

E-2 熱帯環境保全林における野生生物の多様性と維持管理のための指標に関する研究

(3) 動植物の種特異的關係に基づく生物種の生態特性の指標化に関する研究

研究代表者	国立環境研究所地球環境研究グループ	奥田敏統
環境庁	国立環境研究所	
地球環境研究グループ森林減少・砂漠化チーム		奥田敏統・唐艶鴻・足立直樹 横田岳人・梁乃申・山田俊弘 小沼明弘
(委託先)		
東京都立大学		可知直毅・沼田真也
自然環境研究センター		石井信夫・安田雅俊
マレーシア森林研究所		N.Manokaran, Nor Azman Hussein 大沢直哉 (現、京都大学農学部)

平成8～10年度合計予算額 70,082 千円

(平成10年度予算額 23,287 千円)

[要旨]

野生生物多様性と熱帯林の維持管理のための指標を探ることを目的として、動物と植物にみられる多様な共生関係や、その基礎となる生物種の生態特性を把握するための調査を行った。同時にこうした相互関係は林内の微環境によって大きく影響を受けることから、林冠空隙（ギャップ）の分布、経時変化及び、ギャップ形成と稚樹の更新、実生の生残率、熱帯林主要構成種の空間的な遺伝的な交流範囲、小中型哺乳動物の行動への影響などを調査した。具体的にはまず、パソ保護林の空中写真を元にギャップの分布、動態を解析した。ギャップ下では、鬱閉林冠下に比べ、新規に出現する稚樹の個体密度が高く、また個体当たりの生長量も高いことが分かった。1995-1997 の二年の間にギャップがどのように変化するかは、ギャップのはじめの面積によって異なっていることがわかった。フタバガキ科樹木を対象とした、種子散布・実生の定着過程に動物が及ぼす影響については、ギャップと通常の閉鎖林冠下という2つの異なる環境において種子・実生の動態に違いがみられることがわかった。さらに、フタバガキ科樹種の防御機構を検討したところ、種子や実生では、フェノール型タンニンの蓄積が化学的防御機構として作用し、その作用は生育地の光環境によって変化することがわかった。植食性昆虫による実生の食害が低地熱帯林内でどのように異なるか、植食性昆虫により食害された程度で実生に発生する昆虫数にどのような違いが見られるかを調べるたところ、植食性昆虫やその捕食者は植物の生長の良いギャップに多く発生する傾向があり、植物の種類によって植食性昆虫の個体数に大きな違いがあることがわかった。人工的に実生の葉を切除した実験から、植食性昆虫は葉が切除された実生を避ける傾向がみられた。熱帯低地林の一次林内において林冠ギャップの存在が林床性果実食者の活動性に与える影響を調査したところ、閉鎖林冠下と比較して林冠ギャップ内では林床性果実食者の活動性が低かったが、その傾向は下層植生を除去した場合にさらに大きくなることがわかった。*Neobalanocarpus heimii* (フタバガキ科)を用いて、調査地内の4母樹から稚樹および実生を採集し、その遺伝子型を決定した結果、約70%の個体は調査区内に花粉親候補があることが明らかになった。しかし、約20%の個体は、調査区が半隔離状態にあるにも関わらず、花粉親候補が調査区内にはなかった。このことは*N. heimii* が数百m離れた個体とも交配している可能性を示唆している。

[キーワード] 熱帯雨林、動植物相互作用、生物多様性、植物の防御機能、林冠構造、林冠木の遺伝的交流

1. 序

近年、熱帯林保全へ向けた持続的管理の手法が様々な地域で模索されているが、森林の減少速度に歯止めがかからない。この原因として、森林の持つ生態的、社会的、文化的なサービス機能・価値が客観的に評価されていないことが指摘されている。しかしながら、それ以前の問題としての森林の機能や動態の解析が十分に行われていない限りは、森林の持続管理に向けた的確な指針が与えられないばかりか、人類の遺産である森林資源の枯渇を招くことにつながりかねない。例えば、森林の炭酸ガス吸収機能が注目され、排出権売買が現実のものとなりつつあるが、そもそも森林が構造的、組成的に安定したものか、またその動態に係わる要因は何かについても十分な知見が得られているとは言いがたい。成熟した天然林においては、必ずしも樹木などの成長や新規個体の補給による生物量の増加と倒木、枯死、分解といった減少プロセスがいつもバランス良く保たれているとは限らないことが、近年の研究で指摘されるようになってきた。このことは、たとえば、成熟林での炭酸ガスの収支を考える上で、また森林資源の持続的な管理を行う上で念頭に置かなければいけないポイントである。そのため、森林の生産の収支を長期的に観測するとはいうまでもなく、森林の更新・動態をコントロールしているような要因、たとえば、林冠の空隙（ギャップ）の動態や、ギャップの形成によって、林床の微環境、動物相の動態がどのような影響をうけるか、また、それらが森林の更新にどのようにフィードバックするかを明らかにする必要がある。

そこで、本研究課題では熱帯林の更新作用としての林冠ギャップの形成過程を中心に、林冠ギャップ内での稚樹の動態やギャップの形成によって種子分散者および植食者としての動物の役割がどのように影響を受けるか、さらにギャップの形成による林床の光環境の変化によって動物の採食活動に対する植物の防御機能がどのような変化を示すかなどについて調査を行った。

2. 研究目的

- 1) 天然林内に形成される林冠ギャップの動態を把握することにより熱帯林の更新のリズムを明らかにする。
- 2) 林冠ギャップの形成、修復に動植物の相互作用がどのように関わっているかを明らかにする。
- 3) 上記の得られた成果をもとに森林の保全状況の指標化を試みる。

3. 方法

1) 天然林内における林冠ギャップの形成とその影響に関する研究

マレー半島のパソ保護林の中心部に設置された 50ha プロットの上空で 1995 年 5 月と 1997 年 2 月にステレオペアの空中写真を撮影し、これを元に 2.5m メッシュのデジタル標高モデル(DEM)を作成した。これら 2 時期で完全に撮影領域が重なった 38ha 部分について、ギャップの生成と修復速度、特に個々のギャップの消長に着目し解析した。解析の対象は 1995 年 5 月と 1997 年 2 月の二時期に共通して樹高分布図を作成することができた東側 38ha 部分であり、樹冠高が 15m 未満のところをギャップと定義し、認識可能な最小サイズである 63m² (=1 セル) 以上のすべてのギャップの消長を解析した。また、この期間の各地点の樹高の変化を推移確率行列として、この行列モデルから安定状態での林冠高の分布を推定した。

また、50 ヘクタールプロットの樹木センサスデータと DEM を重ね合わせるにより、林冠高と稚樹の個体密度、生長量、種の多様性などについて解析を行った。さらに、熱帯地域の森林の林冠構造は土壌や地形などといった立地条件によってどのような影響を受けるかを明らかにするため、バソの 50ha 上空の空中写真から得られた林冠高データとプロットの内の地形、土壌データを元に、これらの関係について解析を試みた。また林冠高や地形、土壌要因によって林内の多様性がどのように影響を受けるかについても分析を行った。

2) 種子・稚樹定着過程における草食動物の影響

バソー森林内の主要構成種であフタバガキ科2属4種(*Shorea macroptera*, *S. pauciflora*, *S. parvifolia*, *Dipterocarpus cornutus*) を調査対象種として選び、親木個体を中心に 2 m × 2 m のコドラートをギャップと林内に設置し、1996 年 9 月から 1997 年 9 月までの 1 年間、実生の生存個体数を毎月調べた。また、植物の被食防御機能に関しては実生の食害調査と野外実験を行い、実生における食害の影響、メカニズム、異なる光環境における相互作用の違いを検討した。

3) フタバガキ科樹種の食害と防御機構

マレーシアのネグリスンビラン州にあるバソ森林保護区内(2° 59' N, 102° 18'E)の原生林の調査と野外実験を行った。

野外における葉の傷害とその特性の関連については、1997 年 5 月、Niyama et al.らにより設置されたバソ森林保護区の 2 つの 2ha 毎木調査プロット内に設置されている 100 箇所の実生センサス用サブプロット (1 x 1 m²) に生育するフタバガキ科5種の実生(発芽後約 9 ヶ月)のすべてにラベルを付けることからはじめた。そのすべての葉について傷害の程度を目視で 4 段階で評価した。評価の内容は 1.無傷害、2.軽傷害(5%未満)、中傷害(5%以上 50%未満)、重傷外(50%以上)とした。平均葉傷害は無傷害:0、軽傷害:2.5、中傷害:25.5、重傷害:75 とした時の個体あたりの平均値とした。また、周辺の林床に生育していたこれらの実生 10 個体を採取し、葉の食べられやすさに関連すると考えられる 3 つの特性(葉内フェノール化合物含量、窒素含量、Leaf toughness)の評価を行った。

葉の特性及び傷害に対する光環境の影響を調べるために光環境の異なるギャップ下(相対光量子密度 35%)と林床下(相対光量子密度 6.5%)で育成したフタバガキ科ショレア属の稚樹 4 種(*Shorea leprosula*, *S. macroptera*, *S. maxwelliana*, 及び *S. pauciflora*)を対象としてそれらの生長を調べた。1996 年 9 月の一斉結実時に採取した種子を林床下で発芽させ、ポットに移動した後、1996 年 11 月に各光環境下に移動した。生存、樹高成長、葉群動態、傷害の程度の評価を約 3 ヶ月に一度、計 4 回行った。最終調査終了後、それぞれの種の成長反応を調べるために生存していたすべての個体を採集し、各器官の乾燥重量を計測し、C/N Analyzer により葉内窒素含量分析、Simpo 社製デジタルフォースゲージ(FGC-0.5)を用いて物理的な防御特性(Leaf toughness)の評価、Folin-Denis 法による化学的な防御特性(フェノール化合物含量)の分析を行った。また、現存する葉の傷害を定量化するために、すべての葉の画像をコンピュータに取り込み、画像解析ソフト(Adobe Photoshop 及び NIH image)を用いて葉損失面積を評価した。

4) 林床環境が植食性昆虫の実生採食へ及ぼす影響

調査は全て、マレーシア森林研究所バソ試験地(ネグリセンビラン州バソ)で行った。1994 年にネグリセンビラン州及びセランゴール州の複数の地域から 10 種類の実生をサンプリングし、バソ試験地のギャップとクローズの場所に個体識別して植栽した。実生の葉は新葉が展開するごとに、人為的に 100、50、0%の 3 段階に切除した。実生に発生する昆虫群集の発消の調査は 95 年 5 月から 96 年 6 月まで行った。調査は設定区内の実生に発生したアリを除くす

すべての昆虫を、月 1 回サンプルした。昆虫を採集する際に、日付及び個体識別された実生の番号を記入し、各植物 3 分間昆虫類をチェックした。昆虫の食性を、直接観察によって、植食者、捕食者及び不明の 3 つに分類した。

5) 林冠ギャップ内と閉鎖林冠下における小型哺乳類の活動性の比較

半島マレーシア、パソ森林保護区内の一次林内の閉鎖林冠下と林冠ギャップに 20 m x 20 m のコドラートを各 1 カ所ずつ設置し、それぞれをさらに 1 m x 1 m のグリッドに分割した。以下、それぞれ Closed plot、Gap plot と呼ぶ。両プロット間の距離は約 100 m であった。ギャップ生成木は 2 本で、生存時の樹高はどちらも約 30 - 40 m と推定された。倒木は林冠ギャップの中央部にほぼ南北に位置していた。Gap plot のギャップは調査の約 2 年前に発生したもので、調査開始時にギャップ内には樹高 1 m 未満の稚樹が密に生育していた。

以下の四つの調査を行った。(1) 1 m x 1 m のグリッドの各点において光環境(相対照度)を測定し、ギャップの中心において全天写真を撮影した。(2) それぞれのプロットの中心において、自動撮影装置を用いて地上性果実捕食者の調査を 4 日間行った。餌はアブラヤシ果実 (40 個/日) を用いた。(3) グリッドの各交点に地上高 5 cm の餌台を設置し、アブラヤシ果実を 1 個ずつ置き (計 121 個/日)、アブラヤシ果実の消失をその日の夕方と翌日の朝に記録した。この調査を 10 回繰り返した。(4) Gap plot においてギャップ内の樹高 1 m 未満の稚樹をすべて伐採し、上記の餌消失実験を再度 10 回繰り返した。この処理は新生ギャップの出現を模したものである。

