

# 低地フタバガキ林にみる樹木の多様性と組成の平衡性

奥田敏統<sup>1</sup>、可知直毅<sup>2</sup>、N. MANOKARAN<sup>3</sup>

(<sup>1</sup>国立環境研究所 地球環境研究グループ、<sup>2</sup>東京都立大学理学部、<sup>3</sup>マレーシア森林研究所)

Equilibrium status of species diversity and composition in lowland dipterocarp forest  
in Peninsular Malaysia

Toshinori OKUDA<sup>1</sup>, Naoki KACHI<sup>2</sup>, N. MANOKARAN<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Global Environment Division, National Institute for Environmental Studies,

<sup>2</sup>Department of Biology, Graduate School of Science, Tokyo Metropolitan University,

<sup>3</sup>Forest Research Institute of Malaysia

## 摘 要

近年の熱帯林の減少は地域社会のみならず地球レベルにおいても深刻な影響を及ぼしているといわれる。その急激な森林の面積の減少と質的な劣化を憂い、熱帯林の持続的運用が唱われるようになってきた。しかしながら現実には、いま熱帯域にどれほどの森林資源が残され、どのような管理をすれば長期間利用が可能かについて不明な点も多く、科学的データに基づいた資源管理が行われている例はきわめて少ない。ましてや熱帯林の特色である高い生物多様性を維持しながらの資源管理となれば、まず、森林そのものの更新リズムや構造的、組成的な安定性について十分把握しておくことが重要である。そこで、本論ではこれまでマレーシア半島部で行ってきた低地フタバガキ林の調査結果を中心に本来、熱帯林が持っている持続性について述べる。具体的には森林を構成する樹種が、種子捕食者や植食性動物および病原菌などによって個体密度が制御され森林の組成的な平衡性が維持されているかという点について調べた例を紹介する。調査地のパソ保護林ではこれまでの調査結果から、林冠を構成する樹種（Emergent、Canopy種）の間では稚樹の新規加入率と死亡率との間に正の有意な相関が見られ、これらの階層では優占種と非優占種との間での平衡状態が保たれていることが示唆された。一方の下層植生の構成種ではこうした傾向は認められず、現時点で存在する植生が長期にわたり存続するかどうかが予測のつきにくいものであることが示唆された。多くの林冠構成種では稚樹の死亡率に密度依存性が認められたことから、これらの樹種の個体密度のコントロールに動物などの生物学的要因が深く関与していることが推察された。同様の傾向は近年中南米などの熱帯林からも数多く報告されるようになり、熱帯林の保全にあたっては有用樹木だけでなく、動物や菌類、及びそれらと植物との相互作用に視点をおいた総合的な管理が強く望まれる。

キーワード：持続管理、多様性維持機構、低地フタバガキ林、熱帯雨林、平衡性、マレーシア

## 1. はじめに

熱帯林は日本にはない。遠い海の向こうの島や大陸に広がる森林である。近年東南アジアの国々への観光客は飛躍的にのびマレーシア、タイなどの観光地は日本人でごった返しているが、熱帯林まで足を運び入れる人は限られている。これらの地域で長期滞在をしている人でもジャングルトレッキングなどの経験のある人は意外に少ない。そのため熱帯林自体のイメージも湧きにくいし、熱帯林が地球温暖化の原因となる炭酸ガスの吸着

源として重要な役割を果たしていると言われても感覚的にはピンとこない。それでもインドネシアの森林火災やその影響が周辺諸国に及んで人々の健康にも影響が出ていることなどがテレビや新聞を通じて報道されると全くの他人事ではなくなる。実は、熱帯林はすでに我々の生活に深く関わっているのである。家屋、家具は南洋材なしではできないし、日常使う洗剤、食用油のなかにも熱帯林を伐開してできたアブラヤシの果実が原料として使われているものもある。

ところで、その熱帯林は近年急激に減少しつつ

ある。1950年頃までに存在した熱帯林の約半分が消失し、現在も年間1000万ヘクタール以上のスピードで森林が消失しているという。多くの場合、その原因は他の農地への転化、木材資源獲得のための伐採、焼き畑等が挙げられる。こうした熱帯林の急激な減少に対して、地球環境への悪影響を危惧する声があがっている。すなわち、地球環境の温暖化を助長する原因の一つであると考えられている炭酸ガスの吸着源を失ってしまうという懸念と、もう一つは森林資源の過度な収奪による生物多様性への影響、さらに何よりも木材資源が枯渇してしまうのではないかと懸念である。これらの点に対して、炭酸ガスの主たる放出源となってきたのは先進国ではないかという南の国の言い分もある。また、森林伐採そのものには先進国が深く関わっているという事情もあるため、熱帯林を抱える国々に対しては直接文句のいいようがない。しかし、どこかである程度の妥協による解決の糸口を見つけねばならない。そのためのスローガンとして「持続的開発」や「持続的資源利用」等のキーワードが盛んに用いられるようになった。持続的に資源が利用されれば、木材資源も安定的に供給されるばかりではなく、温暖化の原因の一つとされる炭酸ガスの急激な上昇も最小限に抑えることも期待できる。それでは、これまで木材資源として森はどのように持続的に利用されてきたのであろうか。たしかに森林は石油や石炭などの地下資源と異なり再生産可能である。しかし、多くの場合熱帯林からの木材はスギやヒノキなどの植林のように計画的に植林されたものではなく、天然林や二次林から抜き切りしたものである。すなわち熱帯林からの木材供給は森林の底力まかせなのである。

## 2. 熱帯林の平衡性

そこで、次のような疑問がわいてくる。熱帯林ははたして安定なのか？ 言い換えれば持続的に森林資源が供給できるような潜在力を持っているのか？ 上述のように、熱帯林は現在急激な速度で減少しており、いかにして持続的に資源利用をするかがその存続の鍵を握っていると言われているが、まず森林のもつ外部環境の変動に対する「安定性」を明らかにしなければ、「持続的開発・利用」や「持続的維持管理」を論ずることはできないはずである。そのためにはまず、熱帯林そのものの組成的、構造的な安定性を調べてみる必要がある。例えば、熱帯林の中には数十ヘクタールにたった一本しかないという種もあれば、数千個体という個体群を抱える種もある。どのよ

