

資料・研究ノート

東南アジアの低湿地林

1. マングローブ

山 田 勇*

Lowland Swamp Forests in Southeast Asia

1. Mangrove

Isamu YAMADA*

Mangrove, peat swamp forest, and freshwater swamp are the major swamp forests in Southeast Asia. Of these, mangrove has been the most intensively studied because of its peculiar morphology and physiognomy. This forest occurs in coastal areas and large river estuaries throughout the tropics and subtropics. Compared with American and African mangrove, Southeast Asian mangrove

is largest in community and individual size. Species diversity is also the greatest in the world in this area, with sixty species of mangrove found here. This paper reviews the references on mangrove in Southeast Asia. The distribution patterns of mangrove vegetation are described and the factors of zonation, ecology, morphological characteristics and utilization are discussed.

I ま え が き

本論は、東南アジアに分布するマングローブについて、文献をもとに概説したものである。マングローブの研究の歴史は古く、すでに紀元前 300 年代に記録がみられ、それ以後現代にいたるまで綿々と研究が引きつがれてきている。かくも長期間にわたって各国の研究者の関心を引いてきた理由は、おそらくその生育環境と外部形態の特異性によるのだら

う。

ふつう陸上に安定して定着する植物が、陸と海との境界に分布している。しかも、砂丘植物のように小さなものではなく、樹高 30 m をこす、単一樹種による大きな群落である。そして、海寄りから内陸側へうつるにつれて、群落を構成する樹種がかわっていく。さらによく観察すれば、それぞれの樹種が奇妙な形態をした支柱根、呼吸根、気根、板根をもっている。樹上にたれ下がる特殊な果実、さまざまな花、それにむらがる鳥、蛾、昆虫類。地上をみれば無数に生息するカニ、エビ、トビハゼ、ムツゴロウの仲間。大きな動物ではヘビ、トカゲ、ワニ、トラと多数の鳥など。

* 農林水産省関東林木育種場 ; Kanto Forest Tree Breeding Institute, MAFF, 978 Kasahara-cho, Mito-shi, Ibaraki-ken 310, Japan

海が交通の要路であったころには、これらのマングローブの景観はとりわけ印象の深いものであったにちがいないことは、さまざまな過去の記録が示している。Theophrastus [305 B. C.] のペルシャ湾周辺のマングローブの記載からはじまり、Linné [1753] の時代にはすでにいくつかの種が記載できるほどの情報があつまっていた。

科学的な方法でマングローブがとりあげられたのは、前世紀のおわりから今世紀のはじめにかけてである。Schimper [1891], Karsten [1891] などからはじまり、Mead [1912], Becking *et al.* [1922], Luytjes [1923], Watson [1928], de Haan [1931] などの研究が各地で展開した。それ以後もさまざまな分野からの調査研究が進められ、1950年代のおわりごろから、Ding Hou [1958], Macnae [1968] などのよくまとまった仕事が発表された。1970年代には Chapman [1976; 1977] の集大成がなされるとともに、世界各地でマングローブに関するシンポジウムが開催され、マングローブ研究はひとつのピークに達したといえてよい。これは熱帯諸国が沿岸開発をおこなうにあたって、漁業、農業、林業の三大一次産業がからみあうマングローブを重視した結果でもあり、当分は基礎的な研究を含んだ応用面での仕事が継続すると思われる。

現実的な問題として、マングローブの減少が各地でとりあげられている。かつては熱帯低湿地として誰も近寄らなかったこの地域に、開発の最後の手がのびてきている。湿地をおおう原生林が大量に伐採され、跡地が農地や魚池、集落などに変化していく例は、東南アジアを旅すれば、どこでもみられる風景となった。かつて温帯圏からきた植物学者を驚喜させ、数々の研究を生んだ豊かなマングローブは、いまや風前の灯となり、無味乾燥で、無秩序な開拓地に変化しつつある。

マングローブの中へ入ると、さわがしい周辺部からは想像もできないような静寂が支配している。すべての音が泥と水と樹体に吸収され、時折きこえる鳥の声や羽音がアクセントとなって、現代では忘れさられたような世界が展開する。そこには豊かで安定した生物の生活がある。

人間以外の生物が中心の世界へ入っていく時には、なかなか大変である。たいていの場合、アプローチは海からである。満潮の時をねらって、タイダル・クリークに沿って小舟で入る。舟からおりて林内を歩く時は、場所によって条件は異なるが、胸まで沈むところもあれば、意外と楽に歩けるところもある。やっかいなのは蚊である。マングローブにマラリア蚊はいないというのは嘘である。蚊柱のたつくらいにかまれて、マラリアにかかる人は多い。それでもなおマングローブに出かけるのは、やはりそれだけ魅力があるからだろう。

マングローブは世界の熱帯、亜熱帯にみられる。その中での中心は東南アジアである。種数、構成樹種の多様性、個体の大きさ、群落の規模など、どれをとっても群をぬいている。初期の研究者の報告も圧倒的に東南アジアが多い。マングローブを論ずるためには、まず東南アジアをあつかわなければならないのである。

東南アジアのマングローブの位置づけを種の分布をもとにおこない、帯状分布のまとめ、帯状分布の成因、形態、利用などについて、過去の文献をもとに整理してみた。マングローブの文献は7,000近くあるといわれるが、参照できたものは、そのほんの一部にすぎない。代表的な著作を中心に、東南アジアのマングローブの実態を把握するのを目的とした。これは東南アジアの低湿地林シリーズの第1報であり、淡水湿地林、泥炭湿地林とともに比較して読んでいただければ幸いであ

る。

II マングローブの分布

1. 分布を支配する要因

マングローブの分布を支配するものとして、Walsh [1974] は5要因、Chapman [1976] は7要因をあげている。これらを筆者なりに整理してみると、つぎようになる。

- ① 大分布を規定するもの
地史的要因，温度，海流
- ② 小分布を規定するもの
陸側の条件：大河川の流出，浅い泥基質海岸，海からの強風，波からの保護地形
海側の条件：塩水，潮位の幅
- ③ 帯状構造を決定するもの
潮の動き，土壤型，塩分含量，光，種
の特性

マングローブは地球上の熱帯，亜熱帯の海岸地帯に分布し，もっとも種類数の多いのは東南アジアを中心にした地域である。この周辺の分布の北限は南九州の北緯35度の *Kandelia candel* であり，南限はオーストラリアのメルボルン近くの南緯38度の *Avicennia marina* である。東西方向には，太平洋諸島の一部を除いて，ほぼ全世界に分布するとみてよい。

基本的に植物の分布を決定するのは温度である。地球上での分布を調べてみると，マングローブの北限は1月の気温が16°Cの等温線と一致し，大西洋とインド洋における南限は7月の気温が16°Cの等温線に一致する [Chapman 1975]。また別の見方をすれば，最寒月の平均気温が20°C以上で，季節的な気温較差が5°Cをこえない地域にみられる。むろん例外もあり，東アフリカでは較差10°C以上のところにもマングローブは生育する。しかし，もっとも旺盛な生育

を示すのは，ほぼ上にのべた範囲内である。植物分布を決定するもうひとつの重要因子である雨量は，マングローブの分布自体にはそれほど問題でなく，湿潤熱帯から乾燥熱帯にまで広くみられる。

海流が，海辺に生育するマングローブにとって大分布の手だてとなることは，容易に推察できる。寒流と暖流の差によって，それぞれの大陸周辺の分布状況がある程度決定される。その際には，単なる平均気温による分布とは異なった分布限界を示すだろう。たとえば，北へ向かう海流に沿う海岸では，より南に生育する可能性は残される。また実際に実生がどのくらい海流によって移動しうるかの具体的な実証例はないが，今後広域的に検証すべき重要なテーマである。

一般に，岩礫や砂海岸にはマングローブはみられない。陸側の条件としては，まず大河川の流出するきわめて平坦な地形である。長時間かけて運ばれた堆積物がさらに傾斜をゆるくしているようなところは，大量の泥が海を浅くしていく。この条件に入江やラグーン，湾，砂州，島，狭い海峡など，海からの波風があたらない地形が加われば，マングローブの生育に最適な条件ができあがる。

海側からの条件は潮汐と塩水である。潮汐の大きさにより，また河川の淡水により，塩分濃度はさまざまに変化し，それぞれに対応した植生がみられる。潮の干満が大きいほど，ゆるやかな河川の上流域までマングローブが分布する。パプア・ニューギニアのフライ川では300 kmまで，南スマトラでは約100 km上流のパレンバンまでマングローブが生育している。強い風や波の常襲地では育ちにくい。

以上のような条件がそろえば，大面積のマングローブ林が展開する。もっともマングローブ樹種は必ずしも真性塩生植物ではなく，ボゴール植物園やインド，ヨーロッパの

植物園では淡水で育てている。しかし、自然状態では一般に塩水から汽水域に分布すると理解してよい。土壌条件も、砂や泥炭、珊瑚礁などに生育することもあるが、大群落にはなりえない。

最近では、分布を決定する要因に、人間の活動が加えられる。たとえば、インドでは放牧や農地化により、フィリピンやジャワでは魚池により、分布域が減少している。逆に、ハワイのように人間によってマングローブがもちこまれた例もある。

分布を決定するには以上のべたような要因が働くと思われるが、群落を形成する樹種は、一般に帯状構造をなして、海側から内陸にかけて順次樹種が変化していく。マングローブの分布の特徴とみなされるが、このことについてはのちに詳しくのべたい。

2. 分布の起源

現在地球上の太平洋の一部を除いて、ほぼ大部分の熱帯、亜熱帯の海岸に分布するマングローブは、いつごろから、どのような形でいまみられるような分布を示すようになったのか。Chapman [*ibid.*] は大陸移動説を基礎に、つぎのような推論をおこなっている。

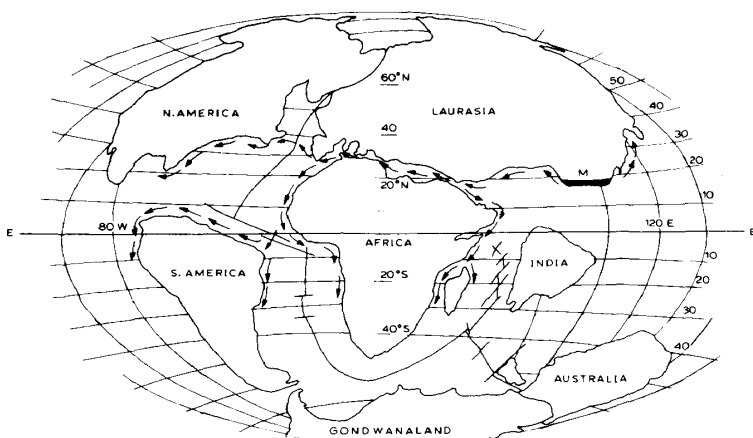


図1 1,000万年前のインド洋とテチス海, Mはマングローブの起源地, 矢印はマングローブの分布方向を示す [Chapman 1977]

大陸移動説では2億年前の二畳紀に原陸塊パンゲアが存在した。これは中生代の間に分裂をはじめ、北の大陸であるローレシアは南の Gondwana 大陸と分離し、テチス海がジブラルタルまで広がった。7,500万年前、つまり白亜紀のおわりから新生代のはじめにかけて、インドを運ぶプレートはマダガスカルを中心にしてアフリカと対称の位置を占めていた。このころに被子植物の多様化が進み、マングローブの *Rhizophora* と *Avicennia* も塩分環境に適応して進化をはじめたと仮定しよう。1,000万年前にはインド洋とテチス海は図1にみられるようになる。マングローブの現在の分布からみて、図中の M 地点がマングローブの起源地と考えられ、移動をはじめた。

