

## E-1. 熱帯林生態系の環境及び構造解析に関する研究

研究代表者 国立環境研究所 古川昭雄

環境庁 国立環境研究所

生物圏環境部 上席研究官

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  
野生生物保全研究チーム

可知直毅・宮崎忠国・奥田敏統  
椿宜高・高村健二・永田尚志  
木村勝彦・富山清升

科学技術庁特別研究員

農林水産省 林野庁 森林総合研究所

森林環境部 種生態研究室

新山馨

生産技術部 更新機構研究室

飯田滋生

北海道支所 保護部

福山研二・前藤薫

農林水産省 熱帯農業研究センター

研究第一部

池田俊弥・松村雄・小西和彦

(委託先) 北海道大学

佐藤利幸

自然環境研究センター

佐藤大七郎・石井信夫

平成2～4年度合計予算額 163,070千円

### [要旨]

本研究では、熱帯林の構造を解析するために、(1) マレーシアの丘陵フタバガキ林の構造、(2) カイロモンなどを利用した熱帯林の昆虫群集調査、(3) シダ植物の分布に関する研究を行った。

#### (1) マレーシアの丘陵フタバガキ林の構造

マレーシアのセマンコック森林保護区内の丘陵フタバガキ林に6ヘクタールの永久調査区を設定して各種調査を実施した。調査区内の胸高直径5cm以上の全木本個体について直径、位置の計測、種の同定を行った。また、6ha内に均等に配置した1×1m及び1×4mの重ね枠の中で全ての木本実生、樹高20cm以上の稚樹について種同定、樹高測定を行った。さらに中央の2haの部分に面積0.5cmのリタートラップを設置し、毎月1回内容物を回収した。回収したリターサンプルは、各器官に分けて乾燥重量を測定し、花、果実については種毎に分けて個数、重量を、葉については約30種について種毎に重量を測定した。

調査区内に出現した直計5cm以上の個体数は1930、種数は約300種であった。胸高断面積合計は48.3m<sup>2</sup>/haに達した。優占種は個体数で8%、胸高断面積合計で40%を占めたフタバガキ科の *Shorea curtisii* であった。

直径分布を見ると、主要な構成種は小径木ほど多いL字型の分布を示すものが多く、調査地域の森林では優占種の後継樹が育っていて、比較的安定した森林であることが示唆された。

4月から6月に落葉量が多いが、パターンは種によって異なった。また、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。

## (2) カイロモンなどを利用した熱帯林の昆虫群集調査

Pasoh保護林内のコアから林縁にかけて4地点、マレーシア森林研究所実験林およびSemangok保護林に、ベンジル・アセテートをつけた白色水盤トラップとエタノールをつけた黒色水盤トラップを設置して、昆虫の誘引捕獲を行った。両トラップは対にして、林床から高さ約1.5mに吊した。また、同じ調査林には黒色マレーズ・トラップも設置した。

コガネムシ科やハナノミ科など訪花性の甲虫がベンジル・アセテート白色トラップに、キクイムシ科やゾウムシ科など樹木穿孔性の甲虫がエタノール黒色トラップによく誘殺された。エタノール黒色トラップで誘殺された甲虫類の科多様度が、森林環境の違いを最も良く反映した。Pasoh保護林内では、エタノール・トラップによる *Xylosandrus crassiusculus* の誘殺数が、コアから林縁にかけて著しく増加した。一方、黒色マレーズ・トラップには、アリ科、ヒメバチ上科、クロバチ上科などのハチ目昆虫が大量に捕獲された。

## (3) シダ植物の分布

パソー保護林における *Asplenium nidus* の着生率を調べた。*A. nidus* の着生が見られる林分についてベルト方形区 (2 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、自然林に近接し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。

葉痕と葉痕のすきまにシダは根をおろしているため、シダの着生頻度を求めるため、葉痕数を求めた。これにより、各種シダの着生している“すきま”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、方形区での各種の発見頻度で測定した。オイルパームの地上1mに着生したシダワタリ6個体を採集し、群葉構造の解析と根茎に棲む昆虫の種組成と個体数を測定した。

