

国際熱帯林研究をめぐる諸問題

3. 熱帯多雨林の種の多様性と動態—西スマトラの事例から—

堀 田 満

鹿児島大学理学部教授

Recent Move on International Tropical Forest Research

3. Species richness and dynamics of the tropical rain forest, an example of West Sumatra

Mitsuru HOTTA

Professor, Department of Biology, Faculty of Science, Kagoshima University

Kourimoto 1-21-35, Kagoshima 890, Japan

In Mt, Gadut area of Padang, Sumatra Nature Study Project established 6 permanent plots for study of tropical rain forest structure and its dynamics, such as the foot hill plots (Gajabuih, Pinang Pinang, Pinang Pinang Bawah, Pinang Pinang Atas), the hill plot (Airsirah), and the mountain plot (G. Gadut). This region characterized by heavy rainfall, annual precipitation reached 6000–8000 mm.

Number of tree species of these plots given the richest flora in tropical region; over 300 species in 1 ha Pinang Pinang plot (DBH > 8 cm), and 276 species in narrow 0.33 ha of Pinang Pinang Atas transect (DBH > 5 cm).

This richness caused by:

(1) Multistratum construction of the foot hill forest resulted vertical complexity of the tree species.

(2) Species distributions depend by topographical gradients and mosaic environmental factors resulted horizontal complexity of forest structure.

(3) Gap regeneration process of the forest resulted to complexity mosaic distribution pattern of tree species.

These things will contribute to the richness of species number of the foot hill plots.

These plots have special tree genera. The genus *Eugenia* (Myrtaceae) and *Diospyros* (Ebenaceae) have many species in a narrow area of the plots. Species of these genera closely related and occupied same habitat (under the canopy tree layer). Twenty-five genera belonging to the family Sapotaceae, Fagaceae, Burseraceae, and others characterized by this strange speciation group that represented more than 40% of tree species of the plots.

The tree species that only one tree appears in plots are much too. In Pinang Pinang Atas transect, for example, 112 species, ca. 2 / 5 of 276 species, found only one tree in

the plot.

Studies about speciation of the various tree groups are necessary for understanding of richness in the tropical rain forest.

1. はじめに

湿潤な熱帯地域に成立する熱帯多雨林は、構造の複雑さと種の多様性で特徴づけられている。多くの場合、胸高直径 10 cm 以上の木本植物だけを取り上げてもヘクタールあたり 100–200 種にのぼる樹木が生活している。それより小さな木本植物や、林床の草本植物、樹幹や林冠に生活する着生の植物までも含めるとその種数は膨大なものにのぼるだろうが、その全貌はまだはっきりしていない。種類数の豊富な熱帯多雨林の数ヘクタールの地域内には、多分温帯地域ではもっとも植物相が豊富な地域とされている日本列島の 1 つの府県に分布するほどの植物が生育しているだろう。そのような種数の豊富さに引き換えて、東南アジア熱帯の植物の分類学的な研究は、記載的な段階さえまだ未完成である。なんとか信頼に足る地方植物誌がまとめられているのはマレー半島とジャバぐらいで、他の地域では 100 年ほど前に出された地域植物誌があるか、簡単なチェックリストやあるいはうまく行けば特定の群のモノグラフが出されているだけである。相手の種類が多くて、それを調べる手掛かりになる文献がないものだから、東南アジアの森林調査のときにあう植物の種の同定はなかなか進まない。また東南アジア地域では現地に根を下ろした植物分類学の研究者も絶対的に足りない。日本でも植物分類学自体が絶滅するのではないかと危惧されている学問分野になってしまっているから、温帯圏からやってきた研究者の問題とする植物を都合よく同定できる現地研究者がいないことを嘆くわけにはいかない。

さらに熱帯での森林調査で樹木の同定を困難にしているのは、生態調査で採集される植物標本の大部分が同定や分類のための資料標本としては不完全な標本であることである。日本の生物学の教育では、野外調査では基本的な調査技術である標本の作り方はほとんど教えられないことがない。標本が生殖器官を付けた完全標本であれば、時間はかかるが研究を進めれば確実にどの植物群に所属するものであるかは分かるし、未記載のものであれば新属なり新種として記載報告できる。しかし苦勞して採集された標本であっても不完全

標本であれば、それを分類学的な研究の対象として取り上げるほど分類研究者は暇ではないし、そのような資料を完全に保管できるほどの人手も標本室の空間もない。また不完全な標本を基礎にしてでは研究の進みようがないのである。

そういうわけで熱帯地域での森林調査を、正確に種の同定にもとづいて進めるのには大変な時間と努力を必要とするし、ちょっとした短期間の現地調査で何らかの結果を出そうとするならば、種の同定という馬鹿なことをしてはいけないことは「賢い研究者」は良く知っている。

この報告はスマトラでの約 10 年間の継続調査の結果にもとづいて、熱帯の多様性のきわめて高い森林の実体と分類群を基本にした動態について概括してみたい。私は分類、それもサトイモ科やバショウ科などの草本性の植物群を研究材料としてきたから、スマトラの熱帯林で木本植物の分類的な問題と取り組むのはいささかお門違いではあるのだが、他に研究者がいなかったばかりに森林調査の一部を受け持つはめになった。難しい同定業も少しはやったおかげで、10 年かかってやっと何種類ぐらいの樹木があるかがいえるようになってきた。その結果をもとにして森林の動態について触れてみたい。この調査は川村俊蔵博士（現京都大学名誉教授）を日本側の、Amsir Bakar 博士（アングラス大学理学部）をインドネシア側のチームリーダーとして組織されたスマトラ自然研究計画の中の植物・森林班（私と現愛媛大学教授萩野和彦博士が代表）が 1980 年から 89 年にかけて行なったものである。

2. 調査地域の地理的特徴と設定された調査区

スマトラ島はその西側を南から北までバリサン山脈が走っている。その赤道直下の南緯 2 度、バリサン山脈の西側の狭い海岸平野に西スマトラ州の州都パダン市がある。このパダン市の東部、バリサン山脈から張り出した山塊の一つがガド山 G. Gadut 1860 m で、そこに深くえぐれこんだ谷がウルガドの谷である。この谷はインド洋側に大きく口を開き、谷の奥は 1000 m

表1 設定されたプロットと樹木種数

Plot	面積(ha)	標高(m)	設定	種数(8cm以上)	種数(5cm以上)
PIN (Pinang ²)	1.0041	490-520	Aug. 1981	304	-
PBA (Pinang ² Bawah)	0.0880	470	Sept. 1984	39	61
PAT (Pinang ² Atas)	0.338	460-550	Aug. 1984	173	274
GAJ (Gajabuih)	0.9054	500-595	Dec. 1980	248	-
AIR (Airsirah)	0.0961	1130	Sept. 1980	69	92
GAD (G. Gadut)	0.1	1550	Jan. 1983	60	78