うにして、こうした希少種が個体群を維持することができるのか、また温帯林の常識からすれば、森林は発達するにつれ特定の種が優占する群落になるが、熱帯林ではどうやって優占種と希少種のバランスがとれているのか。また数多くの種が共存する社会は長期的に見て安定なのか。これらは熱帯林の平衡状態に通ずる問題である。単に木材を生産する森としてのみ熱帯林の価値を見いだすのであれば、有用樹の持続的供給ができればよいという理屈もなりたないわけではないが、多様性の保全という点からすれば、希少種のための生活空間も考慮に入れた森林の保全が重要になってくる。

こうした熱帯林の安定性について話を進める前に、まず、その多様性のメカニズムについて若干触れておきたい。熱帯の森は非常に多様である。日本の温帯林で調査をしても1ヘクタールあたり木本性植物はせいぜい20~30種を記載するのが限度である。ところが、たとえば東南アジアの熱帯林では1ヘクタールあたり200種以上が出現するところも珍しくない。それでもまだ、調査面積を広げれば種数の増加傾向は止まらない。どうしてこんなにもたくさんの種が共存できるのか—これは熱帯林の多様性維持機構に関する謎であるが、同時に熱帯林の平衡性に通ずる問題であり、これまで多くの生態学者を魅了してきたテーマでもある。そのためこれまで様々な仮説が提示されてきた。Connell<sup>1)</sup>は生物群集の平衡状態に関するこれらの諸説を6つの仮説に整理し、それぞれを平衡、非平衡説に類型化し、非平衡の根拠として以下のような例を挙げている。生物群集内の種の順位は攪乱作用、環境変動などによって、絶えず入れ替わっており、種の組成は決して平衡状態には達しない(中規模攪乱説、環境漸次変動説)。すなわち群集内のそれぞれの種の占有空間が変動している限り多様性が保たれるというわけだ。中規模攪乱説の例として以下のようなケースが考えられる。たとえば熱帯林では台風や大規模な山火事等が起こりにくい代わりに小規模な攪乱が頻発し、そのため森全体が完全な極相に達することができず、多様性が高く保たれているのではと考えられている。通常、森林生態系に限らずあらゆる生態系は自然攪乱や人的な破壊作用の後、自己再生をし、元の生態系へ戻っていく(攪乱のレベルが強すぎると元に戻らない場合もある)。これを遷移とよんでいるが、遷移の初期段階では定着できる生物が限られているため生物相は貧弱である。遷移が進む過程で木本性植物が木陰を作り群落内の環境が改変され、生活の場がモザイク状に多様化

するため生物相も豊かになる。最終段階（極相群落、クライマックス）では競争に勝ち残った種だけが優占するため多様性が低くなるといわれている。この過程で、例えば攪乱作用が頻繁に起これば遷移が進まず、初期状態へとリセットされるため多様性は高く保たれることになる。もちろん度を越した強度や高頻度で攪乱が起これば、成長の遅い種は次の攪乱が来るまでに復活できず、攪乱耐性を持った種のみが生き延びるため結果的には多様性が低下することになる。

また、Connell<sup>1)</sup>は非平衡を説明するもう一つの仮説として、“機会均等説”を挙げている。これはそれぞれの種は侵入、他種の排除という点においては能力差はほとんどなく、あるサイトの多様性はそのサイトを含む地域にどれだけの種がどのくらいの個体密度で存在しているかによるというものだ。したがって、そのサイトの組成はそれぞれの種の定着プロセスに大きく依存することになる。

このような非平衡説の立場で森林群落の多様性の維持機構を解釈してみよう。たとえば森林内でそれぞれの植物の種が更新できるかどうかは、森林内で偶発的に発生する林冠空隙（ギャップ）に種子供給可能な種が巡り会う確率に依存することになる。たまたま繁殖時期を迎えた種が天然更新の場であるギャップのそばに位置すれば、その種の再生産は成功し、その結果存続することが可能になるが、チャンスに恵まれなかった種は減少するか消滅してしまう。したがって群落組成は安定しておらず、その行方の予測は困難である。一方の平衡説としてConnell<sup>1)</sup>は、まずそれぞれの種はそれらが特異的に占有できるニッチにはまりこんでいるという説（ニッチ分割説）を挙げている。この説によれば、熱帯林には多くのニッチが存在するので多様性が高いということになる。ただし、いくら種が多様であるといっても、それを受け入れられるだけの多くのニッチが用意されているとは考えにくく、特に熱帯林の多様性を説明するにはこの仮説だけでは十分な説明ができない。その他、平衡説に加えられる説として、それぞれの種は一長一短の特性を持ち、互いを牽制しあうために一人勝ちをするものが出現せず安定するとする仮説（循環ネットワーク説）や、天敵による優占種の排除・抑制効果が働き平衡状態が保たれるとする説（補償的死亡率説）などが挙げられる。最後の説は個体群が小さい種では逆に天敵から見つかりにくくなるため、そうした希少種が生存できる機会が補償されているという点で逃避仮説<sup>2, 3, 4)</sup>とも呼ばれる。

Connell<sup>1)</sup>の分類では平衡状態をニッチ分割説が示すような比較的静的な平衡状態としてとらえ、一方の非平衡状態を全くの予測のつかないものとして取り扱っているが、両者の間に中間的な性格をもつ平衡状態を想定することも可能である。たとえば、中規模な攪乱であってもそれが定期的におこなえば、その組成変化はある程度予測がつく。すなわち、短期的には変動しているようであっても、それぞれの種の優占度は平衡点の近辺を変動しながら、長期的には一見平衡状態に達しているような場合もあり得るはずである。Huston<sup>5)</sup>は、こうした状態を動的平衡状態（dynamic equilibrium condition）とよび、逃避仮説の場合も中規模攪乱説の場合もこのカテゴリーの中に含めている。そこで、本論では彼の意見をとり入れ群落組成・構造が変動しながらも長期的には安定している（し得る）場合も平衡状態に含めて取り扱うことにする。

