

カメルーン南西部熱帯多雨林の組成および構造 —*Tetraberlinia bifoliolata* の個体群構造からみた群落の動態—

梶 幹 男

M. Kaji: Floristic composition and structure of tropical rain forests in south western Cameroon: dynamic natures of the forest stands viewed from the population structure of *Tetraberlinia bifoliolata*

はじめに

筆者は、1983年9月から12月および'85年10月から12月までの2回、文部省科学研究費海外学術調査助成による「カメルーン熱帯多雨林における有用植物の探索と生理活性物質に関する化学的研究」調査隊（代表、京都大学農学部小清弘一教授）の一員として西アフリカ、カメルーンの熱帯多雨林の生態学的調査を行う機会を得た。

本報では、2回の調査で得られた結果に基づいて我国ではあまり知られていないアフリカ地域の熱帯多雨林の生態学的側面について紹介したい。

調査地の概要

調査地は、赤道ギニアと国境を接するあたりのカメルーン共和国南西部のカンボ動物保護区内（北緯2°22'，東経10°06'），すなわち大西洋岸のカンボという町から東へ35kmほど内陸に入ったところにあるムビニという小さな村の北側一帯に広がる保存状態のよい森林内に設けられた（図1）。

この地域にみられる森林（写真）は、Letouzey（1968）の植生類型に従えば、“Forêt dense humide sempervirente littorale de basse altitude à *Sacoglattis gabonensis* et *Lophira alata*”（“Forêt littorale”）の亜型である“Forêt dense humide sempervirente biafreene de



写真 ムビニ村付近の森林、板根をもつ樹種はマメ科の *Pterocarpus soyauxii*。

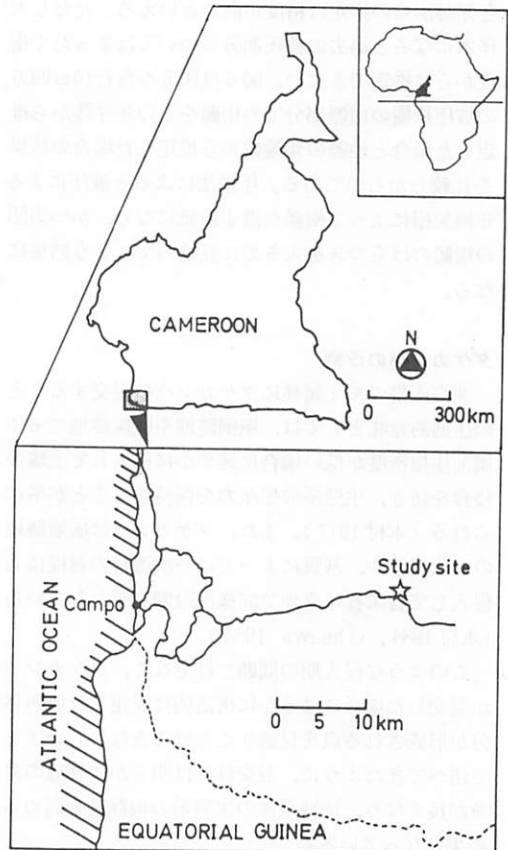


図1. 調査地の位置

basse et moyenne altitude à *Caesalpiniciacées*（“Forêt biafreene”）に対応する。すなわち、日本にも紹介されている A. オーブレヴィルの熱帯多雨林類型のうち常緑の大型マメ科の樹木からなる森林に相当する。

調査基地（ムビニ村）の年降水量は、大西洋岸のカンボの年平均降雨量2800mmに比べてそれより少ない2130mmという値が観測されている。降水量の月別変化から小雨季（4～6月），小乾季（7～8月），大雨季（9～11月）および大乾季（12～3月）の四

つの季節に大別される (Hoshino et al., 1984) が、降水量 100 mm 以下の月は 2 ~ 3 ヶ月で 50 mm 以下の月はない。また、年による変動も少なくない。

因みに、現地滞在中 (1983 年 9 月 17 日 ~ 12 月 25 日) に筆者自身が観測した気象データ (図 2) を示すと、9 月から 10 月にかけては雨日 100 % で、11 月および 12 月のそれはほぼ 30 % であった。観測期間 (100 日) 中の総降雨量は 801.6 mm で、11 月 8 日に記録した 58.8 mm が日降雨量中最大であった。なお、雨季中の降雨はほぼ午後 1 時から 3 時の間および夜間に集中していた。また観測期間中の日最低および最高気温の平均はそれぞれ 23.9 °C と 28.9 °C であり、日最低および最高気温から推定した平均気温は 26.6 °C であった。

調査地の海拔高は 100 ~ 200 m で、多少起伏のある地形を伴うが、面積的には平坦な地形が卓越する。調査地周辺には、一部川沿いの凹地に排水の悪い粘土質の土壌もみられるが、黄色ラトゾルに分類され (Muller and Gavaud 1979), Ao および A 層の発達が悪く、多少砂の混った比較的排水のよい、黄色土が広く分布している。

