

研究題目 熱帯マングローブ林における炭素動態解明のための森林の生産性・分解性の評価

東京農業大学大学院 農学研究科

林学専攻 森林生態学研究室

博士後期 今井 伸夫

はじめに

熱帯・亜熱帯の潮間帯に成立するマングローブ林は、地下部の泥炭層と地上部の樹木個体が莫大な量の炭素を固定しており、生態系として熱帯多雨林をも越える炭素蓄積能力を有する。一方、近未来に予測される海水準上昇はマングローブ立地を「溺れさせる」ため、C source として温暖化を促進させる可能性もある。いわばマングローブ林は、地球環境にとって「振り子」的存在である。したがって、マングローブ林の炭素貯留能およびその動態の解明は、地球環境というグローバルな視点からも重要である。

森林における炭素の動態は、おおまかには樹木の成長、枝葉(リター)の生産、そしてリターの分解という過程がある。これまで、マングローブ林の地上部純一次生産量やリターの分解速度に関して多くの研究が行われてきた。しかし潮間帯に成立するマングローブには、潮汐傾度に沿って種組成や群落構造が劇的に変化していく、独特な成帯構造がみられる。したがって、生産性・分解性といった森林の機能も潮汐傾度とともに変化することが予想される。生態系全体の機能を明らかにするためには、各植生帯のそれを個別に明らかにする必要がある。しかしこれまで、マングローブ林の生産性-分解性の関係が潮汐傾度に沿ってどのように変化するかを明らかにした研究はない。

本研究は、熱帯マングローブ林の炭素動態の解明に資するため、タイの発達した森林においてその生産性および分解性を明らかにすることを目的とする。また、土壌環境の変化にともなう樹木の栄養塩類(窒素やリン)の利用効率の変化が、森林の生産・分解に与える影響にも注目した。

調査地

本研究は、タイ南部ラノン県の Ranong Biosphere Reserve の熱帯マングローブ林において行った(9° 50' N and 98° 35' E) (図 1)。調査地は、Ranong mangrove forest research center (RMFRC) の保護区内の Hat sai khao 川と Khao fa chi 村周辺の発達したマングローブ林である。タイ・ラノンは、雨期(5月中旬から10月)と乾期(11月から4月)からなる熱帯モンスーン気候に属する。年間降雨量は2725.3 mm、年平均気温は27.5℃である。ラノンにおける平均潮汐差は約2.4m、年最大潮汐差は約4.4mである¹⁾。

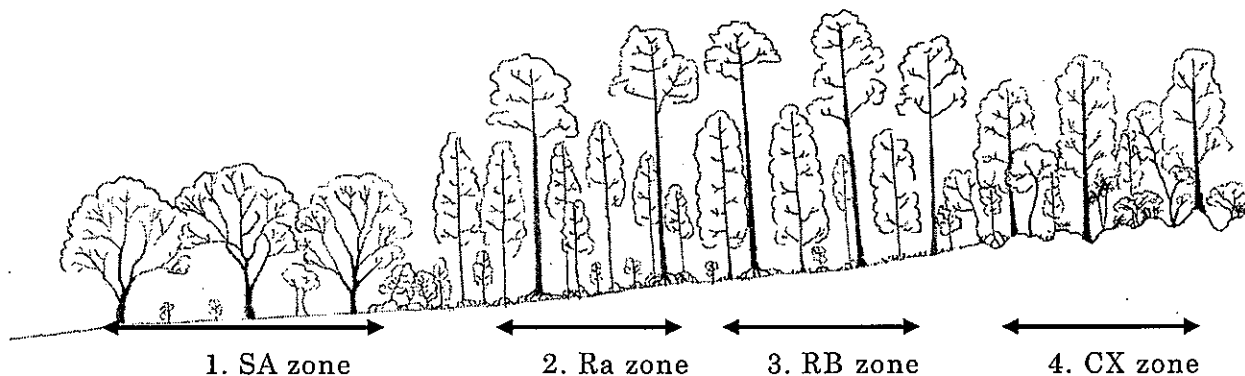
RMFRC の保護区内には、この地域における典型的な植生の成帯構造がみられる²⁻⁴⁾。海側から内陸側に向かって

- 1) *Sonneratia alba* と *Avicennia alba* の混交林
- 2) *Rhizophora apiculata* 優占林
- 3) *R. apiculata* と *Bruguiera gymnorrhiza* の混交林
- 4) *Xylocarpus* 属の優占林

が配列している(図 2)。それぞれを 1)SA 区⇒ 2)Ra⇒ 3)RB 区⇒ 4)CX 区とし、この 4 つの植生帯に 0.48-0.63ha の調査区を設けた⁴⁾。各調査区の相対地盤高を、SA 区内に生育する最も海側に生育する樹木(*S. alba*)の地際の高さを 0cm として算出した結果、SA-1 は 0-96cm、Ra-1 は 190-202cm、RB 区は 197-205cm、CX 区は(約 200cm 付近から)251cm 以下であった。



Fig. 1. Location of survey site.



