

琉球列島における河畔生態系の生産量評価と 生物多様性の保全に関する研究

助成番号：2007-4（ハ）

2008年度～2009年度

研究代表者：久保田康裕（琉球大学）

研究分担者：榎木勉（九州大学）、安田恵子（総合地球環境学研究所）

研究補助者：楠本聞太郎（九州大学）、南木大祐（琉球大学）

目次

1. 本研究の背景と目的
2. 沖縄島と西表島の調査地
3. 調査方法
4. 沖縄島における人為インパクトが河畔集水域の森林構造に及ぼす影響
5. 河畔生態系における生産量に対するツル植物の影響
6. 西表島における人為インパクトが河畔集水域の森林構造に及ぼす影響
7. 人為インパクトが河畔生態系の希少鳥類に及ぼす影響
8. 引用文献

琉球大学理学部・海洋自然科学科

久保田康裕

要旨

琉球諸島の亜熱帯林は、過去に伐採された履歴を持つ二次林がその大部分を占める。沖縄島北部は、現在においても、森林伐採や林道開設などによって、森林生態系の破壊が進行している。一方、西表島では、過去の森林伐採跡地に植栽されたリュウキュウマツの遷移が集水域の環境に影響をあたえている。このような人為インパクトを受けた後の森林の再生過程や、再生過程と環境要因との相互作用が河畔域の生態系に及ぼす影響については、生態学的な知見が不足している。そこで本研究では、河畔域の攪乱状態の異なる沖縄島と西表島において、河川周辺の亜熱帯林の森林構造と環境特性の基礎的なデータを収集した。その結果に基づき、森林伐採や植林が河畔域の生物多様性に与える影響を検証した。

沖縄島北部の研究では、二次的河畔林よりも原生的河畔林で森林の現存量が発達していることが明らかとなった。また両者の間には、種組成にも違いが見られた。さらに、亜熱帯河畔域の代表的な稀少鳥類であるホントウアカヒゲについても基礎的な研究を行った。二次的河畔林と原生的河畔林において、ホントウアカヒゲの巣箱調査を行った結果、人為攪乱がアカヒゲの分布密度・繁殖様式に影響を与えうる可能性が示唆された。西表島の研究では、河畔域に植栽されたリュウキュウマツ林と自然林の混交様式は、河畔域の森林構造や種多様性に及ぼす影響が検証された。リュウキュウマツ混交林では、林木種多様性や広葉樹の地上部現存量はリュウキュウマツの幹密度によって規定されており、両者の関係は、常緑広葉樹二次林とは異なるパターンを示した。これは、リュウキュウマツの幹密度の減少に伴って競争効果が減衰し、常緑広葉樹二次林の構成種の定着が進行するためと考えられた。また、調査区当たりの地上部現存量の成長量は、リュウキュウマツの成長量により著しく変化していた。したがって、リュウキュウマツの更新は、スダジイに対する競争排除効果や生産量への相補効果をもたらし、亜熱帯林の河畔域の二次遷移における種多様性と生産量の変化させることが示唆された。リュウキュウマツの植栽に伴う林冠の構造転換によって、台風攪乱に対する枯損様式が変化し、亜熱帯林における生産量の時空間変動が助長されることも示唆された。

本研究の結果より、森林伐採による河畔域の攪乱は、亜熱帯河畔の生態系機能（例えば現存量や生産量で評価される二酸化炭素固定機能）や生物多様性を劣化させる可能性が高いことが示された。以上の研究成果として、森林生態学関連の国際学術雑誌に原著論文3編を発表し、国際学会において3編の論文を口頭・ポスター発表することができた。さらに、西表島の河畔域における生物多様性保全に関する論文は現在投稿準備中である。

1. 序論

琉球諸島の亜熱帯林は、過去に伐採された履歴を持つ二次林がその大部分を占める。沖縄島北部は、現在においても、森林伐採や林道開設などによって、森林生態系の破壊が進行している。一方、西表島では、過去の森林伐採跡地に植栽されたリュウキュウマツの遷移が集水域の環境に影響をあたえている。このような人為インパクトを受けた後の森林の再生過程や、再生過程と環境要因との相互作用が河畔域の生態系に及ぼす影響については、ほとんど生態学的な情報がないのが現状である。

琉球諸島の亜熱帯林は、複雑な地形条件のもとに成立している。集水域単位で考えると、河川周辺の河畔域、斜面、尾根部が存在し、それぞれで、土壌中の水や栄養塩量、攪乱体制が異なる。そのため、地形は植物の分布に影響する重要な要因の一つであると考えられている。沖縄島北部や西表島においては、地形によって、樹木の種組成、多様性、林分構造が変化することが報告されている (Enoki 2003、Kubota et al. 2004)。また、地形位置によって、樹木の成長率、枯死率、新規加入率が異なり、林分の動態も地形位置によって変化する (Kubota et al. 2004)。これらのことから、同じ人為インパクトを受けた集水域においても、その後の林分構造の再生速度や再生に要する時間は、河畔内の環境によって異なることが予想される。沖縄島北部と西表島における河畔生態系の研究では、個別には、立木の種多様性、林分構造、一次生産力の地形による変化や (Enoki 2003、Kubota et al. 2004)、人為インパクト後の時系列に沿った種多様性、林分構造の変化 (Kubota et al. 2005) が報告されているが、人為インパクトが集水域内の林分構造の空間的変動に与える影響を検証した研究はない。

本研究では、沖縄島北部と西表島の河畔域の亜熱帯性常緑広葉樹林において、二次林と原生林の森林調査をおこない、人為インパクトが河畔生態系の構造に与える影響を明らかにする。また、それぞれの河畔集水域で、林分構造の空間的変動と地形傾度との関係を検証した。

2. 沖縄島と西表島の調査地

調査は、沖縄島北部と西表島の亜熱帯性常緑広葉樹林で行った。沖縄島北部は、与那川の二次的河畔林 (以後 YN) と与那覇岳付近の原生的河畔林 (以後 YH) に調査区を設置した。二つの調査区間の距離はおよそ 3.8 km である。YN は、琉球大学農学部附属亜熱帯フィールド科学研究教育センター与那フィールド内に位置している。与那フィールドの記録によれば、YN 周辺の森林では、与那フィールド設立以前には、薪炭材を得るための伐採がおこなわれていたが、設立後から現在までの約 50 年間は伐採等の施業は行われていない。YH は国有林内に位置しており、過去に人為攪乱の履歴はなく、原生的な森林とされている (Kubota et al. 2005)。西表島では、西表島西部の祖納や白浜地区および東部のアイラ川流域において行った。この地域の亜熱帯林は、1961 年から 1973 年まで伐採とリュウキュウマツの人工下種が行われた後、伐採跡の造林地は放棄され常緑広葉樹二次林とリュウキュウマツ混交林がモザイク状に分布している。

3. 調査方法

調査区の範囲は、GIS (SuperMap Deskpro 2008 日本スーパーマップ (株)) を用いて、5 千分の一の地形図上で定義した。YH、YN 共に、集水域を覆うように調査区を設定した (図 - 1)。YH では、集水域内に造林地が含まれていたため、与那覇岳頂上から伸びる稜線から、隣接する造林地との境界までを調査区とした。調査区の面積は、YN と YH でそれぞれ約 16 ha、10 ha (予定) である。平面直角座標系 (日本平面直角座標系 第 XV 系) 上で、調査区を 25m×25m のセルに区分した。数値標高地図 (DEM) を用いて、地形指標を計算し、各セルの属性値とした。本研究では、凹凸の指標である地上開度と地下開度を合成した、尾根谷度を地形指標として用いた。尾根谷度は、0 が平面を表し、マイナスで凹地形、プラスで凸地形を表す。

