

特集・研究と実務を架橋する実践的地域研究

ナミビア北西部，モパネサバンナの植生に与えるシロアリ塚の影響

山 科 千 里 *

Negative Impacts of Termite Mounds on the Vegetation in Mopane Savanna
in Northwestern Namibia

YAMASHINA Chisato*

The purpose of this study is to clarify the impact of termite mounds on the vegetation of mopane (*Colophospermum mopane*) savanna in Northwestern Namibia. This area is a part of a mopane zone with a high distribution of termite mounds. Much previous research on termite mounds has been conducted in humid tropical areas. Such studies have found termite mounds to have high fertility and thus to be a key factor in vegetation dynamics. Few studies, however, have focused on the relationship between termite mounds and vegetation in arid or semi-arid areas, and the impact of the mounds on savanna vegetation remains unclear. In the area where I conducted research, almost all termite mounds were found together with trees. The composition of tree species on the mounds reflected the composition in the surrounding vegetation, but *Combretum* spp. dominated slightly more than other species. The rate of withered trees, especially *Terminalia prunioides*, was higher on the mounds than on the ground. Moreover, termite mounds were extracted as one of the parameters of tree withering from a statistical model analysis using a generalized linear model (GLM). As a result of this study, termite mounds appeared to act as negative factors in vegetation growth on or near the mounds. The mounds should, therefore, be taken into account as one of the factors that disturb vegetation dynamics in mopane savanna.

1. は じ め に

サバンナ植生は草本と木本が共存することに特徴づけられる。サバンナにおける草本と木本の共存状態や植生の動態は、植物の根の深度に決定されるとするルートニッチ説 [Walter 1971] や、野火・採食圧・水分・養分などの攪乱に決定されるとする攪乱要因説 [Sholes and

* 京都大学大学院アジア・アフリカ地域研究研究科, Graduate School of Asian and African Area Studies, Kyoto University

2010 年 4 月 23 日受付, 2011 年 2 月 8 日受理

Archer 1997] などによって説明されている。さらに、サバンナでは降雨が空間的に偏在すること [Wiegand *et al.* 2005] や空間的に不均一な場所があることで、パッチ状の植生が形成され、その植生が時空間的に変化するというパッチ動態が提唱されている [Jeltsch *et al.* 1998]。局所的に不均一な場所としては、動物の糞の堆積場所や水路・シロアリ群・小動物の巣穴などが検討されている。Abbadie *et al.* [1992] は、シロアリ塚をひとつのパッチとみなし、樹木の動態において重要な役割を担うことを指摘した。また、植生のパッチ動態において、シロアリ塚は地形や土壌の養分・水分条件などの点で不均一な場所のひとつとなり、厳しい環境下では樹木の避難場所となることも指摘されている [Traore *et al.* 2008]。このように、シロアリ塚が植生の動態へも影響を与えるパッチとなる主要因のひとつに、シロアリ塚の土が養分を豊富に含むことがあげられる [e.g. Lee and Wood 1971; Wood 1988]。シロアリ塚の土が肥沃なために塚の上では植物の密度や種数が増加することや、それに伴ってそれらの植物を利用する動物の個体数や多様性が維持されることも指摘されている [Flemig and Loveridge 2003; Loveridge and Moe 2004; Mobæk *et al.* 2005]。

以上のように従来の研究では、シロアリ塚が動植物の生存に貢献することが指摘され、これらの研究は主にミオンボ林などの比較的湿潤な地域で行なわれてきた。これに対して、乾燥・半乾燥地ではシロアリの排出物や塚表面の硬さが植物の生育を抑制する例も報告されている [Rogers *et al.* 1999; Glover *et al.* 1964]。しかし、乾燥・半乾燥地におけるシロアリ塚と植物に関する研究では、特定の植物との関係やシロアリ塚の上やその周囲の狭い範囲での植生とのかかわりに焦点が当てられ、地域の植生動態へシロアリ塚が与える影響については十分に検討されていない。