調 査 方 法

まず、調査地内の森林の全体像および樹木の分布パターンを把握するため、調査基地から東へ約 1 km の地点を基点に、林内に幅 10 m、長さ 1.71 km (B-1)、幅 12 m、長さ 1.35 km (B-2) の 2 本のベルトをそれぞれ南一北および南西一北東方向に設置した。そしてそれぞれのベルトに含まれる胸高直径 4.5 cm 以上の樹木個体 (藤本および立枯木を含む) の全てをナンバーテープで標識し、さらにベルトを 10 m 毎に区

切り、それぞれの区画に出現する樹木個体について樹種の判別を行い、直径巻尺により胸高直径を測定した。

また、低木層を構成する小さな個体を含め、さらに詳しい組成と構造に関するデータを得るため、基地から東へ 2.5 km の地点に、ほぼ隣接して 50 × 100 m² のコドラートを 2 個 (Q-1, Q-2) 設置した。各々の中の樹高 1.3 m、胸高直径 1 cm 以上の樹木個体 (藤本および立枯木を含む) の全てにナンバーテープで標識を付し、10 × 10 m² に区切った小区画 100 個についてそれぞれの区画に出現する樹木個体について樹種の判別を行ない、胸高直径と樹高を測定した。なお、胸高直径の測定に際して板根の発達の著しいものについては、板根の上部で幹が通直になる部分の直径を計測し代用した。また、樹高は 12 m の測高竿を用いて計測したが、12 m を越す個体については三角法、すなわち 5 m あるいは 10 m に伸ばした測高竿を測定木のわきに立て、測定者がその梢端を見通せる位置に立ち、ハンドレベルを用いて梢端と測高竿の先端の角度を読みとり、計算により樹高を求めた。さらに、高木性樹種の *Tetraberlinia bifoliolata* に実生および稚樹が数多く認められたので、同種については Q-1, Q-2 で、また、Q-1 で優占する *Lophira alata* については Q-1 で、それぞれ 1.3 m 以下のものについても個体数と高さを計測した。

樹種の判別は、フランス系の伐採会社で 2 年間働いた経験をもち、樹木の名前についても詳しい N. アンドレ君 (現地雇いの補助員) の用いる呼称名 (エオンド語あるいは一般通称名) を記録し、それに

表 1. 各調査区における計測値の概要

Stand	Belt 1		Belt 2		Quadrat 1		Quadrat 2	
Dominant	Calpocalyx heitzii-Strombosia glaucescens		Strombosia glaucescens-Calpocalyx heitzii		Lophira alata-Scorodophloeus zenkeri		Tetraberlinia bifoliolata-Euphorbiaceae sp.	
DBH(cm)	4.5 ≤		4.5 ≤		1.0 ≤	4.5 ≤	1.0 ≤	4.5 ≤
Area(ha)	1.71	1.0	1.62	1.0	0.5	1.0	0.5	1.0
No. of spp.	105		93		121		97	50/0.5ha
No. of trees	1916 (1121)		1840 (1136)		3400 (6800) (1384)		2678 (5356) (876)	
No. of lianes	94 (55)		109 (67)		447 (894) (32)		234 (468) (46)	
Total	2010 (1176)		1949 (1203)		3847 (7694) (1416)		2912 (5824) (922)	
No. of deads	38 (22)		51 (31)		49 (98) (22)		28 (56) (26)	
Dmax(cm)	160		165		159		150	
Hmax(m)	-		-		51.6		42.2	
BA(m ² /ha)	54.2		55.5		51.2 (49.8)		40.2 (38.8)	

