

アマゾン天然林・再生林における熱収支パラメーターの 分配比率の違いと樹木の適応戦略

課題番号:14580550

平成14年度~平成15年度科学研究費補助金(基盤研究(C)(2))研究成果報告書

平成16年4月

研究代表者:土谷彰男

(広島大学・総合科学部・助手)



中央図書館

は し が き

研究組織

研究代表者:土 谷 彰 男 (広島大学総合科学部助手) (研究協力者:ヒグチ ニーロ (アマゾン研究所熱帯林学部上級研究員) (研究協力者:タナカ アキラ (アマゾン研究所熱帯林学部博士課程大学院生)

交付決定額(配分額)

(金額単位:千円)

	直接経費	間接経費	合計
平成14年度	1,300	0	1,300
平成15年度	700	0	700
平成16年度	0	0	0
平成17年度	0	0	0
平成18年度	0	0	0
総計	2,000	0	2,000

研究発表

(1)Akio Tsuchiya: Comparison of micrometeorological components between dry and rainy seasons in Amazonian dense tropical forests. Papers of the Applied Geography Conferences, 26, November 2003. Akio Tsuchiya & Pedro Braga Lisboa: Tree growth and microclimatic mitigation in Mahogany-Black Pepper Agro-forestry at Parque Ecologico de Gunma, PA, Brazil. Geographical Review of Japan, Series B. 77-5, April 2004 (2) 土谷彰男:植物群落の構造がもたらす太陽短波放射量の顕熱・潜熱フラックスへの分配の差異に関する実証 研究. 2003 年日本地理学会春季学術大会, 2003 年 3 月. 土谷彰男:アグロフォレストリー実施区の樹木成長と微 気象改善. ブラジル国パラ州「群馬の森」の事例. 第 13 回日本熱帯生態学会年次大会. 2003 年 6 月. 土谷彰男: アマゾン熱帯林における雨期乾期の微気象環境の比較. 第 42 回日本生気象学会大会. 2003 年 10 月. Akio Tsuchiya: Comparison of micrometeorological components between dry and rainy seasons in Amazonian dense tropical forests. The 26th Annual Applied Geography Conference at Colorado Springs, Colorado. November 2003.



アマゾン天然林・再生林における熱収支パラメーターの分配比率

の違いと樹木の適応戦略

広島大学 総合科学部 土谷彰男

要旨:本研究ではアマゾン中部マデイラ川沿いの林冠突出型低地林において、1999 年 形成の小規模のギャップ(CP:400 m²)と2001 年形成の大ギャップ(CG:2500 m²)で 被圧を受けてきた下層樹木の成長を調べ、造成したオープンスペース(CA)を含めた3 箇所で観測した気象パラメーターを比較した。肥大成長はCP区では1999 年に突然突出 したが、その後は漸減傾向に転じ、CG区では2001 年に急激に上昇した後もギャップ形 成以前よりも高い水準を維持した。両区とも樹幹横断面の導管面積率はギャップ形成前 年より2倍前後に拡大し、伸長成長が加速した。エネルギーの源である下向き短波放射 量はCA>CG>CPで、それにともなって正味放射・光合成有効放射・地中熱流量・気温・ 地温もほぼ同位相を示したが、相対湿度・露点温度・絶対湿度はその逆パターンであっ た。これは天空率から説明され、林冠に覆われた比率の高い小ギャップは低温・高湿で 安定し、被覆のないオープンスペースは昼間は高温・低湿、夜間は冷却・疑結で日振幅 の激しい気象環境にあることを示す。しかし、閉鎖林と異なり小ギャップでも直達日射 の影響は存在し、これが下層個体の成長にプラスに作用した。 キーワード:アマゾン、ギャップ、導管、微気象、日振幅

はじめに

1980年代以後、アマゾン熱帯林の開発・消滅が続くなかで (Laurence, 1999; Laurence et al., 2001; Roberts et al., 2002)、再生林・荒廃地の回復、遷移過程、その応用としての植林 方法など生態学的な調査が始まった (Uhl et al., 1988; Fearnside & Guimarães, 1996; Nelson et al., 1999; Mesquita, 2000; Ferreira et al., 2001; Ferreira & Luisão, 2002)。それには1970年 代から始まった天然林の資源探査が大きく寄与している。RADAMBRASIL 計画では INPA (Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia)、EMBRAPA (Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária)、MPEG (Museu Paraense Emílio Goeldi) が全アマゾンの森林・木・ 地下資源探査を目的として各地で種構成、バイオマス、土壌、水文条件を調べ、アマゾ ンの森林区分を行なった。410万 km²の広大なアマゾンの熱帯林は緯度経度、雨期と乾 期の比率、標高、巨大な支流によって隔離された集水域などによって 23 生態地域、8 つ の植生カテゴリー、76 通りのビオーマ (Phyto-physionomy) に分類されている (Ferreira et

al., 2001)。生態地域は地方名・水系で変わる。カテゴリーは草原・季節林・開放系密林・ 閉鎖系密林・浸水林・山岳林・サバンナ・二次林で、閉鎖系密林が 53.63%、開放系密林 は 25.48%で大半を占める。前者はアマゾン盆地を東西にまたぎ、12 のビオーマに細分 され、後者はその南側に分布し、11 のビオーマで構成される。前者のビオーとは沖積林、 林冠突出型沖積林、林冠一様型沖積林、低地林、林冠突出型低地林、林冠一様型低地林、 山地林、林冠突出型山地林、林冠一様型山地林、亜山地林、林冠突出型亜山地林、林冠 一様型亜山地林である。

本研究で扱うマデイラ川流域はマデイラ・タパジョス雨林(水系)、閉鎖系密林、林冠 突出型低地林に属する。低地であるため樹木の到達高度はアマゾン南部より低く、約40 m までであるが、30-35 m の林冠層から突出したスーパーキャノピーの個体が雨期に倒 木することが多いことで特徴付けられる(Nelson & De Oliveira, 2001)。スコールが発生 するときに強い擾乱が起こり、雨期末期で軟弱になっている地盤に耐え切れず倒伏が頻 発し、ギャップが形成される。根系の発達が水平方向で、厚さ 2m 程度の土壤層(黄色 ラトソル)内に水平方向に広がり、その下のカスタニェイラと呼ばれる砂利層まで達し ないことも原因である(Souza, 1991)。ギャップ形成後の種子の発芽、実生の定着に関す る研究は多い (Vazquez-Yanes & Smith, 1982; Augspurger, 1984; Bliss & Smith, 1985; Brandani et al., 1988; Uhl et al., 1988; Martínez-Ramos et al., 1989; Schupp et al., 1989; Viana, 1989; Bongers & Popma, 1990; Vazquez-Yanes & Orozco-Segovia, 1994)。光条件の改善、気 温・地温の上昇がプラスに作用するとの環境変化の観測結果も報告されている (Bazzaz & Carlson, 1982; Thompson & Grime, 1983; Thompson & Whatley, 1984; Sork, 1987; Ackerly & Bazzaz, 1995; Alivalá et al., 2002)。実生の成長を追跡した例も多いが(Hartshorn, 1978; Brokaw, 1982; 1985; Lieberman & Lieberman, 1987; Brokaw & Scheiner, 1989; Whitmore, 1989)、水ポテンシャルと絡めた議論はほとんど存在しない(Moreira *et al.*, 2000)。同様 に、焼畑放棄後の再生林(カポエイラ)がいたるところに存在していても、先駆種から 次のステージに移った 20~30 年後に再び伐採されてしまうことから関心はもたれなか った。総じてマナウスやベレンから離れた奥地では天然林の森林資源以外はほとんど調 査されていない。林冠上の乱流や CO2 フラックスの測定例は近年枚挙にいとまがない

(Culf et al., 1999; Grace et al., 1999; Kruijt et al., 2000; Malhi & Grace, 2000; Potter et al., 2001; Vourlitis et al., 2001; Araújo et al., 2002; Betts et al., 2002; Bolzan et al., 2002; Botta et al., 2002; Carswell et al., 2002, Malhi et al., 2002, Costa & Foley, 2000; Von Randow et al., 2002) が、境界層の発達や CO₂のシンク・ソースを目的としている。ギャップの気象観 測は光・温湿度・放射から環境改善を示すにとどまり (Fetcher et al., 1985; Lee, 1987; Poulson & Platt, 1989; Camargo & Kapos, 1995; Marques Filho, 1997; Marques Filho & Dallarosa, 2000; Sá & Pachêco, 2001)、それらを組み合わせて熱フラックスや水蒸気フラッ クスで議論する必要がある。しかし、1997 年開始の LBA 計画 (O Experimento de Grande Escala da Biosfera-Atmosfera na Amazonia)以後、放棄された牧場や荒廃地の早期回復、 エンリッチメント植林、アグロフォレストリーなど修復や低負荷型林業が注目されるよ うになった (Denslow, 1980; Hartshorn, 1989; Lima *et al.*, 2000; Salimon & Brown, 2000; Steininger, 2000)。ギャップの環境と下層樹木の応答を調べることは、それらの新しいア マゾン研究へのヒントになる可能性がある。本研究はそうした意味からサイズの大きな ギャップ、小さなギャップとオープンスペースの3箇所で若齢木と気象パラメーターの 解析を行なった。

