

E-3 熱帯林の環境保全機能の評価に関する研究

(1) 熱帯林における攪乱が土壌形成及び土壌構造に及ぼす影響の評価に関する研究

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 野生生物保全研究チーム 高村 健二

農林水産省 林野庁 森林総合研究所

森林生物部 腐朽病害研究室 服部 力

マレーシア森林研究所 Laurence G. Kirton

Lee Su See

(委託先) 自然環境研究センター 石井 信夫

平成8～10年度合計予算額 35,547千円

(平成10年度予算額 11,767千円)

〔要旨〕 土壌形成過程に欠かせない植物遺体分解を担う木材腐朽菌とシロアリについて伐採による攪乱の影響を把握するために、マレーシア半島部パソ森林保護区の低地熱帯雨林に調査地を設けた。樹種の判明した倒木（落枝・折れた木などを含む）の調査から、そのサイズ・樹種・分解過程によりそこに発生する木材腐朽菌相が影響されることが明らかになった。集団的倒木の発生した地点で倒木発生後の木材腐朽菌相を経時的に調べたところ、発生後数年で種数が急激に増加した後、減少することが明らかになった。このことから、集団的倒木がしばしばおこる森林では木材腐朽菌多様性が高くなることが示唆された。自然林と再生林とで木材腐朽菌・シロアリ分布状況の比較調査を行うために、各林内に100 m四方の調査区を各1個設定し、倒木の寸法・位置を記録して標識した。倒木は自然林に多く、またその直径も平均して自然林の方で大きいことが分かった。木材腐朽菌調査を行ったところ、自然林の方が種数・頻度ともに出現量が多かった。強度の伐採により後の木材腐朽菌の多様性が減少する可能性があることがわかった。倒木からのシロアリ採集種数は自然林で7種以上、再生林で6種であった。キノコシロアリ亜科の1種*Macrotermes malaccensis*がどちらの林においても優占的に採集されたが、自然林の方が優先度が低かった。倒木より細い材でも自然林の方でシロアリ採集種数が多く、種組成の多様性は自然林の方が高い傾向にあった。一方ではシロアリによる植物遺体分解が樹木生長に与える間接的影響を検出するために、野外のシロアリを除去した区画で稚樹を植えて生長を測定し、シロアリの入れる区画のそれと比較した。実験条件が未整備だったために実験は成功しなかったが、実験条件を検討した上で対象シロアリを絞って再実験を行なう必要があることが分かった。

〔キーワード〕 倒木、土壌、シロアリ、木材腐朽菌、植物遺体分解

1. 序

熱帯林の成立環境を構成している要素として土壌は欠かせないものである。土壌は熱帯林を構成す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能など

を通じて林内および林外環境に対しても強いつながりを持つ。このような土壌の成立には、樹木からの倒木・落葉・落枝といった、樹木生育に必要な養分を含んでいる植物遺体の供給とそれらを分解して養分を樹木に対して再利用可能とする分解者生物が欠かせない。熱帯林が伐採などを通じて攪乱を受けた結果、土壌水分消失・土壌表層流失などといった土壌劣化が起きる時に、これらの土壌形成に関わる分解者も悪影響を受けて土壌形成能の低下が起きると考えられる。そうなれば、攪乱後の土壌回復が遅れることになり、ひいては森林の再生が円滑に進まなくなると想定される。したがって、土壌形成過程に焦点を当てながら熱帯林の土壌が攪乱から受ける影響を解明していくことは、熱帯林の環境保全機能を論じる上で欠かせない課題であると考えられる。本研究は、土壌形成過程に対して、熱帯林における樹木の伐採による攪乱、とくに選択的な伐採である拓伐が与える影響を植物遺体分解に関わる分解者の働きに注目しながら解明しようとしたものである。

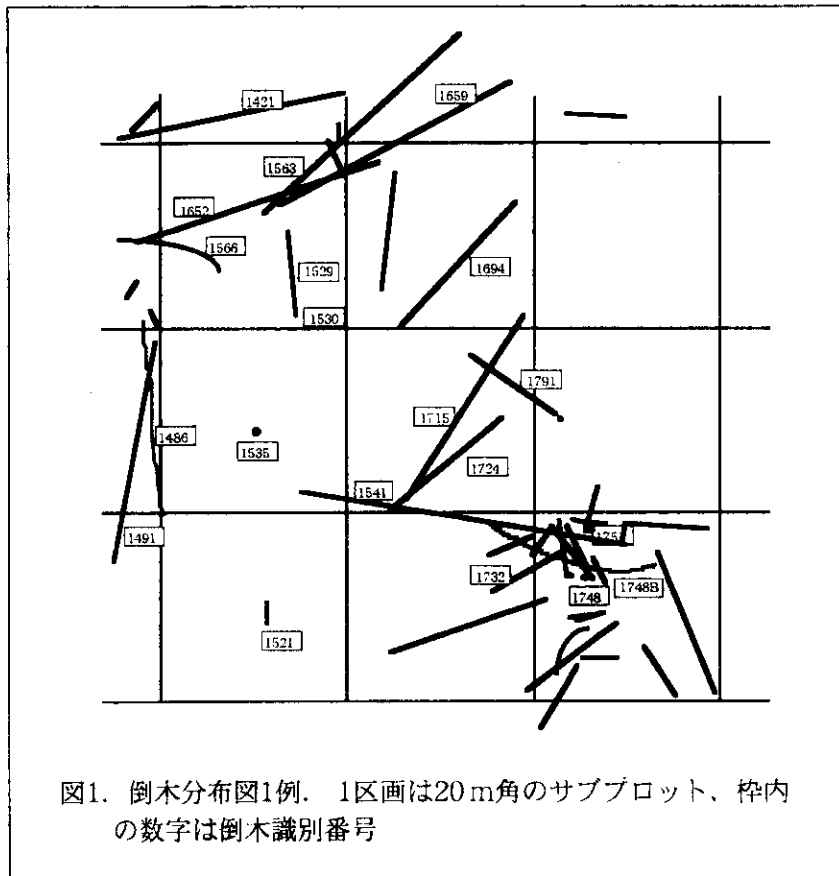
森林を構成している樹木の生長は数十年以上の長期にわたるので拓伐の影響も長期にわたることが予想されるが、本研究のような3年単位の研究期間では拓伐の時点から始めて追跡調査を行うことは不可能である。そこで拓伐後の経過年数がわかっている森林で拓伐の分解者に対する影響を調査し、その結果と伐採を受けていない森林の結果とを比較することが妥当な方法であると考えられる。本研究の前身の研究も含めて、植物遺体のうち分解の速い落葉については速度測定や分解生物の貢献度が明らかにされてきたが、分解の遅い材については実際の林内においてその分解を担っている生物の組成が明らかではない。従って本研究では材の分解者を対象に調査を進めてきた。

例えば、温帯地域における木材腐朽菌は、その出現する基質のサイズ・樹種などがある程度決まっているため、木材腐朽菌相は森林の状況を反映すると考えられている。特に、大径の倒木・生木等に出現する種類については原生林の指標となる種もあると考えられ、北欧などでは原生林の減少にともない、これらの種類の中には絶滅危惧種に指定されたものもある。一方、熱帯地域では他の生物群と同様、木材腐朽菌も多様な種が存在していると考えられているが、その生息条件分化などについてはほとんど研究が行われておらず、また伐採の木材腐朽菌相に与える影響も調べられていない。

ところで、分解者が植物遺体を分解する過程でそこに含まれている養分が環境中に放出されるが、この養分放出が樹木生長に貢献しているかどうかを知ることは分解者の熱帯林生態系における役割を評価する上で重要である。そこで、野外において分解者の量を操作する実験を行なって樹木生長が左右されるかどうかの評価を試みた。

2. 調査地および調査方法

調査地はマレーシア国半島部のネゲリセンビラン州クスス郡バソ森林保護区に設定した。バソ森林保護区は2450 haの面積を有し、北東側では高度300 m程度の山地林に接しているが、それ以外はアブラヤシ林などの農林業地に囲まれている。森林保護区内では、およそ四十年前に拓伐方式による伐採が入った再生林が南西部分を中心に広がっている。この部分にはマレーシア森林研究所の管理事務所が置かれており、管理や観察のための小径が任意に設定されている。自然林は、保護区中心部に置かれた50 haの固定大面積植生調査区の周辺と北東部分に広がっている。自然林と再生林との境界は森林内の河川や小径によって分けられているところが多いため、調査地点の林相の区別は容易である。自然林は一般的に、太くて高い樹木が多く、胸高直径が50~60 cmで高さ40 mを越える木が珍しくない。それらの高木が倒れたためにできる樹冠間隙、いわゆるギャップも多く、またその他にも立ち枯れした木や倒木が林床に多く見られる。それに対して、再生林では太い木が少ない反面、細い木がかなり密集して生え