但し、カッコ内の数値は 1 ha あたりの換算値

表 2. Q - 1 の組成と計測値

Vernacular name	Species	Family	NI/ha	RNI (%)	F (%)	Hmax (m)	Dmax (cm)	BA (m ²)	RBA (%)
Ekop	<u>Tetraberlinia bifoliolata</u>	Caes.	1028	13.4	98.0	35.3	88.0	4.081	8.0
Eupho.	<u>Crotonogynne manniana</u>	Eupho.	800	10.4	98.0	3.4	5.0	0.264	0.5
Draca.	<u>Dracaena bicolor</u>	Agava.	618	8.0	80.0	6.3	4.0	0.168	0.3
Mesiameko	<u>Strombosia glaucescens</u>	Olaca.	388	5.0	94.0	45.6	49.5	1.348	8.5
Nditip	<u>Lasianthera africana</u>	Icaci.	312	4.1	80.0	6.1	5.0	0.131	0.3
Evindifam 2	<u>Diospyros cinnabarina</u>	Ebena.	304	4.0	96.0	18.8	15.0	0.453	0.9
Essn 1	<u>Afrostryax kamerunensis</u>	Huace.	228	3.0	72.0	9.9	10.0	0.101	0.2
Evindifam 1	<u>Diospyros oblanguifolia</u>	Ebena.	224	2.9	84.0	7.3	5.0	0.075	0.1
Mbazoa	<u>Diogon zenkeri</u>	Olaca.	216	2.8	94.0	21.5	24.0	0.859	1.7
Eveskul	<u>Beilschmiedia klainei</u>	Laura.	142	1.8	72.0	11.4	10.0	0.054	0.1
Etue	<u>Mareuopsis longifolia</u>	Eupho.	140	1.8	66.0	12.8	11.0	0.266	0.5
Ekanelon	<u>Calpocalyx dinklagai</u>	Mimos.	128	1.7	64.0	10.0	6.5	0.073	0.1
Otunga	<u>Polyalthia suaveolens</u>	Annon.	120	1.6	76.0	23.8	17.0	0.350	0.7
Medzanga	<u>Rubiaceae sp.</u>	Rubia.	112	1.5	60.0	5.3	4.0	0.024	+
Amvut	<u>Trichoschrypha acuminata</u>	Anaca.	100	1.3	58.0	7.3	4.5	0.041	0.1
Ebam	<u>Picralima nitida</u>	Apocy.	96	1.2	62.0	14.7	19.0	0.172	0.3
Mekomengoe	<u>Cola cf. semecarpophylla</u>	Sterc.	94	1.2	46.0	14.2	13.0	0.068	0.1
Rubi. 1	<u>Craterispermum sp.</u>	Rubia.	86	1.1	50.5	6.6	4.5	0.020	+
Minsi	<u>Hymenostegia afzelii</u>	Caesa.	80	1.0	48.0	27.8	42.0	1.874	3.7
Kofiafan noir	<u>Rubiaceae sp.</u>	Rubia.	76	1.0	32.0	5.4	3.5	0.010	+
Mban	<u>cf. Casearia sp.</u>	Samyd.	68	0.9	36.0	7.7	4.5	0.024	+
Zoa	<u>Aulacocalyx cf. caudata</u>	Rubia.	60	0.8	36.0	15.9	12.0	0.060	0.1
Essn 2	<u>Scorodophloeus zenkeri</u>	Caesa.	54	0.7	46.0	45.6	80.0	5.422	10.6
Mvonba	<u>Xylopia quinatasii</u>	Annon.	54	0.7	38.0	44.7	42.0	0.566	1.1
Kofiafan rouge	<u>Rubiaceae sp.</u>	Rubia.	52	0.7	32.0	3.4	1.5	0.003	+
Bifot	<u>Eudinia squamifera</u>	Rubia.	50	0.6	36.0	5.8	7.0	0.028	0.1
Evovon	<u>Spathodea campanulata</u>	Rigno.	48	0.6	24.0	5.9	2.5	0.005	+
Padouk	<u>Pterocarpus soyauxii</u>	Mimos.	46	0.6	32.0	38.0	90.0	1.420	2.8
Ebon	<u>Anonidium mannii</u>	Annon.	46	0.6	32.0	6.9	8.0	0.031	0.1
Kola	<u>Sterculiaceae sp.</u>	Sterc.	40	0.5	28.0	11.4	19.0	0.104	0.2
Oyebe	<u>Massularia acuminata</u>	Rubia.	40	0.5	32.0	19.4	14.5	0.055	0.1
Avom	<u>Cola cf. paucycarpa</u>	Sterc.	38	0.5	20.0	10.3	11.0	0.059	0.1
Ekam	<u>Strychnos cf. tricalysnioides</u>	Logan.	38	0.5	32.0	10.3	12.0	0.035	0.1
Omas	<u>cf. Macarobotrya sp.</u>	Eupho.	36	0.5	26.0	5.5	6.5	0.018	+
Abelengoe	<u>Microdesmis longifolia</u>	Panda.	36	0.5	24.0	3.0	2.0	0.003	+
Evevali	<u>Garcinia sp.</u>	Clusi.	34	0.5	18.0	20.8	17.0	0.092	0.2
Mbanga	<u>Baillonella toxisperma</u>	Sapot.	34	0.5	28.0	12.3	14.0	0.058	0.1
Adjap	<u>Diospyros bipindensis</u>	Ebena.	34	0.5	28.0	6.0	4.0	0.013	+
Zanbeyela	<u>Irvingia gabonensis</u>	Irvin.	30	0.4	28.0	15.6	9.5	0.045	0.1
Andok	<u>Pycnanthus angolensis</u>	Myris.	30	0.4	28.0	9.6	6.0	0.021	+
Eten	<u>Cola adulia</u>	Olaca.	28	0.4	28.0	35.9	57.0	0.585	1.1
Ewome	<u>Erythrophloeum suaveolens</u>	Caesa.	26	0.3	22.0	4.9	2.5	0.003	+
Ellon	<u>Campylopermum sp.</u>	Ochna.	26	0.3	24.0	3.9	2.0	0.003	+
Camp.	<u>Enanthis chlorantha</u>	Annon.	22	0.3	16.0	39.8	19.0	1.107	2.2
Nfo	<u>Schumannophyton magnificum</u>	Rubia.	20	0.3	12.0	24.7	44.0	0.307	0.6
Evu	<u>Ptychotria sp.</u>	Rubia.	16	0.2	12.0	3.0	1.5	0.002	+
Ebukbon	<u>Diospyros glaucescens</u>	Irvin.	16	0.2	16.0	3.0	1.0	0.001	+
Alep	<u>Xylopia villosa</u>	Annon.	14	0.2	12.0	12.7	7.0	0.013	+
Odjobi	<u>cf. Rothmannia sp.</u>	Rubia.	14	0.2	14.0	31.0	38.0	0.510	1.0
Fiafan	<u>Lophira alata</u>	Ochna.	12	0.2	10.0	7.7	5.5	0.006	+
Aman	<u>Carpolobia sp.</u>	Polyg.	12	0.2	12.0	3.9	3.5	0.005	+
Asobe	<u>cf. Dichapetalum sp.</u>	Dicha.	12	0.2	12.0	12.0	12.5	0.040	0.1
Onon	<u>Tabernaemontana sp.</u>	Apocy.	10	0.1	10.0	8.8	6.5	0.011	+
Tom	<u>Porterandia cladantha</u>	Rubia.	10	0.1	6.0	11.0	6.5	0.012	+
Akota	<u>Calpocalyx heitzii</u>	Mimos.	10	0.1	12.0	46.5	72.0	3.102	6.1
Atue	<u>Cola sp.</u>	Sterc.	8	0.1	6.0	17.3	16.0	0.125	0.2
Anguan	<u>Uapaca staudtii</u>	Eupho.	8	0.1	6.0	3.0	1.0	0.001	+
Miama	<u>Anthocleista sp.</u>	Logan.	8	0.1	8.0	5.6	3.0	0.020	+
Evoe	<u>Garcinia sp.</u>	Clusi.	8	0.1	6.0	8.3	7.5	0.018	+
Assam	<u>cf. Rothmannia sp.</u>	Rubia.	8	0.1	8.0	50.2	95.0	3.088	6.0
Elolom	<u>Grewia coriacea</u>	Tilia.	8	0.1	8.0	4.5	3.0	0.020	+
Amvon	<u>Klainea gabonensis</u>	Irvin.	8	0.1	4.0	3.4	1.0	+	+
Atui	<u>Diospyros simulana</u>	Ebena.	8	0.1	8.0	6.0	4.0	0.005	+
Eboka 1	<u>Anthonia sp.</u>	Caesa.	8	0.1	8.0	5.8	10.0	0.017	+
Okonbokoe	<u>Ouratea sp.</u>	Ochna.	8	0.1	6.0	3.6	4.0	+	+
Mfenen	<u>Sterculiaceae</u>	Sterc.	8	0.1	6.0	2.8	1.5	0.001	+
Nges	<u>Euphorbiaceae sp.</u>	Eupho.	6	0.1	6.0	21.9	45.5	0.547	1.1
Aban	<u>Warneckea wildeana</u>	Melas.	6	0.1	4.0	6.0	3.5	0.004	+
Enak	<u>Combretum sp.</u>	Combr.	4	0.1	4.0	3.8	1.5	0.001	+
Otin	<u>Tricalysia sp.</u>	Rubia.	4	0.1	2.0	8.3	4.5	0.003	+
Oyan	<u>Staudtia stipitata</u>	Myris.	4	0.1	4.0	25.2	40.5	0.390	0.8
Minkongo	<u>Grcinia sp.</u>	Clusi.	4	0.1	4.0	1.9	1.5	+	+
Ayele	<u>Pachypodanthium staudtii</u>	Annon.	4	0.1	4.0	2.6	2.0	0.001	+
Olon	<u>Cyrtogonone argentea</u>	Eupho.	4	0.1	4.0	12.4	8.5	0.016	+
Ofes	<u>cf. Rothmannia sp.</u>	Rubia.	4	0.1	4.0	15.6	11.5	0.022	+
Angop	<u>Santiria trimera</u>	Burse.	4	0.1	4.0	10.1	8.5	0.015	+
Mbele	<u>cf. Rothmannia sp.</u>	Rubia.	4	0.1	4.0	17.8	20.0	0.063	0.1
Ntinde	<u>cf. Rothmannia sp.</u>	Rubia.	4	0.1	4.0	29.3	42.0	0.541	1.1
No. 1	<u>Coffea sp.</u>	Rubia.	4	0.1	2.0	6.7	3.5	0.001	+
No. 2	<u>Connaraceae sp.</u>	Conna.	4	0.1	4.0	2.0	0.5	+	+
			4	0.1	4.0	6.3	1.5	0.002	+