方法

対象地域はブラジル国アマゾナス州ノボアリプアナン郡のテラフィルメ (陸上乾燥林) 林である (図 1)。州都マナウスから南南西に 300 km、ボリビアから流れるマデイラ川沿 いのノボアリプアナン市から南東約 40 km の地点に標高約 50m、広さ 100 km²の天然林 が保全されている。通称、カスタニェイラと呼ばれている。Tanaka (1998) は同地の 25 ha で 48 科、163 種、2,986 個体の樹種を確認し、*Pouteria* sp. (Sapotaceae, 俗名 Abiurana)、 *Scleronema micranthum* (Bombacaceae, Cardeiro)、*Sclerolobium* spp. (Leg. Caesalpinioideae, Taxi)、*Eschweilera* spp. (Lecythidaceae, Ripeiro)、*Licanea* sp. (Chrysobalanaceae, Caraipe)、 *Inga* spp. (Leg. Mimosoideae, Inga)、*Peltogyne* sp. (Leg. Caesalpinioideae, Roxinho)、 *Eschweilera amazonica* (Lecythidaceae, Matamata amarelo) などに富むギャップ更新性林分 であると報告している。土壌は貧栄養の黄色ラトソルで、アマゾンの約 15%を占め、第 四紀~第三紀の砂質・粘土堆積物に由来する (Souza, 1991)。気候は年平均気温が 26°C、 降水量は 2,750 mm、相対湿度が 85%で、ケッペンの区分で Af 区に属するが、6~8 月は 弱い乾期で、月降水量は 100 mm 以下となる。12~4 月は 300 mm を越す (SUDAM/PHCA, 1984)。

現地調査は 2002 年 9 月と 2003 年 8~9 月に行った。観測は 2002 年 9 月 6 日~20 日に かけて、50x50 m²の大きなギャップ(Capoeira grande, CG:9月 6 日~12 日)と 20x20 m² の小さなギャップ(Capoeira pequena, CP:9月 13 日~16 日)、50 ha ほどの広さを持つ農 地造成用のオープンスペース(Campo, CA:9月 17 日~20 日)の 3 箇所で実施した。両 者の形成年は CG が 2001 年、CP が 1999 年と異なっている。倒木個体はともに Sclerolobium spp.で、依然として残っている。CP とは小川を挟んで互いに近接している(図 1)。いず れのサイトでも放射収支計(英弘 MR40)を高さ 1.5 m に設置し、下向き・上向き短波・ 長波放射量(SW down, SWup, LW down, LWup)と上下のドーム素子温度(Tup, Tdown) を、サーミスター・静電容量式温湿度計(Hioki No9680)を高さ 2 m と 20 cm に設置し て気温(T)・相対湿度(H)を、同じ高さに光量子計(小糸 IKS25)を設置して光合成 有効放射量(PAR)を、地表に熱流板(英弘 MF81)を 2 枚設置して地中熱流量(G)

を、白金抵抗温度計(TandD TR81)を地中1 cm、5 cm、20 cm、40 cm の4 深度に埋設 して地温(ST)を計測した。温湿度センサーは1 リットル分注ビンをアルミホイールで 覆い、横に自然通風用の穴をあけた。測定間隔は10分間隔とした。データは電圧データ ロガ-(英弘 MP75、Hioki No3641)に記録し、60分移動平均で平滑化し、72時間の 連続ファイルに加工した。乾期であるが、簡易式の雨量計で日降水量を収集した。また、 魚眼レンズ(Sigma F4-8 mm)で天空写真を各サイト10枚撮影し、画像解析で天空率(%) を求めた。

毎木調査は 2003 年夏にそれぞれ 50x50 m²、20x20 m²の樹木の高さ(15 m 測高ポール または赤外線測距離計 Bushnell LRS600)と胸高直径(DBH)の計測(直径巻尺)、樹 種ごとの葉の採取を行なった。対象エリアを広げるため、2001 年 3 月形成の大ギャップ

(■)を他に4箇所、1999年3月形成の小ギャップ(■)を4箇所加え、各5箇所にし た(図1)。各ギャップとも完全に正方形ではなく、楕円形をしているため、方形区には ギャップ周囲の個体を含んでいる。樹齢数年のDBH<5 cmの個体は対象としなかった。 ヤシ植物はロゼット状に広がる種があるため DBH は計測しなかった。種の同定は INPA の標本室で行った。つづいて高さ1m部位の樹幹コアーサンプルをCGから31本、CP から34本採取した(藤原製作所 20 cm)。なるべくギャップ内部の樹木で、倒木で幹の 損傷を受けていない個体から最大で長さ 10 cm のコア-を採取した。コアーは風乾し、 IBAMA (Instituto Brasileira do Meio Ambiente e Recursos Naturais Renováveis)の許可を得 て持ち帰り、溝(幅4mm, 深さ3mm)をつけた角材(縦横25x25mm)にボンドで接 着し、グラインダー(ニチカ RG5) にサンドペーパー(#100、#400、#800、#1,200、 #2,000)を貼付して研磨した。成長輪の幅は工場顕微鏡(ニコン MM22)と X-Y カウ ンター(ニコン SC112)を組み合わせて 100 分の1 mm の精度で計測した。コア-が短 くて中心部まで至っていないサンプルもあった。画像解析は顕微鏡から CCD カメラ (東 京電子 CS5510)経由でパソコンに画像を取り込み、ソフト(三谷 Mac Scope 2.5) で 導管だけ 2 値化し、導管数・平均面積・面積率を求めた。対象は CG ではギャップ形成 前年の 2000 年と形成年(2001 年)、CP では 1998 年と 1999 年とした。対物 10 倍レンズ を用いたため一回の解析対象エリアがおよそ1.41 mm²と狭いため、同じ年について計測 を5回繰り返した。また、対物1倍レンズで孤立管孔か放射複合管孔かの導管配列パタ ーンを確認し、柔組織が随伴型か独立型か、それぞれどういうタイプか(周囲・帽状・ 翼状・連合翼状、階段・網状・帯状・ターミナルなど)を記載した。

結果

ギャップの種構成と林分構造

5 箇所の大ギャップ (CG:合計 1.25 ha) では 42 科・178 種・1,236 個体の樹木と 12 種・ 811 個体のヤシ、5 箇所の小ギャップ (CP:合計 0.2 ha) では 31 科・88 種・224 個体の樹 木と 7 種・74 個体のヤシがあった (表 1)。CG で 30 個体を越えた樹種は 6 種で、Sapotaceae の Chrysophyllum prieurii (俗名: Abiurana vermelho、個体数:48)、Burseraceae の Protium sp. (Breu branco、36)、Leg. Mimosoideae の Inga paraensis (Ingarana、36)、Rubiaceae の Landenbergia sp. (Canela de velha、35)、Leg. Caesalpinioideae の Tachigalia paniculata (Taxi preto、33)、Chrysobalanaceae の Couepia bracteosa (Pajurá、32) であった。Chrysophyllum prieurii は CP でも最多で、次は Protium sp. であることは共通していた。 CG と CP の共通種は 78 種、CP のみの種は 10 種あった。科別個体数は CG は Leg. Mimosoideae (個体数 134)、 Sapotaceae (117)、Lecythidaceae (96)、Leg. Caesalpinioideae (88)、Annonaceae (81) の順 で、CP もほぼ同じであった (21、21、19、20、12)。ただ、科・種・俗名とも不明のもの が CG で 42、CP で 3 個体あった。ヤシは種数は少ないものの、総数は樹木数に匹敵し、 種別の個体数は Mauritia aculeata (俗名: Caranaí)、Obrignya speciosa (Babaçu) のように CG で 200 個体を上回るものがあった。CP では Mauritia aculeata は見られなかったが、 Astrocaryum murumuru (Murumuru) が多かった。

CG、CP 区の樹高と DBH の関係を図 2 に示す。CG には方形区(2500 m²)内にギャッ プ周囲の個体が多数含まれるため CP よりレンジが広い。樹高 40 m、DBH160 cm の巨木 もある。ただし、両区ともほとんどの個体が 20 m・20 cm 以下に分布していた。DBH<5 cm を対象としていないので、樹高階では 5-10 m クラスが 499 個体で最多で、次いで 10-15 m クラスが 365 個体、15-20 m が 230 個体と下層から上層にかけて直線的に少なくなる傾向 を示した(図 3)。ヤシは 5 m 以下が 620 個体、5-10 m が 154 個体、それ以上は 2 桁に減 り、最も高いクラスは 20-25 m クラスで、下層に集中するパターンであった。CP は 5-10 m (76)と 10-15 m (75)のクラスがほぼ等しく最多で、15-20 m も 53 と多かったが、それ 以上の高さの比率は 9%と少なく、下層に集中していた。ヤシは CG に比べて 0-5 m の比 率が小さく、下層に集中する樹木に遮られているように見えた。