SA: *Sonneratia alba* - *Avicennia alba* community

Ra: *Rhizophora apiculata* comm.

RB: *R. apiculata* - *Bruguiera gymnorrhiza* comm.

CX: *Ceriops tagal* - *Xylocarpus* spp. comm.

Fig. 2. Schematic diagram of distribution of mangrove vegetation zones in Ranong.

方法

土壤環境

各調査区内で 10m 間隔の格子点 5 地点において、内径 3.5cm の採土円筒管を用いて 0-20cm 深の土壌を採取し、混合して 1 サンプルとした。これを 3 回ラインを変えて行い、各調査区で 3 サンプルを採取したこととした。土壌は採取後直ちに 100℃以上で 72 時間乾燥させ研究室に持ち帰った。ふるいを用いて、植物遺体、礫(≥2mm)、粗砂(2-0.2mm)および細砂以下(<0.2mm)に分け、乾燥密度 Bulk density を測定した。細土(<0.2mm)を用いて、pH(H₂O)をガラス電極法により測定した(pHメータ D-54、堀場製作所)。また、電気伝導率 EC(Electric conductivity)を 1:5 水浸出法により測

定した。土壌溶液の塩分濃度を、細土 1g に純水 5ml を加えて 1 分間振とう後、30 分間放置し、塩分濃度計を用いて測定した(Refractometer Eclipse 45-62、Bellingham + Stanley 社、UK)。NC analyzer によって全窒素 T-N(total Nitrogen)、全炭素 T-C(total Carbon)を測定し、C:N 比を算出した(Sumigraph NC-220F、住化分析センター)。アンモニア態および硝酸態窒素濃度を、細土 5g を 1N KCL 溶液 50ml で抽出後、FIA 法により測定した。可溶性リン濃度を、細土 1g を 1N 硫酸溶液 20ml で抽出後、Ca 型リン酸を定量する TRUOG 法により測定した。酸化還元電位 Eh を、各植生帯の 9-10 地点において採土円筒管を用いて 3cm 径の孔を掘り土壌間隙水を採取し、その土壌間隙水について白金電極法により酸化還元電位 ORP(Oxidation Reduction Potential)を測定すると同時にガラス電極法により pH を測定し(pH メータ D-54、堀場製作所)、pH で補正して Eh7(pH が 7(中性)の時の酸化還元電位)を算出した。地下部細根バイオマスを明らかにするため、調査区内でランダムに 5 地点を選び、内径 5cm の採土円筒管を用いて 0-40cm 深の土壌を採取した。色や質感から生きた根と枯死根に分け、生きた根を 80°C で 72 時間乾燥後、計量した。

種組成と構造

4 植生帯の組成と構造の比較を行うために、樹高 5cm 以上の樹木を対象にナンバリングと胸高直径 DBH(Diameter at breast height)を計測した。*Rhizophora* 属の DBH 計測は、最大支柱根高から 30 cm 上の位置を測定した。各調査区における最大樹高をデジタル樹高計(Vertex III, Haglöf, Sweden)を用いて計測した。森林の葉面積指数 LAI(Leaf area index)を明らかにするために、各調査区において 6-12 枚の全天写真を撮影した。曇天の 12:00 から 14:00 の間に、魚眼レンズ(FC-E9 fish-eye converter、ニコン)を取り付けたデジタルカメラ(Coolpix 5400、ニコン)で全天写真を撮影した。得られた全天写真から、LIA32(山本一清、名古屋大学、<http://www.agr.nagoya-u.ac.jp/~hinkan/LIA32/>)を用いて LAI を算出した。

地上部バイオマスを、Komiya et al. (2005)⁵⁾のアロメトリー式を用いて求めた。

$$AGB = 0.251 \rho D^{2.46}$$

このとき、 ρ は各樹種の材密度、 D は DBH である。出現樹種 14 種の材密度 ρ を、調査区周辺に生育する DBH 5cm 以上の 3 個体の平均値から求めた。高さ約 1.3m の 3 方向から、成長錘によりコアを表皮から約 10cm まで採取した。採取したコアは 70°C で 72 時間乾燥させた後、材密度 ρ (g/cm³) を求めた(付表 1)。調査した 14 種以外の樹種の材密度は、その調査区に出現した樹種の平均材密度を用いた。

各調査区の葉バイオマスを、以下の式から求めた。

$$B_{LEAF} = (LAI \times RBA_i \times LMA_i) + (LAI \times RBA_{ii} \times LMA_{ii}) + \dots + (LAI \times RBA_x \times LMA_x)$$

このとき、LAI は調査区ごとに測定した LAI の平均値、RBA は各調査区における出現種それぞれの胸高断面積合計比(Relative basal area)、LMA は出現種それぞれの林冠葉の単位葉面積当たりの重量(leaf mass per leaf area)の平均値である。LMA を計測するために、各樹種の最も優占度が高