6) 林冠構成種の遺伝的な交流に動物が及ぼす影響

林冠構成種の遺伝的な交流に動物がどう関与するかを明らかにするためにマイクロサテライト多型を用いて、林冠構成種である *Neobalanocarpus heimii* がどのような範囲で交配しているのか (花粉を通じた遺伝子流動の範囲) パソ森林保護区に設定した 12ha プロット内に分布する *N. heimii* の母樹近辺から実生を採集し、その遺伝子型を決定し花粉親を推定した。調査はクアラランプールより約 50 km 南に位置するパソ森林保護区 (ネグリシンビラン州) の天然林 (一次林) が択伐林 (二次林) の中に半島状につきだした部分の先端に 12ha の調査区を設置して行った (図 6-1)。

12 ha の調査区およびその周辺で 17 個体の母樹候補個体 (胸高直径 50cm 以上) を確認し (図 6-2)、その中の 2 個体の周囲から実生 (C1 および WB404) を 2 個体の周囲から稚樹 (C7 および RP346) を採取した (図 6-2)。それぞれの母樹候補個体からは内樹皮を採取した。内樹皮を採取した痕には耐水性のパテを充填した。充填されたパテはその後、樹脂に覆われるため採取痕から腐朽する事はない。実生、稚樹および内樹皮それぞれから DNA を抽出した。

遺伝子型の決定は遺伝子型の決定は 3 マイクロサテライト遺伝子座 (shc01, shc07 and shc09,) でおこなった。マイクロサテライト遺伝子座の増幅に用いたプライマーは *Shorea curtisii* (Dipterocarpaceae) で開発されたものを用いた。上流側を蛍光標識したプライマーで PCR 法を用いて増幅 (GeneAmp[®] Model 9600, PE Applied Biosystems) しオートシーケンサー (ABI PRISM[®] 310, PE Applied Biosystems) で多型を検出し GeneScan[®] (PE Applied Biosystems) ソフトウェアで解析を行った。

4. 結果

1) 天然林内における林冠ギャップの形成とその影響に関する研究

2 年間という短い期間で個数ベースでは 58% のギャップが消滅していたが、これらのほとんどは面積 63m² 以下のごく小さなギャップであり、188m² を越えるような大型のギャップは完全に閉じることはなかった。また大きなギャップほど、二つ以上のギャップに分割するものの割合も高かった。また、新しく出来たギャップのほとんどは最

小サイズのものであり、新しく大きなギャップが出来ることは比較的まれな現象であり、ごく小さなギャップが生じては短期間に消滅しているのが大多数であることがわかった。個々のギャップの面積の増減も調べたところ、森林全体でのギャップ面積の拡大と縮小には、新規生成のギャップやギャップの消滅と同様に、既存のギャップの拡大と縮小の貢献が同程度に大きいことが明らかになった。

一方、50ヘクタールプロットの樹木センサスと林冠高のデータの解析からギャップ

のように林の高さが低い場所では、背丈が高い林に比べて、稚樹の成長が非常に良いことが分かった。また、林冠高と樹木の多様性との間には明瞭な関係が見られないことが分かった。さらに 50ha 調査区で記録されている 822 の樹種のうち 157 種が背丈の低い林に分布し、そのうち 76 種がこうした明るい環境下で新しく稚樹を生産していることが分かった。一方、背丈の高い林に分布する種は 41 種で、そのうち、そうした環境下で稚樹を新しく生産している種はわずかに 4 種でした。これらのことから、林床の光環境をめぐる、種間である程度のニッチ分割が起こっているのではないかと推測された。

また林冠高は地形要因によっては顕著な影響は受けないものの、土壌タイプの違いによって顕著に異なることが明らかになった（図 1-1）。すなわち排水が良い土壌タイプでの林冠高が排水の悪い土壌タイプ上での林冠高よりも有意に高くなる傾向が認められた。一方、種多様性(Fisher's α)は林冠高に対しては強い相関を示さなかったが、異なる土壌、地形タイプ間では有意な差がみられた。

2) 種子・稚樹定着過程における草食動物の影響

①種子の供給量

シードトラップによる落下種子数の調査は種子散布が始まった 1996 年 8 月 21 日から 6 週間にわたって毎週行われた。散布された種子数と親木からの距離との関係を図 2-1 に示す。調査対象のフタバガキ科樹木 4 種いずれについても、散布された種子の大半は 8m 以内の親木から近い場所に落ちており、16m 以上の距離まで到達したものはわずかであった。*Shorea pauciflora* では 8m のコドラート付近はまだ親木の樹冠の下であり、調査対象としたフタバガキ科の樹木は、種子をとおくへとばすということについてはあまり積極的ではないと考えられる。

②種子・実生の生残

対象種の種子散布は 9 月下旬にはほぼ終了した。図 2-2 は 1996 年 9 月 27 日の時点までのコドラート内に存在する健全な種子及び定着した実生の個体数を 1 としたときの毎月の生存個体数の割合を示したものである。どの種についてもギャップ、林内共に 12 月にははじめの個体数の 2~4 割が生き残り、それ以降は比較的安定して個体数が維持されていることがわかる。散布された種子の個体数が比較的多かった *Shorea macroptera*、*S. pauciflora* について 2 月における実生の生存率についてギャップと林内で差がみられるかどうかを t 検定により解析したところ、有意な差はみられなかった。このことから現時点でギャップという環境はフタバガキの科樹種の実生にとって必ずしも有利な環

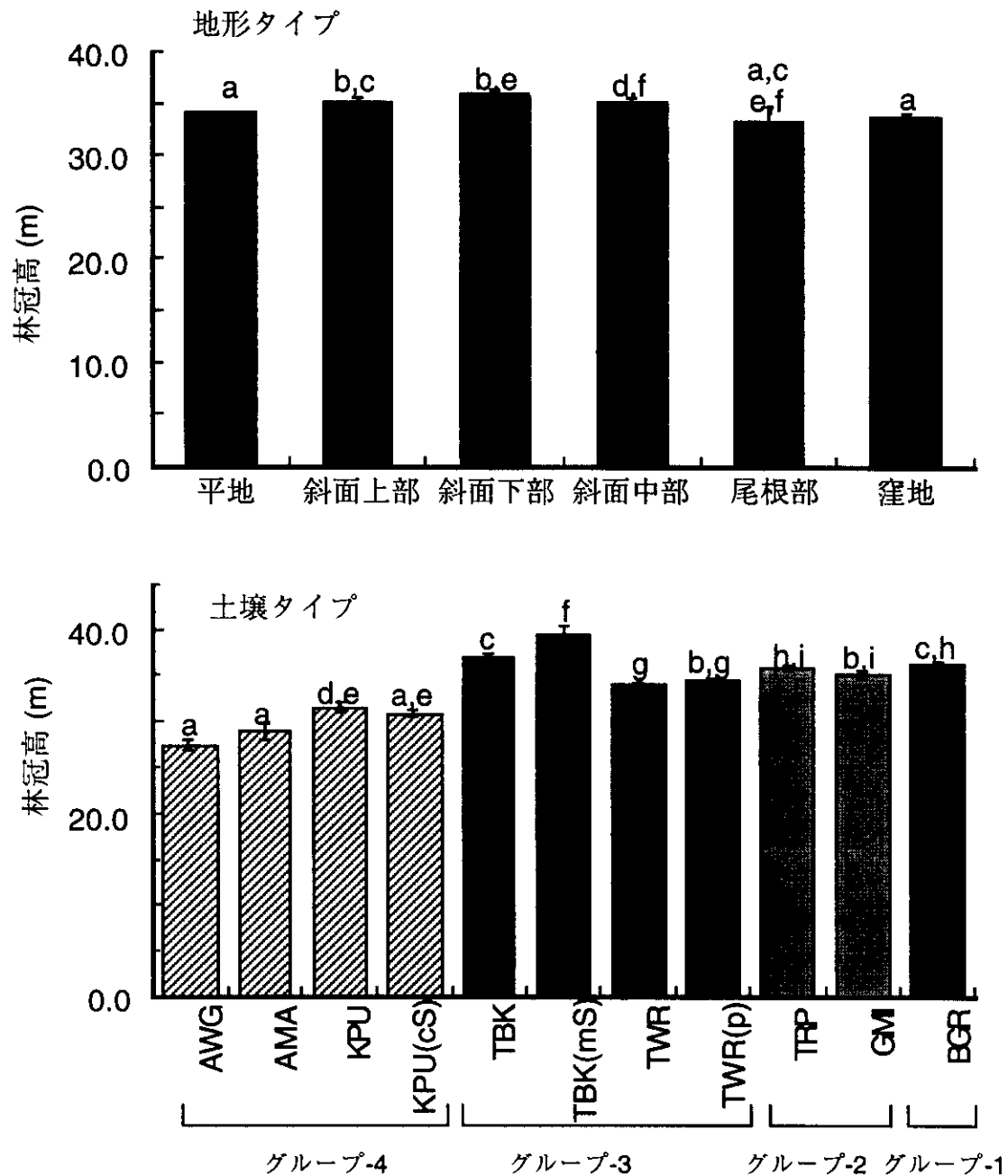


図1-1. 各土壌タイプ毎の林冠高。棒グラフ上のアルファベット記号が異なる場合有意差有り ($P<0.001$)。土壌の排水性：グループ4<グループ3、2、1。

境であるとは言えないが、稚樹への生長過程で、本格的な光の獲得競争が始まるにつれギャップと林内で差が生じるのではないと思われる。種子散布が終了した9月下旬から10月にかけての個体数の急激な減少は、主に種子の死亡(動物、昆虫による捕食や菌などの影響)によるものであろう。それ以降の減少は発芽した実生が定着に失敗したか、