着生シダが見られるのは胸高直径12cm以上、樹高8m以上の樹木であった。*A. nidus* の着生は直径12~75cm、樹高8~40m、着生高8~25mで確認された。パソー森林内では6個のベルトで、316本の樹木が確認され、*A. nidus* を着生させた樹木は2.8%であった。

一方、オイルパーム植栽地では、樹幹全体での出現頻度の平均は45.2±13.4%であった。相対出現頻度の樹高依存性はなかったが、被度は樹高に応じて増加する傾向がみられた。また、種数は樹高に伴って増加する傾向があった。

樹高6~8mのオイルパームに着生した *A. nidus* 6個体の根茎に棲む昆虫相の分布を調査した結果、いずれの根茎にも、ゴキブリ類・ハサミムシ類がみられた。ムカデ類・アリ類・クモ類など計約20種、各根茎にはダニ類・トビムシ類を含め10種ほど生存していた。

[キーワード] キーワード：熱帯林、永久調査区、着生植物、昆虫、カイロモン

## 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関しての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、この研究課題においては、複雑な階層構

造で知られている熱帯林構成樹種の群集動態、そのような樹種の成長様式、構造を決めるのに重要な役割を果たしていると考えられる動物と昆虫の群集動態に関する基礎調査を行う。

## 2. 研究目的

### (1) マレーシアの丘陵フタバガキ林の構造

複雑な構造を持つ熱帯林生態系を理解するためには、単なる記載的な研究や、特定の現象に注目した研究だけではなく、森林構造を作る森林動態のプロセスとしての相互に関連した、さまざまな過程を対象として総合的な研究をおこなう必要がある。このために、マレーシア・セランゴール州のセマンコック森林保護区(北緯 $3^{\circ} 40'$ , 東経 $101^{\circ} 50'$ , 標高約500m)の丘陵フタバガキ林に長期観察をめざして6ヘクタールの大面積永久調査区を設定して各種調査を実施した。

### (2) カイロモンなどを利用した熱帯林の昆虫群集調査

熱帯雨林にはきわめて多種類の無脊椎動物が生息する。しかし、シロアリなどごく限られた分類群を除くと一般に定量的調査が困難であったため、無脊椎動物の群集構造や生態的役割はまだほとんど解明されていない。大規模伐採など人為的な森林環境の攪乱が熱帯林の無脊椎動物群集に与える影響を評価するためには、その群集構造を定量的に調査する手法を開発する必要がある。今年度は、2種類の昆虫誘引物質(カイロモン)を昆虫群集調査に応用し、環境条件の異なる熱帯林の昆虫相の違いを定量的に評価することができるかどうか検討した。あわせて、マレーズ・トラップ(テント型捕虫トラップ)による昆虫捕獲も試みた。

### (3) シダ植物の分布

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(孢子・種子)が $10\sim 20\mu\text{m}$ と小さい。サイズの小さい孢子や種子は、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。また自家受精能(同一前葉体での)が伴った場合には定着(孢子体発達)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する。クアラルンプール近郊には自然林は僅かしかなく、オイルパームの人工林が広がる。オイルパーム樹幹はシダ植物にとって有効な生育場所と言えるかも知れない。

## 3. 調査方法

### (1) マレーシアの丘陵フタバガキ林の構造

調査枠は尾根、谷の地形要素を含む部分を選び、細かい地形を把握するためにトランシット・コンパスを用いて10mメッシュでの測量を行った(図1)。

基本的な調査として、調査区内の胸高直径5cm以上の全木本個体についての直径、位置の計測および種の同定を行い、また、6ha内に均等に配置した300個の $1\times 1\text{m}$ 及び $1\times 4\text{m}$ の重ね枠の中でそれぞれ、すべての木本実生、樹高20cm以上の稚樹について種同定、樹高測定を行った。実生、稚樹に関しては、成長、枯死、新規加入の過程を明らかにするために2ヵ月に1回の割合で繰り返し測定を続けている。