マングローブの移動は図からみても、ローレシアの南岸沿いにいくしかない。その時に地中海への入口が開いていたとしたら、*Rhizophora* と *Avicennia* の先祖は地中海へまず入り、そこからアフリカの西岸へ、また北へはスペインへいき、さらに比較的狭い海をわたって北アメリカに達し、フロリダ方向へ南下したと考えられる。後世になって冬の気温の低下により、両属は地中海と北東アメリカ合衆国からは消滅した。その当時の太平洋諸島の状況は明らかではないが、ローレシアから実生が東方向へわたっていくには、海が広すぎて無理であったと考えられる。

インド洋については、3,500万年前にはインドとローレシアはまだつながっていなかったため [McKenzie & Sclater 1973], その間の狭い海を *Rhizophora*, *Avicennia* と同じく、*Bruguiera*, *Ceriops*, *Xylocarpus*, *Lumnitzera* などの属が海岸沿いに移動したと

考えられる。テチス海から地中海への入口はそのころには完全に閉鎖されていたので、これらの属はそこを通過することはできず、インド洋のモルディブ、マスカレン、チャゴスなどの島々に定着し、さらに東アフリカの海岸に沿って南下した。当時のインド洋一帯は温暖で、マングローブの生育には好適であった。

Rhizophora と *Avicennia* が地中海を通らないとしたら、喜望峯をまわることになる。これは当時の寒冷な気候から無理な推論である。また、万が一まわられたとしても、それではなぜ *Bruguiera* がまわれなかったかの説明がつかない。

傍証として、*Nypa* の花粉が上部始新世のロンドン粘土層やブラジル [Dolianiti 1955] から出ていること、*Avicennia* の花粉と *Acrostichum* の葉体が英国の第三紀層から報告されていること [Montford 1970]、上部白亜紀から上部始新世にかけて、西アフリカでも *Nypa* の花粉の堆積がみられること [Muller 1970] などから、気候はマングローブが育つに十分温暖であったことが示される。

南米の太平洋岸の *Rhizophora* と *Avicennia* については、スペイン、モロッコ付近から西方向への移動が起これり、パナマ地峡が閉鎖される以前に太平洋岸に出て南下したと考えられる。また太平洋諸島については、オーストラリアがアジアに接近するまで移動は起これりえず、北半球についてはアメリカと太平洋諸島との距離はあまりに大きく、とうていマングローブは移動しえなかった。

以上のような論旨により、マングローブの先祖の *Rhizophora* と *Avicennia* は西まわりによって分化したというのが Chapman 説である。これに対し、van Steenis [1962] や Ding Hou [1960] は、*Rhizophora*, *Avicennia*, *Xylocarpus*, *Lumnitzera*, *Laguncularia* はインドマレーシア地区が起源で西方向に東ア

リカへ、*Laguncularia* を除く4属は東方向にアメリカの太平洋岸へ広がったとしている。そして、カリビア海に到達したのは、上部白亜紀から下部中新世の間のパナマ地峡が開いていた時期であるとし、東アメリカの海岸に定着後、海流にのった実生が海をわたって西アフリカに届いたと考えている。Ding Hou [ibid.] は太平洋諸島にはマングローブの適地がないといっているが、Chapman は必ずしもそうはいきれないとしている。

これらの議論をさらにおし進めるためには、マングローブ構成樹種群の系統学的研究をはじめ、地中海における白亜紀以後の堆積物内のマングローブの花粉の研究や、実生の浮遊能力などの実証的な研究が必要であり、地質学的な研究の発展とともに、マングローブの起源論がさらにつまることが期待できる。

3. 種の分布

地球上に分布するマングローブを Chapman [1975] はインドー太平洋型と新世界ー西アフリカ型のふたつにわけて考えている。

インドー太平洋型は東アフリカから紅海、インド、東南アジア、中国、南日本、フィリピン、オーストラリア、ニュージーランド、サモアまでの太平洋諸島を含む (図2)。新世界ー西アフリカ型はアフリカとアメリカの大西洋岸、メキシコ湾、熱帯アメリカの太平洋岸、ガラパゴス諸島までを含んでいる。現在ハワイに生育する *Rhizophora mangle*, *Bruguiera sexangula*, *Sonneratia caseolaris*, *Conocarpus erectus* などはすべて導入されたものであり、ハワイには土着のマングローブは存在しない。

この分類にしたがって、世界のマングローブの属数の分布を表1に示した。インドー太平洋型をまとめてインドー太平洋、東アフリカとして示し、新世界ー西アフリカ型は太平

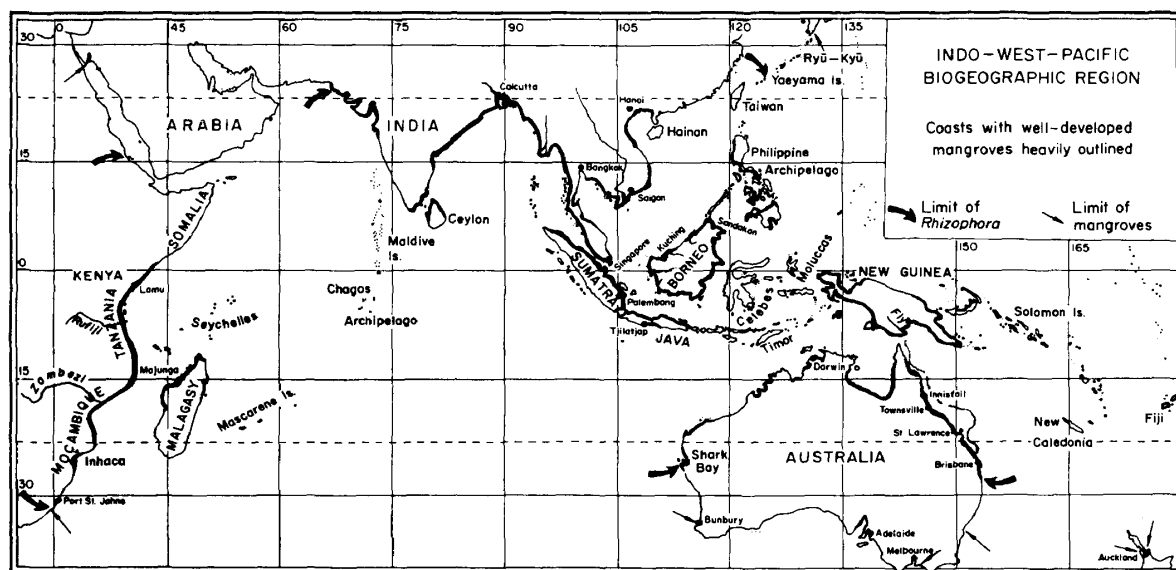


図2 アフリカから太平洋にかけての mangrove の分布 [Macnae 1968]

表1 世界の mangrove の属ごとの種数の分布 [Chapman 1976]
(数地域に重複するものあり)

属	インド-太平洋 東アフリカ	太平洋 アメリカ	大西洋 アメリカ	西アフリカ	計
<i>Rhizophora</i>	5	2	3	3	7
<i>Bruguiera</i>	6	—	—	—	6
<i>Ceriops</i>	2	—	—	—	2
<i>Kandelia</i>	1	—	—	—	1
<i>Avicennia</i>	6	3	3	1	11
<i>Xylocarpus</i>	? 8	?	2	1	? 10
<i>Laguncularia</i>	—	1	1	1	1
<i>Conocarpus</i>	—	1	1	1	1
<i>Lumnitzera</i>	2	—	—	—	2
<i>Camptostemon</i>	2	—	—	—	2
<i>Aegialitis</i>	2	—	—	—	2
<i>Nypa</i>	1	—	—	—	1
<i>Osbornia</i>	1	—	—	—	1
<i>Sonneratia</i>	5	—	—	—	5
<i>Scyphiphora</i>	1	—	—	—	1
<i>Aegiceras</i>	2	—	—	—	2
その他	19	9	7	4	35
計	? 63	? 16	17	11	? 90

ギダマシ科), *Meliaceae* (センダン科), *Sonneratiaceae* (ハマザクロ科), *Combretaceae* (シクンシ科), *Bombacaceae* (キワタ科), *Plumbaginaceae* (イソマツ科), *Palmae* (ヤシ科), *Myrsinaceae* (ヤブコウジ科) などである。このうち最高の種数を示すものは *Rhizophoraceae* の4属16種であり、そのうち14種がインド-マレーシア地区にみられる。全90種のうち63種がこの地区に出現することは、ここが分布の中心であることを十分に立証するものである。そ

れにくらべると新世界系は貧弱であり、もっとも多い大西洋側アメリカでも17種にすぎない。

洋アメリカ、大西洋アメリカおよび西アフリカの3地域にわけて示した。主な科は *Rhizophoraceae* (ヒルギ科), *Avicenniaceae* (ヒル

表2 マングローブを代表する50種の分布 [Chapman 1975]

	東 ア フリ カ	マ ダ ガ ス カ ル	セ イ ロ ン ド	イ ン ド マ	ビ ル マ	マ レ ー シ ア	ス マ ラ ワ	ジ ヤ ワ	ボ ル ネ オ	ニ ュ ー ギ ニ ア	オ ー ス ト ラ リ ア	ニ ュ ー ジ ー ラ ン ド	フ イ リ ピ ン	東 タ イ	ベ ト ナ ム	台 湾	海 南 島	琉 球	南 日 本	西 ア フリ カ	ブ ラ ジ ル	メ キ シ コ	フ ロ リ ダ	中 央 ア メリ カ	エ ク ア ドル		
<i>Rhizophora apiculata</i>																											
<i>R. mucronata</i>																											
<i>R. stylosa</i>																											
<i>R. harrisonii</i>																											
<i>R. mangle</i>																											
<i>Bruguiera cylindrica</i>																											
<i>B. exaristata</i>																											
<i>B. gymnorrhiza</i>																											
<i>B. parviflora</i>																											
<i>B. sexangula</i>																											
<i>Ceriops tagal</i>																											
<i>C. decandra</i>			?																								
<i>Kandelia candel</i>			?	?																							
<i>Sonneratia alba</i>																											
<i>S. apetala</i>																											
<i>S. caseolaris</i>																											
<i>S. griffithii</i>																											
<i>S. ovata</i>																											
<i>S. 雑種</i>																											
<i>Xylocarpus granatum</i>																											
<i>X. moluccensis</i>																											
<i>X. mekongensis</i>																											
<i>Lumnitzera littorea</i>																											
<i>L. racemosa</i>																											
<i>Aegiceras corniculatum</i>																											
<i>A. floridum</i>																											
<i>Avicennia alba</i>																											
<i>A. marina</i>																											
<i>A. resinifera</i>																											
<i>A. officinalis</i>																											
<i>A. lanata</i>																											
<i>A. bicolor</i>																											
<i>A. germinans</i>																											
<i>A. africana</i>																											
<i>Aegialitis rotundifolia</i>																											
<i>A. annulata</i>																											
<i>Scyphiphora hydrophyllacea</i>																											
<i>Derris hexapetala</i>																											
<i>Laguncularia racemosa</i>																											
<i>Conocarpus erectus</i>																											
<i>Pelliciera rhizophorae</i>																											
<i>Nypa fruticans</i>																											
<i>Acanthus ilicifolius</i>																											
<i>Acrostichum aureum</i>																											
<i>A. speciosum</i>																											
<i>Camptostemon philippinensis</i>																											
<i>C. schultzei</i>																											
<i>Heritiera minor</i>																											
<i>H. littoralis</i>																											
<i>Excoecaria agallocha</i>																											

さらに代表的な 50 種について表 2 でみると、東アフリカに 9 種、インドに 28 種、マレーシアに 28 種、ボルネオに 31 種、オーストラリアに 25 種が分布しており、マレー半島からボルネオにかけての熱帯多雨林地帯が分布の中心となることがうかがえる。