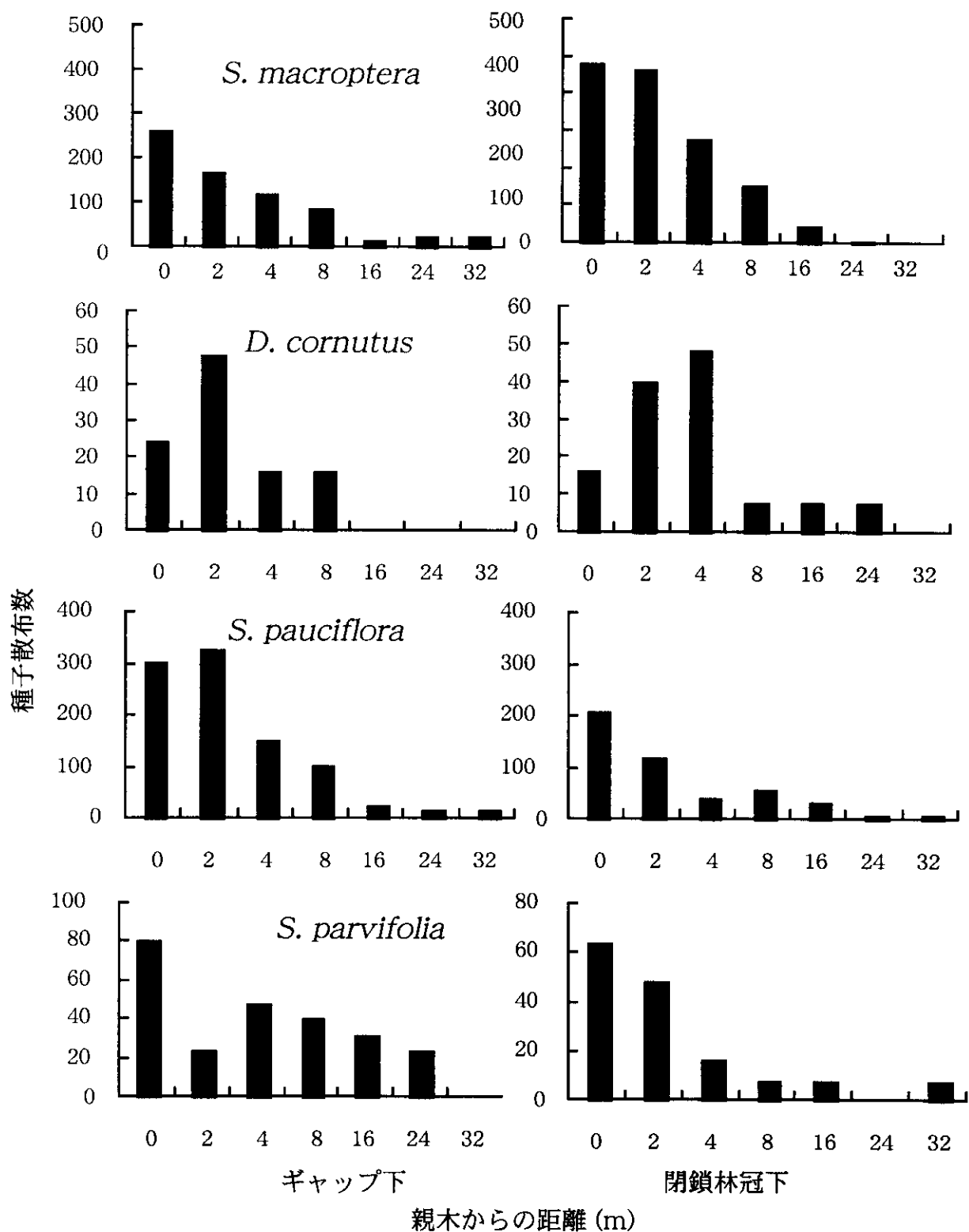


図2-1 親木の距離と散布された種子数の関係

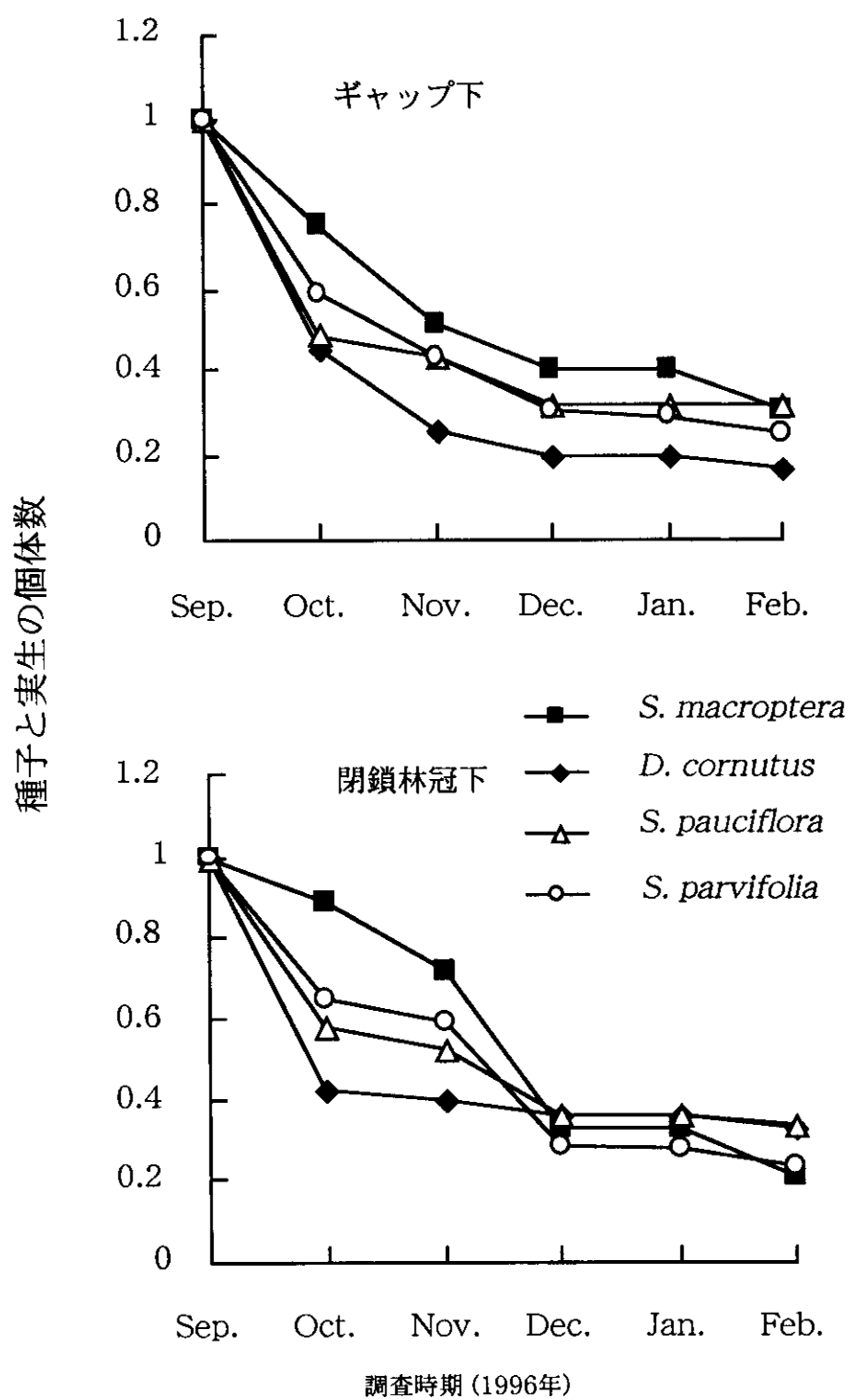


図2-2 種子及び実生の個体数の変化

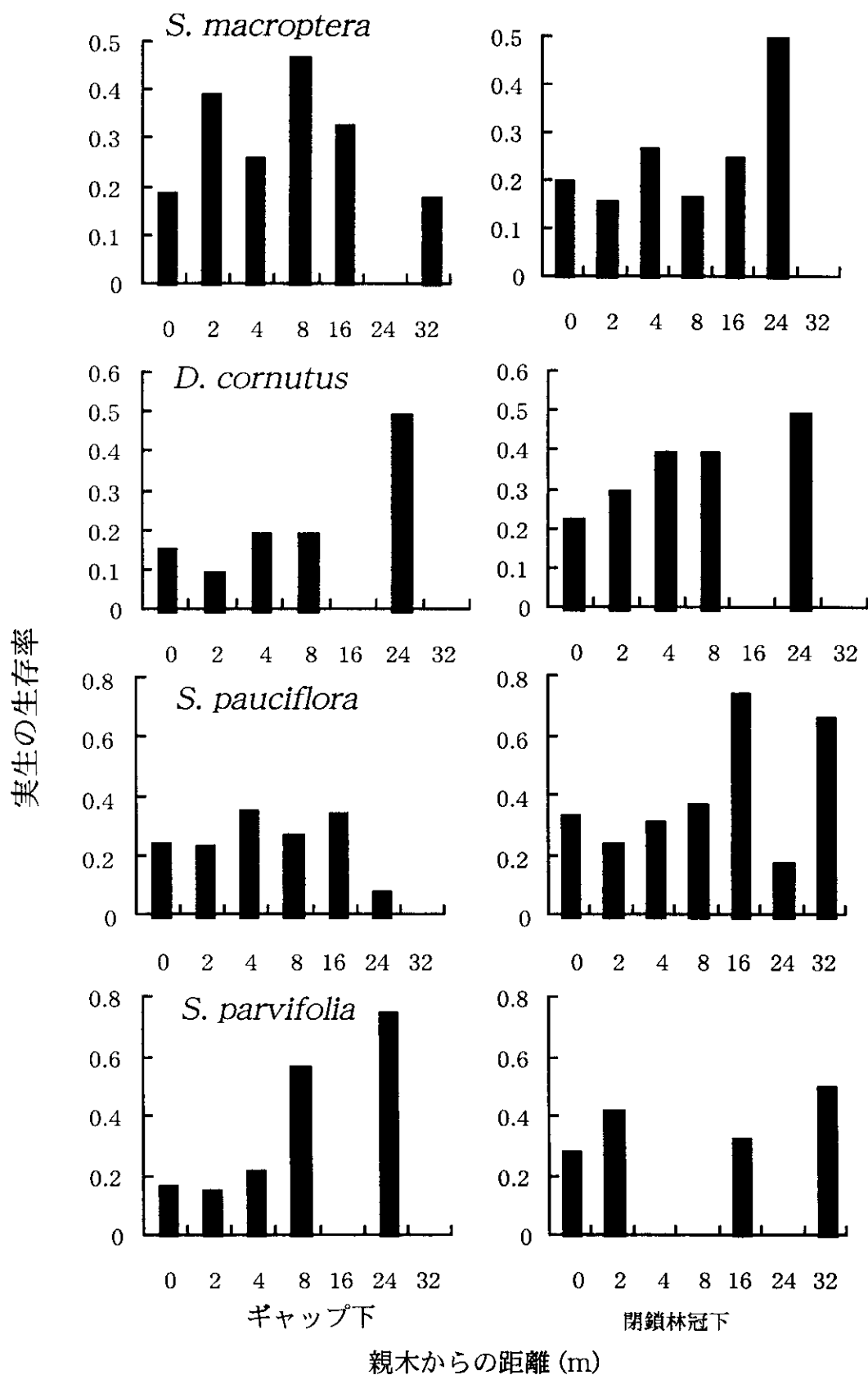


図2-3 実生の生存率と親木からの距離との関係

あるいは定着した実生がさまざまな要因（昆虫による葉の捕食・立ち枯れ病菌・乾燥など）により死亡したことが原因であると考えられる。

③実生の生存率と親木からの距離との関係

種子散布の意義として親木の近くでは種特異的な天敵の影響が大きく、そのため親木の周辺では稚樹が育ちにくいという *escape* 説があげられるが、この仮説が本研究の対象種についてどの程度あてはまるかを調べるために 1996 年 2 月における実生の生存率と親木からの距離との関係を解析した。結果を図 2-3 に示す。グラフをみると親木から離れるほど生存率が高くなるという右上がりの傾向を示すものもいくつかみられるが、分散分析の結果から各距離間での生存率に有意な差はみられなかった。少なくとも現段階では親木からの距離は実生の生存にはそれほど影響を及ぼしてはいないことが推察される。

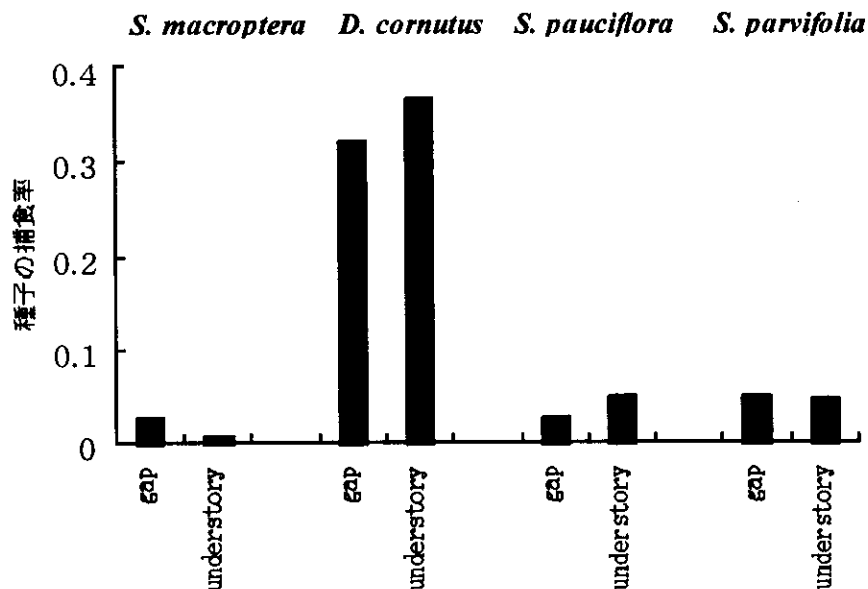


図 2-4 種子の捕食率の比較

④種子の捕食について

動物による種子捕食の影響については、コドラート内の種子の全個体数のうち、捕食の跡がみられた死亡個体の数を調べ、捕食率を求めた。図 2-4 に示した結果からわかるように、4 種のうちでは *Dipterocarpus cornutus* の捕食率がきわめて高かった。*D. cornutus* の種子は他の *Shorea* 属 3 種にくらべ種子サイズが大きく捕食者にみつけやすいこと、*D. cornutus* の種子は炭水化物に富んでいることなどが、捕食者に選好される理由であると考えられる。自動撮影により撮影された動物のリストを表 2-1 に示す。リストにあげられた動物のうち、実際に種子を捕食していたと考えられるものは写真やエサの状態から判断して *Macaca nemestrina*、*Sus scrofa*、*Maxomys whiteheadi*、*Leopoldamys sabanus* の 4 種であった。さらに撮影された動物の写真数と出現場所との関係を表 2-2 に示す。*Macaca nemestrina* は *S. macroptera* と *D. cornutus* の両方の種子をほぼ同じ頻度で訪れたが、はっきりと捕食のあとがみられたの

