

コロンビア国マカレナ地域の河畔林の樹種特性

土谷 彰男*・伊沢 紘生**

*広島大学総合科学部自然環境研究講座・**宮城教育大学環境教育実践研究センター

Characterization of tree species of a flood-induced riverside forest
in La Macarena, Colombia

Akio TSUCHIYA* and Kosei IZAWA**

**Department of Environmental Studies, Faculty of Integrated Arts and Sciences, Hiroshima University, 1-7-1 Kagamiyama, Higashi-Hiroshima, Hiroshima 739-8521, Japan*

***Environmental Education Center, Miyagi University of Education, Aoba, Aramaki, Aoba-ku, Sendai 980-0845, Miyagi, Japan*

Abstract : Characteristics of tree species at a riverside forest were investigated from forest inventory and tree-ring analysis of stem transections in three quadrats (100 m² each) along Duda River in Macarena National Park, Colombia. As the distance from river channel became longer, the number of living individuals decreased from 108 to 45, while the canopy height (H) increased from 10 m to 20 m, the diameter at breast height (D) increased from 10 cm to 25 cm. As the result, the total D²H increased from 1.39 m³ to 11.62 m³/100 m². *Cecropia membranacea* was widespread in all the quadrats. This species has the characteristics of fast thickening growth in the early stage but the cycle between establishment and death is shorter than other species. It was also estimated that the species has a fast extension growth as well from the analysis of vessel parameters. *Ficus insipida* and *Piptadenia flava* were believed to be canopy species because they have a large vessel diameter and their growth rate is steady, while *Guarea guidonia* and *Inga bomplandiana* were thought to remain in the medium story by mainly having thickening growth.

Key words : Colombia, Riverside forest, Tree-ring, Vessel, *Cecropia membranacea*

1. はじめに

傾斜の緩やかなアマゾンではしばしば河川が蛇行し、雨期に増水した水が1~2ヵ月遅れて河道から溢れ、兩岸の氾濫源を覆う (Sternberg, 1998)。中流域は地形的にくぼんでいるため本流でも兩岸数10kmが数mの深さに冠水し、3月から8月の約半年間その状態が続く (Junk, 1997)。そこには季節性浸水林が成立する。軟弱な地盤と冠水部の無酸素条件に適応した種が見られ、支柱根や膝根、気根をもつ樹木が存在する (小川ほか, 1984; Worbes *et al.*, 1992; Worbes, 1997)。

一方、アンデス山脈近傍のアマゾン上流域は川幅が狭く、熱帯収束帯の南北振動に起因する豪雨

によって洪水が発生し、一時的に冠水する。本研究のコロンビアのメタ州マカレナ地域はその典型である。収束帯の活動が活発になると、アンデス山脈から流れる河川は暴れ川となって土砂を削り、樹木を押し流す (Hara *et al.*, 1999)。しかし、蛇行する河川は浸食と同時に堆積ももたらしている。こうした河畔には林齢は若いものの、特殊な河川環境に適応した林分が形成される。

これまでマカレナ地域のドゥダ川の河畔林の植生に関する報告は多く、Hirabuki (1990) は河畔から丘陵地までの優占植生を記述し、Hirabuki *et al.* (1991) は河畔植生と堆積土壌に含まれる有機物の発達について、Takehara & Hirabuki (1991) は新しく堆積した河畔に最初に侵入する多年生草本種の種生態について、Hara *et al.* (1999) は洪水起源によって形成された河畔林の河辺からの水平距離と草本・樹木の種の多様性やバイオマスについて総合的に考察している。しかし、河畔の樹木の生長についての記述はまだ行われていない。同じ河畔でも河辺から約250 mの水平距離にいくつかの優占種があるということは、それぞれ独自の生育戦略を持っていることが予想される。そこで本研究では河畔林を構成する樹木の年輪 (季節輪) からわかった知見について報告する。

