

マングローブの林分構造と生産力の緯度勾配 —分布北限域としての琉球列島—

諏訪 鍊 平

1. はじめに

マングローブは主に熱帯・亜熱帯沿岸域の塩生湿地に分布する生態系で（図1）、様々な生態系サービス（高潮軽減、海岸浸食防止、観光資源、漁業資源の育成、炭素蓄積機能）を提供しており、例えばUNEPはその生態系サービスの経済的価値を年間200,000-90,000 US\$ km⁻²、その維持費を775 US\$ km⁻²と見積もっている¹⁾。一方、マングローブはエビ養殖地への転換や沿岸開発の影響でその面積が世界的に減少し、マングローブの保全が急務であることはよく知られている。マングローブの適切な利用・保全を行うためには、マングローブの生態についての科学的知見が必要であり、その生態や植林技術については、盛んに研究が行われてきた。一方で、マングローブ生態系の気候変動に対する応答予測は最近の重要課題の一つであるが、応答予測のベースとなる知見は不足しているのが現状である。筆者はマングローブの分布北限付近に位置する琉球列島において、フィールドワークを軸にマングローブの生態を調べてきた。本稿では、気候変動に対するマングローブの応答予測への応用可能性を念頭に、分布北限付近におけるマングローブの林分構造と生産力について概説する。

2. マングローブのグローバルな分布パターンと分布北限としての琉球列島

Tomlinson²⁾によれば、マングローブを構成する主要な樹木種（ここではマングローブ植物と定義する）は5科9属34種からなり、ほかに10科11属20種が付随種として知られている。マングローブの生育地は熱帯域に集中し、亜熱帯・暖温带域に生育地が移るにつれて、生育種数は減少する。緯度の上昇に伴うマングローブの減衰は、他の多くの熱帯生態系と同様に、生育温度環境の変化によって概ねが説明されるだろう。Chapman³⁾は現存するマングローブのグローバルな分布パターンから、冬季（北半球においては1月、南半球においては7月）の気温が16℃の等温線がマングローブの分布の南・北限と一致するとしている。

琉球列島は南北に長細く分布する島嶼群であり、熱帯から温帯への移行帯に位置付けられる。琉球列島のマングローブはサンゴ礁とならんで、この地域の熱帯色を特徴づける生態系であり、生物多様性が豊かな琉球列島の自然史を読み解くうえでも欠かせない要素である。図1に示したように、琉球列島の島々に分布するマングローブにおいては、緯度の上昇とともに種数が明瞭に減少することが知られている^{4,5)}。冬季の平均気温は緯度の沿って単調減少し、沖縄島奄美大島の間で、Chapman³⁾の提唱した16℃を跨ぐことになる。

Suwa, Rempei. Latitudinal Gradient in Forest Structure and Productivity in Mangroves : The Ryukyu Archipelago as the Northern Limit of Mangrove Distribution

独立行政法人森林総合研究所関西支所

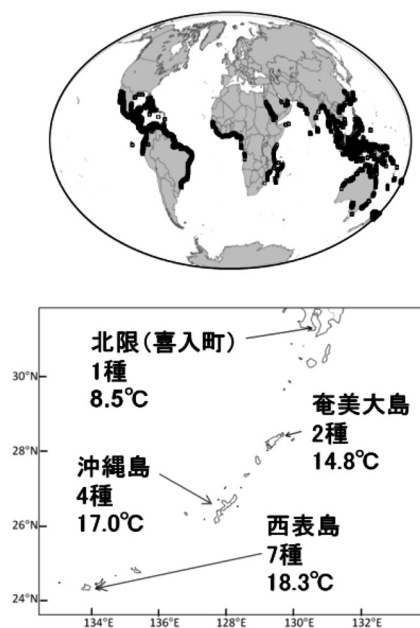


図 1 (上) 世界のマングローブの分布 (NASA の図を改変, <http://earthobservatory.nasa.gov/IOTD/view.php?id=47427>)。太線はマングローブの分布地域を示す。(下) 琉球列島付近のマングローブを有するいくつかの島と北限地 (鹿児島県喜入町) に自生するマングローブ植物の種数と1月の気温の平年値 (1981-2010 年, 気象庁の報告値より)。