は *D. cornutus* のみであった。Yasuda らによれば *Macaca nemestrina* は果実・種子をほお袋に貯め移動しながら摂食することから、種子散布に多大な貢献をしている可能性があるとして述べている。しかし *Macaca nemestrina* に捕食されたあとの *D. cornutus* の種子を観察すると、歯で2つに裂かれ、中をえぐるようにして捕食されていた。このため、*Macaca nemestrina* による捕食はこの種子に関しては死亡要因としてはたらいっており、種子散布には貢献していないものと考えられる。*Sus scrofa* は泥浴び場近くの *S. pauciflora* をよく訪れていたが、捕食のあとはみられなかった。*Leopoldamys sabanus* は広食性であり(Yasuda et al. personal communication)、さまざまな果実・種子を利用しているということであるが、本研究の対象種のうちでは *S. pauciflora* にのみ訪れており種子ではなく翼の部分だけを摂食するという興味深い行動が観察された。

表2-1 種子散布の期間中に自動撮影装置で撮影された動物

種名	科	目	写真数	(%)
<i>Macaca nemestrina</i>	オナガザル科	霊長目	67	48
<i>Sus scrofa</i>	イノシシ科	偶蹄目	37	27
<i>Maxomys whiteheadi</i>	ネズミ科	齧歯目	24	17
<i>Leopoldamys sabanus</i>	ネズミ科	齧歯目	5	4
<i>Varanus salvator</i>	オオトカゲ科	有鱗目	3	2
<i>Herpestes brachyurus</i>	ジャコウネコ科	食肉目	1	0.7
<i>Maxomys spp.</i>	ネズミ科	齧歯目	2	1.4

表2-2 撮影された動物と出現場所との関係

	<i>S. macroptera</i>		<i>D. cornutus</i>		<i>S. pauciflora</i>		<i>S. parvifolia</i>	
	g	u	g	u	g	u	g	u
<i>Macaca nemestrina</i>	13	20	13	18				3
<i>Sus scrofa</i>			1			35		1
<i>Maxomys whiteheadi</i>			16			6	1	1
<i>Leopoldamys sabanus</i>						5		
<i>Varanus salvator</i>								3
<i>Herpestes brachyurus</i>		1						
<i>Maxomys spp.</i>						2		

3) フタバガキ科樹種の食害と防御機構

①野外における葉の傷害とその特性の関連

調査区内に生育していた5種のフタバガキ科樹種のサイズ等の上を表3-1に示した。野外における個体あたりの平均葉傷害は対象樹種間で有意な差がみられた($F = 2.52$, $df = 4, 198$, $P < 0.05$)。最も平均葉傷害が低かった *Dipterocarpus sublamellatus* は10.6だったのに対して、最も高かった *Dipterocarpus cornutus* は19.3であった。一方で傷害の程度別にみると、軽傷害葉率、中傷害葉率に比べて重傷害葉率について大きな種間差がみられた(図3-1)。

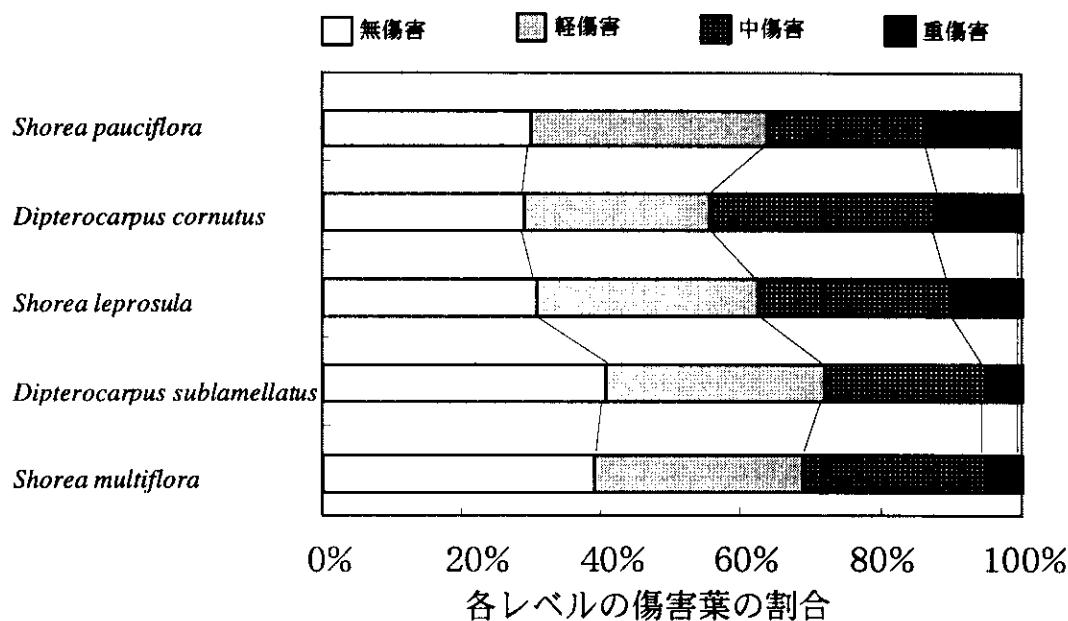


図3-1 フタバガキ科樹種5種における葉の傷害の状況。

表 3-1 調査区内に生育していたフタバガキ科樹種 5 種の個体数、葉数及び平均葉傷害。それぞれ平均値及び標準誤差で示した。アルファベットは多重比較検定によって検出された種間差を示す。

樹種	N	平均葉数	平均葉傷害
<i>D. cornutus</i>	26	3.7 ± 1.2 ^a	19.3 ± 13.5
<i>D. sublamellatus</i>	49	3.6 ± 1.2 ^a	10.6 ± 10.6
<i>S. leprosula</i>	57	3.6 ± 1.3 ^a	14.6 ± 13.6
<i>S. multiflora</i>	49	2.0 ± 0.6 ^b	11.5 ± 13.0
<i>S. pauciflora</i>	22	3.6 ± 1.4 ^a	15.4 ± 14.3

一方で、評価した3つの葉の特性についても対象樹種間で有意な差がみられた。葉内フェノール化合物含量については *Shorea multiflora* が 142.2mg/g と最も高い値を示した。また、葉内窒素含量については *Dipterocarpus cornutus* が 21.0mg/g DW と最も高く、Leaf toughness は *Shorea multiflora* が 0.180 N と最も高い値を示した（表3-2）。葉の平均葉傷害とそれぞれの葉の特性の間の種間関係を検討するために、相関解析を行ったところ、いずれにおいても有意な相関関係はみられなかった。一方で、葉の重傷害率と葉の特性の間について相関解析を行ったところ、葉内フェノール化合物含量との間に有意な相関関係がみられた（N=5, r=-0.92, p<0.05）。

表3-2 フタバガキ科樹種の葉の特性。

樹種	Leaf toughness (newton)	葉内フェノール化合物 (mg/g dry weight)	葉内窒素含量 (mg/g dry weight)
<i>D. cornutus</i>	0.163 ± 0.035 ^{ab}	113.24 ± 9.16 ^c	21.06 ± 0.22 ^a
<i>D. sublamellatus</i>	0.158 ± 0.036 ^a	142.27 ± 9.46 ^b	19.78 ± 0.30 ^{ab}
<i>S. leprosula</i>	0.082 ± 0.023 ^{c*}	105.52 ± 6.17 ^c	20.62 ± 1.45 ^a
<i>S. multiflora</i>	0.180 ± 0.029 ^a	168.83 ± 4.65 ^a	17.76 ± 0.49 ^b
<i>S. pauciflora</i>	0.149 ± 0.024 ^b	78.28 ± 5.07 ^d	18.58 ± 0.28 ^b
サンプル数	20	3	3

*はサンプル数 18

②葉の特性及び傷害に対する光環境の影響

移植約1年後の生存率は光環境における顕著な違いはみられなかった。しかし、樹高成長速度及展葉速度は明るい環境下で生育した実生の方が有意に大きな値を示した(RGR: $F=97.57$, $P<0.0001$, No. leaves: $F=8.07$, $P<0.0001$)。フタバガキ科ショレア(*Shorea*)属4種の実生の葉の特性及び傷害の程度に対する光環境の影響を検討した結果、葉の特性の間に種間差がみられただけでなく、光に対する反応も特性や樹種によって異なることが明らかになった(表3-3)。

表 3-3 葉の特性及び損失面積に対する樹種及び光環境の影響。解析は2元配置分散分析を使用した。*は有意な効果を示す。

		樹種	光環境	樹種 x 光環境
葉内フェノール化合物	df	3	1	3
	F	21.18****	3.15	0.28
Leaf toughness	df	3	1	3
	F	21.76****	85.38****	1.52
葉内窒素	df	3	1	3
	F	7.59**	1.69	1.23
葉損失面積	df	3	1	3
	F	1.21	0.79	0.52

** $P<0.01$ **** $P<0.0001$

葉内フェノール化合物含量においては全分散に対して樹種による効果のみ有意であり、*Shorea macroptera*は他の3種に比べて葉内フェノール化合物が高い値を示した。Leaf toughnessにおいては樹種及び光環境による効果がみられた。明るい環境に生育する実生の方がより物理的に強い葉をもち、*Shorea leprosula*は他の樹種に比べて弱い葉をもつことが明らかになった。葉内窒素においては、樹種による効果のみ有意であり、*Shorea leprosula*は他の3種に比べて高い葉内窒素含量であった。

個体あたりの平均葉損失面積は樹種や光環境による有意な効果は見られなかったが、最も葉内フェノール化合物が高い*Shorea macroptera*は光環境に関わらず、平均葉損失面積が最も小さい傾向にあった。

4) 林床環境が植食性昆虫の実生採食へ及ぼす影響

図 4-1 は実生に発生した昆虫類の季節変動を示している。植食性昆虫の個体数は、95 年 8 月にピークを示し、96 年 3 月にかけて減少し、96 年 4 月以降やや増加する傾向を示した。捕食者は 95 年 11 月以降の植食者がピークを迎えた後に見られ、96 年 1 月にもっとも多かった。分散分析の結果、実生が植えられた場所（ギャップかクローズか）、食性のタイプ（植食者、捕食者及び不明）、及び場所と食性のタイプの交互作用が昆虫数の変化に有意な影響を与えていた（表 4-1）。