ナミビア北西部は年降水量が 350 mm 以下の半乾燥地にあたり「モパネサバンナ (mopane savanna)」と呼ばれる植生帯に分類される [Giess 1971]。モパネ (*Colophospermum mopane*) はマメ科ジャケツイバラ亜科の半落葉樹で、南部アフリカの南緯 20° 付近にモパネ植生帯を形成している [Mapaure 1994]。モパネ植生は、低木が疎らに生育するモパネサバンナから、20 m 近い高木が林立するモパネウッドランドまでその景観はさまざまである。同植生帯内部での地域差は水分や土壌・地形条件によるものであること [Hempson *et al.* 2007; Mlambo 2006] や、*C. mopane* は一般に単一種で純林を形成し林内は下層植生が乏しいこと [Weger and Coetzee 1978]、野火や他種との競合に弱いこと [White 1983] などが指摘されている。しかし、*C. mopane* の分布の規定要因や、隣接植生帯との関係などその植生動態は十分に明らかになっていない。また、地域に暮らす人々は建材や薪材、薬などとして *C. mopane* の材を頻繁に利用しており、*C. mopane* の葉を採食するモパネワーム (ヤマユガの幼虫) も食用として人々の重要なタンパク源となっている。さらに、モパネ植生帯で行なわれている生業のひとつに牧畜があり、牧畜を行なう際の放牧地としてもその植生は重要である。このように、*C.*

mopane は地域の人々にとって重要な資源であり，かわりが深い．しかし，モパネ植生帯の生態的特徴や人間活動が植生へ与える影響は十分に明らかになっていない．また，サバンナ植生は厳しい環境下に成立する植生であり，気候や人為の影響に敏感に反応する．実際にサバンナ地域では沙漠化や植生荒廃，アカシアなどの低木が密生し放牧活動などに影響を与えるブッシュエンクロッチメント [e.g. Kerstin *et al.* 2005; Roques *et al.* 2001] などが問題として指摘されている．このような問題の検討を含め，モパネ植生帯における植生の動態や人間活動とのかかわりを明らかにし，その変化を追うことは，地域の環境を捉えるうえで重要である．また，この地域には広い範囲にわたりシロアリ塚が分布し，それらの多くに樹木が存在している．

以上から，本稿の目的はナミビア北西部のモパネサバンナにおいてシロアリ塚と樹木の関係性を明らかにし，シロアリ塚がモパネサバンナの植生動態に影響を与える一因であるかを検討することである．

2. 調査地概要・調査方法

2.1 調査地概要

調査はナミビア北西部に位置する，クネネ州 (Kunene Region) ・オンバズ村 (Ombazu: 17° 80'S, 13° 76'E) 周辺で行なった (図 1)．クネネ州は面積 11.5 万 km²，人口 6.9 万人であり，ナミビア共和国 13 州の中で 2 番目に人口密度の低い州である [Republic of Namibia 2003]．調査地は州都であるオプウォ (Opuwo) の北，約 40 km に位置している．オプウォ周辺には，牧畜民であるヘレロ (Herero) やヒンバ (Himba) が暮らし，ウシやヤギの牧畜を主な生業としている．オンバズ村にもヘレロ・ヒンバや農牧民であるゼンバ (Dhimba) の人々が暮らしている．人口は 300 人ほどだが，ヒンバの人々は頻繁に住居を移動させるため村の人口は変動が大きい．

降雨は 10 月から 4 月にかけての雨季にまとまって降り，雨季の平均降水量は 290.8 mm，乾季の平均降水量は 2.1 mm である¹⁾ [Namibia meteorological services 1939-1998]．年平均気温は 20~22°C で，最寒月は 7 月から 8 月，最暖月は 2 月である [Mendelsohn *et al.* 2002]．最寒月には気温が 6°C 近くまで下がり，最暖月には日中 35°C 以上になる．