さて、熱帯林の「持続的資源利用」に話をもちこよう。こうした理屈上だけのようにみえる諸仮説が熱帯林の多様性を保ちながらその資源を持続的に運用していく上でどのような意味を持つてくるのであろうか？ 東南アジアの熱帯林の場合、天然林の減少の原因の一つとして建築材などに用いられる有用木の伐採が挙げられる。ただし、こうした商業伐採そのものが森林面積減少の直接の原因になるわけではない。一般にこの地域では有用木のみを抜き切りする伐採方式が主流であるため伐採後も森林は残るからである。しかし、木材搬出用につけた林道を利用し、収奪的焼き畑農業や盗伐が頻繁に行われたり、択抜といえども二次伐採、三次伐採などが短期間に行われると、森は復元能力を失い荒れた草地や貧弱な疎林しか残らない。さて、先に述べたようにこうした択抜方式では必要なものを抜き取り、あとの森の復元は自然の力任せである。基本的には再生のための植林はない。したがって、どの大きさの木を切るかについては細心の注意が払われることになっている。

さらに、もう一つやっかいな点がある。東南アジアの熱帯林の林冠を構成している種は多くの場合毎年結実しない。2年から3年周期、長い場合で5年以上の周期で種子生産を行う（隔年結実性、不定期結実性）。また、散布された種子は多くの場合休眠せずにすぐに発芽してしまう。すなわち環境条件がよくなるまで待つて発芽をするような埋土種子集団を作らない。したがって、成熟した木をいつ伐採するかは後の森林の更新過程に大きく影響を与える。種子をつける成り年の前に伐採したのでは更新の目を摘んでしまうことにな

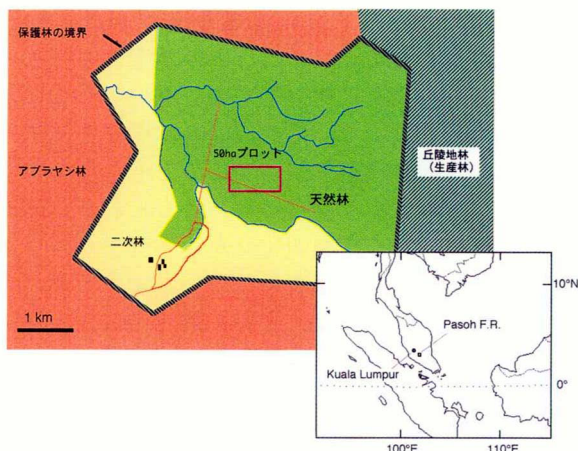


図1 調査地（パソ保護林）の概要

るし、親木の密度が少なすぎると交配できず種子が実らなかつたり、近縁交雑を繰り返す結果健全な種子の生産ができなくなる可能性も出てくる。こうしたことから、成熟木の伐採にはある一定の基準（たとえば一定の胸高直径に達した木のみ伐採可）がもうけられているが、この基準を守るか守らないかはさておき、そもそもこうした基準で伐採を続けたときにどのくらい長期にわたって森林からの資源獲得が可能であるかは、実のところ科学的にはほとんど示されていないのが現状である。さらに、森林が平衡状態にあるか非平衡状態にあるかという点から考えれば、もっと深刻な問題を生み出す。例えば、もしも、森が全くの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）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。一方、逃避仮説が示すような平衡状態であれば、少数者に落ちぶれても占有空間は確保されそうである。すなわち、森林の平衡状態について実測データにもとづく検証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さすうえでの科学的知見を導くだけでなく、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ものである。

こうした背景から、われわれはConnell<sup>1)</sup>が整理している6つの仮説のうち特に天敵による優占種の排除・抑制効果についてマレーシア半島部のパソ保護林内で（図1）調査を行ってきた。本論ではこれまでの成果の総括とパソ以外の事例についての紹介を試みたい。

### 3. 天敵による優占種の排除・抑制効果

この仮説は、そもそも群集形成における捕食の役割を説明するものである。すなわち食物連鎖における上位捕食者が下位の生物群の密度をコント

ロールし、その結果群集が平衡状態に保たれているとするものである。古くは岩礁地帯における捕食者の除去実験<sup>6, 7)</sup>が有名である。彼の実験によれば岩礁帯の最上位捕食者であるヒトデの除去によってムラサキイガイなどの数種による多様性の低い群集へと変化したという。他の群集においても同様な捕食者の役割を示唆する報告を多数見ることができる<sup>3), 8-15)</sup>。つまり、群集の多様性は上位捕食者によって維持されているわけである。

熱帯林の植物の多様性の維持機構の説明としてはJanzen-Connell<sup>2), 3)</sup>モデル（逃避仮説）が広く知られている。このモデルのポイントは、より優占度の高い植物ほど種子捕食者などの天敵に見つかりやすく、そのため優占種が出現しにくい機構が保たれているとするものである。一方、個体群が小さい種は天敵から見つかりにくいいため、生き延びることができる。ただし、Janzen<sup>2)</sup>が述べているように天敵と被食者との関係が種特異的または、天敵の被食者に対する嗜好性が狭い（捕食者であれば狭食性）ことが前提条件である。何でも食べるような動物ではこの傾向は弱くなってしまいう可能性が大である。また、「天敵」と述べた理由は必ずしも種子捕食などをおこなう草食動物だけではなく、病原菌などをふくめた寄生者によっても同じ効果が期待できるからである。