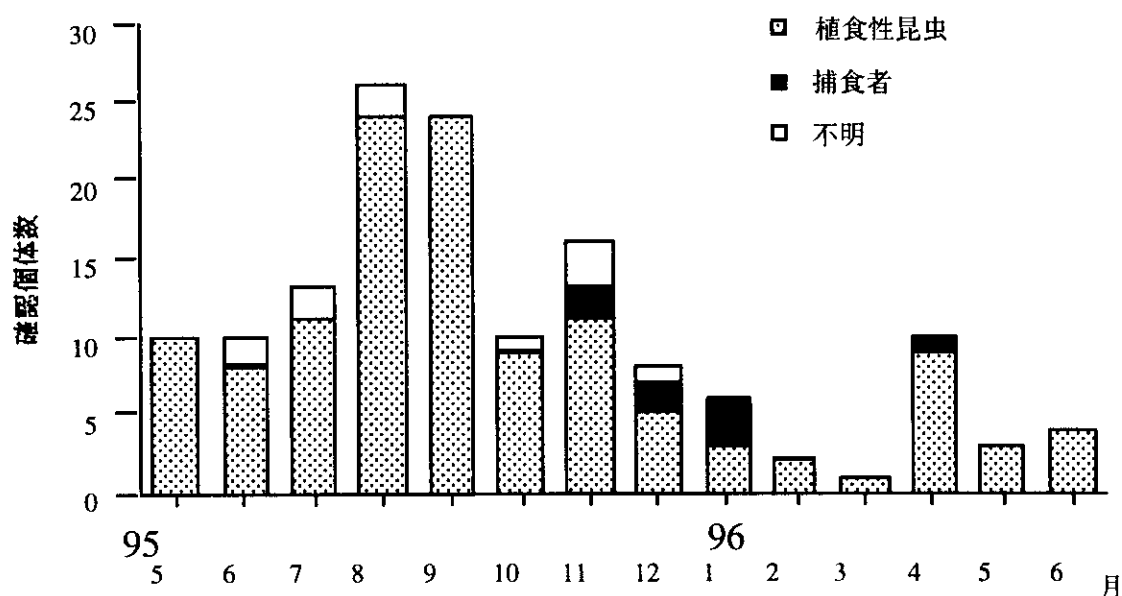


図4-1. 上部が開いている調査区（ギャップ）と上部が鬱閉している場所（閉鎖林冠）での昆虫数の違い。

表 4-1. 月毎の発生昆虫数の分散分析結果

分析項目	自由度	Type III Ss	F 値	p <
月	13	124.393	1.124	0.3613
サイト	1	30.964	3.637	0.0621
動物種	2	320.452	18.818	0.0001
付き x サイト	13	94.202	0.851	0.6065
サイト x 動物種	2	50.786	2.982	0.0594

サイト: ギャップ、閉鎖林冠

動物タイプ: 植食性昆虫数、捕食者、不明

図 4-2 は、上部が開いている調査区と上部が森林で鬱閉している調査区での昆虫数の違いを示している。上部が開いている調査区では、上部が鬱閉している調査区に比べて、植食者及び捕食者共個体数が多い傾向にあった (Fisher の直接法 $p < 0.1043$)。

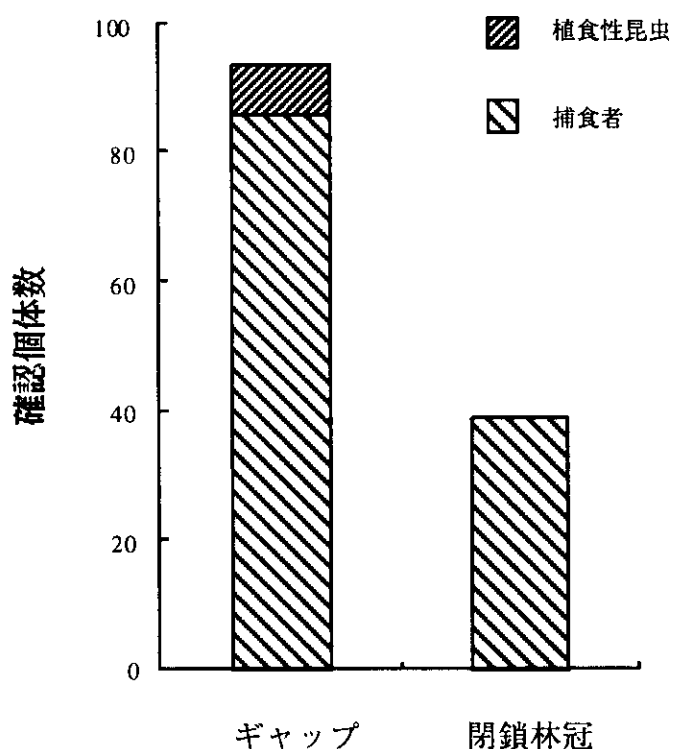


図4-2. 森林内に植栽した実生に発生した昆虫類の発生消長.

表 4-2 は、上部が開いている調査区と上部が鬱閉している調査区で、植栽された実生とそれぞれの実生に発生した植食性昆虫の数を示している。植栽数に比べて、*S. macrophylla* と *Sapium sp.* では植食性昆虫が多く発生したが、*S. macroptera*, *S. maxima*, *S. pervifolia*, *Neobalanocarpus heimii*, *Sanitria tomentosa* and *S. acuminata* では昆虫の発生は少なく、その割合は植栽数と有意 (χ^2 検定, $p < 0.0001$) に異なっていた。これらの結果は、昆虫により好まれる程度が、植物の種類によって大きく異なっていることを示している。在来種でない *S. macrophylla* は植食性昆虫にとくに選好される傾向にあった。

表4.2. 植栽された実生と発生した植食性昆虫数の違い.

	樹木のコード名*							
	MH	MP	MX	SP	RP	CH	ST	AC
移植実生個体数	178	150	144	88	174	112	117	176
確認された昆虫個体数	68	6	12	22	5	5	5	2

c2-test for no. of insects, d.f.=7, c2=141.055, $p < 0.0001$

MH: *S. macrophylla*, MP: *S. macroptera*, MX: *S. maxima*, SP: *Sapium sp.*, RP: *S. pervifolia*, CH: *Neobalanocarpus heimii*, ST: *Sanitria tomentosa* and AC: *S. acuminata*.

表 4-3 は、葉の切除が昆虫の発生数に及ぼす影響を示している。昆虫は明らかに切除された実生を避け、葉の切除されない実生を選好しており、その割合は植栽数と比べ有意(χ^2 検定、 $p<0.0001$)に異なっていた。

表 4-3. 葉切除を行った実生の数と発生した植食性昆虫数の違い。

	摘葉処理のレベル (%)		
	0	50	100
移植実生個体数	385	376	421
確認された昆虫個体数	103	22	0

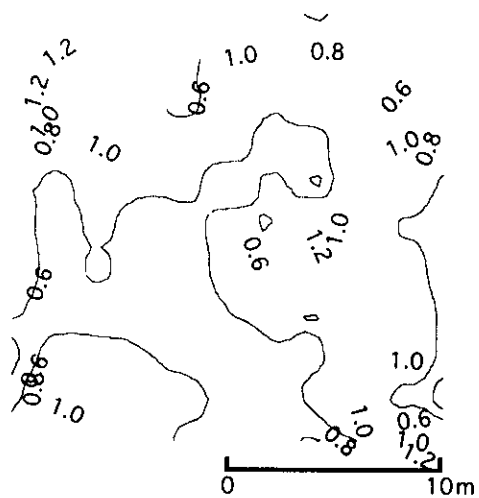
c2-test for no. of insects, d.f.=2, c2=127.191, $p<0.0001$

5) 林冠ギャップ内と閉鎖林冠下における小型哺乳類の活動性の比較

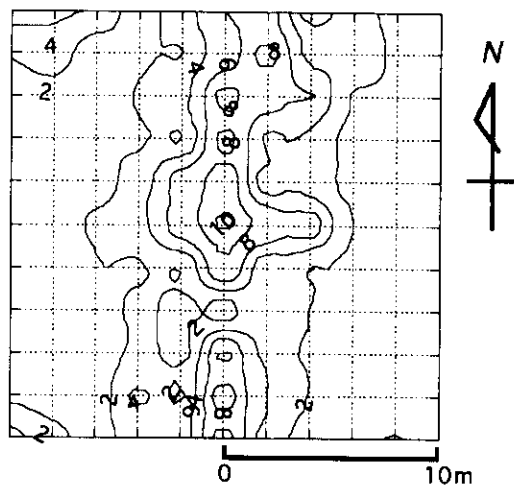
Closed plot と Gap plot の相対照度のレンジは、それぞれ 0.23–1.60 % (平均 0.72 ± 0.25 SD)、0.32–11.0 % (平均 2.65 ± 2.61 SD) であった。Gap plot の相対照度は中心部が高く、周辺部で Closed plot と同程度に低かった (図 5-1a)。光環境の良好な場所は林冠ギャップ投影部とよい対応関係を示した (図 5-1a)。自動撮影装置によって記録された動物種を表 1 に示す。昼行性種としてコモンツパイ、ブタオザル、チビオスングリス、バナナリス、ハイガシラリス、ミスジャシリス、ハナナガリス、夜行性種としてオナガコミミネズミ、スングトゲネズミ、ジムヌラ、マレーセンザンコウが記録された。チビオスングリスとミスジャシリスは両プロットに高い頻度で出現したが、コモンツパイは Gap plot にのみ、ハイバシラリスは Closed plot にのみ出現した。昼行性種は Closed plot では総写真数の 90% を占めていたのに対し、Gap plot では 40% を占めるのみであった。

コントロール区である Closed plot では、第一回目の餌消失実験よりも第二回目の餌消失実験で高い消失率が観察された。これは餌付け効果と考えられる。一方、Gap plot では、第一回目の餌消失実験(下層植生除去前、図 5-1b)には、ギャップ内で軽度の餌消失率の低下がみられたが、その傾向は第一回目の餌消失実験(下層植生除去後)により強くみられるようになった (図 5-1c)。プロット中心からの距離と消失率との関係についてみると、Closed plot では、第 1 回目と第二回目の実験ともに中心からの距離と消失率の間には明確な相関関係がみられなかったが、Gap plot では、処理の前後で、特に中心部の餌消失率の著しい低下がみられた (図 5-2a)。処理の前後の餌消失率の差をとると、ギャップ中心部、すなわち下層植生を除去した場所における消失率の差が大きかった (図 5-2b)。

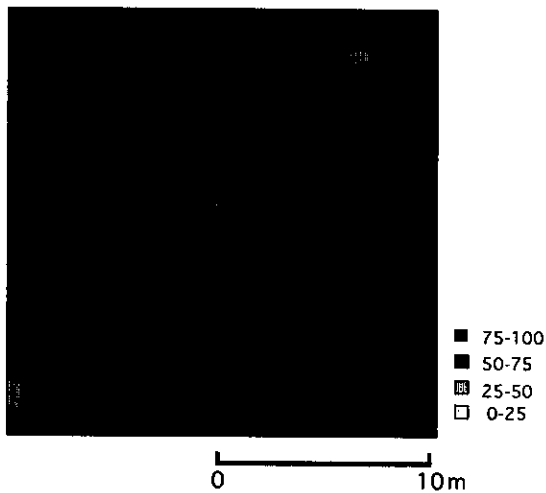
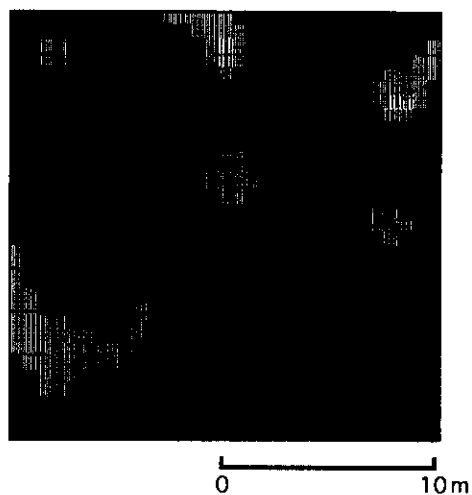
a. 光環境 (相対照度 単位 %)
Closedプロット



Gapプロット



b. 処理前の餌消失率 (単位 %)



c. 処理後の餌消失率 (単位 %)

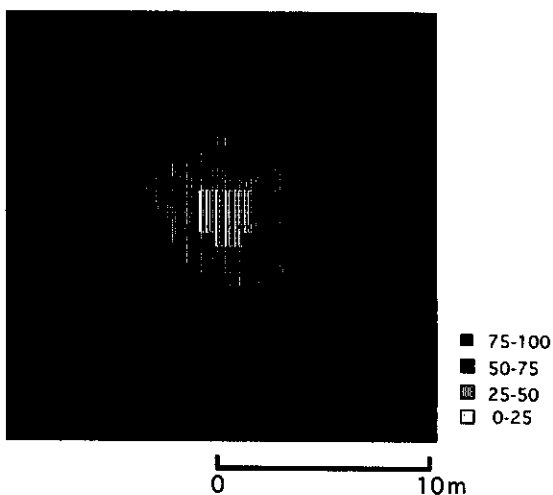
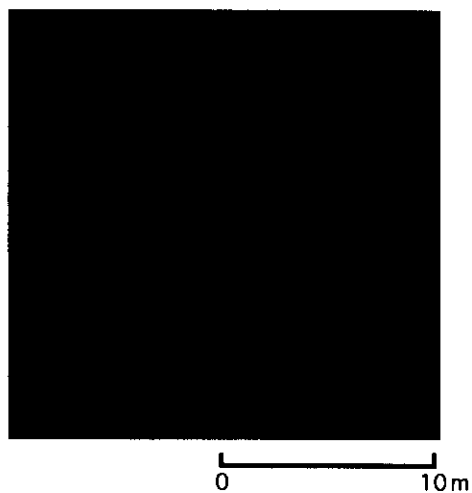


図5-1. プロット間の光環境の違い(a)及び下層植生の除去が餌の消失率に与える影響 (b, c). Gapプロットにおいてのみ樹高1 m未満の下層植生を皆伐した.