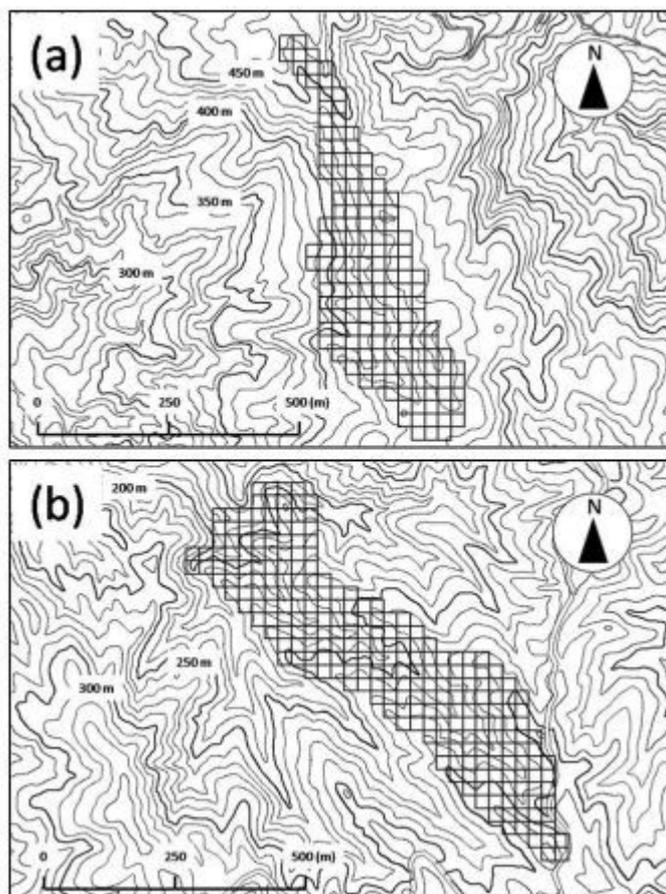


図 - 1. 調査プロットの形状およびプロット周辺の 10 m 間隔等高線図。格子は 25 m x 25 m セルを示す。
(a) YH (与那覇岳) の調査プロット (10 ha)、(b) YN (与那) の調査プロット (16 ha)

胸高直径が 30cm 以上の立木を対象とし、毎木調査を行った。すべての幹について、樹種同定、直径測定、および位置の測位を行った。位置の測位には GPS (Geko 201、Garmin) を使用し、緯度と経度を記録した。衛星の電波状態が悪く、GPS による位置の測定が不可能な場合は、近隣の測位済み個体からレーザー測距機 (LaserAce 300、Measurement Devices Ltd.) を用いて測量を行い、位置を特定した。萌芽幹は、母幹と同じ位置として測位した。

4. 沖縄島における人為インパクトが河畔集水域の森林構造に及ぼす影響

調査区では、YHで769本(138本 ha⁻¹)、YNで1666本(104本 ha⁻¹)、全体で2435本の立木を記録した。種数は、YHで22種、YNで28種、全体では31種であった(表-1)。

表-1. YH(与那覇)とYN(与那)で記録した立木の種名と記録本数

和名	学名	YH	YN	Total
スダジイ	<i>Castanopsis sieboldii</i>	561	1077	1638
イジュ	<i>Schima wallichii</i>	2	322	324
イスノキ	<i>Distylium racemosum</i>	138	69	207
オキナワウラジロガシ	<i>Quercus miyagii</i>	3	93	96
フカノキ	<i>Schefflera octophylla</i>	34	17	51
タブノキ	<i>Persea thunbergii</i>	6	23	29
ハゼノキ	<i>Rhus succedanea</i>	1	9	10
ミヤマシロバイ	<i>Symplocos confuse</i>	1	8	9
エゴノキ	<i>Styrax japonicas</i>	6	1	7
シバニツケイ	<i>Cinnamomum doederleinii</i>	2	5	7
クロバイ	<i>Symplocos prunifolia</i>		6	6
ヒメズリハ	<i>Daphniphyllum glaucescens</i>		6	6
ヤマモモ	<i>Myrica rubra</i>	3	3	6
リュウキュウモチ	<i>Ilex liukuensis</i>	1	5	6
ニツケイ	<i>Cinnamomum sieboldii</i>	1	4	5
ツゲモチ	<i>Ilex goshiensis</i>	2	2	4
ヤブニツケイ	<i>Cinnamomum pseudo-pedunculatum</i>		3	3
シャリンバイ	<i>Rhaphiolepis indica</i>	1	1	2
ハマセンダン	<i>Euodia meliifolia</i>	1	1	2
ホルトノキ	<i>Elaeocarpus sylvestris</i>		2	2
モクタチバナ	<i>Ardisia sieboldii</i>	1	1	2
ヤンバルアワブキ	<i>Meliosma pinnata</i>	1	1	2
アオバナハイノキ	<i>Symplocos urceolaris</i>		1	1
サカキ	<i>Cleyara japonica</i>	1		1
タイワンハンノキ	<i>Alnus japonica</i>		1	1
トキワガキ	<i>Diospyros morrisiana</i>	1		1
ホソバタブ	<i>Persea japonica</i>	1		1
ホソバムクイヌビワ	<i>Ficus ampelas</i>		1	1
モッコク	<i>Ternstroemia gymnanthera</i>		1	1
ヤマモガシ	<i>Helicia cochinchinensis</i>	1		1
リュウキュウモクセイ	<i>Osmanthus marginatus</i>		1	1
未同定			2	2
Total		769	1666	2435

直径頻度分布の比較

全種を合わせた場合、YHとYNの直径頻度分布はL字型を示したが、YHとYN間で直径頻度分布に有意な違いがみられた(図-2)。平均直径および最大直径はYHで大きく、YNで小さかった。全種合わせた場合の平均直径および最大直径は、YH、YNでそれぞれ、種別では、スダジイとイスノキで分布型に有意な違いがみられた(図-2)。どちらの種も、平均直径および最大直径はYHで大きく、YNで小さかった。スダジイの平均直径および最大直径は、それぞれ、YHで42cm、111cm、YNで39cm、100cmであった。イスノキの平均直