天敵による個体群調節の効果は、影響を受ける側である植物の個体群の大きさ別に分けてそれらの死亡率がどのように異なるかを調べればよいのであるが、単一の種を対象に、その種の稚樹や実生が密度依存的に死亡しているかどうかをしらべることによって検証することも可能だ。たとえば、親木直下のように種子や実生が密生している場所

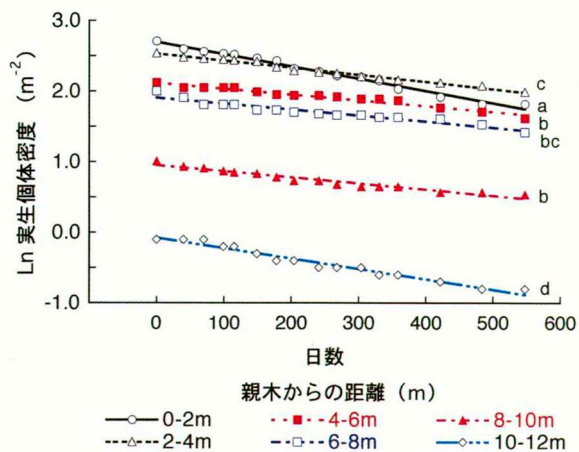


図2 Pelong (*Pentaspadon motleyi*) の実生の生存率の1991年8月から1993年2月まで(計548日間)の時間的変化異なる記号で表された回帰直線の間では有意差 ( $P < 0.01$ ) が認められた (文献31より、一部改変)。

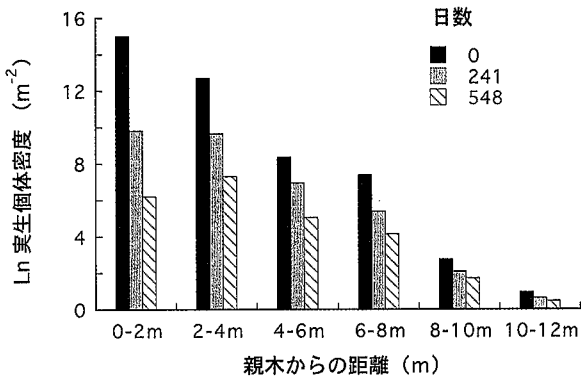


図3 Pelong (*Pentaspadon motleyi*)の個体密度と最近隣の親木からの距離との関係(文献31より、一部改変)

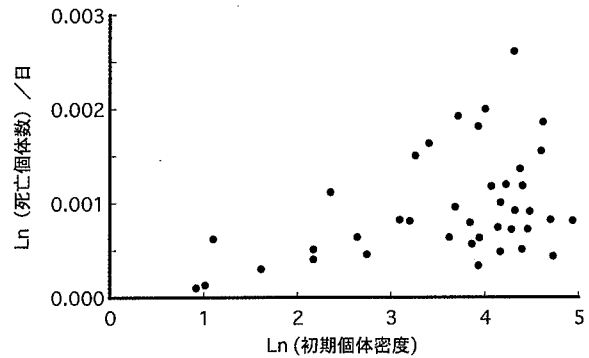


図4 Chengal (*Neobalanocarpus heimii*)の実生の初期密度と死亡率との関係(未発表資料)

では死亡率が高く、親木から遠く離れた場所(多くの場合稚樹や実生は低密度になる)での動物による種子捕食や採食による影響が弱ければ、その種は単独で森林を優占することはできなくなってしまう<sup>2)</sup>。そこで、我々はパソの森でいくつかの種を選んでそれらの稚樹の死亡率(生存率)が親木からの距離や実生自体の密度によってどのように変化するかについて調べた。

#### 4. パソ保護林構成種の場合

実生の生存率が親木からの距離や実生自身の個体密度によってどのような影響を受けるかについて、林冠を構成する種(*Pentaspadon motleyi*、現地名Pelong、ウルシ科*Neobalanocarpus heimii*、現地名Chengal、フタバガキ科)を対象に調査を行った例を以下に示す。Pelong、Chengalともにパソの保護林では比較的良好に見かけることのできる樹種であるパソ保護林の中心部にスミソニアン研究所とマレーシア森林研究所が共同で設置した50ヘクタールプロットの中にはそれぞれ738本(Pelong)、3291本(Chengal)の個体が見つかった<sup>16)</sup>。両種とも成熟木は突出木層(Emergent layer)にまで達する巨大木になる。特にChengalは胸高直径が50cm以上になる個体も多く、建築材として重宝がられ高い値段で取引をされる。Chengalが生える低地のフタバガキ林そのものが少なくなったせいもあるが、パソのような保護林以外では個体数が激減しているようだ。

Pelongについては1991年の8月から約1.5年間、Chengalについては1993年10月から約3.2年間親木の周辺部に生育している当年生実生の生存率の継続調査を行った。調査の方法としては親木の株もとから放射状に1×1mから2×2mのサイズの調査方形区を設置しその方形区内に出現した実生の生存を記録した。その結果Pelongについては、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(図2)。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もわかった(図3)。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られなくなることを示唆している。死亡実生個体の約半数がネクロシス症状を伴っており、それらの個体からは*Fusarium semi-tectum* Berk. & Ravという菌が検出された。したがってPelongの実生の生存率が親木からの距離に応じて減少した原因(生存率の距離依存性)は植食性の動物ではなく、菌類が原因である可能性が高いと判断されたが、この菌がPelongに種特異的に寄生するものかどうかはわからなかった。ただし、菌類の場合、寄生できるホストが近くにいない場合、休眠することが可能であるため<sup>17)、18)</sup>、ホスト(餌)が供給されたときのみ活動を開始する事ができ、ちょうど宿主特異的な動物と同じような効果をもたらすことが可能となる<sup>19)-21)</sup>。

一方のChengalであるが、調査を開始した後も新たに落下した種子が発芽したため、実生個体数が最大値に達した8カ月目からの実生の生残率と個体密度との関係を調べた。その結果、最初の個体密度が高いほどその後の生残率が低いことがわかった(図4)。これは稚樹の死亡率の密度依存性を示唆するものである。Chengalの実生の死亡原因については解析が完全に終わっていないので明らかではないが、実生の葉が短期間に特定の植食性昆虫またはその幼虫によって食害を受けていることはなかった。