い調査区内やその周辺において、林冠に達した個体を3個体以上選んだ。林冠部の陽葉を、パチンコや木登りによって、1個体当たり5-8枚採取した。採取した葉は、持ち帰ってデジタルスキャナを用いて画像として保存し、LIA32を用いて葉面積を求めた。葉の乾燥重量を70°Cで48時間乾燥後計測し、樹種ごとにLMAを求めた(付表2)。

リターフォール量と地上部純一次生産量

2004年11月から2006年8月の間、4群落におけるリターフォール量を計測した。SA区に4個、Ra・RB・CX区に6個のリタートラップを設置した。SAとRa区には受け口1m²の正方形のリタートラップを、RBとCX区には0.5m²の円形リタートラップを用いた。月1回リターを回収し、葉、枝+樹皮、花、実の4つに分類し、乾燥後計量した。地上部純一次生産量ANPP (above-ground net primary productivity)を、年間リターフォール量とAGB年間増加量の和によって求めた。AGB年間増加量を算出するために、調査区設置時から13.5-23ヶ月後に、すべての調査区において樹木のDBHを再測定し、直径成長量を計測した。アロメトリー式を用いて、各群落のAGB年間増加量を算出した。4群落の純同化率NAR(Net assimilation rate)を、以下の式から求めた。

$$NAR = ANPP / (LAI \times R)$$

Rは地上部への光合成産物の分配の割合を示し、ここでは0.5を用いた⁶⁾。

栄養塩利用効率

各群落におけるNとPの再吸収効率(NRE: Nutrient-resorption efficiency)と利用効率(NUE: Nutrient-use efficiency)^{7,8)}をもとめた。

$$NRE (\%) = (N_g - N_s) / N_g \times 100$$

$$NUE (\text{kg kg}^{-1}) = L_{\text{annual}} / N_{\text{annual}}$$

ここで、 N_g は林冠の生葉中の栄養塩量(%), N_s は落葉中の栄養塩量(%), L_{annual} は年間リターフォール量($\text{kg ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$), N_{annual} はリターフォール中の栄養塩量($\text{kg ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$)である。生葉は13種から採取した林冠部の陽葉(LMA計測用の葉)を、リターはリタートラップで回収した2005年8月分のリターを用いて、それぞれのT-C、T-N、全リンT-Pの濃度を求めた。T-NとT-Cを、NC analyzerによって求めた。T-Pを、試料0.5gをテフロン製加圧分解容器を用いて2時間150°Cで硝酸分解した後、ICP発光分析法により測定した(ICPS-8100、島津製作所)。

各調査区における群落レベルでの生葉の平均N・P濃度を、各樹種の生葉のN・P濃度(付表A-2)を各調査区における各樹種の葉バイオマスの相対値で重み付けして算出した。また、それに各群落の葉バイオマスを掛けることで、各調査区の群落レベルのN・P蓄積量を算出した。

リター分解

リターの質と各植生帯の環境が分解速度に与える影響を、リターバッグ法により調べた。実験には、

2005年10-11月にリタートラップにより採集した林冠優占種5種(*S. alba*, *A. alba*, *R. apiculata*, *B. gymnorhiza*, *X. moluccensis*)のリターを用いた。また、植生帯間の分解速度を同じ分解基質を用いて比較するために、フィルターペーパー(ADVANTEC 5C, 99.9%セルロース)もリターと同様に実験に供した。全乾重量4.9-5.2gのリターとフィルターペーパーを、それぞれメッシュサイズ約1.2mmの寒冷紗でできたリターバッグ(25×25cm)に封入した。分解実験は、2005年11月28,29日から2006年3月1,2日までの3ヶ月間行った。リターバッグをSA, Ra, RB, CX区の4植生帯に5種のリターを5地点ずつ設置した(4植生帯×6種類(5樹種+フィルターペーパー)×繰り返し5地点 = 120個)。リターバッグが林床に常に接触し、かつ動かないようにするために、塩化ビニールパイプを用いて林床に固定した。3ヵ月後に回収したリターバッグからリターを取り出し、付着した土を水で注意深く洗い流した。全乾重量を計測し、3ヶ月間のリターおよびフィルターペーパーの重量減少率を求めた。そして、樹種ごとに分解係数kを、以下の指数関数モデルにより近似し算出した。

$$k = -\ln(W_t/W_0)/t$$

ここでtは時間(年)、W₀は初期の葉重量、W_tはt時間経過した時の葉重量である。結果をTwo-way ANOVA(二元配置分散分析)によって解析したが、水準間(樹種×植生帯)に交互作用がみられたため(P<0.001)、種間および植生帯間それぞれについてOne-way ANOVA(一元配置分散分析)の後Bonferroni testによって解析した。

結果

土壌環境

海側のSA区とヒルギ科の森林(RaとRB区)における酸化還元電位Eh7は負の値を示し還元状態にあったが、最内陸のCX区では冠水の影響が少ないために土壌は酸化的であった。表層土壌の塩分濃度はヒルギ科の森林(RaとRB区)において最も高く、また可給態の窒素(NO_x-N)とリン(可溶性P)の蓄積量もここで最低を示した。つまり、ヒルギ科の森林が最も貧栄養で厳しい土壌環境にあった。

Table 1. Soil properties in the four vegetation zones; values are mean.