ギャップの形成にともなう樹木の成長加速

熱帯産ハードウッドは日本の樹木のように休眠期間がなく、そのほとんどが散孔材で、 環孔材のような成長期間内の導管密度や大きさの変化はないが、アマゾンでは浸水林やコ ロンビア国境の多雨域を除き、成長は雨期に進み、乾期にやや鈍化するため、繊維細胞の 色調の変化や独立柔組織の樹種は柔組織の間隔の変化で成長輪の境界を推定できる (Loureiro et al., 2000)。本研究ではサンプルが短く、ギャップの形成年が既知で、エルニ ーニョが 1997-1998 年に発生したこともキーイヤーになる。気象観測を行なった CG 区と

CP 区で各31本、34本のコア-サンプルを採取し、1996年以後の成長輪の幅の時系列を作

製した(図4)。CGでは樹齢(最短5年、最長18年以上)・樹種(18種+不明1個)・樹高 (平均9.9±3.2 m)とも異なるため標準偏差は大きいが、2000年までと2001年以後では 生長輪幅は2倍の差が見られた。同様に、CPでは樹齢(最短4年、最長19年以上)・樹 種(20種+不明3個)・樹高(平均11.2±3.8 m)を用いて時系列を作製したところ、1999 年にそれまでより2.00 mm以上成長輪幅が拡大し、その後漸減した。なお、サンプルの樹 高と長さ10 cm内の成長輪数から CPのほうが若干古い林分であると推察された。図4下 図はその積算値である。CGでは2000年から、CPでは1998年から勾配が大きくなってい る。外側8年分の積算値はCG÷CP(40 mm 程度)であるが、2001年からの成長がCG>CP であるため、いずれ CG が CPを追い抜く傾向にある。また、各ギャップのサンプルを樹 高が10 m 以上のもの(CG:12個、CP:18個)と10 m 以下のもの(CG:19個、CP16個) に分けたところ、CGでは樹高による違いが確認されなかったのに対し、CPでは10 m 以 上の個体が10 m 以下の個体よりギャップ形成後の成長が上回り、小個体は単年度だけの 成長増加であったが、大個体は翌年も継続した。

次に、両区のサンプルで成長輪幅が拡大した年とその前年の導管を観察した。図 6 の CG区の右側がギャップ形成年の2001年、左側がその前年である。上側(Protium sp.)は 孤立して散在する導管の周囲を柔組織が取り囲む随伴柔組織の例で、画像(1.41 mm²)中 の導管数は2000年が23個、2001年が25個で大差はないが、導管の平均面積は前者が0.0052 ±0.0014 mm²、後者が 0.0091 ±0.0023 mm²、画像中の導管面積率は前者が 8.41%、後者が 15.69%と 2001 年が大きく上回った。下側(Micropholis sp.) は放射方向に導管が複合し、 柔組織が独立して階段状に分布する樹種で、画像中の導管数は 2000 年が 10 個、2001 年が 11 個でほぼ等しいが、導管平均面積は0.0070±0.0033 mm²に対して 0.0148±0.0040 mm²、 導管面積率も5.00%に対して11.27%と2001年に拡大した。図7のCPでも同様であった。 すなわち、(a)の Ocotea nigrescens (Lauraceae、俗名: Louro preto) (散孔材孤立管孔、随伴 柔組織の周囲柔組織)の導管数は 1998 年が 18 個、1999 年が 16 個で大差はないが、平均 面積は 0.0098±0.005 mm² と 0.0169±0.0054 mm²、面積率も 12.09%と 18.91%、(b)の Iryanthera sp. (Myristicaceae、俗名: Ucuuba vermelho)(散孔材放射複合管孔、独立柔組織 のターミナルイニシアル柔組織)の導管数は 19個と 20個、平均面積は 0.0048±0.0019 mm² と 0.0075±0.0022 mm²、面積率は 6.29%と 10.65%というようにギャップ形成年には導管 径が拡大し、それによって平均面積と面積率が増加した。全サンプルを解析した結果、CG では 1.41 mm²中の導管数は 2000 年の 15.1 個から 2001 年は 15.8 個になり、その平均面積 は 0.0056 mm²から 0.0267 mm²に、面積率は 4.83%から 10.22%になった(図 8)。CP では 1998年が16.9個、1999年が16.6個、平均面積は0.0123mm²と0.0170mm²、面積率は9.09% と 14.83%であった。随伴・独立柔組織に分けても、孤立・複合管孔に分けても、導管数 は変化がなく、平均面積と面積率が拡大する結果となった。なお、CGの31サンプルの随 伴柔組織と独立柔組織の比率は43.8%と56.2%、CPの34サンプルの比率は43.2%と56.8%

で差はなかった。随伴柔組織には周囲型のほかに翼状型、連合翼状型が見られた。独立柔 組織には網状型があった。また、CGの孤立管孔は46.9%、放射複合管孔は53.1%、CPは 40.5%と59.5%で、これも大差はなかった。

ギャップの微気象環境

CG、CPとオープンスペース(CA)で計測した短波(SW)・長波(LW)を図9に示す。 LW は出力値に $\sigma \cdot T^4$ を加えて補正した (σ :ステファンボルツマン定数: 5.67032·10⁻¹¹. w[·]m⁻², k⁻⁴、T:黒体温度+273.15k)。下向きはプラス、上向きはマイナスの符号にしている。 入力エネルギーの源である下向き短波(SWdown)は CA>CG>CP で、日中の最大値は CA では1,000 w/m²を越えたが、CGでは800 w/m²以下、CPでは100 w/m²台であった。CG の9月10日と11日は夕方16:00に12.5mmと32.5mmの降雨があり、SWdownの低下 する時間が早かった。CPでも15日に12.5mmの降雨があったが、SWdownがもともと小 さいため明らかな影響は見られなかった。CA では観測開始日の17日の日没後に5mmの 降雨があった。反射日射(SWup)は地表に到達した下向き短波の反射量である。CGでは 最大で100 w/m²、CPでは20 w/m²程度、CPでは200 w/m²が反射された。SWdownもSWup も直達日射が入るエリアによって変わる。CGの SWdown は鋭角の三角形のような形、CP は裾野が長くてわずかなピークが見られる形、CA は背の高いドーム状の形をしている。 天空写真から求めた天空率(Sky-view factor)は CG で 52.2±1.1%、CP は 21.5±1.9%、 CAは91.6±1.8%であった。下向き長波(LWdown)と上向き長波(LWup)はほぼ同値で あったが、直達日射で温められた地表の影響を受けて[LWup|は日中わずかに[LWdown|を上 回った。これは CA で顕著であった。夜間も CA で|LWup|>|LWdown|で、冷却が起こってい たが、CP では天空に逃げる長波放射が林冠に反射して戻ってくるためその差は小さかっ た。光合成有効放射 (PAR) は SWdown と同位相で、CG は最大で 1,200~1,400 µ E·s⁻¹·m⁻²、 CPは200~600 µ E·s⁻¹·m⁻²、CAは1,600~2,000 µ E·s⁻¹·m⁻²と地点間で大きな差が見られた (図 10)。

放射のやりとりに応じて気温は上昇・下降を繰り返した(図 11)。CG では観測開始日 の9月9日は35℃以上になったが、2日目、3日目は31~32℃が最高で、最低気温は23 ~24℃程度(早朝6:00~7:00)であった。地表面温度の影響を受けて、日中はわずかに Tlow(□:地上20 cm)>Thigh(■:地上2 m)であった。CP は最高気温が31℃以下で、 最低気温もCG より高めであった。CA は朝8:00 には30℃を越え、正午には40℃を越え、 夜明け時の最低気温は21~22℃まで下がった。その結果、日振幅はCA>CG>CP で、SWdown と同じであった。 $\Delta と ▲$ は2高度の露点温度(Tdp)で、結露を始めるときの温度を示す。 ゴフグラッチェの式と気温から飽和水蒸気圧(ES:mb)を求め、後述する相対湿度(H:%) と組み合わせて E=H・ES/100 で水蒸気圧(E:mb)を出し、Tdp=98.0416+26.5184・a+1.7479

·a²+0.0645·a³ (a=ln(E), E: kg/cm²) から求めた。CG では日中は気温の上昇でT>Tdp になるが、日没から午前10:00 頃まではT=Tdp で推移し、結露が起こりうる条件下にあった。CP も CG に似ているが、9月15日の降水日は終日 T=Tdp であった。CA は T>Tdp である時間が長く、15:00 頃に 22~23℃で最低値を出した。日較差に地点差はなかった。2 高度の大小関係は夜間は同値であったが、日中はわずかに Tdphigh>Tdplow であった。