分布地図を作成した(図1)。各々の倒木に番号テープで標識した上で、それぞれについて直径(倒木については胸高直径、折れた幹・落枝などについては下端部の直径)・長さを記録すると共に、樹種同定用の材片サンプリングを行った。倒木現存量調査は1996年12月に行った。両調査区の内部は10 m及び20 m四方区切りで四隅に標識が立てられており、調査位置を特定するためにこれらの標識を活用した。

(2) 木材腐朽菌と宿主の特異的關係

森林保護区内の樹種の判明している倒木上に出現した木材腐朽菌を記録した。また木材腐朽菌の出現した倒木から材サンプルを採取し、材サンプルの顕微鏡観察により樹種の種・属、あるいは科までの同定を行った。対象とした木材腐朽菌は担子菌類ヒダナシタケ目のいわゆる多孔菌類およびその他の菌の一部である。

(3) 木材腐朽菌の遷移状況

固定調査区No.1の内部およびその周辺において倒れたばかりの倒木を探し出し、出現する木材腐朽菌相の経時的変化を調べた。

(4) 木材腐朽菌の分布状況

比較調査区において、1996年12月および1997年12月の2回、木材腐朽菌の分布状況を調査した。両調査区をそれぞれ10m四方のサブプロットに分割し、出現している木材腐朽菌およびその頻度を記録し

ているところが珍しくない。ギャップは少なく林冠はかなり閉じているが、樹冠の重なりが弱く林床は比較的明るく、また乾燥している。

(1) 自然林・再生林における比較調査区の設定

自然林と再生林の比較のためにそれぞれに100 m四方の調査区を1個ずつ設けた。自然林の調査区はこの森林保護区の固定調査区No.1の南半分にあたる。再生林の調査区は自然林調査区より400 m北にあたる約40年前に拓伐作業が行なわれた林である。各調査区内の倒木(折れた幹と落枝を含む、直径10 cm以上、長さ2 m以上)を探し出しその

た。対象とした菌は担子菌類ヒダナシタケ目のいわゆる多孔菌類と総称される菌群である。記録に際しては、1基質から出現した場合子実体数などに関らず、頻度1として記録した。

(5) 大規模倒木後の木材腐朽菌出現の経時変化

固定調査区No.1を200のサブプロット(10 m 四方)に分割した。1995年6~7月の大規模倒木時に倒れた木の含まれる95Gサブプロット(30個)、1992年から1995年6月の間に倒れた木の含まれる92Gサブプロット(12個)、それ以外のNGサブプロット(158個)に分類した。サブプロット内の木材腐朽菌出現状況を調査、各サブプロット毎に出現した木材腐朽菌およびその頻度を記録した。調査は1996・1997・1998年のそれぞれ12月に行った。また、過去に1995年の8・12月に行った調査の結果についても合わせて解析を行った。

(6) 倒木シロアリの生息状況

比較調査区内の倒木からシロアリを採集した。採集にあたっては、倒木全体の状況を著しく変更しないように配慮しながら、表面の土や樹皮・材を部分的に取り除いたり、あるいは可能な場合は倒木全体を裏返すなどの作業をしながら、出現したシロアリをピンセットで採集した。

上記調査区以外の森林でも自然林・再生林を区別しながら落枝などの細い材からシロアリを採集した。太さ2~10cmの材を林床から任意に見つけ出し金属ナイフ等を用いながら材を崩したり裏返したりしながら、出現するシロアリを採集した。採集を行なった材については直径を3~5箇所測り、それを平均して太さを求めた。

採集したシロアリは99.5%エチルアルコールによって固定し保存した。保存標本について実体顕微鏡下で体部の寸法測定や形状観察を行いながら種名を同定した。実体顕微鏡下での観察は、特に頭部口器周辺の形態を微細に観察して、種判別のための特徴を記録した。大顎部の形態は通常の保存状態の標本では大顎が頭部に密着するために観察ににくい難点がある。そこで刃先が細く鋭利なメスを用いて大顎部基部を半ば切開し、大顎を引っ張り出した状態で観察した。同定はマレーシア森林研究所発行の「マレーシア半島部のシロアリ(英名:Termites of Peninsular Malaysia)」Tho Yow Pong 著の検索表と記載に従った。シロアリ採集と同時に倒木の分解進行程度も記録した。

(7) 地上行進性シロアリの分布状況調査

ホスピタリテルメス属(*Hospitalitermes*)シロアリはテングシロアリ亜科に属している。このシロアリは大径木の根元などに営んだ巣から主に日没後から翌日の午前中にかけて行列を成して採食に出かけ、立木の樹幹上から地衣・コケ・樹皮などを集めて、それを球状にして巣に持ち帰っている。枯れたものではなく生きた植物体を採食している点、地上でそれも昼間でも行動する点が他のシロアリに比べて特徴的である。

各比較調査区内でこの属シロアリの採食行列を探索した。調査区内をくまなく歩き回り、倒木やツル・根などの上を行進しているシロアリの列を見つけ次第、列を辿って採食場所と巣場所とを探り出した。調査時間帯は午前8時頃から始めて午前中に終わる様に設定した。調査区は2箇所あるので、ある日の午前中に調査区1箇所を調べたら、次の日にもう1箇所を調べて、その次の日か、あるいは1~2日の間隔を開けてそれぞれの区を再探索した。また、以前の調査時までに見えられていた巣については、各調査時毎に活動しているか否かの確認を行なった。

採食場所は樹上であり、ほとんどの場合10m以上の高さへと登っていく行列は確認できても実際の採食場面の確認はできなかった。それ以上の高さで隣接樹木への経路が確認されない場合は、上っているその樹木を採食場所と見なした。

巣場所は、行列が地中から出入りしている地点の近傍で探索したが、多くの場合出入口が生木か枯木の根元に位置しているので特定しやすかった。例としては数少ないが、立木が枯れて残査自体も分解されて消失してしまい、そこに巣だけが残っているために、位置の特定が困難な場合、また巣が孤立して残っていてそこにシロアリが直接出入りしている様子が観察される場合もあった。採食場所あるいは巣場所となっている樹木の直径と、その樹木に識別標識が付いている場合は標識番号を記録した。初めての探索と再探索とを組にして一回の調査を実行し、合計で5回の調査を実施した。

行列からはシロアリ数個体を採集し、倒木からのシロアリと同様の方法で種名同定を行った。この類のシロアリは脚部・胴部の体色が同定基準となるのでそれも記録した。

採食に登る木の選好性を見るために、調査区内の樹木の胸高直径を調べた。自然林調査区では植生調査の一環としてすでに毎木調査が行なわれているのでその資料を参照した。一方、再生林調査区では植生調査は行われていないので、調査区を20 m区画毎に胸高直径10 cm以上の立木すべてについて胸高直径測定用メジャーを使って測定を行ない、直径2~10cmの立木については毎木調査を行なうには本数が多すぎるので、20 m区画の中央に10 m区画を設けてその中だけで測定を行なった。また一部の区画については小哺乳類調査用に取られた資料（安田、未発表）が利用可能であったのでそれを参照した。

（8）稚樹生長に対するシロアリ除去の影響評価実験

樹高30~97 cmのメラントイ (*Shorea macroptera*) 稚樹をステンレス枠でつくったシロアリ除去区と対照区とに植栽して、樹高生長率をもってシロアリ除去の樹木生長に対する影響を評価することを試みた。ステンレス枠は広さ1 m四方・高さ20 cmで下部10 cm弱は地面下に埋め込んであり、下端には底板がはめ込んである。側面には幅80 cm・高さ10あるいは15 cmの窓が中央に開いている。除去区と対照区との枠の形状の違いは、前者ではこの窓に0.5 mm目のステンレス網が張ってあるのに対して、後者では5 mm目のステンレス網が張ってあるのでシロアリが入れるようになっている点である。いずれの区にも各9本の稚樹を植えた。また除去区・対照区1個ずつを1組にして9組の実験区を再生林の林床80 m四方に任意に配置した。また、各組の実験区の近くに枠無しで各4本の稚樹を植えて稚樹に対する実験枠の影響を検討した。稚樹の樹高は年3回の頻度で測定し、同時に稚樹の生存も確認した。

3. 結果・考察

（1）木材腐朽菌と宿主の特異的關係

これまで35科84属に属する318本（うち18本は所属科不明）の倒木などの基質について調査を行い（表1）、そこに出現したのべ680種の木材腐朽菌を記録した。最も記録数の多かったのは *Ganoderma australe* で15科以上58本（内3本は所属科不明）の基質から出現が認められた。このことから、本種は宿主を選ばないことが示唆された。このほか、*Amauroderma parasiticum*（7科11本）・*Antrodia liebmanni*（4科4本）・*Coriolopsis* sp. No. 1（4科7本）・*C.* sp. No. 2（4科以上7本）・*C. retropicta*（8科以上16本）・*Cyclomyces tabacina*（6科以上15本）・*Fomitopsis feei*（3科以上7本）・*Ganoderma mastoporum*（5科以上9本）・*G.* sp. No. 1（5科以上9本）・*Gloeoporus sulphureus*（5科6本）・*Grammothele lineata*（5科5本）・*Gyrodontium versicolor*（6科6本）・