近くのきり立った崖になっている。そのためかインド洋からの湿った風をまともに受けとめて雨が非常に多い場所になる。海岸に位置するパダン市でも年間降水量は4800 mm 近いのであるが、ウルガドの谷の入口近くのバリサン山脈の山麓に位置するインダルン Indarung では約6000 mm に達している。我々がプロットを設定した場所の雨量は、観測値はないが、パダンとインダルンの降水量からすると7000-8000 mm に達していると推定される。しかもこの地域は赤道直下に位置するため年に2回の乾・雨季が繰り返され、パダンの乾季の月平均降水量は、驚くべきことに同じ熱帯圏のジャカルタやメダンの雨季の月平均降水量に匹敵するか、あるいはそれよりも多い。この雨量からは、この地域では地形的に乾燥するような場所を除いては植物の生長に対する水分ストレスは、ほとんどないと考えられる。わずかの期間のデータしかないが、設定されたプロットで測定された土壌水分含有率はほとんど飽和状態で、数箇月で水分測定のために設定された機器が崩壊し、測定不能になってしまった。このような多雨地帯、地球上では年雨量ではもっと多い場所はあるが、年間を通じてずっと湿潤な地帯は他にはないであろう。

この多雨地域に、私達は結局6つの森林調査のプロットを設定した(表1)。それぞれのプロットの基本データは表に示されているが、特徴を簡単に述べると：

Pinang Pinang (PIN) と Gajabuih (GAJ) プロットはどちらも約1ヘクタールの面積があり、我々の調査の基本プロットで、山麓フタバガキ混交林と呼びたいものであるが、後でも述べるようにフタバガキ科の樹木はそれほど多くなく、ブナ科の樹木が優占する奇妙な林で、巨大高木にはウルシ科の *Swintonia schwenkii* が多い。また PIN プロットの近くには1979-80年に伐採され、その後は火入れされずに放置された所に成立した二次林にあり、そこに設定され

た Pinang Pinang Bawah (PBW) プロットと谷から尾根そして反対側の谷までの巾10 m、長さ370 m の Pinang Pinang Atas Transect (PAT) が設定されている。このトランセクトプロットは、地形に対応した森林構成樹種や森林構造、あるいは生長の違いを調査するために設定された。さらにこれら低山地のプロットのほかに、Airsirah 峠の近くの標高1100 m 地点に Airsirah プロット (AIR) が、またガド山の標高1650 m の地点には G. Gadot プロット (GAD) が高地プロットとして設定された(図1)。これら高地プロットは標高の違いによる森林構成樹種の違いや森林動態の違いを解析・比較するために設けられたものである。

それぞれのプロットは異なった時期に設定されたが、設定以後綿密な樹木標本の採集と胸高直径の測定が繰り返されてきた。しかし測定は日本の国内的な事情、特に研究費の関係から、一定の期間ごとには実施することができなかった。それでも長いものではほぼ10年の長さにわたる胸高直径の測定データを得ることができた。調査期間中に開花したり結実した樹木はそれほど多くはない。そのためこれら森林を構成する樹種の同定は難渋した。標本はボゴール標本館の所蔵標本と比較検討されたが、分類学的な検討を進めるためには標本館の標本そのものの分類・整理から始めなければならなかったものも多かった。

G. GADUT AREA

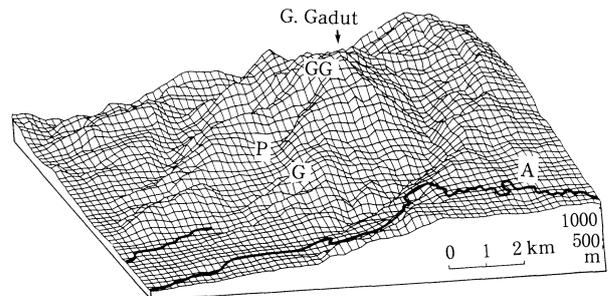


図1 ガド山域 岡田博士の原図(1984)による。
各プロットの位置: A, Airsirah; G, Gajabuih;
P, Pinang Pinang; GG, G. Gadut

3. 記録された種類

10年間の調査で、各プロットを構成している樹種数がほぼ判明した。まだ所属の科さえはっきりしない未同定のものが約10%あるが、それでも種類数がどれほどかはほぼ明らかになってきた。それぞれのプロットごとの木本植物の種類数を表2に示しておく。面積1ヘクタールのPINプロットでは胸高直径8cm以上の木本植物が300種を越え、GAJプロットではやや少ないといっても248種が記録された。またPATでは、面積は0.37ヘクタールに過ぎないのに胸高直径5cm以上では274種、8cm以上をとってみても173種にのぼる。これら3プロットの約10×10mのサブプロットを単位として種類面積曲線をグラフにしてみると(図2)、我々が設定したプロット面積のサイズでは種類の増加はまだとまらないように見える。またこの曲線の途中で数サブプロットの区間では種類の増加が見られない部分が出現する。それはこれほどの広がりでは種類組成で均質な森林が存在していることの反映とも受け取れる。