琉球列島には7種 (オヒルギ, メhilギ, ヤエヤマヒルギ, ヒルギモドキ, ヒルギダマシ, マヤプシキ, ニッパヤシ) のマングローブ植物が自生している。このうち, オヒルギ, メhilギ, ヤエヤマヒルギは琉球列島のマングローブの優占種として挙げられるが, 各種が異なる生態を有する。オヒルギと比べるとメhilギとヤエヤマヒルギはパイオニア的な特性を有し, 各種の耐寒性はその分布北限の違いからメhilギ>オヒルギ>ヤエヤマヒルギの順に低下すると推察される。琉球大学の渡辺信博士の実験では, 室内において異なる温度条件下 (22°Cおよび28°C) で実生の成長を比較した結果, メhilギでは温度条件の違いで成長に差は出ないが, オヒルギでは低温条件下で成長が鈍化し, ヤエヤマヒルギでは低温条件化では展葉が起こらなかった (渡辺信, 未

発表)。また, Kao ら⁶⁾ は台湾においてメhilギとヒルギダマシの実生について光合成活性の温度依存性を調べることで, 2種の耐寒性と分布特性の関係を検証した結果, 分布の北限の緯度がより高いメhilギがヒルギダマシよりも高い耐寒性を示したことを報告している。

西表島には7種 (オヒルギ, メhilギ, ヤエヤマヒルギ, ヒルギモドキ, ヒルギダマシ, マヤプシキ, ニッパヤシ), 沖縄島には4種 (オヒルギ, メhilギ, ヤエヤマヒルギ, ヒルギモドキ), 奄美大島には2種 (オヒルギ, メhilギ) のマングローブ植物が自生している。このうち, オヒルギ, メhilギ, ヤエヤマヒルギは琉球列島のマングローブの優占種として挙げられるが, 各種が異なる生態学的特性を有する。相対的にオヒルギと比べるとメhilギとヤエヤマヒルギはパイオニア的な特性を有し, 各種の耐寒性はその分布北限の違いからメhilギ>オヒルギ>ヤエヤマヒルギの順に低下すると推察される。琉球大学の渡辺信博士の実験では, 室内において異なる温度条件下 (22°Cおよび28°C) で実生の成長を比較した結果, 分布北限の違いに対応するような成長結果が得られている。メhilギでは温度条件の違いで成長に差は出ないが, オヒルギでは低温条件下で成長が鈍化し, ヤエヤマヒルギでは低温条件化では展葉さえ見られないようだ (渡辺信, 未発表)。また, Kao ら⁷⁾ は台湾においてメhilギとヒルギダマシの実生について光合成活性の温度依存性を調べることで, 2種の耐寒性と分布特性の関係を検証した結果, 分布の北限の緯度がより高いメhilギがヒルギダマシよりも高い耐寒性を示したことを報告している。

3. マングローブの林分構造と生産力

地球全体のマングローブ生態系の総面積を約13,700,000-15,200,000 haと仮定すると, 約4-20 Pg C の炭素がマングローブ生態系に蓄積していると推定されている⁷⁾。マングローブの特徴として, 生態系全体の炭素蓄積量に占める土壌炭素蓄積量の割合は陸域の熱帯林と比較して高いことが挙げられ

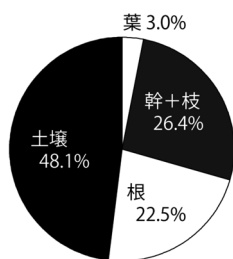


図2 沖縄島漫湖干潟のメヒルギ群落の土壌を含めた炭素蓄積量の配分⁹⁾。

る^{7,8)} (図2に沖縄島のマングローブの結果を例示)。通常、熱帯林は気温が高いため有機物の分解速度が速く、土壌有機物量が乏しいとされるが、マングローブの土壌は定期的冠水により嫌気的環境にあり、有機物の分解速度が緩慢なため、土壌有機物量が豊富に蓄積される。また、植物体バイオマスに占める地下部バイオマスの割合が高いことも、マングローブの特徴である⁹⁾。マングローブの地上部/地下部比は1.05-2.27の範囲にあり、陸域の熱帯林における5.10-10.7と比較して著しく低い。マングローブが地下部にバイオマスを多く配分する理由としては、不安定な泥質土壌環境において樹体を支える必要があることが考えられる。

