

サラワク熱帯雨林の修復実験

Experimental Forest Rehabilitation in Sarawak

研究代表者 大阪市立大学理学部生物学科教授 山倉拓夫
Prof., Department of Biology, Faculty of Science, Osaka City University
Takuo Yamakura

共同研究者 大阪市立大学理学部化学学科教授 柴田耕造
Prof., Department of Chemistry, Faculty of Science, Osaka City University
Kouzo Shibata

サラワク森林局造林研究所長 アーネスト・チャイ
Head of the Silviculture Research Office, Forest Department of Sarawak
Ernest Chai

Extant tall forest of easy access in Sarawak is now largely confined to parks and reserves owing to logging, although most of Sarawak territories appear to be still rich in forest green. Depleted forest is gradually increasing by eroding the remnant forest patches. Forest management after logging operations at a poor site with unsatisfactory natural regeneration of desired species might require planting trees in the future. The present study dealt with a series of ecological observations and silvicultural experiments for the forest rehabilitation of tropical rain forest in Sarawak. The ecological observations of life strategies (flowering, fruiting, seed dispersal, germination, seedling survival, etc.) were carried out at a large-scale research plot in Lambir National Park, where the general flowering and fruiting occurred in 1996 and 1997, and supplied us rich basic data for seed collection and seed management in a nursery. The several silviculture experiments were carried out at two nurseries of Sarawak Forest Department at Sibul and Niah, respectively. Shade frames were established in the nurseries for cultivating seedlings by changing light conditions. The shading experiments by using shade frames clarified the optimum light conditions for the photosynthesis and growth of tropical rain forest trees, which regenerates on the dark forest floor under tall canopy trees. Owing to the effects of the optimum light intensity darker than in open space, tree planting on bright bare ground was unsuccessful.

研究目的

フタバガキ科樹木を主体とするアジアの低地熱帯雨林は、1960年代以降の急速な経済開発によって劣化または消失し、パッチ状に残った僅かな森林保護区に往時の姿をとどめるに過ぎなくなった。熱帯雨林の本格的開発が1980年代に遅れて開始され、国土の60パーセントが未だ森林で覆われているとされるサラワクでも、この状況は変わらない。低地林は既に切り払われ、最近の開発の波は奥地の標高800m以上の山地林にも及んでいる。森林局造林研究所の予測では、2010年までにサラワク全土の第一次林業開発が終了するという。開発終了後の森林管理法を具体的に策定するため、1990年以降サラワク州政府は土着種の植林による森林修復実験を本格的に開始した。本研究計画はサラワク森林局の要請に基づき企画され、用材生産に合う複数種のサラワク産樹木の造林特性（植林特性）を把握することを目的とする。

造林特性は、開花、結実、種子発芽、資源要求度、攪乱及びストレス耐性、栄養生長、被食防衛、

共生菌根など、樹木の生活史特性の全てと関わるため、造林特性の解明は樹木の生活史特性の解明に他ならない。従って本研究から得られる成果は、破壊された森の修復に役立つだけでなく、未破壊の熱帯雨林の保全と管理にも役立つ筈である。

研究経過

サラワク土着の極相陽樹の中から選抜した、オオバサラノキ (*Shorea macrophylla*) の造林特性解明に焦点を定め、当初の研究計画を立案した。幸運にも計画開始時の1996年には、1990年以来観察を継続してきたランピルの森の大面積生態観察区で一斉開花と大量結実が生じ、オオバサラノキを含む多様な種の開花と結実の実態調査を実施できた。この一斉開花は、1996～1997年のエルニーニョがもたらしたボルネオの大乾燥に対応する。一斉開花との幸運な遭遇により、オオバサラノキに留まらず多様な種の果実を収集することが可能となったため、研究対象種の枠を拡大して多くの種を対象に、開花と結実、種子の形態と栄養学的特性、苗木の光合成特性、苗木の光資源要求度（耐陰性）、植え付