ChengalやPelong以外にも*Santiria tomentosa*(カンラン科)や*Dipterocarpus sublamellatus*、*Shorea*

*leprousla* (フタバガキ科)、*Koompassia malaccensis* (マメ科)などを対象に同様の追跡調査を行ったが、程度の差は多少見られるものの、実生の生残率が初期時点での個体密度に影響を受ける傾向が見られた。

こうした調査は本来出来るだけ多くの種を対象に行い、どのくらいの割合の種の実生の定着率が特異的天敵の影響を受けるか、すなわち逃避仮説が示す傾向に従うかを調べるべきであるが、前述のように、不定期結実性を示す種が多いこと、また多くの場合種子散布直後に発芽してしまうことなどにより、同一時期に発芽した若齢個体群とその親木のセットになかなか遭遇しない。本来ならば、たとえば林冠構成種のうちのどれくらいの割合の種で稚樹の定着率の密度依存性や距離依存性が見られるかが知りたいところである。なぜならば、たとえば種子捕食者や寄生者などによって影響を受けない種が一つでもあれば、そうした種が森林全体を優占してしまう可能性があるからだ。その場合、天敵による優占種の排除、抑制効果によって森林の平衡性が保たれているとは言いがたい。そこで以下のような解析をおこなった。

### 5. パソの長期観測プロット

前述の50ヘクタールプロットでは、第一回目の調査は1985年に開始され、その後5年毎に再調査が行われている。プロット内では胸高直径1cm以上のすべての木本性植物の位置情報、直径、が記録され、継続調査ではこれら記載された個体の生死、および新たに1cm以上の木として調査対象になった個体(新規参入個体)が記されている<sup>22)</sup>。第1回目の調査では814種、約33万本の樹木が登録された。

さて、このデータを用いて稚樹個体の密度が親木からの距離に応じてどのように変化するかを調べた。もし、稚樹またはそれ以前の段階での(実生)死亡率が親木からの距離に応じて減少するならば、稚樹の個体密度は親木から離れるにしたがって高くなり、ある一定の距離のところで最大値を示すことが期待できる。また、Janzen<sup>19)</sup>が述べているように成熟木と稚樹の分散構造の違いを調べることによって、稚樹の死亡率の距離依存性も検証することが可能である。すなわち、稚樹の段階では親木の回りに集中分布するが、距離依存的または密度依存的な死亡率が働けば、成熟するにつれて分布がよりランダムになるはずである。この仮定に基づいてそれぞれの種の稚樹と成熟木の分散構造を比較した。さらに、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)との関係についても調べた。もし、補充率と生存率がバランスよく保たれていれば、個体数が少ない種にもニッチェが確保されていることになる。なお、以下で述べる解析では出現頻度100回以上の種(全部で444種)を対象としたもので、それらを4つの階層すなわち、突出木層(Emergent層)、林冠層(Canopy層)、林床層(Understory層)、低木層(Treelet、Shrub層)に分けて解析を行った。各階層での種数はEmergent層38種、Canopy層162種、Understory層159種、Treelet & Shrub層85種である。これらの階層区分はManokaran<sup>16)</sup>に従った。

### 6. 距離依存性を示す樹種

一回目のセンサスデータから互いに一定の距離以上離れている(Emergent、Canopy種では60m、Understory、Treelet & Shrub種では40m)成熟木を抽出し、それらの成熟木の周囲の半径20m(Emergent層、Treelet & Shrub種)～30m(Canopy層)以内に存在する稚樹の個体密度を求めた。すなわち、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Emergent種30cm、Canopy種20cm、Understory層種10cm、Treelet & Shrub種5cm以上の木とした。

その結果、最近隣の成熟木からの距離(D)またはその対数値に対して正の有意相関( $P < 0.05$ )を示すか、若しくは親木からある程度離れたところで最高値を示す種(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56種であった。各階層毎の内訳はEmergent層11種(全選抜種に対する割合、29.0%)、Canopy層(17種(10.5%)、Understory層18種(11.3%)、Treelet & Shrub層10種(11.8%)

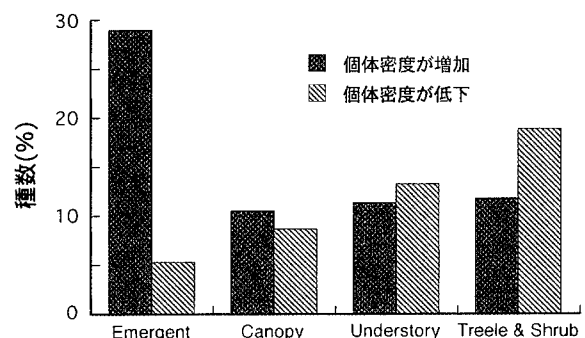


図5 各階層における稚樹個体密度の親木からの距離依存性(文献32より)



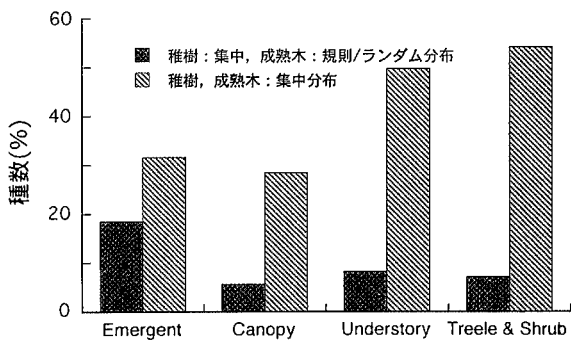


図6 成熟木と稚樹の分布パターンの違い (文献32より)

