

E-2 熱帯林生態系における野生生物種の多様性に関する研究
(3) 動植物の相互関係の多様性に関する研究

研究代表者 東京都立大学 可知直毅

環境庁 国立環境研究所

地球環境研究グループ 野生生物研究チーム 椿 宜高・高村健二
森林減少・砂漠化 奥田敏統
研究チーム

(委託先) 自然環境研究センター 安田雅俊・石井信夫

平成5～7年度予算額 24,178 千円
(平成6年度予算額 7,722 千円)

[要旨] 58種の木本植物の果実について、自動撮影装置を用いて、訪れる果実食者群集を調査した。哺乳類24種、鳥類5種、爬虫類2種が記録された。これらの動物の多くが、貯食行動をもつことから種子捕食者としてだけでなく種子散布者としても重要であることが示唆された。また、2種のフタバガキ科(*Shorea leprosula*, *Neobalanocarpus heimii*)の実生の林冠ギャップに対する生存と生長反応を調べた。林冠下において、移植後1年間に*Shorea*は生存率が低下したのに対して、*Neobalanocarpus*は90%以上生存した。稚樹の樹高生長は、両種ともギャップの直下で最もよかったが*Shorea*の方が生長速度が高かった。幹・枝の乾重と葉の乾重との間の相対生長関係から、生長に伴って支持器官の割合が増加していくことが示された。さらに、低地熱帯雨林での稚樹の個体群動態と分散構造を明らかにする目的で、パソール森林保護区内の50ヘクタールプロットで取得された2回のセンサデータの解析を行った。その結果、上層と下層植生とでは群落の構造的な安定性に違いがあることが推察された。また、パソの森の林冠構成種の一つである*Pentaspadon motleyi*の実生の生存過程について調べたところ、親木に近いエリアでの実生の死亡率が高いことが分かった。

[キーワード] 熱帯林、植物と動物の相互作用、生物多様性、稚樹の定着、種子散布

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。特に、動物による植物種子の散布と捕食は、植物の種個体群の分布や内部構造に影響を与え、熱帯林の種多様性を高める要因のひとつである。そこで、熱帯低地林の林冠を構成しているいくつかの種について、種子散布に貢献している動物種を樹冠、

林床，昼行性，夜行性を問わず全て網羅し，実現された種子散布の効果を調査した。

熱帯林の種多様性の少なくとも1/3程度は，林冠を構成する樹木によって維持されており，熱帯林の多様性の維持機構を理解するためには，林冠木の種多様性がどのようにして維持されているかを知ることが不可欠になる．そのためには，熱帯林の樹木がどのようにして更新（世代交代）しているのかがこの問題を解く鍵になる．多くの林冠木では，ギャップダイナミクス（あるいはギャップ更新）といわれるプロセスによって世代交代が行われている．ギャップとは，林冠木が倒れてできた林冠の隙間のことである．ギャップの下には次の世代をになうべき稚樹が多数生育している．これらの稚樹のうちのどれかが，将来林冠の高さまで生長することによって，ギャップが埋められてまたもとの林冠が形成されるのである．熱帯林を含む多くの自然林では，このようにして森林の世代交代が行われている．そこで，このギャップ更新にかかわる様々な要因を定量的に明らかにする研究がさかんに行われてきた．人間活動によって衰退した森林を修復する際にも，このギャップ更新の過程を上手に利用することが有効なためである．そこで，捕食を免れた稚樹の生長と生存にかかわる要因を定量的に明らかにする目的で，フタバガキ科稚樹の移植実験を行った．

熱帯雨林の木本生植物の種類は温帯林や他の気候帯のそれに比べてはるかに高いことが知られている．この高い種多様性の維持機構の仕組みとその多様な森が組成的に，また構造的に定常状態にあるかどうかという点について2つの仮説が提示されている．すなわち，平衡説と非平衡説である．これらの仮説を検討するために，パソの森に設置された50ヘクタールプロットでの2回のセンサスのデータを用いて解析を試みた．同時に親木からの距離に対する稚樹の密度の増減が稚樹の初期定着過程における実生の密度依存的または親木からの距離依存的な死亡率の変化によるものかどうかを確かめるため，パソ保護林内で比較的稚樹が多く見られ，その形態が特徴的で他の実生に比べ識別しやすいウルシ科の*Pentaspadon motyleii*（現地名Pelong）を用いて実生の生き死にの追跡調査を行った．

2. パソ保護林における落下種子の捕食に関与する植食性哺乳類

果実・種子は樹冠部や地上で動物に捕食され，また散布される．これまでアフリカや南アメリカの熱帯林で行われてきた動植物相互作用の研究は，植物の更新過程に果たす動物の役割の大きさ，またある動物群に捕食される果実の形質には共通の特徴がみられることなどを明らかにしてきた(Howe 1986; Gautier-Hion et al. 1985, Gautier-Hion 1990)．東南アジアの熱帯雨林においても，食物の一部もしくは大部分を果実・種子に依存する動物種は大きな割合(哺乳類の72%)を占める(Harrison 1954, 1961, 1962)．しかし，動物による果実・種子の利用状況を包括的かつ定量的に調査した例はこれまでにない．東南アジア熱帯雨林においては優占するフタバガキ科植物が2-10年に一度しか結実しないという特異な結実フェノロジーをもつ(Foxworthy 1932; Medway 1972; Janzen 1974; Whitmore 1984)ため，動物にとっての果実の重要性とそれに伴う動植物間相互作用がフタバガキ結実年と非結実年とで大きく異なっている可能性がある．そこで本研究は，東南アジア熱帯雨林における野生哺乳類の果実食の

実態を定量的に把握することで、果実を介した動植物間の多様な相互作用系を解明することを目的とした。

(1) 調査地および調査方法

調査地はマレーシア国ネグリセンピラン州に位置するパソ保護林である。パソ保護林は周辺部の二次林と中心部の一次林によって構成されている。二次林は、1950年代に択伐が行われ、その際ガードリングやツル植物の除去といった、稚樹を解放することにより自然の二次遷移を促進する技術が適用されて以来人為が加わっていない林分である(Manokaran & Swaine 1994)。調査はこの周辺部の二次林と中心部の一次林の一部を含む約100 haの地域で行った。調査地内を縦横に走る歩道を定期的に巡回し、また重点調査区として設定した10 haの調査区を毎月10 m間隔で全域踏査して結実木を発見した。なお、この重点調査区においては毎月トラッピングを行い地上性小型哺乳類の生息密度をモニタリングした。

落下果実・種子の消失にかかわる捕食者を特定するために、対象とする果実 10〜100 個をまとめて親木の樹冠下におき、自動撮影装置をもちいて来訪者の撮影を行った。自動撮影装置は、基本部品として、赤外線センサ、カメラ、ストロボより構成される(詳細はMiura & Yasuda, 準備中)。カメラはシリカゲルとともに防水性のプラスチックボックスに入れ、また乾燥状態を保つためにシリカゲルを適宜交換した。調査中は消失した果実の数とカメラのカウンターを1-2日に1度記録した。また果実の属性として、重さ、形態、成熟度、色、1果実中の種子数、被食跡の有無などを記録した。

フィルム毎に撮影された野生動物を同定し、樹種毎にコンピュータに入力した。哺乳類の分類はCorbet & Hill(1992)に従った。動物種間の果実利用にみられる類似性を表す指標として森下の類似度指数 C_d' (Morisita 1971)を用いた。本指数の算出とクラスタ分析には、小林(1995)のMULVAC (Version '95)を利用した。

果実の主要栄養成分の測定はMalaysian Agricultural Research and Development Institute (MARDI)の飼料分析部に依頼した。分析は家畜飼料の栄養分析で一般的に使われている手法を用いた自動分析計によって行った。含有エネルギー(GE)は、各栄養成分の組成比から下記の式を用いて算出した。

$$GE(\text{kcal}/100\text{g}) = 5.61 \times \text{粗タンパク} + 9.66 \times \text{脂質} + 4.38 \times \text{可溶性無窒素分} + 5.06 \times \text{粗繊維}$$

ただし、可溶性無窒素分は主に糖分とデンプンなどの炭水化物よりなるので以後炭水化物と表記する。

(2) 結果および考察

① 動物群集と植物果実の関係～捕食と散布

1993年7月から1995年6月までの間に27科58種84個体の木本植物について調査を行った。対象とした種数はパソ保護林の木本全種数(814種, Manokaran et al. 1992)の約8%に及んだ。6795枚のスライドを得、うち3195枚に動物が撮影されていた。写真に