4. 带状構造

マングローブは海寄りから内陸にかけて、種が順次変化して、それぞれの種は海岸に平行に带状構造をなしているのが基本である。Macnae [1968] は東アフリカからオーストラリアに分布するマングローブの带状構造を一般化して、内陸から海側にかけて、つぎの 6 型が基本になるとした。

- ① 内陸側周縁林
- ② *Ceriops* かん木林
- ③ *Bruguiera* 林帯
- ④ *Rhizophora* 林帯
- ⑤ 外洋面 *Avicennia* 帯
- ⑥ *Sonneratia* 帯

また、Chapman [1976] はマレーシア地区のみについて、つぎの 9 型をあげた。

- ① *Avicennia* パイオニア群集
- ② *Sonneratia alba* パイオニア群集
- ③ *Rhizophora mucronata* パイオニア群集
- ④ *Rhizophora apiculata* 群集
- ⑤ *Bruguiera cylindrica* (Berus) 型
- ⑥ *Bruguiera parviflora* (Lenggadai) 型
- ⑦ *Bruguiera gymnorrhiza* (Tumu) 型
- ⑧ *Ceriops tagal* 低木林
- ⑨ *Lumnitzera littorea*

マレーシアでの遷移は図 3 のようにまとめられる。しかし、かれ自身もいうように、これらの関係は決してこれのみでなく、ひとつひとつの事例を完全に図化することは不可能である。

Macnae や Chapman の分類ではいまひとつものたりないので、筆者の考えを表 3 に示した。これは群集を単位として、インドマレーシア地区に出現する主要なものを 13 あげ、それらを四つの

生態環境に区分したものである。はじめの海水域先駆型には、外洋面または海寄りに先駆種として群落を構成する 4 群集があげられる。2 番目の中間型にはマングローブの中心をなす 4 群集が含まれ、これらは海に面することはない。これからさらに内陸へ入ると、3 番目の内陸移行型となる。種名をあげた群集としてはふたつだが、雑

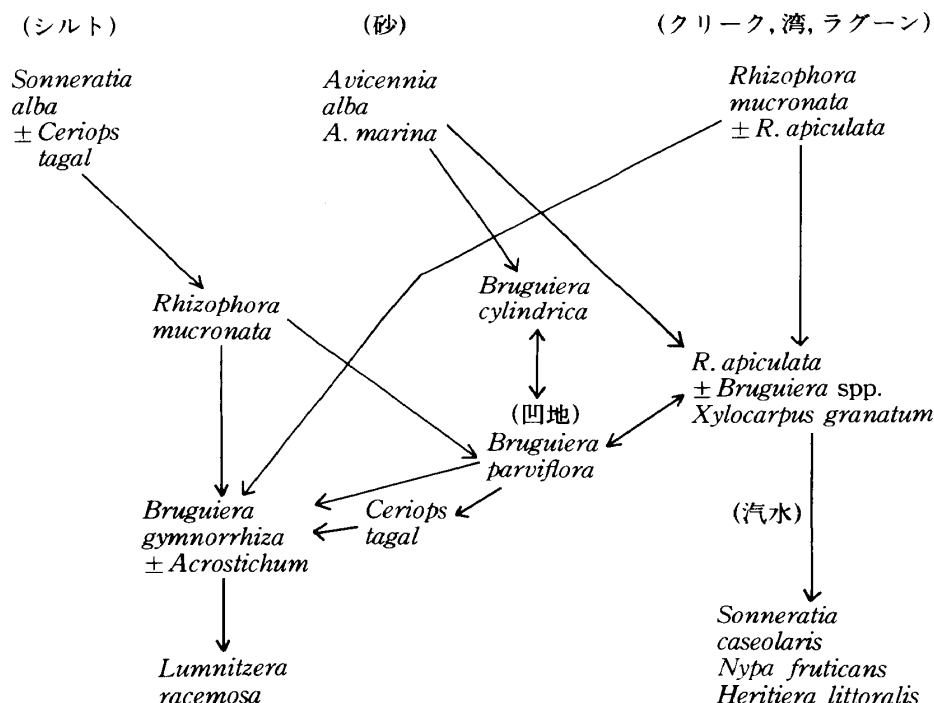


図 3 マレーシアの 9 種の遷移関係 [Chapman 1976]

表3 東南アジアを中心に分布するマングローブ主要群集の類型と、その生育地の特徴 (Watson [1928], Macnae [1968], Chapman [1976] を参考にして作成)

生態区分	群 集 名	主な基質, 生育地形など
I 海水域先駆型	<i>Avicennia alba</i> 先駆群集	大小の入江端, 砂やシルトがまじる泥地
	<i>Avicennia marina</i> 先駆群集	外洋面, 比較的かたい基質, 後方に <i>B. cylindrica</i> がくる
	<i>Sonneratia alba</i> 先駆群集	川に寄りシルトの堆積するひじょうに深くやわらかい基質
	<i>Rhizophora mucronata</i> 先駆群集	小さな入江やクリークの土手のかたく深い泥, 塩分濃度20‰以上を好む
II 中間型	<i>Rhizophora apiculata</i> 群集	暗色の肥沃な腐植と細砂のまじる基質, かなり乾いた土でも生育
	<i>Bruguiera cylindrica</i> 群集	<i>Avicennia</i> と <i>B. parviflora</i> のうしろのかたい粘土, 河口付近, 浅い有機物層, 運河のないところ
	<i>Bruguiera parviflora</i> 群集	オポチュニストとよばれ, <i>Rhizophora</i> の前後に入りする, <i>B. cylindrica</i> と似た立地またはより湿地に出現
	<i>Bruguiera gymnorrhiza</i> 群集	乾いた通気の良い土壌, 内陸側に出る, マングローブの最終段階の種
III 内陸移行型	<i>Ceriops tagal</i> 低木群集	マングローブの内陸端に出現, 時に <i>Bruguiera</i> や <i>Rhizophora</i> の下層に, 樹高1-6 m
	<i>Lumnitzera littorea</i> 群集	川の土手近く, 壤土に出現, <i>Scyphiphora hydrophyllacea</i> が随伴する
	混交林	<i>Alstonia scholaris</i> , <i>Intsia bijuga</i> , <i>Ficus retusa</i> など内陸種が混交, 森林につづく場合(年間雨量2,000 mm以上)と, サバナ, 草原, 砂漠につづく場合(500-1,500 mmがある)
IV 汽水域先駆型	<i>Nypa fruticans</i> 群集	もっとも高い春の潮で浸水する地区にみられる, 川やクリークの土手に生育
	<i>Sonneratia caseolaris</i> 群集	川の土手に沿う, 豊富な淡水によって塩分がうすめられたところ

多な移行種が生育する混交林が含まれる。これは地域による変異がもっとも大きいところである。4番目の汽水域先駆型は、淡水の優占する川すじに目だつ二大群集をあげた。この区分によって、それぞれの群集の立地環境と性格がより明確になるのではないと思われる。これらの群集のインドから太平洋地域の分布を示したのが表4である。周辺の一部を除いて、ほぼ全域に均一に分布していることがよくわかる。Chapman [1977] はより多くのマングローブ群集の分布を論じているが、基本的に重要なものとして、これらを把握し、それに付随して、そのほかのより小さな群集を認識する方が理解しやすい。

III 带状構造を決定する要因

マングローブを構成する樹種が、基本的には带状構造をなして分布することは、各地の例が明らかにしている。それでは、どのような要因によって、この带状構造ができあがるのか。この問題に対して、実証的解答はまだえられていないが、要因の検討は Walter & Steiner [1936], Macnae [1968], Baltzer [1969], Chapman [1976], Snedaker [1982] などにみられる。この中で Macnae [1968] は、带状構造を支配するものとして、①潮汐による浸水頻度、②塩分耐忍度、③土壌の潭水度をあげ、これらの要因に強く影響するものとして、マングローブ内部および周辺部の

表4 マングローブの13群集のインドから太平洋にかけての分布 (Chapman [1977] をもとに作成)

生態区分	群集名	インド	ビルマ	マレーシア	パプア・ニューギニア	フィリピン	太平洋諸島
I 海水域先駆型	<i>Avicennia alba</i> 先駆群集	+	+	+	+	+	+
	<i>Avicennia marina</i> 先駆群集	+	+	+	+	+	+
	<i>Sonneratia alba</i> 先駆群集	+	+	+	+	+	+
	<i>Rhizophora mucronata</i> 先駆群集	+	+	+	+	+	+
II 中間型	<i>Rhizophora apiculata</i> 群集	+	+	+		+	+
	<i>Bruguiera cylindrica</i> 群集		+	+	+	+	
	<i>Bruguiera parviflora</i> 群集		+	+	+	+	
	<i>Bruguiera gymnorrhiza</i> 群集	+	+	+	+	+	+
III 内陸移行型	<i>Ceriops tagal</i> 低木群集	+	+	+	+	+	+
	<i>Lumnitzera littorea</i> 群集		+	+	+	+	+
	混交林	+	+	+	+	+	+
IV 汽水域先駆型	<i>Nypa fruticans</i> 群集	+	+	+	+	+	+
	<i>Sonneratia caseolaris</i> 群集	+	+	+	+	+	+

水路とマングローブ海岸の浸食を重視している。

Chapman [1976] は帯状構造そのものよりもマングローブの生態的条件として、①潮汐要因、②塩分、③土壌構造、④地下水位と排水、⑤通気、⑥塩化ナトリウム以外の土壌中の

化学的性質、⑦気候、⑧生物相をとりあげ、それぞれの特色を示している。最近、Snedaker [1982] は、いままでの帯状構造の成因に関する諸説を、①遷移、②地形学、③生理生態学、④個体群動態の4分野にわけて、歴史をさかのぼって議論し、将来的には地形学と生

表5 Watson と de Haan, Macnae のマングローブ区分の比較 [Macnae 1968]

Watson [1928]	de Haan [1931]	Dominant plant and system used in Macnae [1968]
	A. Brackish to salt water — salinity at high tide 10–30‰	
1. On land flooded at all high tides	A1. Areas flooded once or twice daily on each of 20 days per month	Seaward fringe of <i>Sonneratia alba</i> or <i>griffithii</i>
2. Areas flooded by “medium high tides”	A2. Areas flooded 10–19 times per month	Zone of <i>Avicennia marina</i> Zone of rhizophora forest
3. Areas flooded by normal high tides	A3. Areas flooded 9 times per month	Zone of bruguiera forests Forests of the landward fringe <i>Xylocarpus granatum</i> or <i>Lumnitzera littorea</i> or <i>Bruguiera sexangula</i> or Samphire association or Barringtonia association
4. Areas flooded by spring tides only		
5. Areas flooded by exceptional high tides	A4. Areas flooded on only a few days in each month	
	B. Fresh to brackish water — salinity 0–10‰	
	B1. Areas more or less under the influence of the tide	Nypa association
	B2. Areas seasonally flooded either by fresh or brackish water	

理生態学の研究がマングローブの帯状構造と遷移の解明に寄与するであろうと推論した。

帯状構造は、マングローブの分布様式として、誰もが気にする基本事項である。しかし、そのわりには具体的なデータをもとにした論考は少ない。というよりもデータのとりにくい要因が多すぎる。ここでは基本的な事項を整理してみたい。

帯状構造を決定する要因は、ふたつの側面から考えられる。種が生育する立地条件と、そこに生育する種の実性である。まず、立地条件であるが、マングローブの生育地には大きくふたつの自然的要因が作用している。潮汐作用と、河川による土砂の堆積作用である。潮汐に関してはすでに Watson [1928] や de Haan [1931] によって基本的な分類がなされていて（表5）、潮汐の頻度、水の深さ、および奥行きが帯状分布に関連する。海側からの潮汐と陸側からの河川による土砂の堆積が相和して、帯状構造をつくるべき下地ができあがる。より具体的にいえば、塩分濃度、水深、基質の条件が重要である。