さらに中央の2haの部分に面積 $0.5\text{m}^2$ のリタートラップを100個設置して、毎月1回内容物を回収している。回収されたリターサンプルは、花、果実、葉、枝その他に分けて乾燥重量を測定し、花、果実については種(タイプ)毎に分けて個数、重量を、葉については量が多くて同定が

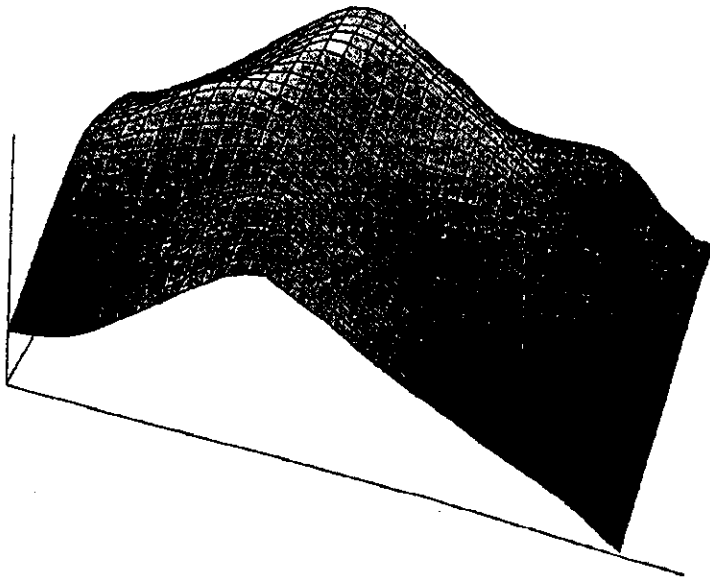


図1. 調査地の地形.

比較的容易な約30種について種毎に重量を測定した。

#### (2) カイロモンなどを利用した熱帯林の昆虫群集調査

Pasoh保護林内のコアから林縁にかけて4地点、マレーシア森林研究所実験林およびSemangok保護林に、ベンジル・アセテートをつけた白色水盤トラップとエタノールをつけた黒色水盤トラップを設置して、昆虫の誘引捕獲を行った。両トラップは対にして、林床から高さ約1.5mに吊した。調査地点にはそれぞれ100mの調査線を設定し、4~10対のトラップを1週間設置した。とくに誘殺数の多かった甲虫類を科のレベルまで分類し、科-個体数関係から科多様度をSheldonの多様度指数として求めた。また、同じ調査林には黒色マレーズ・トラップも設置した。

#### (3) シダ植物の分布

調査はPasoh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。Pasoh保護林において*Asplenium nidus*の着生率を調べた。*A. nidus*の着生が見られる林分についてベルト方形区(2x30m)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、方形区での発現頻度を数えた。地上1mに着生したシマタニワタリの6個体を採集し、群葉構造を解析した。

### 4. 研究結果

#### (1) マレーシアの丘陵フタバガキ林の構造

この研究で得られるデータは多岐にわたり、個々の過程を調べるためには多くの人手と時間を要するため、森林動態の全体像をつかむための解析はまだ行われていない。このため、ここでは

現在までに得られたデータのうち直径 5 cm 以上の個体のセンサスで得られた森林構造の概要および、リタートラップで得られた個々の種の落葉パターンについて結果を示す。なお、6 ha 全域の種のデータが出揃っていないため、ここで示したのはリタートラップを設置した 2 ha のコアエリアのデータのみを用いた結果である。

#### [森林構造]

2 ヘクタールの調査区内に出現した直計 5 cm 以上の個体数は 1930、種数は約 300 種であった。森林の現存量に相関の高い胸高断面積合計 (Basal Area) は  $48.3 \text{ m}^2/\text{ha}$  に達し、熱帯の低地林や温帯域を含めた広葉樹林としてはかなり大きな値である。優占種は個体数で 8%、胸高断面積合計で 40% を占めたフタバガキ科の *Shorea curtisii* であった。このように特定の種が強く優占することは低地フタバガキ林では普通見られないことで、標高のやや高い丘陵林の一つの特徴であろう。