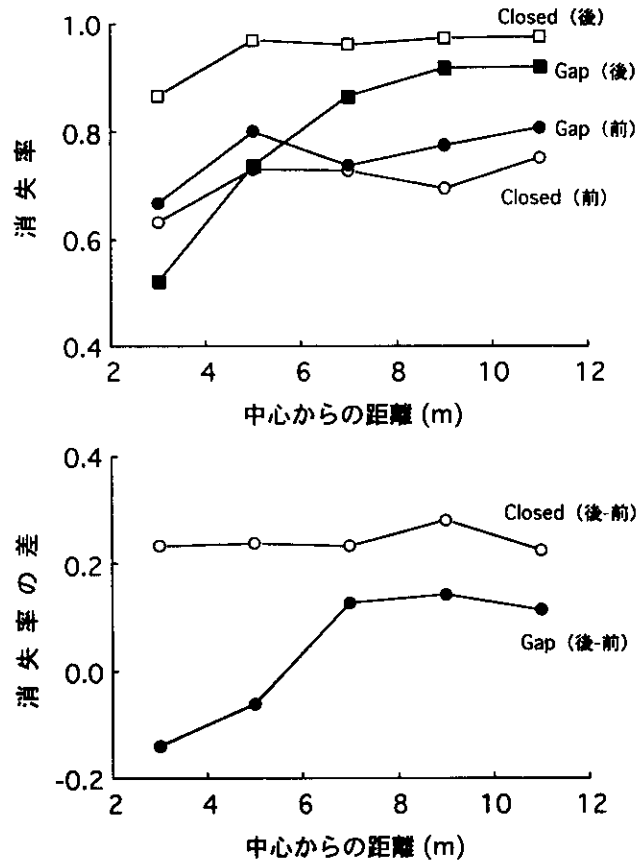


図5-2. ギャップ内の下層植生の除去が餌消失率に与える影響

6) 林冠構成種の遺伝的な交流に動物が及ぼす影響

図6-1、6-2に調査区の位置及びサンプリングを行った稚樹、実生、親個体の位置を示す。

①マクロサテライト遺伝子座のプロファイル

N. heimii の17母樹の間で検出されたマイクロサテライト遺伝子座の対立遺伝子数(No. Alleles)は shc01 で3、shc07 で9 そして shc09 で11、観察されたヘテロ接合頻度(Hobs)はそれぞれ、0.8、0.867 および 0.6 であり 3 マイクロサテライト遺伝子座を通じての平均ヘテロ接合頻度(Hoaverage)は 0.756 であった(図 6-3)。また、父性排除確率(Q 花粉親候補の中から真の花粉親を判定できる確率)は、それぞれ 0.276、0.644 および 0.688 であり 3 遺伝子座を通じた父性排除確率(Qtotal)は 0.92 であった。

②花粉フローの推定

実生、稚樹を採取したそれぞれの母樹について、それぞれ45個体(実生、C1)、38個体(実生、WB404)、40個体(稚樹、C7)および40個体(稚樹、RP346)の遺伝子型を決定し花粉親判定を行った結果、約20%の花粉親が調査区外にあることが判った(図6-4)。

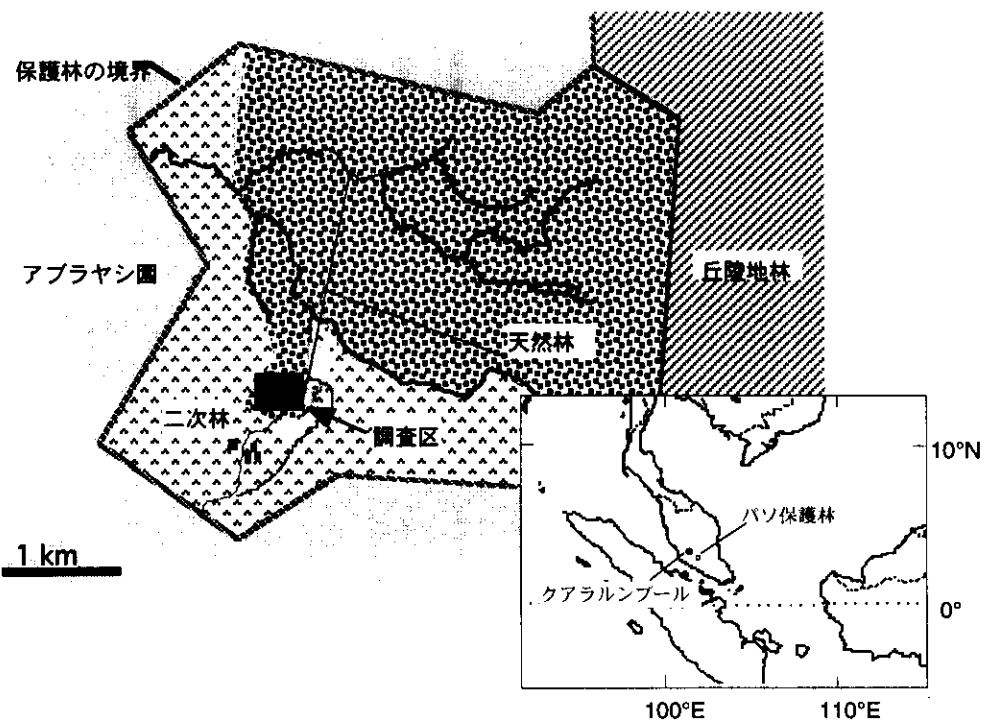


図6-1 Pasoh森林保護区で天然林が半島状にのびた先端部分。
周囲は択伐林でそのさらに外側はアブラヤシのプランテーション。

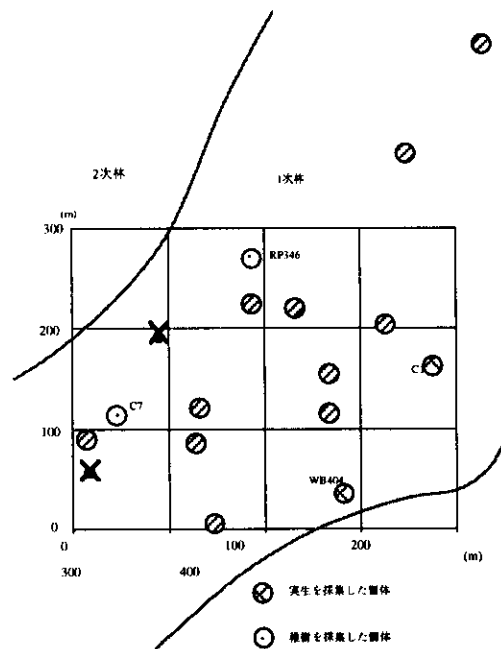
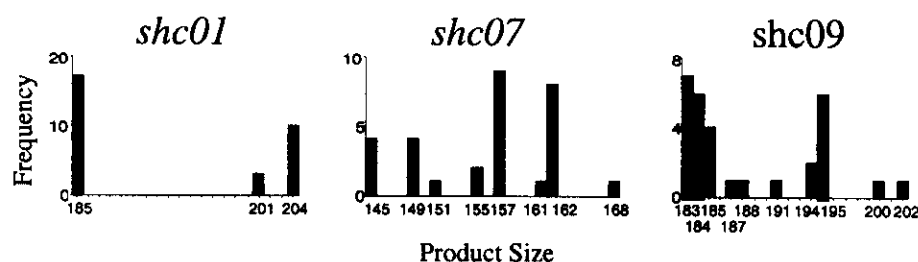


図6-2 プロットの位置と1次林、2次林の境界。
それぞれの点は花粉親候補（母樹を含む）の位置を示す。Xのついた
個体はDNAが抽出できなかった個体を示す。



Locus	No. Alleles	H_{obs}	H_{exp}	Q	H_O average	H_e average	Q_{total}
shc01	3	0.8	0.65	0.276			
shc07	9	0.867	0.816	0.644	0.756	0.739	0.92
shc09	11	0.6	0.842	0.688			

図6-3 17母樹で観察されたマイクロサテライト遺伝子座の多型。
棒グラフは各対立遺伝子のサイズ分布とその頻度。

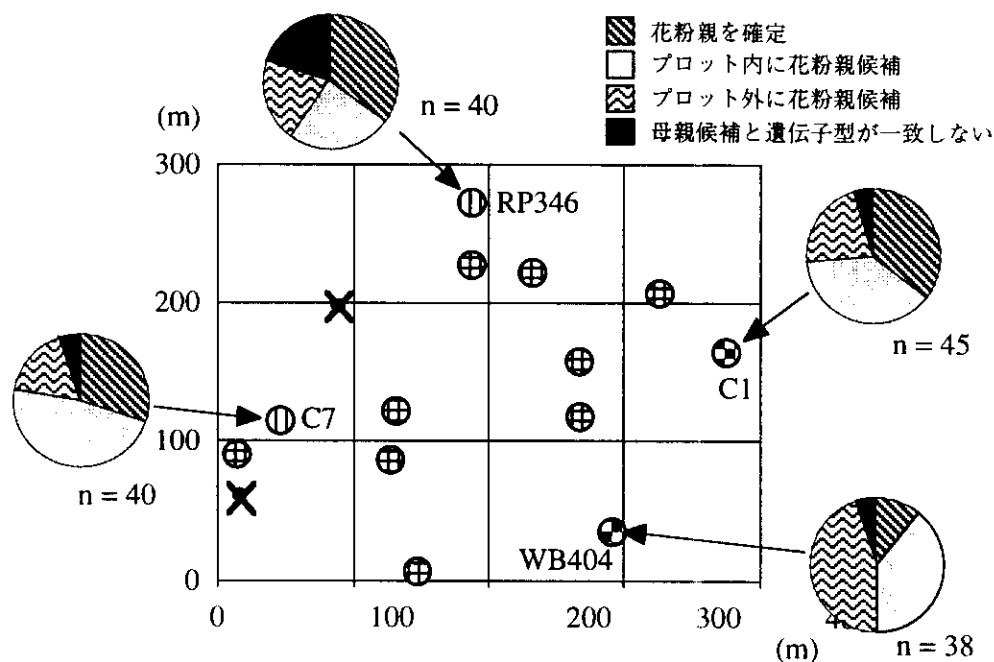


図6-4 遺伝子型を決定した稚樹のうち花粉親を判定できた割合

5. 本研究によって得られた成果

1) 天然林内における林冠ギャップの形成とその影響に関する研究

二年の間にギャップがどのように変化するかは、ギャップのはじめの面積によって異なっており、森林動態を解析する上でギャップのサイズを考慮することがきわめて重要であると考えられた。また、森林全体のギャップ面積の増減に関して、既存ギャップの面積変化の貢献が大きいことから、新規に生成したギャップだけでなく、既存

ギャップの変化に着目することも重要であると考えられた。

林冠高の変化、即ちギャップが近隣域に存在するか否かによってその林分域の種多様性が影響を受け無ことがわかった。このことはある程度林冠の鬱閉度即ち林床の光環境の程度に適応してそれぞれの種が分布していることを意味している。したがって林床の光環境の変遷にしたがって種の交代が見られることが期待できる。さらに、土壌、地形要因に応じた種の分布やそれぞれの種の新規個体の移入率の違いも見られたことから、プロット内での環境要因の違いによる種間でのある程度の「すみ分け」が存在することが期待された。こうした点において、プロットが設置してあるパソの天然林は各欄作用によって組成構造が非平衡にあるというよりも、それぞれの種の分布、更新がある程度固まった平衡状態にあると推定できる。