	SA	Ra	RB	CX
Bulk density	0.59	0.19	0.17	0.47
pH (H ₂ O; soil)	6.0	5.4	5.2	5.0
pH (H ₂ O; pore water)	6.9	6.6	6.6	6.5
Salinity (%)	0.83	1.27	1.30	0.60
EC (s/m)	0.53	0.82	0.76	0.2
Eh7 (mv)	-67	-131	-117	34
Total-C (%)	2.5	10.7	12.2	2.6
Total-N (%)	0.12	0.46	0.53	0.13
C/N ratio	21.2	23.0	22.9	19.1
Inorganic-N pool				
NH ₄ -N (g m ⁻²)	1.41	1.80	1.49	1.08
NO _x -N (g m ⁻²)	0.19	0.07	0.06	0.15
Soluble P (g m ⁻²)	0.61	0.13	0.13	0.19

種組成

4 植生帯において、DBH5 cm 以上の樹木が合計 19 種確認された。調査区当たりの出現種数は、海側の SA 区が最も少なく、内陸側に向かって増加した(表 2)。 *Sonneratia alba*、 *Avicennia alba*、 *Aegiceras corniculatum* は SA 区にのみ出現した。 *Avicennia officinalis* は、 SA 区と CX 区に分布する二山型分布を示した。ヒルギ科の森林(Ra と RB 区)は、 *Bruguiera* 属(*B. gymnorrhiza*、 *B. cylindrica*、 *B. parviflora*)の存在によって特徴付けられた。 Ra 区と RB 区では *R. apiculata* と *B. gymnorrhiza* が優占していたが、RB 区でより *B. gymnorrhiza* の RBA が高かった。 CX 区は、 *Excoecaria agallocha*、 *Heritiera littoralis*、 *Cynometra iripa* などの CX 区のみ出現する樹種が多く、4 植生帯の中で最も樹種数が多かった。

地下部細根バイオマスは、土壌条件を反映して、海側の SA 区で小さくヒルギ科の森林で最大を示し、内陸の CX 区で低下した(表 3)。しかし、土壌条件が厳しいにもかかわらず、最大樹高や LAI、AGB もヒルギ科の森林で最大を示した。幹数密度も同様に、ヒルギ科の森林で最大を示した。最大 DBH は SA 区と CX 区で大きかった。

Table 2. Species composition for trees ≥ 5 cm in DBH in the four zones.

	SA		Ra		RB		CX	
	Dens (ha^{-1})	RBA (%)	Dens (ha^{-1})	RBA (%)	Dens (ha^{-1})	RBA (%)	Dens (ha^{-1})	RBA (%)
<i>Sonneratia alba</i>	44	37.2						
<i>Avicennia alba</i>	46	52.5						
<i>A. officinalis</i>	6	6.1					27	8.2
<i>Aegiceras corniculatum</i>	38	1.0						
<i>Rhizophora mucronata</i>	52	3.1						
<i>R. apiculata</i>			1733	95.9	1237	77.8	181	8.6
<i>Bruguiera gymnorrhiza</i>			10	0.3	73	16.0	117	2.8
<i>B. cylindrica</i>			19	3.7	180	4.1	6	0.1
<i>B. parviflora</i>					53	1.5		
<i>Ceriops tagal</i>			2	0.1	8	0.1	27	0.3
<i>Xylocarpus granatum</i>			2	0.02	18	0.4	25	3.2
<i>X. moluccensis</i>					2	0.05	96	32.3
<i>Excoecaria agallocha</i>							227	21.9
<i>Heritiera littoralis</i>							310	16.0
<i>Cynometra iripa</i>							223	4.2
others							52	2.4
Number of species	5		5		7		15	

Tree density (Dens) and relative basal area (RBA) of species ≥ 1 % at least in one plot are shown.

Table 3. Forest structural features in the four zones.

	SA	Ra	RB	CX
Maximum DBH (cm)	87.4	56.4	62.4	121.4
Maximum height (m)	26.1	34.8	38.6	25.7
Stem density (ha ⁻¹)	187	1777	1572	1292
Basal area (m ² ha ⁻¹)	13.0	25.6	27.8	29.0
LAI (m ² m ⁻²)	0.9 (0.07)	2.1 (0.07)	2.3 (0.03)	1.7 (0.07)
Leaf biomass (t ha ⁻¹)	1.8	4.9	5.1	2.5
AGB (t ha ⁻¹)	175	328	370	333
Fine root mass (kg m ⁻²)	1.5 (0.4)	3.3 (0.5)	2.7 (0.3)	0.8 (0.3)

Parenthesis indicates value of SD.