よって暴露された動物種は、哺乳類24種、鳥類5種、トカゲ類2種の合計31種であった。このうち哺乳類についてのみ表1に示した。本調査によりパソ保護林に生息する哺乳類(コウモリ類を含む)の約28%が記録された。なお、調査中にフタバガキ科の一斉開花がなかったことから、本調査ではパソ保護林に優占するフタバガキ科植物(30種, Appanah & Weinland 1993)のうち2種しか含んでいない。したがって、これまでの調査結果は、非結実年における動物と植物果実の関係を示すものと考えることができる。

表1に撮影された哺乳類24種を利用植物種の多い順に示す。ブタオザル(*Macaca nemestrina*)は調査した植物の種の70.2%と最も多くの植物種の果実に来訪した。このことから、ブタオザルはパソ保護林の多様な植物のうち、かなりの割合の果実を利用すると推察される。彼らのもつ特異な摂食行動、すなわち、果実・種子をほお袋に貯め移動しながら摂食することを考慮すると、彼らは植物の種子散布に多大な貢献をしていると考えられる。2番目の優占種はオナガコミミネズミ(*Leopoldamys sabanus*)で、全調査種数の44%に当たる25種の果実を訪れた。この種はパソ保護林の小型哺乳類相の中で最も優占し(Kemper & Bell 1985)、第3位のミスジャシリス(*Lariscus insignis*)とともに、貯食行動をもつことが知られている(Yasuda, Miura & Nor Azman Hussein, 準備中)。貯食された果実が忘れられたり個体の死亡によって利用されずに残り、植物の種子散布に貢献することが他地域の研究から明らかにされている(Howe & Westley 1988)ので、これらの動物種もまた植物の種子散布に貢献しているであろう。その他、スダトゲネズミ属の2種(*Maxomys surifer* と *M. rajah* : この2種は非常に近縁なので写真から判別できなかった)、コモンツパイ(*Tupaia glis*), ネズミヤマアラシ(*Trichys fasciculata*), ジャワマメジカ(*Tragulus javanicus*), マレーヤマアラシ(*Hystrix brachyura*)などが主要な果実捕食者であった。このうちジャワマメジカは特にイチジク(*Ficus* spp.)やカンラン科の *Canarium littorale* 果実、ヤシ科のラタンの仲間、フタバガキ科の *Shorea maxima* の果実捕食者として重要であった。マメジカにより、イチジクは消化管通過型散布、*C. littorale* とラタンは吐き戻し型散布と考えられる。一方、*S. maxima* では、マメジカは種子を破壊し子葉を摂食するため種子の死亡要因として働いていた。また、ネズミヤマアラシはいくつかの植物種の果実を独占的に利用することが明らかとなった。この問題については栄養分析の結果をもとに後に議論する。

撮影された33種の動物種のうち撮影枚数が15枚以上の16種(哺乳類13種、鳥類2種、トカゲ類1種)について森下の類似度指数を用いたクラスター分析の結果を図1に示す。類似度の閾値を0.4に設定すると、大まかに次のような2つのクラスターが見いだされた。(1)広食性のグループ：オナガコミミネズミ(*Leopoldamys sabanus*)~ブタオザル(*Macaca nemestrina*)を含む最も大きいクラスター、(2)果実食性が強いグループ：ジャワマメジカ(*Tragulus javanicus*)とミスジャシリス(*Lariscus insignis*)を含む小さいクラスター。この他にネズミヤマアラシ(*Trichys fasciculata*), コモンツパイ(*Tupaia glis*)などは特定の果実に選好性を示したため、他との類似性が低くなった。コモンツパイは比較的柔らかい果実を選好した。本研究で得られた以上のような傾向は、これ

表1. 自動撮影装置で撮影された哺乳類種とそれらが餌として利用した植物果実の種数.

動物の種名	科/亜科	目	餌種数 (%)	写真数 (%)
<i>Macaca nemestrina</i>	オナガザル科	霊長目	40 70.2	723 29.66
<i>Leopoldamys sabanus</i>	ネズミ科	齧歯目	25 43.9	339 13.90
<i>Lariscus insignis</i>	リス亜科	齧歯目	22 38.6	161 6.60
<i>Maxomys spp.</i>	ネズミ科	齧歯目	19 33.3	129 5.29
<i>Tupaia glis</i>	ツバイ科	ツバイ目	16 28.1	96 3.94
<i>Trichys fasciculata</i>	ヤマアラシ科	齧歯目	16 28.1	588 24.12
<i>Tragulus javanicus</i>	マメジカ科	偶蹄目	16 28.1	65 2.67
<i>Hystrix brachyura</i>	ヤマアラシ科	齧歯目	13 22.8	106 4.35
<i>Rhinosciurus laticaudatus</i>	リス亜科	齧歯目	12 21.1	13 0.53
<i>Sus scrofa</i>	イノシシ科	偶蹄目	11 19.3	30 1.23
<i>Maxomys whiteheadi</i>	ネズミ科	齧歯目	5 8.8	29 1.19
<i>Echinosorex gymnurus</i>	ジムヌラ科	食虫目	5 8.8	6 0.25
<i>Presbytis obscuras</i>	オナガザル科	霊長目	4 7.0	121 4.96
<i>Rattus tiomanicus</i>	ネズミ科	齧歯目	2 3.5	21 0.86
<i>Manis javanica</i>	センザンコウ科	有鱗目	2 3.5	2 0.08
<i>Petaurista petaurista</i>	ムササビ亜科	齧歯目	1 1.8	1 0.04
<i>Callosciurus caniceps</i>	リス亜科	齧歯目	1 1.8	1 0.04
<i>Callosciurus notatus</i>	リス亜科	齧歯目	1 1.8	1 0.04
<i>Arctictis binturong</i>	ジャコウネコ科	食肉目	1 1.8	1 0.04
<i>Hemigalus hosei</i>	ジャコウネコ科	食肉目	1 1.8	1 0.04
<i>Herpestes brachyurus</i>	ジャコウネコ科	食肉目	1 1.8	1 0.04
<i>Prionodon linsang</i>	ジャコウネコ科	食肉目	1 1.8	1 0.04
<i>Viveverra tangalunga</i>	ジャコウネコ科	食肉目	1 1.8	1 0.04
コウモリ sp.	不明	翼手目	1 1.8	1 0.04

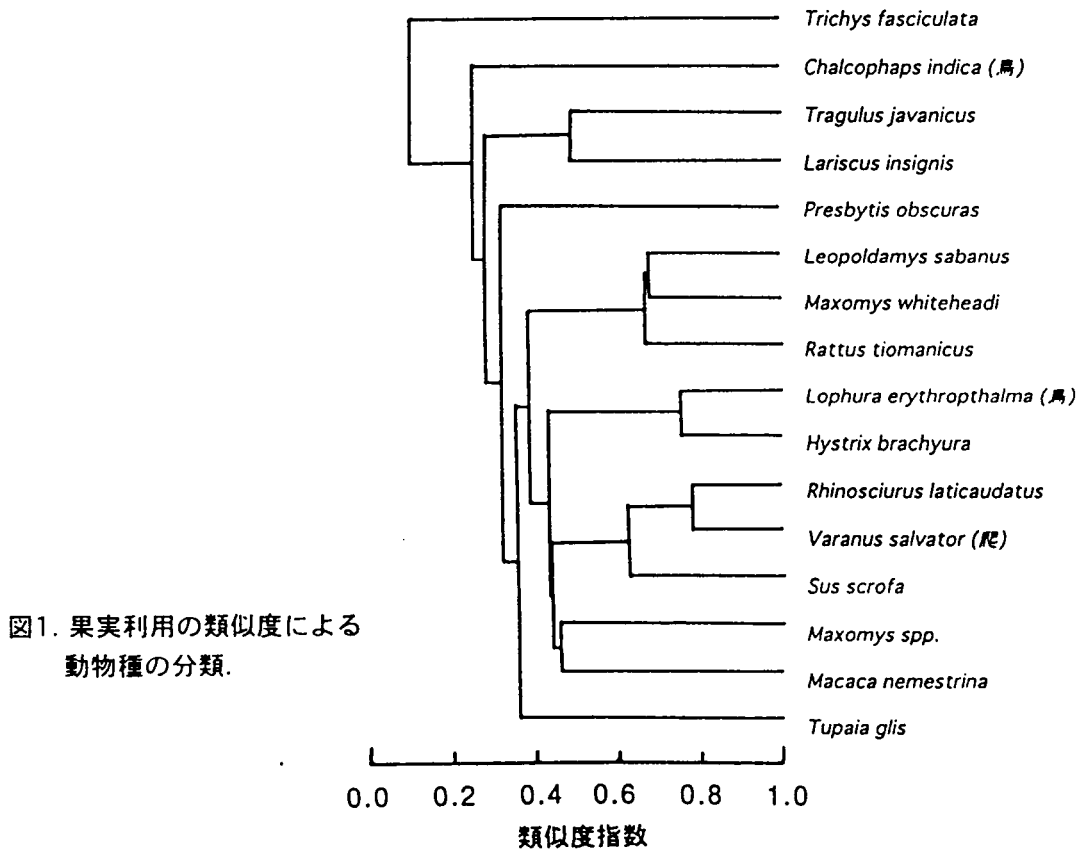


図1. 果実利用の類似度による動物種の分類.