個々の種の更新状態を反映すると考えられる直径分布を見ると、*Shorea curtisii* をはじめ主要な構成種は小径木ほど多い L 字型の分布を示すものが多く、調査地域の森林では優占種の後継樹が育っていて、長期的に見て比較的安定した森林であることが示唆された。

#### [落葉パターン]

図 2 に主要な構成種の 1992 年 4 月から 1993 年 3 月までの 11 カ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。

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。

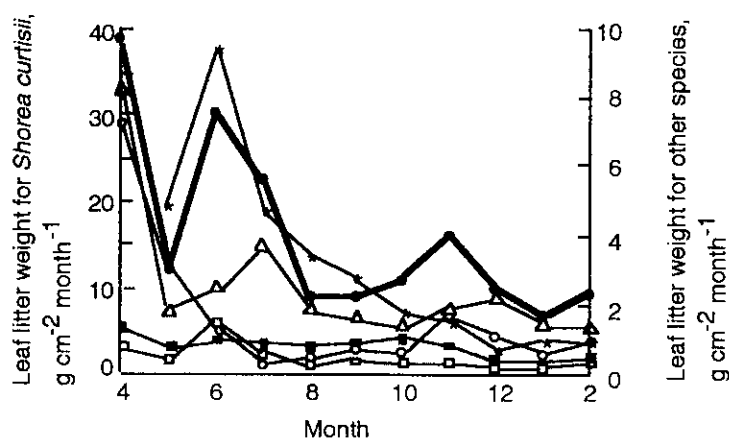


図 2. 主な出現種についての種ごとの落葉量の月ごとの変化。

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

(3) カイロモンなどを利用した熱帯林の昆虫群集調査

ベンジル・アセテート白色トラップにはコガネムシ科やハナノミ科など訪花性の甲虫が、またエタノール黒色トラップにはキクイムシ科やゾウムシ科など樹木穿孔性の甲虫がよく誘殺された。図3には、誘殺された甲虫類のトラップ当り誘殺数、科数及び科多様度を、それぞれのタイプのトラップについて示す。なかでもエタノール黒色トラップで誘殺された甲虫類の科多様度が、森