LAI, leaf area index; AGB, above-ground biomass

生産性

年間リターフォール量は、ヒルギ科の森林において最も多く、次いで内陸の CX 区、そして海側の SA 区で最も少なかった(表 4)。この年間リターフォール量は、各群落の LAI の値(表 3)を反映していた($r^2 = 0.99$, $P = 0.003$, $n = 4$)。地上部純一次生産量 ANPP は、SA 区が最低で、他の 3 植生帯で違いは無かった。

純同化率 NAR は、CX 区が他の 3 群落よりも高かった。群落の総生産における木部への投資比率を算出したところ(=木部増加量/ANPP)、SA 区が内陸の 3 群落より低かった。また、群落レベルの葉寿命を、葉バイオマスの回転率として算出したところ(=葉バイオマス/葉リターフォール量)、SA 区 < CX 区 < ヒルギ科の森林の順であった。つまり、冠水時間・頻度の高い SA 区では、肥大生長を低く抑えて葉の生産により多くの同化産物を分配することで NAR を維持しているといえる。一方、冠水の影響がより少ない内陸の 3 群落では、木部への投資比率や NAR(CX 区では)が高いために AGB と ANPP が高い。

栄養塩利用効率

林冠の生葉の栄養塩(NとP)濃度は、土壌栄養塩量を反映してヒルギ科の森林で低かった(表 4)。N の再吸収効率(NRE_N)は SA 区とヒルギ科の森林において高く、P の再吸収効率(NRE_P)はヒルギ科の森林で高かった。利用効率(NUE_{N,P})もこれと同じパターンを示した。つまり、土壌栄養塩量が少ない場所(ヒルギ科の森林)では、栄養塩の再吸収と利用の効率を高めるような適応がみられた。そしてヒルギ科の森林では、高い葉バイオマスを保つことで群落レベルでの葉の栄養塩蓄積量(=葉バイオマス×生葉の栄養塩濃度)は 4 群落のなかで最大であった。

Table 4. Productivity, foliar nutrients and litter quality, and nutrient-resorption and use efficiency in the four vegetation zones.

	SA	Ra	RB	CX
Productivity				
Total litterfall (t ha ⁻¹ yr ⁻¹)	6.8	9.8	10.1	8.7
Leaf litterfall (t ha ⁻¹ yr ⁻¹)	6.1	8.1	8.4	6.1
Wood increment (t ha ⁻¹ yr ⁻¹)	2.9	12.4	11.8	12.1
ANPP (t ha ⁻¹ yr ⁻¹)	9.7	22.2	21.8	20.8
NAR	21.6	21.1	18.7	24.9
Wood increment / ANPP	0.30	0.56	0.54	0.58
Leaf biomass / leaf litterfall	0.30	0.61	0.61	0.41
Foliar nutrients and litter quality				
Foliar N (%)	1.55	1.32	1.32	1.54
Leaf litter N (%)	0.67 (0.09)	0.65 (0.07)	0.62 (0.03)	0.86 (0.07)
Foliar P (%)	0.122	0.084	0.089	0.150
Leaf litter P (%)	0.079 (0.016)	0.045 (0.005)	0.046 (0.008)	0.087 (0.013)
Retention of canopy N pools (kg ha ⁻¹)	27.9	64.7	67.3	38.5
Retention of canopy P pools (kg ha ⁻¹)	2.2	4.1	4.5	3.8
Leaf litter C:N ratio	72	74	74	57
Leaf litter C:P ratio	669	1102	1119	609
Leaf litter N:P ratio	9.0	14.8	15.1	10.5
LMA	203	235	219	152
Nutrient resorption and use efficiency				
NRE _N (%)	56.5	50.9	52.9	44.5
NRE _P (%)	35.0	46.8	48.1	41.7
NUE _N (kg kg ⁻¹)	144	149	159	115
NUE _P (kg kg ⁻¹)	1255	2106	2067	1065

Parenthesis indicates value of SD.

ANPP, above-ground net primary productivity; NAR, net assimilation rate; N, nitrogen; P, phosphorus; LMA, leaf mass per area

分解性

リターの C:N 比は、SA 区とヒルギ科の森林で高かった(表 4)。リターの C:P 比は、ヒルギ科の森林で高かった。また、群落レベルの LMA(葉の厚さの指標)はヒルギ科の森林が高かった。一般に、炭素:栄養塩比や LMA が高いリターは、分解が遅いことが知られている⁹⁾。

3ヶ月間のリター分解実験の結果を、表 5 に示す。各植生帯における 5 種のリターの分解速度を比較すると、5 種の中で *S. alba* が最も分解が速かった。他の 4 種の分解速度は植生帯間でばらつきはあったが、おおむね *A. alba* と *B. gymnorhiza* が *S. alba* に続き速く、次いで *X. moluccensis*、そして *R. apiculata* が最も遅かった。

Table 5. Decay constant k (yr^{-1}) of leaf litter of five species and filter paper at the four vegetation zones.