までの研究者(Harison, 1954, 1961, 1962; Medway 1983)によって定性的に記述されていたものとはほぼ一致していた。

②ヤマアラシによる果実の独占的利用

ネズミヤマアラシ(以下ヤマアラシ)は全調査種数の1/3弱の果実を訪れた(表1)が、いくつかの植物種ではその優占度が極めて高かった(表2)。それらの果実はニクズク科3種、マメ科2種、他にオトギリソウ科、センダン科をそれぞれ1種ずつ含んでいた。これらの植物種において、ヤマアラシは最も優占して出現し(出現頻度で26.2-95.7%)、果実をほとんど独占的に利用することが明らかとなった。ニクズク科では4属のうちの2属*Knema*属、*Myristica*属を含んでいたが、それらの属の全ての種が選好されるのではなく、比較的大型で種衣が厚く種子が大きく固い果実が好まれ、小型で種子の柔らかい*K. cineria*、*K. scortechinii*の果実はほとんど利用されなかった。ニクズク科果実ではヤマアラシは種子とその周囲を包んでいる肉質の種衣の両方を摂食した。その他の植物種(*Archidendron bubalium*、*Garcinia nervosa* 種不明のマメ、*Dysoxylum acutangulum*)ではヤマアラシは種子のみを摂食した。電波発信器によって推定した行動圏のサイズは10 ha以上とかなり広く、本種の個体群密度はそれほど大きくないと考えられるが、集団で行動すること、体サイズが大きい(約2.5 kg)ことから、このヤマアラシに選好される植物種では、捕食による種子の死亡率が極めて高いと考えられる。

表3に主要な栄養成分(タンパク、脂質、炭水化物、繊維、灰分)と含有エネルギーを22種24可食部位について測定した結果をヤマアラシに選好される植物群とその他の動物種に捕食される植物群とに分けて示す。ただしすべて乾重ベースで表現し、脂質含有率の高い順に並べた。自動撮影および現地での観察によって動物が餌として利用しないことが判明した部分は除外した。ヤマアラシが選好する植物群の特徴として、(1)種子または種衣に脂質を多く含む、(2)タンパク質を多く含む(それぞれ高い値に下線を引いた)、(3)含有エネルギー量が大きいことが挙げられる。ヤマアラシに選好される植物群の脂質および含有エネルギー量は、その他の動物種に捕食される植物群よりも有意に大きかった(Mann-WhitneyのU検定、両側、それぞれ $p < 0.001$, 0.004)。

その他の動物種によって捕食される植物群の中にも可食部にタンパク質や脂質を多く含むものがある(カンラン科の*Canarium littorale*やマメ科の*Parkia speciosa*)。ところが、*C. littorale*の子葉部は極めて固い核(stone)の中に少量しか存在せず、取り出すコストの割に餌として得られる量は少ない。また地上に落ちた果実はジャワマメジカによって捕食され(ただし利用部分は果肉)、種子はオナガコミネズミやミスジャシリスといった個体群密度の高い動物種によってすみやかに持ち去られるため、林床における種子の密度は概して低い。また、*P. speciosa*の種子は落下前にブタオザルや樹上性リス類によって樹上で高率で捕食されるため林床における種子密度は極めて低い。このような理由で、これらの植物種ではヤマアラシによって独占的に種子が利用される傾向が見いだされなかったのであろう。

熱帯林の多様な生物群集内に存在する果実をめぐる複雑な相互作用の網目を包括的

表2. ヤマアラシに選好された植物果実

植物種	科	動物の 種数	写真数		頻度 (%)			p	
			総写真数	ヤマアラシ その他	観察	期待値	差(%)		
<i>Archidendron bubalium</i>	マメ科	9	126	33	93	26.2	11.1	15.1	< 0.005
<i>Garcinia nervosa</i>	オトギリソウ科	5	85	64	21	75.3	20.0	55.3	< 0.0001
<i>Knema hookeriana</i>	ニクズク科	7	66	22	44	33.3	14.3	19.0	< 0.05
<i>Myristica cinnamomea</i>	ニクズク科	8	39	13	26	33.3	12.5	20.8	< 0.05
<i>Myristica elliptica</i>	ニクズク科	7	52	42	10	80.8	14.3	66.5	< 0.0001
マメ (種不明)	マメ科	2	23	22	1	95.7	50.0	45.7	< 0.001
<i>Dysoxylum acutangulum</i>	センダン科	5	409	373	36	91.2	20.0	71.2	< 0.0001

表3. 果実の栄養成分とヤマアラシの選好性

植物の種名	科	可食部	含有率 (% 乾重)					エネルギー cal/q(乾重)
			タンパク	脂質	炭水化物	繊維	灰分	
ヤマアラシに選好される植物群								
<i>Archidendron bubalium</i>	マメ科	子葉	<u>16.1</u>	0.4	79.8	2.4	1.4	4553
<i>Garcinia nervosa</i>	オトギリソウ科	種子	4.2	<u>15.1</u>	64.4	5.3	11.1	4783
<i>Knema hookeriana</i>	ニクズク科	種子	6.0	<u>45.2</u>	38.8	9.5	0.6	6879
<i>Myristica cinnamomea</i>	ニクズク科	種子	2.7	<u>15.7</u>	68.9	11.4	1.3	5258
<i>Myristica elliptica</i>	ニクズク科	種子	7.1	<u>78.3</u>	1.2	12.6	0.8	8650
<i>Myristica elliptica</i>	ニクズク科	種衣	6.9	<u>43.9</u>	35.3	12.0	1.9	6792
平均			7.2	33.1	48.1	8.9	2.8	6153
標準誤差			1.9	11.6	11.8	1.7	1.7	643
その他の動物種に捕食される植物群								
<i>Canarium littorale</i>	カンラン科	子葉	<u>14.9</u>	<u>57.3</u>	7.4	16.2	4.1	7520
<i>Irvingia malayana</i>	ニガキ科	果肉	4.0	<u>10.9</u>	66.8	16.7	1.6	5035
<i>Parkia speciosa</i>	マメ科	種子	<u>33.7</u>	7.8	42.2	11.3	5.0	5065
<i>Canarium littorale</i>	カンラン科	果肉	3.1	6.4	65.7	19.9	4.9	4685
<i>Ormosia venosa</i>	マメ科	種子	4.2	1.5	78.2	14.5	1.5	4544
<i>Quercus gemelliflora</i>	ブナ科	子葉	1.7	0.8	93.9	1.8	1.8	4380
<i>Terminalia citrina</i>	シクンシ科	果肉	9.5	0.8	83.1	2.0	4.7	4354
<i>Bouea oppositifolia</i>	ウルシ科	種子	3.9	0.7	92.7	2.0	0.6	4449
<i>Eugenia inophylla</i>	フトモモ科	果肉	7.3	0.6	73.3	16.1	2.8	4484
<i>Bouea oppositifolia</i>	ウルシ科	果肉	1.6	0.4	62.5	32.6	2.8	4534
<i>Neobalanocarpus heimii</i>	フタバガキ科	子葉	3.0	0.4	94.0	1.9	0.6	4425
<i>Pyrenaria acuminata</i>	ツバキ科	果肉	3.8	0.4	84.1	8.5	3.3	4347
<i>Shorea maxima</i>	フタバガキ科	子葉	3.1	0.4	92.9	2.6	1.0	4412
<i>Sarcotheca monophylla</i>	カタバミ科	果肉	6.8	0.4	54.8	33.9	4.2	4527
<i>Xerospermum noronhianum</i>	ムクロジ科	種衣	4.0	0.4	76.7	17.5	1.5	4503
<i>Castanopsis megacarpa</i>	ブナ科	子葉	5.4	0.3	90.9	2.1	1.4	4413
<i>Diospyros singaporensis</i>	カキノキ科	種子	<u>10.4</u>	0.2	46.4	42.1	1.0	4765
<i>Styrax benzoin</i>	エゴノキ科	果肉	4.7	0.1	66.9	26.4	2.0	4529
平均			7.0	5.0	70.7	14.9	2.5	4721
標準誤差			1.8	3.2	5.3	2.9	0.4	172

かつ定量的に把握した研究は本研究の他にない。また、果実捕食者群集のパターンは、これまでの研究で明らかにされて来たような果実の外部形態や色大きさといった属性だけではなく、栄養学的側面からも理解できることが示された。さらにフタバガキ豊作年におけるデータを加え、それぞれの動物種の採餌行動や個体群動態などについてより詳細な知見を総合し、東南アジア熱帯林生態系の中での動物が果たす役割を理解することが重要である。