全体報告書

径および最大直径は、YH で 39cm、75cm、YN で 36cm、49cm であった。

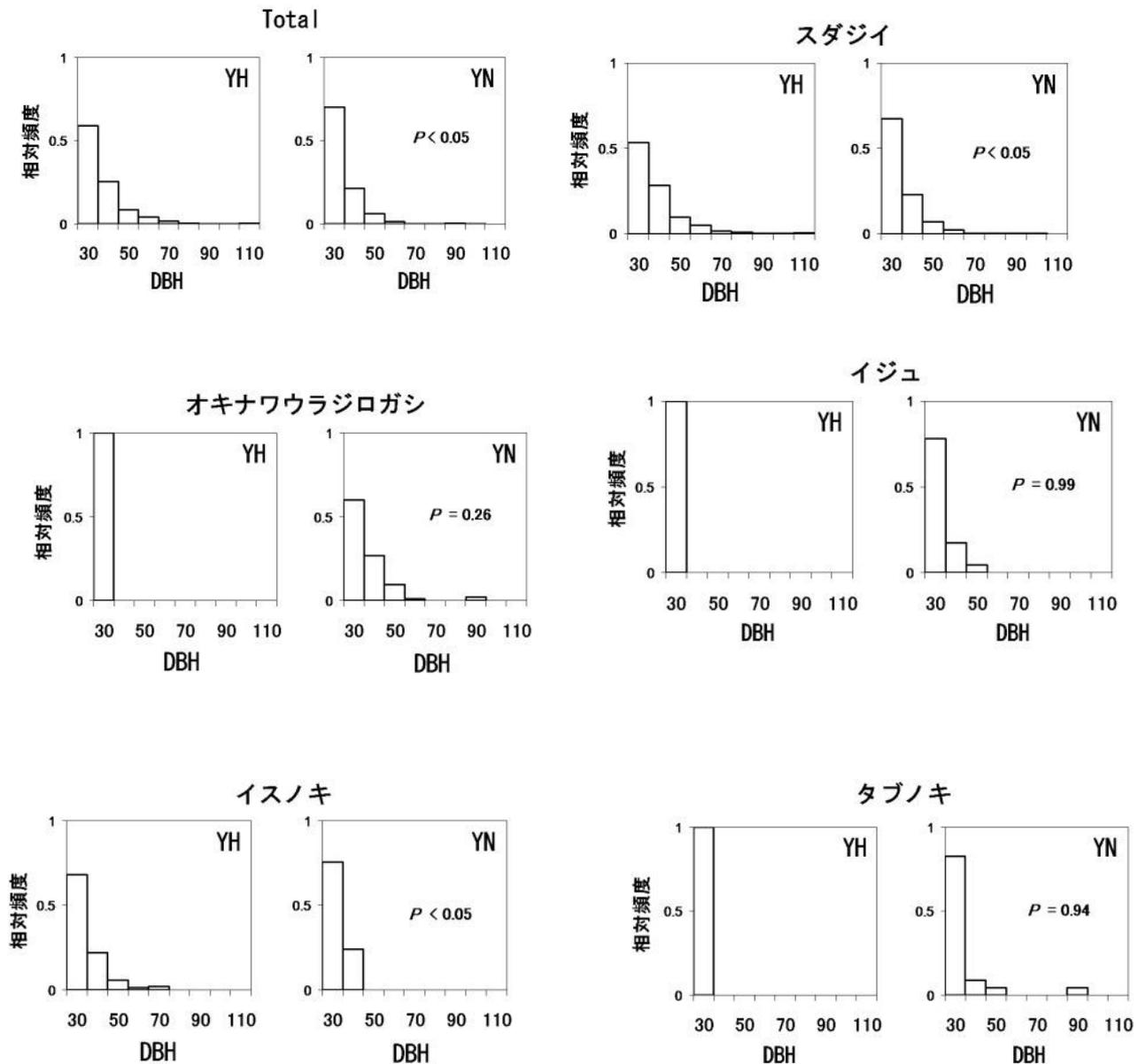


図 - 2. 与那覇 (YH) および与那 (YN) 間での直径頻度分布の比較。全体および、出現本数の多かった上位 5 種を示した。コルモゴルフ・スミルノフ検定の結果 (P 値) は、図中に表記した。

林分構造の比較

全体の幹密度と BA は、YN に比べて YH で有意に大きかった (表 - 2)。種別にみると、スダジイ、イジュ、イスノキ、オキナワウラジロガシ、フカノキ、エゴノキの 6 種において、YH-YN 間で幹密度と BA に有意な違いがみられた。スダジイ、イスノキ、フカノキ、およびエゴノキの幹密度と BA は、YH で大きかった。イ

全体報告書

ジュおよびオキナワウラジロガシの幹密度と BA は YN で大きく、YH ではほとんど見られなかった。

表-2. 与那覇 (YH) と与那 (YN) での出現種の立木密度の平均値の比較。各種は、全体で BA が大きかった順に並べた。括弧内の数値は標準偏差を示す。アスタリスク (*) は、無作為化検定(10000 回)の結果、 $P < 0.05$ で平均値に差があるとみなされたものを示す。- (ハイフン) はプロット内にその種が出現しなかったことを示す。

種名	幹密度 本 ha ⁻¹	
	YH	YN
スタジイ	100.85 (68.24)*	67.05 (54.97)
イジュ	0.36 (2.38)*	20.05 (21.69)
イスノキ	24.81 (27.82)*	4.30 (10.32)
オキナワウラジロガシ	0.54 (2.90)*	5.79 (12.14)
フカノキ	6.11 (10.65)*	1.06 (4.46)
タブノキ	1.08 (4.03)	1.43 (4.99)
ハゼノキ	0.18 (1.70)	0.56 (2.95)
エゴノキ	1.08 (4.03)*	0.06 (1.00)
ミヤマシロバイ	0.18 (1.70)	0.50 (2.78)
シバニツケイ	0.36 (2.38)	0.31 (2.21)
ニツケイ	0.18 (1.70)	0.25 (2.44)
ヒメユズリハ	-	0.37 (2.42)
ヤマモモ	0.54 (2.90)	0.19 (1.72)
リュウキュウモチ	0.18 (1.70)	0.31 (2.21)
クロバイ	-	0.37 (2.42)
ヤブニツケイ	-	0.19 (1.72)
ツゲモチ	0.36 (2.38)	0.12 (1.41)
ホルトノキ	-	0.12 (1.41)
ヤンバルアワブキ	0.18 (1.70)	0.06 (1.00)
シャリンバイ	0.18 (1.70)	0.06 (1.00)
ハマセンダン	0.18 (1.70)	0.06 (1.00)
タイワンハンノキ	-	0.06 (1.00)
モクダチバナ	0.18 (1.70)	0.06 (1.00)
ホソバムクイヌビワ	-	0.06 (1.00)
ホソバタブ	0.18 (1.70)	-
リュウキュウモクセイ	-	0.06 (1.00)
モッコク	-	0.06 (1.00)
ヤマモガシ	0.18 (1.70)	-
アオバナハイノキ	-	0.06 (1.00)
トキワガキ	0.18 (1.70)	-
サカキ	0.18 (1.70)	-
未同定	-	0.12 (1.41)
計	138.25 (79.61)*	103.72 (77.1)*

本調査地では、二次的河畔林よりも原生的河畔林で森林構造が発達していた。YNは、伐採後50年以上経過しており、沖縄島北部の二次林の中では比較的老齢と考えられるが、森林構造は未だ再生途中にあることが明らかになった。幹のサイズ構造では、YHでは大型の幹が多かったのに対し、YNでは60cm以上の幹少なかった。特にイスノキは、YNでは50cm以上の幹は見られなかった。これは、過去の伐採の影響を反映したものと考えられる。YH、YNともに、優占種はスダジイであったが、亜優占種に違いが見られた。YHの亜優占種であるイスノキは、老齢林の特徴といわれている (Kubota et al. 2005)。反対に、YNの優占種のイジュは、先駆種的な性質を持つといわれている。YNでは今後、イジュの優先度が低下し、イスノキの優占度が増加するものと考えられる。YHでは、尾根谷度と林分構造の間に有意な関係は見られなかったのに対し、YNでは尾根谷度と林分構造の間に有意な負の関係がみられた。YNの谷部では、現在はスダジイ、イジュ、ウラジロガシが優占する林分であるが、今後はイジュ、ウラジロガシは減少し、スダジイの優占度がさらに高い林分に移行すると考えられる。YNの尾根では、今後、イスノキの優占度が増加すると考えられる。本研究の解析では、YNにおいて、イスノキの幹密度と尾根谷度に有意な関係は見られなかった。この原因の一つに、YNでは、小さなサイズクラスの幹が多く、30cmに満たない幹が多いことが考えられる。同調査地内において、小さいサイズ (DBH \geq 10cm) を含めた毎木調査では、イスノキは尾根に偏って分布することが示されている (Enoki 2003)。

5. 河畔生態系における生産量に対するツル植物の影響

ツル植物の多くの種は谷に偏った分布をする (Kusumoto et al. 2008)。ツル植物が高密度で分布する林分では、他の林分に比べてリターフォール生産量、リターフォールの季節変動、窒素供給量が変化し得る (Kusumoto & Enoki 2008; 楠本&榎木 2008)。これらのことから、ツル植物は沖縄島北部の森林、特に河畔域の生態系機能に重要な役割を果たしていると考えられる。ツル植物のアバンダンスや種組成は、林齢や人為攪乱の有無によって変化する (DeWalt et al. 2000)。しかし、沖縄島北部におけるこれまでの研究は二次林で行われており、原生林のツル植物群集に関する研究は無い。そこで、本研究では、原生的な河畔集水域 (YH) においてツル植物の毎木調査を行い、人為攪乱を受けた河畔域 (YN) との比較を行った。

調査は、与那覇岳頂上付近の原生林 (YH) で行った。調査区の面積は8.0625haで、25m \times 25mのセルに区分されている。調査区において、根元から1.3mの幹直径が2cm以上のツル植物を対象に、毎木調査を行った。毎木調査では、ツル植物にアルミタグをつけ、種名と直径を記録した。また、前年度の立木毎木調査と同様、GPSで位置座標を測位した。YNについては、Kusumoto et al. (2008)のデータを利用した。ツル植物の分布と地形要因及び森林タイプ (YNまたはYH) との関係を、一般化線形回帰モデルで解析した。ここで、セル*i*におけるツル植物の幹密度 Y_i は、平均 λ_i のポワソン分布に従うと仮定した ($Y_i \sim \text{Poisson}(\lambda_i)$ 、 $i = 1, 2, \dots, 386$)。説明変数の組合せから、4つのモデルを構築した (Model1: $\log(\lambda_i) = a$ (説明変数を入れないモデル)、 Model2: $\log(\lambda_i) = a + bx_i$ (地形を説明変数に組み込んだモデル)、