2. 調査地と方法

調査地のマカレナ生態学研究センター (CIEM) は北緯 $2^{\circ} 40'$ 、西経 $74^{\circ} 10'$ に位置し、標高は約350 mである (図1)。ここはアンデス山脈の一部のオリエンタル山脈とマカレナ山塊の間を流れるドゥダ川の流域にある。ここはコロンビアの自然地理区分によるとアンデス・オリノコ・アマゾンの3地域が重複する地域に相当し (Atlas Basico de Colombia y el Mundo, 1998)、年間降水量は2,623mm、最高最低気温は $28.9\sim 20.9^{\circ}\text{C}$ である (Hara *et al.*, 1999)。また、雨期 (4月~7月、10月~11月) と乾期 (12月~3月、8月~9月) が交互に訪れ、とくに4月~7月の雨期には月400 mmを上回る降水によって増水するが、12月~3月の乾期は月降水量は50 mm以下と少なく、河畔でも多くの樹木が落葉するという対称的な景観をもたらす (Kimura *et al.*, 1994)。

現地調査は1998年11月に行った (図1)。キャンプのある白抜きのエリアは尾根と谷が連なる丘陵地の熱帯季節林で、ドットで示したエリアが河畔林である。両者は比高2 mの崖で区切られ、ドゥダ川の浸食斜面 (図右下) は約50 mの壁になっている。調査方形区は、河辺から50 m内陸側の地点にS1を、S1から120 m内陸側にS2を、S2から60 m内陸側にS3を設定し、胸高直径 (D) が2.5 cm以上の樹種別の個体数の計数、樹高 (H) ・Dの計測を行った。対象面積はいずれも100 m^2 である。S3はHirabuki (1990) によると1986年の洪水の前から河畔であった場所で、S1、S2より約1 m高い。樹幹試料の採取は各方形区の近傍で行った。根曲がりや偏芯が見られなかったため、生長錐は最も採取しやすい方位から樹幹の中心を貫通させて2方位分を採取した。採取部位は地際に支柱根や板根があることから地上約1 mにした。S1とS2区では3種から、S3区では7種から採取した (表1)。生長錐のコア試料は幅5 mm・深さ5 mmの溝の付いた角材にマウントし、サンドペーパーをグラインダー (ニチカ, RG-5) に貼付して研磨した。メッシュは最初に#100を用いて荒削りを行い、次に#400、最後に#800を用いて仕上げた。のこぎりによる円盤状の試料はそのまま両面を研磨した。こうして作製したサンプルは工場顕微鏡 (Nikon, MM-22) にX-Yカウンター (Nikon, SC-112) を付けて年輪幅を計測し、CCDカメラ (東京電子, CS5510) から画像を入力して、画像解析ソフト (三谷商事, Mac Scope Ver.2.5) で横断面の導管の形状値を調べた。年輪幅は髄から樹皮までの直線上で前年と当年の境界の接線間の距離とし、生長錐のサンプルは中心を挟んだ2方位、円盤サンプルは十字状に4回計測した。導管の形状値は1998年分を対象として、約4 mm^2 のエリアに含まれる導管の個数を計数し、各導管の面積を円周率で割った値の根を2倍した直径 (円相当径) を調べた。

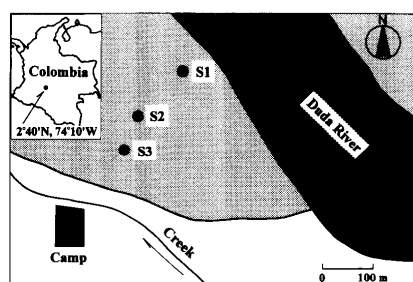


図1. 調査方形区 (S1、S2、S3: 100 m²) の位置。ドット：河畔林、白抜き：通常の熱帯季節林。

表1. 採取した年輪試料。D：円盤状の試料、C：コア状の試料。括弧は平均年輪数とその標準偏差。

| Species | S1 | S2 | S3 | Disk/Core |
|-----------------------------|---------------|-----------------|-----------------|-----------|
| <i>Cecropia membranacea</i> | 6 (5.50±0.96) | - | - | D |
| <i>Cecropia membranacea</i> | - | 24 (7.08±1.38) | 27 (9.44±2.22) | C |
| <i>Guarea guidonia</i> | 4 (4.75±0.43) | - | - | D |
| <i>Guarea guidonia</i> | - | 12 (10.17±1.40) | 18 (14.35±3.25) | C |
| <i>Inga bomplandiana</i> | 3 (4.33±0.47) | 3 (7.67±1.25) | 5 (8.20±0.75) | D |
| <i>Ficus insipida</i> | - | - | 6 (17.00±2.89) | C |
| <i>Piptadenia flava</i> | - | - | 4 (19.25±3.70) | C |
| <i>Spondias mombin</i> | - | - | 2 (21.50±0.50) | C |
| <i>Bursera simaruba</i> | - | - | 1 (14.00±0.00) | C |
| Total | 13 | 39 | 63 | 115 |