3. フタバガキ科稚樹の定着過程

東南アジアの熱帯林を代表する樹種はフタバガキ科の植物である。フタバガキ科の植物は、どれも高木か巨大高木で、パソアの50 haプロットにも7属30種が生息している。そのうち、*Shorea leprosula* と *Neobalanocarpus heimii* は、50 haプロットに3000本以上ある比較的個体数の多い樹種である。

パソアの林では1992年11月に3本の木がまとめて倒れて大きな林冠ギャップが形成された。そこで、*Shorea*とチェンガルの稚樹をこのギャップの直下と、ギャップの縁、さらにもう少し暗い林内の3カ所（3プロット）に移植して、その後の稚樹の生長反応を調査した。

(1) 調査地と方法

調査は、マレーシア半島南東部のネグリセンビラン州のパソア森林保護区内に設置されている2 haの永久方形区調査プロット (Plot 1) で行った ($2^{\circ} 58' N$; $102^{\circ} 18' E$)。この調査プロットには、1992年11月に3本の高木が倒れ大きなギャップが空いた。そこで、ギャップの中心直下、ギャップの縁、鬱閉した林冠の下の3ヶ所に調査区を設定して、パソア森林保護区内に自生する1~3年生の *Neobalanocarpus heimii* (現地名: チェンガル, Chengal) と *Shorea leprosular* の実生を移植した。移植は1992年12月14日に行った。移植後226日目の1993年7月28日に調査サイトの近くに新しいギャップが形成されたため、各サイトともその光環境は改善された。

各調査サイトの相対光量子密度を、新しいギャップが形成される前の1993年5月15日と、新しいギャップが形成された後の1993年10月22日に測定した。測定には光合成有効放射 (波長400-700 nm) の光量子に反応する米国LI-COR社製の光量子センサー (Type LI-190SA) を用いた。

また、各サイトの光量子密度の日変化を調べるため、1994年4月12日~15日 (前期) および1994年4月18日~22日 (後期) に光量子密度の連続測定 (5分間隔の瞬時値) を行った。測定データは、データロガー (サーモダックIII, 江藤電気製) に蓄積した後コンピュータに転送して解析した。また、同時に調査地から約100 m離れた場所にある40 mのタワーの上で林外の光量子密度の測定を行った。データロガーには、コーナシステム (Kona System) 社製のデータロガー、センサメモリ Model Kadec-UP を用いた。5分ごとの測定値はそれぞれ10秒間の出力を積算したものである。光量子密度の頻度分布を前期、後期について、それぞれ $50 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, $200 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$

ごとにクラス分けして求めた。

移植後2カ月ごとに、新たに展開した葉を細く短冊状に切ったビニールテープでマーキングし、生存個体数、樹高、生存葉数、枯死葉数、昆虫などによる葉のダメージの程度（5段階）を記録した。さらに、実験開始時の1992年12月14日と、1994年4月12日の2回、茎の根本直径をノギスで測定した。

移植後368日目の1993年12月17日に各サイトに移植した個体のうちそれぞれ7～10個体を地下部も含めてサンプリングした。サンプリング個体数は、*Neobalanocarpus heimii*がギャップ中心10個体、ギャップの縁10個体、鬱閉した林冠下11個体、*Shorea leprosula* がギャップ中心10個体、ギャップの縁8個体、鬱閉した林冠下7個体である。サンプリングした個体を実験室に持ち帰り、地上部を下から層別に刈り取り、葉と茎にわけ、葉面積を測定後通風乾燥器で80℃で48時間乾燥させたのち重量を測定した。ギャップ中心の*Shorea leprosula* は、20 cmごとに、それ以外は5cmごとに層別に刈り取った。

（2）結果および考察

①光環境

1994年4月12日における調査サイトの光量子密度の日変化の測定結果によると、林外の日積算光量子量は、30.5～45.3 mol/dayであった。ギャップの中心では、南中時に連続して直達光が当たったが、鬱閉した林冠下では直達光が当たる時間は短かった。晴天の日における、林外に対する各サイトの積算光量子量の相対値は、曇天日に測定した相対光量子密度に比べて高くなった。1994年4月12日0:00～4月15日24:00に測定した調査サイトおよび林外の光強度の頻度分布分布をみると、どのサイトでも $200 \mu \text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 以下の光の割合が最も高かった。その割合は鬱閉した林冠下では99%にまで達した。

②稚樹の生存と生長

Shorea leprosula の稚樹の生存率は、鬱閉した林冠下のサイトで減少したがその他のサイトでは移植後1年間全個体が生き残った。一方、*Neobalanocarpus heimii*の稚樹は全てのサイトで高い生存率を示した（図2）。また、ギャップ下において*Shorea leprosula*が*Neobalanocarpus heimii* に比べて葉数がはるかに多かった。また、両種ともより明るい環境で高い生長率を示した。積算の新葉枚数も同様の傾向を示した。枯死した葉数はギャップの中心の*Shorea leprosula* で最も多く、ついで、ギャップの縁と鬱閉した林冠下の*Shorea leprosula*であった。*Neobalanocarpus heimii*はどのサイトでも実験期間中ほとんど落葉しなかった。

3つのプロットでの稚樹の樹高生長は、ギャップの中心のプロットで両種とも最もよかったが、*Shorea leprosula*の方がはるかに高さの生長がよかった。一方、*Neobalanocarpus heimii*はギャップの中心のもっとも明るい場所でややよい生長を示したが、ギャップの縁のプロットでは、暗い林内のプロットと同様にほとんど樹高生長をしなかった。この結果からは、ギャップがあいた後では、*Shorea leprosula* が

Neobalanocarpus heimii を凌駕し、結局いつかは *Shorea leprosula* が *Neobalanocarpus heimii* を駆逐してしまうように思える。しかし、実際の現象はもっと複雑である。

両種の稚樹の生産構造の解析から、環境が暗くなるほど葉への分配割合が増加し、茎への分配割合が減少した。両種を比較すると全てのサイトにおいて *Neobalanocarpus heimii* の方が *Shorea leprosula* に比べてより葉への分配割合が高かった。また、*Neobalanocarpus heimii* の方が *Shorea leprosula* に比べてより厚い葉を形成した。また、葉の厚さ (Specific leaf weight) は環境が暗くなるほど減少した。すなわち、単位葉面積あたりの支持器官の乾重 (葉面積あたりの支持コスト) は、ギャップの中心では

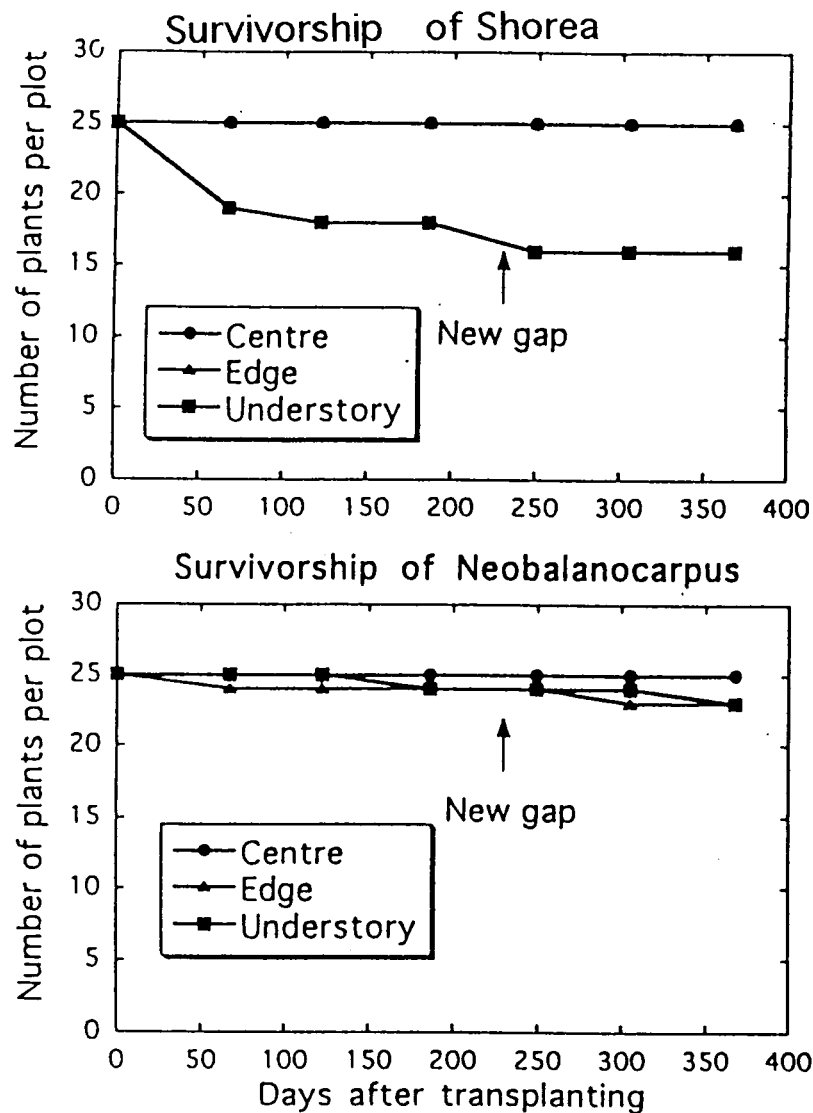


図2. 各調査サイトにおける *Shorea leprosula* の稚樹 (上) と *Neobalanocarpus heimii* の稚樹 (下) の生存個体数の移植後1年間の変化。●: ギャップの中心; ▲: ギャップの縁; ■: 林内。