それにしてもPATでの増加のカーブの立ち上がり方は著しい。これは胸高直径5cm以上のものを拾ったために加入した種類数が多くなったことと、谷から

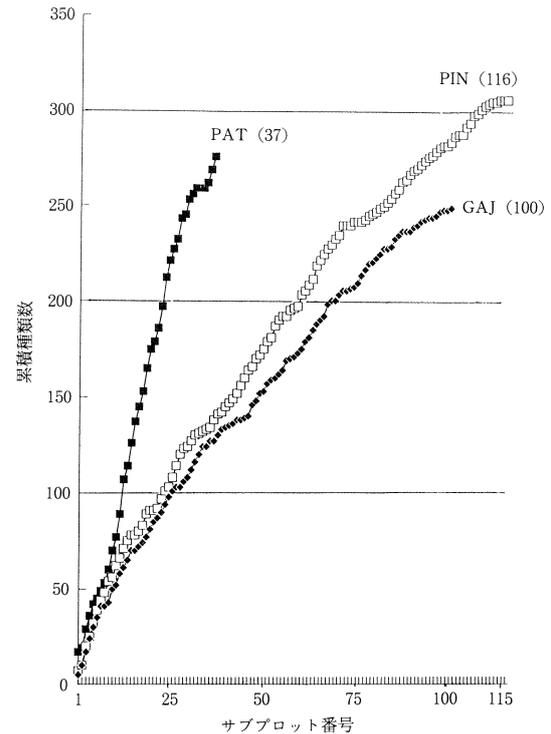


図2 ガド山域の3プロットの各サブプロットを単位とした種類面積曲線

PATは胸高直径5cm以上。PINとGAJは胸高直径8cm以上の種数。サブプロットは約10×10mである。()内はサブプロット数。

表2 ガド山域のプロット内に5種以上の種が記録された属

	種数	PBA	PIN	PAT	GAJ	AIR	GAD
<i>Eugenia</i> (MYRT)	22(2)	0	15	9	11	3	3
<i>Ficus</i> (MORA)	18	7	9	8	6	1	1
<i>Litsea</i> (LAUR)	16(2)	1	7	6	11	3	4
<i>Lithocarpus</i> (FAGA)	12(2)	2	11	3	6	2	2
<i>Elaeocarpus</i> (ELAE)	12(3)	1	0	8	1	1	6
<i>Palagium</i> (SAPO)	11(1)	4	6	4	5	2	0
<i>Aglaia</i> (MELI)	11(1)	0	6	6	4	2	0
<i>Mallotus</i> (EUPH)	10	2	3	5	5	1	0
<i>Diospyros</i> (EBEN)	9	1	4	6	4	0	0
<i>Canarium</i> (BRUS)	9	0	5	5	6	2	1
<i>Aporosa</i> (EUPH)	8(1)	0	8	2	3	1	0
<i>Sterculia</i> (STER)	8	1	8	4	4	0	0
<i>Dysoxylum</i> (MELA)	7(1)	2	4	6	3	0	0
<i>Xanthophyllum</i> (POLY)	7	0	4	5	1	1	1
<i>Shorea</i> (DIPT)	7	0	3	4	4	0	0
<i>Memecylon</i> (MELA)	7	0	4	3	3	0	2
<i>Macaranga</i> (EUPH)	7	5	4	5	5	1	1
<i>Quercus</i> (FAGA)	6	0	5	4	4	1	0
<i>Cryptocarya</i> (LAUR)	6	0	3	1	3	1	0
<i>Phoebe</i> (LAUR)	5(1)	0	2	5	1	1	0
<i>Castanopsis</i> (FAGA)	5(1)	0	3	1	4	1	0
<i>Knema</i> (MYRI)	5(2)	0	4	4	3	2	0
<i>Nephelium</i> (SAPI)	5	3	5	4	3	0	0
<i>Ilex</i> (AQUI)	5	1	1	0	1	1	2
<i>Cinnamomum</i> (LAUR)	5	0	2	4	2	2	1
合計	223	30	126	112	103	29	24

()内の数字は同定が不確実な種数。

尾根までの異なった地形環境や一部に二次林を含むためにそのような林に出現する種類が加わったことが原因になっているだろう。ウルガドの森林の木本植物のこの高い多様性は約1ヘクタールの広さに日本列島全域に分布する高木性の樹木の種類と同じほどの種類が詰まっていることを示している数値である。また、熱帯域の森林で記録される種類数としても、多分特別に豊富な種類数であろう。

AIR と GAD の2つの高地の森林は、どちらも0.1ヘクタールの小さなプロットであるが、前者では92種(5cm以上)が、またGADでは78種(5cm以上)が出現している。二次林をとっていても0.1ヘクタールのPBAプロットでは5cm以上が61種、8cm以上に限っても39種が記録された。比較的単純な樹種構成を有しているとされる高地や二次林の林さえも、ガド山域ではこのような高い種数を維持しているのである。

このような多数にのぼる樹木はどの分類群に属しているのだろうか。第2表にはガド山域の6つのプロット全体から、記録された種数が5種以上ある属をまとめてある。特に多くの種を産しているのはフトモモ属 *Eugenia* で20種をこえる。この属はPINプロットからは15種も記録されたが、高地プロットにも出現している。クワ科のイヌビワ類 *Ficus* は18種、クスノキ科のハマビワ属 *Litsea* は16種、他に10種をこえるものにマテバシイ属 *Lithocarpus*、ホルトノキ属 *Elaeocarpus*、オオバアカテツ属 *Palaquium*、モラン属 *Aglaia*、それにアカマガシワ属 *Mallotus* の諸属がある。これら5種以上出現する属の総種数は223種になり、標高500mから600mに設定された低地プロットでは、それぞれのプロットに分布する種数の40%以上を占める。すなわち熱帯低地域で非常に種分化をした少数の植物群が、その地域に分布する樹木種数の約半分を代表していることがわかる。高地ではこの率は30%前後になるが、それは低地には分布しない樹種群(たとえばクルミ科、マンサク科等)が出現すること、また熱帯低地で分化している植物群の多くは標高1000m以上には、特別な代表者しか生育していないことによる。

また、科レベルでまとめてみると、バンレイシ科(30種)、トウダイグサ科(54種)、ブナ科(28種)、クスノキ科(71種)、センダン科(31種)、フトモモ科(26種)、アカテツ科(23種)などが多くの種が分布しているものである。これらの多くは熱帯域を分布中心

とするものであるが、温帯系の植物群とされるブナ科が低地のPINプロットでは19種、GAJプロットで14種、PATトランセクトにも8種が記録された。面積が異なるため単純には比較できないAIRやGADの高地プロットの種数をはるかに上まわっていることが注目される。

逆に西マレーシア熱帯多雨林を代表する樹木群であるフタバガキ科は、17種が記録されたが、それは西マレーシア地域の樹種が豊富な熱帯の混交林としては異常ともいえる少ない種数である。またフタバガキ科樹木はガド山域では種数が少ないだけでなく、単位面積あたりの胸高断面積で比較しても、各プロットともブナ科よりも小さい値をとる。

このように、我々がプロットを設定したガド山域の低地の森林は、西マレーシア熱帯の現在までの報告された森林とは、構成樹種相が異なりブナ科が多く、フタバガキ科が少なく、トウダイグサ科やクスノキ科、それにバンレイシ科などの種類数の多い特異な林であることがはっきりした。

そして、これほど多数の樹木種が、森林の中でどのような構造を作っているのかがまず問題になる。

4. 樹種群と森林の構造

ガド山域の多数にのぼる木本植物が、森林のどの階層を占めて生活しているかについては、甲山(京大、生態研)と鈴木(鹿大、教養)の両博士によってPINプロットの胸高直径を測定してきた全ての樹木の樹高が測定されたことで、状況が明らかになってきた。ある分類群に所属する樹木の樹高は、その地域に生育する背の低い幼木から相対的に高い成木までのすべてを含むから、低いものから高いものまでの連続的な値をとる。そのため、すべての樹種をこみにして、樹高一直径の散布図を描くと、測定された値はある巾をもった線上に集中し、直径と樹高の関係は一定の数式であらわすことができる。ところが、分類群(科なり属、場合によっては種)ごとに、樹高を総覧してみると(図3)、それぞれの分類群ごとに最高樹高とでもいえるものが存在する。ウルシ科の *Swintonia schwenkii* の開花結実する成熟木は樹高50~60mに達するが、ブナ科のマテバシイ属 *Lithocarpus*、アカガシ類 *Quercus*、クリガシ属 *Castanopsis* はいずれも成熟木は30mを越えることが多いが、40m以上のものは少数であるし、45m以上のものはなかった。ランブータ