地上部バイオマスについて調べた先行研究のデータ^{10,11)}に筆者によって推定された琉球列島のデータを加えて作図すると、緯度上昇に伴う地上部バイオマスの減少が再確認された (図3)。このような地上部バイオマスの減少傾向の背景には、緯度上昇に伴う生育温度の低下があるだろう。SaengerとSnedaker¹⁰⁾はバイオマスの減少は林冠高の低下によって説明されるとしているが、この林冠高の低下は緯度に沿った樹形の著しい変化を伴うことはあまり知られていない。筆者が琉球列島のオヒルギの幹直径-樹高関係を調べた結果では、同程度の幹直径における樹高は、緯度上昇に伴って減少することが確認された (図4)。このことは、ハイマツが標高の上昇とともに樹形を変化させるように、オヒルギは緯度の高い地域ほどずんぐりとした樹形になることを意味する。一方で、メヒルギが緯度上昇に伴

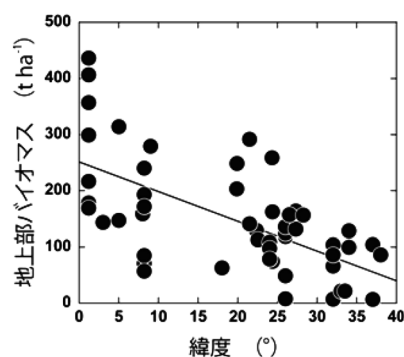


図3 マングローブの地上部バイオマスと緯度との関係。先行研究^{11,12)}の文献値に、西表島仲良川、沖縄島億首川および奄美大島住用川流域のマングローブのバイオマスの推定値 (諏訪, 未発表)を加えて作図された。直線は回帰式の軌跡を示す。

う明瞭な樹高低下を示さなかったことは、メヒルギの耐寒性の高さを示唆しているのかもしれない。なお、小滝⁴⁾は琉球列島においては緯度上昇に伴いオヒルギの樹高低下は起こるが、メヒルギの樹高は高くなるとしている。しかしながら、この現象の解釈には注意を要する。西表島のマングローブにおいては、上流域はオヒルギに優占されており、メヒルギは海水の影響を過多に受ける海側前線あるいは冠水頻度の高い河川沿いのみに集中して生育しているため、高塩分や冠水ストレスによって歪性化したメヒルギしか記録されない傾向がある¹²⁾。同程度の塩分環境でメヒルギの樹高を調べると、緯度に沿った樹高の増加はメヒルギにおいては見られない (諏訪, 未発表)。Okimotoら¹³⁾がベトナムにおいて7mを超えるメヒルギを報告していることから、メヒルギの潜在樹高が緯度の低下とともに低下することはないだろう。

Duarteら¹⁴⁾は、マングローブの年群落総光合成生産量 (総生産量) は $2087 \text{ g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ (グローバルスケールにおいて 417 Tg C y^{-1} に相当)、生態系純生産量は $221 \text{ g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ (グローバルスケールにおいて 44 Tg C y^{-1} に相当) と推定している。筆者が沖縄島のメヒルギ群落とヤエヤマヒルギ群落において群落総光合成生産量の季節変化を測定した結