で下層植生ほど、その割合が低下することが分かった (図5)。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53種で、内訳はEmergent層2種(5.2%)、Canopy層14種(8.6%)、Understory層21種(13.2%)、Treelet & Shrub層6種(18.8%)となり正の相関を示す種の各階層毎での割合とは逆にEmergent層やCanopy層で低くなることが分かった (図5)。この原因として、それぞれの種の種子散布能力が高木層と下層木層では異なることが考えられる。

### 7. 成熟木は稚樹に比べてランダムに分布しているか

植物の分布のパターンを示す指標としてこれま

で様々な指数が提案されているが、今回は森下のIδ指数<sup>23)</sup>を採用し、その値を成熟木、稚樹にわけて算出した。まず、50ヘクタールプロット(1000m×500m)の縦横のそれぞれの辺を1/2<sup>6</sup>のサイズに細分化し、それらを最小単位の方形区として、そのサイズを2倍ずつに拡大しながらIδ指数をもとめた。Iδ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0~1の範囲になる。本解析ではIδの値が1から有意に外れているかをF検定によって検定した。すなわち方形区の面積が最小値から3番目までの間で(1/2<sup>12</sup>~1/2<sup>10</sup>)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判定した。

成熟木と稚樹の分散構造の解析からはほとん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。Janzen<sup>19)</sup>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」というカテゴリーに統計的に当てはまる種は35種であった (図6)。内訳はEmergent層7種(18.4%)、Canopy層9種(5.3%)、Understory層13種(8.2%)、Treelet & Shrub層6種(7.1%)である (図6)。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 (*Cymometra malaccensis*, *Neobalanocarpus heimii*, *Shorea ovalis*, *Ptychopyxis costata*,

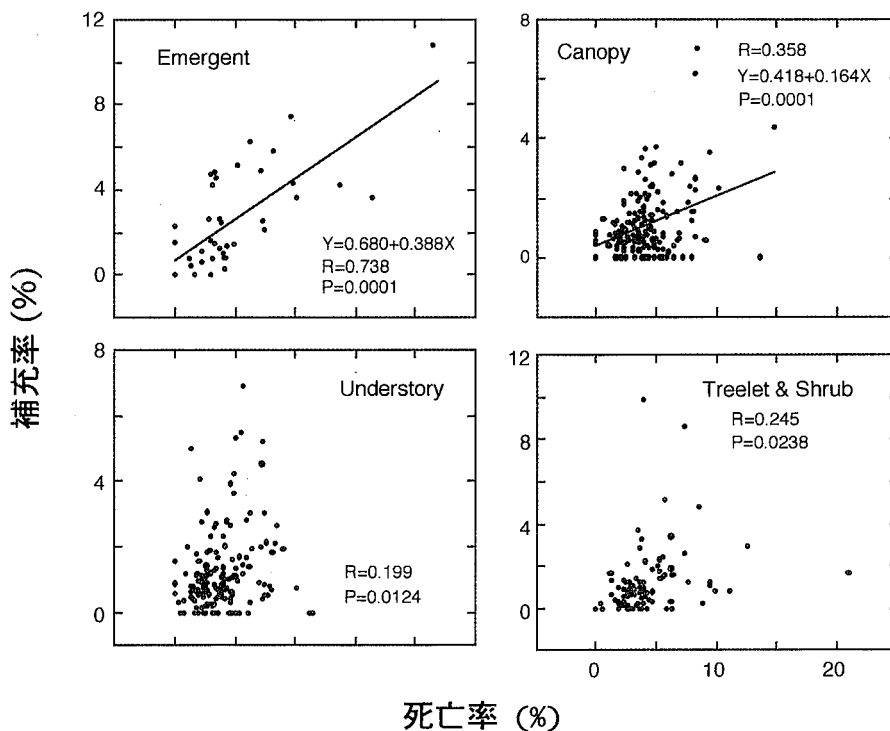


図7 各階層における稚樹の死亡率と補充率との関係 (文献33より)。

*Mesua cornerii*, *Popowia pisocarpa*) であった。一方、親木も稚樹も集中分布する種は全部で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自体に難があるが、少なくとも上記の二つの解析結果からは、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至っていないといえる。

## 8. 稚樹の死亡率と補充率との関係

各階層の選抜種において、第1回目と、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、両者の関係を調べた。その結果、Emergent層とCanopy層で死亡率と補充率との間に有意な相関( $P < 0.05$ )がみられた(図7)。すなわちEmergent層やCanopy層の種では多数の稚樹を補充する種はその死亡率も高く、個体数が少ない種(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らない。おそらくは下層植生においては個体数が少ない種でも優占種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、最終的には希少種が絶滅してしまうような組成的に不安定な状態であることも考えられる。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層の組成的安定性は稚樹の密度依存的死亡に起因する可能性もある。

## 9. まとめ

50ヘクタールプロットデータを元に、1) 稚樹の密度の距離依存性、2) 成熟木と稚樹の分布パターンの違い、3) 稚樹の新規参入率と死亡率との関係などについて調べたが、植物の個体密度の調節に何らかの“天敵”の影響が関与しているケースは全体の1割程度であった。たしかに稚樹の死亡率と補充率との関係の解析結果が示すように突出木層や林冠木層の種では種子捕食者や寄生

生物などの生物的要因によって種組成的な平衡状態が保たれていることが考えられるが、Janzen<sup>2)</sup>が提示したように、こうした植物の密度依存的な死亡傾向が動物や菌類などとの種特異的な関係に基づいたものかどうかは現時点ではわからない。

