

E-3 熱帯林の環境形成作用の解明に関する研究

〔3〕 土壌環境形成における動物の役割に関する研究

研究代表者 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

環境庁国立環境研究所

地球環境研究グループ

(委託先)

マレーシア森林研究所

野生生物保全研究チーム

京都大学

高村 健二

武田 博清

Laurence G. Kirton

平成5～7年度合計予算額 30,531千円

(平成7年度予算額 9,689千円)

〔要旨〕 マレーシア半島部の低地熱帯雨林で樹木生育養分の供給元として重要な木材および落葉の分解過程について調査した。本研究では複数年にわたる落下植物遺体の基礎的な調査によって植物遺体供給量の季節的な変動特性を明らかにすると共に熱帯林養分循環経路の一つの環、林床での分解経路への物質流入量を把握した。同時に分解速度を測定することによってこの経路を通じての物質流出量も把握しておりこれらの流量は面積当たりにして温帯林のほぼ2倍に達することが明らかとなった。つまり植物体が大量に生産されてそれが速やかに分解されていくというのが熱帯林の物質循環系の特徴である。

分解に関わる土壌動物はシロアリが豊富であった。一方熱帯林では少ないトビムシでも分解微生物の盛んな活動を反映して微生物食の種が比較的多いことが明らかとなった。シロアリについては木材の分解においてキノコシロアリ亜科のシロアリが優占していた。落葉の分解についてもこの分類群のシロアリが重要な働きをしていることは従来の報告が指摘しており、熱帯林の分解に関わる動物としてこれらのシロアリが特に注目されてしかるべきであると考えられる。

植物遺体分解に対する土壌動物の貢献度はその促進の程度が最大で約8倍にも達することが証明された。植物遺体の分解過程においては炭素/窒素比が一定の値に下がった時点まで窒素の放出が抑制される不動化現象が広く観察されるが、温帯林に比べて熱帯林ではこの比が比較的高い時点で窒素の放出が始まることも明らかとなった。この現象はやはり土壌動物の働きによると説明された。この点でも動物による分解の促進がはっきりしたわけである。すなわち、これらの動物なしに熱帯林内の分解の進行、ひいては土壌形成が成り立たないことが推測される。

〔キーワード〕 植物遺体、土壌動物、養分、シロアリ、分解

1. 序

熱帯林の立地を維持している重要な要素として土壌は欠かせないものである。土壌は熱帯林の主要構成要素である樹木の生育基質であり、そこを通じて樹木への養分供給がなされている。また土壌は水分の保持力などを通じて林内および林周辺環境に対しても強いつながりを持つ。本研究は土壌構成要素の欠かせない部分である土壌有機物の生成に関してシロアリ・トビムシを主と

した動物の役割を明らかにしようとしたものである。

本研究の意図した内容で注目すべき点は動物の役割を客観的に評価しようとしたことである。そのためには熱帯林樹木から生ずる植物遺体を分解する動物に焦点を当てて、その分解が起きている現場の森林内で野外実験をすることが必要であった。客観的な評価を行うためには焦点の動物だけを分解の現場からせめて一時的局所的に取り除いてその結果分解がどのように進むかを観測する必要がある。そのため、いわゆる除去実験が以下の研究では行われている。また有機物の源である植物遺体の供給量やその組成についても分解に携わる動物の舞台を提供するものとして調査が行われている。

熱帯林は樹種が豊富であるということは明かであるが、この豊富さは植物遺体の組成にも反映されて例えばリタートラップで集められる落葉などは種数が多い。この種が豊富であることが分解過程に影響することは考えられることであり、由来する樹木が異なるために植物遺体の質・大きさ・化学成分が違うことを考慮に入れて研究を行う必要がある。このような研究には種の同定だけでも結構な努力を要するが、定点での長期的な調査によって比較的能率的な研究の進捗が得られたことは指摘しておきたい。

本研究では複数年にわたる落下植物遺体の基礎的な調査によって植物遺体供給量の季節的な変動特性を明らかにすると共に、熱帯林物質循環系の一つの環、林床での分解経路への物質流入量を把握している。同時に分解速度を測定することによって、この経路を通じての物質流出量も把握しており、これらの流量は面積当りにして温帯林の2倍にほぼ達することが明らかとなった。つまり植物体が大量に生産されてそれが速やかに分解されていくというのが熱帯林の物質循環系の特徴である事が言える。

分解に関わる土壌動物に関してはシロアリが豊富であることは熱帯林の特徴としていうまでもないが、一方熱帯林では少ないトビムシでも分解微生物の盛んな活動を反映して微生物食の種が比較的多いことが明らかとなった。シロアリについては木材の分解においてキノコシロアリ亜科のシロアリが優占していた。落葉の分解についてもこの分類群のシロアリが重要な働きをしていることは従来の報告が指摘しており、熱帯林の分解に関わる動物としてこれらのシロアリが特に注目されてしかるべきであると考えられる。

注目される分解に対する動物の貢献度であるが、明らかに分解を促進することがわかった。その促進の程度は最大で8倍程度にも達する。植物遺体の分解過程においては炭素/窒素比が一定の値に下がった時点まで窒素の放出が抑制される不動化現象が広く観察されるが、温帯林に比べて熱帯林ではこの比が比較的高い時点で窒素の放出が始まることも明らかとなった。この現象はやはり土壌動物の働きによると説明された。この点でも動物による分解の促進がはっきりしたわけである。すなわち、これらの動物なしに熱帯林内の分解の進行、ひいては土壌形成は成り立たないことが推測される。

前述した樹木の種の豊富さに由来する植物遺体の属性の違いが動物の役割に影響することもわかったため、全体的な分解の進行と土壌形成がどのような条件の下で円滑に進むかは分解対象物の属性を考慮に入れて検討する必要があるが、土壌動物の関与があるかないかが重要な要因であることは議論の欠かせない前提である。