クネネ州の地形は起伏に富み，標高 0 m の海岸部から内陸には標高 1,600 m ほどの丘陵地が広がる．調査村は，標高 1,200-1,400 m のペディメント²⁾ 上に立地し，北部ほど標高が高い．地質は 6.5-7.3 億年に堆積した Otavi 層群に当たり，基盤岩は苦灰岩 (dolomite) や火山岩 (volcanic rocks)，変成岩である珪岩 (quartzite) や千枚岩 (phyllite) などで構成されてい

1) Namibia meteorological services, Opuwo rain fall data 1940-1996 から算出．ただし，1940 年から 1996 年のうち 25 年分には欠損データが含まれ，降水量の算出には欠損データのない 28 年分を使用した．

2) 乾燥地の丘陵地にみられる侵食緩斜面．

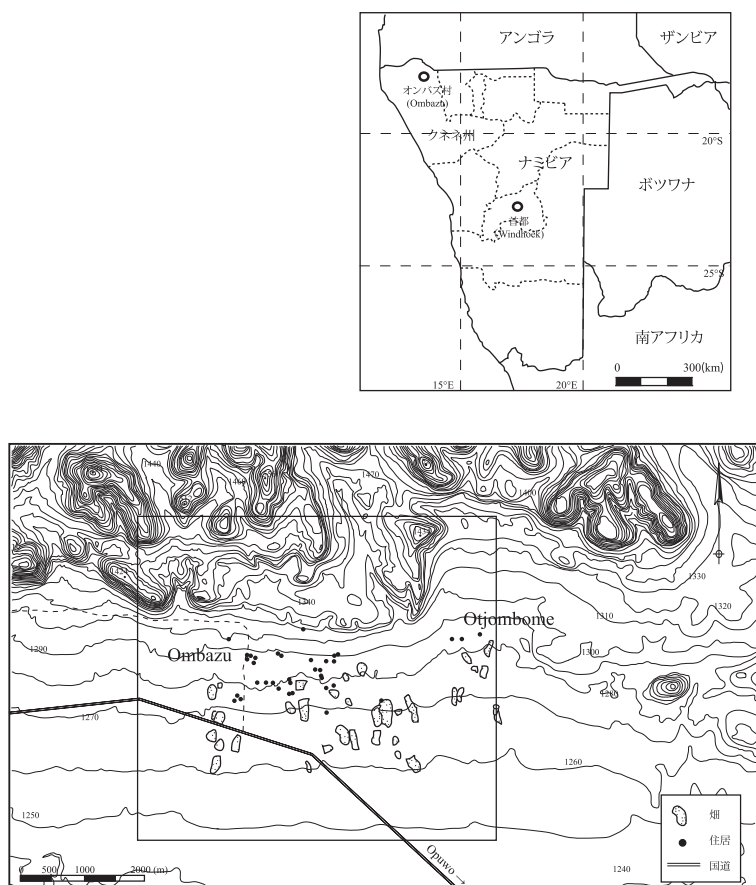


図 1 ナミビアにおける調査地の位置（上図）と調査地周辺の地形図（下図）

* Otjombome は隣村である。

* 図中の方眼枠は図 2（上図），図 3 の表示範囲を示す。

る [Geological Survey of Namibia 2002]。丘陵地斜面では基盤岩の露出がみられ，平坦地は赤褐色土壌の Chromic Cambisols に覆われる [Mendelsohn *et al.* 2002]。

植生は *C. mopane* の優占する低木疎開林が広がる。*C. mopane* の葉は 2 枚の小葉をもち，その葉は乾季の終わりまで残ることから家畜や野生動物の乾季の重要な栄養源となる [Timberlake 1995]。雨季に緑色の小さな花を咲かせ，5 cm ほどの半月状の実をつける。実は熟すと茶色になる薄い莢に覆われ，中に平たい種子をもつ。実は表面から分泌される樹脂によって粘性をもつ。種子は主に風によって散布される [Timberlake 1995]。