Model3: $\log(\lambda_i) = a_j$ (森林タイプを説明変数に組み込んだモデル)、 Model4: $\log(\lambda_i) = a_j + b_j x_i$ (地形と森林タイプを説明変数に組み込んだモデル。定数項、係数の両方が森林タイプ間で異なると仮定した。))。ここで、 j は YN または YH の 2 通り、 x_i はセル i における尾根谷度の値を示す。これら 4 つのモデルの AIC (赤池情報量基準) を比較し、AIC が最も低いモデルを用いて、ツル植物の分布と地形、森林タイプとの関係を検証した。

結果と考察

YH 全体では、598 本のツル植物を記録した。全体の幹密度は、YN (57 本 ha^{-1}) に比べ YH (71 本 ha^{-1}) で高かった。どちらの調査区でも 4 つのよじ登り様式が見られた。YH では付着型、YN では巻付き型の幹密度が高かった。付着型と寄りかかり型の種では、シラタマカズラ 1 種を除いて、YN よりも YH で幹密度が高かった。巻付き型の種では、YN で幹密度が高い種、YH で幹密度が高い種の両方が見られた。巻付き型の種の内、YN で幹密度が高い上位 5 種 (ハナガサノキ、ナシカズラ、サカキカズラ、ヒョウタンカズラ、イルカンダ) は、YH では幹密度が減少していた。巻ひげ型の種は両調査区を通じてリュウキュウカラスウリ 1 種で、YH よりも YN で幹密度が高かった。

種数では、YH で 19 種、YN で 20 種、両調査区を合わせて 22 種を記録した。種組成をみると、共通種が多く、YH にのみ出現した種は 2 種 (オキナワシタキヅル、ホルトカズラ (同定の確認が必要))、YN にのみ出現した種は 3 種 (イルカンダ、シラタマカズラ、リュウキュウウマノスズクサ) であった。

YN と YH 間の群集構造の違いは、遷移系列に沿った変化を示していると考えられる。DeWalt et al. (2000) によると、遷移の初期には直径の小さなホストを必要とする巻ひげ型が優占し、遷移が進むと巻付き型 (比較的大きな直径のホストにもよじ登ることができる) の優占度が高くなる。付着型は、ホストを入れ替えることが少なく、一つのホストを利用し続けることが多い (Hegarty 1991)。このため、付着型の生育には、ホストが長期間安定して存在する必要がある。YH のように大径木の幹密度が高い森林は、潜在的なホスト数が多いことを意味しており、付着型のツル植物の生育に適した環境であると考えられる。寄りかかり型のツル植物は、シュートを立て木の樹冠や枝に持たれかけるようにして林冠によじ登る。このため、林冠到達には高いホスト幹密度が重要となり、若齢林でアバンダンスが高いことが報告されている (Putz & Holbrook 1991)。本研究で、二次林 (YN) よりも原生林 (YH) で幹密度が高かったのは、YN と YH の自然攪乱 (台風、斜面崩壊等) のレジームの違いが関係している可能性があるが、今回は検証することができなかった。

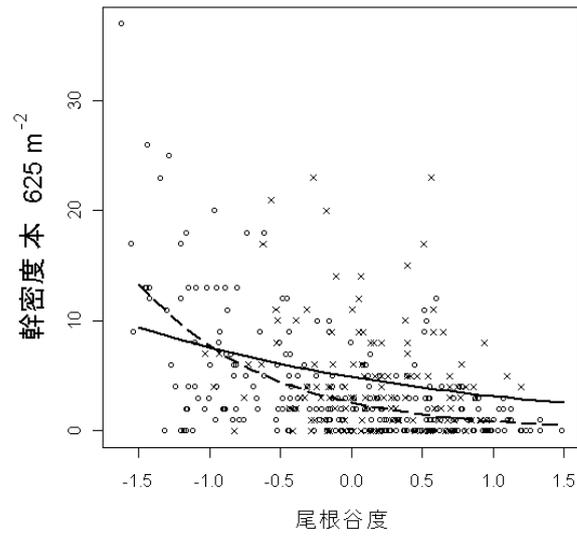


図1 与那 (YN) と与那覇 (YH) におけるツル植物の幹密度と尾根谷度の関係。YN と YH は異なるシンボルで表されている (○=YN、×=YH)。実線と破線はそれぞれ、YH と YN における回帰線を示す。

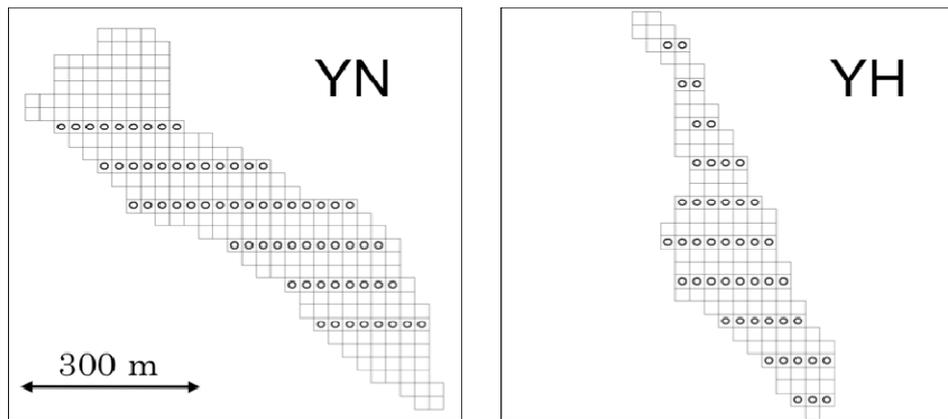
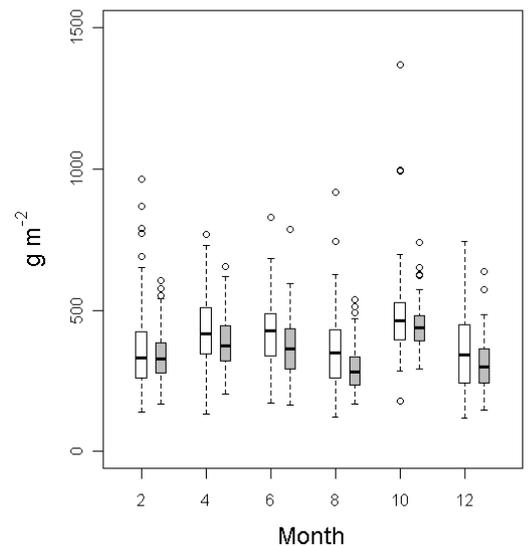


図2 与那 (YN) と与那覇 (YH) の調査地の全体図。それぞれの調査区内のメッシュで区切られた正方形が 25m×25m のセルを表す。図中の丸が、リタ-トラップの設置個所を示す。

図3 与那 (YN) と与那覇 (YH) における、A0 量(絶乾重量)の季節変動。白と灰色のボックスは、それぞれ YN と YH を示す。ボックスの上下端は、それぞれ下側四分位数と上側四分位数を示す。ボックス中の太線は中央値を示す。ボックス上下の点線は、箱の上(下)端 + 1.5 × 四分位数における最大値から最小値までの範囲を示す。この範囲よりも大



全体報告書

きい、または小さい値を白丸で示している。

ツル植物の分布と地形との関係

AIC によるモデル比較を行った結果、森林タイプと地形要因の両方がツル植物の分布に影響するモデル (model4) の AIC が最も低かった (表 2)。YN、YH の両方で、尾根谷度はツル植物の幹密度に負の影響を与えていた (表 3 および 図 1)。即ち、どちらの調査地においても、ツル植物の幹密度は尾根から谷に向けて増加する傾向があった。どちらの調査地においても、ツル植物は利用可能な地下資源量 (水、栄養塩) の地形による傾度に対応した分布をしていると考えられる。しかし、YH と YN を比較すると、YH の方が地形による影響が小さかった (モデルの傾き b が小さい)。ツル植物の種やよじ登り様式によって、栄養塩要求量やストレス耐性が異なり、地形に対する依存性が異なると予想される。よって、YH と YN の尾根谷度に対する応答の違いは、優占種または優占するよじ登り様式の違いによるものであると考えられる。