表1. 木材腐朽菌基質材の樹木科別の属数と本数

樹木科名	属数	本数
ウルシ科	2	2
バンレイシ科	3	8
キョウチクトウ科	2	2
カンラン科	4	21
コウトウマメモドキ科	1	1
ダテスカ科	1	1
フタバガキ科	5	76
カキ科	1	1
ホルトノキ科	1	2
トウダイグサ科	13	47
ブナ科	2	17
イイギリ科	3	5
テリハボク科	2	4
Ixonanthaceae	1	2
クスノキ科	2	5
マメ科	8	23
アマ科	1	3
ノボタン科	1	3
センダン科	2	4
クワ科	2	4
ニクズク科	2	5
フトモモ科	4	12
ボロボロノキ科	1	2
カタバミ科	1	2
ヒメハギ科	1	2
ヒルギ科	1	2
バラ科	1	1
アカネ科	2	4

(次頁に続く)

(表1の続き)

ミカン科	1	1
ムクロジ科	4	9
アカテツ科	3	13
アオギリ科	3	13
エゴノキ科	1	1
シナノキ科	1	1
ニレ科	1	1
不明		18
計	84	318

Microporus xanthopus (3科以上8本)・*Nigroporus vinosus* (13科27本)・*Phellinus gilvus* (4科6本)・*P. noxius* (8科以上10本)・*P. periculitatus* (5科6本)・*P. cf. senex* (4科5本)・*Polyporus grammocephalus* (5科6本)・*P. tenuiculus* (3科4本)・*Pycnoporus sanguinarius* (5科5本)・*Rigidoporus hypobrunneus* (7科10本)・*R. microporus* (10科以上24本)・*R. vinctus* (4科5本)・*Schizopora cf. flavipora* (4科以上11本)・*Stecchericium seriatum* (8科19本)・(7科11本)・*Tinctoporellus epimiltinus* (7科以上10本)・*Trametes menziezii* (4科4本)・*T. meyenii* (4科4本)・*T. sp. No. 1* (3科以上6本)・*Trichaptum durum* (8科14本)の30種など、多くの種がその出現が特定の科に偏っておらず特異性がないと考えられた。

これに対して、一部の菌はその出現がフタバガキ科樹木に限られていた。たとえば*Erythromyces crocicreas*は出現していた10本すべてがフタバガキ科樹木(5本が*Dipterocarpus sublamellatus*、他の5本が*Shorea spp.*)、さらに*Daedalea aurora* (3本が*Neobalanocarpus heimii*、他の3本が*Shorea spp.*)・*Fomitopsis carnea* (1本が*D. sublamellatus*、他の6本が*Shorea spp.*)・*F. dochmia* (1本が*D. sublamellatus*、他の7本が*Shorea spp.*)・*Perenniporia dipterocarpicola* (4本が*D. sublamellatus*、他の6本が*Shorea spp.*)・*Phellinus cf. fastuosus* (6本すべて*Shorea spp.*)など計6種はその出現がフタバガキ科に限られていた。また、*Nigrofomesmelanopus* (6本中5本)・*Phellinus lamaensis* (15本中10本)・*Pyrofomesalbomarginatus* (9本中7本)の3種も出現がフタバガキ科樹木に偏っていた。このほか、出現頻度の低い種にもフタバガキ科樹木のみから記録された種があり、フタバガキ科樹木に対する特異的種またはその出現がフタバガキ科樹木に偏る木材腐朽菌はかなりの種数になる可能性が示唆された。

そのほかトウダイグサ科樹木に出現が偏っている可能性のある種として以下の種があった。*Earliella scabrosa* (19本中10本)・*Daedalea sp. No. 1.* (7本中4本)・*Loweoporus fuscopurpureus* (8本中5本)。また*Perenniporia hexagonoides*はその4回の出現すべてが*Scaphium macropodum*の大径の生木に限られており、本種は特異性の高い生木の心材腐朽菌の可能性がある。*Microporus affinis*は20回の出現の内7回はフタバガキ科、8回はブナ科から記録されており、試験地内のブナ科樹木の頻度から考えて、本種の出現はかなり偏りがあるものと考えられる。さらに*Trametes elegans*は6回の出現のうち4回

がマメ科樹木から記録されており、出現が偏っている可能性がある。

これまで温帯域の木材腐朽菌については属または科レベルで特異的または偏って出現する種が多数あることが知られており、特にヨーロッパ産の種では特異性を示す種が多い。これに対して、熱帯産の木材腐朽菌については感覚的に特異性を示す種はあまりないと信じられてきた。しかしながら、今回の調査では出現頻度の高い種のうち、約30種の木材腐朽菌については特異性がないと考えられたのに対して、約15種については特異性がある、または出現に偏りのある種と考えられた。さらに出現頻度の低い木材腐朽菌について調査をすすめればさらに特異性あるいは偏りのある種が増える可能性がある。

特に、フタバガキ科樹木にはかなりの種数の木材腐朽菌が特異的に出現することが示唆された。これは、マレーシア低地熱帯林には熱帯林としては特定科（フタバガキ科）に属する樹木の頻度が高く、さらにフタバガキ科樹木の多くは難分解性であること、巨木が多いことから林床における倒木現存量が非常に多く、特異性の発達する余地があったものと考えられる。また、フタバガキ科に特異的な種のうち多くは非常に古い枯木上に特異的に見られ、「非常に古いフタバガキ類の倒木」は特異な生息条件を提供しているものと考えられる。

（2）木材腐朽菌の遷移

1992年～1995年に倒れた29本（フタバガキ科10本、トウダイグサ科6本、カンラン科3本、フトモモ科2本、マメ科2本、カタバミ科・ホルトノキ科・アオギリ科・ニクズク科・クワ科・ブナ科各1本、表2）の倒木にマーキングを行い、年に1,2回観察、倒木上に出現した木材腐朽菌を記録した。

観察を行った倒木のほとんどから木材腐朽菌の出現が認められた。倒木後1,2年後に最も出現の顕著だった種は*Ganoderma australe*で、調査木のほぼ半数にあたる14本から出現が認められた。その他、倒木後1,2年後に出現頻度の高かった種としては、*Schizophora* cf. *flavipora* (7本)・*Rigidoporus microporus* (5本)・*Erythromyces crocicreas* (4本、いずれもフタバガキ科)・*Microporus affinis* (3本)・*Cyclomycestabacinus* (3本)・*Earliellascabrosa* (3本)等が認められた。これらの種は同一木の広い範囲から子実体発生が認められる場合が多く、倒木後速やかに定着、子実体形成・胞子散布を行い広がる一次的コロナイザーと考えられる。

また、*Loweoporus fuscopurpureus*・*Phellinus lamaensis*・*Tinctoporellus epimiltinus*はこれらに続いて倒木後（1－）2～数年後の材が軟化する前の基質に子実体発生が認められた。菌糸体の侵入が上の一次的コロナイザーより遅いかどうかは不明であるが、子実体形成はやや遅れ、また発生はより局所的であった。

倒木後2年以上を経過した材の軟化した倒木上には*Nigroporus vinosus* (5本)・*Stecchericium seriatum* (3本)・*Antrodiella liebmanii* (1本)・*Polyporus tenuiculus* (1本)などの出現が認められた。これらは試験地内の他の倒木上でも常にかなり古くなったものから出現しており、一次的コロナイザーの出現のピークを過ぎてから出現が顕著となる二次的コロナイザーと考えられる。調査木以外から出現の認められた二次的コロナイザーとしては、他に*Antrodiella* spp.・*Microporellus* spp.・*Oligoporus* spp.・*Polyporus* spp.・*Trechispora* sp.などの出現がしばしば認められた。

担子菌類ヒダナシタケ目以外の木材腐朽菌では、倒木直後の木には*Xylaria fockei*（子囊菌類）・*Auricularia* sp.（担子菌類）などが、材の軟化後には*Cookeina* sp.（子囊菌類）・*Filoboletus* sp.（担子菌類）等の出現が顕著であった。