(): number of tree rings ± SD

3. 結果と考察

1. 河辺からの距離にともなう植生の変化

S1、S2、S3方形区に出現したD \geq 2.5 cmの樹木の生木数はそれぞれ108、58、45、枯死木数は10、5、21であった (表2)。S1とS2では*Cecropia membranacea* (Moraceae, 現地名: Yarumo)、*Guarea guidonia* (Meliaceae, Bilibili)、*Inga bomplandiana* (Leg. Mimosoideae, Guamo) の3種が圧倒的に多く、とくに*C. membranacea*が突出していたが、同種は枯死個体も多かった。樹木以外ではS2では高さ2 m程度の*Gynerium sagittatum* (Poaceae, Pindo) が39個体、その枯死個体が30個体、高さ1.5 m程度の*Heliconia* spp. (Musaceae, Platanillo) が10個体確認された。S1、S2とも林床は高さ30~50 cm程度の一年生草本で覆われていたが、周囲より低い場所には樹木は見られず、草本も貧弱であった。また、*Heliconia* spp.の周囲にも植生は見られなかった。S3では上述の3種の樹木に加えて、*Ficus insipida* (Moraceae, Higuero: 2個体)、*Piptadenia flava* (Leg. Mimosoideae, Dormiron: 1個体) と種数が増え、*C. membranacea*の相対比率はS1の81%からS3では40%に減少した。方形区の外では*Spondias* cf. *mombin* (Anacardiaceae, Jobo)、*Bursera simaruba* (Burseraceae, Resbalamono)、*Trichanthera gigantea* (Acanthaceae, Nacedero) が確認された。

表2. 方形区に出現した樹種の生枯死個体数。下段は多年生草本。

| Quadrat | S1 | | S2 | | S3 | |
|-----------------------------|--------|------|--------|------|--------|------|
| Species | Living | Dead | Living | Dead | Living | Dead |
| <i>Cecropia membranacea</i> | 88 | 9 | 35 | 5 | 18 | 17 |
| <i>Guarea guidonia</i> | 5 | 1 | 17 | - | 9 | 1 |
| <i>Inga bomplandiana</i> | 15 | - | 6 | - | 15 | 3 |
| <i>Ficus insipida</i> | - | - | - | - | 2 | - |
| <i>Piptadenia flava</i> | - | - | - | - | 1 | - |
| Total | 108 | 10 | 58 | 5 | 45 | 21 |
| <i>Gynerium sagittatum</i> | - | - | 39 | 30 | - | - |
| <i>Heliconia</i> spp. | - | - | 10 | - | 70 | - |

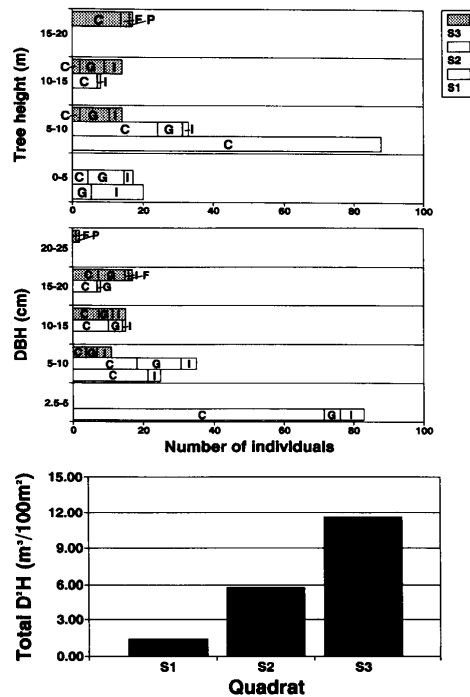


図2. 方形区間の樹高・胸高直径・D²Hの総和の比較。C: *Cecropia membranacea*, G: *Guarea guidonia*, I: *Inga bomplandiana*, F: *Ficus insipida*, P: *Piptadenia flava*.