2. 落葉の分解と土壤動物の役割

(1) 調査地および調査方法

この調査はマレーシア国半島部のネゲリセンピラン州パソとクアラルンプール郊外ブキットラゴンの2森林保護区の林で行われた。土壤堆積腐植の測定・分解速度・分解への土壤動物の効果をブキットラゴンに植えられた *Dipterocarpus baudii* 林で行った。1991年7月にこの林に15 m x 25 mの調査区を設定した。調査区は15個の5 m x 5 mの区画に区分した。この林は1926年に植栽され1993年において *D. baudii* の胸高直径は25.9 cmで平均樹高は25 mであった。*D. baudii* の林は砂質の土壤に成立しているが好適な土壤水分条件を反映して比較的良好な成長を示している。

落葉供給量・分解速度・土壤動物の調査をパソの2 ha調査区プロット1とその近くに設定した10 m x 30 mの調査区を用いて行った。10 m x 30 mのプロットにおいて落葉の供給量・土壤動物の季節変化を調査した。落葉分解の実験はプロット1をもちいて行った。

1991年7月にブキットラゴンの *D. baudii* 林とパソの調査区において土壤堆積腐植の量を測定した。ブキットラゴンの15 m x 25 m区内から5地点を任意に選び各地点において50 cm x 50 cmの方形枠をもうけてその中の土壤堆積腐植を採集した。パソの10 m x 30 mプロットにおいても任意に5地点を選び各地点において土壤堆積腐植を採集した。採集した土壤堆積腐植は実験室に持ち帰り風乾して重量を測定した。

1991年7月にブキットラゴン・パソの調査区に落葉供給量を推定する目的でリタートラップを設置した。ブキットラゴンでは区内に規則的に10個のリタートラップを設置した。パソの10 m x 30 m区にも同様に10個のリタートラップを設置した。リタートラップは二つの調査地で共通した規格をもちい開口面積で0.5平方メートルの円形の木綿製のトラップを用いたが後期には木綿を2.0 mmメッシュの寒冷紗に取り替えた。落下物の回収は1991年7月から1カ月おきに1995年7月まで行った。回収したリターは実験室に持ち帰り風乾し重量の測定を行った。重量は *D. baudii* 林については *D. baudii* の葉・托葉・花・実に分けて測定した。パソの採集物は樹種ごとに落葉量を測定した。全ての採集物は風乾重量で測定されている。

落葉の分解過程への土壤動物の役割を野外実験から調査した。調査はブキットラゴンとパソの調査区において行った。ブキットラゴンでは林内にリターバックを設置しその後の重量減少から分解過程を調べた。10 m x 20 mの調査区を4 m x 5 mの10区画に区切り各区画に2 m x 2 mのリターバック用の設置地点を設けた。リターバックのサイズは20 cm x 20 cmでその中に風乾した落葉を10 g封入した。土壤動物除去のためのリターバックとして0.5 mm目のステンレス金網でリターバックを30個作成した。また対照実験のために2 mm目寒冷紗でリターバックを60個作成した。1992年の9月にリターバックを調査地に設定しその後1993年1月まで6カ月間にわたり調査を行った。

調査を行ったパソの調査区の土壤は砂質であり落葉層は分解条件を反映してムル型の土壤堆積腐植を示していた。土壤堆積腐植はおもに落葉層から成り立ち腐植層は発達していない。土壤堆積腐植層の量は4.3トン/haであった。このように分解過程を反映して土壤での有機物の蓄積の少ないことが熱帯降雨林の特徴となっていた。

1992年12月に調査区とその近くの森林において林床に落下した新しい落葉を採集した。採集した落葉から8種の樹木の落葉を分解実験に用いた。採集した落葉は風乾したのち分解実験の材料

とした。落葉分解の実験はリターバッグ法を用いて行った。各々の樹種について30個のリターバッグ、8種で240個のリターバッグを作成した。また落葉分解の初期条件のために落葉分解の実験に用いた落葉の一部を分析用のサンプルとして取った。

落葉分解の実験を1992年12月から1993年6月まで6ヶ月間にわたり林床で行った。1992年12月に調査区内に2 m x 2 mの設置点を30点設定した。各点に8種落葉から1個ずつリターバッグを設置した。リターバッグ設置後1カ月間隔でリターバッグの回収を行った。各回収時に任意に5プロットを選びそこからリターバッグを回収した。回収したリターバッグ内の落葉は実験室において風乾後に落葉の表面に付着した土壌の粒子を取り除き重量の測定を行った。また重量の測定時に個々の落葉の土壌動物（シロアリ）による摂食の程度を判定した。

風乾した落葉などの有機物試料は風乾と105度での絶乾重量を測定し実験室で粉碎機を用いて1 mm以下の有機物粉末にして化学分析に供した。分析は全炭素量と全窒素量のリン・カリ・カルシウムなどについて行なった。回収したリターバッグの落葉の重量の測定後落葉は化学分析のために日本に持ち帰り機器分析をもちいて主要な養分について分析を行った。養分分析にさきだち落葉を0.5 mm以下の粒径に粉碎し分析に供した。全炭素・窒素は炭素窒素分析用のガスクロマトグラフ（ヤナコ、東京）により分析した。また、落葉試料を湿式法で分解した後リン・カルシウム・マグネシウム・カリウムについて分析を行った。リンは比色法により分析した。カルシウム・マグネシウム・ナトリウムは原子吸光分析装置によって分析した。

土壌動物の個体数をプキットラゴンとパソの調査区で調べた。調査は1991年7月から1995年7月まで4年間にわたって行われた。各プロットから毎月土壌コアを15個ずつ採集し実験室で土壌動物を抽出した。柱状土壌試料採集は断面積25 cm、深さ4 cmで容積100 mlの塩化ビニル管を用いた。採集した土壌試料は実験室に持ち帰り生の重さを測定し土壌動物を抽出した後に乾燥重量を求めた。土壌動物はツルグレン式土壌動物抽出装置を用いて40度の温度条件で1週間かけて標本瓶の95%のエタノールに抽出した。その後種類の同定・計数を行った。