Vernacular name	Species	Family	NI/ha	RNI (%)	F (%)	Hmax (m)	Dmax (cm)	BA (m ²)	RBA (%)
Enbinba			4	0.1	4.0	6.3	4.5	0.002	+
Esankue	<i>Maprounea membranacea</i>	Eupho.	2	+	2.0	14.4	10.0	0.016	+
Assas	<i>Macaranga</i> sp.	Eupho.	2	+	2.0	13.2	20.5	0.066	0.1
Eyon			2	+	2.0	43.0	34.0	0.182	0.4
Owe	<i>Hexalobus</i> sp.	Annon.	2	+	2.0	37.6	65.0	0.664	1.3
Atomasie			2	+	2.0	34.2	43.0	0.307	0.6
Abem			2	+	2.0	5.5	2.0	0.001	+
Engokom	<i>Barteria nigritana</i>	Passi.	2	+	2.0	3.6	1.5	+	+
Eku	<i>Alstonia boonci</i>	Apocy.	2	+	2.0	19.9	28.0	0.123	0.2
Fazoa	cf. <i>Cola</i> sp.	Sterc.	2	+	2.0	5.7	3.0	0.001	+
Ekabali			2	+	2.0	22.5	19.0	0.057	0.1
Ovenkol			2	+	2.0	44.6	110.0	1.901	3.7
Ebaba			2	+	2.0	3.3	2.0	0.001	+
Otu			2	+	2.0	27.3	24.0	0.091	0.2
Azalan			2	+	2.0	33.2	28.0	0.123	0.2
Obetue			2	+	2.0	9.3	8.0	0.010	+
Ngok			2	+	2.0	3.1	4.0	0.003	+
Eboka 2			2	+	2.0	1.3	1.0	+	+
Ezan			2	+	2.0	8.8	5.0	0.004	+
Obek	<i>Ritchiea</i> sp.	Capar.	2	+	2.0	2.0	1.0	+	+
Esok			2	+	2.0	2.2	1.0	+	+
Ngonbikorok	<i>Tarenna pallidula</i>	Rubia.	2	+	2.0	2.3	1.0	+	+
Etop			2	+	2.0	3.5	1.5	+	+
Afan	<i>Panda oleosa</i>	Panda.	2	+	2.0	14.9	17.5	0.048	0.1
Emuk			2	+	2.0	3.2	1.5	+	+
Nometen	<i>Coelocaryon prusii</i>	Myris.	2	+	2.0	4.0	2.0	0.001	+
No. 3	<i>Sterculiaceae</i> sp.	Sterc.	2	+	2.0	1.8	0.5	+	+
No. 4	<i>Tricalysia</i> sp.	Rubia.	2	+	2.0	4.5	3.5	0.001	+
No. 5	<i>Beilschmiedia</i> sp.	Laura.	2	+	2.0	2.2	1.0	+	+
No. 6	<i>Cuviera acuminata</i>	Rubia	2	+	2.0	1.8	0.5	+	+
No. 7	<i>Treculia</i> sp. <i>tenuifolius</i>	Morac.	2	+	2.0	1.8	0.5	+	+
No. 8	<i>Desmostachys</i> cf. <i>brachyura</i>	Icaci.	2	+	2.0	3.8	2.0	+	+
No. 9	<i>Hymenostegia</i> sp.	Caesa.	2	+	2.0	3.5	1.5	+	+
Sole			2	+	2.0	3.7	2.0	+	+
Andabemvonba			2	+	2.0	4.0	3.0	0.001	+
Unknown			68	0.9	-	-	-	0.229	0.4
Liane			924	12.0	-	-	6.5	0.413	0.8
Total			7694	100.0	-	51.6	159.0	51.171	100.0