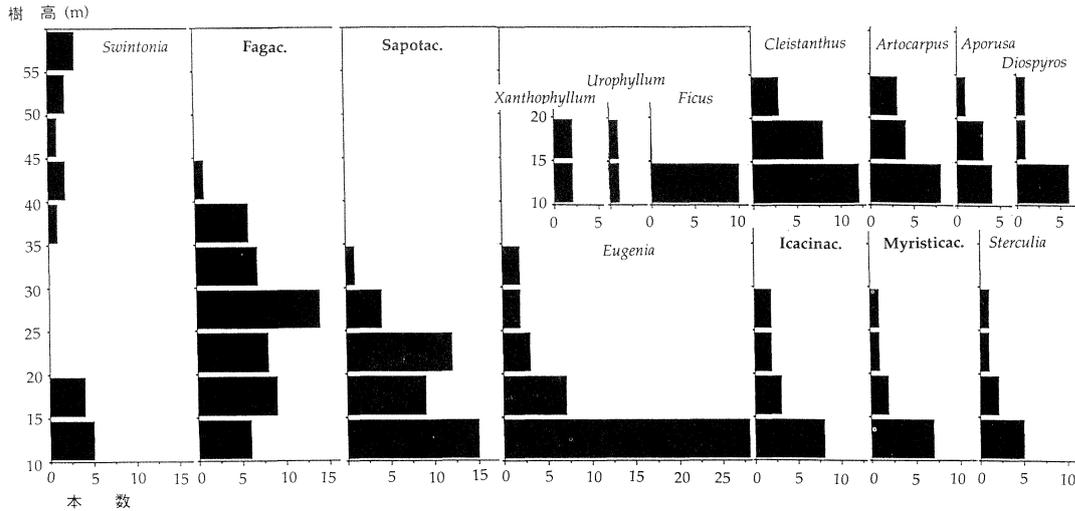


図3 各樹木群の樹高の分布のヒストグラム 甲山・鈴木(1989年調査)の未発表データにより堀田作図。

ンの仲間 *Nephelium* や多くの種が記録されたセンダン科 Meliaceae も、このブナ科の樹木と同様に、40 m クラスにまでにはなり、林冠の第一層をつくるが、それを突き抜けて超出木になることのないものである。

ガド山域で、1つの属としてはもっとも多くの種が記録されたフトモモ属 *Eugenia* は、ほとんどの種が20 m どりまりで、ごく少数の種のみが30 m に達するが、40 m に達し、林冠の第一層を形成する種はなかった。アカテツ科 Sapotaceae も多くの属と種が記録されたものであるが、その樹高分布はフトモモ属とほぼ同じである。

その次に樹高25 m から30 m クラスのクロタキカズラ科 Icacinaceae、ニクズク科 Myristicaceae、などが位置するが、これらは樹高30 m 以上になることはない。

さらに、その下層に位置し、樹高20 m クラスで成熟する樹木群にカキノキ属 *Diospyros*、「沈香」の仲間(ジンチョウゲ科)の *Gonystylus forbesii*、それにトウダイグサ科の *Cleistanthus* spp.がある。これらは樹高20 m 以上に達するが、林冠木にはならないものである。この群にはキワタ科のドリアン属 *Durio*、クワ科のパンノキ属 *Artocarpus* (河岸林には樹高45 m 以上にまでなる種がある)、トウダイグサ科の *Aporosa*、アカメガシワ属 *Mallotus*、サガリバナ科のサガリバナ属 *Barringtonia* などがあげられよう。

また、樹高が20 m に達しない小高木群もある。アカネ科の *Urophyllum*、ヒメハギ科の *Xanthophyllum*、クワ科のイヌビワ類 *Ficus* (着生—しめ殺し型の種は除く)、ノボタン科の *Pternandra* や *Memecylon*

などである。

これらはいずれも胸高直径10 cm 以上になる木本性のものであるが、その他に直径10 cm にまで至らず、樹高もせいぜい3~10 m にしかならないアカネ科のルリミノキ *Lasianthus* やボチョウジ属 *Psychotria* などの木本植物も林床には多い。

超出木や林冠の第1層に優占する樹木群 (*Swintonia schwenkii*, *Lithocarpus* spp., *Quercus* spp., *Castanopsis* spp., *Barringtonia* spp., *Nephelium* spp., *Calophyllum soulattri*, フタバガキ科, カンラン科など)の散布体はいずれも比較的大型で重い果実で、そのほとんどは1個の種子を入れている。そしてこの果実はフタバガキ科や *Swintonia schwenkii* のように散布(ソフトランディング?)のための翼が発達している場合もあるが、それでも遠距離の散布はしていないことがはっきりしている。ランブータン *Nephelium* やテリハボク類のように果肉が動物の餌となり散布されるものでは、散布距離は少し大きくなるようである。ドングリ(ブナ科)やサガリバナ類の大きくて重い果実は、見ているかぎり親木のそばにしか落ちていない。これらの林冠木や超出木になる樹木では樹高のサイズクラスの分布を見ると、かならずしも小さなものが多くて、大きなものが少ないという一般的な(正常な)分布にはなっていないことが多い(図3参照)。*Swintonia schwenkii* では樹高20 m 以下の幼木かそれとも30 m 以上の亜成木や成木しか見られなかった。逆にブナ科では亜成木の25-30 m クラスの樹高の木がもっとも多くてそれよりも大きいものも小さいものも個体数が少なくなっていた。テリハボク属

の *Calophyllum soulattri* も成木と直径 8 cm 以下の幼木のみから集団が構成されていた。また幼木の個体数が相対的に多い野生ランブータンやカンラン科でも幼木の数は必ずしも多くはない。超出木や林冠木の樹高の分布に見られるこのような片寄り(種子(果実)散布とその後の定着、林冠木あるいは超出木への生長過程における、これら樹木群の特異性の反映と考えられるが、その実体についてはよくは分からない。

非常に多数の種からなるガド山域の森林は、それを構成している樹種の繁殖に達した樹高に注目すると、森林のそれぞれの階層を占める樹種群が存在しているといえそうである。このことは、それぞれの階層における光条件の違いに、それぞれの階層を構成している樹種群が何らかの生理的・形態的な適応をしていることによるものであろうし、それはまた樹木種や樹木系統群の特性として解析されるべきものであろう。熱帯の樹高が高く林冠が凸凹した構造の森林は、林冠から林内、林床にいたる空間に多様な光環境を産み出し、それらの光環境に適応した多様な樹木群を産み出してきたのであろう。

さらに、林冠木や超出木の枯死、風倒によって形成されるギャップは森林の光環境を突然に変化させる。オオバギ類 *Macaranga* spp.、アカメガシワ類 *Malotus* spp.、イヌビワ類 *Ficus* spp. の種など、ギャップに特徴的に出現する樹木種や野生バナナに代表されるギャップに出現する草本植物は多く知られているが、そのことがまた森林の複雑な樹種構成をもたらしている。面白いことに典型的なギャップ種とされるオオバギ類はガド山域ではギャップではない、成熟した自然林にも多少とも見られる。それらの約 65% は樹高 20 m 以下の未成木であるが、ギャップ形成まで待機しているように見受けられる。しかし、日本南部にまで分布するオオバギ *M. tanalius* は自然林内には見られず、またそのようなところに形成されたギャップにも出現しないが、大規模な人為的破壊が起こると侵入してくる。同じような現象はショウジョウハグマ属の木本になる種 *Vernonia arborea* でも認められる。この種は森林が人為的に破壊された後には広く出現するが、自然林内に形成されたギャップには稀にしか見られない。