ナミビア北西部には 20 種以上のシロアリが分布する [Coaton 1972; Coaton and Sheasby 1973a, 1973b, 1973c, 1973d, 1974, 1975] が，そのうち地表部に大きな塚を作るものはキノコシロアリ亜科の *Macrotermes*, *Odontotermes* とテングシロアリ亜科の *Trinervitermes* であ

ると考えられる。³⁾

2.2 調査方法

調査地の地形を現地観察と5万分の1地形図の判読により平地・ペディメント下部・ペディメント上部の3つの地形面に分類し、各地形面においてコドラートを用いた植生調査とシロアリ塚の調査を行なった。

植生調査はコドラートを用いた一定面積の毎木調査と各シロアリ塚における地点調査の2つの方法で行なった。コドラートは10 m四方のものを25個、20 m四方のものを32個設置した。これら57個のコドラートのうちシロアリ塚を含むものは26個、シロアリ塚を含まないものは31個である。⁴⁾ 毎木調査では、コドラート内に出現した樹木の樹種・樹高と樹木の状態を記載した。樹木の状態は生木・枯死木を分類し、伐採の有無についても記載した。樹種の同定はWyk and Wyk [1997]をもとに行ない、不明のものはナミビア植物園(National Herbarium of Namibia)に同定を依頼した。樹高3 m以下の樹木は折尺を用いて測定し、3 m以上の樹木はクリノメーターと巻き尺を用いて樹木までの距離と樹木頂部までの仰角を測定し、算出した。樹木の実生は出現した際に随時記録した。また、20 m四方のコドラート32個中、住居や耕作地周辺で草本が除去された跡のある6個のコドラートを除き、26個のコドラートにおいて2 m四方の調査区を設置し、草本の植被率を測定した。

調査村周辺の約10 km²内で、GPSを用いてシロアリ塚の分布をプロットし、分布図を作製した。ただし、塚基部の直径が1 m未満のものは対象外とした。また、平地に30 m四方コドラートを2つとペディメント下部に50 m四方コドラートを1つ設置し、シロアリ塚の分布密度を調査した。ペディメント上部では、シロアリ塚が少ないため、分布密度の調査は行っていない。プロットしたすべてのシロアリ塚で出現した樹木の有無・樹種・樹高と樹木の状態を記載した。シロアリの同定は、兵アリ・職アリのサンプルを用いて、Uys [2002]に従い行なった。

地形や地質の異なる5地点とシロアリ塚4地点の計9地点で土壤サンプルを採取し、土壤の窒素・炭素値の測定を行なった。4地点のシロアリ塚のうち3地点で比較対象としてシロアリ塚から2 m以上離れた地点の土壤も採取した。1地点では、シロアリ塚から2 m以上離れた地点で基盤岩が露出し、土壤サンプルが採取できなかった。サンプルはすべて深度10 cm

3) ナミビアに生息するシロアリの種ごとの分布図 [Coaton 1972; Coaton and Sheasby 1973a, 1973b, 1973c, 1973d, 1974, 1975] からナミビア北西部に生息する23種のシロアリを特定した。また、分布と塚の形成・形態などの特性を含めて検討し、*Macrotermes*, *Odontotermes*, *Trinervitermes* の3属を特定した。

4) 10 m四方コドラート：平地15個(シロアリ塚あり5, シロアリ塚なし10), ペディメント下部7個(シロアリ塚あり2, シロアリ塚なし5), ペディメント上部3個(シロアリ塚あり0, シロアリ塚なし3), 20 m四方コドラート：平地15個(シロアリ塚あり10, シロアリ塚なし5), ペディメント下部9個(シロアリ塚あり5, シロアリ塚なし4), ペディメント上部8個(シロアリ塚あり4, シロアリ塚なし4)。