このように、倒木後1,2年の分解初期とそれ以降の分解後期では出現する木材腐朽菌相が大きく異なっ

表2. 木材腐朽菌遷移調査用倒木の樹種と倒木発生年

番号	樹種	倒木発生年
1,4	<i>Dipterocarpus sublamellatus</i>	1992
2	<i>Triomma malaccensis</i>	1992
3	<i>Sarcotheca griffithii</i>	1992
5	<i>Shorea macroptera</i>	1993
6	<i>Ptychopyxis costata</i>	1993
7	<i>Aporosa proniana</i>	1993
8	<i>Eugenia</i> sp.	1993
9	<i>Elaeocarpus ferrugineus</i>	1993
10	<i>Scaphium macropodum</i>	1993
11	<i>Shorea dasyphylla</i>	1993
12,13,22	<i>Neoscortechinia kingii</i>	1995
14	<i>Dipterocarpus sublamellatus</i>	1995
15	<i>Koompassia malaccensis</i>	1995
16	<i>Canarium littorale</i>	1995
17	<i>Shorea maxima</i>	1995
18	<i>Triomma malaccensis</i>	1995
19,20	<i>Shorea multiflora</i>	1995
21	<i>Dipterocarpus sublamellatus</i>	1995
23	<i>Shorea leprosula</i>	1995
24	<i>Cleidion javanicum</i>	1995
25	<i>Sindora wallichii</i>	1995
26	<i>Eugenia cerasiformis</i>	1995
27	<i>Myristica cinnamomea</i>	1995
28	<i>Artocarpus</i> cf. <i>elasticus</i>	1995
29	<i>Lithocarpus</i> sp.	1995

いることが明らかになった。温帯地域においても*Antrodiella*属・*Oligoporus*属等の菌の多くは分解後期に出現することが知られており、マレーシアにおいても同様の現象が確認されたことになる。

(3) 自然林・再生林間の木材腐朽菌相比較

自然林調査区において記録された倒木等は計76本でそのうち直径20cm以下の比較的小径のものが36本（47%）、直径50cm以上の大径のものが10本（13%）であった。これに対して、再生林調査区において記録された倒木等は合計41本で、そのうち直径20cm以下のものが27本（66%）、直径50cm以上のものが3本（7%）であった（図2）。自然林では比較的新しい大径の倒木が多数見られたのにたいして、再生林では比較的小径の大きなものはほとんどが古い主にフタバガキ科樹木の倒木、太枝などと推察された。

自然林および再生林調査区において記録された木材腐朽菌の頻度はそれぞれ167・106、また種数はそれぞれ53・34種であった。再生林で記録された菌のうち、主に細枝など小径の基質に特異的に出現する種の頻度は50、また古いフタバガキ科樹木の枯死木に特異的に出現する種の頻度は23といずれも高かった。これに対して、自然林から記録されたものでは小径の基質に出現する種が頻度50、フタバガキ科の古い枯死木に出現する種は認められず、*Ganoderma* spp.・*Rigidoporus microporus*・*Phellinus*

*lamaensis*など比較的大径の新鮮な枯死木に出現する種の頻度が高かった。

このように再生林調査区では出現する木材腐朽菌の種数は少なかった。これは、再生林では自然林と比較して新たな比較的小径の大きな倒木が少なく、小径の基質やフタバガキ科の古い枯死木に特異的に出現する種を除くと木材腐朽菌の出現が限られていたためと考えられる。

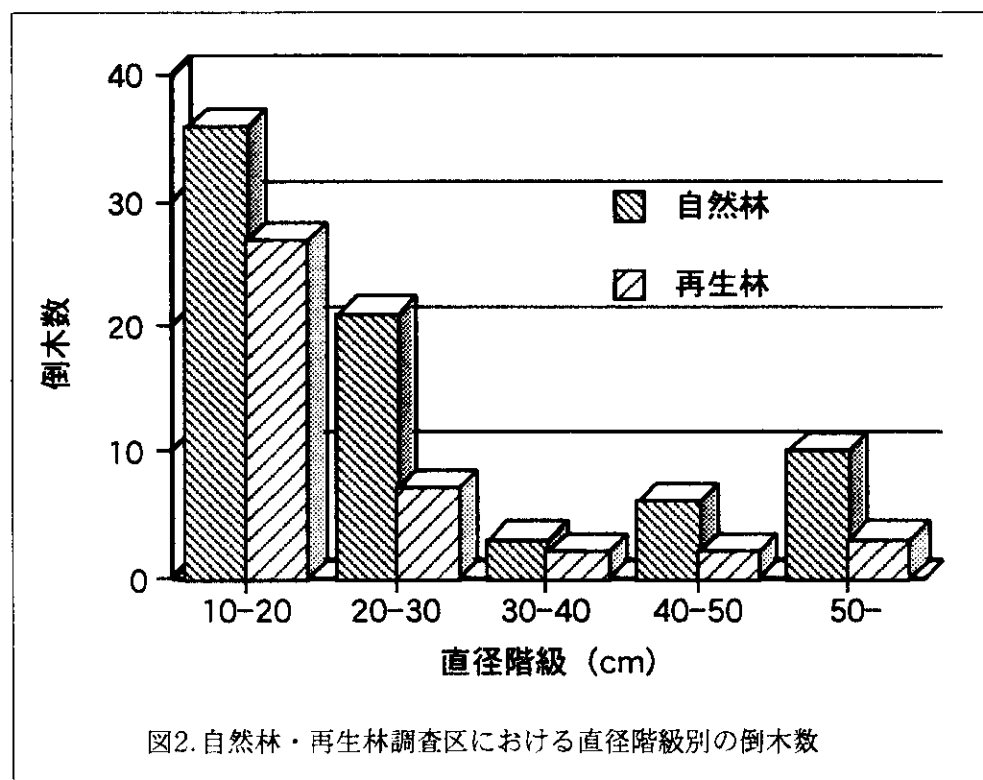


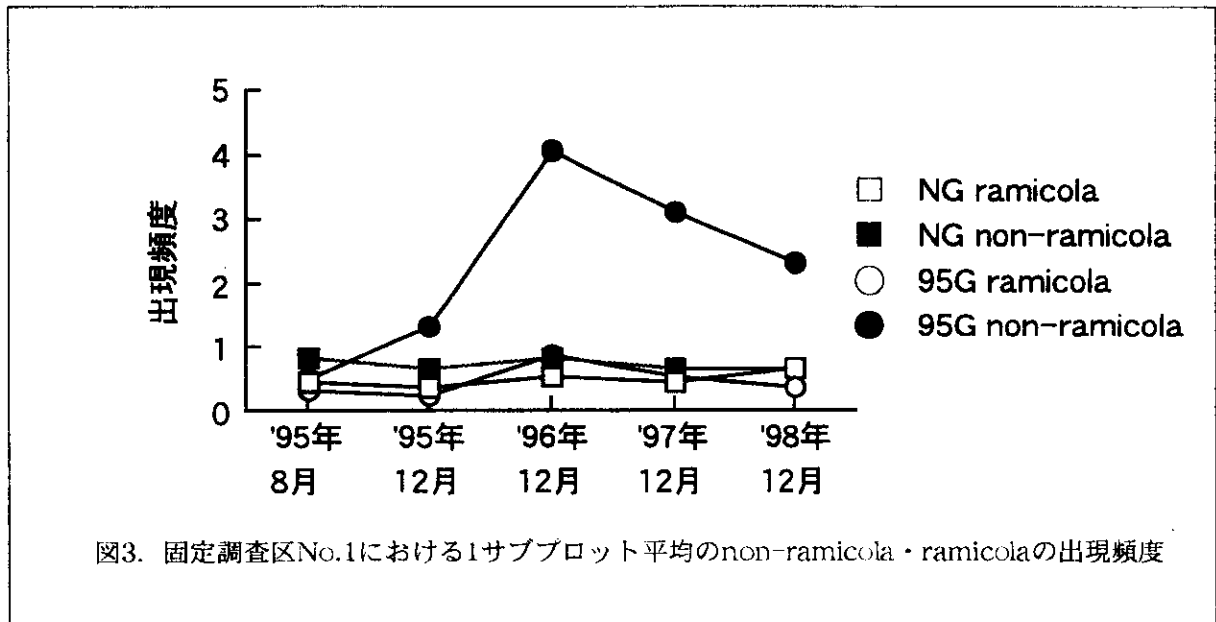
図2. 自然林・再生林調査区における直径階級別の倒木数

(4) 倒木後の木材腐朽菌出現状況

倒木の発生したサブプロット(95G)においては1995年12月より種数が増加、1996年12月にピークを迎え、その後減少にむかった。これに対して倒木の発生していないサブプロット(NG)ではほとんど種数の変化は認められなかった。これまでの調査の結果から径の小さな枯枝などに特異的に出現することのわかっている木材腐朽菌 (ramicola) およびそれ以外の木材腐朽菌(non-ramicola)に分類、それぞれの95GおよびNGにおける1サブプロットあたりの平均出現頻度数の経時変化を図3に示した。なお、以下の種をramicola、それ以外の種をnon-ramicolaとした：*Coriolopsis retropicta*・*C. strumosa*・

Dichomitus sp. No. 1・*Hexagonia tenuis*・*Megasporoporia* spp.・*Microporus carneoniger*・*M. xanthopus*・*Perenniporia ochroleuca*・*Pseudofavolus cuculatus*・*Skeletocutis* sp. No. 1。