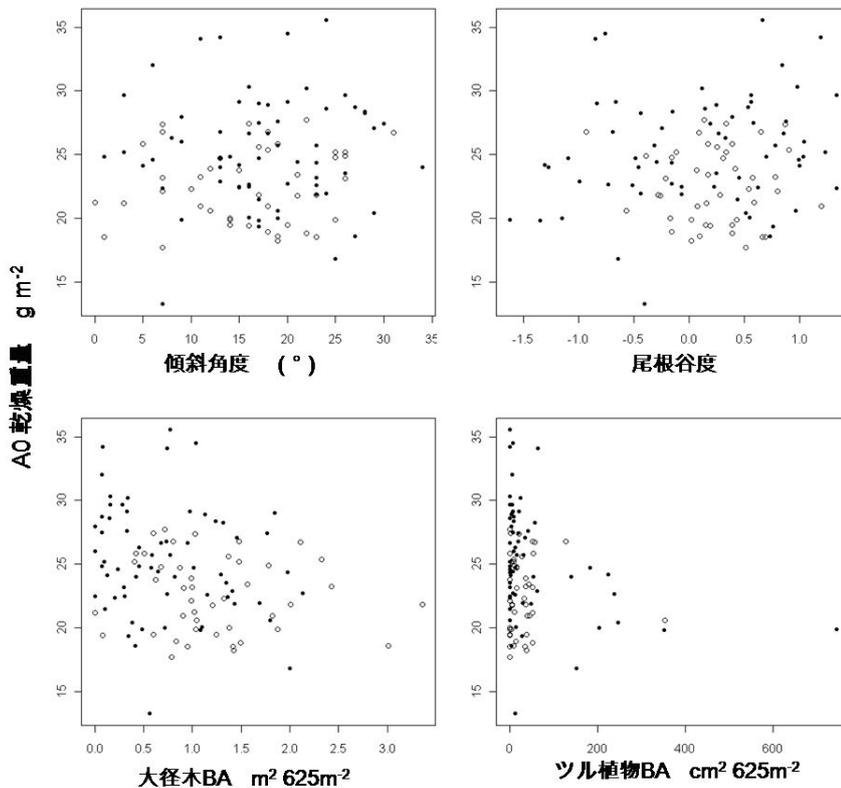


図 4 A0 量と傾斜角度、尾根谷度、大径木の胸高断面積合計 (BA)、及びツル植物の BA との関係。黒丸 (●) が与那、白丸 (○) が与那覇 (YH) を示す。

リターフォール及び林床有機物 (A0 層) の堆積量の時空間的変動

沖縄島北部の亜熱帯性常緑広葉樹林における生態系機能の時空間的変動と、林分構造及び地形要因との関係を明らかにするために、YN と YH においてリターフォールの測定と A0 層の採集を行った。ここでは、リタートラップの設置方法と回収したリターの処理方法、及び A0 層採集の結果を報告する。

YN と YH にそれぞれ 64 基、46 基のリタートラップ (開口面積 0.25m^2) を設置した (図 2)。リタートラップの設置は 2008 年 12 月に行った。リターフォールの回収は 2009 年 2 月から 2 カ月間隔で行い、現

全体報告書

在も継続中である。

回収したリターは器官ごと（葉、枝、その他）に分け、葉についてはツル植物と立木に分けている。ツル植物の葉についてはその後種レベルに分類している。立木の葉については、スタジイ、イジュ、イスノキ、オキナワウラジロガシ、ウラジロガシ、その他に分類している。分類したリターは、70度のオープンで48時間乾燥させた後、乾重を測定している。

YNとYHに設置した各リタートラップの半径3m以内で、土壌A0層の採集を行った。木杵を用いて、25cm×25cm（625cm²）の範囲に含まれるA0層を採集した。採集は、木の根、岩、鉱質土層が露出しているところ、微小なくぼみ等で極端にリターが堆積しているところを避けて行った。採集は、2009年2月から2009年12月まで、2か月に一度行った（合計6回）。採集したA0有機物は、70℃に設定したオープンで48時間乾燥させた後、乾重を測定した。

林床有機物蓄積量（以下 A0 量）に影響する要因を、一般化線形回帰モデルを用いて解析した。6回回収した A0 量の値をトラップごとに平均し、その値を目的変数とした。説明変数には、地形要因と林分構造要因を考慮した。地形要因としては、各 25 m×25 m セルの傾斜角度（°）、尾根谷度を用いた。林分構造要因としては、各セルにおける大径木（胸高直径が 30cm 以上の立木）の胸高断面積合計（BA）および、ツル植物（根元から 1.3m の幹直径が 2cm 以上）の BA を用いた。このモデルにおいて、定数項および係数は、森林タイプ（YH または YN）によって異なると仮定した。はじめに、全ての説明変数を組み込んだモデルを作り、その後、AIC を用いて変数選択を行った。変数選択の結果から、A0 量に影響する要因を特定した。

YN、YH ともに、A0 量には緩やかな季節変動が見られた（図 3）。A0 量は 4 月と 10 月に多くなる傾向が見られた。4 月の増加は常緑樹の展葉期の落葉を、10 月の増加は台風によるリターフォール量の増加と落葉樹の落葉期を反映したものと考えられる。しかし、季節的な変動の幅は、セル間の変動に比べ小さかった。また、YH に比べ YN の方が、A0 量のセル間の変動が大きい傾向が見られた。この理由の一つとしては、YN の方が、調査区の面積が 2 倍近くあり、様々な環境の変異が含まれていることが考えられる。

A0 量に影響する要因を一般化線形回帰モデルで解析した結果、ツル植物の BA が A0 量に影響する要因として選択された。ツル植物の BA は、YN でのみ、A0 量に弱い負の影響を与えていた（表 4 および図 4）。ツル植物の BA が大きい林分では、リターの分解速度が速まっている可能性がある。例えば、YN に出現するツル植物イルカンダ（*Mucuna macrocarpa*）の葉リターフォールは、スタジイやイジュなどの立木に比べ窒素濃度が高いため、リターの分解速度を速めることが示唆されている（Kusumoto & Enoki 2008）。YH では YN に比べて、ツル植物が高密度で分布している林分がほとんどないため、YN のような傾向が見られなかったと考えられる。

森林タイプ間でも A0 量に違いがあり、YH よりも YN で多い傾向が見られた。これには、YN-YH 間での構成種の違いによるリターフォール量の変化が影響している可能性がある。今後、リターフォールの結果と合わせて解析を行うことで、林分構造、リターフォール、A0 量の関係を明らかにできると考えられる。他地域の研究では、林齢に沿って A0 量が増加する例や（Bautista-Cruz & Castillo 2005; Shaetzl 1994）、A0 量は林齢 70 年付近で最も高く、更に齢級が大きくなると減少するパターン（Pregitzer & Euskirchen

2004) が報告されている。

6. 西表島における人為インパクトが河畔集水域の森林構造に及ぼす影響

森林構造

常緑広葉樹二次林とリュウキュウマツ混交林の土壌 pH・水分量・有機炭素含有量・全窒素含有量・C/N を比較した。水分量と C/N に有意な差はなかった。土壌 pH・有機炭素含有量・全窒素含有量はリュウキュウマツ混交林の方が低い傾向があり、全窒素含有量の差は有意だった($P<0.05$)。

林木幹密度と萌芽幹密度は、常緑広葉樹二次林よりもリュウキュウマツ混交林の方が小さかった($P<0.05$)。林木幹数の胸高直径の頻度分布は、両林分とも L 字型分布を示していた。全ての胸高直径階級で、リュウキュウマツ混交林の方が広葉樹の幹数は少なかった($P<0.05$)。調査区毎の広葉樹の最大胸高直径の平均値は、常緑広葉樹二次林で 35.9cm、リュウキュウマツ混交林で 22.3cm だった。リュウキュウマツ混交林でのリュウキュウマツの幹密度は 573ha^{-1} で、このうち 78.8%の幹が胸高直径 20cm 以上だった。調査区毎のリュウキュウマツの最大胸高直径の平均値は 49.8cm だった。調査区当たりの地上部現存量は、リュウキュウマツ混交林の方が大きかった($P<0.05$)。リュウキュウマツ混交林では、調査区当たりの地上部現存量とリュウキュウマツの地上部現存量には正の相関があった($r=0.86$ 、 $P<0.01$)。広葉樹の地上部現存量はリュウキュウマツ混交林の方が小さかった($P<0.05$)。常緑広葉樹二次林では、スダジイの地上部現存量と広葉樹の地上部現存量には正の相関($r=0.55$ 、 $P<0.05$)が見られ、リュウキュウマツ混交林では有意な相関は見られなかった($r=0.45$ 、 $P=0.09$)。