塩分濃度の測定例はかなり幅の大きいものであるが、種ごとの耐塩性はほぼわかっている。すなわち、もっとも高塩分に耐えるのは *Avicennia marina* と *Lumnitzera racemosa* で、90‰の濃度にも生育する。ついで *Ceriops tagal* が60‰、*Rhizophora mucronata* と *R. stylosa* が55‰である。*Rhizophora apiculata*、*Bruguiera gymnorrhiza*、*B. parviflora* は10-30‰で、最後種は20‰が最適である。*Xylocarpus* と *Nypa* は1-30‰、*Bruguiera sexangula* は1-10‰、*Sonneratia* 属は通常の海水程度の塩分だが、*S. caseolaris* だけは10‰以下となる。マングローブが条件的塩生植物であって、淡水で人工的に生育している例は多いが、自然条件下では最適条件下に生育するのであるから、これらの耐塩特性が、塩分環境傾斜に沿って帯状構造に寄与していることはまちが

いない。

つぎに、潮汐による浸水の深さと頻度については、Watson や de Haan による潮汐の区分けに示されるように、帯状構造に影響することはほぼ確実であろう。さらに重要なことは、Macnae [1968] がのべている、潮汐による水平面の形成という地形的な要因である。これは、潮汐のレベルの差によって、数段階の水平面が造成され、そこでの動物相、植物相は独立しているというものである。Davis [1940] の地形とマングローブの関係よりも、一歩進んだ地形の具体的な例証として、この水平面の成因、構造、生物相がより明らかになれば、さらに帯状構造の解明への手がかりがつかめることになるだろう。

最後に問題となるのは基質の条件であり、塩分濃度よりも重要であるとする意見も多い。マングローブの土壌はひじょうに細かい粒子からなり、しばしば半液体状であり、かたまりにくい。腐植層は幹、枝、根などからなり、カニの糞も重要な要素である。酸素濃度は低く、硫化水素が豊富に存在する。サラワクのマングローブでは *Avicennia* 帯の粘土の平均電導率は5,000-8,000 μ モウ、pH は7以上、灼熱損量は5-15%であり、この値は *Rhizophora* 林でもあまりかわらない。しかし、*Nypa* 帯の黒泥土では電導率は0-1,000 μ モウと低くなり、pH 値は泥炭地の酸性値に近くなり、灼熱損量は80-90%となり、泥炭湿地では95%以上になる [Macnae 1968]。

土砂の性質は上流域の基岩に左右される。珪岩、古い花崗岩、石灰岩などの地域を流れてきた川によってもたらされる土壌は貧弱であるが、新しい火山灰のものは東ジャワなどにみられるように高品質の土壌を生むことになる。マラッカ海峡ではさらに、更新世の間に川のはんらん原にたまった海中の沈澱物が、潮汐の動きによって浸食され、マングローブの基質に加わっているといわれる。

表6 マレー半島におけるマングローブ樹種の浸水クラスと生育条件 (Watson [1928] と

Watson による種名	Chapman による種名	浸水クラス
<i>Acanthus ebracteatus</i>	<i>Acanthus ebracteatus</i> Vahl.	4, 5
A. <i>ilicifolius</i>	A. <i>ilicifolius</i> L.	4, 5
<i>Acrostichum aureum</i>	<i>Acrostichum aureum</i> L.	3, 4, 5
<i>Aegiceras majus</i>	<i>Aegiceras corniculatum</i> (L.) Blanco	3, 4
<i>Avicennia alba</i>	<i>Avicennia alba</i> Blume	2
A. <i>intermedia</i>	A. <i>marina</i> (Forsk.) Vierh.	2, 3
A. <i>lanata</i>	A. <i>lanata</i> Ridl.	2, 3
A. <i>officinalis</i>	A. <i>officinalis</i> L.	3, 4
<i>Brownlowia lanceolata</i>	なし	4
B. <i>Riedelii</i>	なし	5
<i>Bruguiera caryophylloides</i>	<i>Bruguiera cylindrica</i> (L.) Bl.	4
B. <i>eriopetala</i>	B. <i>sexangula</i> (Lour.) Poir.	3, 4
B. <i>gymnorhiza</i>	B. <i>gymnorhiza</i> (L.) Lamk.	3, 4, 5
B. <i>parviflora</i>	B. <i>parviflora</i> (Roxb.) W. & A. ex Griff.	3, 4
<i>Carapa moluccensis</i>	<i>Xylocarpus moluccensis</i> (Lamx.) Roem	4, 5
C. <i>obovata</i>	X. <i>granatum</i> Koenig	3, 4, 5
<i>Cerbera lactalia</i>	<i>Cerbera manghas</i>	4, 5
C. <i>Odollam</i>	C. <i>odollam</i> Gaertn.	5
<i>Ceriops Candolleana</i>	<i>Ceriops tagal</i> (Perr.) C. B. Rob.	3, 4
<i>Cycas Rumphii</i>	なし	5
<i>Daemonorops leptopus</i>	なし	5
<i>Derris uliginosa</i>	<i>Derris heterophylla</i> (Willd.) Back.	4, 5
<i>Excoecaria Agallocha</i>	<i>Excoecaria agallocha</i> L.	4, 5
<i>Heritiera littoralis</i>	<i>Heritiera littoralis</i> Drynand ex h. Ait.	5
<i>Hibiscus tiliaceus</i>	なし	5
<i>Intsia retusa</i>	<i>Intsia bijuga</i> (Colebr.) O. Ktze.	5
<i>Kandelia Rheedii</i>	<i>Kandelia candel</i> (L.) Druce	4
<i>Lumnitzera coccinea</i>	<i>Lumnitzera littorea</i> (Jack) Voigt	4, 5
L. <i>racemosa</i>	L. <i>racemosa</i> var. <i>racemosa</i> Van St.	4, 5
<i>Nypa fruticans</i>	<i>Nypa fruticans</i> Wurmmb.	3, 4, 5
<i>Oncosperma filamentosa</i>	<i>Oncosperma filamentosum</i> Blume	5
<i>Pluchea indica</i>	なし	5
<i>Podocarpus polystachyus</i>	なし	5
<i>Rhizophora conjugata</i>	<i>Rhizophora apiculata</i> Blume	3, 4
R. <i>mucronata</i>	R. <i>mucronata</i> Lamk.	2, 3
<i>Scyphiphora hydrophyllacea</i>	<i>Scyphiphora hydrophyllacea</i> Gaertn.	3, 4
<i>Sonneratia alba</i>	<i>Sonneratia ovata</i> Backer	3, 4
S. <i>acida</i>	S. <i>caseolaris</i> (L.) Engler	4, 5
S. <i>Griffithii</i>	S. <i>alba</i> J. Sm.	2, 3
<i>Thespesia populnea</i>	<i>Thespesia populnea</i> (L.) Soland. ex Correa	5

Chapman [1975] より作成)

生育地の土壌、地形条件
川の土手または伐開地のロームまたは粘土
〃
光さえあれば、どこにでも生息
海からあまり遠くない川の土手のローム
川の影響下にある深い泥
海に面したかたい泥
海より遠くない砂状の泥、シンガポールと東海岸に出る
川の土手のかたい土
川の土手と疎開地
川の土手の砂状土
海に面した新しい粘土の堆積地
ローム、しばしば <i>Br. cy.</i> や <i>Br. pa.</i> と随伴、ふつう散在
ロームまたは砂状泥、より乾いたところに豊富
排水さえよければ、どこにでも生育
潮の限界付近のローム
砂状の泥と川の土手
潮の限界に近い川の土手
砂状の海岸
河口付近のローム
海岸と内陸にも出る（東海岸のみ）
マングローブより高いところの川の土手
川の土手のローム
粘土、しばしば <i>Br. cy.</i> のうしろ
砂質ローム、川の土手とマングローブの内陸側端
ローム、内陸の川の土手
潮の限界線より上のローム
川の土手、Perak にはない、散在
ローム、マングローブの内陸端、時に海近く
粘土、時に <i>Br. cy.</i> の後方
真水の影響のある川の土手
潮の限界より上の粘土またはローム、内陸にもあり
マングローブの後方の伐開地
マングローブ後方の砂状の泥または高い土手の上、東海岸のみ
ローム状の泥ならどこにでも生育、が海に面せず
川の影響下の深い泥、海に面せず
川の土手のロームまたは砂状の泥地または疎開地
ローム、しばしば川の土手からいくぶんはなれたところ
ローム、川の水の影響のある範囲
海に面した豊かな泥または川の土手、よく <i>R. mucronata</i> と随伴
砂海岸

これらの比較的未熟なマングローブ土壤に、貝類を起源とする石灰物質が加わる。貝類をつくる蛋白質であるコンキオリンが、無酸素土中で硫黄バクテリアによって分解され、こわれやすくなって土砂と混合していく。これらの基質が高等植物に利用されるためには、さらに有機物、バクテリア、藍藻植物、珪藻類、緑藻植物などが関与し、その中でも硝化細菌と硫酸塩還元細菌の役割が重要であるとされている [Schuster 1952]。

基質の栄養条件とともに、土壤の水分条件も重要である。これにはマングローブ内部や周辺の水路が影響してくるが、排水のよい土を好むものとして、*Xylocarpus*, *Lumnitzera*, *Avicennia marina* などがあげられる。水びたしの土壌を好むのは *Nypa* である。

以上の塩分濃度、潮汐、基質に対して、各樹種がそれぞれの耐性の幅ですみわけられる現象が帯状構造となってあらわれる。樹種ごとの生育地の条件は、吉良 [1967] がわかりやすくまとめているが、より詳しいものを表6に示した。

樹種の特性は基質に対するものだけでなく、光条件に対しても異なっている。Macnae [1968] は、マングローブの完全陽生樹種として *Acanthus ilicifolius*, *Avicennia alba*, *A. marina*, *Sonneratia alba*, *S. apetala*, *S. griffithii* を、基本的に陽生であるが少しの日陰なら生育するものに *Aegialitis annulata*, *Aegiceras corniculatum*, *Ceriops decandra*, *Lumnitzera racemosa*, *Rhizophora stylosa*, *R. mucronata*, *R. apiculata* をあげている。これら以外のものは陰樹であり、*Bruguiera gymnorrhiza* が代表的なものである。潮汐と河川の堆積の相互作用によってできた裸地に、はじめに侵入するのは、これらの陽生樹種である。活着に成功して生

育するにつれ、それ自身の生育条件もかわり、徐々に帯状構造が発達する。その最終段階が *Bruguiera gymnorhiza* の出現とされ、これをもってマングローブ帯は内陸性の森林に移行していく。

まとめてみると、潮汐と河川による土砂、石灰基質、リター、糞などによってマングローブの生育すべき基質ができ上がり、そこにまず完全陽生樹種が定着

する。群落の発達にともなって生育地の環境条件が変化し、変化した条件に適した別の種が生育する。このくりかえしが基本的な帯状構造を形成する。帯状構造というからには、均質な条件がある幅をもって分布していることが必須条件となる。ゆるやかな海岸低地は、この条件をもっともよく満たしている。これらの条件は、しかし、水路やクリーク、波、風、海流、人為的伐採などによって、たやすく変化していく。比較的ととのった帯状構造が大河の流出のない海岸線にみられるのは、これらの障害が少ないためである。逆に、大河河口の周辺部は複雑な要因がからみあって、より短く帯状構造が分断された形で、種の分布がみられる(図4)。

アメリカのマングローブで Rabinowitz [1978] は散布器官をもちいた実験の結果、①外洋面の低い部分を占めるマングローブ属の散布器官は大きくて重く、内陸側のそれは

