

熱帯林大規模長期観察計画

—熱帯林研究100年の計—

山倉拓夫

(大阪市立大学大学院・理学研究科)

Long-term and large-scale ecological observation in a tropical rain forest:
A research planning for 100 years

Takuo YAMAKURA

Laboratory of Functional Plant Ecology, Graduate School of Science, Osaka City University

摘 要

熱帯林大規模長期観察 (LTER) 計画は、熱帯林の生物多様性保全戦略の一環として提唱され、その本質は熱帯林の組成、構造、機能、およびそれらの動態の長期モニタリングにある。その基本認識は国際生物学事業計画 (IBP)、人と生物圏計画 (MAB) を通じて積み重ねられた生物圏に対する深い洞察に由来する。具体的実践においては、3大陸にまたがる多様な熱帯林の中から各地域を代表する熱帯雨林群集を保全戦略拠点として抽出すること、抽出拠点に遺伝子プールや環境教育の場など多目的な使用に耐える大規模生態観察区を設置して森の生態の長期観察を行うこと、観察区の国際ネットワークを構築すること、成果を熱帯林保全政策に反映させることを要点とするプロトコルが採用されている。本報告では、この計画の現状、サラワクでの実践例とその一次成果、熱帯林の保全と修復に対して計画が担うべき役割を述べると共に、関連事項に対する意見を述べた。

キーワード：熱帯雨林、生物多様性、大面積調査区、モニタリング、サラワク

1. はじめに

100年の計の思想は人生の至る所に認められる。ただし、その背景や問題が異なれば、表出も異なる。森林研究における百年計画思想はわが国の科学随筆などでも古くから夢想的に述べられており、その本質は森林の組成、構造、機能、およびそれらの動態の長期モニタリングにある。単なる夢想到留まらず、実践された壮大な計画もある。わが国における具体化された計画の例として、林野庁が行ってきた人工林収穫表調整のための標準林分調査区のモニタリングは、その嚆矢を成す。最近の森林研究百年計画思想の展開は、ユネスコで企画推進されたIBP (International Biology Program, 国際生物学事業計画) 終了後の主要研究戦略として欧米のIBP委員会が準備し、同じくユネスコのMAB (Man & Biosphere Programs, 人類と生物圏計画) へと引き継ぎ、それを更に精緻化する事によって結晶させた、LTER (Long-Term Ecological Research, 長期生態研究計画) のインパクトによるところが大きい¹⁾⁻⁷⁾。日本のIBPで強調された地球上の全生物が営む物質生産力の解明のスローガンは⁸⁾⁻⁹⁾、MAB傘下のLTERでは全地球生

物の種および遺伝的多様性の解明と保全のスローガンへと推移した⁵⁾⁻⁷⁾。地球環境の急激な変貌と、生物圏および生物多様性の崩壊が危惧される現在、森林研究百年の計は研究に携わる者の単なる夢想到留まらない。

LTERの必要性および有効性は森林の生物多様性保全に限られた訳ではない。その存続が危ぶまれる全ての生物圏がその適用対象とされる。LTERの展開にあたり、諸研究および調査区の強固な国際ネットワークの形成が強調されたが、これは先行するIBP時代にそれほど声高に主張されなかった戦略の一つである。生物多様性の保全という全地球的課題を遂行するためには、保全に関わる個々の研究および保全対象となる森林やサンゴ礁など個々の生物集団あるいは生物圏が、孤立して存在することは不可能であると考えられるからだ⁵⁾⁻⁷⁾。このネットワーク戦略は、地球温暖化防止をめざして国連の世界気象機関 (WMO) が推進する、世界気象監視計画 (WWW) や気候系モニタリング (CSM) などで認められる国際プロジェクトに共通する。わが国ではMABの取り組みが比較的弱かったためか、批判的検証を含むLTERの受容は遅れた。最近、国立環境研究所を中心に