Ramicolaの出現頻度は倒木の発生したサブプロットと発生しなかったサブプロットの間で大きな差はなく、1996年の12月に小さなピークはあるもののほとんど出現頻度の年次変化は認められなかった。Non-ramicolaの出現頻度は大規模倒木発生直後にあたる1995年8月にはほぼ同様であった。しかしながら、1995年8月から1996年の12月にかけて、倒木の発生したサブプロットにおけるnon-ramicolaの



出現頻度は急激に上昇、その後徐々に減少した。一方、倒木の発生していないサブプロットでは期間を通して平均出現頻度はほぼ一定であった（表3.4・図3）。

サブプロット内の出現種数で見ると、倒木の発生していないサブプロットでは調査期間中を通して1個あたり5種以上出現が認められることは稀であった。1996年12月の時点で、倒木の発生していないサブプロットで5種以上が記録されたのは158個中6個のみであり、また最も種数の多かったサブプロットでの出現種数は6種であった。これに対して、1995年に倒木の発生したサブプロットで5種以上が記録されたのは30個中14個におよび、最も種数の多かったサブプロットでの出現種数は9種であった（図4）。

倒木が発生するとその後1,2年で木材腐朽菌の種数・頻度数は急上昇し、その後徐々に減少することがわかった。種数の急激な減少は倒木の発生により径の大きな基質が多量に加入、枯幹などを分解するnon-ramicolaが急激に増加するためと考えられる。このことから、倒木がしばしば発生することにより森林内の木材腐朽菌の多様性が維持されていることが示唆される。倒木の起こっていない箇所で見られる木材腐朽菌は、種数としては余り多くない枯枝に特異的に出現するramicolaが中心となっており、倒木の起こりにくい森林では木材腐朽菌の多様性が低くなることが示唆される。

（5）伐採の木材腐朽菌相に対する影響

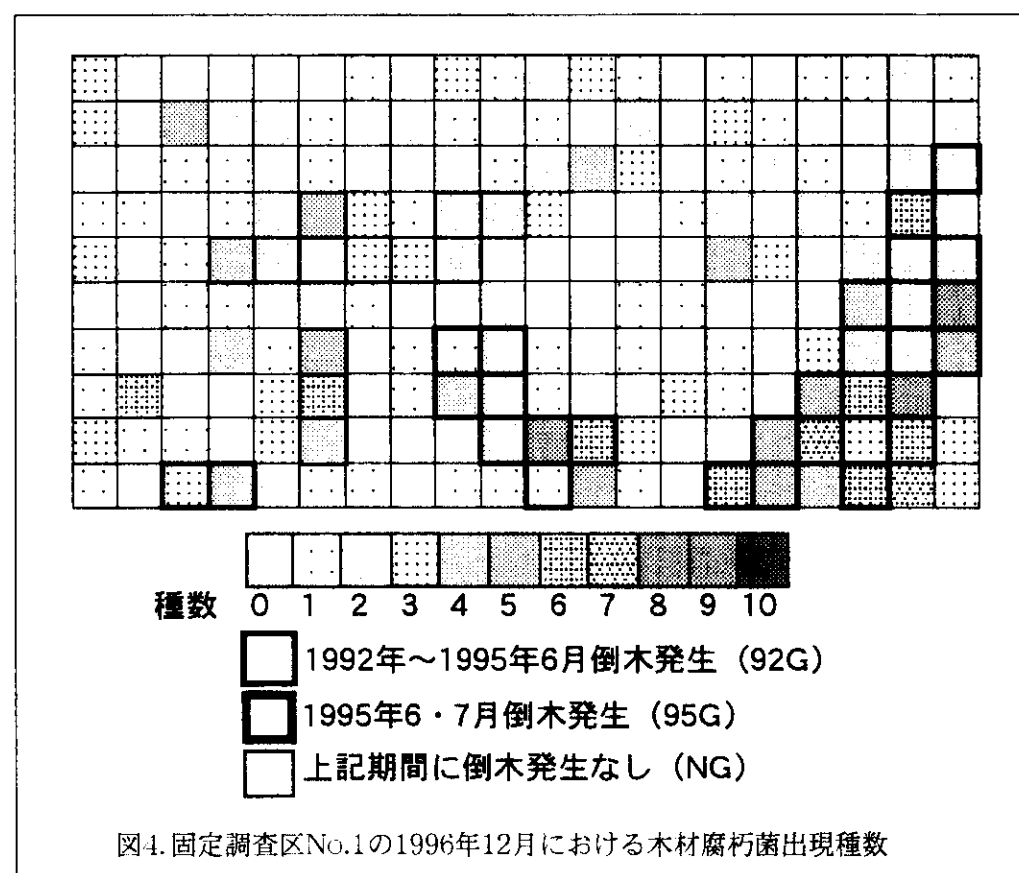
出現する木材腐朽菌の種類に影響する基質の状態として、その直径・樹種・古さなどがあることが明らかになった。このことから、様々なサイズ・多様な樹種・様々な分解過程の倒木などの存在する森林

表3. 倒木発生の有無がramicolaの出現頻度と種数に及ぼす影響

サブプロット	1サブプロット平均出現頻度 (種数)				
	'95年8月	'95年12月	'96年12月	'97年12月	'98年12月
NG	0.46 (0.37)	0.41 (0.37)	0.57 (0.48)	0.48 (0.42)	0.69 (0.56)
95G	0.35 (0.28)	0.28 (0.28)	0.90 (0.79)	0.55(0.52)	0.41 (0.38)

表4. 倒木発生の有無がnon-ramicolaの出現頻度と種数に及ぼす影響

サブプロット	1サブプロット平均出現頻度 (種数)				
	'95年8月	'95年12月	'96年12月	'97年12月	'98年12月
NG	0.83 (0.79)	0.69 (0.64)	0.85 (0.84)	0.69 (0.67)	0.69 (0.65)
95G	0.52 (0.48)	1.34 (1.21)	4.07 (3.48)	3.14(2.90)	2.34 (2.24)



において木材腐朽菌の多様性は高くなることが示唆された。逆に、大径の倒木が極端に少なくなったり、特定の科に属する樹木が減少することによって一部の木材腐朽菌が出現しなくなることも考えられる。

本研究の中で、隣接する自然林調査区と再生林調査

区に出現する木材腐朽菌相を比較した結果、その種数・出現頻度ともに再生林の方が出現が少なかった。倒木調査の結果、再生林では径の大きな倒木などが自然林と比較して非常に少なく、また大型の倒木の多くは過去の伐採時に放置されたフタバガキ科樹木の太枝、伐根の一部などであることがわかった。このため、再生林に出現した木材腐朽菌は落枝などに出現するramicolaや古いフタバガキ科倒木に出現する数種の菌などの頻度が高く、径の大きな倒木に出現する種・分解の進んだ倒木に出現する種の割合が自然林と比較して少なかった。このことが再生林の木材腐朽菌多様性の低さの原因と考えられる。

大規模倒木が起こったあとの木材腐朽菌出現動態を調べた結果、倒木後1,2年で木材腐朽菌の出現が急増、その後徐々に出現量が減少することが明らかになった。分解の進んだ倒木では出現する木材腐朽菌も異なってくることから、少なくとも孢子の到達する範囲内に数年に1度以上の倒木が発生することが木材腐朽菌の地域個体群維持のための絶対条件と考えられる。過去に強度の伐採を行った再生林では巨大木がほとんどなくなり、集団的な倒木がおこりにくくなるものと考えられる。出現する木材腐朽菌は落枝や小径の倒木に出現可能な種に限られ、種数の減少が予想される。さらには森林の分断化が起こった場合には少ない倒木などの基質に到達できる木材腐朽菌の孢子も限られてくると考えられる。従って強度の伐採を行うと、その後数十年にわたり木材腐朽菌の多様性が低下、伐採面積が広大な場合には多数の木材腐朽菌遺伝資源が完全に失われてしまうことも予想される。木材腐朽菌の多様性維持の観点から考えれば、森林伐採はより軽度に行い、将来自然倒木発生 of 可能な施業方法を考えることが必要である。