2) 種子・稚樹定着過程における草食動物の影響

一斉結実後、種子散布が終了してから約半年しか経っていないこともあり、現段階においてはギャップと林内における実生の生残に違いを見出すことができなかったが、種子散布から実生の定着段階に至るまでのプロセスはある程度追うことができた。種子散布の面では、親木の周辺にはほとんどの種子を落とし、動物の持ち去りによる二次的散布もみられなかった。このことからフタバガキ科樹木は種子散布によって積極的にギャップというセーフサイトを探しているわけではないことが推察された。フタバガキ林にとってのギャップという環境の重要性についての検討はこれからもひきつづき行っていく予定である。実生の定着について親木からの距離と生存率の関係では、親木から離れるほど実生の生存率が高くなるという傾向はみられなかったので、（少なくとも現段階では）親木のそばに種子を落とすことがその種の存続に不利な効果をもたらすことにはならないであろう。しかし、パソーにおいて emergent 層に達したフタバガキ科樹木の分布をみると均質に分布しているものもあり、稚樹の時点で集中分布していても高木になると均質な分布へと移り変わっていくというようなプロセスを解明していくためにはさらに継続的な調査をすすめる必要がある。これからの長期的なセンサスによってギャップと林内における生存率の差も、集中分布から均質分布への転換のプロセスも徐々に明らかになっていくことであろう。

3) フタバガキ科樹種の食害と防御機構

動物、菌類による実生の傷害と葉の特性の種間比較の結果、葉内に量的防御物質として知られるフェノール物質を高濃度に蓄積する樹種ほど傷害葉の割合が低いことが明らかになった。同様に、野外実験で得られた葉内フェノール化合物含量が高い樹種ほど、葉損失面積が低いという傾向からも、葉内フェノール化合物の蓄積により成熟葉の傷害の拡大を回避している可能性を示唆する。フェノール化合物などの物質は少量では効果は小さいが、多量に蓄積する事により効果を発揮すると考えられている。このような防御物質は特に量的防御物質と言われ、防御としてのコストは高いものの、ほとんどの食害に対して効果を発揮する^{1,2,3,4,5,6)}。これまでの研究からフタバガキ科のいくつかの樹種はアルカロイドなどを含まないことが報告されていることから、これらのフタバガキ科樹種の実生はフェノール化合物の蓄積を主体としたジェネラリストに対する防御機構を発達させていることが示唆される。一方で、Leaf toughness や葉内窒素含量と食害の間には有意な相関関係がみられなかった。ただ、熱帯林では柔らかく、窒素含量が高い未成熟葉の時期に生涯の約 70%の食害を受けると言われている⁷⁾。本研究で評価した Leaf toughness や葉内窒素含量は葉の生涯の違いを説明できなかったが、それぞれが防御機構として寄与しないということではない。一方で、葉内窒素含量が比較的高く、最も物理的に弱い葉を持つ *Shorea leprosula* は対象種の中でも光要求性が高く、成長が早いことが知られている^{8,9)}。一般にこのように光要求性が高い樹種ほど、薄く、窒素含量が高い葉を持つことが知られている。その

ため、Leaf toughness や葉内窒素含量は防御に関する形質以上に光合成に関わる成長様式と密接に関わっている可能性がある。

葉の形質は、上記と同様にすべてにおいて有意な樹種の効果がみられたものの、Leaf toughness を除きどれも光環境による有意な効果がみられなかった。しかし、葉損失面積については樹種、光環境による有意な効果は見られなかった。明るい環境下で生育した実生は展葉速度が高く、Leaf turnover rate や Leaf longevity も高い値を示すことが予想される(Numata et al. Unpublished data)。このように、明るい環境下に生育する実生は葉の寿命は短く、また葉量が多いにもかかわらず、食害に差が見られないことを意味する。このため明るい環境は暗い環境に比べて、被食圧が高いことが予想される。

4) 林床環境が植食性昆虫の実生採食へ及ぼす影響

調査期間中の昆虫の発生及び来訪回数は少ないものの、その割合は植栽数と有意に異なることがわかった。これらの結果は、昆虫により好まれる程度が、植物の種類によって大きく異なっていることを示している。とりわけ、在来種でない *S. macrophylla* は植食性昆虫に選好される傾向にあった点が、興味深い。熱帯林における植物-草食動物と非常に細かい特異的な関係が確立しているとすれば、外から持ち込まれた植物はそこに生息する草食動物に対して特定の防御機能を持たないために特に食害の程度が大きくなったとも解釈できる。ただし、*S. macrophylla* の成長速度が早く新葉の展開も他種に比べて著しく早いため、植食性動物の食害の標的になったとも考えられる。また、比較的早生樹である *Mallotus* は葉の展開速度が速く絶えず新葉を開出しているため、昆虫の幼虫に好まれる傾向がつよく、そのため食害影響が大きかった。また、昆虫は明らかに切除された実生を避け、葉の切除されない実生を選好していることがわかった。摘葉処理をうけた葉において、何らかの忌避物質の生成などが行われていることも考えられるが、化学分析を行っていないので、現時点は原因は不明である。さらに、植食性昆虫による植物への来訪頻度が高い季節はその昆虫（幼虫）を捕食する動物の来訪頻度が高くなる点も興味深い。こうした捕食者-植食性昆虫との関係が何らかの攪乱作用により崩れた場合は、早生樹種の生長が一層旺盛になる可能性があり、ひいてはギャップ形成後の更新過程に重大な影響を及ぼすことも考えられる。

5) 林冠ギャップ内と閉鎖林冠下における小型哺乳類の活動性の比較

総写真数に占める昼行性種の比率が Gap plot よりも Closed plot で高かった(表 1)ことから、ギャップ内において、昼行性果実食者(主にリス類)の採餌活動性が低下していることが示唆された。リス類の主な捕食者はヘビ類と猛禽類であるといわれている。林冠ギャップのようなオープンな場所では捕食圧が高まると考えられるので、リス類はそのような場所で採餌をすることを忌避する傾向があるのだろうと考えられる。

また、ギャップ内の下層植生の除去は、ギャップ中心部の餌消失率を大きく低下させた(図 5-1 と 5-2)。このことは、新生ギャップ内において地上性果実食者の活動性が極度に低下することを示唆している。すなわち、ギャップ内では閉鎖林冠下と比較して地上部の果実種子や初期実生の被食圧が低下すると考えられ、その効果はギャップ生成直後に最も大きいと推察される。そのため、ギャップ生成によって、ギャップ内の種子や初期実生の生存率が高まる可能性がある。林冠ギャップは森林樹木の天然更新に重要な場であるので、このようなマイクロハビタットの生成と消失と、それに対する林床性果実食者の採餌行動の反応のついてさらなる研究が必要である。

6) 林冠構成種の遺伝的な交流に動物が及ぼす影響

半隔離状態であるにもかかわらず、このような長距離の花粉フローが見られたのは、*N. heimii* の送粉昆虫（ハナバチ類）の行動範囲が広いためであると考えられ、*N. heimii* は広い交配範囲を持っていることが示唆された。実生や稚樹の中には母親の haplotype と一致しないものが少数あったが、これは種子食の動物によって運ばれたものと推測される。

それぞれの母樹について、父親候補が確定した場合だけについて花粉フローを推定したところ、調査区内で 200m 以上のフローが観察され、広範囲に花粉のフローがあることが判った(図 6-5)。この結果も *N. heimii* の交配範囲が広いという結果を支持する。

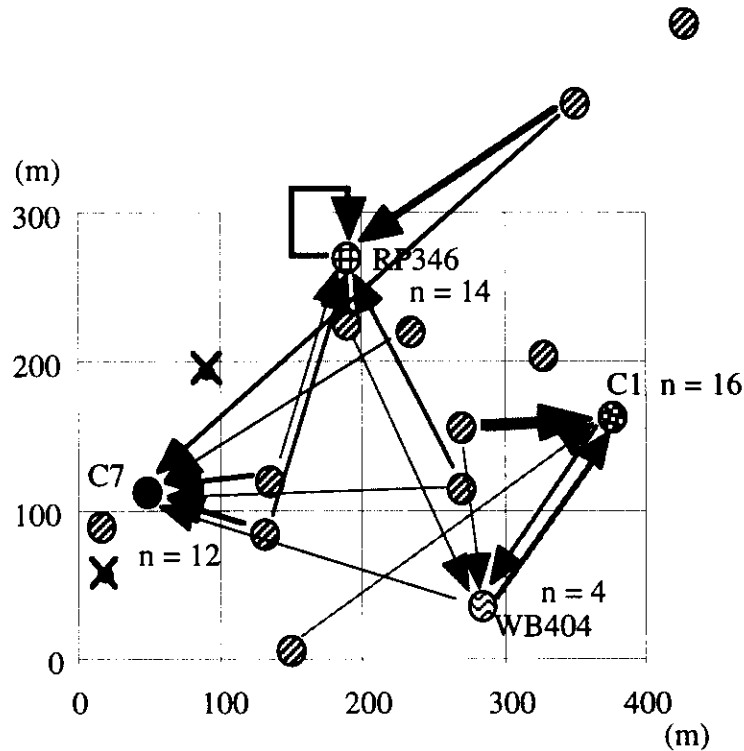


図6-5 花粉フローグラフ。矢印の始点が確定した花粉親候補。それぞれの線の太さは花粉の移動量を表す。

今後の課題として、以下の点があげられる。1)マクロサテライト遺伝子座を増やすこと：調査区内に花粉のや候補がありながら花粉親を確定できない割合が 30~40%ある(図 6-4)。これを解消するためには、遺伝子型決定に用いる事のできる多型なマイクロサテライト遺伝子座を増やす必要がある。2)未確認個体の発見：WB404 では調査区外からの花粉フローが他に比べて大きい(図 6-4、17個体の実生花粉親が調査区外)、そのうちの11個体の実生は同じ haplotype を持つ個体によって受粉されていると推定される。すなわち1個体の花粉親から受粉されている可能性が高い。これは、未発見の開花個体が1個体、比較的近くにあることを示唆する。このような調査区近くの未発見個体

を確認する必要がある。

5. まとめ

本研究ではネズミ類や植食性昆虫の活動がギャップと林床下で大きく異なることと林床下の稚樹や種子の生存率や密接に関連することが裏付けられる成果が得られた。即ち、齧歯類などの活動はギャップの開口により制限される一方で、植食性昆虫の活動は活発になる。但し、齧歯類の採食が母樹から散布された種子に集中するのに対し、植食性昆虫は発芽後の稚樹個体とりわけ新葉に集中する。多くの種の稚樹はギャップで、葉の回転率や成長速度を高め被食による損失を最小限に食い止める戦略をとっていることから、食害影響は殆どないものと考えられる。また、こうした植食性昆虫を捕食するプレデターの密度もギャップ下で高くなることも興味深い。逆に林床下の稚樹は二次代謝産物の割合を高めたり、葉を肥厚させるなどして食害を最小限に食い止めている。一方の齧歯類による種子捕食であるが、その影響がギャップで低下するとはいえ、齧歯類のプレデターが不在となれば、種子捕食が森林の林床環境の違いにかかわらず均質に起こりうることから、将来の稚樹再生による森林の更新に重大な影響を及ぼす可能性がある。

これらのことから、パソの天然林のギャップの開口、閉塞速度自体は（現時点の短期間での観測結果が示す限りでは）平衡状態にあるといえるものの、ギャップ開口による更新は植食性動物やそれらの個体群のサイズを律するプレデターとの関係によって微妙に保たれていることが考えられる。パソの森ではギャップの開口面積が大きくパイオニア性や蔓植物により更新が停滞している場所が多々見受けられる。林冠構成種が遅延無く生長するためには、植食性昆虫などによる早生樹の生長のコントロールやプレデターによる種子捕食者のコントロール、さらにはその影響による種子バンクの温存効果などが必要不可欠であり、これらのどの部分が欠けても、ギャップ更新の遅延が発生し、森林の更新・平衡性に重大な影響が発生するものと思われる。そのほか、主要林冠構成木である *N. heimii* (通称 chengal) の遺伝的多様性にも訪花昆虫の行動が強く影響していること、その種子のギャップ等のセーフサイトへの運搬の可能性が本研究結果で示唆されたことも今後の森林保全を考える上で重要な項目である。

6. 引用文献

3) より

- 1) Coley, P. D. and Barone, J. A. (1996). Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27, 305-335.
- 2) Feeny, P. (1970). Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology* 51, 565-581.
- 3) Feeny, P. P. (1976). Plant apparency and chemical defense. In *Biochemical interactions between plants and insects*. Recent Advances in Phytochemistry, vol. 10 (ed. J. Wallace and R. L. Mansell), pp. 1-40. New York: Plenum Press.
- 4) Martin, J. S. and Martin, M. M. (1982). Tannin assays in ecological studies: Lack of correlation between phenolics, Proanthocyanidins and protein-precipitating constituents in mature foliage of six oak species. *Oecologia* 54, 205-211.
- 6) Martin, J. S. and Martin, M. M. (1983). Tannin assays in ecological studies: Preparation of ribulose-1,5-Bisphosphate Carboxylase / Oxygenase by Tannic acid, Quebracho, and Oak Foliage extracts. *Journal of Chemical Ecology* 9, 285-294.
- 7) Coley, P. D. and Kursar, T. A. (1996). Anti-herbivore defenses of young tropical leaves: Physiological constraints and ecological

trade-offs. In *Tropical Forest Plant Ecophysiology* (ed. S. S. Mulkey, R. L. Chazdon and A. P. Smith), pp. 305-336: An International Thomson Publishing Company.