表1 大面積長期生態研究計画実施地

調査地	実施研究機関	開始年	調査区面積 (ha)	標高	年雨量と乾燥月数	種数および林木個体数
中南米 バロ・コロラド島, パナマ	スミソニアン熱帯研究所, プリンストン大学	1980	50	130	2600mm 4カ月	300種 229,000個体
ルキコ実験林, プエルトリコ	プエルトリコ大学, 米森林局, スミソニアン熱帯研究所	1988	16	335	3500mm 0カ月	136種 76,941個体
ヤスニ国立公園, エクアドル	ボンテフィシアカトリック大学 (エクアドル), アールス大学 (デンマーク), スミソニアン熱帯研究所	1995	25	235	2500mm 0カ月	1120種 58,912 (9ha) 個体
プラナダ自然保護区, コロンビア	フンボルト生物資源研究所, スミソニアン熱帯研究所	1996	25	1780	4600mm 0カ月	種数調査中 115,500個体
アジア パソー森林保護区	マレーシア森林研究所, 国立環境研究所 (つくば), ハーバード大学, スミソニアン熱帯研究所	1986	50		2600mm 0カ月	816種 358,000個体
ファイ・カー・ケーン野生 生物保護区, タイ	タイ森林局, カセサート大学 (タイ), マヒドール大学 (タイ), ハーバード大学, スミソニアン熱帯研究所	1991	50	550	2000mm 5カ月	266種 98,000個体
マデユマライ野生生物保護区	インド科学院, スミソニアン熱帯研究所	1988	50	1010	1200mm 5カ月	65種 15,000個体
シンハラジャ世界文化遺産 指定地, スリランカ	バラデニア大学 (スリランカ), スリランカ森林局, ハーバード大学, スミソニアン熱帯研究所	1993	25	500	4200mm 0カ月	199種 208,000個体
ランビル国立公園, サラワク	サラワク森林局, 宇都宮大学, 大阪市立大学, ハーバード大学, スミソニアン熱帯研究所	1990	52	170	3000mm 0カ月	1175種 360,000個体
ブキテマ自然保護区, シンガポール	国立教育研究所 (シンガポール), ナンヤン工科大学 (シンガポール), シンガポール国立公園局, スミソニアン熱帯研究所	1993	2			312種 15,000個体
パラナン野生保護区, フィリピン	イサベラ州立大学 (フィリピン), Conservation International, PLAN, スミソニアン熱帯研究所	1994	16	140	3000mm 0カ月	150種 38,000 (8ha) 個体
インタノン山国立公園, タイ	カセサート大学 (タイ), タイ森林局, 大阪市立大学, 宇都宮大学, 千葉県立博物館	1997	15	1700	2300mm 5カ月	120種 17,000 (3ha) 個体
アフリカ イツリーの森オカビ野生生物 保護区, コンゴ	CEFRECOCF (コンゴ), 野生生物保護学会 (アメリカ), スミソニアン熱帯研究所	1994	40	750	1700mm 2カ月	500種 299,000個体
コーラップ国立公園, カメルーン	カメルーン生物資源開発保全計画, オレゴン州立大学, スミソニアン熱帯研究所	1994	50	520	5500mm 4カ月	500種 187,000 (25ha) 個体

大学を含む関連研究機関が協力して、LTERの実践とネットワーク化が試みられるようになってきたことは大変喜ばしい。LTERの流布に伴い、擬態的研究計画がファンディングのためとは言え、オリジナルな考え方を装って提案される事態すら生まれている。生物多様性保全に関して提案中あるいは推進中の研究計画は、国の内外および研究課題を問わず、そのほとんどがネットワーク戦略の考え方に影響されている。

熱帯林研究における百年の計の最近の動向は、LTERの実践的展開と軌を一にし、米国のスミソニアン研究所によるパナマでの試みを先駆とする¹⁰⁾。その研究内容は、パナマ運河誕生と共に生み落とされた人造湖、ガツン湖に取り残されたバロ・コロラド島熱帯雨林の、組成、構造、機能、およびその動態の長期モニタリングにあった。熱帯雨林の生物多様性保全政策立案に資する良質データを緊急に必要とする状況下において、一見回り道と思われる長期モニタリングの重要性を説くこの試みは、意外な装置によって弱点が補完されていた。

一般的に長期モニタリングは時間との戦いとなる側面が含まれており、短期間で効率の良いデータ収集をめざす現代の研究スタイルとは相いれない。また、森林動態に関する諸現象は時間、空間的に変動が大きい。より具体的には、一定の狭い範囲を長期モニタリングしていても滅多に遭遇し得ないが、広い範囲を考えると何処かで生じてい

る希な現象も存在する。極論すれば、時間的に希な現象は、概して局所的に現出するという言い替えが成り立つ。このように長期モニタリングには克服すべき隘路が立ちはだかる。このため特別な装置が必要とされるが、バロ・コロラド島で試みられた装置とは、50ヘクタール大面積調査区であった。観察面積を大きくすれば、時空の変動の大きな現象、局所的に希な現象も効率よく短時間で把握することが可能となる筈である。しかし、後述するように大面積調査区は最初の立ち上げに時間と労力がかかりすぎる。この言うに易く、行うに難い補完装置の誕生が、世界の熱帯雨林研究に与えた衝撃は大きかった。この新熱帯の森で生まれた衝撃は次第に影響の波紋を広げ、LTER思想の流布と並行して大面積調査区をアジアやアフリカの旧熱帯の森にも生み出すことになる。これまでに14の大面積調査区が設定されているが、日本人が関係する大面積調査区は、タイのファイ・カー・ケーン野生生物保護区およびインタノン山国立公園、西マレーシアのパソー森林保護区、東マレーシアのランビル国立公園の4箇所にある。これらの調査区および調査区で実践されつつある諸研究は最近ネットワーク化されるに至った (表1)。ネットワークの中心を自負するスミソニアン熱帯研究所に付置されたCTFS (Center for Tropical Forest Science) が1998年度にとりまとめた熱帯林に関するLTERの文献目録¹¹⁾では、211の文献が収録され、その中にわが国の国立環境研究

