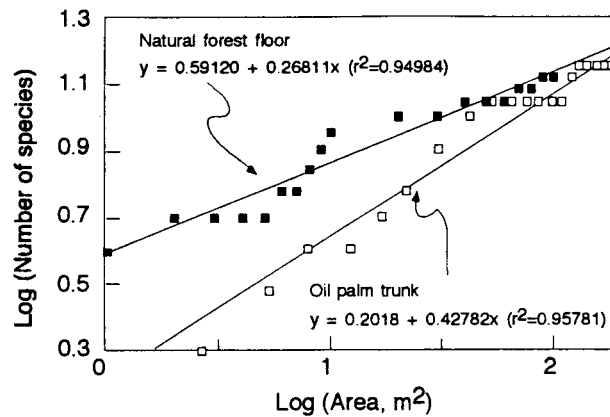


図 12. オイルヤシ樹幹とセマンコック自然林林床の種数と面積の対応。

積を広げると頻度が高まる傾向にあった。頻度の高まり度合いは種によって大きく異なり、*Tectaria singaporeana* が最も顕著であった。

パソアのオイルヤシ樹幹とセマンコックの丘陵熱帯林床の種多様度を比較した(図 1 3)。多様度は、 $\alpha = \log(S) / \log(A)$ 、 $\beta = SS/s/A$  として算出した。ただし、 $\alpha$ 、 $\beta$  は多様度、 $S$  は種数、 $s$  は平均種数、 $A$  は面積。面積-種数関係より求めた  $\alpha$  多様度は、オイルヤシの樹幹で 0.43 ( $r^2=0.958$ )、セマンコックの林床で 0.27 ( $r^2=0.950$ ) となった。 $\beta$  多様度は方形区面積によって異なり、オイルヤシ樹幹の 10 m x 10 m で 2.52、1 m x 1 m で 4.00 となった。またセマンコック自然林林床では 10 m x 10 m で 2.65、1 m x 1 m で 3.75 となった。 $\alpha$  多様度は人工林樹幹が高く、 $\beta$  多様度は自然林で高いことが示された。

1991 年以降 3 回の調査で確認できたシダ植物の総種数は 114 であった。マレー半島には約 500 種が報告されており<sup>10, 25</sup>、これまでの調査で約 20% のシダを調査したことになる。今年度の調査で、地域内の生育場所間の類似度指数は地域間のものより変動が大きく、熱帯林のシダ植物は狭い範囲での生育場所に応じて棲み分けていることが分った。さらに、狭い範囲での高い頻度を示す *Bolbitis sinuata* と狭い範囲で低く広い範囲で高い頻度を示す *Tectaria singaporeana* の極端な二型が確認できた。前者は低湿地の限られた場所に分布し、後者は点々と広範囲に分布する傾向が見られた。

## 5. 引用文献

1. Appanah, S. & Weinland, G. 1993. Planting quality timber trees in Peninsular Malaysia. Malayan Forest Record No.38. Forest Research Institute Malaysia. 221pp.
2. Bernhard, F. 1970. Etude de la litière et des sa contribution au cycle des éléments minéraux en forêt ombrophile de Côte d'Ivoire. Oecologia Plantarum, 5: 247-266
3. Bernhard-Reversat, F. 1976. Essai de comparaison des cycles d'éléments minéraux dans les plantations de Framiré (*Terminalia ivorensis*) et en forêt naturelle de Côte-d'Ivoire. Revue Bois et Forêt des Tropiques, 167: 25-38.
4. Bormann, F. H. & Likens G. E. 1979. Pattern and process in a forested ecosystem. Springer-Verlag. 244pp. New York.
5. Brasell, H. M., Unwin, G. L. & Stocker, G. C. 1980. The quantity, temporal distribution and mineral-element content of litterfall in two forest types at two sites in tropical Australia. Journal of Ecology 68: 123-139.
6. Bruijnjeel, L. A. 1985. Nutrient content of litterfall in coniferous forest plantation in central Java, Indonesia. Journal of Tropical Ecology 1: 353-372.
7. Burghouts, T. B. A., Campbell, E. J. F. & Kolderman, P. J. 1993. Effects of tree species heterogeneity on leaf fall in primary and logged dipterocarp forest in the Ulu Segma Forest Reserve, Saba, Malaysia. Journal of Tropical Ecology 9: 1-26.