5. 地形と種の分布

階層的な森林構造の形成は、光環境に対する様々な

適応形態を産み出し、そのことによって多様な種を森林の構成体として維持してきたように見えるが、もう一つの熱帯多雨林の多様性の維持システムとして、地形や土壌条件、特に水分条件が複雑な生育環境を作りだしていることを見逃すわけには行かない。

PAT トランセクトは全長 370 m、巾が 10 m の尾根から両側に谷底までのプロットであるが、ここで各種の植物の分布が地形とどのように関連しているかを調査した。草本植物では、サトイモ科の *Schismatoglottis* 属の 4 種の分布が代表的であるが、きれいな地形と対応した分布が認められた。この場合、山腹上部から尾根には *S. lancifolia* が、中部から谷までは *S. batoensis* と *S. rupestris* が住み分け的に分布し、*S. calypttrata* は川近くにだけ出現した。また 10 × 10 m のサブプロットを単位にして分布を見ると *S. batoensis* と *S. rupestris* は同じサブプロットに出現するが、細かく分布を調査すると群落としては混生することがなかった。また、例外的に尾根に 1 箇所だけ *S. batoensis* が分布しているが、これはよく調べてみると、この標高は丁度しょっちゅう雲がかかる高さで、尾根に 1 本ある *Aglaia* sp. の大木に雲粒がキャッチされ樹幹流となって流れ落ち、その近くだけは他は乾いていても湿潤な状態になっている場所であった。

サトイモ科植物だけではなく、イラクサ科のウワバミソウの仲間やイワタバコ科の多くの林床性草本植物も山腹中部から谷にかけての適湿な場所に分布していたが、ヤクシマラン属の *Apostasia nuda* の分布は山腹上部から尾根にかけてであった。これらの草本性の植物はいずれも林床性で、林床の光条件にはそれほどの違いはないから、その住み分け的な分布の原因は地形に対応した土壌水分量とその変動のパターンが原因しているように見えた。

林床性の草本植物では地形に対応した分布が多く種の種で明らかに認められたが、木本性の植物ではどうだろうか。トウダイグサ科の *Cleistanthus sumatranus* は川岸林に生活する種であるが *C. glandulosus* は明らかに山腹中部以上を分布域としている。両種とも二次林性の種ではない。またイヌビワ類には数種が記録されたが、そのうち *Ficus fistulosa* と *Ficus* sp. (*F. geocarpa* 群の種) は中腹から尾根に分布するが、これらは二次林性のギャップ種であるようだ。カキノキ属 *Diospyros*、マテバシイ属やアカガシ類、それにフタバガキ科の種は山腹中部以上に分布がほぼ限られるが、これは伐採の影響であろう。面白いことにしばしば代

表的な二次林の種とされるオオバギ属 *Macaranga* は、5種記録されたが、その分布は必ずしも二次林に分布が限られているとはいえない。すでに触れたことであるが、オオバギ属の多くの種は自然林のなかの小規模なギャップをさまよう樹種ではないかと、このデータからは推定せざるを得ない。

PAT トランセクトでは二次林と成熟した自然林の分布が、また山腹下部から谷と山腹上部から尾根という地形的な違いと対応していたために、木本性の種では地形のみによる分布の違いを抽出することができなかった。それは高木性の樹木では幼木から成木にいたる過程での生存を決めるもっとも重要な要因が光条件であることによるのかも知れない。それとともにまた、ここにはあげなかったが谷近くの湿潤な場所に特徴的に見いだされる樹種もいくつかある。それらは近

縁種が谷と尾根に住み分けるのではなく、もっぱら谷近くの湿潤な場所に出現する種である。

高度がほとんど同じで、尾根に設定されたという地形的にも似ている PIN と GAJ の2つのプロットは種類数の多少はあるが、樹木相もよく似ている。しかし、よく調べてみると興味ある違いを見いだすことができる。例えば GAJ には普通に見られたニレ科の *Gironiera subaequalis* や *Piper aduncum* は、PIN プロットには見られない。そしてこれらの樹種は、GAJ ではつき上がってくる小さな谷の、プロットのなかではもっとも湿潤である場所に多く分布している。このような地形環境は PIN には見られない。ミズキ科の *Mastixia trichotoma* は逆に PIN に多く見られるが、その分布はこのプロットの1/3ほどに分布する石灰岩起源の土壌の地域を中心に行っているようである。