土壌動物は目レベルに分類し計数した。またトビムシ目については種類までの同定を行った。トビムシの摂食様式を消化管内容物分析から調査した。トビムシの標本は飽水クロラル・乳酸に封入し透明した。トビムシの中の腸管内容物を400倍の顕微鏡下で植物有機質・菌類・土壌粒子・その他に区別し接眼レンズにつけた格子をもちいて面積として定量した。

(2) 土壌における有機物堆積量

熱帯林では、土壌の有機物蓄積が少ないことが知られている。ここでは土壌堆積腐植量推定の結果を述べる。土壌堆積腐植層はおもに新鮮落葉と分解した落葉層から成り立っていたが、土壌腐植層のFやH層の発達は認められなかった。

土壌堆積腐植はいずれの調査地でもおもにL層から成り重量はパソ4.3 トン/ha、プキットラゴン4.9トン/haと温帯と比べて低い値を示した。今回の調査結果をふくめて31熱帯林での土壌堆積腐植量は最大54トン最小1.5トンであり70%以上の森林での蓄積量は10トン/haと温帯での値に比べて低いことが明らかとなった。両調査地での値は熱帯でのこれまでの調査例とかけ離れていないことが示された。熱帯林では土壌における土壌堆積腐植の発達が極めて悪いことが明らかとなった。

(3) 落葉供給量

ブキトラゴンでの2年間の落葉の供給量は年間9.3トンから12.8トン/haと多量の有機物が落葉として供給されている。また樹木の落葉期間には明瞭な年2回のピークが認められており新しい葉の展開とともに落葉が土壌に供給されている。このように落葉の供給の様式は植物の成長様式と密接に関係していることが示されている。

植物遺体落下物の各器官毎の炭素(C)・窒素(N)の含有率および炭素/窒素比(C/N)のうちC含有率は比較的ばらつきが少なく46~48%であった。N含有率は枝で低く0.62%、葉では種により1.05%から1.65%までばらつきが大きい。C/N比はNの値のばらつきを反映して29.4から枝の80.15まで広い幅が認められた。これらの値には温帯の値と大きな差異は認められない。また熱帯の樹木は比較的高いN含有率を示すがマメ科樹木などを除けば1~2%であり熱帯性樹木の中でも妥当な値を示しているといえる。

これまでの調査報告例を取りまとめると落葉供給量は熱帯林で平均で1 haあたり一年間に9.1トンと温帯での平均的な値4トン/haに比べて2倍近い値を示している。本調査での落葉供給量は熱帯林の平均値に近い値を示していた。

(4) 落葉分解における土壌動物の影響

2種類のリターバックでの落葉の分解にともなう重量変化は6カ月間の分解期間に2 mmの対照区では初期重量の62%、0.5 mmの土壌動物除去区では38.4%が分解に伴って消失した。落葉分解の初期2カ月では分解量は対照区と除去区で有為な差が認められなかった。このことは分解の初期の重量減少がおもに微生物や溶脱によることを示している。分解の4ないし6か月後には対照区と除去区とでは重量減少に有為な差が認められた。

落葉の分解に伴う窒素量・窒素濃度の変化は、窒素量は分解の初期2カ月までに対照区・除去区ともに初期量の70%程度まで減少した。その後分解の進行に伴って対照区では窒素の減少が認められたが除去区で窒素量の減少は認められなかった。

このことから自然の状態では落葉の窒素は溶脱による減少と微生物による不動態化での増加を経て無機化を生じることが明らかとなった。一方土壌動物除去区では窒素の不動態化が分解終了まで続いた。この結果から土壌動物は分解過程において窒素の無機化を促進する傾向が認められた。

落葉分解に伴う養分物質と元素の変化を調べた。鉄・アルミニウムでは分解に伴って濃度の極端な増加が認められた。こうした金属の濃度増加は落葉への土壌の付着により説明される。カルシウム・マグネシウム・マンガンは初期2カ月間に溶脱により減少しその後一定の量を保った。カリウム・リンでは初期の溶脱期間に初期含有量の80%近くが失われその後含有量に変化は認められなかった。温帯での落葉の分解ではリンの分解過程での溶脱・不動態化・無機化の過程が知られているがこの調査ではリンは溶脱により大部分が失われていた。

(5) 落葉分解率の種間比較

パソにおいて8種落葉の分解実験を行い分解速度を以下に示す指数分解式で計算し表1にまとめた。

$$W = W_0 e^{-kt}$$

W ; 落葉の残存重量、 W_0 : 落葉の初期重量、k : 分解系数、t : 時間 (年)

表1. 落葉分解率と分解前と後での炭素/窒素比の種間比較

| 種類名 | 分解率 | 分解前のC/N | 分解後のC/N |
|----------------------------------|-------|---------|---------|
| <i>Heritiera javanica</i> | 0.928 | 54 | 43 |
| <i>Shorea macroptera</i> | 1.136 | 54 | 40 |
| <i>Blumeodendron calophyllum</i> | 1.284 | 71 | 48 |
| <i>Dipterocarpus crinitus</i> | 2.364 | 64 | 41 |
| <i>Endospermum malaccense</i> | 2.532 | 38 | 23 |
| <i>Shorea multiflora</i> | 0.825 | 52 | 39 |
| <i>Xerospermum noronhianum</i> | 0.887 | 43 | 29 |
| <i>Baccaurea reticulata</i> | 0.984 | 46 | 38 |

回帰解析などの統計的な解析は、S y s t a t-マッキントッシュ版によりおこなわれた。

分解率は*Shorea multiflora*の0.825から*Endospermum malaccense*の2.532までにわたり種間で大きく異なっていた。二次林に出現する*Endospermum malaccense*で分解が早く極相種である*Shorea multiflora*では分解が遅かった。しかし同じ極相種でも*Dipterocarpus crinitus*では速い分解が認められた。