果、冬季に群落光合成生産量が著しく減少することが明らかになった¹⁵⁾。なお、マングローブの年間群落光合成生産量を他の陸域森林生態系の推定値と比較した場合（図5）、同程度の葉面積指数と暖かさの指数であれば、マングローブと陸域の森林生態系との間に明瞭な差はみられない。新たな報告値を加えることで、マングローブの年群落総光合成生産量が葉面積指数と温度環境に強く依存することは明かである。なお、純林のマングローブでは、発達段階が進むにつれて個体密度の減少と同時にバイオマスの増加が起こる（自己間引き現象）¹⁸⁾。一方で、群落の総葉量は発達段階に関わらず、林冠が閉じている限り、ほぼ一定に保たれる^{19,20)}。このことは、同一の林分で林冠が閉じている場合に限れば、林分の発達段階に関わらず、年間の群落総光合成生産量は似た値を示すことを示唆している。また、暖かさの指数は緯度の上昇とともに減少することから、緯度の上昇に伴う群落総光合成生産量の低下が起こることが予測される。

地上部純生産量（＝地上部バイオマスの増加分＋落葉落枝量）は、 $7.99\text{--}32.1\text{ t ha}^{-1}\text{ yr}^{-1}$ の範囲にあり^{9,10)}、緯度との関係は不明瞭である。また、地上部バイオマスの増加分は $2.6\text{--}21.5\text{ t ha}^{-1}\text{ yr}^{-1}$ の範囲にあり、年間にバイオマスの2–27%程度の増加を示す⁹⁾。落葉落枝量は、 $1.3\text{--}18.7\text{ t ha}^{-1}\text{ yr}^{-1}$ の範囲にあり、緯度の上昇に伴い減少することが報告されている¹⁰⁾。この落葉生産量の低下は生育温度の低下に起因すると考えられるが、東アジアにおいてマングローブの落葉落枝量の調査を行うには、台風の影響も考慮する必要があるだろう。Sharmaら²⁰⁾は沖縄島漫湖干潟のマングローブにおいて、落葉落枝調査を5年間継続し、年間落葉落枝生産量が台風の影響に強く左右されることを報告している。特に、台風の影響を強く受けるのは落枝の量であるが、落枝量が全落葉落枝量において占める量は、台風の影響に依存して7–32%と幅広い変動を示す。このような台風に依存した落枝量の大幅な変動は、枯死した枝はしばらく樹冠に残存するが、台風などの強風が起ると一斉に落ちるためである。

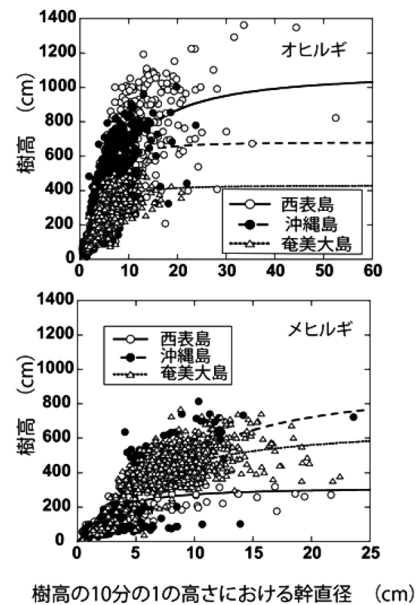


図4 西表島仲良川、沖縄島億首川、奄美大島住用川流域の（上）オヒルギと（下）メヒルギの幹直径–樹高関係（諏訪、未発表）。各線は回帰式の軌跡を示す。

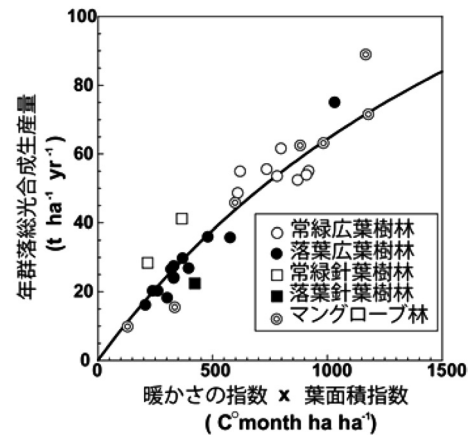


図5 西太平洋の多様な森林タイプの年群落総光合成生産量と、暖かさの指数と葉面積指数の積との関係。Suwa and Hagihara¹⁷⁾の図に、最近発表されたマングローブのデータ^{14,18,19)}を加えた。回帰線はSuwa and Hagihara¹⁷⁾と同一である。