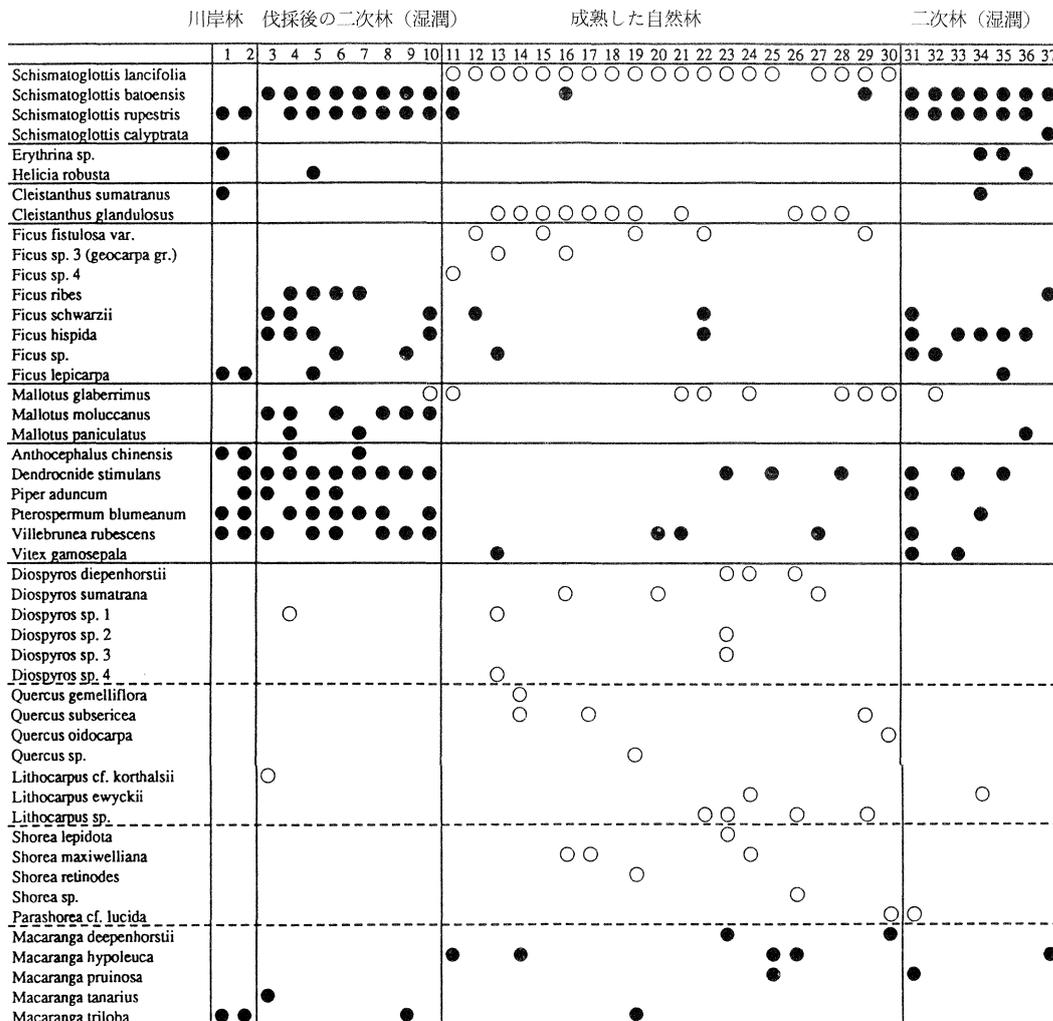


図4 Pinang Pinang Atas Transect での林床植物及び各樹種のサブプロット単位の分布
 草木(*Schismatoglottis*属)では白丸は山腹から尾根に、黒丸はより湿潤な山腹下部から谷に出現する種。
 木本では白丸は自然林あるいはやや乾燥した場所に、黒丸はより二次林や湿潤な場所に出現する種。
 尾根はサブプロット16の所にある。伐採後の二次林の地域は1970年代の後半にほぼ完全に伐採された。

熱帯での植物の分布と土壌や土壌含水量の関係については、ケランガス林や泥炭湿地林といった特殊な場合については、ある程度のデータが集積されているが、ごく普通の森林のなかでの微妙な違いについてはまだ不明な点が多い。モザイク状のそれら環境の違いが、熱帯多雨林の樹木種の多様性に寄与しているだろうことは推定できるが、さらに新しいデータが必要である。

6. 新規加入と死亡

— 分類群の特徴はあるのか

ヘクタールあたり 300 種を越えるほどの種の多様性に満ちたガド山域の森林の中で、それぞれの樹木はどのような動きをしているのだろうか。熱帯の湿潤地域にある森は、空間的な立体構造（階層構造）とモザイ

ク的な環境構造という二重の多様性をもっているから、そこに多数の種が詰まることが出きるのではないかと考えてはいるのであるが、それではどのようにしてそれぞれの種は個体群を維持しているのか、いいかえれば生長と死亡はどうなっているのかについて最後に少し論議を試みてみよう。

表 3 に、PIN, PAT, それに GAJ の 3 プロットにおけるプロット設定時の分類群別の本数（種や属が単位）と、調査期間中の加入（胸高直径 8 cm に達した本数）と死亡の本数、加入率、死亡率、それに加入から死亡本数を減じた増加した本数、増加率をまとめてみた。これはそれぞれの分類群で調査本数が 20 本以上の群だけであり、実際は 20 本以下の分類群のほうが多いのであるが、そのようなものでは偶然的な変動が大きくなる。

この表からは、分類群ごとの加入率や死亡率は大き

表 3 調査期間中の分類群ごとの新規加入、死亡および増加（本数）
PIN, PAT, GAJ の 3 プロット；調査本数 20 本以上の種または属のみ。

属/種	科	本数	加入数	加入率	死亡数	死亡率	増加数	増加率
<i>Castanopsis</i> spp.	FAGA	21	5	23.8	0	0	5	23.8
<i>Durio</i> spp.	BOMB	24	2	8.3	3	12.5	-1	-4.2
<i>Knema</i> spp.	MIRI	25	3	12.0	3	12.0	0	0.0
<i>Hopea</i> spp.	DIPT	25	2	8.0	2	8.0	0	0.0
<i>Quercus</i> spp.	FAGA	26	6	23.1	3	11.5	3	11.5
<i>Urophyllum macrophyllum</i>	RUBI	26	4	15.4	7	26.9	-3	-11.5
<i>Gonystylus</i> spp.	THYM	28	2	7.1	1	3.6	1	3.6
<i>Aporosa</i> spp.	EUPH	29	15	51.7	0	0	15	51.7
<i>Mastixia trichotoma</i>	CORN	29	3	10.3	1	3.4	2	6.9
<i>Pithecellobium</i> spp.	LEGU	29	6	20.7	10	34.5	-4	-13.8
<i>Aglaia</i> spp.	MELI	32	6	18.8	2	6.3	4	12.5
<i>Canarium</i> spp.	BURS	34	4	11.8	2	5.9	2	5.9
<i>Grewia florida</i>	TILL	36	10	27.8	2	5.6	8	22.2
<i>Dysoxylum</i> spp.	MELI	37	3	8.1	3	8.1	0	0.0
<i>Diospyros</i> spp.	EBEN	38	9	23.7	1	2.6	8	21.1
<i>Sterculia</i> spp.	STEDR	38	9	23.7	2	5.3	7	18.4
<i>Swintonia schwenkii</i>	ANAC	43	12	27.9	3	7.0	9	20.9
<i>Styrax</i> spp.	STYR	45	12	26.7	6	13.3	6	13.3
<i>Dendrocnide stimulans</i>	URTI	50	10	20.0	11	22.0	-1	-2.0
<i>Shorea</i> spp.	DIPT	56	20	35.7	2	3.6	18	32.1
<i>Palaquium cf. hexandrum</i>	SAPO	58	8	13.8	4	6.9	4	6.9
<i>Lithocarpus</i> spp.	FAGA	58	7	12.1	15	25.9	-8	-13.8
<i>Nephelium</i> spp.	SAPI	60	13	21.7	1	1.7	12	20.0
<i>Litsea</i> spp.	LAUR	64	20	31.3	5	7.8	15	23.4
<i>Cleistanthus</i> spp.	EUPH	69	12	17.4	2	2.9	10	14.5
<i>Mallotus</i> spp.	EUPH	69	12	17.4	13	18.8	-1	-1.4
<i>Villebrunea rubescens</i>	URTI	75	18	24.0	8	10.7	10	13.3
<i>Macaranga</i> spp.	EUPH	84	21	25.0	13	15.5	8	9.5
<i>Ficus</i> spp.	MORA	112	27	24.1	24	21.4	3	2.7
<i>Eugenia</i> spp.	MYRT	129	19	14.7	14	10.9	5	3.9

く異なっていることが読み取れる。トウダイグサ科の *Aporusa* 属は新規加入率は 50% を越え、調査期間中には 1 本の枯死木もなかったため、加入=増加になっている。この属は林床の小高木層を形成する、耐陰性の強い種からなる。また 30% 以上の加入率を示したフトバガキ科の *Shorea* 属とクスノキ科のハマビワ属 *Litsea* は、どちらも成木になっても林冠木に達しない樹種が大部分を占める。耐陰性の強い群であった。