から採取した。土壌の分析には、N/C アナライザー（住化分析センター SUMIGRAPH NC-22F）を使用した。

調査は 2006 年 8 月から 2007 年 2 月と 2008 年 9 月から 2009 年 2 月にかけて計約 11 ヶ月間行なった。

2.3 解析方法

2.3.1 植物社会学的手法による植生分布、植生構造の分析

植生調査によるデータから調査地周辺の植生分布・植生構造を分析するため、ブラウンプラシケの植物社会学的手法により分析を行なった。20 m 四方コドラートの毎木調査から得られた樹木の樹種・個体数のデータから、全コドラートを通じた出現率が 60% 以上の種、出現回数 3 回から出現率が 60% 未満の種（標徴種）に分類した。また、標徴種を用いて種間での出現状態の対立性や同調性から植生群落の抽出を試みた。

2.3.2 シロアリ塚と樹木に関する分析

シロアリ塚と樹木との関係を明らかにするため、シロアリ塚に出現した樹木とシロアリ塚の外に出現した樹木について樹種や生死、形態の比較・分析を行なった。その際、樹木に対するシロアリ塚の影響が塚の上のみか、その周辺にも及ぶかを検討するため、シロアリ塚を含むコドラートと含まないコドラートで比較した（図 2）。シロアリ塚を含む 20 m 四方のコドラートに出現した樹木は、シロアリ塚から半径 20 m 以内に出現した樹木であり、「シロアリ塚の近くに出現した樹木」とした。また、シロアリ塚を含まないコドラートに出現した樹木は、シロアリ塚から 20 m 以上離れた場所に出現した樹木であり、「シロアリ塚から離れた場所に出現した樹木」とした。ただし、シロアリ塚の近くに出現した樹木には、コドラート内のシロアリ塚の上に出現した樹木は含めていない。以下、便宜的に「シロアリ塚の近くに出現した樹木」を Near, 「シロアリ塚から遠く離れた場所に出現した樹木」を Far と記述する。

2.3.2 ① カイ 2 乗検定によるシロアリ塚上の枯死木の樹種と特徴的な樹木の分析

シロアリ塚にみられる枯死木の特徴を明らかにするため、シロアリ塚とシロアリ塚の外に出現した *C. mopane*・*Terminalia prunioides*・*Combretum* spp. の 3 種の枯死木と生木の本数についてカイ 2 乗検定を行なった。検定は、枯死木の種組成が生木の種組成と同じであると仮定して行なった。シロアリ塚の外に出現した樹木は Near と Far に分けて検定を行なった。ただし、シロアリ塚から離れた場所には *Combretum* spp. の枯死木がなく期待値が 5 本以下になることから、*C. mopane* と *T. prunioides* の枯死木・生木本数を用いて検定を行なった。また、データには、枯死木の樹種判定を行なったシロアリ塚 164 個上の樹木 303 本、シロアリ塚の近くに出現した樹木 (Near) 443 本、シロアリ塚から離れた場所に出現した樹木 (Far) 524 本を使用した。同様に、シロアリ塚に顕著に出現する樹木を特定するためシロアリ塚とシロアリ塚から離れた場所に出現した *Combretum* spp. の本数についてカイ 2 乗検定を行なった。