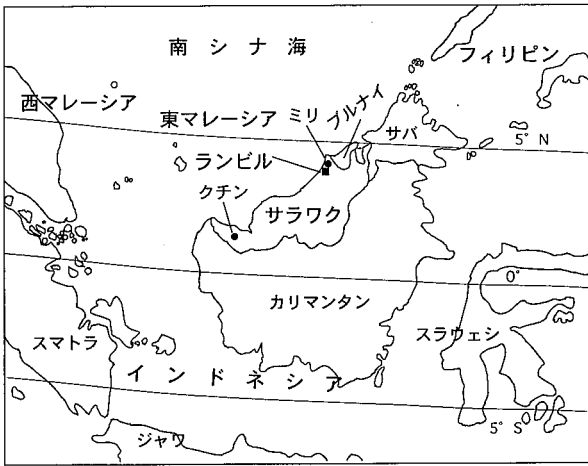


図1 ランビルの位置図

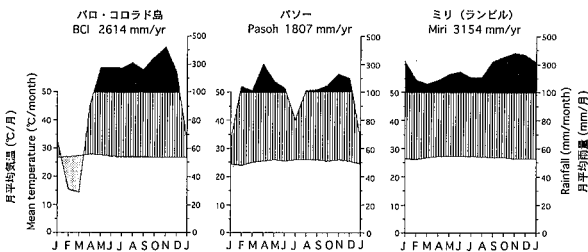


図2 ランビル地区の気候図

ランビルでは気象データが無いため、ランビル最寄りの測候所Miriの気候図(図右端)がランビルのその近似的な気候を与える。ランビルに先駆けて大面積調査区が設定されたバロ・コロラド島やパソーに比べ、ランビルのより湿潤な気候がうかがえる。

所および大学(宇都宮、東京都立、京都、奈良女子、大阪市立、愛媛)関係者の論文32編が含まれている。したがって熱帯林のLTERにおいて、後発の感を否めない日本の貢献も決して小さくはない。

大面積調査区の具備すべき条件の一つとして、胸高直径1cm以上の全樹木の毎木調査と配置図作成が成されていることを仮定すると、この条件を満たす50ヘクタール規模の完成した調査区は世界に4つしか無い(表1)。そのうち3つは東南アジアに設定されていて、その密度は東南アジアで高い。これらの調査区のデータに対しては日本が既にアクセスしていることは言うまでもない。したがって、もう数カ所、50ヘクタール規模の大面積調査区を東南アジアで日本人が新設し、これらをネットワーク化することが可能ならば、東南アジアの主要な熱帯林を日本の調査網でカバーすることができるであろう。日本が熱帯丸太材の供給を東南アジア熱帯林に依存してきた歴史的経緯から、この地域の生物多様性の保全に関して日本はかなりの責任があるはずである。また日本の研

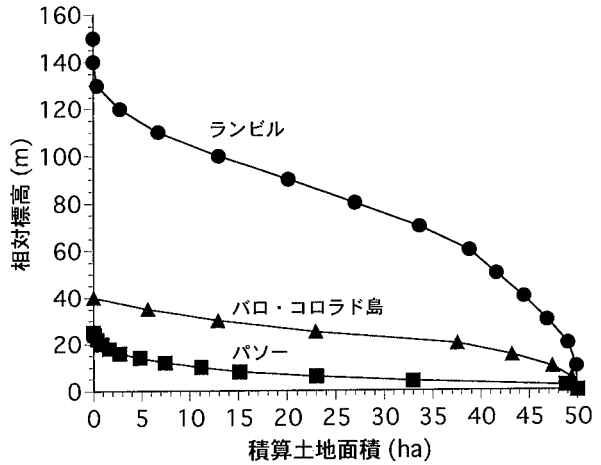


図3 地形のヒプソダイアグラム

究が充実すれば、国立環境研など日本をセンターとするネットワークも構築可能な筈である。

本報告ではサラワク・米国・日本の3国共同による、サラワクの熱帯雨林でのLTER取り組み事例について述べる。なお、日本の研究グループがサラワクのLTERに参加するに至った経緯については、これまでの報告および関連出版物に譲る(12)、(13)。

2. サラワクの大面積調査区

調査地はマレーシア連邦サラワク州ミリ地区のランビル国立公園(北緯4°、東経114°)である(図1)。調査地最寄りの測候所(ミリ空港)の平均降水量のデータでは最乾月でも100mmの月降雨があり、ランビルの森は典型的熱帯雨林気候下にある(図2)。公園は広く森林で覆われており、複数の森林型が認められる。各森林型の違いは第3紀の堆積岩由来の土壌母材の違いと対応する。主要森林型は砂岩または頁岩を母材とするアルテイソル土壌に成立する混合フタバガキ林である。

百年の計のコアとして、混合フタバガキ林内に多目的な使用¹⁴⁾に耐え得る52ヘクタール大面積調査区を設定した。大面積調査区は長期生態研究には必須の補完装置であることは既に述べた。ランビルの調査区は1040m×500mの方形区で、標識杭により20,800個の5m×5m小方形区に区切られている。調査区内の地形は複雑で起伏に富み、調査区内の標高の最高点と最低点の差は150mに達する。ヒプソグラフ上の積算土地面積と標高の関係は、調査区が急傾斜の斜面上部、なだらかな台地状斜面中腹部、非常に急峻で崖状の斜面下部から成ることを示した(図3)¹⁵⁾。局所地形は更に複雑で、分岐する尾根と谷、豪雨が生み出した地