*Shorea leprosula*が*Neobalanocarpus heimii*に比べて有為に高くなった。また、葉面積あたりの全乾重（葉面積あたりの維持コスト）は、環境が暗くなるにしたがって*Shorea leprosula*では大きくなり、*Neobalanocarpus heimii*では変化がなかった。

稚樹がギャップ更新する間にその光環境は変化する。もし、稚樹が林冠にまで到達する前にギャップのまわりの林冠木の枝張りによって光環境が悪化した場合には、*Neobalanocarpus heimii*の方が有利になる。なぜなら、*Shorea leprosula*の早い樹高生長は葉による光合成産物を幹や枝などの支持器官へ多く投資することによって実現しているために、光環境が悪化した場合にはこれらの非同化器官を維持するためのコスト（呼吸消費）をまかないきれなくなるためである。すなわち、*Shorea leprosula*はギャップに対して楽観的に反応し、*Neobalanocarpus heimii*は悲観的に反応しているといえる。こうしたギャップに対して異なる樹種が異なる反応を示すことは、すでに甲山らが屋久島の照葉樹やスマトラの多雨林の樹種について指摘している。このように個々のギャップでは、それぞれ種ごとに生長が異なっており、森林生態系全体でみると空いたギャップをどの種が埋めるかは、確率的にしかきまらないことになる。

③稚樹の生長にともなうアロメトリー

稚樹の樹高生長のためには、幹や枝などの支持器官に、光合成産物を使わなければならないが、その分、光合成器官である葉の生長は抑えされることになる。そのため、生長の途中で例えばギャップが他の個体によって埋められて暗くなると光合成生産が低下し、それまで高さをかせぐために投資した幹や枝などの支持器官を維持するためのコストが相対的に増大して、個体の死亡率が高まると予想される。そこで、光合成器官と支持器官のアロメトリーを中心にして2種のギャップに対する生長反応を比較した。

図3上は、移植してから1年後の*Neobalanocarpus heimii*と*Shorea leprosula*の稚樹について、葉と幹+枝の比を示したものである。樹高生長のよかった*Shorea leprosula*は*Neobalanocarpus heimii*に比べて支持器官である幹や枝の割合が大きかった。ただし、このような比は、生長に伴って変化するものがふつうである。

そこで、個体の生長に伴って光合成器官と支持器官の割合がこれら2種でどう変化していくかを調べるために、アロメトリーの関係をプロットしたのが図3下である。横軸が支持器官である幹と枝の乾重量、縦軸が光合成器官である葉の乾重量でそれぞれ対数軸である。この図のアロメトリー関係を表す直線の傾きは、葉の相対生長速度と幹+枝の相対生長速度の比を表す。この傾きを2種で比較すると、0.76と0.77で差はなかった。1以下の値であるから、生長に伴い支持器官の割合は増えていくが、その増えかたは2種の間で差はないことになる。ただし、*Shorea leprosula*の回帰直線は*Neobalanocarpus heimii*に比べて下方向に平行移動したかたちになっているので、移植実験を開始した時すでに*Shorea leprosula*の稚樹は、相対的に支持器官の割合が大きかったことを示している。

ところで、樹木の生長は、シュートあるいは枝を単位として、それらが分岐しつつ、

構造的に積み重なりながらおきる。そこで、一本の枝について、光合成器官と支持器官間のアロメトリーを調べた。図4上は、一本の枝についていた葉の重量と枝の重量の比を2種で比較したものである。Neobalanocarpus heimiiは、Shorea leprosulaに比べて葉の割合が高かった。図4下は、枝の重量と葉の重量との間のアロメトリーの関係を示したものである。2種ともに回帰直線の傾きは1以下であるから、大きい枝ほど葉の割合が小さいことがわかる。2種を比べると、変動は大きいですが、Neobalanocarpus heimiiの回帰直線はShorea leprosulaに比べて上に位置しているので、平均的には同じ大きさの枝ならNeobalanocarpus heimiiはShorea leprosulaに比べて葉の割合が高いことになる。枝の大きさは、2種で大きく違わなかったので、図3上の棒グラフにみられる2種の違いは、これらの回帰直線の上下の差を反映したものと見える。

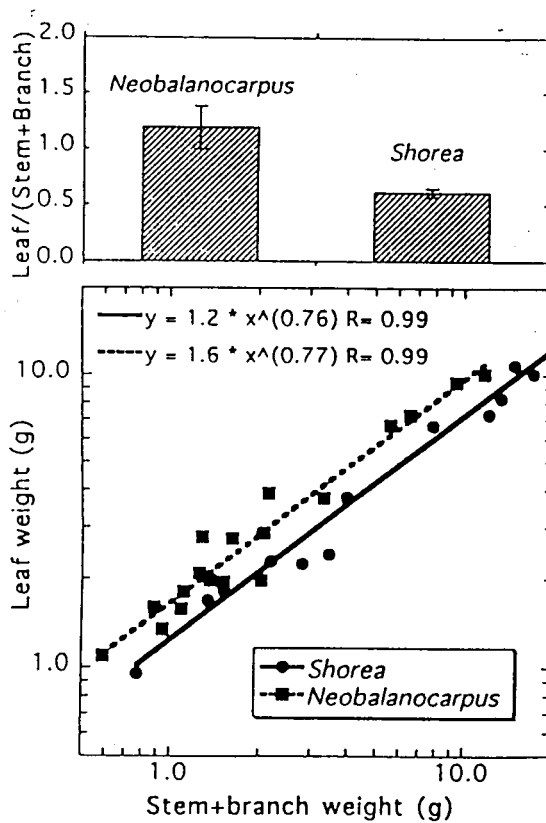


図3. 移植してから1年後のNeobalanocarpus heimiiとShorea leprosulaの稚樹の葉と幹+枝の比(上図)と光合成器官(Leaf weight)と支持器官(Stem+branch weight)の乾重のアロメトリー関係。

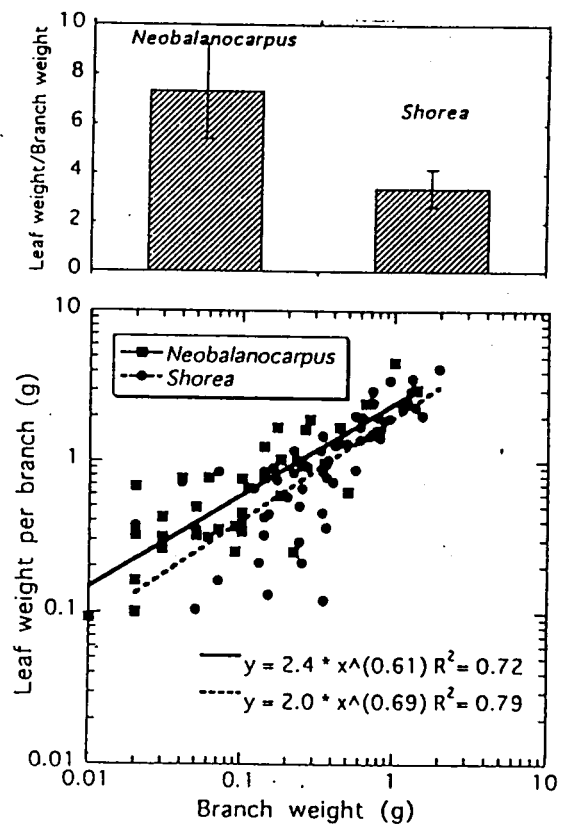


図4. 移植してから1年後のNeobalanocarpus heimiiとShorea leprosulaの稚樹の一本の枝についている葉とその枝の乾重比(上図)と枝あたりの光合成器官の乾重(Leaf weight per branch)と枝の乾重(branch weight)のアロメトリー関係。