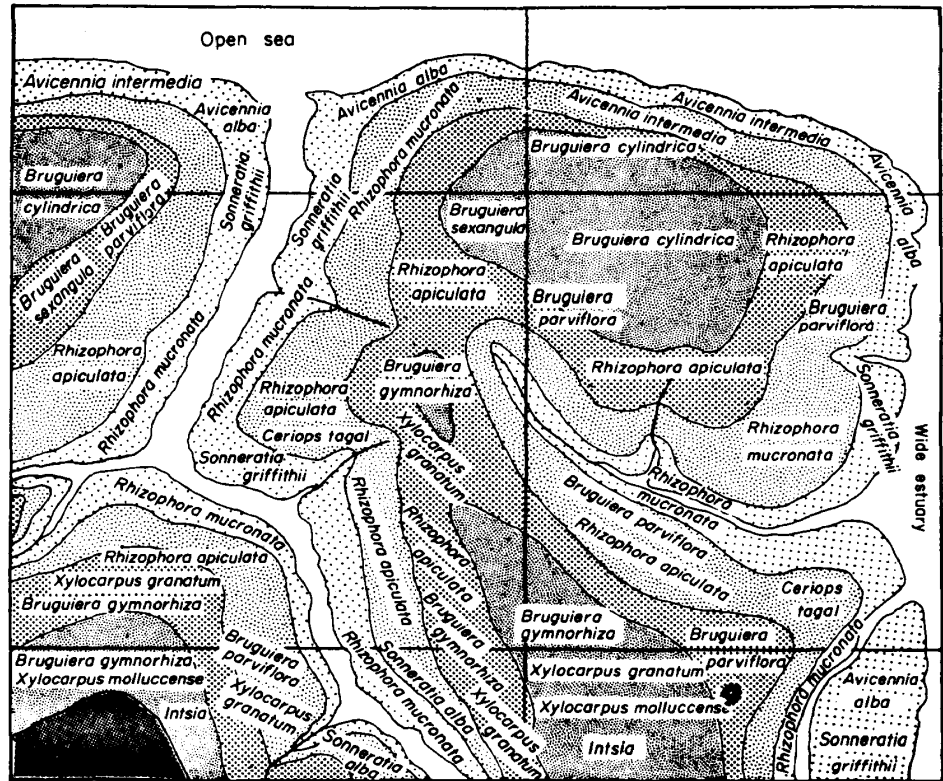


図4 マレーシアにみられるマングローブの帯状構造 (Watson [1928] の一部)

小さい、②実生の死亡率は散布器官の重さと逆相関する、③実生は成樹の下ではよく育たないなどの結論を示している。この個体群動態的研究を直接に帯状構造の成因と結びつけるのは、Snedaker [1982] もいうように無理があるが、より詳しい追跡ができるならば、散布器官の形態、浮遊能力、寿命、定着性、基質の好みなどによって、分布様式がある程度おさえられる可能性はあるだろう。

帯状構造のもつ意味について Lugo et al. [1975] は、南フロリダのマングローブで物質代謝の研究をおこなった。その結果、ある帯状構造に優占する種の物質代謝は、その優占群落内でもっとも効率よく機能し、随伴種のそれは効率がわるくなるのとべている。これは、優占種のもつ特性が最適条件下に最大に生かされていることを実証するものとして興味深い。これらの研究は東南アジアのマングローブではまだなされていない。

今後のひとつの方向として、マングローブを構成する同種内の家系間分析が考えられる。種数が限られ、しかも分布が広く、かつ低地林ほど巨大木とならないので、調査は比較的簡単であり、広域分布と帯状構造の解明への糸口を与えるかもしれない。

IV 現 存 量

マングローブに関する記載中心の報告は数多くみられるが、量的にあつかったものは少ない。

まず、胸高断面積合計についてみると(表7)、南スマトラではかなり密な *Rhizophora apiculata* と *Avicennia alba* の混交林の 25 m²/ha が最高値であって、それ以外はすべてかなり小さな値となっている。もっとも内陸寄りとみられる *Rhizophora apiculata* と *Bruguiera gymnorrhiza* の混交する林では、わずかに 13 m²/ha にすぎない。これは 1 ha の調査地の集計であって、局所的にはむしろかなりの量を示すところも少なくないが、*Nypa* やクリーク部分などが必ずあって、平均すればどこでもこれくらいの値であろう。立木密度も 190 本から 596 本と、それほど多い

ものでもない。新大陸のマングローブではパナマで 13.6 m²/ha、フロリダで 20.3 m²/ha であり、それほどかわらない。新大陸の調査は密な林分部分を小面積で測定しているため、個体が小さいにもかかわらず、東南アジアのものに近い値となっていると考えられる。

現存量の測定例はさらに少なく、東南アジアではわずかにタイの例があるにすぎない。南タイの *Rhizophora apiculata* の例では、支柱根を含めた地上部乾物重量は 159 トン/ha である。また、タイ湾の植栽した *Rhizophora apiculata* の年齢ごとの現存量は、3 年目の 20.8 トン/ha が 14 年目には 188 トン/ha となる(表 8)。

新大陸では最高がパナマの 279 トン/ha であるが、そのほかの値はかなり小さく 63-174 トン/ha の間にある。

これらの値をほかの森林型とくらべてみると、熱帯多雨林や熱帯常緑季節林の値よりはかなり小さく、タイのサバナ林とモンスーン林の間に位置している。日本の 39 年生のカラマツが 207 トン/ha、芦生の天然生ブナ林が 354 トン/ha [Shidei & Kira 1977] であるから、マングローブの現存量はそれほど大きくないといえる。Woodwell & Pecan [1973]

表 7 各地のマングローブの胸高断面積合計と立木密度

地 域	主 要 樹 種	D ≥ 10 立木密度/ha	胸高断面 積 合 計 m ² /ha	文 献
南スマトラ	<i>Rhizophora apiculata</i> , <i>Avicennia</i> spp.	386	21.2	Sukardjo & Kartawinata [1978]
"	"	426	12.9	"
"	"	452	15.5	"
"	"	366	14.5	"
"	<i>Rhizophora apiculata</i> , <i>Avicennia alba</i>	596	25.0	山田と Soekardjo [1979]
"	<i>Rhizophora apiculata</i> , <i>Bruguiera gymnorrhiza</i>	190	13.0	"
パ ナ マ	<i>Rhizophora brevistyla</i> , <i>Laguncularia racemosa</i>	712	13.6	Golley <i>et al.</i> [1975]
南フロリダ	<i>Rhizophora mangle</i> , <i>Avicennia germinans</i>	5,900 (2.5 ≥ D)	20.3	Lugo & Snedaker [1975]

表8 各地のマングローブと熱帯林の現存量 (単位: 乾物重トン/ha)

地域	主要樹種, 森林型	調査面積, 本数	幹重	枝重	支柱根重	葉重
南タイ	<i>Rhizophora apiculata</i>	25m ²	74.4	15.8	61.2	7.4
タイ湾	3年生 <i>Rhizophora apiculata</i>	1 m × 1 m 植, 30本	4.7	3.7	6.2	6.2
"	6年生 "	"	17.3	10.9	10.8	11.0
"	9年生 "	"	41.1	17.9	17.8	16.3
"	11年生 "	"	59.4	19.8	18.7	18.4
"	12年生 "	"	86.3	22.5	20.7	19.8
"	13年生 "	"	103.8	23.1	20.3	20.2
"	14年生 "	"	135.9	15.1	22.9	14.0
パナマ	<i>Rhizophora brevistyla</i> ほか	625m ² , 2カ所	159.3		116.4	3.6
プエルトリコ	<i>Rhizophora mangle</i>	25m ² , 2カ所	28.0	12.7	14.4	7.8
フロリダ	<i>Laguncularia racemosa</i>	25m ²	4.0		3.2	0.7
"	<i>Rhizophora mangle</i>	"	70.4		52.0	7.3
"	"	"	70.5		41.9	6.9
"	<i>R. mangle, L. racemosa</i>	"	41.0	17.0	22.3	5.9
"	" , "	"	65.2	19.1	27.2	5.8
"	" , "	"	110.0	18.6	17.2	7.0
"	<i>R. mangle, Avicennia germinans</i>	"	62.9	16.8	14.6	3.8
"	" , "	"	133.7	27.7	3.1	9.5
マレーシア	熱帯多雨林	0.10 ha	528	126	—	8.8
南タイ	熱帯常緑季節林	0.32 ha	230	93	—	7.8
タイ	モンスーン林	0.16 ha	209	53	—	3.8
タイ	サバナ林	0.16 ha	55	11	—	2.7

による地球上の大生態系群の平均現存量では、亜寒帯林の値が200トン/ha となっている。熱帯にあるとはいっても、マングローブの蓄積量は、せいぜいこのくらいのレベルであることと認識しておいてよいだろう。

V マングローブ植物の形態

1. 根系

マングローブの中でもっとも目だつのは異形根である。支柱根、板根、気根、呼吸根が地下部から突出し、地上部からたれ下がり、一種独特の雰囲気をかもし出している。また、マングローブの根のもつ負の屈地性も重要である。この形態的特徴が多く研究者を引きつけたといっても過言ではない。根に関する研究は Troll & Dragendorff [1931], 小倉

[1940], Scholander *et al.* [1955], van Steenis [1958], Macnae [1968] などにまとめられている。

マングローブ樹種は大部分、直根や深い根をもたず、浅く広い根系を示している。Rhizophoraceae は長い幼根をもっていて、それは直根として生長するように思えるが、実は活着後は生長しない。Rhizophora の場合には支柱根の根端から 30 cm ほどの深さに根が入り、これが寄りあつまって樹体を支えている。この支柱根はもともとは胚軸から発したものであり、のちには幹から斜めにたれ下って適当に分岐して地上に達して根をはる。正常な根は分岐しないが、熱、乾燥、虫害などによって先端が枯死し、その少し上側から二次的な不定根が発生するといわれている。これがくりかえされると、仮軸分枝の

花・ 果実重	地上 部重	文 献
0.3	159.1	Christensen [1978]
—	20.8	Aksornkoe [1975]
—	50.0	"
—	93.1	"
—	116.3	"
—	149.3	"
—	167.4	"
—	187.9	"
0.02	279.3	Golley <i>et al.</i> [1975]
—	62.9	Golley <i>et al.</i> [1962]
—	7.9	Lugo & Snedaker [1975]
0.02	129.7	"
0.2	119.6	"
0.03	86.2	"
0.2	117.5	"
0.1	152.9	"
0.1	98.2	"
0.0004	174.0	"
—	663	小 川 [1974]
—	331	"
—	266	"
—	69	"

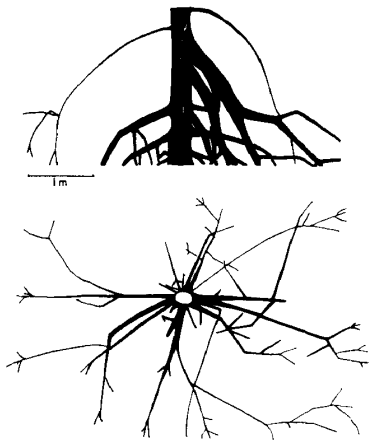


図5 南スマトラの *Rhizophora apiculata* (樹高 25.5 m, 胸高直径 29 cm) の支柱根 [山田と Soekardjo 1979]