相対湿度(H) は地点と降雨の影響を受けて変化した(図12)。CGでは開始日9月9日 の最低湿度は60%程度であったが、10日・11日は80%台と高く、降雨の影響が出た。CP は晴天日でも最低湿度は80%程度あり、15日は終日100%であった。CA は降雨日の17 日は最低湿度が50%程度であったが、他の晴天日は40%以下まで低下した。このように 日較差はCA>CG>CPであった。夜間100%になるのは全地点共通していたが、その始ま りはCAで遅く、終わりはCA は早かった。2高度間では夜間は同値であるが、CGと CP ではHlow(□)>Hhigh(■)、CA ではHhigh>Hlowと異なっていた。同じ図の△と▲は2 高度の絶対湿度(Y:g/m³)で、単位体積当たりの水蒸気量を示す。Y=217・E/T から求め た。CG・CPでは樹木個体からの蒸発散の影響で日中27~30g/m³と高くなったのに対し、 CA は林外であるため25~26g/m³と低かった。一方、夜間にHが100%になってからY が低下するのは凝結して大気中の水蒸気量が減少したためである。低下は夜明けまで継続 し、一晩の凝結量はCGでは約5~7g/m³、CPでは約4~6g/m³、CAでは約6~7g/m³で、 CA が若干多かった。また、CA では夜明け時に結露した水分が蒸発してY が急激に上昇 した。

図 13 は正味放射量(Rn:□)と地中熱流量(G:■)の時間変化である。Rn は (SWdown+LWdown)-(SWup+LWup)で、入力エネルギーと出力エネルギーの差額である。 LWdown と LWup がほぼ相殺し、SWup が小さいため、昼間の Rn は SWdown と似たパタ ーンで、CA>CG>CP であった。また、夜間は SWdown=SWup=0、LWup>Lwdown であるこ とから、Rn<0になっている時間が見られた。とくに CA でその傾向が強かった。G は Rn の分配項の一つで、昼間は林冠のない CA が最大(250~300 w/m²)、CG がその次(200~ 250 w/m²)、CP が最小であった(50 w/m²以下)が、夜間はその逆で、CA が最も多くの熱 量を放出した(50 w/m²以上)。Gに関して、地温(ST)のピークが CG の-1 cm では 13: 00頃 (33~35℃)、-5 cm は 15:00頃 (30℃)、-20 cm は 19:00頃 (27℃) と遅れが見ら れ、昼間は表層から下層へ熱が移動したことがうかがえた(図14)。最小値は-1 cm で朝8: 00頃(26℃)、-5 cm と-20 cm では朝 9:00頃(27℃)で、夜間から朝にかけて熱が大気 へ逃げたことがうかがえた。-40 cm は昼夜の変化は見られず、27℃付近で安定していた。 こうした変化は小ギャップの CP では不明瞭で、-1 cm の日較差は 2℃程度、-5 cm が 1℃ 程度、-20 cm は 0.5℃程度と小さく、ピークとボトムの出現時刻も CG より 1~2 時間遅れ た。逆に CP は直達日射が十分当たるため、-1 cm は 40~47℃(14:00)、-5 cm は 34~35℃ (16:00)、-20 cm では 32℃ (21:00)、ボトムは冷却効果のため-1 cm で 25℃ (06:00)、

-5 cm で 28°C (08:00)、-20 cm で 30°C (09:00) と日振幅が最大であった。オープンス ペースの CA では分配が G のほかに気温の上昇下降に係わる顕熱 (S) と水蒸気の蒸発凝 結に係わる潜熱(IE)に単純化できるため、ボーエン比(β :S/IE=r (Thigh-Tlow)/(Ehigh-Elow)、 r:乾湿計定数)を用いて S= β ·(Rn-G)/(1+ β)、IE=(Rn-G)/(1+ β)から S (Δ) と IE (\blacktriangle) を図示した。その結果、昼間は G を上回る熱量が気温の上昇に使われ、日没後は β =+0.35~0.45 で安定し、ともに 20 w/m²以下と微量であるが、IE>S で推移した(図 15)。し かし、CG や CP は森林に囲まれて分配項が多岐にわたり、フェッチ(吹走距離)が確保 されないことから S と IE の量を特定することはできなかった。

デイスカッション

大ギャップにはヤシ植物が 811 (/12,500 m²) と樹木に匹敵する個体数が確認された(表 1)。その種構成には光要求度の高いヤシが多く含まれている。たとえば、M. aculeata、O. speciosa、A. murumuru、Astrocaryum mumbaca、Bactris sp. (俗名: Mumbaca)、Oenocarpus sp. (俗名:Bacaba)は再生林・ギャップ・牧場など開放地に多いとされている(Rodrigues, 1989; Miranda et al., 2001)。現在の高さは 10 m 以下がほとんどで、これらがギャップ形成後にい ちはやく侵入した種であると推察される。樹木よりも成長が早く、葉層を水平方向に展開 する種が多く、2002 年撮影の天空率は 52%程度であるが、今後数年でギャップが閉鎖さ れる可能性がある。逆に閉鎖林や湿潤地をハビタートとする種(Geonoma sp., Maximiliana martiana, Iriartella setigera, Jessenia bataua) も確認されたが、その比率は低かった。小ギャ ップは 1999 年に形成されたものを対象にした。2001 年形成の CG より古く、倒木個体が 小さいため、もともとのギャップ面積も小さい。2002 年時点の天空率(21.5%)は形成後 3年経過した段階の値で、この3年の間にヤシ植物や樹木の葉層の展開によって林冠が閉 鎖された可能性は大きい (Martinez-Ramos *et al.*, 1989; Fleming & Williams, 1990)。このこと は成長輪幅の時系列で CP で採取したサンプルは 1999 年に増加したが、その後ゆるやかに 低下しているから推察される(図 4)。CG は倒伏面積が大きく、2 年新しいため、肥大成 長の低下はまだ見られない。図6と7の導管写真は伸長成長に関する関数である。CG・ CP のギャップ形成前の樹高は計測していないが、ギャップの形成で樹高も急激に伸びた と推察される。それを裏付けるのが導管の面積率である。伸長成長には重力に逆らって葉 層まで水分を引き上げなければならない。流体力学のポワズイユの法則を幹内蒸散流(サ ップ)に応用して、透水係数(Kh:kg·m·s⁻¹·MPa⁻¹)がKh=(π · ρ /128 η)· Σ (d⁴)と表され ている (Calkin et al., 1986; February et al., 1995; Lovisolo & Schubert, 1988; Schulze et al., 1985)。樹木で考えるとρはサップの密度、ηは動粘性係数、dは導管の直径、nは導管数 になる。この式から導管径が大きくなると Kh はその4 乗に比例することがわかる。導管 数も関与するが、径の寄与のほうが大きい。面積率は両者の積和であり、この値が大きけ

れば吸引効率が上昇する。樹高が高くなると静水圧のほかに1 m ごとに 0.1 bar の重力ポ テンシャルが負荷され、幹内は常に同じ程度の水分ポテンシャル勾配が維持されていなけ ればならない(Zimmermann, 1983; Tyree & Ewers, 1991)。そのため透水係数を高めようと 導管面積率を拡大させる。したがって、両図右側のギャップ形成年の導管面積率が上昇し たのは樹高が伸びたためであると考えられる。採取サンプルの導管配列や柔組織のタイプ は異なるが、Tsuchiya & Hiraoka (2001)は樹高と面積率の関係が樹種によらずにほぼ同じ曲 線で回帰され、林冠高(38 m)に到達した個体の面積率が27%程度になっていることを示 したうえで、水の通導器官である導管の増加は樹体の支持作用の低下をもたらし、倒木の 可能性が上昇するのではないかと指摘した。