	SA		Ra		RB		CX	
	mean	sd	mean	sd	mean	sd	mean	sd
<i>S. alba</i>	11.1		5.0 ^a	0.3	5.5 ^a	1.9	8.2 ^a	1.1
<i>A. alba</i>	nd		4.1 ^{ab}	0.2	3.5 ^{ab}	1.0	3.7 ^b	0.3
<i>R. apiculata</i>	4.2 ^a	1.0	3.1 ^{bcd}	0.2	2.1 ^{bc}	0.6	2.5 ^b	0.2
<i>B. gymnorhiza</i>	6.4 ^a	0.7	4.1 ^{ac}	0.5	3.4 ^{ab}	0.7	4.4 ^b	0.5
<i>X. granatum</i>	11.0 ^b	1.4	2.5 ^d	0.1	2.6 ^{bc}	0.6	3.0 ^b	0.4
Filter paper	nd		3.5	0.5	6.0	1.8	2.0	0.3

Species sharing the same letters did not differ significantly at $P < 0.05$ within each study plot. nd: not determination because litters in litter-bags with scars had disappeared.

各樹種のリターおよびフィルターペーパーの分解速度を植生帯間で比較すると、最も分解が速かった植生帯は海側の SA 区であった(Bonferroni test の結果は示していない)。他の 3 植生帯における分解速度は樹種間でばらつきはあったが、おおむね内陸の CX 区よりもヒルギ科の森林のどちらか(Ra 区もしくは RB 区)のほうが遅かった。

考察

マングローブ林のバイオマスや生産性は、植生帯間で大きく異なった。また、与えられた冠水・土壌環境のもとでバイオマスや生産性が最大になるように、森林の様々な性質(NAR、同化産物の木部への分配率、栄養塩利用効率)も大きく変化していた。SA 区は、マングローブ最前線ならではの冠水時間・頻度の高さと共に伴う高塩分、酸欠(還元状態)などの強いストレス環境下に成立しているため、AGBとANPPは最低であった。しかしSA区は、森林の同化産物を木部増加ではなく、葉の生産により多く分配するように適応していた。一般に、最大光合成速度 A_{MAX} が高い葉ほど寿命が短い¹⁰⁾。最前面のSA区では、木部生長への分配を低くし光合成能力の高い新鮮な葉を展開することで、NARを維持していると考えられる。一方、より内陸の3群落は、SA区よりも同化産物の木部への投資比率が高く、AGBとANPPは高かった。特に、最内陸であるため冠水頻度が低く酸化的、低塩分だったCX区では、NARが最も高いため、葉バイオマスがヒルギ科の森林の半分程度であったにもかかわらず、ヒルギ科の森林と同程度のANPPを実現していた。このように、森林の生産性は、冠水による土壌環境の変化の影響を受けた各群落のアロケーション(分配)の違いを反映していた。

栄養塩利用効率も、それぞれの群落の土壌環境に応じて変化していた。土壌中の可給態N・P量が少なかったヒルギ科の森林ではNとPの再吸収・利用効率は高かったが、土壌N・P濃度が比較

の高かった SA 区と CX 区では、SA 区における N を除いて、N と P の再吸収と利用の効率は低かった。このように、土壌栄養塩の利用可能量と植物側の栄養塩の再吸収能は密接につながっていた。同様の結果は、マングローブ林だけでなく¹¹⁻¹³⁾、その他の生態系からも報告されている^{例えば 8,14-20)}。潮汐によって多くのリターが持ち去られる貧栄養なマングローブ林では^{21,22)}、栄養塩の効率的な再吸収による内的な栄養塩保持は適応的である²³⁾。とくにヒルギ科の森林における高い NUE は、その高い AGB や ANPP の実現に貢献していると考えられる。

上述のように、最前面の SA 区では厳しい土壌環境による木部生長への分配の低さを補償するように個葉レベルの生産性を高くし、結果的に葉寿命の低下を招いていた。一方、内陸側の森林は葉寿命が長かった。一般に、 A_{MAX} が高い葉ほど短寿命で、N・P 濃度が高く、LMA が低い¹⁰⁾。そして、そのような葉は分解基質としての質が高いため(葉が薄くて C:N, C:P 比が低い)、分解速度は速い。本調査地でもこの傾向が見られ、葉寿命は SA 区が最も短く < CX 区 < ヒルギ科の森林の順で長くなったが、リターの分解速度もこれと同様に、SA 区の優占種(*S. alba* と *A. alba*) が最も速く、> *X. moluccensis* ≥ *R. apiculata* の順で遅くなった。このように、葉寿命はリターの質を通じてリターの分解速度に影響を与えていた。