(6) 自然林・再生林間の倒木シロアリ相比較

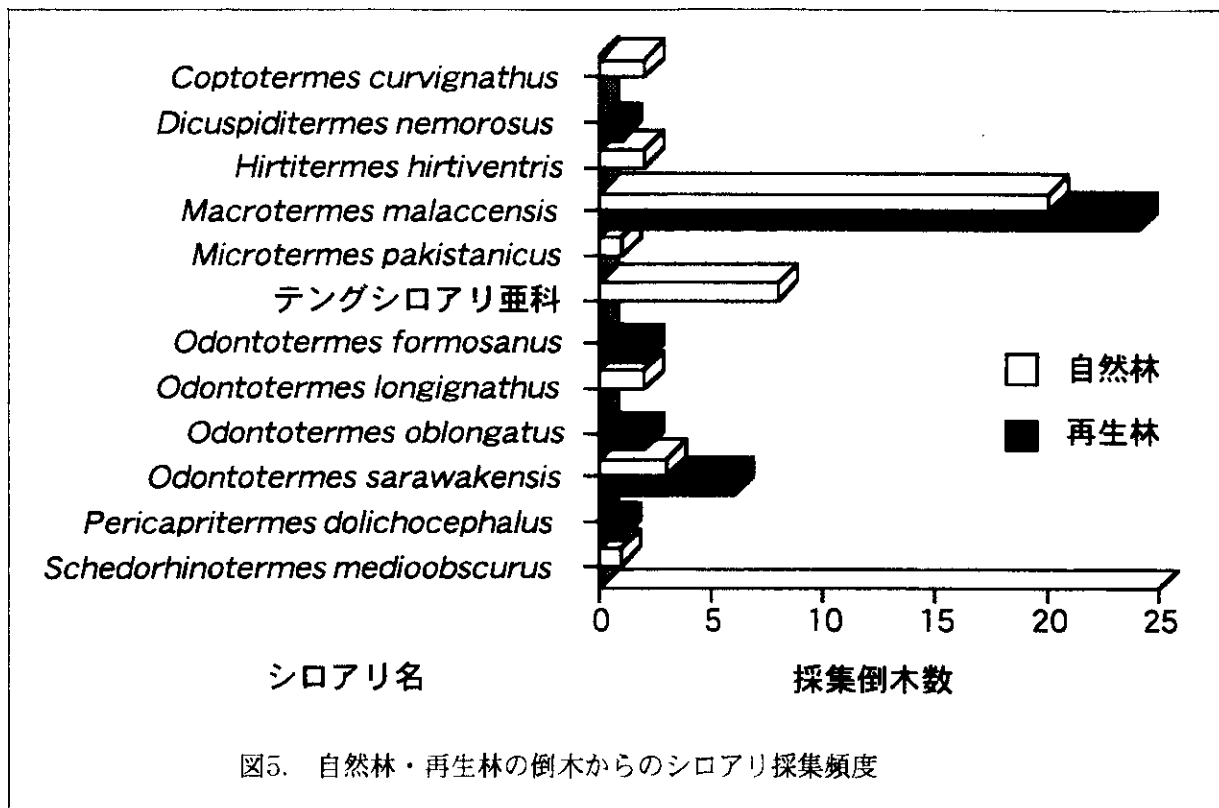
自然林・再生林の林床の倒木から採集されて種名の同定されたシロアリは、それぞれ7種と6種であった。その他に自然林ではテングシロアリ亜科の個体が採集された。分類群名と発見倒木本数を図5に示す。倒木から最もよく採集された種はオオキノコシロアリ亜科の*Macrotermes malaccensis*であった。自然林の20本と再生林の24本で採集された。その次には*Odontotermes*属のシロアリ、なかでも*O. sarawakensis*がよく採集された。種組成の多様度は、優占種である*M. malaccensis*の発見本数が比較的少なく、かつその他の種の発見本数が比較的多いために自然林の方が高かった。

*M. malaccensis*はパソの林に多く、至るところの倒木に見られる。シロアリとしては大型で大規模な地下道を作り、40 cm程度の太い倒木であってもその内部一杯に土を詰め込んで地下道を張り巡らすことがある。巣は地上部に突き出す塚をつくらず地表面より下に営巣するので、本調査中は巣を見つけることができなかった。巣内には菌園をつくり採集してきた材などをそこで分解し、生えてきたキノコなどを食している。材だけでなく落葉も採集する。

4種が採集された*Odontotermes*属はやはりキノコシロアリ亜科に属し巣内に菌園を作る。巣は塚として地上部に現れることはなかったが、地表面の数cm下で巣を見つけたことがあるので、地下部の浅いところに営巣していると考えられる。この属の種同定基準は種間の重複が大きく明瞭でないので再検討が必要であると言われているが、ここでは従来通り兵アリの頭寸法と顎歯の位置に拠って分類した。同定を迷うようなあいまいな個体は認められなかった。食性は材専食であるとされている。

*Coptotermes curvignathus*は材専食ノシロアリである。分解の程度が進んで木材繊維が切れ切れとなり軟弱になった材から採集された。採集時にピンセットで掴むと白色の液を口より出す。

*Dicuspitermes nemorosus*は兵アリの頭部がその他の体部に比べて著しく大きく、大顎が屈曲して



いるので肉眼でも分かりやすい。とくに頭部の前端だけが黒く、その後部は抜けるように白いのが特徴的である。この種の塚はお地蔵さん型の地面に接する部分がくびれたものと傘型のすそひろがりて頂部に1~2本の柱状部が立つものがある。材と土壤が接している部分の泥状の部分から採集された。

*Hirtitermes hirtiventris*はテングシロアリ亜科の種で、体表面に長い毛が生えているので顕微鏡下では同定が容易であるが、肉眼では体色の淡い他のテングシロアリとの区別は簡単ではない。分解が進んで黒っぽくなった材から採集されている。

*Microtermes pakistanicus*もキノコシロアリ亜科の種である。*Macrotermes*などの他のキノコシロアリの巣塚内に巣をつくると言われており、実際*Macrotermes carbonarius*の塚を掘ると塚の上部に幾つかの巣が見いだされる。

*Pericapritermes dolichocephalus*もやはり兵アリの頭部が大きく大顎が屈曲していることが特徴的である。硬く、樹皮がほとんど無くなった材から採集されている。

*Schedorhinotermes medioobscurus*は兵アリに2型があり、頭部・大顎・口唇は特徴的な形をしている。泥のつまった材から採集された。

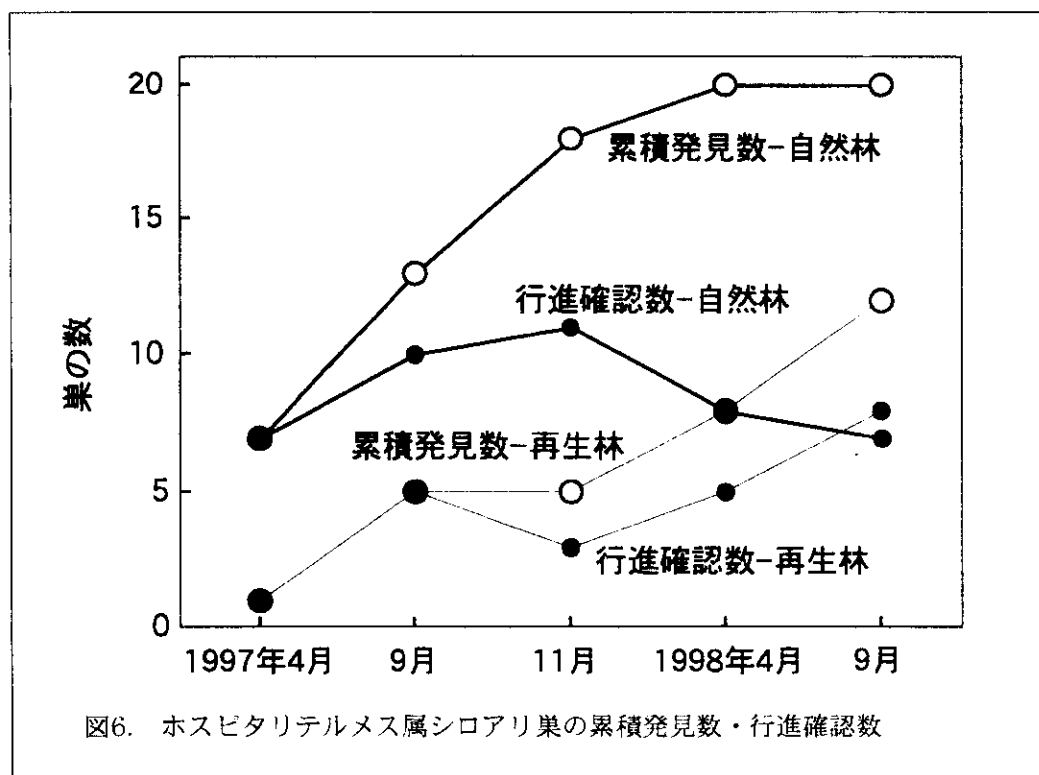
以上の結果は直径10 cm以上の倒木などの材から採集されたシロアリ組成であるが、林床にはこれ以外にさらに細い落枝等の材がある。これらの材から採集されたシロアリを表5に示した。*D. nemorosus*・*M. malaccensis*・*O. sarawakensis*・*S. medioobscurus*は太い倒木と同じく採集されており、また*D. nemorosus*・*S. medioobscurus*は太い材では自然林・再生林のどちらかでしか採れていなかったが、細い材ではどちらでも採れている。太い材では採れなかった種のうち*Microtermes pakistanicus*・*Procapritermes angustignathus*は両方の森林で採れており細い材に特徴的なシロアリであると考えられる。他には、テングシロアリ亜科の*Bulbitermes*属3種が採れているのが注目される。ま