8. Egunjobi, J. K. & Onweluzo, B. S. 1979. Litterfall, mineral turnover and litter accumulation in *Pinus caribaea* L. stands at Ibadan, Nigeria. *Biotropica* 11: 251-255
9. Ewel, J. J. 1976. Litterfall and leaf decomposition in a tropical forest succession in eastern Guatemala. *Journal of Ecology* 64: 293-308.
10. Holttum, R.E. (1954) *Flora of Malaysia Vol. II Ferns*. Government Printing Office, Singapore. 653pp.
11. Jackson, J.F. 1978. Seasonality of flowering and leaf-fall in a Brazilian subtropical lower montane moist forest. *Biotropica* 10: 38-42
12. Jordan, C. F. 1985. *Nutrient Cycling in Tropical Rain Forest*. 190pp. John Wiley and Sons. New York.
13. Jordan, C. F. & Murphy, P. G. 1982. Nutrient dynamics of a tropical rain forest ecosystem and changes in the nutrient cycle due to cutting and burning. pp. 122-166. Annual Report to U. S. National Science Foundation. Institute of Ecology, University of Georgia.
14. Kunkel-Westphal, I. & Kunkel, P. 1979. Litterfall in a Guatemalan primary forest, with details of leaf shedding by some common tree species. *Journal of Ecology* 67: 665-686
15. Leigh, E. G. & Smythe, N. 1978. Leaf production, leaf consumption and the regulation of folivory on Barro Colorado Island. *The ecology of Arboreal Folivores*. pp. 35-50. Smithsonian Institute, Washington.
16. Lim, M. T. 1978. Litterfall and mineral nutrient content of litter in Pasoh Forest Reserve. *Malayan Nature Journal* 30: 375-380.
17. Longman, K. A. & Jenik, J. 1974. *Tropical forest and its environment*. 196 pp. Longman, London.
18. Lundgren, B. 1978. Soil Conditions and nutrient cycling under natural and plantation forest in Tanzanian Highlands. 426pp. Reports in forest ecology and forest soils No.31. Department of Forest Soils, Swedish University of Agricultural Science, Uppsala.
19. Martinez-Yrizar, A. & Sarukhan, J. 1990. Litterfall patterns in a tropical deciduous forest in Mexico over a five-year period. *Journal of Tropical Ecology* 6: 433-444.
20. Medway, L. 1972. Phenology of a tropical rain forest in Malaya. *Biological Journal of Linnean Society* 4: 117-146.
21. Ng, F. S. P. 1981. Vegetative and reproductive phenology of Dipterocarps. *Malaysian Forester* 44: 197-216.
22. Ogawa, H. 1978. Litter production and carbon cycling in Pasoh Forest. *Malayan Nature Journal* 30: 367-373
23. Olsen, S.R. & Sommers, L.E. 1982. Phosphorus. In *Methods of Soil Analysis, Part 2*. pp. 403-430. ASA-SSSA
24. Panton, A. 1963. *Manual of Malayan Silviculture for Inland Forest*. Malayan Forestry Record No. 23.
25. Piggott, A.G. (1988) *Ferns of Malaysia in Colour*. Tropical Press SDN,BHD, Kuala Lumpur. 458pp.
26. Proctor, J. 1984. Tropical forest litterfall. II. The data set. In *Tropical Rain Forest: The Leeds Symposium*. ed. A. C. Chadwick and S. L. Sutton, pp. 83-113. Leeds: Leeds Philosophical Literary Society.
27. Proctor, J., Anderson, J. M., Fogden, S. C. L. & Vallack, H. W. 1983. Ecological studies in four contrasting lowland rain forests in Gunung Mulu national park, Sarawak. II. Litterfall, litter standing crop and preliminary observations on herbivory. *Journal of Ecology* 71: 261-283.
28. Sato, T., S.K.Yap and A.Furukawa (1994) Population structure of epiphytic ferns on oil palms in Malaysian tropic (submitted).
29. Sharma, S. C. & Pande, P. K. 1989. Pattern of litter nutrient concentration in some plantation ecosystems. *Forest Ecology Management* 29: 151-163.
30. Spain, A. V. 1984. Litterfall and the standing crop of litter in three tropical Australian rainforests. *Journal of Ecology* 72: 947-961.
31. Tamari, C. 1976. Phenology and seed storage trials of Dipterocarps. Research pamphlet No. 69. Forest Research Institute Malaysia. 73pp.
32. 武田博清 1994. 森林生態系において植物-土壌系の相互作用が作り出す生物多様性. 44: 211-222.