林床における実際の分解速度は、このような分解される有機物基質自身の質「リターの質(内的要因)」だけでなく、気候環境や分解者群集などの「場」の分解性(外的要因)との相関関係で決まる。実験の結果、海側の SA 区は内陸の 3 植生帯に比べて分解速度が速かった。マングローブ林におけるこれまでの多くの分解実験も、内陸よりも海側でリターの重量減少が速いことを報告している^{21, 23-27)}。これは、海側ほど大型土壌動物(ここでは貝, カニ類)や冠水によって細分化が進みやすいためだろう。普通海側の森林ほど冠水によってリターが持ち去られやすいため、堆積リター量は少ない^{21,22)}。したがって、海側の SA 区は堆積リターが不足しがちな環境下にあるが、「リターの質」の良さと「場」の分解速度の速さは N や P の素早い無機化を助けていると考えられる。ヒルギ科の森林は、「リターの質」が悪く「場」の分解速度も遅いため、堆積リターは泥炭として蓄積していた。また、ヒルギ科の森林では貧栄養条件下での栄養塩吸収を促進するため細根バイオマスが大きかったが、枯死した細根も泥炭蓄積に貢献していると考えられている²⁸⁾。一方、内陸の CX 区は、「場」の分解速度が遅いにもかかわらず、土壌炭素量は少なくヒルギ科の森林のような泥炭の堆積は見られなかった。マングローブ泥炭は、難分解性有機物が長期にわたって堆積することで形成される。CX 区の酸化的な土壌条件は、長期間ではヒルギ科よりも分解が進みやすく分解残渣を少なくさせているのかもしれない。このように、マングローブ林では、冠水が直接的(「場」の分解性に影響)、間接的(各群落のアロケーションの変化を介して「リターの質」に影響)に分解速度を律速し、結果として土壌をも変えていた。

以上本研究は、潮汐傾度に沿った土壌-植物-水の相互作用の変化が、マングローブ林の構造(バイオマスと土壌炭素の量)と機能(生産、分解)を規定していることを明らかにした。

附表

Appendix 1. Wood density (g cm^{-3}) of 14 mangrove tree species.

Species	Mean	SD
Rhizophoraceae		
<i>Rhizophora apiculata</i>	0.97	0.02
<i>R. mucronata</i>	0.98	0.02
<i>Bruguiera gymnorrhiza</i>	0.86	0.02
<i>B. cylindrica</i>	0.88	0.02
<i>B. parviflora</i>	0.83	0.01
<i>Ceriops tagal</i>	0.86	0.03
Other species		
<i>Sonneratia alba</i>	0.54	0.03
<i>Avicennia alba</i>	0.77	0.00
<i>Aegiceras corniculatum</i>	0.58	0.04
<i>Xylocarpus granatum</i>	0.66	0.01
<i>X. moluccensis</i>	0.69	0.04
<i>Excoecaria agallocha</i>	0.44	0.01
<i>Heritiera littoralis</i>	0.86	0.03
<i>Cynometra iripa</i>	0.80	0.02

Appendix 2. Species used to calculate foliar characteristics.

Species	LMA (g m^{-2})	Total N		Total P	
		green (%)	senesced (%)	green (%)	senesced (%)
<i>Sonneratia alba</i>	195	1.12	0.54	0.115	0.068
seaward <i>Avicennia alba</i>	206	1.85	0.73	0.129	0.072
<i>Aegiceras corniculatum</i> *	244	0.91	0.40	0.073	0.031
<i>Rhizophora mucronata</i>	232	0.96	0.34	0.088	0.036
<i>R. apiculata</i>	240	1.32	0.49	0.083	0.031
<i>Bruguiera gymnorrhiza</i>	156	1.20	0.35	0.122	0.067
<i>B. cylindrica</i> *	116	1.64	0.70	0.122	0.083
<i>Ceriops tagal</i> *	256	0.79	0.85	0.069	0.093
<i>Xylocarpus granatum</i>	158	1.31	0.59	0.127	0.083
<i>X. moluccensis</i>	139	1.56	0.58	0.189	0.071
<i>Heritiera littoralis</i>	167	1.34	0.63	0.122	0.056
inland <i>Excoecaria agallocha</i>	105	1.85	0.92	0.182	0.111
<i>Cynometra iripa</i> *	122	1.49	1.20	0.166	0.074

Mean LMA and nutrient concentrations in sun and senesced leaves are shown by species. Asterisks indicate shrub or sub-canopy tree species. LMA, leaf mass per area; N, nitrogen; P, phosphorus