表5. 自然林・再生林の細い材で採集されたシロアリ

自然林	再生林
<i>Bulbitermes germanus</i>	<i>Bulbitermes perspusillus</i>
<i>Dicuspiditermes nemorosus</i>	<i>Bulbitermes singaporensi</i>
<i>Homallotermes foraminifer</i>	<i>Dicuspiditermes nemorosus</i>
<i>Macrotermes malaccensis</i>	<i>Macrotermes carbonarius</i>
<i>Microtermes pakistanicus</i>	<i>Macrotermes malaccensis</i>
<i>Nasutitermes longinasus</i>	<i>Microtermes pakistanicus</i>
テングシロアリ亜科の1種	<i>Odontotermes sarawakensis</i>
<i>Odontotermes sarawakensis</i>	<i>Procapritermes augustignathus</i>
<i>Pericapritermes</i> sp.A	<i>Schedorhinotermes medioobscurus</i>
<i>Procapritermes augustignathus</i>	
<i>Schedorhinotermes medioobscurus</i>	

たスミオオキノコシロアリ *Macrotermes carbonarius* は林床で落葉を採食しているのがたびたび観察されたが、材についても採食を行なうことが分かる。

全体として採集種数は自然林の方が多く、細い材についても自然林の方が多様度が高いことが伺える。



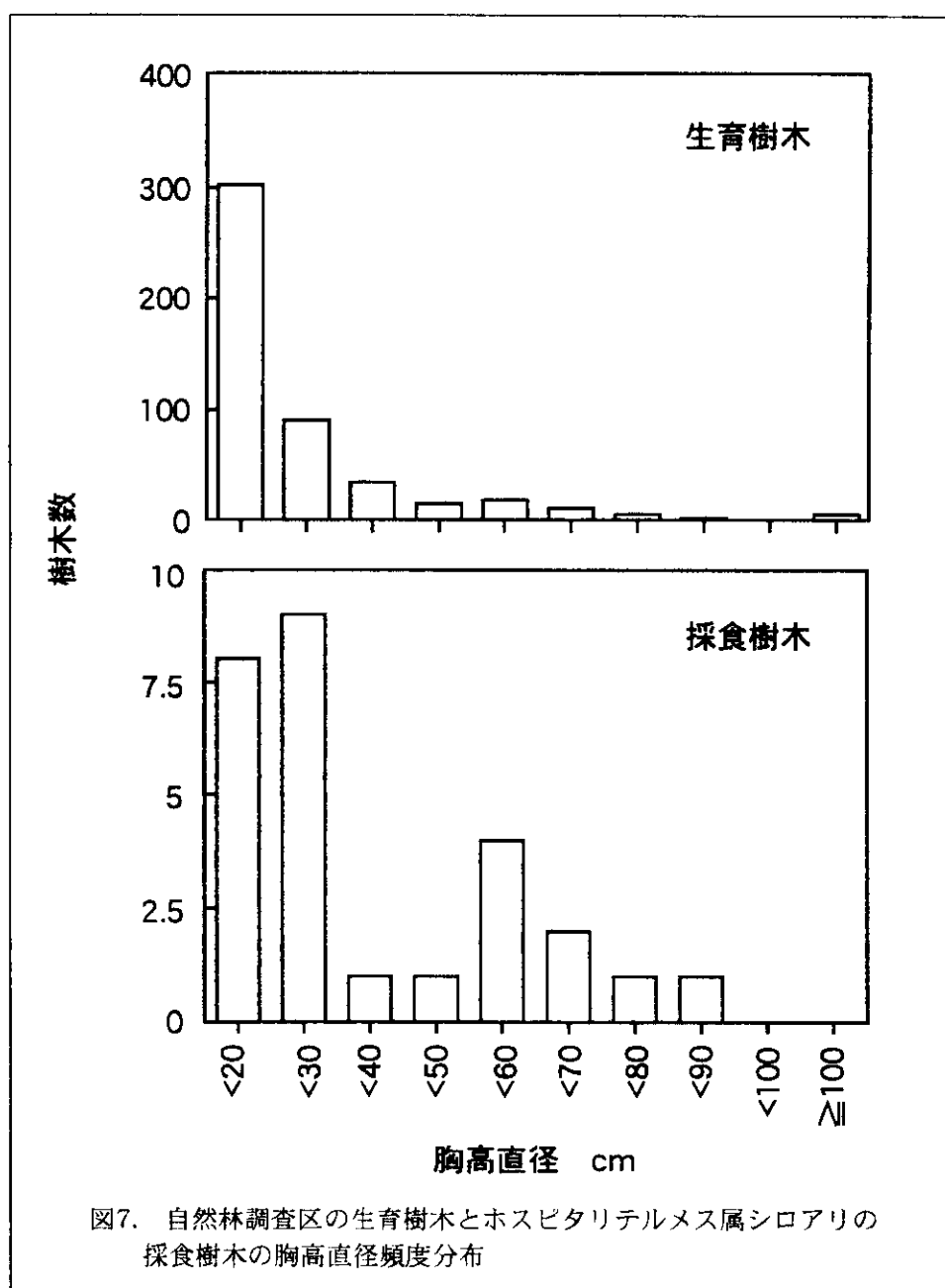
(7) 地上行進性シロアリの分布

各回の調査時毎に採食活動が観察された巢の数は、全般的に自然林の方が多く、1回の調査で7巢から11巢が確認された。一方、再生林では調査を開始した当初は1回の調査時に

5巣までしか確認されなかったが、調査が進むにつれて再生林での確認数が増加し、自然林と変わりがなくなった（図6）。

調査回数を重ねるに従って存在が確認された巣の累積数は増加し、自然林で20巣、再生林で12巣が確認された。自然林での累積確認数は、最近2回の調査では頭打ちになっており、調査区内のほぼすべての巣が見つけ出されたものと考えられる。一方の再生林では、最近2回の累積確認数の伸びが著しく、すべての巣を見つけていないか、あるいは新たに定着した巣を見つけて出している可能性がある。再生林で最近見つけ出された巣の一部は、極めて小規模の行進しか見られなかったことから、これらの巣は定着したばかりで成長途上のものである可能性が高いと推察された。

採食場所は、胸高直径80 cmを越える立木から太さ数cmのツルや巣の在る塚の上まで広範囲に渡って



いた。現存樹木の樹径組成が記録されている自然林調査区で、ツルや塚を除いた立木上の採食観察例を立木の胸高直径別に頻度分布にして集計すると、30 cm以下の例が半数以上を占めるが、50～70 cmの立木での例も1/4近くを占めた（図7）。同じ調査区内でのすべての立木の頻度分布は20 cm以下にピークがあり、直径が大きくなるとともにほぼ等比級数的に本数が減少していた。従って、採食場所は比較的直径の大きい立木に偏ることがわかった。再生林では大径木の比率が自然林に比べて小さい傾向があるので、ホスピタリテルメス属シロアリの少なさが大径木が少ないことに起因して

いると推察された。

(8) シロアリ除去の稚樹生長に対する影響

シロアリ除去実験条件下での稚樹の生長と生残の様子を各実験区に分けて処理別に図8に示した。稚樹の生長はゆっくりとしていて、2年が経過した時点で最もよく伸びた稚樹でもその樹高生長率は20%に届く程度である。中には生残したものの頂部は枯れて根元近くから新葉を展開したために樹高が著しく低下した稚樹もある。生残率は半年を経過した時点ではまだ高く、ほぼ全稚樹が生き残っているが、その後急速に生残率が低下し、2年後には生残個体が1区あたり0~3本に留まった。実験は2年経過後に打ち切られたが、樹木生長・生残に対するシロアリ除去の影響は認められなかった。

図に見られるように、稚樹の生長・生残は対照区・除去区・枠外ともに良くなかったもので、枠の有る無しよりも植栽の仕方に問題があったと考えられる。地面が硬いのと深く掘る器具と労力が用意できなかったためにステンレス枠内外共に稚樹は深さ10 cm程度しか埋め込めなかった。稚樹は高さ約20 cmのビニール袋様ポットに植栽されていたものをビニール袋の下半分を取り除いた状態で土中に深さ約10 cmまで埋め込んだ。ポット上部はビニールに覆われているものの地面上に突き出しており、水分が失われやすい欠点があった。実験開始1年後に少雨とスマトラ・カリマンタンの山火事に起因する煙霧による日射量不足が起きたためにこの欠点が強調され、多くの稚樹が枯死した。深く植栽する手だてを講じる必要があったと思われる。ただし稚樹を植栽する方法は、資料数として必要な本数を確保するためには植え付け時の取り扱いによる死亡をある程度割り引かねばならず、また種子が定期的に潤沢に入手できる樹種が限られているこの地域の熱帯林では沢山の稚樹を一度に用意するのは容易ではないので、必ずしも適切な方法ではない。そこで稚樹を植栽する以外の方法を検討することも必要である。