33. Vitousek, P. M. & Sanford, Jr., R. L., 1986. Nutrient cycling in moist tropical forest. *Annual Review Ecology and Systematics* 17: 137-167.
34. Whitmore, T. C. 1989. Tropical forest nutrients, where do we stand ? *Mineral Nutrients in Tropical Forest and Savanna Ecosystems* (Ed. J. Proctor), 1-13, Special publications series of the British Ecological Society, No 9.
35. Wilkinson, L. 1992. SYSTAT: Statistics, Version 5.2 Edition. Evanston, IL: SYSTAT, Inc, 724 pp.

[国際共同研究等の状況]

本研究は、熱帯林生態系の自然更新機能の解析を目的として、1991年6月に調印された協定書に基づき、マレーシア森林研究所、マレーシア農科大学との共同研究として行なわれている。

研究発表の状況

誌上発表

- ・ Toma, T., K. Kimura, A. Furukawa, S.K. Yap, N. Manokaran, M. Awang and A.M. Abdullah (1993) Growth parameters and phenology of trees in tropical rain forest. Research Report of FRIM/NIES/UPM Joint Research Project for 1993. pp. 78-84.
- ・ Sato, T., A. Furukawa and S.K. Yap (1993) Distribution and morphology of ferns. Research Report of FRIM/NIES/UPM Joint Research Project for 1993. pp. 65-71.
- ・ 可知直毅 (1993): 熱帯林の生物学的多様性とその保全. 国立環境研究所所外発表会予稿集 F-51, '93. pp. 8-14.
- ・ 可知直毅 (1993): マレーシア半島部での森林管理—その歴史と経験. 日本熱帯生態学会ニューズレター、No 12, 18-19.
- Sato, T., S.K. Yap and A. Furukawa (1994) Population structure of epiphytic ferns on oil palms in Malaysian tropic (submitted) .
- ・ Toma, T., K. Kimura, A. Furukawa, S.K. Yap, N. Manokaran, M. Awang and A.M. Abdullah (1994) Growth parameters and phenology of trees in tropical rain forest. Research Report of FRIM/NIES/UPM Joint Research Project for 1994. pp. 80-91.
- ・ Sato, T., S.K. Yap and A. Furukawa (1994) Spatial distribution and biodiversity on Malaysian ferns concerning to scaling from leaf-shape to coexistence. Research Report of FRIM/NIES/UPM Joint Research Project for 1994. pp. 65-71.
- ・ 可知直毅 (1994): 熱帯林生態系の解明をめざして. 地球環境研究センターニュース、vol 4, No 10, 6-7.

口頭発表

- ・ Toshiyuki Sato (1993) Plant biodiversity from tropic to tundra and concluding remark. IBC Symposium Yokohama.
- ・ Toshiyuki Sato (1993) Population dynamics of epiphytic ferns on oil palms in Malaysian tropical forest. IBC Symposium Yokohama.
- ・ 佐藤利幸・古川昭雄 (1994) マレーシア熱帯雨林におけるシダ植物の共存機構. —スケーリング解析による空間配置と多様性—日本植物学会 (札幌)
- ・ 佐藤利幸・S. K. Yap ・古川昭雄 (1995) 熱帯マレーシアにおけるシダ植物の多様性. —スケーリング解析による定置比較. 日本生態学会 (盛岡)