4. まとめ

マングローブの動態の長期予測には、他の森林生

態系と同様に、温暖化などの気候変動の影響を無視することはできない。そのため、地道なモニタリングを実施していく必要があるが、緯度（温度）傾度に沿ってマングローブの変化を調べることで、温暖化の影響評価のためのヒントが得られるだろう。本稿で紹介したように、琉球列島のマングローブは分布の北限に位置することから、温度傾度に沿ったマングローブの生態の変化パターンを調べる適地であり、温暖化との関係に関する研究を行う上で他に類をみない特性を有する。低温（高緯度）環境下で、バイオマスや生産量が抑制されている琉球列島のマングローブは、温暖化に対して敏感に反応を示すかも知れない。琉球列島のマングローブは、温度傾度に沿った継続的な動態モニタリングが実施されていくことで、気候変動に対するマングローブの応答予測を行うための研究拠点になる可能性を潜めている。

著者は琉球大学の理学部海洋自然科学科森林生態生理学研究室に在籍時、萩原秋男博士（琉球大学理学部 元教授）の指導の下、琉球列島のマングローブに関する生態学的研究を行い、博士論文として取りまとめた。また、本稿で引用した琉球列島のマングローブに関する論文の多くは、同研究室の成果として得られたものである。本稿をまとめるにあたって、Sharma Sahadev 博士と渡辺信博士から貴重なご意見をいただいた。ここに感謝の意を記す。

〔引用文献〕 1) UNEP-WCMC (2006) In the front line : shoreline protection and other ecosystem services from mangroves and coral reefs. UNEP-WCMC, Cambridge. 33 pp. 2) Tomlinson, P.B. (1986) The botany of mangroves. Cambridge University Press, Cambridge. 413 pp. 3) Chapman, V.J. (1975) Mangrove Biogeography. In Proceeding of international symposium on biology and management of mangroves, edited by Walsh, G.E., *et al.*, Institute of Food and Agricultural Sciences, University of Florida. p. 3-22. 4) 小滝一夫 (1997) マングローブの生態. 信山社. 5) Saenger, P. (2002) Mangrove ecology, silviculture and conservation. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. 360 pp. 6) Kao, W.Y., *et al.* (2004) Sensitivity to chilling temperatures and distribution differ in the mangrove species *Kandelia candel* and

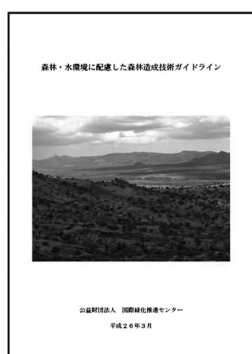
Avicennia marina. Tree Physiology 24 : 859-864. 7) Donato, D.C., *et al.* (2011) Mangroves among the most carbon-rich forests in the tropics. Nature Geoscience 4 : 293-297. 8) Khan, M.N.I., *et al.* (2007) Carbon and nitrogen pools in a mangrove stand of *Kandelia obovata* (S., L.) Yong. : vertical distribution in the soil-vegetation system. Wetlands Ecology and Management 15 : 141-153. 9) Khan, M.N.I., *et al.* (2009) Biomass and aboveground net primary production in a subtropical mangrove stand of *Kandelia obovata* (S., L.) Yong at Manko Wetland, Okinawa, Japan. Wetlands Ecology and Management 17 : 585-599. 10) Saenger, P., and Snedaker, S.C. (1993) Pantropical trends in mangrove above-ground biomass and annual litterfall. Oecologia 96 : 293-299. 11) Li, M.S. and Lee, W.Y. (1997) Mangroves of China : a brief review. Forest Ecology and Management 96 : 241-259. 12) Enoki, T., *et al.* (2009). Distribution and stem growth patterns of mangrove species along the Nakara River in Iriomote Island, Southwestern Japan. Journal of Forest Research 14 : 51-54. 13) Okimoto, Y., *et al.* (2008). An estimation of CO₂ fixation capacity in mangrove forest using two methods of CO₂ gas exchange and growth curve analysis. Wetlands Ecology and Management 16 : 155-171. 14) Duarte, C.M., *et al.* (2005). Major role of marine vegetation on the oceanic carbon cycle. Biogeosciences 2 : 1-8. 15) Suwa, R. and Hagihara, A. (2008) Seasonal changes in canopy photosynthesis and foliage respiration in a *Rhizophora stylosa* stand at the northern limit of its natural distribution. Wetlands Ecology and Management 16 : 313-321. 16) Okimoto, Y., *et al.* (2013) A case study for an estimation of carbon fixation capacity in the mangrove plantation of *Rhizophora apiculata* trees in Trat, Thailand. 310 : 1016-1026. 17) Okimoto, Y., *et al.*, (2007) Gas exchange analysis for estimating net CO₂ fixation capacity of mangrove (*Rhizophora stylosa*) forest in the mouth of River Fukido, Ishigaki Island, Japan. Plant Production Science, The Crop Science of Japan 10 : 303-313. 18) Analuddin, K., *et al.* (2009) Self-thinning process in mangrove *Kandelia obovata* stands. Journal of Plant Research 122 : 53-59. 19) Deshar, R., *et al.* (2013) Self-thinning exponents for partial organs in overcrowded mangrove *Bruguiera gymnorrhiza* stands on Okinawa Island,