対応する植物標本を作製し、首都ヤウンデにある国立植物標本館で筆者自身が同定を行なった。また、未同定のものについては、バリの自然史博物館に標本を持ち込み、西アフリカの植物に精通した R. Letouzey, N. Halle, J.-F. Villiers の3氏に同定を依頼した。

結果と考察

まず、各調査区の状況を概観するため、測定結果の概要を表1にまとめて示した。

1. 測定結果の概要

表に示したように、各林分を胸高断面積(BA)で上位を占める2樹種によって代表させると、B-1, B-2ではいずれも *Calpocalyx heitzii* (Mimosaceae) と *Strombosia glaucescens* (Olacaceae), Q-1では *Lophira alata* (Ochnaceae) と *Scorodophloeus zenkeri* (Caesalpiniaceae), Q-2では *Tetraberlinia bifoliolata* (Caesalpiniaceae) と Euphorbiaceae の1種であった。しかし、便宜的に優占種としてあげた上記の樹種にしても、各林分の胸高断面積合計に占める割合では *L. alata*

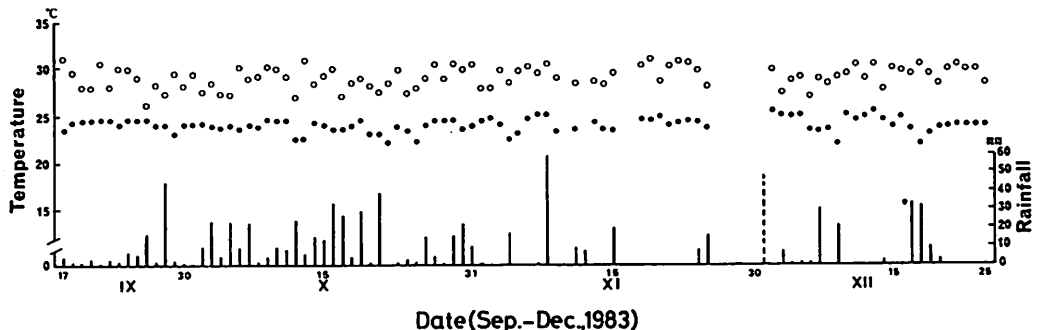


図2. ムビニ村における気象観測結果

但し、白ぬきの丸は日最高気温、黒丸は日最低気温、実線は日降雨量、破線は11月24日～12月1日の間の降雨量を示す。

と *T. bifoliolata* の2種が20%代の値で、他はいずれも10%前後の値をとるに過ぎなかった。この点から本調査地においては、決して温帯林のように単純に各林分の優占種を決定できるものではないことがわかる。これは、一つの林分に数多くの樹種からなる大径木が出現することに因るもので、むしろ熱帯多雨林の多様性の高さをよく示していると思われる。