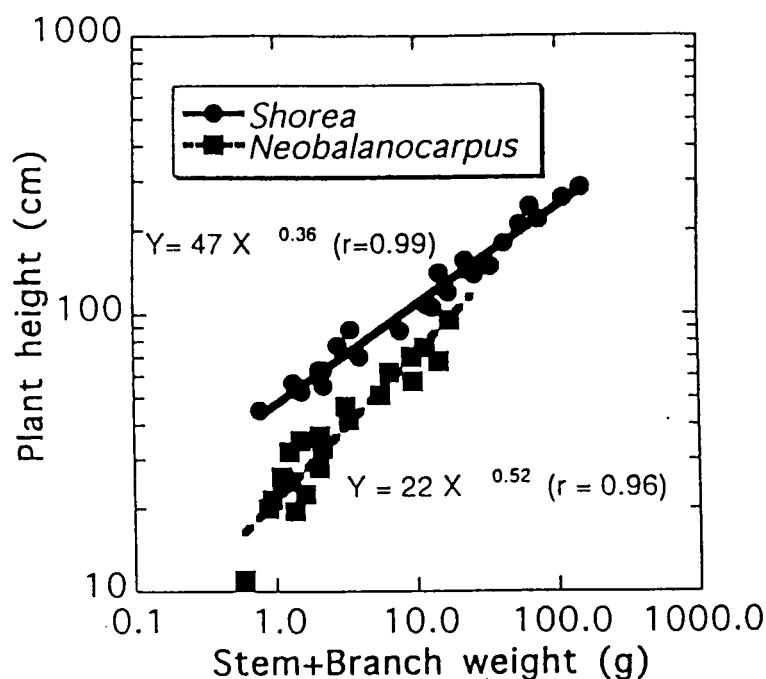


図5. ギャップの中心で育った *Neobalanocarpus heimii* (■) と *Shorea leprosula* (●) の稚樹の幹+枝の重量 (Stem + Branch weight) と樹高 (Plant height) とのアロメトリー関係. 移植後3年間のデータをまとめて示した.

これらの結果から、ギャップの下で、*Neobalanocarpus heimii* の稚樹は、*Shorea leprosula* に比べて個体レベルでも枝レベルでも、光合成器官である葉に光合成産物をより多く分配するような生長をすることがわかった。*Neobalanocarpus heimii*の示したアロメトリーの関係は、ギャップが閉じて暗くなった時の生存率を高めるために有利な生長様式をもつことを示している。

図5は、ギャップの中心で育った稚樹の幹+枝の重量と樹高とのアロメトリーを示したものである。支持器官の重量が同じならば、*Shorea leprosula* は *Neobalanocarpus heimii*より樹高が高いことがわかる。一方、アロメトリーの傾きは *Neobalanocarpus heimii*の方が大きい。これは、もしこのアロメトリーの関係が今後も続くならば、2種の関係が逆転することを意味する。すなわち、*Shorea leprosula*はギャップのもとで、樹高生長に関して *Neobalanocarpus heimii* に比べて初期生長はよいがその後の樹高生長の効率はかえって悪いことになり、ギャップの下の明るい環境では、*Shorea leprosula* が樹高生長に関して常に有利であるとはかぎらない。結局、2種のギャップに対する反応は異なるが、それをもって2種の間にはっきりとした更新ニッチェの分割があるとはいえず、両種の共存は確率的な過程によって維持されている可能性が高い。

4. 低地熱帯雨林における親木と稚樹の分散構造と実生の定着過程

熱帯雨林の木本生植物の種類は温帯林や他の気候帯のそれに比べてはるかに多いことが知られている。この高い種多様性の維持機構の仕組みとその多様な森が組成的に、また構造的に定常状態にあるかどうかという点について2つの仮説が提示されている。すなわち、平衡説 (equilibrium hypothesis) と非平衡説 (non-equilibrium hypothesis) である。そもそも熱帯林では非常に多くの種が入り乱れて生活していることから、恐らくは種間の関係が非常に特異的に確立されているのではないかと想像された。したがってある植物 (ホスト) にはその種に特異的に寄宿したり、捕食の危害を加えたりするバクテリア、菌類、動物がいるため、特定の種の植物が繁茂しにくい。なぜならば、それらが急激に勢力を拡大しようとしても「しがみついている天敵」による抑制効果が働き優占しにくいからであると説明できる。その意味において、これらの天敵による間引きはホストの密度に依存していると考えてよいが、一方で少数派のホスト植物は天敵から見つかりにくい効果が働き、ある空間を占有できる権利が与えられている。結果として今ある植物はそれなりに占有権を保つことができ、森全体としては組成的にも構造的にも安定してゐる—これが平衡説の理屈である。

一方の非平衡説ではそれぞれの種が更新出来るかどうかは、森林内で偶発的に発生する林冠空隙に種子供給可能な種が巡り会う確率に依存すると考える。たまたまラッキーチャンスに出くわした種が繁殖のスタンバイ状態になってれば生き残り、そうでない植物は減少する。したがって種組成は安定しておらず、遷移上の過渡期にある群落のように位置づけられる。

上記の2説について実際的な検証 (森林が平衡、非平衡の状態にあるかを確認) を行うことは熱帯林の持つ高い種多様性の維持機構を解きあかす上で興味深いテーマとなりうるが同時に森林の保護や持続的な開発を行う上でも大変重要な意味を持つ。例えば、もしも、ある森が非平衡の状態にあったとすれば、ある特定の種 (とりわけ希少種や脆弱種) の人為的攪乱や伐採による減少はその種の絶滅につながる可能性があるのと同時に森林全体の組成と構造に決定的なダメージを及ぼす可能性がある。

我々がこれまで動物、植物の様々な角度から調べてきたパソの森は、はたして平衡、非平衡どちらにより近い状態にあるのであろうか? 本来このことを検証するためには個々の種の生き死にを克明に調べる必要があるが、本研究ではパソの森に設置された50ヘクタールプロットでの2回のセンサスのデータを用いて解析を試みた。同時に親木からの距離に対する稚樹の密度の増減が稚樹の初期定着過程における実生の密度依存的または親木からの距離依存的な死亡率の変化によるものかどうかを確認するため、パソ保護林内で比較的稚樹が多く見られ、その形態が特徴的で他の実生に比べ識別しやすいウルシ科の *Pentaspadon motyleii* (現地名Pelong) を用いて実生の生き死にの追跡調査を行った。

平衡説の検証では森全体のregenerationに稚密度依存的な作用が働いているかを知る必要がある。そのためには稚樹の生存率と密度との関係を解析すればよいのであるが、便宜的に稚樹個体の密度が親木からの距離に応じて稚樹の個体密度がどのように変化するかをしらべた。また、その結果として成熟木は稚樹に比べてよりラ

ンダムに分布しているかについても解析を行った。さらに、非平衡であるという仮定（それぞれの種の初期定着過程がどの程度安定しているかという視点から）に基づいて、森の構成種の稚樹の補充率(recruitment)と生存率(survivorship)との関係について調べた。すなわち、補充率と生存率がバランスよく保たれていれば、少数派にもニッチェが確保されていることになる。

(1) 研究方法

解析のもとになる資料はパソの森でスミソニアン研究所とFRIMが共同で設置した50ヘクタールプロット（胸高直径1cm以上の全ての木本生植物が記録、マッピングされている）での2回にわたるセンサス（1985, 1990年に開始した第1回と2回目のデータ）を利用した。第1回目のセンサスではプロット内で814種が記録されているが、今回の解析では出現頻度100回以上の種（全部で444種）を対象とし、4つの階層（emergent, canopy, understory, treelet+shrub）に分けて解析を行った。各階層での種数はemergent 38種, canopy 162種, understory 159種, treelet+shrub 85種である。これらの階層区分は（Manokaran他1991）に従った。

①成熟木（親木）の周囲での稚樹の個体密度

1987年の第一回目のセンサスデータから互いに40m以上離れた親木になりうる成熟木を抽出しそれらの周囲半径20m以内での稚樹の個体密度を求めた（それぞれの成熟木の中心から2m毎に稚樹の個体数を合計し1平方メートルあたりの個体数を算出した）。稚樹は胸高直径2cm以下の木とし、中心となる成熟木はemrgent 30cm, canopy 20cm, understory 10cm, treelet+shrub, 5cm以上の木とした。