滑り跡地、切り立った崖が示唆する陸化時に受けた海食の爪痕等、微地形解析の良いフィールドとなっている。このような複雑な地形を特徴とする調査区は、平坦地形に設定することが多かった従来の調査区のイメージを越えている。この調査区の地形測量には1990年末から1992年に至る1年半の野外作業と延べ5000日人の労働投資が必要であった。費やした時間と労働は、野外作業の未熟練や稚拙さでは無く、地形の複雑さに由来したものであった。

地形測量後の調査区設定に必要な作業（毎木調査）は胸高直径1 cm以上の全立木358,905個体への標識ラベルの取り付け、立木位置図作成、さく葉標本採取、および胸高直径測定から成る。この作業には2年間延べ10000日人の労働力を必要とした。またデータ管理のための計算機への入力に1年間延べ1000日人の労働が必要であった。LTERの目的が熱帯雨林の組成、構造、機能、およびそれらの動態をモニタリングすることにあることは既に述べた。この目的を果たすためには毎木調査を定期的に反復する必要がある。サラワクの調査区では、第2回目の毎木調査を1997年4月に開始し、同年10月末に完了した。計算機へのデータ入力は現在進行中である。したがって、以下に述べるランビルの森からの報告は1回目の毎木調査結果に基づいており、主に森林の組成（種多様性）と構造（組立様式）の現状に関連している。時間方向の変化を表す森林動態に関する報告は今後の課題である。

3. 高い種多様性

種同定作業は一次同定が終了した段階で、新種の記載などは今後の作業である。これまでに1175種、276属、75科が識別された。森林の上層を占めるフタバガキ科樹木に限れば、その種数は86種となっている。今後種の同定が更に進めば、その種数は独立樹形を持つ樹木だけでも1200種を越えると推定されている。胸高直径1 cm以下の樹木、ヤシ類、ツル植物、草本植物などは含まれていない。これらを含めれば、その数は計り知れない。北海道から沖縄に至る日本列島に自生する木本植物の総種数は1300種とされている。したがって、日本全土に出現する全樹種に匹敵する種数が、サラワクではわずか52ヘクタールの土地にバックされていることになる。高い種多様性の原因として、ランビルでは固有種が多いことがあげられる。サラワク全土と比較してその35%が、ボルネオ島全体と比較してその75%がランビルに固有とされている¹⁶⁾。

半島部マレーシアのパソアの森にもランビルの調査区と同じプロトコールに従った50ヘクタール調査区が設定されていて、335,240個体、814種、290属、78科、および30種のフタバガキ科樹木が記録されている¹⁷⁾。2つの森の種組成は大きくかけ離れており、共通種は240種しかない。属および科に関しては、それぞれ220属、68科が両者に共通しており、分類群レベルの上昇と共に両者の共通度は増加する。

パソアの森は種多様性の高いことで世界的に知られているが、ランビルの森の種多様性はパソアのそれを遥かに越えている。反面その属多様性、科の多様性は低い。低い属および科の多様性は、ボルネオ島の形成がパソアが位置する大陸部のそれに比べ地質学的に新しいことなど、歴史的生物地理学の視点から説明されるべき問題であろう。ランビルの森の高い種の多様性が、歴史的生物地理学の問題であることは言うまでもない。それは既に述べた豊富な固有種に現れている。固有種は島や高山など隔離的環境に多いので、豊富な固有種はランビルの高い隔離の程度を示すのであろうか。共同研究者アシュトンの見解によれば、パソアの森は東南アジアの混合フタバガキ林で普遍的に認められる種が多いのに対し、ランビルはそうではない。その理由として、1) パソアの大地は植物の歴史的移動の主要な通過経路(Central high way)であったが、ランビルは周縁の支線に位置したこと、2) サラワクでもクチン地区と半島部の地質学的関係は深い、ランビルの位置するミリ地区とクチン地区の関連は薄かったことが指摘されている(アシュトン、私信)。この仮説はランビルの高い隔離的環境を想定している。花粉や珪酸体の分析はこれまでに試みられていないため、彼の仮説を検証する歴史的物証は無いものの、一斉開花のタイミングや開花時の様相はパソアとランビルでかなり異なっている。二つの森の歴史と現状の比較研究は、アジアの熱帯雨林の種の多様性を説明する諸機構の解明に大きなヒントを与える筈である。状況が可能となり次第、この2調査区の比較研究は是非とも実施されねばならない。

表1に示す14の調査区の中で、ランビルに匹敵する種数を持つ調査区はエクアドルのヤスニに設定されている¹¹⁾。ヤスニでは調査が完了していないため、表に示す1120に達する種数は25ヘクタール調査区の中の9ヘクタールに出現した種数を示す。調査が完了した段階で総種数がどこまで増えるかは明らかでは無い。種数はサンプルサイズに依存するので、調査区の広さが異なるデータ