け初期の苗木の生長特性などについて観察と実験を行い、初期目的を達成するに十分な資料を得た。

研究成果

1. 一斉開花

1996年5月から12月まで、52ヘクタール大面積調査区に面積1平方メートルの方形トラップ100個を設置し、1週間に1度の時間間隔で落下した花サンプルを収集した。開花のピークは5~6月、9~10月の2回に渡って生じ、2度目の開花ピーク時には1回目のピークに比べ多くの種が開花した。サンプルの同定は現在も継続中であるが、大面積調査区の出現種1175種の中、60.2%にあたる708種が開花した。良く似た数値は、総個体数に対する開花個体数から算出した特定の種個体群の開花率についても得られた。例えば、DBH 30 cm以上の成熟木から求めた高木となる種個体群の開花率は、リュウノウジュ(*Dryobalanops aromataica*)で67%、フタバガキ科オオミ節 *Shorea macrophylla* で72%、*S. amplexicaulis* で65%、*S. beccariana* で70%となった。また胸高直径1cmで成熟木の大きさに達する低木では、バンレイシ科の *Goniothalamus velutinus* について66%の開花率を得た。これらの数値から、種数及び個体数ベースで6~7割の樹木が一斉開花時に開花することが解った。

2. サラノキ属ムテカ節の開花ギルド

主要受粉様式を虫媒とする熱帯樹木では、送粉者を同じくする樹種グループが存在する場合、グループを構成する個々の種が開花のタイミングを調節して、時間的に咲き分ける現象（開花ギルド）が認められる。この現象は一斉開花時に不足する送粉資源としての花粉媒介者を効率よく利用するために進化した社会体制として理解されている。その例として西マレーシアのパソーの森で発見された、フタバガキ科サラノキ属ムテカ節6種の樹木で認められる開花ギルドは広く知られている。52ヘクタール大面積調査区では、パソーの森の6種を含む計13の亜種及び種（11種+2亜種）のムテカ節樹木が出現し、一斉開花時にはDBH30cm以上の個体の59.3%が開花した。この13種の開花ギルドを調べると、*Shorea acuta*, *S. slootenii*, *S. macropyera ssp. baillonii*, *S. ferruginea*, *S. argentifolia macropyera ssp. macropterifolia*, *S. argentifolia*, *S. rubra*, *S. parvifolia*, *S. leprosula*, *S. quadrinervis*, *S. ovata*, *S. curtisii*, *S. scabrida*の順に開花が生じた。この開花ギルドはパソーのそれと矛盾しなかった。しかし、ランビルにもパソーにも共通して出現する6種の開花期間を比較すると、ランビルの開花期間はパソーよりも長

く、ランビルにおける送粉者個体数の不足傾向が示唆された。

3. 種子散布、種子発芽、初期定着

52ヘクタール調査区で、風または重力散布種子を持つ15種20個体の母樹を選び、母樹の周りに幅1m、母樹からの距離30m~60mのベルトトランセクトを設定した。トランセクト内に落下した全ての成熟種子に標識ラベルを取り付け、2年間に渡って種子の動態をモニタリングして、種子散布様式、種子生産量、発芽率、種子及び実生の死亡要因、実生生残率のデータを得た。散布種子数は親木からの距離に従って減少し、その様相を正規分布あるいはワイブル分布で表すことができた。この分布関数を用いて親木1個体当たりの種子生産量を算出して親木サイズとの関係を求めると、種子生産量と親木の胸高直径の間に単純相対生長関係が成立した。この相対生長関係と開花調査データと組み合わせるとリュウノウジュ、サラノキ属オオミ節の3種のシードレーン (seed rain) を推定した。各種個体群のシードレーンの様相は、ランビルの森で特徴的な同族近縁種間の地形住みわけが種子散布によって決定されている可能性を示唆した。種子の発芽率は高く、70%以上に達した。種子落下後2年間では、親木の近くで実生生残率が極大となる点が存在し、ジャンセン・コンネルのエスケープ説は成立しなかった。また、エルニーニョがもたらす乾燥が実生死亡要因の40%に達した。