Japan. Forest Ecology and Management 278 : 146-154.
20) Sharma, S., *et al.* (2012) Litterfall dynamics in an overcrowded mangrove *Kandelia obovata* (S., L.) Yong

stand over five years. Estuarine Coastal and Shelf Science 98 : 31-41.

図書紹介

森林・水環境に配慮した森林造成技術ガイドライン, 120 ページ



編著・発行：公益財団法人国際緑化推進センター

発行年月：2014 年 3 月

入手方法（無料）：（公財）国際緑化推進センターの Web サイト，トップページの＜活動案内＞→＜調査・研究開発＞→＜森林・水環境保全のための実証活動支援事業＞→＜事業報告書＞よりダウンロード（下記 url）。

http://www.jifpro.or.jp/Activities/Research/disclosure_research/Report_Forest_and_Water_H21_25/Guideline_Japanese.pdf

乾燥・半乾燥地域に暮らす人々にとって，樹林地の回復は，生活の安心安全を確保するための喫緊の課題であるが，それは容易なことではなく，多くの場合，情報の乏しいなかで試行錯誤しているのが現

実である。そのため，乾燥・半乾燥地の植林の実践的な技術情報の提供が求められている。

このガイドラインは，国際緑化推進センターとケニア森林研究所が，平成 21 年度から 5 カ年間，林野庁の支援の下に共同で実施した調査活動の成果の集大成として，乾燥・半乾燥地域に適した技術情報を包括的に取りまとめたもので，下記の章立てで，各分野の専門家が最新の知見に基づいた解説を試みている。

1) 乾燥・半乾燥地域における森林造成と水資源との関係性，2) 樹木の植栽可能域を判定するための新しい技術，3) 乾燥・半乾燥地域での植林に必要な典型的な技術，4) 耐乾性の高い 16 樹種の生理・生態的特徴と育成手法，5) 乾燥・半乾燥地域における植林活動の適切な推進に向けた提言

本書は，熱帯の乾燥・半乾燥地域で植林・緑化活動を実施している日本の NGO，NPO，企業や青年海外協力隊の方々等に活用されることを念頭に作成されたものであるが，現地の学生・研究者向け，農民・支援者向けに下記の 2 編（英語版）が用意されており，ともに同じサイトからダウンロード可能である。大いに活用して頂きたい。

学生・研究者向け：Re-afforestation and Water Conservation in Drylands : Guideline for Students and Researchers

農民・支援者向け：Tree planting and management techniques under limited water availability : Guideline for Farmers and Extension Agents

（石塚森吉）