8種の落葉分解率は平均で1.367(標準誤差0.684)となりこれまで熱帯林の樹種について報告されている平均分解率1.854より低い傾向が認められたが温帯の広葉樹の分解率の平均0.929に比べ分解速度は高かった(Takeda et al, 1984 & 1987)。

落葉の分解の伴う重量の変化を各回収期での5つのリターバッグから平均残存量で見ると*Endospermum malaccense*では分解の初期1カ月でリターバッグ間での重量減少に差は少なかったが2カ月以降においてリターバッグ間での重量減少に著しい差が認められた。この差はシロアリの摂食によるものと説明される。

*Dipterocarpus crinitus*も*E. malaccense*と同様に速い分解を示し1カ月経過後からシロアリによる摂食が認められた。これら2種は分解期間6カ月で初期重量の約75%が消失し分解終了時点では葉脈が残存する程度にまで分解していた。一方落葉分解の遅い種類では分解の6カ月目までシロアリの摂食による重量減少が認められなかった。分解率とシロアリによるリターの摂食との相関を順位相関係数を用いて計算した結果調査期間中にシロアリにより摂食が行われたリターバッグの総数と分解率には $r=0.9$ 以上の高い相関性が認められた。落葉の分解過程が微生物と土壤動物の相互作用で進行する樹種での分解が高いことが明らかとなった。

遷移初期に出現する*Endospermum malaccense*のような樹種では窒素の含量が高く分解の速度が高かったが比較的葉の固い*D. crinitus*でも分解の速度が高いことが示された。分解率を窒素の動態から検討すると8種の落葉の分解開始時での窒素の含有率は*Blumeodendron calophyllum*での32 mg/リターバッグから*Endospermum malaccense*の60 mg/リターバッグまでと種間での相違が認められた。しかし初期の窒素含有量と分解率には有意な相関が認められなかった。窒素含有量を反映して樹種間での炭素/窒素比は*E. malaccense*の38から*B. calophyllum*の71まで種間で異なっていたが炭素/窒素比と分解率との間には有意な相関性は認

められなかった。窒素含有量は樹種間で2倍程度の差しか無く種間での窒素含有量は他の養分に比べて種間で類似していることが明らかとなった。

初期窒素含有量を100%として分解に伴う窒素の含有量の変化を検討した。多くの落葉で分解に伴っての窒素含有量の増加が認められた。落葉分解過程では一般に分解初期の窒素の溶脱から微生物による窒素の不動化を経て窒素の無機化が生じることが知られている。調査した8種の落葉の分解過程での窒素の動態を検討した結果*E. malaccense*・*Dipterocarpus crinitus*では分解の初期から窒素の無機化が認められた。一方分解の遅い樹種では分解過程の進行とともに窒素の量が増加する窒素の不動化の現象が認められた。こうした窒素の不動化は、(1)落葉に進入した菌類による土壌からの窒素の取り込み、(2)落葉分解過程での窒素固定、などにより説明される。窒素の不動化の強い落葉では無機化は分解開始から6カ月目にようやく生じるようになった。分解過程を通じての窒素の無機化の早い種類から不動化の強い種類までを順位付けを行った結果窒素の無機化は*E. malaccense*>*D. crinitus*>*B. calophyllum*>*S. macroptera*>*H. javanica*>*X. noronhianum*>*S. multiflora*の順になった。窒素の無機化速度と分解率には分解率の高い種ほど無機化の速度が高いという傾向が認められ両者の関係には有意な相関が認められた。またシロアリに攻撃されたリターバック総数と窒素の無機化にも有意な相関が認められた。

リンは熱帯林において植物の成長を律する養分として知られている。一般に制限養分では分解の初期に微生物による不動化の現象が認められるが、この分解実験では顕著な不動化の現象は認められなかった。しかし分解速度と落葉のリン含有量には有意な相関関係が認められた。

(6) 土壌動物群集の組成

土壌動物群集の組成は個体数や種類組成の調査結果が整っているパソについて報告する。土壌動物の密度は平均で1 m²あたり14,073個体と温帯の森林に較べ10分の1程度と低密度であった。さらに動物群の組成ではトビムシ(Collembola)・ササラダニ(Oribatei)・アリ(Formicidae)・中気門ダニ(Mesostigmata)・シロアリ(Termite)が優占的であった。

パソの土壌節足動物の中で主要な動物群の一つであるトビムシについて種組成と各種の密度を示した。トビムシの密度は温帯林での10分の1程度と低かった。種組成は30種からなり地表性トビムシは高い多様性を示したが地中性トビムシは普遍的分布種から構成されていた。

トビムシ群集は普遍的分布種の*Isotomiella minor*・*Folsomina onycurina*などの地中性の小型の種類が優占している。地表性のトビムシは*Lepidocyrtus*・*Dicranotehntus*などの熱帯に固有な種から成り立っている。*Lepidocyrtus*属の多様性が高いことが特徴となっている。熱帯では樹木の高い種多様性が報告されてきているが、土壌のトビムシ群集については温帯で多数の種を占める腐植食性のトビムシ種の個体数・種数が熱帯では少ないので多様性は温帯と大きな差が認められなかった。

トビムシの消化管内容物を分析した結果、多数の個体で消化管内容物がなかった。熱帯固有種の*Lepidocyrtus*属では菌類の割合が高い傾向が認められた。一方土中性の種では食物はほとんど有機物残渣からなっていた。熱帯では微生物の分解活動が盛んであり分解の過程での腐植の形成が行われていない。こうした食物の供給条件を反映して落葉の菌類を活発に摂食する地表性のトビムシと土壌での貧栄養な有機物の残渣を食物源とするトビムシがパソでのトビムシ群集を構成していた。温帯地域で腐植層に生活し高い密度を示す腐植食性のトビムシが群集から欠落してい