ギャップに関する気象観測は光・波長スペクトル・気温・地温などのパラメーターが単 独で計測されている場合がほとんどで、発芽・定着を説明するために使われている。ギャ ップの微気象の観測例もある (Fetcher & Williams, 1990; Camargo & Kapos, 1995; Sá & Pachêco, 2001; Alvalá et al., 2002)が、計測パラメーターを組み合わせて放射収支・熱収支 まで言及していない。本研究では日時は異なるが、大小2箇所のギャップと1箇所のオー プンスペースで放射量を計測し、SWdown と|SWup|のピークで比べると CA>CG>CP であ ること、LWdown は昼夜を通して大差はないが、日中の|LWup|のピークは CA>CG>CP で あることを示した(図9)。これはピーク値での比較であるが、各地点の2日目と3日目の 日平均値で比較すると、SWdown の CA は約 250 w/m²、CG は 85 w/m²、CP は 14 w/m²で、 CGはCAのおよそ3分の1、CPは18分の1である。|SWup|はCA:60 w/m²、CG:11 w/m²、 CP:3 w/m²で、CGはCAの5分の1、CPは20分の1である。また、|LWup|の日平均はCA: 492 w/m²、CG:460 w/m²、CP:455 w/m²で、CA と CG で 30 w/m²以上、CA と CP で 35 w/m² 以上の差があった。これらの上下の放射量を差し引きした正味放射 Rn も CG は CA の 2 分の 1、CP は 16 分の 1 程度(図 13)、同位相の光合成有効放射 PAR も CG は CA の 4 分 の1、CPは26分の1(図10)、地中熱流量GもCGはCAの6分の1、CPは10分の1で あった(図13)。温湿度の日平均は、気温はCA(30.3℃)>CG÷CP(26.5℃)、その標準偏 差は CA:7.0℃、CG:±2.5℃、CP:±2.0℃と、高温のサイトで日振幅が大きく(図 11)、相 対湿度は CA(76.6±25.8%) <CG(96.6±4.8%) <CP(97.2±2.5%) で、CA は低湿で変 動幅が大きく、CP は高湿で安定していた (図 12)。 両者を組み合わせた露点温度は CA (24.4 ±1.5℃) <CG (25.5±1.8℃) <CP (26.1±1.7℃) (図 11)、絶対湿度も CA (21.8±2.0 g/m³) <CG(23.8±2.4 g/m³)<CP(24.6±2.2 g/m³)であった(図 12)。これは CP は水蒸気量が 多く、わずかな気温の低下で凝結する環境にあることを意味する。また、地温の日平均は 4 深度すべてで CA>CG>CP で、CA と CP の温度差は-1 cm で 7.2℃、-5 cm で 5.9℃、-20 cm で 5.5℃、-40 cm で 5.1℃あった (図 14)。標準偏差も CA>CG>CP で、-1 cm では CA は± 6.8℃、CG で 2.1℃、CP では 0.7℃となり、-5 cm、-20 cm と深くなるにつれて SD は小さ くなったが、CA>CG>CP のパターンは変わらなかった。-40 cm では全地点の SD は±0.1℃ と同じ値になった。なお、2001年に同じカスタニェイラの完全に閉鎖された林分の林床で 計測した事例では SWdown は CP よりさらに小さく、SWup、LWdown、LWup ともに日変 化が見られず、温湿度も終日無変動であった(Tsuchiya, 2003)。

これらのことから、林冠に覆われるシェアーが大きいと入力エネルギーは小さく、温湿 度は低温・高湿で日振幅が小さく、逆にオープンスペースでは入力エネルギーは大きいも のの、高温・低湿で日振幅が大きくなる。言い換えると、林冠が一部覆っていることによ るバッファー効果で気象環境の振幅が比較的小さく保たれているが、オープンスペースで は昼夜の気象環境の振幅が拡大し、高温低湿の昼間と冷却凝縮効果の夜間の差が顕著にな る。共通しているのは完全な閉鎖林ではなく、小ギャップでも直達日射の影響を受けるこ とである。従来の研究で調べられてきたように、ギャップではヤシやセクロピアのような 先駆種の埋土種子がそれをいち早く探知し、発芽・定着を行ない、ギャップ周囲の樹木は 枝を展開させ、今回明らかにしたように被圧されていた下層個体は急激な成長を開始する。 今後、スモールスケールでは閉鎖過程にあるいくつかのギャップで地表から林冠までの気 象環境から追跡するとともに、長いスケールではギャップのターンオーバーを推定したい。

参考文献

- Ackerly, D.D. & E.A. Bazzaz. 1995. Seedling crown orientation and interception of diffuse radiation in tropical forest gaps. *Ecology*, 76: 1134-1146.
- Alvalá, R.C.S., R. Gielow, H.R. Da Rocha, H.C. Freitas, J.M. Lopes, A.O. Manzi, C. Von Randow, M.A.F. Silva-Dias, O.M.R. Cabral & M.J. Waterloo. 2002. Intradiurnal and seasonal variability of soil temperature, heat flux, soil water content, and thermal properties under forest and pasture in Rondônia. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres*, 107: 8010.
- Araújo, A.C., A.D. Nobre, B. Kruijt, J.A. Elbers, R. Dallarosa, P. Stefani, C. Von Randow, A.O. Manzi, A.D. Culf, J.H.C. Gash, R. Valentini & P. Kabat. 2002. Comparative measurements of carbon dioxide fluxes from two nearby towers in a central Amazonian rainforest: the Manaus LBA site. Journal of Geophysical Research-Atmospheres, 107: 8090.
- Augspurger, C.K. 1984. Light requirements of neotropical tree seedlings: a comparative study of growth and survival. *Journal of Ecology*, 72: 777-795.
- Bazzaz, F.A. & R.W. Carlson. 1982. photosynthetic acclimation to variability in the light environment of early and late successional plants. *Oecologia*, 54: 313-316.
- Betts, A.K., J.D. Fuentes, M. Garstang & J.H. Ball. 2002. Surface diurnal cycle and boundary layer structure over Rondônia during the rainy season. *Journal of Geophysical*

Research-Atmospheres, 107: 8065.

- Bliss, D. & H. Smith. 1985. Penetration of light into soil and its role in the control of seed germination. *Plant, Cell and Environment*, 8: 475-483.
- Bolzan, M.J.A., F.M. Ramos, L.D.A. Sá, C. Rodrigues-Neto & R.R. Rosa. 2002. Analysis of fine-scale canopy turbulence within and above an Amazon forest using Tsallis' generalized thermostatistics. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres*, 107: 8063.
- Bongers, F. & J. Popma. 1990. Leaf dynamics of seedlings of ran forest species in relation to canopy gaps. *Oecologia*, 82: 122.127.
- Botta, A., N. Ramankutty & J.A. Foley. 2002. Long-term variations of climate and carbon fluxes over the Amazon basin. *Geophysical Research Letters*, 29: 1319.
- Brandani, A., G.S. Hartshorn & G.H. Orians. 1988. Internal heterogeneity of gaps and tropical tree species richness. *Journal of Tropical Ecology*, 4: 99-119.
- Brokaw, N.M. 1985. Gap-phase regeneration in a tropical forest. Ecology, 66: 682-687.
- Brokaw, N.V.L. 1982. The definition of treefall gap and its effect on measures of forest dynamics. *Biotropica*, 14: 158-160.
- Brokaw, N.V.L. & S.M. Scheiner. 1989. Species composition in gaps and structure of a tropical forest. *Ecology*, 70: 538-541.
- Calkin, H.W., A.C. Gibson & P.S. Nobel. 1986. Biophysical model of xylem conductance in tracheids of Fern Pteris vittata. Journal of Experimental Botany, 37: 1054-1064.
- Camargo, J.L.C. & V. Kapos. 1995. Complex edge effects on soil moisture and microclimate in central Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology*, 11: 205-221.
- Carswell, F.E., A.L. Costa, M. Palheta, Y. Malhi, P. Meir, J.P.R. Costa, M.L. Ruivo, L.S.M. Leal, J.M.N. Costa, R.J. Clement & J. GRACE. 2002. Seasonality in CO₂ and H₂O flux at an eastern Amazonian rain forest. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres*, 107: 8076.
- Costa, M.H. & J.A. Foley. 2000. Combined effects of deforestation and doubled atmospheric CO₂ concentration on the climate of Amazonia. *Journal of Climate*, 13: 18-34.
- Culf, A.D., G. Fisch, Y. Malhi, R.C. Costa, A.D. Nobre, A.D. Marques, J.H.C. Gash & J. Grace. 1999. Carbon dioxide measurements in the nocturnal boundary layer over Amazonian forest. *Hydrology and Earth System Sciences*, 3: 39-53.
- Denslow, J.S. 1980. Patterns of plant species diversity during succession under different disturbance regimes. *Oecologia*, 46: 18-21.
- Fearnside, P.M. & W.M. Guimarães. 1996. Carbon uptake by secondary forests in Brazilian Amazonia. Forest Ecology and Management, 80: 35-46.
- February, E.C., W.D. Stock, W.J. Bond & D.J. Le Roux. 1995. Relationships between water availability and selected vessel characteristics in *Eucalyptus grandis* and two hybrids.

IAWA Journal, 6: 269-276.

- Ferreira, S.J.F., S. Crestana, F.J. Luisão & S.A.F. Miranda. 2001. Nutrientes no solo em floresta de terra firme cortada seletivamente na Amazônia central. *Acta Amazonica*, 31: 381-396.
- Ferreira S.J.F. & F.J. Luisão. 2002. Propriedades físicas do solo após extração seletiva de madeira na Amazônia central. *Acta Amazonica*, 32: 449-466.
- Ferreira, L.V., R.L. De Sá, R. Buschbacher, G. Batmanian, J.M.C. Da Silva, M.B. Arruda, E. Moretti, L.F.S.N. De Sá, J. Falcomer & M.L. Bampi. 2001. Identificação de áreas propritárias para a conservação da biodiversidade por meio da representatividades das unidades de conservação e tipos de vegetação nas ecorregiões da Amazônia brasileira. *In*: A. Verissimo, A. Moreira, D. Sawyer, I. Dos Santos, L.P. Pinto & J.P.R. Capobianco (eds.): *Biodiversidade na Amazônia brasileira, p.* 268-286. Estação Liberdade, São Paulo.
- Fetcher, N., S.F. Oberbauer & B.R. Strain. 1985. Vegetation effects on microclimate in lowland tropical forest in Costa Rica. International Journal of Biometeorology, 29: 145-155.
- Fleming, T.H. & C.F. Williams. 1990. Phenology, seed dispersal, and recruitment in Cecropia peltada (Moraceae) in Costa Rican tropical dry forest. Journal of Tropical Ecology, 6: 163-178.
- Grace, J., J. Lloyd, J. McLntyer, A. Miranda, P. Meir, H. Miranda, J. Moncrieff, J. Massheder, I. Wright & J. Gash. 1999. Fluxes of carbon dioxide and water vapor over an undisturbed tropical forest in south-west Amazonia. *Global Change Biology*, 1: 1-12.
- Hartshorn, G.S. 1978. Treefalls and tropical forest dynamics. In: P.B. Tomlinson & M.H. Zimmermann (eds.): Tropical trees as living systems, p. 617-638. Cambridge University Press, New York.
- Hartshorn, G.S. 1989. Application of gap theory to tropical forest management: natural regeneration on strip clear-cuts in the Peruvian Amazon. *Ecology*, 70: 567-569.
- Kruijt, B., Y. Malhi, J. Lloyd, A.D. Nobre, A.C. Miranda, M.G.P. Pereira, A. Culf & J. Grace. 2000. Turbulence statistics above and within two Amazon rain forest canopies. *Boundary-Layer Meteorology*, 94: 297-331.