樹木以外では、*G. sagittatum* が消滅した一方で *Heliconia* spp. は70個体と多かった。

各方形区の近くで採取した115個の樹幹試料の年輪数から樹齢を推定すると、S1では1-5年のクラスが77%、6-10年が23%であったが、S2では6-10年クラスが79%と最も多くなり、S3では16-20年クラスに4個体(8%)、21-25年クラスにも2個体(4%)あり、S3の林齢は20年以上であると推察された。

図2に各方形区の樹高・胸高直径階分布とD²Hの総和を示す。S1では最高位の5-10 mクラスが *C. membranacea* で独占されていたが、S2ではその他の種との差がやや縮小し、S3では *F. insipida* や *P. flava* のように20 mに達する個体もあった。ただ、*I. bomplandiana* と *G. guidonia* はS3でも林冠層まで到達せず、林内中層にとどまっていた。胸高直径も河辺から離れるにつれて大きくなったが、S3では *G. guidonia* が上位クラスに多く存在した。バイオマスの指標として用いられるD²Hの総和はS1が1.39 m³/100 m²、S2が5.79 m³/100 m²、S3が11.62 m³/100 m²で、林齢とともに増加した。

2. 樹種別の肥大生長

この地域の樹木は乾期に形成層の活動が鈍化して年輪(季節輪)ができる。S1近辺で採取した試料の樹種別の年輪数は *C. membranacea* が5.50であったのに対し、*G. guidonia* は4.75、*I. bomplandiana* は4.33であった(表1)。これらの間に有為差は認められなかったが、*C. membranacea* は最初に定着した樹種の一つであると推察され、このことは多年生の *Tessaria integrifolia* (Asteraceae) の内陸側にいち早く定着して河畔の浸食を守る役割があるとするこれまでの報告と一致する (Takehara & Hirabuki, 1991; Hara *et al.*, 1999)。しかし、S2付近で採取し

た*C. membranacea*の平均年輪数は7.08で、*G. guidonia*の10.17に及ばない。S3近辺ではその差は広がり、*G. guidonia*が14.35であるのに対し、*C. membranacea*は9.44、*F. insipida*は17.00、*P. flava*は19.25で、各樹種の年輪数に有為な差があった。1986年の洪水以前から河畔であったことと、*F. insipida*や*P. flava*がその前から定着していたことは矛盾しないが、採取した*C. membranacea*27個体のうち1986年以前からの個体が3個体しかないのは、*C. membranacea*が先駆種であるという通説と異なる。しかし、Rodrigues (1989) によって*Cecropia*の仲間は*Azteca*属の蟻による被食のために枯死すると記述されている。実際、どの方形区でも枯死個体の多くは*C. membranacea*で、逆にS3の生木には*C. membranacea*の幼樹が混在していた。したがってS3の*C. membranacea*には最初に定着した個体の次世代群が含まれていると考えられる。

*C. membranacea*は樹幹の髄が空洞になっているため、外観では太く見える。しかし、髄腔部を除いた実際の木部の長さで比較すると、*C. membranacea*の長さはS3で75.1 mm (±21.1) で、*F. insipida*の114.0 mm (±23.2)、*P. flava*の106.5 mm (±12.9) より有為に短い。そこで、S3の試料を用いて樹種間の肥大生長様式を調べた (図3)。しかし、試料によって樹齢が異なるので、表1の平均年輪数±SDに含まれる個体 (図2のC.m.: 18, G.g.: 13, I.b.: 4, F.i.: 4, P.f.: 2個体) を抽出し、それらが同じ年に肥大生長を始めたと仮定して、地際1 m部位の中心から外側への1年ごとの経時変化で比較した (図3上)。*C. membranacea*が比較開始後の数年で100 mmを上回り、他種に比べて突出しているが、その後は急激に減少し、他種と同程度になっている。*I. bomplandiana*も同様の傾向が見られる。他種の経時変化は比較的なだらかに移行している。したがって各年の年輪幅を積算すると、ほぼ線形の樹幹生長の様式をもつ樹種のなかで*C. membranacea*はS字カーブの樹種であることがわかる (図3下)。Crawford (1992) はアマゾン中流域の*Cecropia*の稚樹は雨期に冠水しない高さまで一気に生長しないと腐ってしまうため、初期生長が非常に速いと記述している。一方、*G. guidonia*、*F. insipida*、*P. flava*は肥大生長がほぼ一定で、生長率の経時変化は認められない。これらのことから*C. membranacea*は先駆種として最初に侵入し、生長初期に急激な生長を遂げるが、個体の寿命は短く、他個体による更新で種の保存を行っていると考えられる。