るのが熱帯トビムシ群集の特徴となっていた。

4. 木材の分解におけるシロアリの役割

(1) 調査地および調査方法

この研究は前節と同じくマレーシア国マレーシア半島部のブキットラゴンとパソの森林保護区において行なった。両調査地共に気温は年間20～30度の範囲にあり年間降雨量は2000mm前後で湿度が高い。前者の調査地ではマレーシア森林研究所構内の植林地に2m四方の調査枠を設けた。後者の調査地では2カ所の調査地点を森林の周辺部と中心部とに1カ所ずつ設け、各地点に1ないし2個の2m四方の調査枠を設けた。これらの調査地で2種類の実験を行った。

第1の実験はパソとブキットラゴンの2調査地で1カ所ずつ行った。新鮮な立ち木から採取した丸木を材料として用いた。パソ周辺の森林から伐り出した直径6cmほどの木 *Paranephelium macrophyllum* を長さ20cmの丸木に切り分けた。この丸木を重量を量ったのちにステンレス製の角形箱に一本ずつ入れて林床に接する状態で放置した。箱は上面が開けてあり底面と側面の構造が違う物を2種類用意した。1種類は側面の下部と底面に口が開けてありシロアリが入れるようになっていた(開き箱)。もう1種類の箱はそれらの口が0.5mm目のステンレス網で覆ってありシロアリが入れないようになっていた(閉じ箱)。両種類の箱共にシロアリ以外の材食性の昆虫や菌類などの微生物が丸木に進入可能であるように配慮した。分解の進行具合の観察は3年間に渡って年2～3回行ない分解状態の外観やシロアリなど分解生物の出現状況を記録し、また1年置きに各地点・各種箱から3本の丸木を回収し重量測定と成分分析を行なった。

第2の実験はパソ調査地内の2カ所、地点1と8とで行った。マレーシア森林研究所の製材所で製材された木板片を材料として用いた。木材は材密度の異なる2種類を用いた。一つは密度0.530 g/cm³の *Shorea macroptera* , もう一つは密度0.945 g/cm³の *Neobalanocarpus heimii* であった。木片の大きさは長さ10cm、幅7.5cm、厚さ1cmで、この木片6枚をステンレス針金で一束にまとめて1試料とした。木片は前者の実験と同じくシロアリが入れる箱と入れない箱とをステンレスで作って、その中に一つずつ入れて地面に接する状態で林床に設置した。設置期間は3年とし、年2～3回の分解進行具合の観察を行い一年おきに各地点・各種箱から3試料ずつ回収して重量測定と成分分析に供した。

第1・2の実験共に木材を入れた箱は釘を2隅に打って地面に固定したがその強度は弱く、また木材そのものは特に固定する手段を取らなかった。そのため第2の実験では何らかの野生動物恐らくはサルが箱や木材を元々の設置状態から動かす場合が認められ、箱から放り出された木材もあった。閉じ箱の中の木材が放り出された場合にはシロアリの除去処理はできなくなり試料として使えない木材もできた。地点8の3年後の閉じ箱内木材はすべて放り出されてそのうち一個は紛失してしまったのでこの処理の試料は手に入らなかった。

重量測定は木材試料を恒温器内で95℃に保ちながら一定重量まで乾燥した後に行った。乾燥材は9～15カ所を6mm径のドリル刃でボール盤を用いて削り取ることによって部分標本を作りそれを細かく粉碎した後成分分析に供した。粉碎はミキサーを用いて0.1mm前後の大きさまでに粉碎した。材中の炭素と窒素の含有量分析は、燃焼炉を備えた炭素・窒素分析計で試料燃焼後の発生二酸化炭素・窒素量を量ることによって行った。燐については、まずテフロン製内部容器とステンレス製外部容器からなる二重容器内に濃硝酸と共に木材試料を封入し140℃に保った恒温

器内で加圧加熱することで試料を分解液化した (Okamoto & Fuwa 1984)。得られた試料液をモリブデン青法で青色発色させ、それを分光光度計を用いて定量した。なお3種類の実験用木材のいずれについても実験を始める前に実験材の一部を初期試料として保管しておき回収試料と共に分析に供した。

木材試料の分解減少の程度は残存率と分解率で表したが、残存率は初期量に対する残存量の割合である。分解率は量の減少を指数曲線でなぞらえて前節と同じ式の指数として求めた。

この研究ではシロアリの働きを客観的に評価することが目的であるから、実験結果の統計的比較はそれぞれの実験の各調査地の各地点の各試料回収年毎に閉じ箱と開き箱との間でのみ重量や成分の減少具合について行った。用いた検定は等分散を仮定しないt検定である。

(2) 丸木を用いた実験

第1の実験では立木から切り出した丸木をそのまま用いたので、菌類の付着やシロアリ以外の小動物の進入がよく認められた。シロアリも開き箱ではすべての丸木に来たことが認められた。観察時に丸木で採集されたシロアリは *Microtermes pakistanicus* と *Odontotermes sarawakensis* の2種であった。両種はいずれもキノコシロアリ亜科に属し、餌とする木材とは別の場所に塚をつくり採集した材をその塚に貯めてキノコを栽培し摂食している。

実験に用いた丸木の分解は外見上は徐々に進行し外側の樹皮部分は長く残った。進入したシロアリによって白っぽい泥が大量に付着された場合にも外形の輪郭は維持されている場合が多かった。炭素の減少は3年間にわたって比較的一様であった。1年後の残存率は平均して0.65、2年後は0.44、3年後は0.33であった。3年でほぼ3分の1まで減少している。検討の対象となる各調査地ブリットラゴンとパソの各年毎の閉じ箱と開き箱との比較はいずれも有意に異なるという結論は得られず、炭素量の減少速度についてシロアリの影響は認められなかった。