稚樹の生存率が親木からの距離や稚樹そのものの個体密度に影響を受けることはJanzen<sup>2)</sup>以降の数多くの事例的研究が示している<sup>21), 24), 25)</sup>。Clark & Clark<sup>25)</sup>は逃避仮説に関わる論文を収集し、この仮説の適合性がどの程度期待できるかについてレビューを行っている。それによれば引用した24報告のうち、15報において稚樹個体の生存率が親個体からの距離によって何らかの影響を受けることが示唆されたという。それに対し否定的な報告はわずか2報であった。しかしながらこれらの研究事例は一報告あたり1種、多い場合で2~3種を対象にしたものがほとんどである。ある特定地域の森林内で逃避仮説に従う種の割合を示したものではない。HubbellやFoster<sup>26), 27)</sup>はパソのデータと同様にコスタリカの大規模面積プロットで同様の検証をおこない逃避仮説に対する否定的見解を示した。ところが長期観測プロットデータも2回分3回分のデータが取れるようになってくると、その間の稚樹の死亡率や生長量が親木からの距離や同種の個体密度とどのような関係があるか、正確に解析できるようになる。パナマのBCIプロットでのこうした解析から親木の周囲では同種稚樹個体の成長が低下すること、さらにこうした現象が比較的広く見られることを示されている<sup>28)</sup>。さらにごく最近のデータ解析からはBCIでは約半数の種が稚樹の死亡率において密度依存性を示すことがわかった<sup>29)</sup>。したがってHubbellやFosterが最初に示したような稚樹の密度依存的分布に対する完全否定は近年では是正されつつある。またCondit<sup>30)</sup>は南米パナマのバロコロラド島に設置したプロット内の最優占種である*Trichilia tuberculata*の稚樹分布パターンが逃避仮説に従うことを示した。パソ50ヘクタールプロットにおける最優占種は*Xerospermum noronhianum*であるが、今回の解析結果でも稚樹個体数が親木からの距離に応じて上昇する傾向を示し、さらには発芽から実生期にかけての生存率は親木に近くなるほど低下することが知られている(Yap未発表)。このようにBCI、パソの熱帯雨林に共通して最優占種の稚樹個体の死亡率が密度依存性を示すことは興味深い。

ただし、今回の結果で示されたように、逃避仮説に従う種が全体の“約一割”という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、の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に待たねばならない。さらにたとえ数多くの種が密度依存的な傾向を示したとしても、一つでもそれに違わぬ種が出現すれば、その種が森全体を覆ってしまう可能性は十分にある。すなわち、稚樹の死亡率における密度依存性や距離依存性が、熱帯林の組成的、構造的な平衡性を説明するのに十分な仮説であるかどうかについては疑問が残る。一方、今回提示した3つの解析結果が示したように、Emergent層やCanopy層の上層植生とUnderstory層やShrub層といった下層植生の構成種とではそれらの個体密度の調整メカニズムに何らかの違いがあることが考えられる。このことは、択伐やそれに伴う林道建設等の際に十分考慮に入れなければならない点であろう。

## 10. 今後の課題

Janzen<sup>2)</sup>が提唱したような“逃避仮説”以外にも、ある程度フィールドの観察を通じて検証できそうな仮説としては攪乱による要因（中規模攪乱説）が挙げられる<sup>1)</sup>。中規模な攪乱作用は群集の種多様性を増加させることがこれまで様々な生態系で確かめられているが、熱帯林の場合での検証は難しそうである。なぜなら、熱帯林は構成種が多様であり、立地条件が変われば微妙に種構成も変化し、比べようとする林分間の組成や多様性の違いが風倒木等による自然攪乱の強度・頻度の違いによるものなのか、土壌、降雨量、地形などの立地条件によるものなのかわかりにくいからである。また、択伐など人為的な影響を攪乱作用とみなし、伐採履歴が異なる林分間で組成や多様性を比較することも考えられるが、この場合、択伐によって親木が全くなくなるケースもあり得ること、さらには多くの林冠構成種は種子の休眠性を持たないため親木がいなくなれば、稚樹は生えてこないことなどにより、常に種子供給がなければもとの遷移系列に戻る保証はないことを考慮に入れておかなければならない。攪乱説を検証するためには、環境が同質の二次林の林分内で人工的にギャップなどをつくり、実験を行ってみることも必要であろう。

これまでの研究で、熱帯林では稚樹の密度依存的な死亡を通して特定の優占樹種による森の寡占化が起りにくくなっていることなどが示されたが、50ヘクタールプロット内に数本しか存在しないような少数派の種がどのようにして個体群を維

持しているのかはなお謎に包まれている。おそらくはこうした種間相互作用（動物-植物など）だけで、森の組成や、構造上の平衡状態が保たれているのではなく、自然攪乱作用などが加わり初めて動的にはあるが平衡状態に近い状況が作り出されているのであろうが、もう少し長期間森の動態の観測を続ければ、どのような平衡状態にあるのかより明確な答えが出せそうである。その場合、逆に現在の森は平衡状態でも動的な平衡状態でもなく不確実性の高い非平衡状態であるという結果がでる可能性もある。すなわち、特定の遷移系列に沿って特定の種が優占するような方向へ種組成が変化するのではなく、攪乱の起こり方によっては、全く予測のつかない方向へと変化するというシナリオである。もしそうならば、パソの森で現在800余種の本木性植物があるからといって、将来にわたってこの種の豊富さが維持される保証はない。優占種が出現しにくいような平衡状態が保たれていれば、希少種にも生活空間が約束されようが、攪乱作用が不定期でしかも規模においても不確実性が高ければ、希少種が存続できるかどうかはまったく予測できない。

森林の非平衡性をさらに詳しく理解するためには、今後も、林冠ギャップの発生頻度や種組成の変化を長期的に継続調査する必要があるが、同時にそうしたモニタリングを頻繁かつ簡便におこなう技術が確立される必要がある。これまでは主として数年に一度の地上踏査による葉群の空間分布や空中写真を用いた林冠の構造解析等を行ってきたが、これらの手法は費用、時間など問題が多い。衛星解画像などを用いて広範囲に、頻繁に森の構造、林床の状態などの解析が行えるシステムの確立が強く望まれる。

## 謝 辞

本研究は環境庁地球環境研究総合推進費による課題E-2(3)「動植物の種特異的關係に基づく生物種の生態的特性の指標化に関する研究」の一環としておこなわれたものである。野外調査に際してご協力いただいた現地のWong Swee Ming氏、Affandy bin Othman氏、Shufian bin Mohamed氏、Abd Rani bin Hussain氏、Mohd. Hasbullah bin Mazlan氏等に厚くお礼申し上げる。