4. 種子の形態及び栄養特性

約150種の樹木から種子サンプルを採集し、種子形態特性（直径、種子重、散布器官重、果肉重、殻重など）、及び栄養特性（水分、糖、蛋白質、脂質、灰分の含有率）を調べた。サンプルの計測と分析は現在継続中であるが、1999年3月には分析を終了する予定である。

5. 発芽速度

苗床に極相種120種の種子を播種し、発芽速度を調べた。大形種子ほど早く発芽する傾向が認められ、フタバガキ科の種子は3週間以内で発芽した。種子が大形であるにも関わらず、ブナ科の種子は発芽に長期間を要し、6カ月以上経ても発芽しなかった種子も存在した。データ解析を完了次第、その詳細を熱帯生態学会誌で報告する。

6. 光合成特性

計画書で述べたシブ市オヤ地区のサラワク森林局造林研究所附属苗畑の敷地に植栽し、被陰ネットで覆って種々の光条件下で育てたフタバガキ科樹木8種、パンヤ科及びクスノキ科樹木各1種の苗木及び若木（樹高2m以下）41個体の光合成特性諸量を携

行式光合成測定器（島津社製）を用いて測定した。また、異なる光条件下にある野生の2次林樹木20種66個体（高さ5m以下）についても同様に測定した。更には葉のサンプルを採取して、チッソ含有率、SLAを求めた。光合成測定値に田宮の光～光合成曲線を当てはめ、最大総光合成速度、暗呼吸速度を求めた。最大光合成速度と暗呼吸速度の間には、有意な負の相関が認められた。最大光合成速度 (Pg)max; $\mu\text{molCO}_2/\text{m}^2/\text{S}$ の最大値はクワ科イチジク属の先駆種 *Ficus grosslarioides* で測定された34.25であった。

用材となるフタバガキ科樹木の中で生長が速いとされる樹木の (Pg)max は大きく、オオバサラノキで23.11、ナガバノリュウノジュ (*Dryobalanops lanceolata*) で21.65の (Pg)max の最大値が得られた。これらの値は二次林の先駆種の値に匹敵する。一方生長が遅く、その材が硬いことで知られる *Shorea patoiensis* からは4.25の値が得られた。この値はボルネオ鉄木 (*Eusiderixylon zwagerii*) の8.39よりも低い。これらの数値には、葉の光前歴が関係する。異なる光条件下で育てたナガバノリュウノジュ6個体の光環境を相対照度 (f, %) で表し、各個体で測定された (Pg)max の最大値に対する f の関係を調べると、(Pg)max を最大にする最適照度が存在した。ここで、A1, A2, B を係数とする最適曲線のモデル $1/(Pg)_{\text{max}} = A1/f + A2f + B$ を用いて最適照度を求めると、36.1%の値を得た。樹木の光合成における最適照度の存在は、これまでに報告されていない。この最適照度の存在は時には相対照度3%にも達する暗い林床下や、明るいとはいえ相対照度50%以下の林冠ギャップで更新しなければならない、極相林構成樹木の稚樹時代の光に對

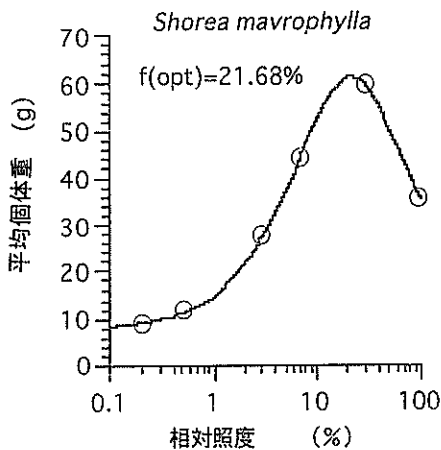


図1. オオバサラノキの個体重生長の光依存性

する適応を表している。明るい光環境に適応した二次林の先駆種にはこのような最適照度は存在せず、明環境下で生育した個体ほど、その (Pg)max は大きく、A2=0 の双曲線モデルで (Pg)max ~ f 関係を表すことができた。