窒素は樹木の重要な成分の一つでこの実験で用いた丸木には炭素の200から350分の1含まれていた。3年にわたる減少は一様ではなく2年後までと3年目とは様子が異なった。1年後の残存率は0.81、2年後の残存率は0.51、3年後の残存率は0.49と、2年後と3年後とではほとんど変わりがなかった。2年でほぼ半分の窒素が失われたことになる。1年後のパソの閉じ箱のひとつで残存率が1以上、つまり窒素量が初めより増えている例が認められた。これは丸木外部から由来した窒素が蓄積されたことによるが、具体的には雨水など樹冠部から供給される水に含まれる窒素分が蓄積されたものであろう。また実験開始後3年目には窒素の減少が認められなかったが、これは微生物に窒素が取り込まれて材内に蓄積し、いわゆる窒素の不動化が起こっていると考えられる。閉じ箱と開き箱との比較はいずれの調査地・回収年でも差が認められない。つまり、窒素の減少にもシロアリの影響は認められなかった。

リンもやはり樹木内の生長にとって重要な成分であるが、実験初期には炭素の3000から6000分の1の割合で丸木内に含まれていた。炭素や窒素に比べてその減少は急であり2年後までに比較的速やかに減少していた。1年後の残存率は0.60、2年後のそれは0.29、3年後のそれは0.27である。2年後におよそ3分の1にまで減少しており外部への放出が速やかであることが示されている。しかしながら3年後の残存率は2年後のそれとほとんど変わらず実験開始後3年目には分解による燐分の放出が停滞していることがわかる。燐の減少においても炭素・窒素と同じく閉じ箱と開き箱との間で有意な差がなかったのでシロアリの働きが減少の速さに影響するとは認め

られなかった。

ここまで別々に述べてきた3成分について相互の関係についても触れておく。3成分の比は炭素を分数の分子としてC/N比・C/P比として求めたが、炭素の減少が3年間にわたって徐々にではあるが比較的一様な速さで起きたのに対して窒素と燐の減少が3年目には停滞したために二つの比ともに3年間にわたって減少した。とくに、減少が0.5程度の残存率で停滞した窒素についてはC/N比の減少が著しかった。1年後には原木と同じ程度の200以上のC/N比をほぼ示していたのに3年後にはすべての試料が200以下の比に低下してしまった。このC/N比の変化においてもシロアリの影響は認められなかった。

以上、丸木を用いた実験からは炭素・窒素・燐といった成分の減少速度において、シロアリが分解に関わっているかどうかによる差は認められなかった。つまりシロアリがいなくともその他の分解者によってシロアリがいる時と変わらない程度の速さでこの丸木の分解は進む。この結果はシロアリの影響は大きいであろうという実験前の予測には反しているが、そこで次にはなぜシロアリの影響が出なかったかを考察してみたい。

木材の材質には様々なものがあって、シロアリによる被食されにくさに違いがあることがわかっている。一つには、木材の中にその樹種に特徴的な化学物質が含まれているためである。熱帯樹種の中では例えばカキノキ科の *Diospyros* sp. がシロアリに摂食を忌避させる化学物質を含んでいることがわかっている(今村ほか 1983)。しかし本実験で用いられた *Paranephelium macrophyllum* にはそのような化学物質が含まれているという報告はない。

摂食忌避性の化学物質でないとするれば、もう一つ考えられるのは木材の密度である。材密度の高い堅い木材がシロアリに食われにくいということはよく知られており、熱帯域ではそのような木材がシロアリに食われやすい屋外の施設に特別な防腐処理なしに使われている。マレーシア域でよく使われているのは、例えばチェンガル *Neobalanocarpus heimii* である。この樹種は材密度が 0.945 g/cm^3 と高い非常に堅い材質を持つ。これまでに林内における木材の分解を行った研究がいくつかあるが、それらの報告から求めた年分解率を材密度と比較すると材密度が上がるとともに分解率が低下する傾向が認められた。本研究の *Paranephelium macrophyllum* は材密度が 1.04 g/cm^3 と非常に高いのでシロアリの摂食を抑制するのに十分な材密度を持っているのではないかと思われる。

(3) 材密度の異なる2種の板木を用いた実験

以上の実験ではシロアリの摂食の有無が分解速度に反映されなかったが、それは実験に用いた木材が比較的堅い材質の木であったからではないかと考えられる。そこで次の段階として、材密度の異なる2種の樹木から実験材を用意して同様の実験を行った結果を以下に報告する。

この実験で用いた板木に観察された分解に関わる生物はシロアリ以外は菌類の付着が認められただけである。採集同定されたシロアリは丸木の実験でも採集された *Microtermes pakistanicus*, *Odontotermes sarawakensis* の他に、やはりキノコシロアリ亜科の *Macrotermes malaccensis* とシロアリ亜科の *Dicuspiditermes nemorosus* であった。採集頻度が高かったのはキノコシロアリ亜科の3種であった。

堅い材質の *N. heimii* の板木は外観上体積の目減りはわずかであった。3年間にわたって極めてなだらかな減少が認められた。実験開始後1年目で96%程度が残っており、2年後で平均して

92%が残っていた。3年後になると平均して88%が残っていたが、標本によるバラツキが大きくなり95%から83%まで広がっている。シロアリの有無による減少の程度の違いは1年後と2年後には認められないが、3年後になると地点1で開き箱での残存率が閉じ箱のそれより低い傾向が認められた。