全調査区を合計して 40 科 77 属 120 種が出現した。このうち、常緑広葉樹二次林には 95 種、リュウキュウマツ混交林には 102 種が出現した。調査区当たりの科数・属数・種数・Simpson の単純度指数($1/D$)・Shannon-Wiener 指数(H')に有意な差はなかった($P>0.05$)。スダジイの萌芽幹数と林木種多様性の関係を分析した。両林分ともスダジイの地上部現存量とその萌芽幹数には正の相関が見られた。常緑広葉樹二次林では、スダジイの萌芽幹数の増加とともに林木種多様性(H')が減少する傾向が見られたが($r=-0.44$ 、 $P=0.10$)、リュウキュウマツ混交林では増加する傾向が見られた($r=0.31$ 、 $P=0.25$)。主成分分析によって得られた軸のうち、軸 1(寄与率 44.4%)と軸 2(寄与率 15.8%)を用いて、調査区の座標付けを行った。常緑広葉樹二次林とリュウキュウマツ混交林は軸 1 と軸 2 の値によって分割された。軸 1 は、林木幹密度($r=-0.76$ 、 $P<0.01$)・萌芽幹密度($r=-0.77$ 、 $P<0.01$)・広葉樹の地上部現存量($r=-0.71$ 、 $P<0.01$)と負の相関があった。軸 2 は、林木幹密度($r=-0.81$ 、 $P<0.01$)・萌芽幹密度($r=-0.49$ 、 $P<0.01$)・広葉樹の地上部現存量($r=-0.88$ 、 $P<0.01$)と負の相関があった。リュウキュウマツ混交林のみで比較すると、軸 2 がリュウキュウマツの幹密度と正の相関があり($r=0.61$ 、 $P<0.05$)、リュウキュウマツの胸高直径の平均値($r=-0.61$ 、 $P<0.05$)・林木種数($r=-0.81$ 、 $P<0.01$)・ H' ($r=-0.74$ 、 $P<0.01$)と負の相関があった。直線回帰分析の結果から、リュウキュウマツの幹密度が減少するにつれて、広葉樹の地上部現存量($r=-0.51$ 、 $P=0.05$)や H' ($r=-0.49$ 、 $P=0.07$)は増加する傾向がみられた。樹種毎の相対優占度と軸 1 は、スダジイ($r=-0.715$)・シマミサオノキ($r=-0.601$)では負の相関、リュウキュウマツ($r=0.794$)・タブノキ($r=0.635$)では正の相関があった。軸 2 では、スダジイ($r=-0.819$)・シマミサオノキ($r=-0.715$)・リュウキュウモクセイ($r=-0.619$)・シシアクチ($r=-0.608$)・ツゲモチ($r=-0.649$)では負の

全体報告書

相関、リュウキュウマツ($r=0.925$)・タブノキ($r=0.837$)・シャリンバイ($r=0.818$)・ナガバイヌツゲ($r=0.644$)では正の相関があった。また、軸 1 の値が小さい種ほど、リュウキュウマツ混交林での幹密度・萌芽幹密度・地上部現存量が常緑広葉樹二次林と比較して小さい傾向があった。

広葉樹の胸高直径とその成長量をゴンペルツ曲線に当てはめた結果、パラメータ A と B が有意に当てはまった調査区は、2004 - 2007 年では 8 か所、2007 - 2008 年では 11 か所だった。両期間とも、常緑広葉樹二次林よりもリュウキュウマツ混交林の方がパラメータ A の値が大きく、パラメータ B の値が小さい傾向があった。これは、リュウキュウマツ混交林の方が広葉樹の胸高直径の増加に伴う成長量の低下が大きいことを示している。また、パラメータ B の値には計測期間で変動が見られた。2004 - 2007 年では両林分とも負の値だった。しかし、2007 - 2008 年では常緑広葉樹二次林で正負の値にばらつき、リュウキュウマツ混交林では 2004 - 2007 年よりも小さい値になった。リュウキュウマツでは、両期間ともパラメータ a と c の値が有意に当てはまった。2004 - 2007 年よりも 2007 - 2008 年の方がパラメータ a の値は小さく、リュウキュウマツの胸高直径の成長量が小さいことを示している。

動態特性を林分間で比較した。リクルート率に有意な差は見られなかった($P>0.05$)。枯死率は、2004 - 2007 年では有意な差は見られなかったが、2007 - 2008 年では常緑広葉樹二次林の方が高かった($P<0.05$)。広葉樹の地上部現存量の成長量と枯損量は、リュウキュウマツ混交林の方が小さかった($P<0.05$)。この傾向は、特にスダジイで顕著だった。林分の動態特性は 2 つの計測期間で異なっていた。調査区当たりの地上部現存量の成長量は、2004 - 2007 年ではリュウキュウマツ混交林の方が大きかった($P<0.05$)。しかし、2007 - 2008 年ではリュウキュウマツの成長量が 2004 - 2007 年よりも減少しており(Paired T -test、 $P<0.05$)、調査区当たりの地上部現存量の成長量には林分間で有意な差がなかった($P>0.05$)。常緑広葉樹二次林では、2004 - 2007 年では広葉樹の地上部現存量の成長量とスダジイの地上部現存量に正の相関があったが($r=0.57$ 、 $P<0.05$)、2007 - 2008 年ではこのパターンは見られなかった($r=0.24$ 、 $P=0.39$)。一方、リュウキュウマツ混交林の広葉樹の地上部現存量の成長量は、スダジイの地上部現存量とは有意な正の相関が見られず($r=0.42$ 、 $P=0.12$)、両期間とも広葉樹の地上部現存量と有意な正の相関が見られた($r=0.67$ 、 $P<0.01$)。調査区当たりの地上部現存量の枯損量は、2004 - 2007 年では常緑広葉樹二次林の方が大きかったが、2007 - 2008 年では林分間で有意な差はみられなかった。また、2007 - 2008 年の方が常緑広葉樹二次林ではスダジイの枯損量、リュウキュウマツ混交林ではリュウキュウマツの枯損量が大きかった(Paired T -test、 $P<0.05$)。

森林動態

2004 - 2007 年では、林木種多様性(H')と広葉樹の地上部現存量の成長量の関係は、常緑広葉樹二次林では負の相関が見られたが($r=-0.66$ 、 $p<0.01$)、リュウキュウマツ混交林では正の相関($r=0.46$ 、 $p<0.1$)となる傾向があった。2007 - 2008 年では、常緑広葉樹二次林での 2004 - 2007 年のパターンはみられなかった($r=-0.07$ 、 $P=0.47$)。リュウキュウマツ混交林では、林木種多様性(H')と調査区当たりの地上部現存量の成長量の関係が 2004 - 2007 年と 2007 - 2008 年では異なっていた。

機能型の異なる樹種の更新は、優占種の組成や遷移過程を変化させ、種多様性や生産量にも影響を及ぼす。これらの現象は、大規模な自然攪乱や人為攪乱を契機とした、森林構造の転移による生態系機能の変

動として認識できる。本論では、二次遷移初期におけるリュウキュウマツの混交が、常緑広葉樹二次林の構造や生産量に及ぼす影響を分析した。亜熱帯林の二次遷移初期におけるリュウキュウマツの混交は、常緑広葉樹の種組成に影響し、その後の遷移を偏向させることが示された。このメカニズムには、二次遷移初期におけるリュウキュウマツと萌芽種の競争が関係していると考えられる。通常、亜熱帯林の二次遷移は常緑広葉樹の萌芽更新に依存しており、発達初期から中期にかけてスダジイ等の萌芽種が著しく優占する(Kubota et al. 20.05)。しかし、リュウキュウマツ混交林では、スダジイ等の常緑広葉樹二次林の優占種の幹密度が低かった。このことから、二次遷移初期におけるリュウキュウマツの混交は、スダジイ等の常緑広葉樹の萌芽更新を抑制し、林分の構造を変異させると考えられた。