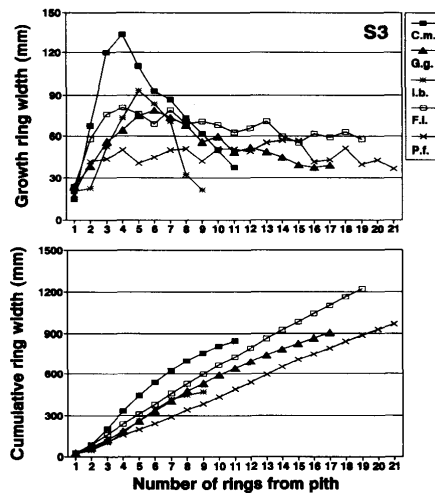


図3. S3区の5種の地際1 m部位における中心からの1年ごとの平均年輪幅と積算年輪幅平均値の経時変化。C.m.: *Cecropia membranacea*, G.g.: *Guarea guidonia*, I.b.: *Inga bomplandiana*, F.i.: *Ficus insipida*, P.f.: *Piptadenia flava*.

3. 導管形状と上長生長

S3近傍で採取した*C. membranacea*のなかには1 m部位の年輪数が12~16であるにもかかわらず地上20 mの林冠まで達している個体があり、*F. insipida*や*P. flava*と同様に上長生長は順調に展開している。植物の伸長には水分の通導を司る導管が土壌水分を吸い上げて成長点まで供給することが不可欠であるが、ハーゲン・ポアズイユの法則で単位時間に円管を流れる流体の量は円管の半径の4乗に比例する(Zimmermann & Brown, 1971) ように、導管サイズと吸引する水分量が密接に関連していることが知られている。そこで河畔林を構成する樹種の導管の形状を画像解析によって調べた。

図4に100倍で撮影した樹幹横断面の導管を示す。導管の配列様式が散孔状配列であること、複数の導管が結合した複合管孔であること、繊維細胞と放射組織が比較的明瞭であることは共通しているが、柔組織の配列様式は種によって異なる。*C. membranacea*と*I. bomplandiana*は導管が周囲柔組織(随伴柔組織の一つ)によって取り囲まれ、*G. guidonia*と*P. flava*はいくつかの導管が一つの柔組織によって翼状に覆われた連合翼状柔組織であるが、*F. insipida*は導管から独立した帯状柔組織が接線方向に配列している(島地ほか、1976)。繊維細胞では*C. membranacea*と*I. bomplandiana*はそのサイズが若干大きく、前者は放射組織も幅広で個々の放射柔細胞も確認された。

図5はS3近傍の1998年に形成された年輪中の導管直径(円相当径)の比較である。対象とする樹高階をそろえるために10-15 mクラスに含まれる試料を対象とした(*C.m.*: 7, *G.g.*: 6, *I.b.*: 3, *F.i.*: 3, *P.f.*: 2個体)。*C. membranacea*、*F. insipida*、*P. flava*の3種が250 μ mを上回るが、*I. bomplandiana*と*G. guidonia*は90~130 μ m程度と大差があった。前者の3種の採取個体には樹高が22 mに及ぶ個体も存在したが、*G. guidonia*と*I. bomplandiana*の樹高は11 mまでで、とくに*G. guidonia*は6試料の平均