一方、軟らかい材質の*S. macroptera*の板木は*N. heimii*の板木よりも分解が明らかに速かった。*N. heimii*の場合はシロアリが運んできた粘土が付いていても少量であったが、*S. macroptera*の場合は板木の接地面を中心に分厚く粘土が付けられてその内部は空洞となりシロアリが徘徊しているのが認められた。前述のシロアリ4種のなかでも*M. malaccensis*が採食している場合に体積の目減りが著しかった。実験開始後1年目は乾燥重量の減少はまだ多くはなく平均した残存率は約95%であったが、すでに開き箱の方が閉じ箱よりも減少の程度が大きい。特に地点1の開き箱では70%まで減少した板木があり平均した残存率が86%で閉じ箱の97%に比べて低くなった。2年後になると明らかに開き箱の板木の方が低い残存率を示した。平均残存率で示すと地点1の開き箱は65%に対して閉じ箱は91%、地点の8の開き箱は55%に対して閉じ箱は94%であった。3年後になるとさらに差は著しくなり、平均残存率で示すと地点1の開き箱は30%に対して閉じ箱は86%、地点8の開き箱は48%であった。この違いは年分解率に直すとおよそ8倍近い大きさであった。

以上の結果をみると材密度の低い*S. macroptera*ではシロアリの摂食の有無がはっきりと分解の速さに影響していた。つまりシロアリが摂食する方が分解が明らかに速かった。一方材密度の高い*N. heimii*ではシロアリの摂食の有無の影響はほとんど認められなかった。

シロアリが摂食しない場合に2種の材木の間で平均残存率を比較してみると、*N. heimii*の1年後96%、2年後に92%、3年後には89%に対して、*S. macroptera*は1年後98%、2年後に93%、3年後には86%となり、両者ではっきりとした差は認められなかった。つまりシロアリが関わらなければ材密度が高くても低くても分解の速さには差がないことが窺われる。この場合分解をつかさどっているのは菌類・微生物と考えられ、シロアリが関わらない場合のこれら微視的な生物による木材の分解があまり速くはないことが考えられる。

(4) 木材の分解率の比較

本研究が行われるまでにすでいくつかの研究が木材の熱帯林内における分解について行われていた。ここではそれらの報告と本研究の結果を分解率に絞って比較検討する。表2にそれらの分解率をまとめて示した。率はいずれも年分解率であり、元々の報告の中にその値が示されていない場合は報告中に示された残存率と分解期間とから年分解率を求めた。本研究からの値はシロアリが入ってこれるいわゆる開き箱の試料のうち3年後のものを示してある。

まず本報告の値であるが、板木で得られた結果は前述したように軟らかい*S. macroptera*の方がはるかに高い分解率を示すが、これを*P. macrophyllum*の分解率と比べると*S. macroptera*の方が低い値となっている。*P. macrophyllum*の方が材密度が高いから分解率が低いと予想されるが、結果は逆であった。*P. macrophyllum*は立木を伐りだしてすぐに丸木のまま林床に設置したものである。従って、揮発しやすい物質も含めてさまざまな有機成分を含んでいる。また養分が比較的豊富に含まれている樹皮直下の形成層の部分を含んでいる。それに対して、*S. macroptera*、*N. heimii*の板木は製材するまでに乾燥されて揮発成分はほとんど失われている

表2. 熱帯林林床での木材の年分解率

| 年分解率 | 樹種 | 文献 |
|------------|-----------------------------------|-------------------------|
| 0.46, 0.52 | <i>P. macrophyllum</i> | 本報告 |
| 0.24, 0.40 | <i>S. macroptera</i> | 本報告 |
| 0.03, 0.05 | <i>N. heimii</i> | 本報告 |
| 0.19 | <i>Diospyros</i> sp. | Yoneda et al. 1977 |
| 0.45 | Lauraceae | 同上 |
| 0.25 | <i>Cinnamomum</i> spp. | Yoneda et al. 1990 |
| 0.17 | Kalek tambatu | 同上 |
| 0.65 | 任意の立ち木 | Collins 1981 |
| 0.63 | <i>Shorea parvifolia</i> 6-13 cm径 | Abe 1980 |
| 1.13 | 同上3-6 cm径 | 同上 |
| 1.47 | 枯木2.5-5 cm径 | John 1973 |
| 0.12 | 枯木5-33 cm径 | 同上 |
| 0.46 | 枯木2-10 cm径, 沖積地林 | Anderson et al. 1983 |
| 0.10 | 枯木2-10 cm径, フタバガキ林 | 同上 |
| 0.32 | 枯木2-10 cm径, ヒース林 | 同上 |

はずである。また養分の豊富な形成層は含まれていず、いわゆる心材の部分からなる。つまり後者の板木の方が前者の丸木よりも、セルロース・リグニンなどの難分解性物質の割合はるかに高いと考えられる。この表には示していないが、閉じ箱での丸木の分解率もこの表に示された開き箱のそれと変わらないのであるから、板木の閉じ箱での分解率よりもはるかに高い。つまり丸木の場合は菌類・微生物による分解はかなり速かったと考えられる。丸木の実験を紹介した項で

は、シロアリの関与に関わらず分解率が変わらないのは材密度が高くてシロアリが摂食しにくい
ためではないかと考察したが、一方では養分に比較的富むために菌類・微生物に分解されやすか
ったということも考えられるのである。

表2にまとめた値は、その値の求められ方がさまざまであるためにすべてを同じ基準で論ず
ることはできないが、分解率の特性についていくつかの点を指摘できる。まず、木材の径が分解率
に効くことである。Abe (1980)の *Shorea parvifolia* を用いた実験では径が2分の1になるこ
とによって分解率が2倍に上昇する。同じくJohn (1973)のリタートラップを用いた実験では径
の細かい枯木の方がはるかに高い分解率を示している。なお、John (1973)とAnderson et al.
(1983)の研究の分解率の求め方は、本研究のように木材を林床に置いてその分解率を測ったの
ではなく、林床に落下してくる植物遺体を集めるリタートラップを用いて、植物遺体の供給量と平
均現存量との比から分解率を求めている。したがってこれらの値も本研究の値と直接の比較はで
きないが、前述の点は指摘できる。