Laurence, W.F. 1999. Reflections on the tropical deforestation crisis. *Biological Conservation*, 91: 109-117.

- Laurence, W.F., A.K.M. Albenaz & C. Da Costa. 2001. Tropical logging and human invasions. Conservation Biology, 15: 4-5.
- Lee, D.W. 1987. The spectral distribution of radiation in two neotropical rainforest. *Biotropica*, 19: 161-166.
- Lieberman, D. & M. Lieberman. 1987. Forest tree growth and dynamics at La Selva, Costa Rica (1969-1982). Journal of Tropical Ecology, 3: 347-358.

- Lima, A.C., F.J. Luisão & N. Higuchi. 2000. Effects of the selective logging intensity on two species of the genus Syntermes in central Amazonia. Forest Ecology and Management, 137: 151-154.
- Loureiro, A., De Freitas, A., B. Loureiro Ramos & A.A. De Freitas. 2000. Essências madeireiras da Amazônia, 191pp. INPA, Manaus.
- Lovisolo, C. & A. Schubert. 1998. Effects of water stress on vessel size and xylem hydraulic conductivity in *Vitis vinifera* L. *Journal of Experimental Botany*, 49: 693-700.
- Malhi, Y. & J. Grace. 2000. Tropical forests and atmospheric carbon dioxide. Trends in Ecology & Evolution, 15: 332-337.
- Malhi, Y., E. Pegoraro, A.D. Nobre, M.G.P. Pereira, J. Grace, A.D. Culf & R. Clement. 2002. Energy and water dynamics of a central Amazonian forest. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres*, 107: 8061.
- Marques Filho, A.O. 1997. Regime de radiação solar e características da vegetação-modelos de inversão. Acta Amazonica, 27: 119-134.
- Marques Filho, A.O. & R.C. Dallarosa. 2000. Interceptação de radiação solar e distribução espacial de área foliar em floresta de terra firme da Amazônia central, Brasil. Acta Amazonica, 30: 453-470.
- Martínez-Ramos, M., E. Alvarez-Buylla & J. Sarukhán. 1989. Tree demography and gap dynamics in a tropical rain forest. *Ecology*, 70: 555-558.
- Mesquita, R.D.G. 2000. Management of advanced regeneration in secondary forests of the Brazilian Amazon. Forest Ecology and Management, 130: 131-140..
- Miranda, I.P.A., A. Rabelo, C.R. Bueno, E.M. Barbosa & M.N.S. Ribeiro. 2001. Frutos palmeiras da Amazônia, 120 pp. INPA, Manaus.
- Morreira, M.Z., L.D.L. Sternberg & D.C. Nepstad. 2000. Vertical patterns of soil water uptake by plants in a primary forest and an abandoned pasture in the eastern Amazon: an isotopic approach. *Plant and Soil*, 222: 95-107.
- Nelson, B.W., R. Mesquita, J.L.G. Pereira, S.G.A. De Souza, G.T. Batista & L.B. Couto. 1999. Allometric regressions for improved estimate of secondary forest biomass in the central Amazon. Forest Ecology and Management, 117: 149-167.
- Nelson, B.W. & A.A. De Oliveira. 2001. Área botânica. In: A. Verissimo, A. Moreira, D. Sawyer,
 I. Dos Santos, L.P. Pinto & J.P.R. Capobianco (eds.): Biodiversidade na Amazônia brasileira, p. 132-176. Estação Liberdade, São Paulo.
- Potter, C., E.A. Davidson, D. Nepstad & C.R. De Carvalho. 2001. Ecosystem modeling and dynamic effects of deforestation on trace gas fluxes in Amazon tropical forests. *Forest Ecology and Management*, 152: 97-117.

- Poulson, T.L. & W.J. Platt. 1989. Gap light regimes influence canopy tree diversity. *Ecology*, 70: 553-555.
- Roberts, D.A., I. Numata, K. Holmes, G. Batista, T. Krug, A. Monteiro, B. Powell & O.A. Chadmick. 2002. Large area mapping of land-cover change in Rondôonia using multitemporal spectral mixture analysis and decision tree classifiers. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres*, 107: 8073.

Rodrigues, R.M. 1989. Palmieras. In: A flora da Amazônia, p. 433-436. CEJUP, Belém.

- Sá, L.D.A. & V.B. Pachêco. 2001. Relação de similaridade para os perfis de velocidade média do vento dentro da copa da floresta amazônica em Rondônia. Revista Brasileira de Meteorologia, 16: 81-89.
- Salimon, C.I. & I.F. Brown. 2000. Secondary forests in western Amazonia: significant sinks for carbon released from deforestation? *Interciencia*, 25: 198-202.
- Schulze, E.D., J. CERMJ, R. Matyssek, M. Penka, R. Zimmermann, F. Vaslcek, W. Gries & J. Kucera. 1985. Canopy transpiration and water fluxes in the xylem of the trunk of *Larix* and *Picea* trees, a comparison of xylem flow porometer and cuvette measurements. *Oecologia*, 66: 475-483.
- Schupp, E.W., H.F. Howe, C.K. Augspurger & D.J. Levey. 1989. Arrival and survival in tropical treefall gaps. *Ecology*, 70: 562-569.
- Sork, V.L. 1987. Effects of predation and light on seedling establishment in *Gustavia superba*. Ecology, 68: 1341-1350.
- Souza, C.G. 1991. Solos. In: IBGE (ed.): Geografia do brasil, Vol.3, região norte, p. 123-136. IBGE, Rio de Janeiro.
- Steininger, M.K. 2000. Secondary forest structure and biomass following short and extended land-use in central and southern Amazonia. *Journal of Tropical Ecology*, 16: 689-708.

SUDAM/PHCA. 1984. Atlas climatológico da Amazônia brasileira, 125 pp. SUDAM, Belém.

- Tanaka, A. 1998. Ecofisiolosia do estabelecimento de plântulas em plantios de enriquecimento em Novo Aripuanã, 113 pp. INPA, Manaus.
- Thompson, K. & J.P. Grime. 1983. A comparative study of germination responses to diurnally-fluctuating temperatures. *Journal of Applied Ecology*, 20: 141-156.
- Thompson, K. & J.C. Whatley. 1984. A thermogradient bar apparatus for the study of the germination requirements of buried seeds *in situ*. New Phytologist, 96: 459-471.
- Tsuchiya, A. & M. Hiraoka. 2001. Differences of primary and secondary terra firme forests along the Uaicurapa river near Parintins, AM according to the relationship between individual tree size and vessel area in stem cross sections. Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Série Botânica, 17: 367-387.

- Tsuchiya, A. 2003. Comparison of micrometeorological components between dry and rainy seasons in Amazonian dense tropical forests. *Papers of the Applied Geography Conferences*, 26: 286-296.
- Tyree, M.T. & F.W. Ewers. 1991. The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytologist*, 119: 345-360.
- Uhl, C., K. Clark, N. Dezzeo & P. Maquirino. 1988. Vegetation dynamics in Amazonian treefall gaps. *Ecology*, 69: 751-763.
- Uhl, C.P., P. Barreto, A. Verissimo, A.C. Barros, P. Amaral, E. Vidal & C. Souza JR. 1988. Uma abordagem integrada de pesquisa sobre o manejo dos recursos florestais na Amazônia brasileira. In: C. Gascon & P. Moutinho (eds.): Floresta amazônica: dinâmica, regeneração e manejo, p. 313-331. INPA, Manaus.
- Vazques-Yanes, C. & A. Orozco-Segovia. 1994. Signals for seeds to sense and respond to gaps. In:
 M.M. Caldwell & R.W. Pearcy (eds.): Exploitation of environmental heterogeneity by plants, p. 209-236. Academic Press, San Diego.
- Vazques-Yanes, C. & H. Smith. 1982. Phytochrome control of seed germination in the tropical rain forest pioneer trees Cecropia obtusifolia and Piper auritum and its ecological significance. New Phytologist, 92: 447-485.
- Viana, V.M. 1989. Seeds and seedling availability as a basis for management of natural forest regeneration. In: A.B. Anderson (ed.): Alternatives to deforestation, step towards sustainable use of the Amazon rain forest, p. 99-111. Columbia University Press, New York.
- Von Randow, C., L.D.A. Sá, P.S.S.D. Gannabathula, A.O. Manzi, P.R.A. Arlino & B. Kruijt. 2002. Scale variability of atmospheric surface layer fluxes of energy and carbon over a tropical rain forest in southwest Amazonia 1. Diurnal conditions. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres*, 107: 8062.
- Vourlitis, G.L., N. Priante, M.M.S. Hayashi, J.D. Nogueira, F.T. Caseiro & J.H. Campelo. 2001. Seasonal variations in the net ecosystem CO₂ exchange of a mature Amazonian transitional tropical forest (cerrado). *Functional Ecology*, 15: 388-395.
- Whitmore, T.C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology*, 70: 536-538.
- Zimmermann, M.H. 1983. The hydraulic architecture of plants. In: Xylem structure and the ascent of sap, p. 68-76. Springer, Berlin.