熱帯や温帯の広葉樹林では、針葉樹種が混交することによって林分の胸高断面積合計やリターフール量が高まる additive basal area and productivity という現象が報告されている(Enright and Ogden 1995; Lusk 2002; Midgley et al. 2002)。これは、針葉樹と広葉樹の地上部構造の違いによって、葉群を展開する階層が分化し、林分レベルの光利用効率が向上することが主要因であると考えられている(Enright and Ogden 1995; Lusk 2002)。本論でも、リュウキュウマツは林冠層で優占し、調査区当たりの地上部現存量やその成長量を高めていた。しかし、スダジイの地上部現存量が低下することによって、広葉樹の地上部現存量やその成長量は著しく減少していた。また、リュウキュウマツの競争効果も広葉樹の成長量に影響を及ぼしていることが考えられる。したがって、リュウキュウマツの更新は、攪乱後の常緑広葉樹二次林の発達を抑制し、広葉樹の生産量を低下させることが示唆された。近年、植物群集の種多様性と生産量の関係を決定付ける要因の解明が世界的なトピックとなっている(Miki 2006、 Zebel and Partel 2008)。両者の関係については、樹種間の競争の強度やニッチ分割による相補効果の程度によって変化することが指摘されている(Grime 1973、 Cardinal Ives and Inchausti 2004)。本論では、リュウキュウマツの更新による競争効果と相補効果が、常緑広葉樹二次林の種多様性と生産量の関係に及ぼす影響を検証した。常緑広葉樹二次林での林木種多様性と広葉樹の地上部現存量の成長量の関係は、スダジイの優占度や萌芽特性によって規定され、負の相関を示した。これまでの研究で、草本群落では種多様性と生産量の関係は一山型または負の相関を示す傾向があり、草本の萌芽特性による競争効果が種多様性を低下させるためと指摘されてきた(Grime 1973; Laanisto et al. 2008)。一方、リュウキュウマツ混交林では、林木種多様性(H')や広葉樹の地上部現存量はリュウキュウマツの幹密度によって規定されており、両者の関係は、常緑広葉樹二次林とは異なるパターンを示した。これは、リュウキュウマツの幹密度の減少に伴って競争効果が減衰し、常緑広葉樹二次林の構成種の定着が進行するためと考えられる。また、調査区当たりの地上部現存量の成長量は、リュウキュウマツの成長量により著しく変化していた。したがって、リュウキュウマツの更新は、スダジイに対する競争排除効果や生産量への相補効果をもたらし、亜熱帯林の二次遷移における種多様性と生産量の関係を変化させることが示唆された。亜熱帯地域における台風攪乱は、森林の構造や動態を決定する要因である(Mabry et al. 1998、 Xu et al. 2002)。本論では、台風攪乱によって林木種多様性と広葉樹の地上部現存量の成長量の関係が変化し、さらにこれらの変化は常緑広葉樹二次林とリュウキュウマツ混交林間でも異なることが明らかになった。これらの林分間での違いは、2006年9月の台風13号と2007年9月の台風12号による枯損様式の違いが原因と考えられる。常緑広葉樹二次林ではスダジイの枯損量が増大し、広葉樹の地上部現存

量の成長量が変化していた。一方、リュウキュウマツ混交林ではリュウキュウマツの枯損量が増大し、調査区当たりの地上部現存量の成長量が変化していた。したがって、リュウキュウマツの更新に伴う林冠の構造の転換によって、台風攪乱に対する枯損様式が変化し、亜熱帯林における生産量の時空間変動が助長されることが示唆された。

7. 人為インパクトが河畔生態系の希少鳥類（アカヒゲ）に及ぼす影響

アカヒゲ (*Erithacus komadori*) は南西諸島と男女群島にのみ生息する日本の固有種で、亜熱帯域における河畔生態系を特徴づける希少鳥類である。アカヒゲには奄美諸島とトカラ列島、男女群島で繁殖する個体群の亜種アカヒゲ (*Erithacus komadori komadori*) と沖縄島北部の個体群の亜種ホントウアカヒゲ (*Erithacus komadori namiyei*) の2亜種がしられる (Kawaji&Higuti, 1989)。いずれも生息域が限られていること、生息地の森林が開発や移入動物などの人為的影響を受けやすい状態にあることから、日本版レッドデータブックでは亜種により絶滅危惧 I B類または絶滅危惧 II類に分類されており (環境省, 2002)、また、天然記念物および国内希少野生動植物種に指定されている。亜種アカヒゲに関しては生存率 (関, 2002) や DNA による性判別 (関, 2003)、などの研究が行われているが、亜種ホントウアカヒゲに関する研究は、繁殖生態などについて少数の報告があるのみである (宮城・樋口, 1990)。亜種ホントウアカヒゲの生息地である沖縄島北部の森林域にはスタジイ (*Castanopsis sieboldii*) を優占種とした森林が広がり、ノグチゲラ (*Sapheopipo noguchii*) やヤンバルテナガコガネ (*Cheiroronus jambar*) など多くの固有種が生息するが、林道工事や農地造成工事、流域整備事業などの戦後の開発により人為的な攪乱を受けている。中でも昭和 50 年代に行われた流域整備事業は、大面積を皆伐して植林しているため森林構造を大きく改変し、森林が回復したかに見える現在でも、そこに暮らす生物になんらかの影響を与えていると考えられる。しかしどのような影響を受けているのかは研究されておらず、これらの人工林を評価できないのが現状である。そこで本研究では、河畔域におけるホントウアカヒゲの生息環境を、巣箱利用率、種組成や現存量、生産性の違いといった河畔林の構造パラメーターに基づいて評価しようとした。

方法

調査地

調査地は、原始的河畔域生態系として与那覇岳 (以下、Aサイト)、二次的河畔域生態系として琉球大学与那フィールドに1サイト (以下、Bサイト)、および人工的に改変された河畔域として字与那に2サイト (以下、それぞれCサイト・Dサイト) の4サイトを設定した。Aサイトはスタジイ、イスノキ (*Distylium racemosum*) が優占する。Bサイトは過去に薪炭材を得る目的で伐採され、現在はスタジイが優占する老齢二次林である。Cサイトは 1982-1983 年に皆伐され、イジュ (*Schima liukuensis*)、エ



全体報告書

ゴノキ(*Styrax japonica*)、クスノキ(*Cinnamomum camphora*)、イスノキが植樹された常緑広葉樹の若齢人工二次林である。Dサイトは1978年に皆伐され、エゴノキが植樹された落葉広葉樹の若齢人工二次林である。

巣箱利用率調査

各サイトにそれぞれ60個、合計で240個の巣箱を地表から1.2-1.5mの高さに架設した。巣箱は隣の巣箱から25m離して架設した。巣箱の形状は、幅15cm、奥行き15cm、側面の高さが20cm、前面の高さ15cmで、巣箱の入り口は切り落とし型とした(右図)。営巣状況は14日間隔で確認し、ホントウアカヒゲの営巣の有無にかかわらず、巣箱内の状況を記録した。

結果

Aサイトでは、設置した60個の巣箱のうち、7個で巣材を運び込むなどの繁殖行動が見られ、4巣で産卵が確認された。Bサイトでは設置した60個の巣箱のうち、13個で巣材を運び込むなどの繁殖行動が見られ、4巣で産卵が確認された。Cサイトでは、設置した60個の巣箱のうち、13個で巣材を運び込むなどの繁殖行動が見られ、6巣で産卵が確認された。Dサイトでは設置した60個の巣箱のうち、1個で巣材を運び込むなどの繁殖行動が見られたが、産卵は確認されなかった(表1)。