## 文 献

- 1) Connell, J. H. (1978) Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199, 1302-1309.
- 2) Janzen, D. H. (1970) Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Am.*

- Nat.* 104, 501-528.
- 3) Connell, J. H. (1971) On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In, P.J. Den Boer and G. R. Gradwell (eds.), *Dynamics of populations. Proceedings of the advanced study institute on dynamics of numbers in populations*. Center for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, Suriname, 298-310.
  - 4) Howe, H. F. and J. Smallwood (1982) Ecology of seed dispersal. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 13, 201-228.
  - 5) Huston, A. H. (1994) Biological Diversity. The coexistence of species on changing landscapes. 681p.
  - 6) Paine, R. T. (1966) Food web complexity and species diversity. *American Naturalist*, 100, 65-75.
  - 7) Pain, R. T. (1974) Intertidal community structure, experimental studies on the relationship between a dominant competitor and its principal predator. *Oecologia*, 15, 93-120.
  - 8) Tansley, A. G., and R.S. Adamson (1925) Studies of the vegetation of the English chalk. III. The chalk grasslands of the Hampshire-Sussex border. *J. Ecology* 13, 177-223.
  - 9) Connell, J. H. (1961) The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology*, 42, 710-723.
  - 10) Connell, J. H. (1970) A predator-prey system in the marine intertidal region. I. *Balanus glandula* and several predatory species of Thais. *Ecological Monographs* 40, 49-78.
  - 11) Harper, J. L. (1969) The role of predation in vegetational diversity. Brookhaven Symposium on Biology No. 22, Diversity and Stability in Ecological Systems., p. 48-62.
  - 12) Dayton, P. K. and R. R. Hessler (1972) The role of biological disturbance in maintaining diversity in the deep sea. *Deep-Sea Research*, 19, 351-389.
  - 13) Menge, B. A. and J.P. Sutherland, (1976) Species diversity gradients: synthesis of the roles of predation competition, and temporal heterogeneity. *American Naturalist*, 110, 351-369.
  - 14) Zeevalking, H. J. and L. F. M. Fresco, (1977) Rabbit grazing and diversity in a dune area. *Vegetatio*, 35, 193-196.
  - 15) Strong Jr., D. R. (1983) Natural variability and the manifold mechanisms of ecological communities, *Am. Nat.*, 122, 636-666
  - 16) Manokaran, N., J. V. LaFrankie, K. M. Kochummen, E. S. Quah, J. E. Klahn, P. S. Ashton and S. P. Hubbell (1992) Stand table and distribution of species in the fifty hectare research plot at Pasoh Forest Reserve. FRIM Research Data, FRIM, Kepong. 454p
  - 17) Walker, J. C. (1969) Plant pathology. McGraw-Hill, New York, 819pp.
  - 18) Garrett S. D. (1970) Pathogenic root-infecting fungi. Cambridge University Press, Cambridge, 294p.
  - 19) Janzen, D. H. (1971) Escape of juvenile *Dioclea megacarpa* (Leguminosae) vines from predators in a deciduous tropical forest. *The American Naturalist*, 105, 97-112.
  - 20) Augspurger, C. K. and K. K. Kelly, (1984) Pathogen mortality of tropical tree seedlings: experimental studies of the effects of dispersal distance, and light conditions. *Oecologia*, 61, 211-217.
  - 21) Schupp, E. W. (1988) Seed and early seedling predation in the forest understory and in tree fall gaps. *Oikos*, 51, 71-78.
  - 22) Manokaran, N., J. V. LaFrankie, K. M. Kochummen, E. S. Quah, J. E. Klahn, P. S. Ashton, and S. P. Hubbell, (1990) Methodology for the 50 ha research plot at Pasoh Forest Reserve. Forest Research Institute Malaysia Research Pamphlet No. 104, 69 p.
  - 23) Morishita, M. (1959) Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. *Memoirs of the Faculty of Science, Kyushu Univ. Ser. E.* 2, 215-235.
  - 24) Augspurger, C. K. (1983) Seed dispersal of the tropical tree, *Platypodium elegans*, and the escape of its seedlings from fungal pathogens. *J. Ecol.* 71, 759-771.
  - 25) Clark, A. C. and D. Clark (1984) Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. *Am. Nat.*, 124, 769-788.
  - 26) Hubbell, S. P. (1979) Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Science*, 203, 1299-1309.
  - 27) Hubbell, S. P. and R. B. Foster, (1987) The

- spatial context of regeneration in a Neotropical forest. In M. Crawley, A. Gray and P. J. Edwards, (eds.), *Colonization, Succession, and Stability*. Blackwell Scientific, Oxford, 395-412.
- 28) Hubbell, S. P. and R. B. Foster, (1990) The fate of juvenile trees in a Neotropical forest: implications for the natural maintenance of tropical tree diversity. In K.S. Bawa and M. Hadley, (ed.). *Reproductive ecology of tropical forest plants*. The Parthenon Publishing Group, Park Ridge, NJ., 317-341.
- 29) Condit, R. and S. P. Hubbell (1998) A direct test for density-dependent regulation of tree populations based on large plot data. Proceedings for the symposium "Forest diversity and dynamism: results from the global network of large-scale demographic plots. Smithsonian Inst. Washington D.C.
- 30) Condit, R., S. P. Hubbell and R.B. Foster (1992) Recruitment near conspecific adults and the maintenance of tree and shrub diversity in a Neotropical forest. *Am. Nat.*, 140, 261-286.
- 31) Okuda, T., N. Kachi, N. Manokaran and S. K. Yap, (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.
- 32) 奥田敏統, N. Manokaran, (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. 個体群生態学会誌会報, 54, 41-46.
- 33) Okuda, T., N. Kachi, N. Manokaran, and S. K. Yap, (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.