ような形となる(図5)。

Bruguiera 属では、水平にのびたケーブル根が膝型または肘型に地上部へ突出して、呼吸根の役目をしている。突出部分には皮目が

みられる。*Ceriops* 属も同様な根をもつ。*Kandelia* 属は幹基部が太くなり、板根と呼呼吸根をそなえている。

Sonneratia, *Avicennia*, *Xylocarpus* の各属は、どの段階でも直根がみられず、表面下20-50 cm の層にひじょうに広い面積にわたってケーブル根をのぼす。前二種の場合はそのケーブル根から下方へアンカー根をのぼし、上方へは気根または呼吸根を出す。そして最上部の泥層にひじょうに細かい養分吸収根網を広げる。シルトがたまっていくと、新しい吸収根が古いものの上にでき、吸収は継続される。この層は大変肥沃で、穴をほって生息する動物の活動によって酸素も含まれている。また、そこにすむ二枚貝は、その水管を表面までのぼし、海水を外套腔に循環させている。この活動はその周辺の泥に酸素を補給するため、淡色化が起こっている [ibid.]。

Avicennia 属と *Lumnitzera racemosa* の呼吸根は細く、鉛筆状であるが、*Sonneratia* 属と *Xylocarpus moluccensis* では太く、コブ状となる。*Xylocarpus granatum* が無酸素土に生育する場合は、根の突縁部が上方へ突出し、それに沿ってケーブル根が表面のすぐ下にみられる。

Scholander *et al.* [1955] はフロリダの *Avicennia nitida* と *Rhizophora mangle* で、根の通気毛細管系は呼吸根か支柱根の皮目とつながっていることを示した。*Avicennia* の場合、気根の皮目に潮がかぶると、根中の圧力がおちはじめ、潮が引きはじめるまでそのままの状態、それから空気が急速に吸収される。低い潮では酸素濃度は10-18%で、水にもぐると酸素量はおち、引き潮になって皮目が完全に空気中に出るともとのレベルにもどる。皮目をグリースでとじると、根の酸素量がおち、1-2日で1%またはそれ以下になる。これは呼吸根が嫌気性泥中の根系のベンチレーターの役目をしていることを証明し

ている。*Rhizophora* の場合は、支柱根の皮目がその役目をし、地下部の根の酸素濃度は *Avicennia* と同等の変異を示している。

2. 胎生種子

異形根とともに、胎生種子の発達もマングローブの特徴のひとつである。*Rhizophoraceae* でもっとも著しいが、ほかの科でもみられる。種子がほとんど休眠しないで、果実がまだ枝についている間に発芽して長い胚軸と幼根を出すのであるが、この場合、内乳は短期間役にたつだけで、まもなく痕跡になってしまう。種ごとの胎生種子の発達状況は、van Steenis [1958] がつぎのようにまとめている。

Aegiceras corniculatum では胚が種皮をやぶり、果皮をうめつくしてしまう。それから胚の生長とつりあいをとって大きくなり、大きくなった果実が落下したあと、胚は果皮を突きぬく。*Avicennia* も同様の発達をするが、果実がまだ樹上にあるうちに、胚が果皮を突きぬく場合と、そうでない場合がある。

Bruguiera では胚軸の先端が果実の先端をつらぬき、胚軸はそこから葉巻状に生長する。そして、付着したまま一緒に落下する。*Bruguiera parviflora* では果実基部は生長してきた幼芽によってつらぬかれ、果皮は実生のまわりに永存する。*Bruguiera* では子葉はただ基部に合着するだけだが、その腺状の表皮組織によって果皮から養分を吸収し、胚軸に養分を与える。

Rhizophora の胎生は、胚軸がかなりの長さに達するまで発達し、熟すると落下する。幼芽は、一端が太くなったこん棒状の子葉体の中に囲まれている。この子葉体は合着した子葉からなっており、胚軸の生長のために果皮から養分を吸収している。この部分は果実から突き出て、関節によって胚軸と区別されることが多い。成熟するとこの関節は破裂し、幼芽を冠した胚軸は胚軸を含まない果実

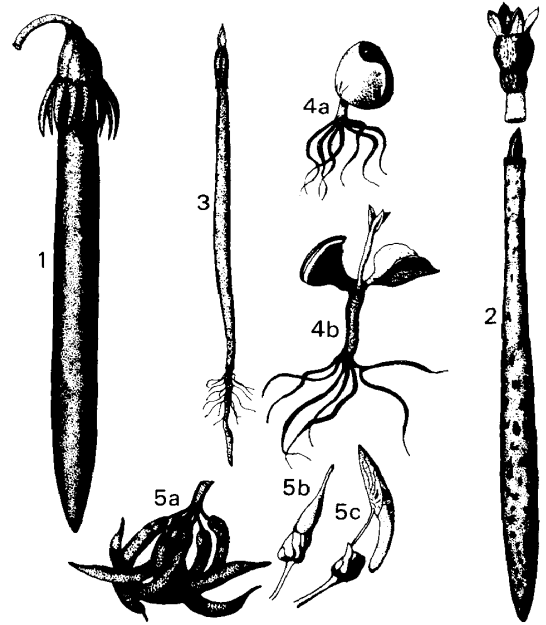


図6 マングローブの胎生種の実生

1. *Bruguiera gymnorrhiza*;
2. *Rhizophora mucronata*;
3. *Bruguiera parviflora*;
4. *Avicennia marina* (a) 発芽時, (b) 胚芽の伸長;
5. *Aegiceras corniculatum* (a) 果実群, (b) 若い果実, (c) 発芽した果実 [Macnae 1968]

部分からはなれて落下する。*Ceriops* もはなれて落下するが、*Kandelia* は *Bruguiera* と同じく果実全体が落下する(図6)。

胎生については、マングローブ樹種の適応であるといわれることもあるが、同じマングローブでも *Sonneratia* にはみられず、また類似した環境に生育する *Barringtonia* 群集の樹種群や、淡水湿地、泥炭湿地林の樹種にも全くみられないことから、van Steenis [*ibid.*] は適応とは認めていない。胎生の有利な点は、落下して活着するまでの時間が短いことのみである。適応というよりも樹種の特性とみるべきだろう。

落下した胚軸が直接泥に突きささって生長をつづけると説明されることが多いが、実際に突きささる瞬間をみた人はほとんどいないだろう。直接突きささるためには、下が適度

にやわらかい泥でなければならない。かたい基質や水であれば突きささる見込みはなく、やわらかい泥に一旦ささっても横倒しになる可能性も大きい。おそらく、落下した大部分の胚軸は、水に水平に浮遊する。まれに直立して浮いているものもある。小根が先端に出、引き潮の時に泥上に水平に付着し、活着すると胚軸が徐々に上方向に向いて、やがて直立姿勢になる [Egler 1948; Lawrence 1949]。春の小潮の 때가、活着するのに最適な条件である。

マングローブの実生や果実は数カ月間、浮遊しても活力を失わないといわれている [Guppy 1906] が、マレーシアでは *Rhizophora*, *Bruguiera*, *Ceriops* などの実生は、ほとんどがすぐ近くの母樹からのものである。*Sonneratia* と *Avicennia* はかなりの距離を浮遊した種子によって更新がおこなわれる。浮遊生活の意味づけは今後の課題である。

Chapman [1940] は実生が活着するには、ひじょうに浅い海で小さな潮の上昇しかないか、あるいはかなりの潮の上下があって、そのために日中何時間か日にさらされるかの条件が心要であるとのべている。これは、小さな軸部分が水から出ていなければ、稚樹はすぐに死ぬからである。したがって、胚軸の長さが重要な役割を果たし、*Rhizophora mucronata* のように 60-90 cm にもなるものは、かなり深い水の中でも生長できる。

VI マングローブの利用

熱帯では第一次産物を人間生活の各所に利用する。マングローブもその例にもれず、その用途はきわめて広い。これらの利用は、すでに Heyne [1950] や Burkill [1966] などの大著に詳しくのべられており、Watson もそれらの情報をまとめているので、ここでは簡単に表で重要なもののみを簡略化して示した。表

9 は、Watson が Heyne を基礎にまとめたものを、種名を改め、利用方法別に示している。

基本的な用途は材とそれ以外にわけてよく、材の用途としては用材、燃材、炭材がある。現在でもマングローブに入ると必ず、炭ガマのひとつやふたつに出くわす。熱帯の炭の大部分はマングローブによっているといつてよい。炭とともに燃材としても重要で、表 10 には比重を基準にした各樹種の評価をあげた。用材としての利用方法も多岐にわたり、*Ceriops tagal*, *Lumnitzera littorea*, *Scyphiphora hydrophyllacea*, *Xylocarpus moluccensis* などのようにかたくて耐久性にすぐれ、優良家具を生産するものから、ヤシの *Oncosperma filamentosum* のようにきわめて用途の広いもの、*Rhizophora* のように柱になるものまで、さまざまなものがみられる。

材以外の用途のもっとも特徴となるのは、樹皮に含まれるタンニンの利用である。表 11 に樹種ごとのタンニン含量を示した。これらのタンニンはインドでは *Acacia* のタンニンにとってかわられているが、マレーシア地域では皮なめし、漁網や布の染料などに広く利用されている。Abdul Razak *et al.* [1981] はマレー半島の植物の中でタンニンを含む主なもの 50 種を調査しているが、その中でもマングローブの *Rhizophora mucronata*, *R. apiculata*, *Bruguiera gymnorrhiza* は上位を占めている。マングローブよりもタンニン含量の多いものは、*Codiaeum variegatum* (Euphor.), *Calophyllum inophyllum* (Gut.), マメ科の *Acacia auriculaeformis* (外来種), *Cassia fistula*, *C. suratensis* (外来種) くらいのものである。

Watson の時代にもすでにマレー半島ではタンニン用の樹皮はスマトラから移入され、ペナンへはタイから入っていた。一般には *Rhizophora mucronata* の樹皮が使われる。皮なめしに使われる樹皮は乾燥してはならず、たえず水をやってしめらし、細かくくだいて

表9 マングローブの利用 (Watson [1928] より作成, 種名は

種名	主な利		
	材	燃料, 炭	飲 食
<i>Acanthus ilicifolius</i>			
<i>Acrostichum aureum</i>			
<i>Avicennia alba</i> , A. <i>lanata</i> , A. <i>marina</i> , A. <i>officinalis</i>	低質材, 心材のよいのはかし材に似る, 米白, キャビネット, 水道	低質燃料材, ゴムや魚のくん煙	
<i>Bruguiera cylindrica</i>	材, 柱, たるき	燃 材	若い幼根をゆでて野菜とする
B. <i>gymnorrhiza</i> , B. <i>sexangula</i>	材, 耐性あり, かたく重く乾燥わるし	燃材, 炭材	幼根は食用, 果実をかむ
B. <i>parviflora</i>	材, 鉱山用材	燃 材	
<i>Cerbera manghas</i> , C. <i>odollam</i>			種子より食用油
<i>Ceriops tagal</i>	鉱山用, ボートの肘, 柱, 耐性あり	燃 材	がくをかむ
<i>Cycas rumphii</i>			種子と髓からデンプン
<i>Daemonorops leptopus</i>			
<i>Derris heterophylla</i>			
<i>Excoecaria agallocha</i>			
<i>Heritiera littoralis</i>	良質材, キネ	燃 材	
<i>Hibiscus tiliaceus</i>	荷車の車輪		若葉を食す
<i>Intsia bijuga</i>	良質材だが稀産		
<i>Kandelia candel</i>			
<i>Lumnitzera littorea</i> , L. <i>racemosa</i>	材, べいの支柱, 最有用材, 橋脚, ローズウッド級の耐性		
<i>Nypa fruticans</i>			果実が保存食, 樹液はサトウ, アルコール
<i>Oncosperma filamentosum</i>	柱, 杭, 床, 梁漁用杭, 桴		キャベツ状の若芽がサラダ, ピックルスに
<i>Pluchea indica</i>			野菜として食す, 葉は茶の代用
<i>Rhizophora apiculata</i>	材, 柱	燃材, 炭	
R. <i>mucronata</i>	材, 柱	燃材, 炭	果実液より軽いワイン
<i>Scyphiphora hydrophyllacea</i>	材かたく, 道具の柄, 柱		
<i>Sonneratia alba</i>	かたいが塩を含む, 柱, 船材, 橋	燃 材	果実は食用にならず
S. <i>caseolaris</i>	材として不良		果実が食用
S. <i>ovata</i>	材として不良	燃 材	果実が食用
<i>Thespesia populnea</i>	材質よし		
<i>Xylocarpus granatum</i> , X. <i>moluccensis</i>	キャビネット, 材のクサビが船用, 石材用に	燃 材	