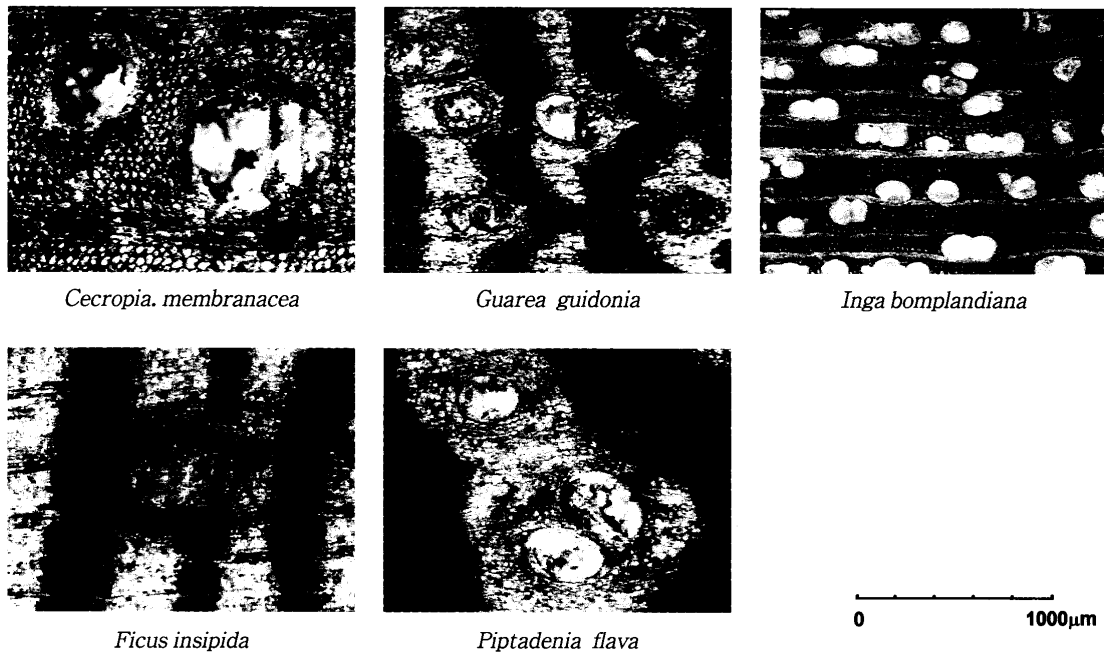


図4. 樹幹横断面の導管(楕円形)

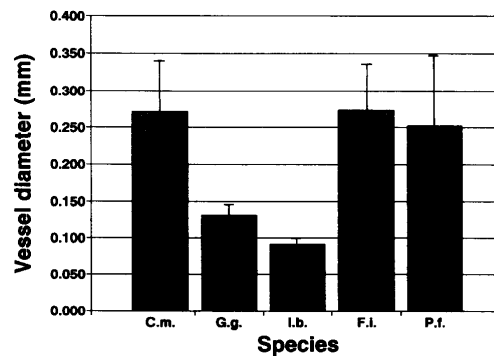


図5. 樹高10-15 mクラスの個体の導管直径 (円相当径) の樹種比較. C.m.: *Cecropia membranacea*, G.g.: *Guarea guidonia*, I.b.: *Inga bomplandiana*, F.i.: *Ficus insipida*, P.f.: *Piptadenia flava*.

年輪数が17.83であるにもかかわらず樹高が低いことから、林内中層にとどまる種であると考えられる。逆に、1 mm²当りの導管数は、*G. guidonia*が5.68個 (±0.96)、*I. bomplandiana*が31.41個 (±3.27) で、その他の3種の1~2個と有為な差があった。アマゾンの再生林で林冠を目指す種の導管は大きい、中下層種は小さいことや、有用材として伐採される高木種の導管サイズが数100 μmレベルの大径であることが知られている (CTM/DRN/SUDAM, 1981; Loureiro *et al.*, 1997) が、マカレナ地域の河畔林でも導管の形状と樹高の到達高度に関係があると推察される。これらの5種の幹形は、高木になる *F. insipida* と *P. flava* は地際部が放射状に広がる板根をもち、*C. membranacea* は支柱根をもつが、*G. guidonia* と *I. bomplandiana* には特徴がない。地際部の特殊な発達には諸説があるが、軟弱な地盤で樹体を支持するためとすると、高木種に板根や支柱根があるのは理解できる。また、冠水時の根系の酸素不足を補うために *C. membranacea* は気根を持ち合わせている。このことから *C. membranacea* は河畔の環境に最も適応した種であると考えられる。