次に、各林分における生立木（藤本を除く）の本数をみると、胸高直径4.5 cm以上のものは900～1400本/haあり、これに1～4.5 cmの小径木を含めると5～6倍の数に昇る。同じく枯死木の数も、各林分で20～30本/ha、小径木を含めると50～100本/haであることがわかる。

各林分で計測された胸高直径の最大値は150～160 cmとほぼ一定しており、*Pterocarpus soyauxii* (Papilionaceae), *Sacoglottis gabonensis* (Houmiriaceae), *Erythrophleum suaveolens* (Caesalpiniaceae), *Lophira alata*, Euphorbiaceaeの1種がこれに該当する樹種であった。また樹高では、カメルーンにおいて *Baillonella toxisperma* (Sapotaceae) に68 mのものが記録されている (Letouzey 1968) が、アフリカには60 mを越すような高木は極めて少ない (Richards 1952) といわれているように、Q-1にみられた *L. alata* の51.6 mが最大のものであった。その他、40 mを越す樹高を記録した樹種は、*Strombosia glaucescens*, *Scorodophloeus zenkeri*, *Xylopia quinstasii* (Annonaceae), *Calpocalyx heitzii*, Euphorbiaceaeの1種と未同定の2種であった。

胸高断面積合計は、各林分で40～55 m²/haであった。

2. Q-1の群落組成および構造

カメルーンの熱帯多雨林の組成および構造については、Letouzey (1968) に数多くの調査例が示されているが、そのほとんどは胸高直径20 cm以上の個体に限られている。したがって、低木層の組成あるいは群落の動態を論じる上で重要な高木性樹種が低木層にどの程度存在するかといった点は不明である。

筆者は、この点を考慮して小径木を含め調査を行った。ここでは、2本のベルト、2個のコドラートの調査結果のうち、Q-1の群落に出現した胸高直径1 cm以上の全生立木について、樹種別の本数 (NI), 本数割合 (RNI), 出現頻度 (F), 最大樹高 (Hmax), 最大胸高直径 (Dmax), 胸高断面積 (BA), 断面積割合 (RBA), を表2にまとめて示した。

表2から、藤本および不明種を除いた出現種数は

0.5 ha あたり 121 種であった。藤本および不明種を含めた胸高直径1 cm以上の全個体は7694本/haであった。樹種別の個体数では高木性樹種の *Tetraberlinia bifoliolata* の1028本/ha が最も多かった。また、低木性樹種では *Crotonogynne manniana* (Euphorbiaceae) の800本/ha が最も多かった。個体数200本/ha以上の樹種は、高木性樹種の *Strombosia glaucescens*, *Diogoia zenkeri* (Oleaceae) の2種と低木性樹種の *Dracaena bicolor* (Agavaceae), *Diospyros cinnabarina*, *D. obliquifolia* (Ebenaceae), *Afrostryx kamerunensis* (Huaceae), *Lasianthera africana* (Icacaceae) の5種であった。上記の種群に加えて、*Beilschmiedia klainei* (Lauraceae) と *Polyalthia suaveolens* (Annonaceae) の2種が出現頻度で70%以上の値を示した。樹高では、Atui, Ovenkol, Eyon (未同定), *Lophira alata*, *Calpocalyx heitzii*, *Strombosia glaucescens*, *Scorodophloeus zenkeri* と *Xylopia quinstasii* の8種が40 m以上の値を記録した。また、*Enantia chlorantha* (Annonaceae), *Pterocarpus soyauxii*, *Hexalobus* sp. (Annonaceae), *Coula edulis* (Oleaceae), *Tetraberlinia bifoliolata*, *Atomasiae*, と Azalan (未同定) の7種が30 m以上の樹高を示した。次に胸高直径では、Atui, Ovenkol, *L. alata*, *P. soyauxii*, *T. bifoliolata*, *C. heitzii* と *Hexalobus* sp. の7種が60 cm以上の値を示した。Q-1における最大直径および樹高は、いずれも *L. alata* の159 cmと51.6 mであった。

断面積合計は51.2 m²/haで、このうち28.7%を *L. alata* が占め、*S. zenkeri*, *S. glaucescens*, *T. bifoliolata*, *C. heitzii* と Atui の5種が5%以上の断面積割合を示した。