Chapman [1976] により改変)

用 方 法	そ の 他
薬 果実をくぐりて血を清めたり、おで きの手あてに、種子は虫下し 葉はリュウマチに、果実または皮の 湿布が解毒に 種子からつくった軟膏ははれものや 天然痘の治療に、樹液は墮胎剤	牛のしきわら、屋 根ふき 灰が布洗いに、皮 はアストリンゼン トや皮なめしに
果実がただれ目に、呼吸根より香水、 皮から香辛料	
果実でさするとリュウマチが楽にな る、種子油がかいせんに、樹皮と樹 液が下剤とエイにさされた傷にき く 皮がタンニンと染料、抽出液は産科 用止血剤 種子から吹出物軟膏	種子油が灯油に
弱い魚毒 (幹と根) 皮膚病、樹液と材が下剤、樹液が魚 毒、歯痛止め 種子をつぶして下痢止め 葉は毛生え薬、去痰剤、催尿剤	連結用 香 木 靱皮繊維より縄
樹皮は赤色の媒染剤、糖尿病薬	
うがい薬ほか用途多し、アストリン ゼント軟膏 タンニン タンニン、皮の煎じ汁が血尿症に	葉は屋根ふきに、 若葉はタバコ巻き 小舟のいかり 小舟のいかり
湿布がネンザにきく、醗酵ジュース は止血 心材が肋膜炎とコレラに、果実の軟膏 がしらみ出しに、葉汁が頭痛とかい せんに	呼吸根を漁の浮き、 コルクに 靱皮繊維より縄
皮の蒸留水がコレラとセキリに	灯油、髪油 (種子 より)

表 10 マレーシア地区のマングローブ樹種の比重を基準とした燃材の評価 (Cox [1911], Becking et al. [1922] を Walsh [1977] がまとめたもの)

クラス	評価	比 重	樹 種
I	極上	>0.90	<i>Rhizophora</i> spp., <i>Bruguiera</i> spp., <i>Ceriops</i> spp., <i>Heritiera littoralis</i> , <i>Cynometra ramiflora</i>
II	優良	0.75 -0.90	<i>Lumnitzera</i> spp., <i>Sonneratia alba</i> , <i>Pithecolobium umbel- latum</i>
III	良	0.60 -0.75	<i>Xylocarpus</i> spp., <i>Aegiceras corniculatum</i>
IV	並	0.45 -0.60	<i>Dolichandrone longis- sima</i>
V	劣	0.30 -0.45	<i>Avicennia</i> spp., <i>Sonneratia caseolaris</i> , <i>Excoecaria agallocha</i> , <i>Cerbera manghas</i>

バットのの水の中につけ、そこへなめし用の皮を入れる。新鮮な樹皮は、その重さの125%分の皮をなめすことができる。樹皮は大木の厚手のものがよく、くだけてはいけぬ。裂溝が黄色味がかっているのがよい。樹皮の割合は表12にみられるように、樹種と直径の大きさによってかなり差がみられる。

地域によっては *Ceriops tagal* が重宝され、漁網、縄、帆布、布などを染めることによつて3倍以上長もちさせる。これがないところでは *Xylocarpus granatum* が求められる。このタンニンの質と含有量は最高に近いが、樹皮がうすい。

そのほか飲食用としての利用や薬用として服用される例はかなり多いが、これらの多目的利用はマングローブに限らず、熱帯のどの森林型でもみられる通例である。前述の Heyne や Burkill の大著ができあがるゆえんでもある。細かい利用をのべていてはきりがないので、ここではこのくらいにとどめたい。最近の文献として Walsh [1977] が、マングローブの利用について新しい報告を書いている。

表 11 マングローブ樹種の乾燥樹皮内のタンニン含有率 (Becking *et al.* [1922], Howes [1962] を Chapman [1976] がまとめたものより作成, 単位: 乾重%)

種	フィリピン			インドネシア			インド	マレーシア	オーストラリア
	最小	最大	平均	最小	最大	平均	平均	平均	平均
<i>Rhizophora mucronata</i>	18	28	25	—	—	32	24-45	30-40	27-39
<i>R. apiculata</i>	18	39	27	24	36	30	25-36	—	—
<i>Bruguiera gymnorrhiza</i>	24	32	31	21	37	29	28-42	—	29-36
<i>B. sexangula</i>	27	32	32	—	—	—	—	—	—
<i>B. parviflora</i>	9	15	10	—	—	—	—	—	—
<i>B. cylindrica</i>	—	—	—	6	9	8	—	—	—
<i>Ceriops tagal</i>	17	31	27	25	30	27	29-41	24	21-34
<i>Xylocarpus granatum</i>	22	25	23	20	21	21	—	—	—
<i>X. moluccensis</i>	23	23	23	24	27	26	—	—	—
<i>Sonneratia alba</i>	12	12	12	—	—	9	—	—	—

表 12 マングローブ樹種の樹皮の割合 (材積あたり%) [Watson 1928]

樹種	幹周囲 (インチ)				
	19-21	22-24	25-27	28-30	31-33
<i>Rhizophora apiculata</i>	—	24.36	22.10	19.95	16.88
<i>R. mucronata</i>	—	23.42	29.50	26.56	24.03
<i>Bruguiera gymnorrhiza</i>	18.62	16.85	15.44	14.28	10.78

VII マングローブ研究の方向

東南アジアのマングローブ研究は、新大陸とくらべると明らかにおくれている。ここではアメリカにおける研究の一端を紹介し、今後の研究方向を考えてみたい。

アメリカのマングローブは東南アジアにくらべると小さいが、研究面ではかなり細かい仕事がされている。特に、物質代謝に関する研究は1970年代に盛んにおこなわれて、数々の成果を生んでいる。その詳細については別稿でのべたいが、主なものに Golley *et al.* [1962; 1975], Lugo & Snedaker [1974; 1975], Hicks & Burns [1975] などがあげられる。この中で最後にあげた文献は南フロリダのマングローブにおける物質代謝を調べ、

周辺の湿地林からの淡水の流入による栄養分の補給の重要性を示した。そして、マングローブ生態系のダイナミックスに影響する潜在的な生態学的要因として、つぎのようなものをあげている。

① 潮汐要因

- a. 根系への酸素の輸送
- b. 毒性の硫化物の除去と全塩分含量の減量
- c. 沈澱物の堆積または浸食への関与
- d. 地下水面の垂直方向の移動による、栄養分の根系への輸送

② 水化学的要因

- a. 全塩分含有量が土壌水分と植物の維管束系間の浸透圧傾斜を支配し、これが葉の蒸発率に影響する
 - b. 海水の高塩分濃度に起因する低蒸発率にもかかわらず、マングローブ生態系が高い生産力を維持するのは、土壌溶液中の多量元素の高含有量による
 - c. 雨季の表面流水に含まれる異地性の多量元素が、マングローブ生態系の多量元素の蓄積を支配している
- すでに帯状構造の項でのべた優占種の代謝

効率のよさとともに、これらの視点は、今後の定量的な調査への指針となるものであろう。マングローブの利用に関しても、こういった調査をふまえての開発でなければならない [Lugo & Citrón 1975]。マングローブの物質の流れについては Lugo & Snedaker [1974] が、遷移の方向と要因については Lugo [1980] が、ひじょうに詳しい流れ図をそれぞれ書いている。

Pool *et al.* [1977] はフロリダ、プエルトリコ、メキシコ、コスタリカのマングローブ林の構造について比較している。Citrón *et al.* [1978] はプエルトリコと周辺諸島の乾燥条件下にあるマングローブを調べ、長期の旱魃の結果、土壌塩分が高くなるとマングローブの枯死率が高くなり、塩分平地の面積が広がること、ハリケーンが遷移を退行させることなどを議論した。

マングローブの特性については Connor [1969] が *Avicennia marina* を人工栽培し、海水の約半分の塩化ナトリウム量が最適生長を示したと報告している。また Walsh *et al.* [1979] は鉛、カドミウム、水銀に対する *Rhizophora mangle* の耐性を調べ、1g 土壌あたり 500 μg の水銀のみが致命的であったとしている。Johnstone [1981] はマングローブの葉の食害を調べている。

以上の定量的な仕事とは別に、種の詳細な形態的観察をおこない、生長や植物季節を含めた論考がみられる [Gill 1977; Gill & Tomlinson 1969; 1971(a); 1971(b)]。さらに、Tomlinson *et al.* [1979] は *Rhizophoraceae* の花生態学について、各属の特徴を明らかにしている。これらの仕事は生態系生態学とは異なり、種生態学の分野に、形態学を加味した新しい分野といえる。

これに対し、マレーシアで今後研究すべき項目として、Srivastava [1980] はつぎのような項目をあげている。

- ① 造林に関して
 - 1) *Rhizophora* 属と *Bruguiera parviflora* の生長と生産量の研究
 - 2) *Rhizophora* 属の天然更新の研究
 - i) サンプリング更新の効果的方法
 - ii) 伐採の更新への影響と最適密度
 - iii) 更新の際の地表の枝条の影響
 - iv) *Bruguiera parviflora* の稚樹優占地の条件
 - v) *Acrostichum aureum* の侵入条件と更新への影響
 - vi) *Rhizophora* の更新のための三つの要素——水、母樹、萌芽力——の研究
 - vii) カニとサルによる被害調査
 - 3) 人工更新技術の開発
- ② 生理生態学的研究について
 - 1) 一次生産力、物質代謝、エネルギー関係
 - 2) マングローブ土壌
 - 3) 開発の影響
 - 4) マングローブ生態系内の水系の地形および生理生態
- ③ その他
 - 1) 海岸浸食防止のためのマングローブ評価
 - 2) マングローブ生態系と労働力
 - 3) マングローブ生態系と社会経済構造
 - 4) 土地利用

これらの項目はかなり応用面を含んでいるが、東南アジア諸国で現在進行中のプロジェクトも、ほぼこのような方向にあるとみてよい。応用的な研究のためには基礎研究が必要である。今後の研究方向は、より長期的に基礎的なデータを集積することにあるだろう。そのためには、開発の波にもまれない、試験区での定着調査がなされなければならない。新大陸の例では研究所と調査地とが密接に関連し、小型の機器類の開発も進んでいる。東

南アジアではアプローチの困難さはあるが、群落の大きさでは世界最大のマングローブが未調査のまま各地に残っている。開発の波にけされないうちに、研究体制をととのえることが急務である。

謝 辞

本稿執筆にあたり、岩槻邦男氏からは原稿の校閲をうけ、貴重な助言をいただいた。また、Elsevier Scientific Publishing Company が図1の、Academic Press は図2、図6および表5の転載の許可を快く与えられた。ここに記して感謝する次第である。