本研究は平成10年度文部省科研費補助金国際学術研究「新世界ザル・クモザル社会の離合集散性とその適応的意味に関する研究 (代表: 伊沢紘生)」の一環で行った。調査許可の取得ではカルロス・メヒア教授 (ロス・アンデス大学) に、現地調査では小林幹夫教授 (宇都宮大学) に、樹種の鑑定ではパブロ・スティブソン氏 (ニューヨーク州立大学) にご協力いただいた。調査地の植生の概要は平吹喜彦助教授 (宮城教育大学) にご教示いただいた。記して感謝申し上げます。

引用文献

- Atlas Basico de Colombia y el Mundo 1998. Departamento del Meta, Bibliografica Internacional, Santafe de Bogota, 60-61.
- Crawford, R.M.M. 1992. Oxygen availability as an ecological limit to plant distribution. In: M. Begon & A.H. Fitter (eds.), *Advances in ecological research* Volume 23, Academic Press, London, 93-110.
- CTM/DRN/SUDAM 1981. *Madeiras da reserva florestal de Curua-Una, estado do Pará, caracterização anatômica, propriedades gerais e aplicações*. SUDAM, Belém, 118pp.
- Hara, M., Y. Hirabuki, A. Takehara, C. Barbosa, T. Ohba 1999. *Vegetation succession on the*

- floodplain of the Rio Duda, Colombian Amazonia. *Field Studies of Fauna and Flora, La Macarena, Colombia* 13: 31-40.
- Hirabuki, Y. 1990. Vegetation and landform structure in the study area of La Macarena: A physiognomic investigation. *Field Studies of New World Monkeys, La Macarena, Colombia* 3: 35-48.
- Hirabuki, Y., A. Takehara, M. Hara 1991. Some characteristics of fluvial soils along a riparian succession in the upper Colombian Amazon. *Field Studies of New World Monkeys, La Macarena, Colombia* 5: 17-24.
- Junk, W.J. 1997. General aspects of floodplain ecology with special reference to Amazonian floodplains. In: The central Amazon floodplain, Ecology of a pulsing system. *Ecological Studies* 126, Springer, Berlin, 3-20.
- Kimura, K., A. Nishimura, K. Izawa, C.A. Mejia 1994. Annual changes of rainfall and temperature in the tropical seasonal forest at La Macarena Field Station, Colombia. *Field Studies of New World Monkeys, La Macarena, Colombia* 9: 1-3.
- Loureiro, A.A., J.A. de Freitas, C.A.A. de Freitas 1997. Essências madeireiras da Amazônia Volume 3, INPA, Manaus, 114pp.
- 小川房人・吉良竜夫・本田 颯 1984. 水のなかに生きる, 森林のメカニズム. 福武書店, 70-71.
- Rodrigues, R.M. 1989. Imbaúba, In: A flora da Amazônia, Editoria CEJUP, Belém, 103-104.
- 島地 謙・須藤彰司・原田 浩 1976. 広葉樹材の細胞構成, 木材の組織. 森北出版, 129-186.
- Sternberg, H.O. 1998. A água e o produto de sua atividade geomórfica: a terra. In: A água e o homen na várzea do Careiro. Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, 29-124.
- Takehara, A., Y. Hirabuki 1991. Population structures of *Tessaria integrifolia* (Asteraceae) on newly deposited riverside soils. *Field Studies of New World Monkeys, La Macarena, Colombia* 5: 25-29.
- Worbes, M., H. Klinge, J.D. Revilla, C. Martius 1992. On the dynamics, floristic subdivision and geographical distribution of varzea forests in Central Amazonia. *Journal of Vegetation Science* 3: 553-564.
- Worbes, M. 1997. The forest ecosystem of the floodplains. In: W.J. Junk (ed.), The central Amazon floodplain, Ecology of a pulsing system. *Ecological Studies* 126, Springer, Berlin, 223-265.
- Zimmermann, M.H., C.L. Brown 1971. Resistance to flow in the xylem. In: Trees, structure and function. Springer, Berlin, 190-200.