表2 大面積調査区における小方形区(20m×20m)あたり林分構造変量

林分構造変量(単位)	データ数	最小値	最大値	平均値	標準誤差	標準偏差	歪度	尖度
最大胸高直径(cm)	1300	8.9	194.2	71.0	0.705	25.4	0.552	0.581
立木密度(1/400m ²)	1300	95.0	592.0	276.1	1.860	67.1	0.657	1.186
地上部現存量(t/ha)	1300	9.0	1826.1	520.2	7.860	283.4	0.860	1.030
胸高断面積合計(m ² /ha)	1300	2.2	124.5	42.8	0.502	18.1	0.586	0.370
部分集団(階層)数	1300	2.0	7.0	4.3	0.023	0.825	0.438	0.025

表3 森林構造指標諸量の地形依存性に関する分散分析表

森林構造諸量	地形変量			
	斜面標高	斜面凹凸度	斜面方位	斜面傾斜
立木密度	**	**	**	**
最大胸高直径	**	**	*	*
胸高断面積合計	**	**	*	NS
地上部現存量	**	**	NS	NS
部分集団(階層)数	**	NS	NS	NS

** : P < 0.01で有意 * : P < 0.05で有意 NS : 有意差なし

を比較する際には注意を要する。ランビルのデータを用いて種数-面積曲線を描き9ヘクタールに出現する種数を算出すると980種となるから、9ヘクタールの調査面積ではヤスニの種数はランビルをそれ越えている。調査完了時に明らかとなるヤスニの種数-面積曲線は52ヘクタール調査区あたりの総種数推定値を与える筈であるから、既に述べたCTFS大面積調査区ネットワークではヤスニの森の種数-面積曲線が注目すべき話題の一つとなっている(R. Condit, 私信)。ヤスニとランビルは生物地理学的に大きく異なり、それは優占樹木に反映されている。ゴンドワナに属するヤスニではマメ科の樹木(118種)が多く、ローラシアに属シタバガキ科樹木(86種)が優占するランビルと組成的に大きく異なる。ヤスニの森ではクスノキ科の樹木が2番目に多く、82種が調査区に出現する。一方、ランビルのクスノキ科は2番目に多い樹木ではないものの、それでも70種は記録されている。これらの違いの更なる議論は今後の検討課題であるが、一般的に南米の森の種多様性はアジアのそれに比べて高いと言われている。

南米の森に関連して私見をお許し頂ければ、調査区が設定されていないものの、エクアドルに近いギアナ高地の高い種多様性は世界的に有名であり、調査に伴う困難を克服して挑戦する価値のある研究サイトである。彼の地の高い種多様性は、そこがゴンドワナの中心で歴史的に熱帯環境が持

続したこと、隔離環境下にあったこと、人の干渉が及びにくかったことなどがあげられていて、生物地理学の秘境とされている。私が初めて訪問した1980年代のサラワクの森には、日本人に対する研究鎖国も影響してか、日本人にとっては秘境の風格があった。10年でこの風格はボロボロとなり、狭いサイトに世界の大型プロジェクトがひしめき合っただけで森は痛めつけられ、研究公害の感すらある。かつてのサラワクが有した風格を持った研究サイトは、現在ではアジアのニューギニアと南米のギアナ高地にしかないような個人的観念にしばしば襲われる。元気のよい若手研究者の一念発起を促したいと書くには筆者はあまりに若すぎるが、ギアナ高地は日本が研究開発の先鞭をつけて欲しいサイトの一つである。

記述を種多様性の一般論に戻すが、種多様性の問題は、新しい種を生み出す機構、既存種が絶滅する機構、既存種が維持される機構の3つに分解して考えることができる。始めの2つの機構は歴史的生物地理学の課題と深く関わる。熱帯林のLTERに期待される役割は、第3の機構解明に資する豊富なデータを蓄積することである。しかし、ランビルでこれまでに集めることのできたデータは極僅かである。現存の乏しいデータを基に、ランビルの高い種多様性について可能な限りの解釈を試みるとすれば、それらの解釈や説明法は大別して気候要因説と生態要因説に区分される。気候要因説の根拠としては、降雨の季節性は明瞭ではあるものの絶えず湿潤な気候環境があげられる(図2、表1)。ここで、降雨の季節性は、インドシナ半島における降雨の季節性のように、極端に雨の少ない乾季の存在を意味しない。温暖な気候は熱帯と温帯の多様性を説明するのに有効ではあっても、熱帯林間の多様性の違いの説明には必ずしも有効では無い。生態要因説の論拠としては、複雑な地形、痩せた2つの土壌タイプ、豪雨に伴う地滑りなどの自然攪乱頻度が高いことなどが挙げられる。生態学的要因説の論拠の多くは、調査

区内の森林構造や種組成の大きな局所変動と関わっている。

4. 森林構造の局所変動とその地形依存性

ランビルの森の構造は、樹高70mにも達する巨大なエマージェントツリーによって特徴づけられるが、樹高や現存量など構造の指標となる諸量は小方形区(20m×20m)間で局所的に大きく変動した¹⁸⁾(表2)。分散分析による統計学的検定では、森林構造の諸量は地形に依存して変化し、地形方向での予測性を持つことを示唆した(表3)¹⁸⁾。森林構造は種の多様性と理論的に独立であり得るが、巨大で局所変異の大きな構造は個々の種の住み場所や種の多様性に少なからぬ影響を与えているはずである。