1つの方法として考えられるのは、除去する対象のシロア리를量的・機能的に優先する種に絞る、そのシロア리를巣ごと一定の区域から除去し、その除去前後及び除去していない区域の間で樹木生長を比較することである。除去対象のシロアリとして適当な種は、キノコシロアリ亜科のスミオオキノコシロアリ *Macrotermes carbonarius* であろう。このシロアリはその巣をおおう塚が地上に突き出していて見つけやすく、また落葉に残された食痕から採食が行なわれているかどうかの分かりやすいので、ある場所が除去区域として適当かどうか、及び除去が達成されたかどうかを確認しやすい利点がある。実際の塚の分布状況から見て数10m四方で除去を行えば複数の巣を取り除くことになり、除去の効果が得られるのではないかと考えられる。

4. 本研究により得られた成果

本研究では、シロアリと木材腐朽菌が材の分解に重要な役割を果たしている事を前提に、熱帯林が伐採によって攪乱を受けた時にこれらの生物も攪乱を受けて、それが逆に熱帯林の回復に影響することを想定して、まずこれらの生物が受ける攪乱の影響を評価し、またこの影響から副次的に熱帯林生態系に及ぶ影響を評価しようとした。手法・労力の限界や研究計画の不備などがあって当初の目的が充分には達成されなかったが、自然林では再生林よりこれら生物の多様性が豊富である事などが明らかとなった。

(1) 基質の状態として、基質のサイズ・樹種・分解過程がそこに出現する木材腐朽菌の種類に影響をあたえることが明らかになった。強度の伐採を行った森林では将来にわたって木材腐朽菌の多様性減少をおよぼす可能性があることが示唆された。

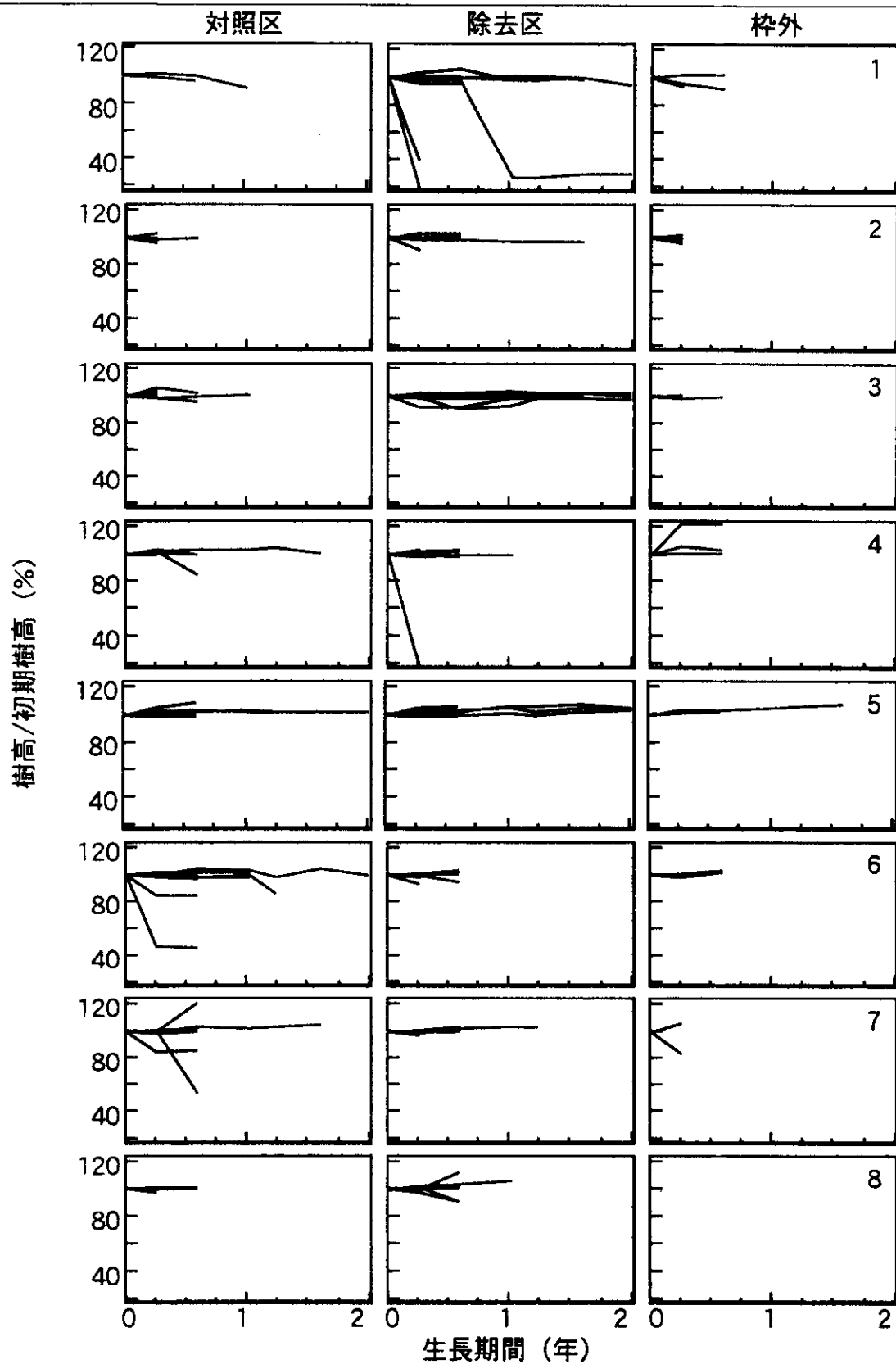


図8. シロアリ除去のメランタイ *Shorea macroptera* 稚樹に対する影響

(2) 林床の枯死材を食するシロアリは自然林の方が再生林より多様である。いずれの森林においても、採集頻度から判断してキノコシロアリ亜科の*Macrotermes malaccensis*が優先しており、このシロアリが植物遺体のうち材の分解に最も大きく貢献していると推察される。

(3) 地上行進及び樹幹上採食性のホスピタリテルメス属シロアリは自然林に再生林より高密度で生息している。このシロアリは採食場として大きな径の樹木を好む。従って自然林に多いのは、自然林に大径の樹木がより多く残っているためと推察される。このシロアリは他のシロアリに比べて生態が特異であるために、熱帯林生態系の養分循環におけるその機能評価が必要である。

(4) 樹木生長にシロアリ除去が与える影響の評価実験は稚樹の定着率が極めて低かったために成功しなかった。樹木生長への影響を評価するには稚樹を用いず、既に林床に生育している樹木を利用し除去対象のシロアリを絞って、ある程度の広がりを持った区域で除去実験を行なうことが適切であると考えられる。

[国際共同研究等の状況]

共同研究名	熱帯林の生態と生物学的多様性に関する共同研究
カウンターパート	マレーシア森林研究所
参加・連携状況	1995年4月～1998年3月にマレーシア半島部の森林で共同調査を行った。

[研究成果の発表状況]

(1) 口頭発表

- ① 服部力、Lee Su See : 第40回日本菌学会大会 (1996)
「マレーシア熱帯雨林における多孔菌類種多様性推測の試み」
- ② T. Hattori and S. S. Lee : Asian International Mycological Congress 96 (1996)
"Population structure of *Ganoderma australe* on single trees in a tropical rain forest in Malaysia"
- ③ 服部力、藤井智之、Lee Su See : 第41回日本菌学会大会 (1997)
「マレーシア低地熱帯林における木材腐朽菌の宿主特異性」
- ④ 高村健二、L. G. Kirton : 第45回日本生態学会 (1998)
「低地熱帯雨林自然林と再生林とのシロアリ相の比較」
- ⑤ 服部力、Lee Su See : 第40回日本菌学会 (1998)
「マレーシア低地熱帯林における天然林・二次林間の木材腐朽菌多様性の比較」
- ⑥ T. Hattori and S. S. Lee : 6th International Symp. Mycol. Soc. Japan (1998)
"Factors affecting the diversity of wood decay Basidiomycetes in a tropical rain forest of Malaysia"

(2) 論文発表

- ① 服部力、Lee Su See : 森林総研所報、99: 6 (1996)
「マレーシア・パソー保護林における木材腐朽菌多様性の研究」
- ② T. Hattori and S. S. Lee : Mycologia, (1999)
"Two new species of *Perenniporia* described from a lowland rain forest of Malaysia"
- ③ K. Takamura and L. G. Kirton : Pedobiologia, 印刷中
"Effects of termite exclusion on decay of a high-density wood in tropical rain forests of

Peninsular Malaysia"

④ T. Hattori and S. S. Lee : (準備中)

"Niche differentiation of wood decay basidiomycetes in accordance with the substratum size in a lowland rainforest of Malaysia"

(3) 出願特許、受賞等

なし