7. 稚樹の光資源要求度

既に述べたシブ市にあるサラワク森林局の苗畑及びサラワク森林局造林部附属苗畑（ニア市）に設定した10基の被陰格子（照度水準6段階）を用いて、ランビルの大面積調査区に出現する極相種63種の樹木の苗木を栽培し、苗木の光要求度を調べた。苗木はポット植えとし、樹種毎に1被陰格子内に10~17ポットを設置した。被陰格子内の光の強さを相対照度 f (%) で表し、被陰格子内で1年間育てた苗木の平均個体重 w (g) と f の関係を求めると、f ~ w 関係には最適照度が存在した。個体重生長における最適照度の存在も、これまで報告されていない新しい知見である。

図2に示す例は、1995年にシブ市の苗畑に設置した被陰格子に山引き苗を収容して1年間栽培を行った結果を示す。山引き苗重 (wo) の効果を表すため、図の曲線の計算には次式の形の最適曲線のモデルを用いた。

$$1/(w-w_0) = A1/f + A2f + B$$

上式で A1, A2, B, wo は係数を表す。モデルから予測される最適相対照度は21.68%となった。図3の例は、1996年の一斉開花時に大面積調査区の周辺で種子を採集し、種子の段階から被陰格子内で1年間育苗したリュウノウジュの結果を示している。初期重 wo の効果は認められず、wo=0 のモデルで実験結果を表現でき、栽培1年後の最適相対照度は

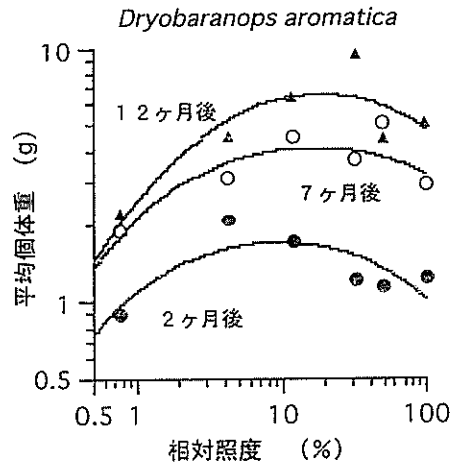


図2. リュウノウジュの光最適曲線の時間方向の変化

15.1%であった。この値は最大総光合成量の最適照度36.1%より小さい。

wo=0とする最適曲線のモデルは、リュウノウジュと並行して栽培した62種、全てに適用できた。リュウノウジュを含む63種について、栽培1年後のf~w関係から求めた最適相対照度の平均は19.5%となり、多くの極相種は種子散布後1年間の稚樹時代の最適照度を数百平方メートル規模のギャップ光環境に設定している可能性を示唆した。この値が稚樹の生長に伴って増加することは明らかである(図2)。この最適照度の増加を実験データを基に表すと図3を得た。図3の横軸で目盛った生物時間はロジスティック理論によって算出した。データ解析が63種全てについて終了していないため、図3では特徴的な変化を示す3種の例を示す。陽性の樹種ほど最適照度が高く、かつ生物時間方向での変化が急速である。この現象は、当該種が陰-陽性植物であることを示すので、図3の結果が植林による人工造林も