②稚樹と成熟木の空間分布パターン

成熟木、稚樹にわけて（成熟木、稚樹のカテゴリーは稚樹の個体密度の解析と同様）、森下Id指数を算出した。まず、50ヘクタールプロット（1000m x 500m）の縦横のそれぞれの辺を $1/2^6$ のサイズに細分化しそれらを最小単位の方角区として、そのサイズを2倍づつに拡大しながら（ $1/2^5 \times 1/2^5, 1/2^5 \times 1/2^4, \dots, 1/2^1 \times 1/2^0$ ）Id指数をもとめた。Idの値はランダム分布のとき1を示し、集中分布のときは >1 、規則分布のとき $0 \sim 1$ の範囲にある。本解析ではIdの値が1から有意に外れているかをF検定によって確かめ仕切りの単位である方角区の面積が最小値から3番目までの間で（ $1/2^{12} \sim 1/2^{10}$ ）連続して1よりも有意に外れるかどうかを基準として、その植物の親木、稚樹がランダム、規則、集中分布しているかどうかを決定した。

③稚樹の生存率（死亡率）と補充率

各階層の選抜種において、第1回めと、第2回目に取得されたデータの比較および、第2回目のセンサスにおいて新規に記録された稚樹個体のデータから、稚樹の補充率（新規個体/全稚樹個体数）（%）、稚樹の死亡率（死亡個体数/全稚樹個体数）（%）を算出した。

④親木からの距離に対するPelongの実生の生存率の変化

Pelongは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40cmの成熟木を頻繁に見かけることができる。Pelongの生存率と親木からの距離との関係を明らかにする目的でパソの50haプロットとは別の場所で(1haプロット)親木の周囲に生育する実生個体(約10~15cmの高さ)生存のモニタリングを1991年8月より開始した。Pelongの親木の株元から0~12mの距離間に方形区(1x1~3x3m²)を22個設置しそれぞれの方形区内に出現した実生個体を識別し1カ月毎に個体の生死、高さを記録した。実生の総個体数は562個体であった。この追跡調査以外にも調査地内でサンプリングした実生を林床の光条件の異なる4地点と林外の育苗圃、計5地点にそれぞれ50個体ずつ移植し、それらの生存率、生長過程についてもモニタリングを行った。

(2) 結果及び考察

①稚樹の個体密度と最近隣の成熟木からの距離との関係

最近隣の成熟木からの距離(D)と稚樹の個体密度との関係について回帰分析を行った結果、DまたはDの対数軸に対して正の有意相関(P<0.05)を示すか、若しくはDの0~20mの中間地点で最高値を示す種(optimal curveを描く二次曲線で有意に回帰できる)は選抜種444種のうち48種であった。各階層毎の内訳はemergent 7種(全選抜種に対する割合、18.4%)、canopy(17種、10.5%)、understory(16種、10.1%)、Treelet+Shrub(8種、9.4%)で下層植生になるほど、その割合が低下することが分かった。一方、成熟木からの距離Dもしくはその対数値に対して負の相関を示す種は全部で43種で内訳はemergent 1種(3.1%)、canopy 7種(4.2%)、understory 19種(11.9%)、Treelet+Shrub 16種(18.8%)で正の相関を示す種の各階層毎での割合とは逆にemergentやcanopyで低くなることが分かった。この原因はそれぞれの種のもつ種子の散布能力が高木層と低木層ではっきりとした違いがあることによるものと思われる。すなわち、emergentやcanopy層の種においても今回の解析の対象にしたDの範囲(20m)よりも長い距離で解析を行えばより多くの種が有意な相関を示すことが推察できるが正の相関を示すものについては距離のレンジの取り方には影響されないものと思われる。

②稚樹と成熟木の分散構造

成熟木と稚樹の分散構造の解析からは殆どの種が稚樹成熟木のサイズに関わらず集中分布していることが分かった。いわゆるJanzen(1971)が示した「稚樹の段階では集中しているが成熟木は規則的に分布する」というカテゴリー(type1)に統計的に当てはまる種は35種であった。内訳はemergent 7種(18.4%)、canopy 9種(5.3%)、understory 13種(8.2%)、treelet+shrub 6種(7.1%)である。そのうち親木からの距離と稚樹の密度が正の相関を示すグループに属する種は6種(*Mesua ferrea*, *M. cornerii*, *Paropsia vareciformis*, *Popowia pisocarpa*, *Shorea leprosula*, *S. ovalis*)であった。一方親木も稚樹も集中分布する種(type2)は全部で183種(全解析対象種の41.2%)で、残りの226種は稚樹と成熟木の分散構造に明瞭な傾向を示さなかった(多くの場合サンプル個体数が少ないこ

とが原因)。そもそもJanzenの仮説「親木のそばではその稚樹が育ちにくい結果、成熟木になるに従いより規則的な分散構造を示す」は表現が曖昧で、統計的にその正当性を検証することが殆ど不可能であるが、上記の二つの解析結果から、親木の近隣域での稚樹の育ち難さが直接的にその種の分散構造を規定するまでにはいたっていないことが推察できる。

③稚樹の補充率と生存率との関係

稚樹の生存率（死亡率）と補充率との関係についての解析からはemergent層とcanopy層で死亡率と補充率との間に有意な相関（ $P < 0.05$ ）が得られた。即ちemergentやcanopy層の種では沢山稚樹を補充する種はその死亡率も高く、少数派（これは別の解析によって補充率も死亡率も低いことが分かっている）が分布を確保できるような種構成の上でのバランスが保たれているといえるが、これ以外の階層、即ち下層植生ではこのパターンが必ずしも当てはまるとは限らない。おそらくは下層植生においては少数派の種でも多数派と同じくらい死亡率が高くなる種もあれば、逆に多産で死亡率が低い種も存在し、最終的には少数派が絶滅してしまうような組成的に不安定な状態であるといえる。一方でemergent層での死亡率に対する補充率の回帰式の傾きが1.0以下であったことから、このままの死亡率/補充率の比率が続けばこの階層においては多産種の個体密度は急激に低下するものの、一方の少数派の減衰率は多産種に比べると遥かに緩やかなものであるため最終的には全ての種が少数派になって共存できるような状況であることが考えられる。emergent層では親木のそばで稚樹が育ちにくいような傾向をもつ種の割合が他の階層に比べて高かったことからemergent層の組成的安定性が密度依存型の稚樹の死亡に起因する可能性があるが、同時に林冠空隙（ギャップ）を利用して更新を行う種の比率が階層間で異なるためではないかとも考えられる。

④Pelong (*Pentaspadon motleyi* Hk.f.)の芽生えの定着過程

Pelongの50ha外の別のプロット内での実生の生存率のモニタリングの結果からは、親木の際近隣域（0-2m）における実生個体の生存率は他のどの域（2m>）における実生個体の生存率よりも有意に低い値を示すことがわかった。また、親木からの距離2~4mにおける生存率も4~6mのそれと比較すると有意に低い値となった。さらに親木からの距離を横軸に取った場合の実生の密度のピークが時間とともに親木から離れるように移動することがわかった。このことは稚樹の齢が進むにつれ、親木直下では生き延びれなくなることを示唆している。

Pelongの50ヘクタールデータの解析からはその稚樹の密度は親木からの距離に対して有意な正の相関を示す結果は得られなかったが、親木を中心とする半径6m以内には稚樹が存在しない「稚樹不在現象」は確認できた。また、Pelongの実生を日陰と林冠ギャップ直下に移植したところ、前者の生存率は後者のそれに比して遥かに低い値となり、鬱閉林下に設けた一部のプロットでは移植個体が移植後、約550日後に全滅してしまった。

以上のことから次の事が推察された。1) Pelongの実生の生存率には親木からの距離依存型の天敵（捕食者、病原菌）が関与している。2) これらの天敵の作用に加えて樹冠下の光条件が生存率に強く影響を与える。その結果、実生個体はそのサ

イズが胸高直径が1 cm程度になるまでに死亡し、親木の直下で稚樹が不在となる。

また、Pelongの場合と同様な挙動を示す種（親木の周囲に稚樹が全く存在しない）がどの程度存在するかを確かめる目的で、フタバガキ科19種、トウダイグサ科4種、ウルシ科1種、クスノキ科1種、マメ科1種、計26種について親木の周囲の稚樹の有無について調べた。その結果、稚樹不在エリアの大きさは種によって異なるが、陰樹的性質を持つ樹種とパイオニア的性質を持つものとの間でそのエリアの大きさの違いは認められなかった。26種の内、明瞭な稚樹不在エリア（6 m以上）を示すものは6種で、内訳はフタバガキ科2種、ウルシ科1種、トウダイグサ科2種、クスノキ科1種、マメ科1種であった。解析の対象とした種は50 haプロット全出現種ではないため、この結果からは、明確なことはいえないが、フタバガキ科に関してはその殆どの種を解析対象としたことを考慮すると、総種数の割には稚樹不在エリアをもつ種数が少ないことが注目される。