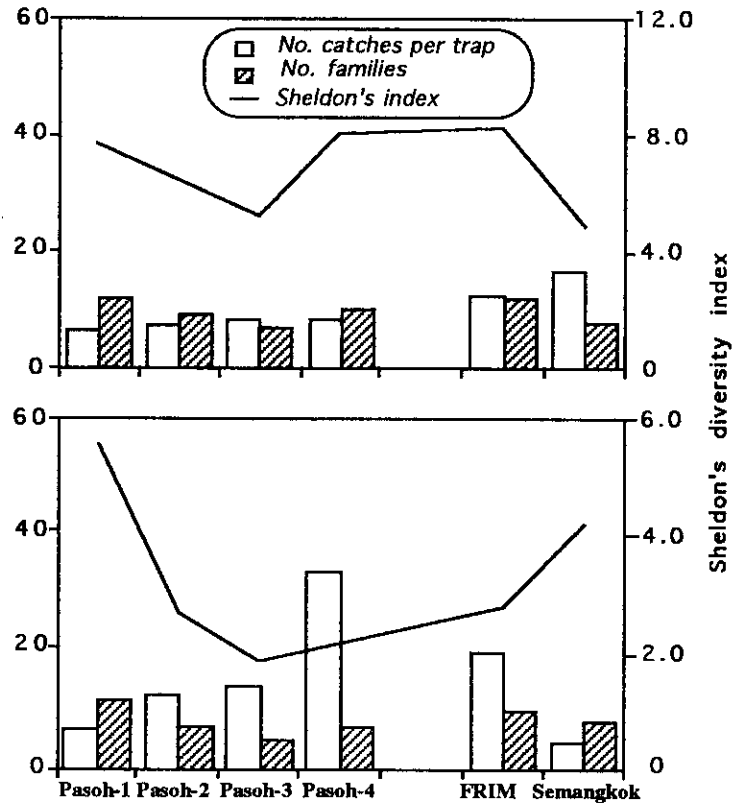


図3. 誘引物質に誘殺された甲虫類のトラップ当り個体数、全科数及び科多様度。上：ベンジル・アセテート、下：エタノール。

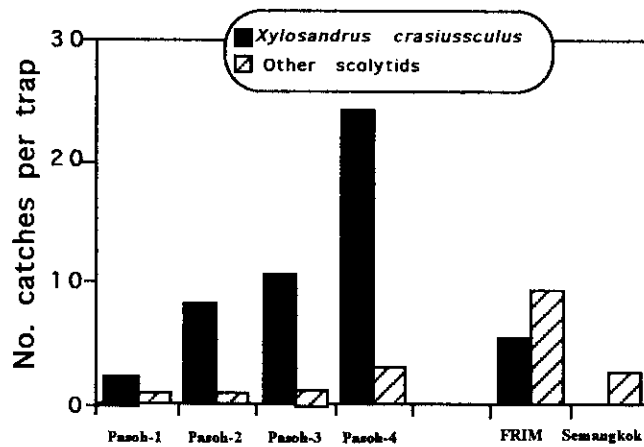


図4. エタノール・トラップに誘殺されたキクイムシのトラップ当り個体数。Pasoh-1(コア)～Pasoh-4(林縁)。

林環境の違いを最も良く反映した。すなわち、科多様度は低地熱帯雨林(Pasoh)のコア(Pasoh-1)と山地熱帯雨林(Semangok)で高く、Pasohの緩衝帯(Pasoh-2-4)や二次林(FRIM)では低下した。

また、Pasoh保護林内では、エタノール・トラップによるキクイムシの1種 *Xylosandrus crassiusculus* の誘殺数が、コア(Pasoh-1)から林縁(Pasoh-4)にかけて著しく増加した。保護林は3方向をアブラヤシの人工林で囲まれており、このキクイムシは周囲のアブラヤシ林から自然林内に飛来している可能性がある。本種はさまざまな樹種の衰弱木や枝、実生に穿孔して種々の菌類を樹体内に持ち込むので、これがアブラヤシ林から大量に侵入しているとすると自然林の生態系に対して何らかの影響を与えていることが予想される。熱帯林におけるキクイムシ類の生態的機能や動態については、今後の詳細な研究が待たれる。

一方、黒色マレーズ・トラップには、アリ科、ヒメバチ上科、クロバチ上科などのハチ目昆虫が大量に捕獲され、昆虫寄生性のハチ類(寄生バチ)の調査にはきわめて有効であることが分かった。

以上の調査結果より、昆虫誘引物質(カイロモン)を用いることによって、熱帯林の昆虫群集の構造を比較的容易に測定できることが分かった。この手法は、熱帯林の孤立化や分断化が昆虫の群集構造に与える影響を評価したり、森林の修復過程をモニタリングする際に利用できるだろう。