考察

Dサイトの巣箱利用率は他のサイトの巣箱利用率に比べて低く、繁殖場所としてあまり利用されていない可能性が示された。DサイトとCサイトは同じ二次的河畔林であるが、Dサイトには落葉広葉樹であるエゴノキが単層植林されており、このことがDサイトの巣箱利用率に影響を与えていることが示唆される。この各サイト間の巣箱利用率の差は、今後、各サイトの現存量・生産量調査や、ホントウアカヒゲの給餌内要調査、餌資源量調査を行うことによってその要因を特定することが可能であると考えられる。

ヤマガラ卵



ヤマガラ雛



アカヒゲ



卵



8. 引用文献

- 1) Bellingham PJ、 Sparrow AD (2000) Resprouting as a history strategy in woody plant communities. *Oikos* 89:409-416
- 2) Bond WJ、 Midgley JJ (20. 01) Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 45-51
- 3) Cardinale BJ、 Ives AR、 Inchausti P (2004) Effects of species diversity on the primary productivity of ecosystems: extending our spatial and temporal scales of inference. *Oikos* 104: 437-450
- 4) Enright NJ、 Ogden J (1995) The southern conifers—a synthesis. In: Enright NJ、 Hill RS (eds) *Ecology of the southern conifers*. Melbourne University Press、 Melbourne、 pp 271-287
- 5) Galindo-Jaimes L、 Gonzalez-Espinosa M、 Quintana-Ascencio P、 Garcia-Barrios L (2002) Tree composition and structure in disturbed stands with varying dominance by *Pinus* spp. In the highlands of Chiapas、 Mexico. *Plant ecology* 162:259-272
- 6) Grime JP (1973) Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature* 242: 344-347
- 7) Iwasa Y、 Matsumoto T、 Kikuzawa K and Ecological Society of Japan (2003) *Encyclopedia of Ecology*. Kyoritsu Publication.
- 8) Kawanabe S (1977) A subtropical broad-leaved forest at Yona、 Okinawa. Primary productivity of Japanese forests: productivity of terrestrial communities. In: Shidei T and Kira T (eds). *JIBP Synthesis、 Vol. 16* University of Tokyo Press、 Tokyo、 Japan、 pp. 268-279
- 9) Kennard DK、 Gould K、 Putz FE、 Fredericksen TS、 Morales F (2002) Effect of disturbance intensity on regeneration mechanisms in a tropical dry forest. *Forest Ecology and Management* 162:197-208
- 10) Kruger LM、 Midgley JJ、 Cowling RM (1997) Resprouters vs reseederers in South African forest trees; a model based on forest canopy height. *Functional Ecology* 11:101-105
- 11) Kubota Y (2003) Population structure and growth dynamics of *Castanopsis sieboldii* in

全体報告書

- secondary-and old growth-subtropical forests in southern Japan. Occasional papers 38:47-64
- 12) Kubota Y, Katsuda K, Kikuzawa K (20.05) Secondary succession and effects of clear-logging on diversity in the subtropical forests on Okinawa Island, southern Japan. Biodiversity and Conservation 14:879-901
- 13) Kubota Y, Kubo H, Shimatani K (2007) Spatial pattern dynamics 10 years in a conifer/ broadleaved forest, northern Japan. Plant Ecology 190:143-157
- 14) Laanisto L, Urbas P, Partel M (2008) Why does the unimodal species richness-productivity relationship not apply to woody species: a lack of clonality or a legacy of tropical evolutionary history? Global Ecology and Biogeography 17: 320-326
- 15) Lusk CH (2002) Basal area in a New Zealand podocarp-broadleaved forest: are coniferous and angiosperm components independent? New Zeal J of Bot 40:143-147
- 16) Mabry CM, Hamburg SP, Lin T, Horng F, King H, Hsia Y (1998) Typhoon disturbance and stand-level damage patterns at a subtropical forest in Taiwan. Biotropica 30(2):238-250
- 17) McCune B, Mefford MJ (1999) PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological data, Ver. 4. MjM Software Design, Gleneden Beach, OR
- 18) Midgley JJ (1996) Why the world's vegetation is not totally dominated by resprouting plants; because resprouters are shorter than reseeders. Ecography 19: 92-95
- 19) Midgley JJ, Parker R, Laurie H, Seydack A (2002) Competition among canopy trees in indigenous forests: An analysis of the 'additive basal area' phenomenon. Austral Ecology 27:269-272
- 20) Miki T (2006) Emerging new concepts integrating biodiversity and inter-specific interactions with biogeochemical cycling. The Ecological Society of Japan 56: 240-251
- 21) Nishioka M, Umehara T, Nagano M (1982) Biomass of tree classification and organ distinction in the forest around the Mt. Minoo monkey habitation area (in Japanese). Inquest report on monkey in Mt. Minoo.

全体報告書

- 22) Richardson DM (1998) Forestry trees as invasive aliens. *Conservation Biology* 12:18-26
- 23) Sinohara T (1977) Studies on the administration and management of the Okinawa National Forest after the Second World War, University of the Ryukyus, 24:567-581 (in Japanese with English conclusion)
- 24) N. Xu X, Hirata E (2002) Forest floor mass and litterfall in *Pinus luchuensis* plantations with or without broad-leaved trees. *Forest Ecology and Management* 157:165-173
- 25) Zobel M, Partel M (2008) What determines the relationship between plant diversity and habitat productivity? *Global Ecology and Biogeography* 17:679-684
- 26) ENOKI, T. 2003. Microtopography and distribution of canopy trees in a subtropical evergreen broad-leaved forest in the northern part of Okinawa Island, Japan. *Ecological Research* 18:103-113
- 27) KUBOTA, Y., MURATA, H. & KIKUZAWA, K. 2004. Effects of topographic heterogeneity on tree species richness and stand dynamics in a subtropical forest in Okinawa Island, southern Japan. *Journal of Ecology* 92:230-240.
- 28) 環境省 (2002) 日本の絶滅の恐れのある野生生物 (2) 改訂版、278pp、自然環境研究センター、東京。
- 29) Kawaji, N. & Higuchi, H. (1989) Distribution and status of Ryukyu Robin *Erithacus komadori*, J. yamasina, *Inst. Ornith* 21:224-233.
- 30) KUBOTA, Y., KATSUDA, K. & KIKUZAWA, K. 2005. Secondary succession and effects of clear-logging on diversity in the subtropical forests on Okinawa Island, southern Japan. *Biodiversity and Conservation* 14:879-901.
- 31) 宮城邦治・樋口広芳 (1990) 特殊鳥類調査報告書 : 1-23、環境庁、東京。
- 32) 関伸一 (2002) 九州森林研究 55 : 171-172。
- 33) 関伸一 (2003) 吸収森林研究 56 : 228-229。
- 34) Bautista-Cruz A, Castillo RF (2005) Soil Changes during secondary succession in a tropical

全体報告書

- montane cloud forest area. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 69:906-914.
- 35) DeWalt SJ, Schnitzer SA, Denslow JS (2000) Density and diversity of lianas along a chronosequence in a central Panamanian lowland forest. *J. Trop. Ecol.* 16:1-19.
- 36) Hegarty EE (1991) Vine-host interactions. In Putz FE, Mooney HA (Eds.) *Biology of vines* pp357-375.
- 37) Kusumoto B, Enoki T (2008) Contribution of a liana species, *Mucuna macrocarpa* Wall., to litterfall production and nitrogen input in a subtropical broad-leaved forest. *J. For. Res.* 13:35-42.
- 38) 楠本、榎木 (2008) 亜熱帯常緑広葉樹林におけるリタ - フォール量の季節変動パターンの地形による違い- ツル植物の影響- 九州森林研究 61:144-145.
- 39) Kusumoto B, Enoki T & Watanabe Y (2008) Community structure and topographic distribution of lianas in a watershed on Okinawa, south-western Japan. *J. Trop. Ecol.* 24:675-683.
- 40) Putz FE, Holbrook (1991) Biomechanical studies of vines. In Putz FE, Mooney HA (Eds.) *Biology of vines* pp73-97.
- 41) Pregitzer KS, Euskirchen ES (2004) Carbon cycling and storage in world forests: biome patterns related to forest age. *Glob. Change Biol.* 10:2052-2077.
- 42) Schaetzl RJ (1994) Changes in O horizon mass, thickness and carbon content following fire in northern hardwood forests. *Vegetatio* 115:41-50.