- 8) Symington, C. F. (1943). Forester's manual of Dipterocarps. In *Malayan Forest Records*, vol. 16. Kuala Lumpur: Penerbit Universiti Malaya
- 9) Kachi, N., Okuda, T., Yap, S. K. and Manokaran, N. (1995). Biodiversity and regeneration of canopy tree species in a tropical rain forest in Southeast Asia. *Journal of Environmental Science* 9, 17-36.

[国際共同研究の状況]

カウンターパート : N. Manokaran, Nor Azman Hussein (マレーシア森林研究所)

[研究成果の発表状況]

(1) 口答発表

- ①足立直樹、奥田敏統、Nor Azman Hussein、N. Manokaran : 第 45 回日本生態学会大会 (1998) 「マレーシア低地フタバガキ林の林冠構造とギャップ動態 (2) 林冠ギャップの動態と空間構造」
- ②奥田敏統、足立直樹、N. Azman Hussein, N. Manokaran : 第 45 回日本生態学会大会 (1998) 「マレーシア低地フタバガキ林の林冠構造とギャップ動態 (1) 林冠構造と種の多様性について」
- ③奥田敏統、足立直樹、N. Manokaran, Saw Leng Guan, Amir Husni Md. Sahriff, P. Ashton : 第 46 回日本生態学会大会 (1999) 「マレーシア低地フタバガキ林における林冠構造と地形・土壌との関係について」
- ③Okuda, T., N. Adachi, A. Takenaka, N. Manokaran, Nor Azman Hussein, P. S. Ashton. ESA meeting, (1998) "Canopy height structure and species composition in a lowland dipterocarp forest in Peninsular Malaysia".
- ④沼田真也・可知直毅・奥田敏統・N. Manokaran : 日本生態学会第 44 回大会 (1997) 「異なる光環境で育成したフタバガキ科稚樹の防御特性の比較」
- ⑤沼田真也・可知直毅・奥田敏統・N. Manokaran : 日本植物学会第 61 回大会 (1997) 「フタバガキ科種子の防御特性と一斉結実」
- ⑥沼田真也 : 日本生態学会地区会第 18 回生態学関連修士論文発表会 (1998) 「マレーシアのフタバガキ科樹種における更新初期段階の食害と防御」
- ⑦沼田真也・可知直毅・奥田敏統・N. Manokaran 東南アジア熱帯林に優占するフタバガキ科種子の防御特性と一斉結実 日本熱帯生態学会 第 8 回大会 札幌 1998 年 6 月
- ⑧Numata, S, Kachi, N., Okuda, T., Manokaran, N. Mast fruiting and phenolic concentrations in seeds of dipterocarp trees in Peninsular Malaysia. 83rd Annual Meeting of the Ecological Society of America, Baltimore Maryland USA, August 1998
- ⑨梁乃伸、唐艶鴻、奥田敏統、古川昭雄 : 第 45 回日本生態学会大会、京都 (1998) 「Effects of fluctuation in leaf temperature on photosynthesis in a tropical tree *Eugenia graudus*」
- ⑩梁乃伸、奥田敏統、唐艶鴻 : 第 46 回日本生態学会大会、松本 (1999) 「光質と CO₂ 濃度が熱帯林林床に生育するクワズイモの光合成特性に及ぼす影響について」
- ⑪小沼明弘、L. Chai Ting, L. S. Leong 奥田敏統 第 46 回日本生態学会大会、松本 (1999) 「*Neobaanocarpus heimii* における遺伝子流動の推定」

- ⑫宮本和樹、奥田敏統、安田雅俊、N. Manokaran : 第 8 回日本熱帯生態学会(1998)「マレーシア低地フタバガキ林における一斉結実後の実生の生存特性」
- ⑬安田雅俊・石井信夫・Louis Ratnam・Nor Azman Hussein, 東南アジア熱帯雨林における齧歯類による種子散布の可能性. 第40回日本生態学会大会(松江). (1993)
- ⑭Yasuda, M., Ishii, N., Ratnam, L., Nor Azman Hussein & Lim, B.L., Secondary seed dispersal of *Canarium littorale* by rodents in a tropical rain forest. 15th International Botanical Congress (Yokohama). (1993)
- ⑮安田雅俊・石井信夫・Louis Ratnam・Nor Azman Hussein, マレーシア低地熱帯林における小型哺乳類群集の動態. 第41回日本生態学会大会(福岡). (1994)
- ⑯安田雅俊・石井信夫・Louis Ratnam・Nor Azman Hussein, *Diospyros singaporensis* (カキノキ科)の動物による種子散布について. 第4回日本熱帯生態学会大会(つくば). (1994)
- ⑰安田雅俊・石井信夫・Louis Ratnam・Nor Azman Hussein, *Neobalanocarpus heimii* (フタバガキ科)の無翼の種子はどれだけ飛ぶか? 第5回日本熱帯生態学会大会(大阪). (1995)
- ⑱安田雅俊・三浦慎悟、フルーツをぬすむのは誰だ〜半島マレーシア低地熱帯林での落下種子と動物の関係〜. 第42回日本生態学会大会(岩手). (1995)
- ⑲安田雅俊・三浦慎悟、フルーツをぬすむのは誰だ〜半島マレーシア低地熱帯林での落下種子と動物の関係(II)〜. 日本哺乳類学会 1995 年度大会(京都). (1995)
- ⑳安田雅俊・三浦慎悟・石井信夫、種子をとりまく哺乳類の生態学. 第43回日本生態学会(八王子). (1996)
- (21) 安田雅俊・長田典之・市河三英・木村勝彦・可知直毅・谷誠・大谷義一・奥田敏統・古川昭雄・Abd. Rahim Nik、半島マレーシアにおける 1996 年の一斉開花〜Ashton 仮説は検証されたか? 日本生態学会第 44 回大会(札幌). (1997)
- (22) 安田雅俊・石井信夫・奥田敏統・椿 宜高・Nor Azman Hussein、1998. 一斉開花と小型哺乳類の個体群動態. 第 8 回日本熱帯生態学会大会(札幌). (1998)
- (23) 安田雅俊・沼田真也・可知直毅・奥田敏統・石井信夫・Nor Azman Hussein、フタバガキ科種子の散布前捕食を規定する要因. 第46回日本生態学会大会(松本). (1999)

(2) 論文発表

- ①Miyamoto, K., Okuda, T., Toyohara, G., Deguchi, H., Manokaran, N., Seed Dispersal And Seedling Survival After Mast Fruiting In A Malaysian Lowland dipterocarp forest. Biotropical (in review)
- ②Okuda T., Kachi, N., Yap.S.K. & Manokaran, N. : Plant Ecology 131, 155-171 (1997) "Tree distribution pattern and fate of juveniles in a lowland tropical rain forest - implications for regeneration and maintenance of species diversity"
- ③奥田敏統, Manokaran, N : 個体群生態学会報, 54,41-46 (1997) 「マレーシア・パソに見られる低地フタバガキ林の森林動態」
- ④奥田敏統, 可知直毅 MANOKARAN, N.(1998)マレーシア・パソに見られる低地フタバガキ林の森林動態. 環境科学 vol 2 (印刷中)
- ⑤OKUDA, T. (1998) Tree distribution pattern and fate of juveniles in a lowland tropical rain forest. Inside

- ⑥奥田敏統(1998) 持続的管理は熱帯林を救うか(訳文) 日経サイエンス 28:46-53.
- ⑦奥田敏統 (1999) 煙で木が育たない. 林業技術協会編集 森の百不思議 p 88-89
- ⑧Okuda, T., Nor Azman, H., N.Manokaran, L. Q.Saw, Amir, H.M. S., & P. S. Ashton (1999). Local Variation Of Canopy Structure In Relation To Soils And Topography and the Implications for Species Diversity in a Rain forest of Peninsular Malaysia. Forest Diversity and Dynamism: Results from the global network of large-scale demographic plots (ed. E. Losos et al, R. Condit, J. Lafrankie), Univ. Chicago Press (in review)
- ⑨Osawa, N.& L. Kirton : Japanese Journal of Entomology 65,853-854(1997) "A new host record of the Common Posy, *Drupadia ravindra moorei* (Lepidoptera, Lycaenidae), in Malaysia".
- ⑩Osawa, N. (1996) Colonization patterns of *Aulacorthum magnolide* (Aphididae: Hemiptera) on *Sambucus sieboldiana* (Caprifoliaceae); the impact of predatory disturbance on an aphid colony and the effects of aphid colonization on plant structure. *Japanese Journal of Entomology* 64 :93-109.
- ⑪Osawa, N.& L. Kirton (1997) A new host record of the Common Posy, *Drupadia ravindra moorei* (Lepidoptera, Lycaenidae), in Malaysia. *Japanese Journal of Entomology* 65: 853-854.
- ⑫Numata, S., Kachi, N., Okuda, T. & Manokaran, N. 1999 Chemical defenses of fruits and mast-fruiting of dipterocarps. *Journal of Tropical Ecology* vol15 (Sep) INPRESS
- ⑬Tang, Y. & Kachi, N : *Forest Ecology and Management* 97: 174-201 (1997) "A measuring system for characterizing spatial and temporal variation of photon flux density within plant canopies"
- ⑭Miura, S., Yasuda, M., & Ratnam, L., Who steal the fruits? Monitoring frugivory of mammals in a tropical rain forest. *Malayan Nature Journal* 50:183-193. (1997)
- ⑮Yasuda, M., Matsumoto, J., Osada, N., Ichikawa, S., Kachi, N., Tani, M., Okuda, T., Furukawa, A., Abdul Rahim Nik, & N. Manokaran, The mechanism of general flowering in Dipterocarpaceae in the Malay Peninsula. *Journal of Tropical Ecology*. (in press)
- ⑯Yasuda, M., Miura, S. & Nor Azman Hussein. Evidence for food hoarding behavior in terrestrial rodents in a Malaysian lowland rainforest, Pasoh Forest Reserve. *Journal of Tropical Forest Science*. (in press)
- ⑰安田雅俊、東南アジア熱帯雨林における一斉開花結実現象の至近要因と進化要因. *地球環境* (in press)

サブテーマ代表者：奥田敏統

1956年生まれ、広島大学大学院博士過程終了（理学博士）、現在、国立環境研究所 森林減少・砂漠化研究チーム総合研究官

主要論文：

Okuda T., N. Kachi, S.K. Yap. N. & N. Manokaran (1995). Spatial Pattern of adult trees and seedling survivorship of *Pentaspadon motleyi* Hook, f. in a lowland rain forest in Peninsular Malaysia. *J. Tropical Forest Science* 7:475-489.

Okuda T., Kachi, N., Yap.S.K. & Manokaran, N. (1997) Tree distribution pattern and fate of juveniles in a

lowland tropical rain forest - implications for regeneration and maintenance of species diversity. *Plant Ecology* 131: 155-171.

奥田敏統, Manokaran, N. (1997) マレーシア・パソに見られる低地フタバガキ林の森林動態 個体群生態学会会報54: 41-46.