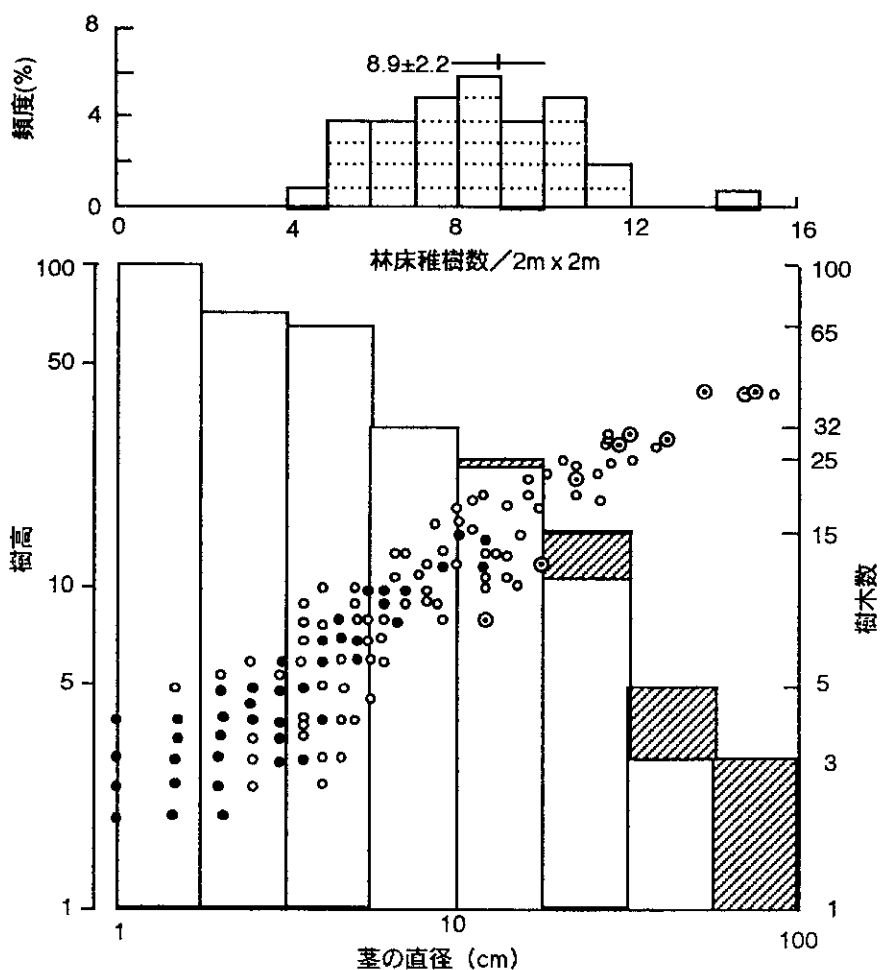


図 着生シダが付着しているオイルパームのサイズによって表した森林構造。

### (3) シダ植物の分布

*A. nidus*の着生は直径12~7cm、樹高8~40m、着生高8~25mで確認された。パソー森林内では6個のベルトで、316本の樹木(2m以上)が確認され、*A. nidus*を着生させた樹木は9本(2.8%)であった。直径10cm以上の樹木は48本であるから、18.8%となる(図2)。着生シダが見られるのは胸高直径12cm以上、樹高8m以上の樹木であった。

表1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 $45.2 \pm 13.4\%$ 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1~8.5m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。5.5m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5に樹高7m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6~8mのオイルパームに着生した*A. 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1~2cm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:2x30x40m)からメゾ(個体・オイルパーム樹幹:0.5x1x5m)そしてミクロ(個体内器官・根茎:10x20x20cm)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*A. 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10m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1~2m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*A. 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。



表1. 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 (m)	葉痕数	シダのある		出現頻度 %	種数 (N)	方角(%) 南-北
			葉痕数				
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

パター保護林は、FRIM 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。

#### 国際共同研究等の状況

本研究は、熱帯林の生態系と種の多様性に関するマレーシア国の共同研究として行なわれている。カウンターパートはマレーシア森林研究所、マレーシア農科大学の研究者で、各々の研究機関から約5名の研究者と数名の研究補助者が参加し、極めて良好な関係で共同研究を推進している。

#### 6. 研究発表の状況

1. 木村勝彦、新山馨、飯田滋生、S. Appanah、Abd R. Kassim(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.

2. 福山研二、F.G.Kirton、前藤 薫(1993)マレーシア熱帯降雨林におけるバルーンを用いた樹冠部昆虫相調査法の開発. 第40回日本生態学会大会.
3. Fukuyama, K., Kirton, L.G. & Maeto, K. (in preparation) Field tests on the balloon-trap system for surveying insects in the canopy of tropical rain forests. *Ecological Research*. (in contribution).
4. 神崎護、山倉拓夫、Yap, S.K. (1993) 熱帯雨林構成種の形質による区分. 第40回日本生態学会大会.
5. Sato, T., Yap, S.K. & Furukawa, A. (1993) Population dynamics of epiphytic ferns on oil palms in Malaysian tropical forest. XV International Botanical Congress.