さらに、これらの明瞭な稚樹不在エリアを持つ6種（*Pentaspadon motleyi*, *S. bracteolata*, *Macaranga recurvata*, *Mallotus leucodermis*, *Litsea castanea*, *Koompassia malaccensis*）について、これらの種の稚樹が他種の大径木（胸高直径40 cm以上）の直下に存在するかどうかという点について、解析を行ったところ、すべての種の稚樹がそれ以外の他種の大径木の直下であれば存在していることが分かった。

（3）まとめ

Pelongの実生の生存率の変化の例や、50ヘクタールプロットにおける稚樹の密度が親木からの距離に応じて高くなる例、あるいは親木を中心とするある一定のエリアないでの稚樹の不在現象の例が示すように、かって逃避仮説で示されたような現象がパソの森でも見られることは確かである。ただしそのような動態を示す種は今回の解析結果でせいぜい一割程度であることが分かった。この数値が他の気候帯の森林に比べて多いか少ないか、また、多様性を高く維持するための機構として十分な量であるかどうか、すなわち、このような現象が多く樹木が混成する熱帯林の特徴といえるほどの十分な根拠になりうるのかどうかは今後の研究を待たねばならない。しかしながら、50ヘクタールデータの解析結果が示すように上層（emergent, canopy層）においては稚樹の密度が親木からの距離に依存している種の割合が比較的多いこと、稚樹は集中分布を示すが成熟木では均質に近い分布を示す種が多いこと、また稚樹の死亡率と補充率との間に比較的明瞭な関係が見られることを考えると、上層植生では平衡状態に近い状態が保たれている可能性が示唆される。今回の解析に用いた「稚樹の定義」の持つ意味が各階層によって異なるため、安易に結論は出せないが、上層植生と下層植生とでは組成的安定性という点において、違いがあるのではないかと考えられる。このことは、これまでに熱帯林が平衡状態か、非平衡状態かという問題は階層によって異なることを示唆している。

5. 引用文献

- Appanah, S. & Weinland, G. (1993) A preliminary analysis of the 50-hectare Pasoh demography plot: I. Dipterocarpaceae. Research Pamphlet No. 112. Forest Research Institute Malaysia, Kuala Lumpur.

- Corbet, G.B. & Hill, J.E. (1992) The mammals of the Indomalayan region: a systematic review. Oxford University Press, New York
- Foxworthy, F.W. (1932) Dipterocarpaceae of the Malay Peninsula. Malayan Forest Record No. 10, Printers Ltd., Singapore.
- Gautier-Hion, A., Duplantier, J.-M., Quris, R., Feer, F., Sound, C., Decoux, J.-P., Dubost, G., Emmons, L., Erard, C., Hecketsweiler, P., Mougazi, A., Roussillon, C. & Thiollay, J.-M. (1985) Fruit characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community. *Oecologia* 65:324-337
- Gautier-Hion, A. (1990) Interactions among fruit and vertebrate fruit-eaters in an African tropical rain forest. Pp. 219-230 in Bawa K. S. & Hadley M. (eds.) Reproductive ecology of tropical forest plants. UNESCO and The Parthenon Publishing Group.
- Harrison, J.L. (1954) The natural food of some rats and other mammals. *Bulletin of the Raffles Museum* 25:157-165
- Harrison, J.L. (1961) The natural food of some Malayan mammals. *Bulletin of the National Museum of Singapore* 30:5-18
- Harrison, J.L. (1962) The distribution of feeding habits among animals in a tropical rain forest. *Journal of Animal Ecology* 31:53-63
- Howe, H.F. (1986) Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals. in Seed dispersal (Murray D.R ed.), Academic Press, Sydney
- Howe, H.F. & Westley, L.C. (1988) Ecological relationships of plants and animals. Oxford University Press, New York.
- Janzen, D. H. (1970) Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Am. Nat.* 104: 501-528.
- Janzen, D.H. (1974) Tropical blackwater rivers, animals and mast fruiting by the Dipterocarpaceae. *Biotropica* 6:69-103
- Kemper, C. & Bell, D.T. (1985) Small mammals and habitat structure in lowland rain forest of Peninsular Malaysia. *Journal of Tropical Ecology* 1:5-22
- 小林四郎 (1995) 生物群集の多変量解析. 蒼樹書房, 東京
- Manokaran, N., La Frankie Jr., J.V., Kochummen, K M., Quah, E.S., Klahn, J E., Ashton, P.S. & Hubbell, S.P. (1990) Methodology for the 50 ha plot at Pasoh Forest Reserve. Forest Research Institute of Malaysia Research Pamphlet. No. 104, 69 pp.
- Manokaran, N., La Frankie Jr., J.V., Kochummen, K M., Quah, E.S., Klahn, J E., Ashton, P.S. & Hubbell, S.P. (1992) Stand table and distribution of species in the 50-ha research plot at Pasoh forest reserve. FRIM Research Data No. 1. 454 pp. Forest Research Institute Malaysia, Kuala Lumpur.
- McClure, H.E. (1966) Flowering, fruiting and animals in the canopy of a tropical rain forest. *The Malayan Forester* 29:182-203
- Medway, L. (1972) Phenology of a tropical rainforest in Malaya. *Biological Journal of the Linnean Society* 4: 117-146
- Medway, L. (1983) The wild mammals of Malaya (Peninsular Malaysia) and Singapore, 2nd ed, reprinted with corrections. Oxford University Press, Kuala Lumpur
- Morisita, M. (1971) Composition of the I_d -index. *Researches on Population Ecology*, 13:1-27
- Yasuda, M., Miura, S. & Nor Azman Hussein (in preparation) Food hoarding behavior of terrestrial rodents in a lowland rainforest of Peninsular Malaysia.
- Whitmore, T.C. (1986) Tropical rain forests of the Far East (2nd ed., ELBS ed.). Oxford University Press

6. 国際共同研究などの状況

本研究は、マレーシア国、マレーシア森林研究所との共同研究として行っている。カウンターパートは、同研究所 Drs. S. K. Yap, N. Manokaran, Mr. L.

Ratnam, Quah Eng Sengである。

6. 研究発表の状況

誌上発表

- 可知直毅 (1993) パソー森林保護区の現状. 日本熱帯生態学会ニューズレター, No 10, 9-13.
- 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
- Kachi, N., Okuda, T. & Yap, S. K. (1993) Seedling establishment of a canopy tree species in Malaysian tropical rain forests. *Plant Species Biology*, 8: 167-174.
- Kachi, N., Okuda, T., Y. Tsubak, S. K. Yap, N. Manokaran & Quah Eng Seng (1994) Roles of herbivory in determining biodiversity of tropical rain forests. Research report of FRIM/NIES/UPM joint research project for 1994. 121-133.
- 可知直毅 (1994): 熱帯林の減少と生物多様性. *くらしの木*, No 3, 24-25.
- 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.
- Kachi, N., Okuda, T. & Yap, S. K. (1995): Effects of herbivory on seedling establishment of *Dryobalanops aromatica* (Dipterocarpaceae) in a plantation forest in Peninsular Malaysia. *Journal of Tropical Forest Science*, 8: 59-70.
- 可知直毅 (1995) 熱帯林の生物多様性とその保全. *地球環境研究センターニュース*, vol 6, No 3, 3-6.
- Kachi, N. (1996) Biodiversity and regeneration of canopy tree species in a tropical rain forest in Southeast Asia. *Proceedings of International Symposium: Recent Advances in Ecosystem and Environment and Science*. (in press)
- Kimura, K., Kanzaki, M., Okauchi, Y., Yamakura, T., Yap, S.K., and Chan, H.T. (1993) : Seed dispersal and buried seed dynamics. Research report of FRIM/NIES/UPM joint research project for 1993. 109-111.
- Kimura, K., Kanzaki, M., Okauchi, Y., Yamakura, T., Yap, S.K., and Chan, H.T. (1994) : Seed dispersal and buried seed dynamics. Research report of FRIM/NIES/UPM joint research project for 1994. 137-142.
- Miura, S., M. Yasuda, M., N. Ishii, & L. Ratnam (1994) Effect of frugivory of mammals on mortality and dispersal of fruit and seeds. Research report of FRIM/NIES/UPM joint research project for 1994. 150-154.
- Okuda, T., Kachi, N., Yap, S. K. & Manokaran, N. (1994): Spatial pattern of saplings and adult trees of canopy- and sub-canopy-forming species in a lowland rain forest in Peninsular Malaysia. In: *Biodiversity—Its Complexity and Role*. (ed. M. Yasuno, M. M. Watanage) pp. 99-110. *Global Environmental Forum*, Tokyo, Japan
- Okuda, T., Kachi, N., Yap, S. K. & Manokaran, N. (1994): Spatial Pattern of adult trees and seedling survivorship in *Pentaspadon motleyi* Hook, f. in a lowland rain forest in Peninsular Malaysia. *Journal of Tropical Forest Science*, 7: 475-489

学会発表等：省略