参 考 文 献

- Abdul Razak, B. M. A.; Low, C. K.; and Abu Said, A. 1981. Determination of Relative Tannin Contents of the Barks of Some Malaysian Plants. *Malaysian Forester* 44 (1): 87-92.
- Aksornkoae, S. 1975. Structure, Regeneration and Productivity of Mangroves in Thailand. Ph. D. Dissertation. Michigan State University. 109 p.
- Baltzer, F. 1969. Les Formations Végétales Associées au Delta de la Dumbea. *Cah. Ostrom., Ser. Geol.* 1 (1): 59-84.²
- Becking, J. H.; Den Berger, L. G.; and Meindersma, H. W. 1922. Vloed-of Mangrovebosschen in Ned.-Indië. *Tectona* 15: 561-611.
- Burkill, I. H. 1966. *A Dictionary of the Economic Products of the Malay Peninsula*. 2 Vols.
- Chapman, V. J. 1940. The Botany of the Jamaica Shoreline. *Geog. Journ.* 96: 312-327.²
- . 1975. Mangrove Biogeography. In *Proc. Int. Symp. Biol. & Manag. Mang.*, edited by G. E. Walsh *et al.*, pp. 3-22. Univ. Florida.
- . 1976. *Mangrove Vegetation*. Lehre: Cramer. 447 p.
- , ed. 1977. *Wet Coastal Ecosystems. Ecosystems of the World*. 1. Amsterdam: Elsevier. 428 p.
- Christensen, B. 1978. Biomass and Primary Production of *Rhizophora apiculata* Bl. in a Mangrove in Southern Thailand. *Aquatic Botany* 4: 43-52.
- Citrón, G.; Lugo, A. E.; Pool, D. J.; and Morris, G. 1978. Mangroves of Arid Environments in Puerto Rico and Adjacent Islands. *Biotropica* 10 (2): 110-121.
- Connor, D. J. 1969. Growth of Grey Mangrove (*Avicennia marina*) in Nutrient Culture. *Biotropica* 1 (2): 36-40.
- Cox, A. J. 1911. Philippine Firewood. *Philip. J. Sci. Sect. A*. 6.⁵
- Davis, J. H., Jr. 1940. The Ecology and Geologic Role of Mangroves in Florida. Papers from *Tortugas Lab. 32. Carnegie Inst. Wash. Publ.* 517: 305-412.³
- Ding Hou. 1958. Rhizophoraceae. In *Flora Malesiana*, Ser. I, Vol. 5, pp. 429-493.
- . 1960. A Review of the Genus *Rhizophora* with Special Reference to the Pacific Species. *Blumea* 10: 625-634.
- Doliani, E. 1955. Frutos de *Nypa* no Palaeocene du Pernambuco, Brazil. *Div. Geol. Mineral Brazil Bol.* 158: 1-36.¹
- Egler, F. E. 1948. The Dispersal and Establishment of Red Mangroves, *Rhizophora* in Florida. *Carib. Forest* 9 (4): 299-319.²
- Gill, A. M. 1977. Studies on the Growth of Red Mangrove (*Rhizophora mangle* L.). 4. The Adult Root System. *Biotropica* 9 (3): 145-155.
- Gill, A. M.; and Tomlinson, P. B. 1969. Studies on the Growth of Red Mangrove (*Rhizophora mangle* L.). 1. Habitat and General Morphology. *Biotropica* 1(1): 1-9.
- . 1971(a). Studies on the Growth of Red Mangrove (*Rhizophora mangle* L.). 2. Growth and Differentiation of Aerial Roots. *Biotropica* 3(1): 63-77.
- . 1971(b). Studies on the Growth of Red Mangrove (*Rhizophora mangle* L.). 3. Phenology of the Shoot. *Biotropica* 3 (2): 109-124.
- Golley, F. B.; McGinnis, J. T.; Clements, R. G.; Child, G. I.; and Duever, M. J. 1975. *Mineral Cycling in a Tropical Moist Forest Ecosystem*. Athens: Univ. Georgia Press. 248 p.
- Golley, F. B.; Odum, H. T.; and Wilson, R. F. 1962. The Structure and Metabolism of a Puerto Rican Red Mangrove Forest in May. *J. Ecol.* 43: 9-19.
- Guppy, H. B. 1906. *Plant Dispersal. Observations of a Naturalist in the Pacific between*

- 1896 and 1899. 2. London; New York: Macmillan. 627 p.²
- Haan, J. H. de. 1931. Het een en Ander over de Tijlatjap'sche Vloedbosschen. *Tectona* 24: 39-76.
- Heyne, K. 1950. *De Nuttige Planten van Indonesië*. 2 Vols.
- Hicks, D. B.; and Burns, L. A. 1975. Mangrove Metabolic Response to Alterations of Natural Freshwater Drainage to Southwestern Florida Estuaries. In *Proc. Int. Symp. Biol. & Manag. Mang.*, edited by G. E. Walsh *et al.*, pp. 238-255. Univ. Florida.
- Howes, F. N. 1962. Tanning Materials. In *Wiesner's Die Rohstoffe des Pflanzenreichs*, 1, pp. 178-184. Cramer.²
- Johnstone, I. M. 1981. Consumption of Leaves by Herbivores in Mixed Mangrove Stands. *Biotropica* 13 (4): 252-259.
- Karsten, G. 1891. Über die Mangrove Vegetation im Malayischen Archipel. *Bibliogr. Bot.* 22: 1-71.
- 吉良竜夫. 1967. 「マングローブの生態」『熱帯林業』5: 1-16.
- Lawrence, D. B. 1949. Self-erecting Habit of Seedling Red Mangroves (*Rhizophora mangle* L.). *Amer. J. Bot.* 36 (5): 426-427.
- Linné, C. von. 1753. *Species Plantarum*. Vol. 1. Lundae.
- Lugo, A. E. 1980. Mangrove Ecosystems: Successional or Steady State? Tropical Succession: 65-72. *Biotropica* 12. Supplement.
- Lugo, A. E.; and Citrón, G. 1975. The Mangrove Forests of Puerto Rico and Their Management. In *Proc. Int. Symp. Biol. & Manag. Mang.*, edited by G. E. Walsh *et al.*, pp. 825-846. Univ. Florida.
- Lugo, A. E.; Evink, G.; Brinson, M. M.; Broce, A.; and Snedaker, S. C. 1975. Diurnal Rates of Photosynthesis, Respiration and Transpiration in Mangrove Forests of South Florida. In *Tropical Ecological Systems*, edited by F. B. Golley and E. Medine, pp. 335-350. New York: Springer-verlag.
- Lugo, A. E.; and Snedaker, S. C. 1974. The Ecology of Mangroves. In *Ann. Rev. of Ecol. and Systematics*, 5, pp. 39-65.
- . 1975. Properties of a Mangrove Forest in Southern Florida. In *Proc. Int. Symp. Biol. & Manag. Mang.*, edited by G. E. Walsh *et al.*, pp. 170-212. Univ. Florida.
- Luytjes, A. 1923. De Vloedbosschen in Atjeh. *Tectona* 16: 575-601.
- Macnae, W. 1968. A General Account of the Fauna and Flora of Mangrove Swamps and Forests in the Indo-west-Pacific Region. *Advan. Mar. Biol.* 6: 73-270.
- McKenzie, D. P.; and Sclater, J. G. 1973. The Evolution of the Indian Ocean. *Sci. Amer.* 228: 62-74.¹
- Mead, J. P. 1912. *The Mangrove Forests of the West Coast of Federated Malay States*. Govt. Printer.²
- Montford, H. H. 1970. The Terrestrial Environment during Upper Cretaceous and Tertiary Times. *Proc. Geol. Ass.* 81: 181-204.¹
- Muller, J. 1970. Palynological Evidence on Early Differentiation of Angiosperms. *Biol. Rev.* 45: 417-450.¹
- 小川房人. 1974. 『熱帯の生態』共立出版. 98 p.
- 小倉 謙. 1940. 「『マングローブ』及湿地産植物ノ異常根ノ諸型ニ就イテ」『植物学雑誌』54: 389-404.
- Pool, D. J.; Snedaker, S. C.; and Lugo, A. E. 1977. Structure of Mangrove Forests in Florida, Puerto Rico, Mexico, and Costa Rica. *Biotropica* 9 (3): 195-212.
- Rabinowitz, D. 1978. Early Growth of Mangrove Seedlings in Panama, and an Hypothesis Concerning the Relationship of Dispersal and Zonation. *J. Biogeogr.* 5: 113-133.
- Schimper, A. F. W. 1891. *Die Indo-malayische Strandflora*.
- Scholander, P. F.; Dam, L. van; and Scholander, S. I. 1955. Gas Exchange in the Roots of Mangroves. *Am. J. Bot.* 42: 92-98.
- Schuster, W. H. 1952. *Fish Culture in Brackish Water Ponds in Java. Spec. Pub. Indo-Pac. Fish Council.* 1. 143 p.³
- Shidei, T.; and Kira, T., eds. 1977. *Primary Productivity of Japanese Forests—Productivity of Terrestrial Communities*. JIBP Synthesis. Vol. 16. Univ. Tokyo Press. 289 p.
- Snedaker, S. C. 1982. Mangrove Species Zonation: Why? In *Tasks for Vegetation Science*, edited by D. N. Sen and K. S. Rajpurohit, Vol. 2, pp. 111-125. Hague: Junk.
- Srivastava, P. B. L. 1980. Research Proposals for Mangrove Vegetation in Malaysia. In *Workshop on Mangrove and Estuarine Vegeta-*

- tion 10th December 1977, edited by P. B. L. Srivastava and Razali Abdul Kader, pp. 64-75. Faculty of Forestry, Universiti Pertanian Malaysia.
- Steenis, C. G. G. J. van. 1958. Rhizophoraceae —The Introductory Matter on Ecology. In *Flora Malesiana*, Ser. I, Vol. 5, pp. 429-447.
- . 1962. The Distribution of Mangrove Plant Genera and Its Significance for Paleogeography. *Kon. Neder. Akad. van Wetensch* 65: 164-169.⁴
- Sukardjo, S.; and Kartawinata, K. 1978. Mangrove Forest in Banyuasin Estuary, South Sumatra. In *Seminar on Mangrove and Estuarine Vegetation in SEAsia*. Selangor, Malaysia.
- Theophrastus. 305 B. C. *Historia Plantarum* IV (7): 4-7.²
- Tomlinson, P. B.; Primack, R. B.; and Bunt, J. S. 1979. Preliminary Observations on Floral Biology in Mangrove Rhizophoraceae. *Biotropica* 11 (4): 256-277.
- Troll, W.; and Dragendorff, O. 1931. Über die Luftwurzeln von *Sonneratia* L. und ihre Biologische Bedeutung. *Planta* 13: 311-473.
- Walsh, G. E. 1974. Mangroves: A Review. In *Ecology of Halophytes*, edited by R. J. Reimold and W. H. Queen, pp. 51-174. Academic Press.
- . 1977. Exploitation of Mangal. In *Wet Coastal Ecosystems, Ecosystems of the World, I*, edited by V. J. Chapman, pp. 347-362. Amsterdam: Elsevier.
- Walsh, G. E.; Ainsworth, K. A.; and Rigby, R. 1979. Resistance of Red Mangrove (*Rhizophora mangle* L.) Seedlings to Lead, Cadmium, and Mercury. *Biotropica* 11 (1): 22-27.
- Walter, H.; and Steiner, M. 1936. Die Ökologie der Ost-afrikanischen Mangroven. *Z. Bot.* 30: 65-193.
- Watson, J. G. 1928. *Mangrove Forests of the Malay Peninsula*. *Malayan Forest Records*. 6. 275 p.
- Woodwell, G. M.; and Pecan, E. V., eds. 1973. *Carbon and the Biosphere. Brookhaven Symposium in Biology* 24. Springfield. 392 p.
- 山田 勇; Soekardjo, S. 1979. 「南スマトラ低湿地の森林植生」『東南アジア研究』17 (3): 33-51.

注：文献末尾の数字1-5は以下の著作から引用。

1. Chapman [1975]
2. Chapman [1976]
3. Macnae [1968]
4. Walsh [1974]
5. Walsh [1977]