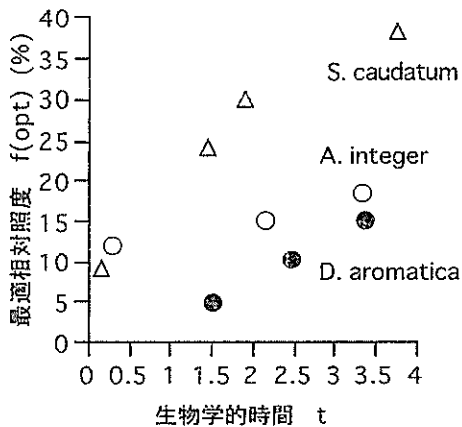


図3. 生長にともなう最適相対照度f(opt)の変化を含めた森林管理に示唆することは重要である。

8. 密度効果実験の失敗に学ぶ

1994年、既に述べたシブ市の苗畑キャンパスの二次林を350m x 40m伐開、除草して裸地化し、オオバサラノキの密度効果実験を行った。密度は6段階(植付け間1m x 1m ~ 4m x 4m)、苗木には発芽後6カ月の山引き苗を用い、総植栽苗木数は2385本に達した。既に述べた100%に達しない最適相対照度の存在により、植栽後の苗木はダイバックを繰返し、1995年には植栽苗木の40%が枯死して実験は失敗した。しかしながら、雑木・雑草の復活と共に生き残った苗木は復活し、苗木の樹高と雑木・雑草の高さには強い正の相関が認められた。その詳細は割愛するが、植栽3年後に生残した苗木で大きなものは樹高4mに達した。このことは、裸地

におけるオオバサラノキと雑木・雑草との共生を示唆する。密度効果実験と並行して、樹高20mの二次林に樹下植栽したラインプランテング実験では、死亡率は3%と低くかったが、生長は裸地に植栽して生残した個体に比べ悪く、植栽後3年目の平均樹高は1.8m(最大樹高2.5m)であった。

9. オオバサラノキの遺伝的多様性

初期研究計画に従い、サラワク各地から集めたオオバサラノキの苗木について酵素多系を解析し、地域間の遺伝的分化が極めて大きいことを立証した(文献1)。

10. 被植防衛物質の探索

2年間の現地調査により、オオバサラノキを含む造林樹種の被植防衛物質の探索を行ったが、1998年5月研究分担者柴田耕造の急逝により、結果の取りまとめ作業を断念した。

今後の展望

植栽した苗木が活着せず、失敗に終わった熱帯林修復の例は多い。本研究は、その原因の多くが暗い林床下で更新する熱帯樹木の生活史特性、特に稚樹の光特性に基づくことを明らかにした。また極相種の多くが陰-陽性植物である可能性を指摘し、熱帯雨林管理における光制御の重要性を明らかにした。今後はこの知見を更に多くの種で確認するため、大面積調査区での生態観察と並行して、大形被陰格子(縦10m, 横10m, 高さ20m)を用いた栽培実験を行う必要がある。

発表論文リスト

- 1) Kanzaki, M., Watanabe, M., Kuwahara, J., Kendawang, J.J., Lee, H.S., Serizawa, S. and Yamakura, T. Genetic structure of *Shorea macrophylla* in Sarawak, Malaysia. *Tropics*, 6, 153-160(1996).
- 2) Iwasaki, A., Takahashi, S., Yamakura, T., Kanzaki, M., Itoh, A., Ohkubo, T., Ogino, K., Lee, H.S. and Ashton, P.S. Fractal Dimensions of the spatial distribution of *Dryobalanops lanceolata* in a tropical rain forest, at Lambir, Sarawak. *Tropics*, 7, 1-8(1997).
- 3) Yamada, T., Yamakura, T., Kanzaki, M., Itoh, A., Ohkubo, T., Ogino, K., Lee, H.S. and Ashton, P.S. Topography dependent spatial pattern and habitat segregation of sympatric *Scaphium* species in a tropical rain forest at Lambir, Sarawak. *Tropics*, 7, 57-66 (1997).
- 4) Lee, H.S., Itoh, A., Kanzaki, M. and Yamakura, T. Height growth of Engkabang Jantong *Shorea macrophylla* (De Vr.) Ashton in a plantation forest in Sarawak. *Tropics*, 7, 67-80(1997).
- 5) Itoh, A., Yamakura, T., Ogino, K., Lee, H.S. and Ashton, P.S. Spatial distribution of two emergent trees in a tropical rainforest in Sarawak, Malaysia. *Plant Ecology*, 132, 121-136(1997).