Abe (1980)が用いた *Shorea parvifolia* は倒れたばかりの木であるが、この樹種は本研究で
用いた *S. macroptera* と変わらない低い材密度を持っている。*S. macroptera* も新鮮な丸木を
用いた場合にはこの程度の高い分解率が得られるものと思われる。林内で比較的大きい径の木材
が分解に曝されるのは、その木が立ったまま枯死あるいはそれに近い状態になるか、または倒木
として新鮮なまま林床に倒れるかである。いずれにしても木は比較的新鮮なまま分解が始まるわ
けで、本研究の *P. macrophyllum* やAbe (1980)の *Shorea parvifolia* の例がそれに当てはま
るであろう。倒木が林床で起これば、その木の比較的豊富な養分ゆえに速やかに分解が始まり、
一方でシロアリによる食いつきも盛んであろう。ただしその木が比較的軟らかい材質の場合でも
木の径が大きければ分解は遅くなるであろう。その場合シロアリがどの程度貢献しうるかは大径
木まであつかった報告がないだけに正確なことは述べられないが、今後の研究の課題であろう。
ただし林床でシロアリ採集を行うと大径木内にも *M. malaccensis* を主としたシロアリが盛んに
活動しているのが観察されることから、シロアリの役割は大径木においても大きいものと推察さ
れる。

5. 本研究で得られた成果

- (1)この報告では落葉の分解実験から熱帯での落葉分解様式の特徴を明らかにした。熱帯林での
分解速度は温帯林での2倍近いことが明らかにされた。
- (2)年間の落葉供給量は8-11トン/haと測定された。温帯のほぼ2倍の落葉量が土壤に供給され
ていることが明らかとなった。
- (3)落葉分解の実験から熱帯での落葉分解の過程ではシロアリなどの土壤動物が落葉の分解・粉
砕に重要な役割を果たしていることが明らかにされた。また人工林での土壤動物除去と対照の分
解実験からも土壤動物の分解への寄与が明らかにされた。
- (4)土壤動物の窒素動態への寄与を明らかにした。実験に用いた落葉の初期の炭素/窒素比は38-
71の範囲にありこの値は温帯の落葉樹での炭素/窒素比=20と大きく異なっていなかった。
- (5)落葉の初期の炭素/窒素比は分解に伴って低下し、多くの樹種で炭素/窒素比23-48で窒素の
無機化が認められた。一般に温帯の樹種では、窒素の無機化は炭素/窒素比が20に近い値で生じ
ることが知られている。温帯に比べて調査した熱帯林では、落葉分解での窒素の無機化が、高い

炭素/窒素比のもとで生じることが明らかとなった。こうした高い窒素/炭素比での窒素の無機化は、土壤動物による落葉の分解により説明された。また土壤動物除去と対照区での分解実験の結果から土壤動物が落葉分解を促進し窒素の無機化に寄与していることが明らかとなった。

(6) 熱帯林は植物遺体の供給・分解といった炭素や養分の流れが温帯の2倍近く大きいことがわかった。こうした炭素・養分の流れの特徴がどのように土壤動物に関連しているのかを土壤のトビムシ群集について検討した。温帯林に比べて熱帯林の土壤のトビムシの密度はほぼ10分の1程度と極めて低かった。土壤のトビムシの個体数は生態系での有機物供給・分解を介した土壤堆積腐植の量により決定されていることが明らかとなった。

(7) *P. macrophyllum* の丸木を用いた実験では炭素・窒素・燐のいずれの減少にもシロアリが入れるか入れないかによって差は認められず分解の速さに対するシロアリの影響は認められなかった。前記3元素のうち窒素は炭素に比べて減少が停滞がちであり、いわゆる不動化が認められた。その結果炭素/窒素比は分解の進行と共に減少する傾向を示した。*P. macrophyllum* の材密度は約1 g/cm³ と高く材質が堅いことがシロアリの影響が認められなかった原因ではないかと考えられた。

(8) 第2の実験は材密度がシロアリの摂食に及ぼす影響を調べるために計画された。予想通り、材密度約1 g/cm³ と堅い *N. heimii* の板木ではシロアリの影響が認められなかったが、材密度約0.5 g/cm³ と軟らかい *S. macroptera* の板木ではシロアリの影響によって分解率が8倍近く上昇することがわかった。ただし *S. macroptera* の分解率でさえ材密度が高い *P. macrophyllum* のそれよりも低かった。またシロアリが入れない場合は2種類の木材の間で分解の進行に大差はなかった。

(9) これらの結果から倒木・立ち枯れなどで熱帯林内に供給される木材の分解は材密度が低い場合シロアリによって促進されることが明らかとなった。

6. 参考文献

- 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
- Anderson JM, Proctor J and Vallack HW (1983) Ecological studies in four contrasting lowland rain forests in Gunung Mulu National Park, Sarawak. *J Ecol* 71:503-527
- Collins NM (1981) The role of termites in the decomposition of wood and leaf litter in the southern Guinea savanna of Nigeria. *Oecologia* 51:389-399
- John DM (1973) Accumulation and decay of litter and net production of forest in tropical West Africa. *Oikos* 24:430-435
- Okamoto K and Fuwa K (1984) Low-contamination digestion bomb method using a teflon double vessel for biological materials. *Anal Chem* 56:1758-1760
- Takeda H, Prachaiyo B and Tsutsumi T (1984) Comparison of decomposition rates of several tree leaf litter in a tropical forest in the north-east Thailand. *Jap J Ecol* 34: 311- 319

- Takeda H, Ishida Y and Tsutsumi T (1987) Decomposition of leaf litter in relation to litter quality and site conditions. *Memoirs of the College of Agriculture, Kyoto University*, 130:17-38
- Yoneda T, Yoda K and Kira T (1977) Accumulation and decomposition of big wood litter in Pasoh forest, West Malaysia. *Jpn J Ecol* 27:53-60
- Yoneda T, Tamir R and Ogino K (1990) Dynamics of aboveground big woody organs in a foothill dipterocarp forest, West Sumatra, Indonesia. *Ecol Res* 5:111-130