図1. 調査地 (カスタニェイラ:〇) と大ギャップ (CG:■)・小ギャップ (CP:■)・ オープンスペース (CA:□) の位置.

表1. CG5 方形区 (/12,500 m²)・CP5 方形区 (/2,000 m²) 内の樹木・ヤシ個体数.

Family	Scientific name	Local name	CG	CP
ANACARDIACEAE	Anacardium sp	Cajurana	13	
ANACARDIACEAE	Anacardium sp.	Cajulana	15	0
ANNONACEAE	Rooggoongia multifican	Cajui Enviro nesto	10	2
ANNONACEAE	Boorgeopsis multiplora	Envira preta	19	2
ANNONACEAE	Guatteria dia ala	Envira surucucu	25	3
ANNONACEAE	Guatteria discolor	Envira Ioina miuda	1	0
ANNONACEAE	Guatteria sp.	Envira lola	13	2
ANNONACEAE	Pseudoxandra polyphleba	Envira amarelo	8	0
ANNONACEAE	Rollinia sp.	Envira biriba	1	0
ANNONACEAE	Rollinia sp.	Envira cheirosa	0	2
ANNONACEAE	Unonopsis sp.	Envira branco	7	2
ANNONACEAE	Xylopia polyantha	Envira cascuda	1	1
ANNONACEAE	Unidentified	Envira folha grauda	3	0
APOCYNACEAE	Aspidosperma sp.	Carapanauba	2	0
APOCYNACEAE	Couma spp.	Sorva	2	1
APOCYNACEAE	Geissospermum sericeum	Acariquara	2	1
APOCYNACEAE	Himatanthus scuuba	Sucuuba	4	1
APOCYNACEAE	Himatanthus sp.	Sucuuba vermelho	1	0
APOCYNACEAE	Himatanthus sp.	Sucuuba preto	0	1
ARALIACEAE	Scefflera morototoni	Morototo	10	2
BIGNONIACEAE	Tabebuia sp.	Pau d'arco	3	0
BIGNONIACEAE	Tabebuia sp.	Tanari	2	Õ
BIGNONIACEAE	Unidentified	Unidentified	1	Ô.
BIXACEAE	Unidentified	Unidentified	2	2
BOMBACEAE	Rombaconsis sp	Mungubarana	2	0
BOMBACEAE	Sclaronama micronthum	Cordeiro	3	2
BOMBACEAE	Unidentified	Unidentified	22	5 1
BIDSEDACEAE	Brotium m	Dava haar aa	2	10
DIDSEDACEAE	Protium sp.	Breu branco	30	10
DURSERACEAE	Pronum sp.	Breu vermeino	16	3
DURSERACEAE	Pronum sp.	Breu copaiba	2	0
BURSERACEAE	Protium spp.	Breu	2	0
CARYOCALACEAE	Caryocar spp.	Piquiarana	1	1
CECROPIACEAE	Cecropia sciadophylla	Imbauba vermelho	4	0
CECROPIACEAE	Cecropia sp.	Imbauba branco	0	1
CECROPIACEAE	Pourouma guianensis	Imbauba bengue	2	0
CECROPIACEAE	Pourouma sp.	Imbaubarana	17	3
CELASTRACEAE	Goupia glabra	Cupiuba	1	2
CHRYSOBALANACEAE	Couepia bracteosa	Pajura	32	5
CHRYSOBALANACEAE	Hirtella sp.	Formigueira	1	. 1
CHRYSOBALANACEAE	Licania sp.	Caraipe	14	2
CHRYSOBALANACEAE	Licania sp.	Pajura liso	1	0
CHRYSOBALANACEAE	Parinari sp.	Pajura vermelho	5	0
CHRYSOBALANACEAE	Unidentified	Macucu branco	- 2	0
CHRYSOBALANACEAE	Unidentified	Unidentified	2	1
CLUSIACEAE	Vismia cavennensis	Lacre folha miuda	2	0
COMBRETACEAE	Buchenavia oxycarpa	Tanimbuca	1	1
COMBRETACEAE	Unidentified	Unidentified	1	0
EUPHORBLACEAE	Conceveiba guianensis	Araca seringa	1	Ő
EUPHORBIACEAE	Croton cajucara	Sacaca	0	1
EUPHORBIACEAE	Croton sp	Caferana	4	0
EUPHORBIACEAE	Croton sp.	Sacaca branco	4	1
EUPHORBIACEAE	Croton sp.	Croton		1
FUPHORBIACEAE	Croton sp.	Sacasa yarmalha	2	1
FUPHORBIACEAE	Home brasilionais	Sacaca vermento	1	0
FIDHODDIACEAE	De seu entres structures l'an	Seringa verdadena	1	0
EADACEAE	Fogonophora schomburgkiana	Amarelinno	1	0
CUTTEEDAE	Undentified	Unidentified	1	0
GUITTEEDAT	Moronobea coccinea	Bacuri de anta	1	0
GUI HEEKAE	Symphonia gulobulifera	Anani	2	1
HUMILIACEAE	Endopleura uchi	Uchi liso	3	2
HUMILIACEAE	Vantanea macrocarpa	Uchirana	6	0
HUMILIACEAE	Vantanea sp.	Colhao de anta	6	1
HUMILIACEAE	Vantanea sp.	Uchi coroa	4	1
LAURACEAE	Nectandra amazonum	Louro branco	6	1

LAURACEAE LECYTHIDACEAE LEG. CAESALPINIOIDEAE LEG. MIMOSOIDEAE LEG. MIMOSOIDEAE

Nectandra rubra Ocotea aciphylla Ocotea nigrescens Ocotea sp. Ocotea sp. Ocotea sp. Ocotea sp. Ocotea sp. Ocotea sp. Ocotea tabacifolia Unidentified Unidentified Bertholletia excelsa Cariniana sp. Eschweilera amazonica Eschweilera coriaceae Eschweilera odora Eschweilera pedicellata Eschweilera spp. Eschweilera spp. Eschweilera spp. Gustavia augusta Lecythis prancei Lecythis sp. Lecythis sp. Lecythis sp. Unidentified Copaifera multijuga Copaifera sp. Copaifera sp. Copaifera sp. Eperua bijuga Hymenaea courbaril Hymenaea sp. Peltogyne catingae Peltogyne sp. Sclerolobium chrysophyllum Sclerolobium melanocarpon Sclerolobium paniculatum Sclerolobium sp. Swartzia sp. Tachigalia paniculata Balizia pedicellaris Cedrelinga cateniformis Dinizia excelsa Enterolobium schomburgkii Inga gracilifolia Inga paraensis Inga sp. Inga sp. Inga sp. Inga sp. Inga sp. Macrosamanea puviramea Macrosamanea sp. Parkia sp. Parkia sp. Parkia sp. Parkia sp. Pithecellobium sp. Pithecellobium sp. Pithecolobium racemosum Pseudopiptadenia sp.