5. 同属近縁種間の住み場所の分離と地形依存性

近縁種の多いことが熱帯林の高い種多様性を支えていると言われている。ランビルの森では多くの同属近縁種間で、住み場所の明瞭な分離、すなわち現象としての住み分けが認められる。その典型は主林冠を構成し、時にはエマージェントツリーとなるリュウノウジュ属(*Dryobalanops*) 2種(リュウノウジュ *D. aromatica*; ナガバノリュウノウジュ *D. lanceolata*) である(図4)¹⁹⁾。ランビルでは低標高の部分に粘土質土壌が、高標高の部分に砂質土壌が現れる。リュウノウジュは砂質土壌に高頻度で出現するが、ナガバノリュウノウジュは粘土質土壌に出現する。したがって、両種の住み場所の分離は明瞭であり、その境界は砂質土壌と粘土質土壌の境界に一致する。類似の住み場所の分離は、フネミノキ属(*Scaphium*) 3種(*S. borneense*, *S. longipetiolatum*, *S. macropodum*) についても認められる(図5)²⁰⁾。*S. borneense*は砂質土壌に、*S. longipetiolatum*と*S. macropodum*は粘土質土壌に出現し、*S. borneense*と他の2種間の住み場所の分離は明らかである。問題となるのは、*S. longipetiolatum*と*S. macropodum*の関係である。1種増えて3種系になると、2種系のリュウノウジュの場合のように単純にはいかない。また、*S. longipetiolatum*は個体数の少ない希少種である。幸いなことに、*S. longipetiolatum*はより標高の低い湿った土壌環境にのみ出現したので、*S. longipetiolatum*と*S. macropodum*の住み場所の分離も土壌の差で説明されている²⁰⁾。類似の現象が認められる3種系として、ショレア属パッキカルパ節3種についても研究が進行中である。結果はまだ公表されていないので詳しいことは不明であるが、フネミノキ属のように単純な説明が成立しな

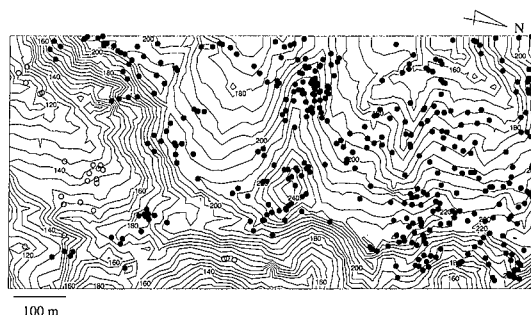


図4 リュウノウジュ2種の住み場所の分離
白丸がナガバノリュウノウジュ (DBH>30cm)、黒丸がリュウノウジュ (DBH>30cm) の個体配置を表す (Itoh et al., 1997を改変)。

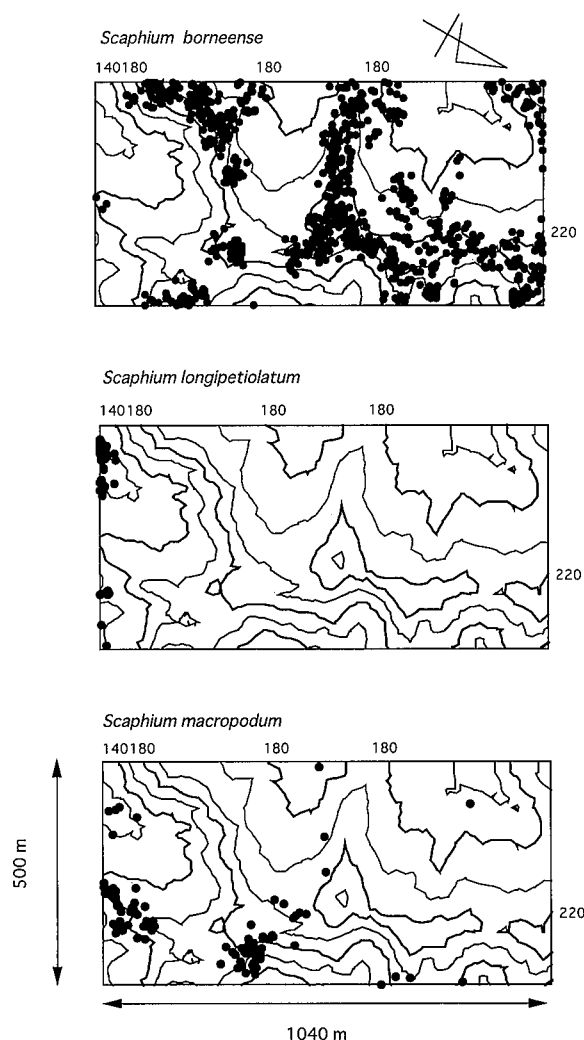


図5 フネミノキ属3種の住み場所の分離
丸印はDBH>1cm以上の樹木の個体配置を表す (Yamada et al., 1997を改変)。

いようである (桑原、私信)。

生活場所分離に関連して誰もが抱く興味の一つは、同属近縁種の種類が次第に増えて行くにしたがって、生活場所分離が如何にして可能となるか

という点である。マッカーサーたち²¹⁾が既に喝破したように、 n 種が住み分けるためには n 種の生活資源が必要であるという考え方は極めて解りやすい。 n 種の異なる生活資源や同じ資源の巧妙な資源分割様式を発見できない場合には、ハベル²²⁾たちの資源競争に関する中立説に甘んじなければならないのであろうか。これらのことを検証するため、8種系としてランビルに存在するバンレイシ科ゴニオサラマス属 (*Goniothalamus*) を選び、住み場所の解析の研究が進行中である。住み場所の分離はこの属についても認められるようであるが、その要因や内部機構は必ずしも明らかではない (服部、私信)。