引用文献

- 1) Macintosh D.J., Aksornkoae S., Vannucci M., Field C.D., Clough B.F., Kjerfve B., Paphavasit N. and Wattayakorn G. (1991) Final report of the integrated multidisciplinary survey and research programme of the Ranong mangrove ecosystem. In: *UNDP/UNESCO regional project: research and its application in the management of the mangrove of Asia and the Pacific*. Funny publishing limited partnership, Bangkok, Thailand.
- 2) 宮脇 昭, 奥田重俊, 鈴木邦雄, 藤原一繪, 中村幸人, 村上雄秀, 大野啓一, 鈴木伸一, Sanga Sabhasri (1985) タイ国マングローブ林の植生学的研究. In: 宮脇 昭編「タイ国マングローブ林の植生生態学的研究」pp. 1-100. 横浜国立大学環境科学研究センター植生学研究室.
- 3) Mochida Y., Fujimoto K., Miyagi T., Ishihara S., Murofushi T., Kikuchi T. and Pramojane P. (1999) A phytosociological study of the mangrove vegetation in the Malay Peninsula. *Tropics* 8: 207-220.
- 4) Imai N., Takyu M., Nakamura Y. and Nakamura T. (2006) Gap formation and regeneration of tropical mangrove forests in Ranong, Thailand. *Plant Ecology* 186: 37-46.
- 5) Komiyama A., Pongpan S. and Kato S. (2005) Common allometric equations for estimating the tree weight of mangroves. *Journal of Tropical Ecology* 21: 471-477.
- 6) Kitayama K. and Aiba S. (2002) Ecosystem structure and productivity of tropical rain forests along altitudinal gradients with contrasting soil phosphorus pools on Mount Kinabalu, Borneo. *Journal of Ecology* 90: 37-51.
- 7) Vitousek P.M. (1982) Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *American Naturalist* 119: 553-572.
- 8) Vitousek P.M. (1984) Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forests. *Ecology* 65: 285-298.
- 9) Berg B. and Ekbohm G. (1983) Nitrogen immobilization in decomposing needle litter at variable carbon: nitrogen ratios (Scots pine *Pinus sylvestris*). *Ecology* 64: 63-67.
- 10) Reich P.B., Walters M.B. and Ellsworth D.S. (1992) Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs* 62: 365-392.
- 11) Feller I.C., McKee K.L., Whigham D.F. and O'Neill J.P. (2002) Nitrogen vs. phosphorus limitation across an ecotonal gradient in a mangrove forest. *Biogeochemistry* 62: 145-175.
- 12) Feller I.C., Whigham D.F., McKee K.L. and Lovelock C.E. (2003) Nitrogen limitation of growth and nutrient dynamics in a disturbed mangrove forest, Indian River Lagoon, Florida. *Oecologia* 134: 405-414.
- 13) Alongi D.M., Clough B.F. and Robertson A.I. (2005) Nutrient-use efficiency in arid-zone forests of the mangroves *Rhizophora stylosa* and *Avicennia marina*. *Aquatic Botany* 82: 121-131.
- 14) Miller H.G., Cooper J.M. and Miller J.D. (1976) Effect of nitrogen supply on nutrients in litter fall and crown leaching in a stand of Corsican pine. *Journal of Applied Ecology* 13: 238-248.

- 15) Boerner R.E.J. (1984) Foliar nutrient dynamics and nutrient use efficiency of four deciduous tree species in relation to site fertility. *Journal of Applied Ecology* 21: 1029-1040.
- 16) Shaver G.R. and Melillo J.M. (1984) Nutrient budgets of marsh plants: efficiency concepts and relation to availability. *Ecology* 65: 1491-1510.
- 17) Kost J.A. and Boerner R.E.J. (1985) Foliar nutrient dynamics and nutrient use efficiency in *Cornus florida*. *Oecologia* 66: 602-606.
- 18) Schlesinger W.H., Delucia E.H. and Billings W.D. (1989) Nutrient-use efficiency of woody plants on contrasting soils in the western Great Basin, Nevada. *Ecology* 70: 105-113.
- 19) Escudero A., Del Arco J.M., Sanz I.C. and Ayala J. (1992) Effects of leaf longevity and retranslocation efficiency on the retention time of nutrients in the leaf biomass of different woody species. *Oecologia* 90: 80-87.
- 20) Enoki T. and Kawaguchi H. (1999) Nitrogen resorption from needles of *Pinus thunbergii* Parl. growing along a topographic gradient of soil nutrient availability. *Ecological Research* 14: 1-8.
- 21) Twilley R.R., Lugo A.E. and Patterson-Zucca C. (1986) Litter production and turnover in basin mangrove forests in southwest Florida. *Ecology* 67: 670-683.
- 22) Twilley R.R., Pozo M., Garcia V.H., Rivera-Monroy V.H., Zambrano R. and Boderó A. (1997) Litter dynamics in riverine mangrove forests in the Guayas River estuary, Ecuador. *Oecologia* 111: 109-122.
- 23) Feller I.C., Whigham D.F., O'Neill J.P. and McKee K.L. (1999) Effects of nutrient enrichment on within-stand cycling in a mangrove forest. *Ecology* 80: 2193-2205.
- 24) Robertson A.I. (1988) Decomposition of mangrove leaf litter in tropical Australia. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 116: 235-247.
- 25) Middleton B.A. and McKee K.L. (2001) Degradation of mangrove tissues and implications for peat formation in Belizean island forests. *Journal of Ecology* 89: 818-828.
- 26) Mfilinge P., Atta N. and Tsuchiya M. (2002) Nutrient dynamics and leaf litter decomposition in a subtropical mangrove forest at Oura Bay, Okinawa, Japan. *Trees* 16: 172-180.
- 27) Schories D., Barletta-Bergan A., Barletta M., Krumme U., Mehlig U. and Rademaker V. (2003) The keystone role of leaf-removing crabs in mangrove forests of North Brazil. *Wetlands Ecology and Management* 11: 243-255.
- 28) 宮城豊彦, 藤本 潔 (2001) マングローブ林分の土壌堆積過程の地質学的解析-土砂堆積の地質学的研究. In: (財)亜熱帯総合研究所編 「マングローブに関する調査研究報告書」.