Louro gamela	3	1
Louro amarelo	17	3
Louro preto	5	3
Louro bosta	3	0
Louro pimenta	2	0
Louro rosa	2	0
Louro cedro	1	0
Louro chumbo	1	0
Louro vermelho	1	0
Louro abacate	8	1
Louro	9	1
Louro fofo	1	0
Castanha verdadeira	0	1
Tauari branco	1	1
Matamata amarelo	7	4
Matamata preta	19	6
Matamata branco	30	4
Matamata vermelho	13	1
Ripeiro	10	0
Ripeiro vermelho	5	0
Ripeiro amarelo	0	1
Mucurao	1	0
Castanha jarana	1	0
Castanha de cutia	4	1
Tarana	1	0
Matamata folha miuda	1	Ő
Unidentified	2	Ő
Consiba marimari	10	ĩ
Copaiba iacara	15	0
Copaiba angelim	2	0
Copaida angeinn	2	0
Coparda	7	1
Internationaliga	7	1
Jaloda	2	0
	5	0
Violeta	. 1	0
Roxinno	0	0
Taxi amarelo	. 2	0
laxi vermeino	. 3	0
Taxi branco	0	1
laxi	1	3
Paracutaca	1	. 3
Tax1 preto	33	9
Fava preta	1	0
Cedroarana	1	1
Angelim pedra	I	0
Sucupira amarelo	1	0
Inga xixica	11	0
Ingarana	36	4
Inga vermelho	18	3
Inga	9	2
Inga branco	4	0
Inga vermelho ferro	2	0
Inga comprida	1	0
Angico branco	0	1
Fava folha miuda	2	<u>,</u> 0
Fava vermelho	9	1
Fava branco	7	. 2
Fava amarela	3	1
Faveira	1	2
Marimari	2	0
Marirana	0	1
Angelim rajado	4	0
Fava melancia	5	0

LEG. MIMOSOIDEAE LEG. MIMOSOIDEAE LEG. PAPILIONOIDEAE MELASTOMATACEAE MELASTOMATACEAE MELASTOMATACEAE MELASTOMATACEAE MELIACEAE MELIACEAE MELIACEAE MELIACEAE MORACEAE MYRISTICACEAE MYRISTICACEAE MYRISTICACEAE MYRISTICACEAE MYRISTICACEAE MYRISTICACEAE **MYRISTICACEAE MYRISTICACEAE MYRISTICACEAE** MYRISTICACEAE MYRTACEAE MYRTACEAE MYRTACEAE MYRTACEAE NYCTANGINACEAE NYCTANGINACEAE OCHINACEAE OLACEAE QUINACEAE RUBIACEAE RUBIACEAE RUBIACEAE RUTACEAE SAPINDACEAE SAPOTACEAE SAPOTACEAE SAPOTACEAE SAPOTACEAE SAPOTACEAE SAPOTACEAE SAPOTACEAE SAPOTACEAE SAPOTACEAE SIMAROUBACEAE SIPARUNACEAE

Swartzia benthamii Unidentified Aldina sp. Bowdichia virgilioideas Dipteryx odorata Dipteryx polyphylla Hymenolobium spp. Hymenolobium spp. Ormosia sp. Ormosia sp. Miconia sp. Miconia sp. Miconia sp. Unidentified Carapa guianensis Guarea sp. Guarea sp. Swietenia sp. Brosimum sp. Brosimum spp. Cecropia spp. Clarisia ilicifolia Clarisia racemosa Helicostylis sp. Helicostylis tomentosa Naucleopsis caloneura Pourouma sp. Unidentified Iryanthera sp. Iryanthera tricornis Iryanthera ulei Otoba sp. Otoba sp. Virola sp. Virola sp. Virola sp. Virola sp. Virola venulosa Eugenia sp. Eugenia sp. Eugenia sp. Unidentified Neea sp. Neea sp. Ouratea sp. Minquartia guianensis Quiina amazonica Callycophyllum spruceanum Landenbergia sp. Unidentified Miconia sp. Talisia sp. Chrysophyllum prieurii Micropholis sp. Micropholis sp. Micropholis splendens Micropholis venulosa Pouteria filipes Pouteria guianensis Pouteria sp. Pouteria sp. Simarouba amara Siparuna sp.

13 1 5 11 12 14 2 7	3 0 0 1 6 2 0
1 5 11 12 14 2 7	0 0 1 6 2 0
1 5 11 12 14 2 7	0 0 1 6 2 0
5 11 12 14 2 7 1	0 1 6 2 0
11 12 14 2 7	1 6 2 0
12 14 2 7	6 2 0
14 2 7	2
2 7 1	Ō
- 7 1	
1	ſ
	r
â	ſ
s n	
2	
1	
21	(
21	. /
24	2
. 2	(
3	(
1	1
1	C
7	1
5	(
6	(
6	1
10	Ċ
16	2
1	-
1	(
5	(
8	
1	4
1	
4	
· 1	(
2	:
4	
3	(
2	(
2	(
.6	4
1	(
0	1
3	-
20	6
1	(
1	(
7	
1	(
1	, (
35	2
⊿	-
-+ <	
1	
1 01	1 -
4ð 14	1.
14	. (
1	(
12	
23	4
3	
3	(
11	
2	· · · 1
1	(
1	· (
	$\begin{array}{c} 7 \\ 1 \\ 3 \\ 2 \\ 1 \\ 5 \\ 21 \\ 24 \\ 2 \\ 3 \\ 1 \\ 1 \\ 7 \\ 5 \\ 6 \\ 6 \\ 10 \\ 16 \\ 1 \\ 1 \\ 5 \\ 8 \\ 1 \\ 4 \\ 1 \\ 5 \\ 4 \\ 3 \\ 2 \\ 2 \\ 6 \\ 1 \\ 0 \\ 3 \\ 20 \\ 1 \\ 1 \\ 1 \\ 1 \\ 35 \\ 4 \\ 5 \\ 1 \\ 8 \\ 14 \\ 1 \\ 23 \\ 3 \\ 11 \\ 2 \\ 1 \\ 1 \\ 1 \\ 1 \\ 1 \\ 1 \\ 23 \\ 3 \\ 11 \\ 2 \\ 1 \\ 1 \\ 1 \\ 1 \\ 1 \\ 1 \\ 1 \\ $

STERCULIACEAE	Theobroma bicolor	Cacaorana	3	3
STERCULIACEAE	Theobroma subinacamum	Cupui	16	0
STERCULIACEAE	Unidentified	Unidentified	8	0
TILIACEAE	Apeiba echinata	Pente de macaco	7	4
TILIACEAE	Unidentified	Unidentified	1	0
VIOLACEAE	Leonia sp.	Catole de terra firme	1	0
VIOLACEAE	Rinorea racemosa	Canela de jacamim	18	5
VOCHYSIACEAE	Unidentified	Unidentified	5	0
Unidentified	Unidentified	Barba de lontra	3	2
Unidentified	Unidentified	Envira vermelho	3	0
Unidentified	Unidentified	Cumaru vermelho	1	0
Unidentified	Unidentified	Inga amarelo	1	0
Unidentified	Unidentified	Isqueiro	1	0
Unidentified	Unidentified	Pe de vaco (boi)	1	0
Unidentified	Unidentified	Virola vermelho	0	1
Unidentified	Unidentified	Unidentified	42	3
		Total	1,236	224
		•	$12,500 \text{ m}^2$	$2,000 \text{ m}^2$
ARECACEAE	Mauritia aculeata	Caranai	268	0
ARECACEAE	Orbignya speciosa	Babacu	262	35
ARECACEAE	Geonoma sp.	Perema	106	18
ARECACEAE	Astrocaryum murumuru	Murumuru	93	14
ARECACEAE	Maximiliana martiana	Inaja	28	0
ARECACEAE	Euterpe sp.	Acai preto	27	3
ARECACEAE	Astrocaryum mumbaca	Mumbaca	8	2
ARECACEAE	Iriartella setigera	Paxiuba	8	1
ARECACEAE	Bactris sp.	Maraja	7	. 0
ARECACEAE	Jessenia bataua	Pataua	2	1
ARECACEAE	Oenocarpus sp.	Bacaba	1	0
ARECACEAE	Unidentified	Canela de vidro	1	0

 $12,500 \text{ m}^2$ $2,000 \text{ m}^2$



図 2. CG(■)・CP(▲)の樹高と胸高直径の関係.



図3. CG(上)・CP(下)の樹高階(黒:樹木, グレー:ヤシ).







⊠ 5. CG (」

CG(上)とCP(下)で樹高が10 m以上と10 m以下に分けた場合の成長輪幅.



CGで採取した 2000 年(左)と 2001 年(右)の樹幹横断面の導管画像. (a): Protium sp. (俗名:Breu branco), (b): Micropholis sp. (俗名: Abiurana).

図6.





図8. CG(上)とCP(下)のギャップ形成前年・当年の導管面積率の比較.



図 9. CG(上)・CP(中)・CA(下)の下向き短波(SWdown:□)・上向き短波(SWup:■)・ 下向き長波(LWdown:△)・上向き長波放射量(LWup:▲).



図 10. CG・CP・CA の光合成有効放射量(PAR). PARlow (□): 地上 20 cm, PARhigh (■): 地上 2 m.



図 11. CG・CP・CA の気温(T:□・■)と露点温度(Tdp:△・▲). low: 地上 20 cm, high: 地上 2 m.



図 12. CG・CP・CAの相対湿度(H:□・■)と絶対湿度(Y:△・▲). low: 地上 20 cm, high: 地上 2 m.



図 13. CG・CP・CAの正味放射 (Rn:□)・地中熱流量 (G:■)・ 顕熱 (S:△)・潜熱 (E:▲).



- 図 14.
- CG・CP・CAの地下1cmの地温 (ST1cm:□), 5 cmの地温 (ST5cm:■), 20 cmの地温 (ST20cm: △), 40 cmの地温 (ST40cm: ▲).



図 15. CA のボーエン比.