ランビルの森では土壌と地形の間には有意な相関が認められる (Palmiotto、私信)。以下に地形に関する住み場所の分離問題について簡単に触れる。種同定に誤りが少なく、かつ調査区内に250個体以上出現する27の種について空間分布の局所変動と住み場所の地形依存性を予備的に検討した。この27種の中でフタバガキ科は23種であった。20m×20mの小方形区に出現する各々の種の個体数が地形の凹凸度に依存して変化するか否かを分散分析の手法により検定すると、地形に関するゼネラリスト (12種) と共にスペシャリスト (15種) が存在し、55%の種について地形が中立な環境条件で無いことが解った。この数値がニッチ説と中立説のうち、どちらを支持するか否かについては議論が分かれるが、ランビルの調査区で調査を行っている日本人グループはニッチ説支持に意見が傾きかけている。ギャップと非ギャップサイトに住み場所を区分して、類似の解析を進行中である。解析結果の詳細は報告されていないが、パナマの調査区とは異なり、ギャップ種と非ギャップ種が存在する (大久保、私信)。

6. リュウノウジュ属 2種の樹木が決める種多様性の変動パターン

20m×20mの小方形区ごとに、多様性指数 (フィッシャーの α) を算出し、それを地図化した。森林構造や個々の種の住み場所の局所変動が、地形の局所変動と対応したことは異なり、多様性指数の局所変動は必ずしも地形のみによっては説明できなかった。その原因を試行錯誤的に検討して行くと、リュウノウジュ 2種が優占する所では多様性指数が小さくなる可能性が浮かびあがって来た。単一種の優占 (モノドミナンス) が群集の種多様性を減少させることは広く知られている。リュウノウジュ 2種の胸高断面積合計が多様性指数の変動に与える効果を分散分析の手法を用いて

検定すると、その結果はリュウノウジュ 2種の優占が多様性を下げることが支持した。種多様性は、個々の種の住み場所の重なりの結果として表出される。個々の種の住み場所が地形に強く束縛される一方、全体としての種の多様性が特定の種の存在に強く影響される現象は、一見矛盾するようにも見える。これは、種の多様性が生物と環境、生物と生物の間の複雑なネットワークによって決定されることを示している。熱帯林の多様性には不明な部分が多く、長期継続観察をキーワードとする更なる持続的な研究が必要である。

7. おわりに

その詳細は述べないが、イリッペナツツの輸出統計を解析すると、ナツツの木の開花周期は戦前では約7年と4年の疑似周期が、戦後では約4年と2年の疑似周期が卓越していた。ナツツの木の開花は経験的に強度の乾燥と結びついているので、ナツツの輸出統計は強度乾燥の起こり方を意味している。戦後は強度の乾燥が高頻度で出現するようになったのであろうか。

ランビルの森では1996年春から1997春にかけて断続的に開花が続いた。1997春 (5月) に開花した樹木の果実は成熟し、1997年10月現在林床に落下している。開花の起こり方にも局所的な変動が大きい。ランビルの公園は公簿面積7000ヘクタール弱の小さな公園である。新聞やテレビ等で広く知られることとなった1996年春の故井上民二のランビルの一斉開花は、東大、愛媛大、京大が建設したツリータワーの周辺で生じた。タワーから数キロメートル離れた大面積調査区では、リュウノウジュを除けば、他の樹種の開花は疎らであった。大面積調査区への開花波のピークの訪れは、それより数カ月遅れの1996年の夏であった。この時タワー周辺の木には残り花しかなかった。1997年5月にはタワー周辺の樹木に開花はほとんど無かったが、大面積調査区では1996年夏には咲かなかった別種の樹木が集中的に開花した。不思議なことに、この時、タワーとも大面積調査区とも全く別の公園内の場所で、かなりの規模の一斉開花が生じていたのである。

1997年春の開花は、東京大学のグループが報じているインドネシアの東カリマンタンの開花と連動しているようにも思える。サラワクの他地区 (クチン、シブ、ピンツル) では、1996年には開花せず、1997年春から10月現在にかけて断続的に開花が生じている。1997年10月のサラワク訪問時投宿したミリ地区西端のニアにあるサラワク森林局の苗畑では、10月にイリッペナツツの果実が成

熟しかかっていた。したがって、1996年春のランビルの開花はサラワク全体を考えた時、極めて局所的現象であった。本格的開花は、共同研究者のアシュトンが一斉開花の論文を書く手がかりとしたエルニーニョ年、1997年であったことは経験的に疑うことはできない。