他方死亡も大きなばらつきがあり、マメ科の *Pithecellobium* 属（大部分は *P. microcarpa*）のように 35% 近いものから、前述の *Aporusa* 属やブナ科のクリガシ属のように調査期間中には死亡が起こらなかったものまである。

加入本数から死亡本数を差し引いた増加本数は、プロットが比較的よい林分を選んで設定されているためか、多くのものではプラスの数値になっている。なかには *Pithecellobium* 属のように加入率も平均よりも高いが、死亡率も高く、結局は本数では減少しているものがある。このような加入率も高いが死亡率も高いものにはアカネ科の *Urophyllum macrophyllum*、エゴノキ科のエゴノキ属 *Styrax* spp.、イラクサ科のナンヨウイラノキ属の *Dendrocnide stimulans* や *Villebrunea rubescens*、トウダイグサ科のアカメガシワ属 *Mallotus* やオオバギ属 *Macaranga*、それにイヌビワ類 *Ficus* spp. があげられる。これらはいずれも林冠木にまでは樹高がならない、二次林性の樹種か、湿潤な場所を好み生長が速い樹種である。例外はマテバシイ属とアカガシ類で加入率は前者は 12% で死亡率が約 26% に、また後者は加入が 23%、死亡が 11.5% に達している。これは GAJ プロットで林冠崩壊的な死亡が起こり、その中心がマテバシイ属とアカガシ類であったためで、いつもはこのような高い死亡率を示しているとは考えられない。またこの GAJ プロットでの広いギャップの形成は、そのきっかけがプロット下部の谷にあった 1 本の最大樹高をほこったウルシ科の *Swintonia schwenkii* の枯死によって、林内に風が吹き込むようになったことが原因になっていると推定される。

ブナ科に見られるような例外的な事例を除くと、多く新規加入をしているが死亡もまた多い型の変動を示すものは生長が早い二次林性の樹種によって代表され、逆に低い加入率や死亡率は森林の下層部分を構成する樹木群によって代表されるらしい。

図 5 は調査本数と増加率の関係を散布図にしたもの

であるが、一見して高い死亡率や高い加入率とよんでいたものが、増加率にまとめてみると、調査本数が多くなると加入と死亡が釣り合っている状態に収斂していく様子がよく分かる。この図には調査本数 5 本以上の分類群が示されているが、調査本数が 20 本以下になると増加率のばらつきは急に大きくなることが明らかである。このことは、ある期間だけに限定された地域空間での加入や死亡の動態調査の結果は、それぞれの分類群のサイズによってその変動が強く影響され、短い期間や小さいサイズであれば、群ごとに異なった値を取り、加入や死亡が分類群の特徴のように見えることがあることを示している。しかし多分、広い地域と長い期間をかけた十分なサイズの集団を調査対象にするならば、加入と死亡は釣り合った状態になるだろうことを示唆するものである。

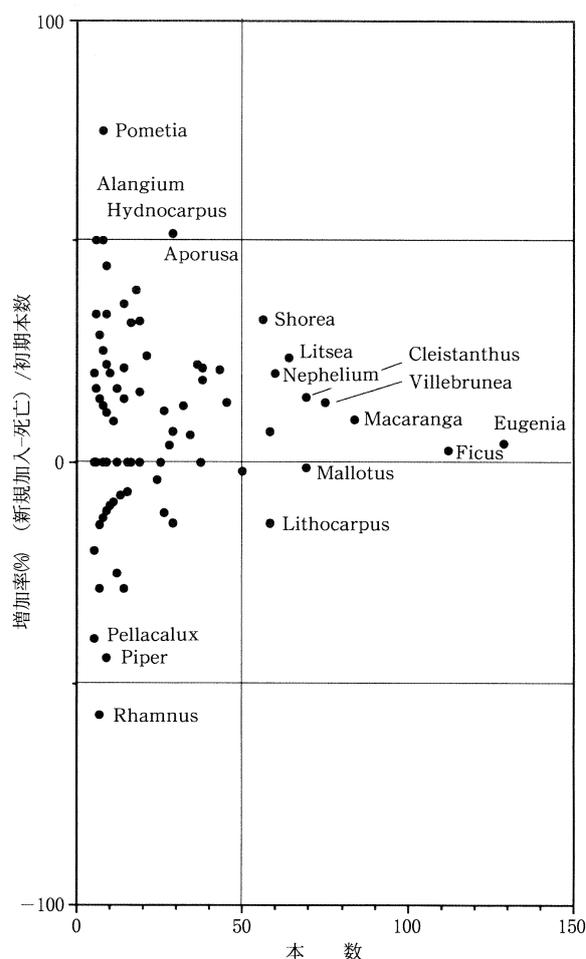


図 5 樹種群ごとの増加率と調査個体数との相関
縦軸は新規加入本数から死亡本数を差し引き、それと初期本数との割合を%にしたもの、横軸は調査本数。

7. まとめ

ガド山域の森林は、どの標高のプロットをとっても全胸高断面積の15-20%をブナ科樹木が占める、西マレーシア地域(スマトラ・ボルネオ)の熱帯多雨林としては特異な樹木構成をした林になっていた。通常は標高1000m以上の地域に見られる山地カシ林になると西マレーシアではブナ科が優占する林に移行するが、ガド山域ではこの山地カシ林的な樹木相が、標高500-600mの所まで降りている。それはまたこの高度までシキミ属の1種 *Illicium* sp. やホウチャクソウ属 *Disporum* sp. が生育している分布現象としても見られる。それとともに、ガド山域の低標高のプロットにはバンレイシ科、クスノキ科、ニクズク科、アカテツ科、フトモモ科などに代表される、熱帯低地で多くの種を分化させた樹木群が多数の種を分布させている。この原因は、雨量が多いため、植物の生活において水ストレスがないだけでなく、降雨による冷却効果、雲のための日照の不足など気温低下の効果はたらき分布の降下現象をもたらしているであろう。その結果として低地熱帯系の植物群と山地カシ林系(暖温帯的)の植物群が混在する、地球上の熱帯地域ではもっとも種数の多い森林がこの地域で成立してきたのであろう。

ガド山域の森林の特徴としてもう一つあげるとすれば、それはフタバガキ科樹木が、種類数でも個体数でも、また胸高断面積を比較しても、けっして優占的な樹木群ではないことである。西マレーシアの熱帯林は、一般にフタバガキ熱帯多雨林とかフタバガキ混交林とよばれるように、フタバガキ科の樹種がもっとも優占し、超出木から林冠層の相当部分を占拠する。ガド山域ではこの超出木はウルシ科の *Swintonia schwenkii* で代表され、フタバガキ科樹木の超出木はプロット内にはPATに *Shorea* 属が1本存在しただけである。これは人為的な伐採の影響も考えられるが、幼木の種類構成を見てもガド山域ではフタバガキ科樹木相が貧弱である。

ボルネオでフタバガキ科樹木が優占する森林は、ガド山域よりも降水量が小さく、土壌も貧栄養な場所である。西マレーシアのフタバガキ熱帯多雨林はもっとも湿潤な地域に成立する熱帯林と考えられているが、どうも西マレーシア地域でも極端に湿潤な地域になるとフタバガキ科樹木はガド山域のように樹種も個体数も減少するのかもしれない。