上に述べたように、Q-1の群落では *L. alata* が優占しているが、出現個体数はわずかに6本/0.5 ha と少なく、そのいずれもが68.5 cm以上の胸高直径を有する大径木であった。また、樹高1.3 m以下の個体は29本/0.5 ha で、そのうちの2本が70 cm代で、他の27本はいずれも40 cm以下の高さであった。これに対して、Q-1で個体数の最も多い *T. bifoliolata* は樹高1.3 m以下の個体を含めると1032本/0.5 ha となり、そのうち64.2%にあたる633本が0～3 mの高さの個体で占められていた。また、*T. bifoliolata* が優占し、1.3 m以上の *L. alata* の個体は1本も認められなかったQ-2の群落では、実にQ-1の2.5倍にあたる2623本/0.5

ha の *T. bifoliolata* の個体が認められ、そのうち 91.2% に相当する 2392 本が 0~3 m の小個体で占められていた (図 3)。個体数に関する両者の比

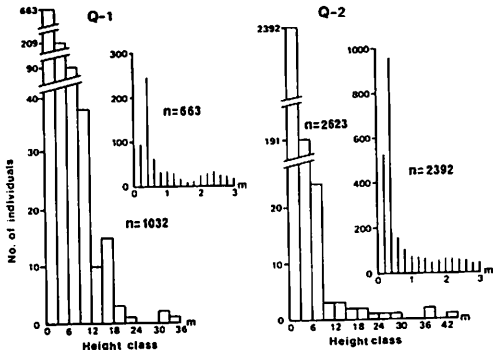


図 3. Q-1, Q-2 における *Tetraberlinia bifoliolata* の個体数一樹高階分布

較から明らかなように、*L. alata* の個体群構造は極めて不安定で、逆に *T. bifoliolata* のそれは安定な個体群構造を有するものと考えられる。したがって、Q-1 の群落は遷移の途中段階にあるものと判断され、やがては *L. alata* に代って *T. bifoliolata* が優占するものと推定される。

Letouzey (1968) は、*L. alata* の優占する場所は過去に何らかの人為的撹乱の生じた場所と密接な関係があると指摘している。実際、*L. alata* は陽樹的性格の強い樹種で、森林内に新しく開かれた道路沿いや放棄畑跡の 2 次林などの人為的撹乱をうけた場所に若木が多くみられるが、うっ閉した林内では生育が難しく、ほとんどみかけることがない。

Jones (1956) は、西アフリカ産の数樹種について幹周が 320 cm に達するまでに要した年数を示しているが、そのデータに基づいて *L. alata* の年平均肥大生長量を求めると約 0.4 cm となり、Q-1 の胸高直径 68.5~159 cm の 6 個体の樹齢は、それぞれ 171, 245, 315, 340, 350 および 398 年と推定される。したがって、300~400 年ほど前に人為的な撹乱あるいは他の何らかの原因によって森林が部分的に破壊されたものと推測される。

3. モザイク更新説についての検討

Richards (1952) は彼の著書「熱帯多雨林」の中で、多雨林の更新および構造に関して Aubréville (1938) のモザイク更新説または周期説を紹介している。それによると、“ある小面積の混合熱帯林で優占している特定の樹種の組合せは、時間的にも空間的にも一定不変のものではなく、上層木の組成は

場所により変化し、同一の場所でも長い期間のうちには変化する。したがって、広大な面積の混合林は一種のモザイク構造を呈し、モザイクを形成する単位は優占種の異なった組合せだと見なすことができよう。” また、Richards は、Aubréville の説は主として Ivory Coast の多雨林および混合林の種類組成に基礎をおくもので、森林の上層を構成する大径木には後継樹となる稚樹や若木が乏しいことに論拠をおいている。そして Richards 自身は、アフリカの森林では一般に優占種の更新が悪い点は認めながらも、英領ギアナの混合林の例をあげ、大径木に多い樹種はすべての小径木の中にもたくさんあることを示し、優占種の更新の悪さが熱帯多雨林の一般的特色でないことも指摘している。

さらに Richards は、モザイク更新説を評して“モザイク説は事実の正しい解釈であるかどうか、また正しいとした場合、どの程度広く混合熱帯林群集にあてはまるかについては、さしあたり決着のつかないままにしておかねばならない。アフリカの森林で優占種が貧弱な更新しかしていないのは、十中八九まで群落の組成が変化しつつあることを示すものであろう。もしその森林が、たとえば Aubréville が表 6 の調査地について主張しているように、ほんとうに人手の加わっていない原生林であるならば、そこで起っている変化は、モザイク説が示すとおり周期的なものに違いない。一方、もし群落が過去に撹乱を受けていたとすれば、現在の種の組合せは遷移の途中段階のものであり、その変化は、安定極相に向う正常な (周期的でない) 発達過程の一部にすぎない、” と述べている。