一斉開花は森林修復の第一歩であり、その理解は例え現象論的な理解ではあっても、苗木生産という極めて現実的な問題の解決と直結している。既に述べたように、この現象一つを取ってみても、その局所的様相は極めて複雑である。また、この現象が時間的に極めて不規則で、予測性に乏しいことは広く知られている。したがって、その全貌を理解するためには、長期間の観察を必要とする。

気候が変わる、森が変わる。これは根拠のある予測であろう。では、森は何時、どのように変わるのであるか？ 私たちが問いたいのはこれである。人が生きる、森が失われる。どのようにしたら、森を回復できるか？ この難問解決には、大面積長期観察による良質なデータが必要であると私たちは信じている。

謝 辞

この研究は文部省創成的基礎研究費（代表者、田村三郎、佐々木恵彦）、文部省国際学術研究（現地調査）、環境庁特別研究費、日本生命財団、日産科学財団、等々の研究助成によって支えられてきました。これらのスポンサーの暖かいご支援に感謝します。また、いつも暖かく私達を迎え入れて下さいましたサラワク森林局、サラワク州政府に感謝します。また、苦楽を共にしてきた日本、サラワク、アメリカの共同研究者の皆様へ感謝致します。

文 献

- 1) Callahan, J.T. (1984). Long-term ecological Research. *BioScience*, 34, 363-366.
- 2) Likens, G.E. (1987) Long-Term Studies in Ecology: Approaches and Alternatives. Springer, New York.
- 3) Breneman and Blinn eds. (1987) Long-Term Ecological Research in the United States: a Network of Research Sites 1987. Forest Science Department Oregon State University, Corvallis.
- 4) National Science Foundation (1988) Supplements for Researches at Long-Term Ecological Research Sites. National Science Foundation, Washington.
- 5) US MAB Programs (1990) Bibliography on the International Network of Biosphere Reserves. US Department of State, Washington, D.C.
- 6) MAB Programs of Europe and North America (1993) Access: a Directory of Contacts, Environmental Data Bases, and Scientific Infrastructure on 175 Biosphere Reserves in 32 Countries. US Department of State, Washington, D.C.
- 7) MAB Programs of Europe and North America (1995) Biosphere Reserve Integrated Monitoring. US Department of State, Washington, D.C.
- 8) Shidei, T. and Kira, T. eds. (1977) Primary Productivity of Japanese Forests: JIBP Synthesis 16. University of Tokyo Press, Tokyo.
- 9) Kira, T., Ono, Y. and Hosokawa, T. eds. (1978) Biological Production in a Warm-temperate Evergreen Oak Forest of Japan: JIBP Synthesis 18. University of Tokyo Press, Tokyo.
- 10) Hubbel, S.P. and Foster, R.B. (1983) Diversity of canopy trees in a neotropical forest and implications for conservation. In: Ecology and Management, ed. by Sutton, S.L., Whitmore, T.C. and Chadwick, A.C., 25-41, British Ecological Society, Oxford.
- 11) Center for Tropical Forest Science (1998) Forest Diversity and Dynamism: Results from the Global Network of Large-Scale Demographic Plots. Center for Tropical Forest Science, Smithsonian Institution, Washington D.C.
- 12) Yamakura, T., Yamada, I., Inoue, T. and Oginno, K. (1995) A long-term and large-scale research of the Lambir rain forest in Sarawak: progress and conceptual background of Japanese activity. *Tropics* 4, 259-276.
- 13) 田村三郎 (1998) 地球環境再生への試み：劣悪環境の現地に立って。研成社，東京。
- 14) 山倉拓夫 (1991) サラワクの混合フタバガキ林における大面積調査区の設定。日本熱帯生態学会ニューズレター4, 1-6.
- 15) Yamakura, T. *et al.* (1995) Topography of a large-scale research plot established within a tropical rain forest at Lambir, Sarawak. *Tropics* 5, 41-56.
- 16) Ashton, P.S. (1989) Funding Priorities for

Research toward Effective Sustainable Management of Biodiversity Resources in Tropical Asia. Report of a Workshop Sponsored by NSF and USAID, Bangkok, March 27-30, 1989.

- 17) Manokaran *et al.* (1992) Stand Table and Distribution of Species in the 50-ha Research Plot at Pasoh Forest Reserve. Forest Research Institute Malaysia, Kepong, Malaysia.
- 18) Yamakura, T. *et al.* (1996) Forest structure of a tropical rain forest at Lambir, Sarawak with special reference to the dependency of its physiognomic dimensions on topography. *Tropics* 6, 1-18.
- 19) Itoh, I. *et al.* (1997) Spatial distribution patterns of two predominant emergent trees in a tropical rain forest in Sarawak, Malaysia. *Plant Ecology* 132, 121-136.
- 20) Yamada, T. *et al.* (1997) Topography dependent spatial pattern and habitat segregation of sympatric *Scaphium* species in a tropical rain forest at Lambir, Sarawak. *Tropics* 7, 57-66.
- 21) MacArthur, R.H. (1972) *Geographical Ecology*. Harper & Row, New York.
- 22) Hubbell, S.P. and Robin Foster (1990) Structure, dynamics and equilibrium status of old-growth forest on Barro Colorado Island. In: *Four Neotropical Forests*, ed. by Gentry, A.H., 522-541, Yale University Press, New Haven, CT.