ガド山域ではブナ科樹木が森林の優占樹種になるといっても、それは限定されたもので、超出木にはなることがない。いつも林冠層を占めてはいるが、40m前後が最大樹高で、それ以上の高さにはならない。それは系統進化的に形成されたブナ科という系統群がもっている可能な樹高の最大限が、約40mであるように見えるような現象である。超出木の *Swintonia schwenkii* にしても、ブナ科の樹木達にしてもガド山域の湿潤な条件で可能なかぎり背を伸ばしたのが我々が調査した森林であるように思える。

植物種の地形環境に対応した分布は林床草本や林床性の低木では比較的明確に出てくるが、高木、特に林冠層を作る樹種ではギャップかギャップでないか、二次林か自然林かといった要因が種の分布位置を決めているようにもみえる。この問題の解明についてはさらに広い、種々の環境条件をふくんだプロットでの調査解析が必要である。

森林の動態に関連して、分類群ごとの生長-新規加入-死亡について調べた結果は、二次林・ギャップ種で相対生長速度が大きい樹種では加入も死亡も大きくて速く回転しているが、一般に相対生長速度の小さい森林の基底部分を作っている樹木群では加入も死亡も少なかった。いい換えれば高い死亡率を示す分類群は二次林やギャップに分布するパイオニア種やそのような種を含む属である場合が多いのである。

この小論では触れなかったが、相対生長速度の分布は、各樹木群によって特徴的であった。二次林性の樹種群では、プロット総体の平均相対生長値よりも大きい相対生長速度を示す個体が、小さいものよりも多く、逆に成木の樹高が30m以下のクラスで林内型の生活をしている樹種群では相対生長値は小さい個体が多い。相対生長量は同じ分類群に所属している個体の間でも、その個体が立地している環境によって大きく違うものであるが、それでも長期間にわたって多くの個体の生長を測定し続けると、分類群の特徴を垣間見ることができる。

森林の動態に関係する個々の樹木の生長と死亡は、その樹木の位置している環境条件に左右されるとともに、その個体が所属している分類群に特有のパラメータも有しているに違いない。後者についての解析は問題が複雑すぎると、エレガントな結果をもたらさないものだから、多くの場合無視されるか、軽視され続けてきた。しかし熱帯多雨林の実態を、熱帯多雨林の多様な樹種構成と複雑な構造を基礎にして理解しよう

とするならば、種や種群の問題を横においては進めな
いだろう。たしかに、なにをしているのか知れないが、
とんでもない種数が同所的に生活しているフトモモ属
Eugenia の種をはっきりさせて調査・解析を進めてい
くのは、間違いじみではいるし、フトモモ属に見られ
るような種分化パターンを有する植物は熱帯に多いか
ら、種を正面に据えて仕事をすれば、すぐにはエレガ
ントな結果は得ることができないことも確実である。
しかし、「木を見ずしても森が語れる」のであれば問題
はないのだが、「木を見ることができなくて」語る「森
について物語」はどこに行き着くものになるのだろう
か。

参 考 文 献

この発表は調査報告のような内容であったので特に
引用文献をあげることはしないが、スマトラ自然研究
(植物班)の印刷公表した報告や論文の中で重要なも
のをあげておく。これらのうち1, 2, 3は、科学研
究費海外学術調査の調査報告書であり、多くの予備的
な報告論文と基本的なデータとが掲載されている(必
要な方は私に申し出てください)。シンポジウムで配
付した資料の多くは未発表データで、紙数の関係から
ここに再録することが出来なかった。近い将来に印刷
公表する予定である。

- 1) HOTTA, M. (ed.) (1984). Forest ecology and
flora of G. Gadut, West Sumatra, 1-220, with 9
separate maps. Sumatra Nature Study (Botany),
Kyoto.
- 2) — (ed.) (1986). Diversity and dynamics of
plant life in Sumatra, i-xii, 1-128. Sumatra
Nature Study (Botany), Kyoto University.
- 3) — (ed.) (1989). Diversity and plant-animal
interaction in equatorial rain forest, i-xvi, 1-
201, with 2 separate maps. Sumatra Nature
Study (Botany), (Kagoshima University Rese-
arch Center for the South Pacific, Occasional
Papers no. 16).
- 4) — (1981). A new genus of the family Araceae
from West Sumatra. Acta Phytotax. Geobot. 32:
142-146.
- 5) — (1985). New species of the genus *Homa-
lomena* (Araceae) from Sumatra with a short note
on the genus *Furtadoa*. Gard. Bull. 38 (1): 43-54.
- 6) — (1987). A new rheophytic aroid, *Schisma-
toglottis okadae* from West Sumatra. Contr. botl.
Lab., Kyoto Univ. 27: 151-152.
- 7) —, OKADA, H. & ITO, M. (1985). Species
diversity at wet tropical environment I. Poly-
morphic variation and population structure of
Schismatoglottis lancifolia (Araceae) in West
Sumatra. Contr. Biol. Lab. Kyoto Univ. 27 (1): 9-
71.
- 8) ICHINO, T., KATO, M. & HOTTA, M. (1991).
Pollination ecology of the two wild bananas,
Musa acuminata subsp. *halabanensis* and *M. sal-
accensis*: chiropterophily and ornithophily. Bio-
tropica 23 (2): 151-158.
- 9) ITO, M. & HOTTA, M. (1986). *Carallia euge-
nioidea* (Rhizophoraceae) and its new variety
from Sumatra. Acta Phytotax. Geobot. 37: 144-
148.
- 10) KATO, M., ICHINO, T., HOTTA, M. & Inoue T.
(1991). : Pollination of four Sumatran *Impatiens*
species by hawkmoths and bees. Tropics 1: 59-
73.
- 11) 甲山隆司 (1992). 動いているスマトラの森. 堀
田・井上・小山編: 赤道直下, 森と火山の島・スマ
トラの自然と人々, 38-52. 八坂書房, 東京.
- 12) KOHYAMA, T. & HOTTA, M. (1986). Growth
analysis of Sumatran *Monophyllaea*, possessing
only one leaf throughout perennial life. Pl. Sp.
Biol. 1: 117-125.
- 13) KOHYAMA, T. & HOTTA, M. (1990). Signific-
ance of allometry in tropical sapling. Funct. Ecol.
4: 515-521.
- 14) OKADA, H. & HOTTA, M. (1987). Species div-
ersity at wet tropical environments II. Specia-
tion of *Schismatoglottis okadae* (Araceae), an
adaptation to the rheophytic habitat of mount-
ain stream in Sumatra. Contr. Biol. Lab., Kyoto
Univ. 27: 153-170.
- 15) SUZUKI, E. & KOHYAMA, T. (1991). Spatial
distribution of wind-despersed fruits and trees
of *Swintonia schwenkii* (Anacardiaceae) in a trop-
ical forest of west Sumatra. Tropics 1: 131-142.