ここで上にあげたアフリカの熱帯多雨林の更新あるいは構造に関する Aubréville と Richards の見解を踏えて、もう一度 Q-1, Q-2 の群落に着目すると、以下の諸点が指摘される。

a. アフリカの多雨林の特色として、森林の上層を構成する大径木にはその下層に後継樹となる稚樹や若木が乏しいとする見解は正しいか。この見解については、確かにムビニ地区の森林においても林冠を構成する多くの樹種、例えば *Lovoa trichilioides* (Meliaceae), *Pterocarpus soyaxii*, *Sacoglottis gabonensis*, *Erythrophleum suaveolens*, *Lophira alata*, *Guibourtia tessmanii* (Caesalpinaceae) や *Entandrophragma utile* (Meliaceae) などはこれに該当する樹種であろう (梶 1986)。一方、*T. bifoliolata* の例から明らかなように、数多くの稚樹や若木を下層にもち、安定な個体群構造を

示す樹種のあることも、また事実である。さらに、個体数においては *T. bifoliolata* にかなり劣るが、それと類似の個体群構造をとる樹種として、その他 *Strombosia glaucescens*, *Scorodophloeus zenkeri* や *Xylopia quinstasii* (いずれも大径木にはならないが、樹高は40mを越す) などがあげられる(梶 1986)。

b. 仮にモザイク構造は認めるとしても、Aubréville の言うように、混合林はたえず組成を変化させ、その全体を単一の群集とみなさなければならないほど、空間的にも時間的にも全く方向性をもたない無秩序な存在であるか。この点については、Q-1 および Q-2 における *L. alata* と *T. bifoliolata* の個体群構造の比較から明らかなように、Q-1 の *L. alata* の優占する群落は、やがて *T. bifoliolata* にとって代られる遷移の途中段階にある群落とみなせる。また、Q-2 の群落で優占する *T. bifoliolata* は、それ自体極めて安定した個体群構造をもち、持続群落を形成すると考えられる。以上の2点から、多様な樹種からなる多雨林の中には他樹種と環境要求を異にする樹種が存在し、それらの種特性の違いによって遷移という方向性をもった変化も認められるということも事実であろう。したがって、Aubréville のモザイク説の中には、このような遷移の途中段階のものも含まれているのではないかと、とする Richards (1952) の指摘も無視できない重要な点と考えられる。

c. Aubréville の言うように、熱帯多雨林の中には、うっ閉した林内では更新の難しい樹種が多く含まれていることも事実である。また、これらの樹種の出現頻度は10%以下と低い場合が多い(図4)が、条件さえ満たされれば大径木に生長し、林冠層を構成して群落の相観を特徴づける樹種も多く含まれている。したがって、*T. bifoliolata* のように強力な自己再生能力をもつ樹種が存在しない場合には、再生能力の低い種群によって森林が構成されることになり、モザイク状更新によって維持される森林の存在も十分考えられる。また、それが起りえる条件として、これらの樹種の更新の場となるギャップの存在が必要条件となるであろう。この点に関して、雨季に吹く常風によって生じる立枯木の倒壊あるいは竜巻による森林の部分的破壊がギャップ形成に係わる要因として重要となるであろう(梶 1986)。

おわりに

以上述べてきたところから、一般に更新が悪いとされるアフリカの熱帯多雨林の中にも強力な自己再

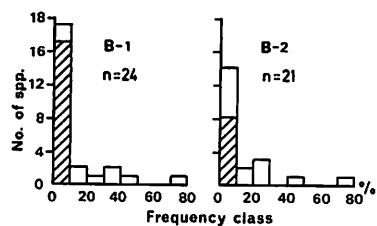


図4. B-1, B-2における大径木(Dmax>60cm)の種数と出現頻度の関係
但し、斜線部は出現頻度5%以下の種数を示す。
出現頻度は10×10㎡の小区画171個(B-1)および10×12㎡の小区画135個(B-2)の値による。

生産能力を有する樹種が存在し、このような種特性をもった樹種が多雨林を構成する種々の群落の更新あるいは遷移において重要な役割を担っているであろうことが指摘された。

熱帯アフリカの多雨林地域においては、部分的破壊によって生じたギャップが森林の更新あるいは遷移に果す生態学的役割についての研究は未だに不十分といわざるをえない。今後、ギャップ更新を含め、多雨林を構成する多様な樹種がどのような更新様式をとっているか、また、それに係わる主な要因は何かといった問題を種々の観点から究明していく必要があるかと思う。

引用文献

- Aubréville, A., 1938, La forêt coloniale : les forêts de l'Afrique occidentale française. Ann. Acad. Sci. colon., Paris, 9, 1-245.
- Hoshino, J., Mori, A., Kudo, H., and Kawai, M., 1984, Preliminary report on the grouping of mandrills (*Mandrillus sphinx*) in Cameroon. Primate 25(3): 295-307
- Jones, E. W., 1956, The plateau forest of the Okumu forest reserve. J. Ecol. 44: 83-117
- 梶幹男, 1986, カメルーン南西部熱帯多雨林の組成および構造, 熱帯林業 6: 2-13
- Letouzey, R., 1968, Etude phytogéographique du Cameroun, 511pp., Lechevalier, Paris.
- Muller, J. P., and Gavaud, M., 1979, Les sols, In: Atlas de la République Unie du Cameroun, Loung, J. F., Ed., 72pp., Jeune Afrique, Paris
- Richards, P. W., 1952, The tropical rain forest, 450pp., Cambridge Univ. Press, London