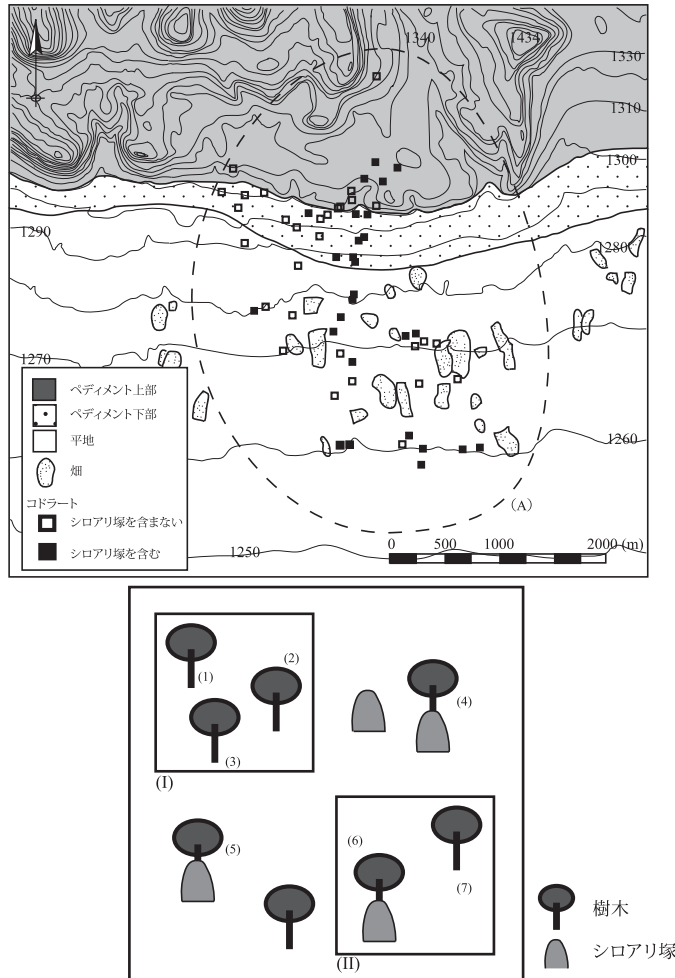


図2 調査地に設置したコドラートの分布（上図）と樹木調査の模式図（下図）

（上図）

* コドラートの大きさは図に反映されていない。

* 上図中の点線（A）はシロアリ塚をGPSでプロットした約10 km²の範囲を示す。

（下図）

* （I）はシロアリ塚を含まないコドラート，（II）はシロアリ塚を含むコドラートを示す。

* 樹木を分析する際，「シロアリ塚に出現した樹木」は（4）（5）（6）を対象とし，「シロアリ塚の近くに出現した樹木（Near）」は（7），「シロアリ塚から離れた場所に出現した樹木（Far）」は（1）（2）（3）の樹木を対象とした。

2.3.2 ② 一般化線形モデルによる樹木の枯死要因の分析

樹木の枯死にかかわる要因を明らかにするため，統計ソフトR [R Development Core Team 2009] の一般化線形モデル（GLM）によるモデル選択を用いて解析を行なった．*C. mopane* と *T. prunioides*, *Combretum* spp. において各樹木の生死を生が alive，死が dead の2項応答

変数とし、応答変数に従う確率分布を二項分布、連結関数をロジット (logit) とした統計モデルを作成した。説明変数は地形・伐採の有無・樹木の場所とした。応答変数、説明変数ともにすべて因子型であり、観測樹木個体数は *C. mopane*・*T. prunioides*, *Combretum* spp., 各々 576・264・56 本である。説明変数の地形は分類した 3 つの地形面を、平地が P, ペディメント下部が L, ペディメント上部が H とし、伐採の有無は樹木の一部でも伐採されているものを伐採あり (cut), そうでないものを伐採なし (not cut) とした。樹木の場所はシロアリ塚に出現した樹木を M, シロアリ塚の近くに出現した樹木を Near, シロアリ塚から離れた場所に出現した樹木を Far とし解析を行なった。また, *Combretum* spp. はほとんど伐採を受けていなかったため、説明変数は樹木の場所と地形のみを用いて分析を行なった。最適モデルの選択は AIC (赤池情報量基準) を基に行なった。

3. 調査結果

3.1 調査地の地形と植生の分布

以下に、分類した平地・ペディメント下部・ペディメント上部の 3 つの地形面と植生の分布を示す (図 2)。ペディメント上部は、標高 1,310 m 以上の比較的傾斜の急な地域で、地表に基盤岩の露出がみられる。一方、平地は標高 1,300 m 以下で傾斜 1° に満たない平坦面である。礫の分布はみられず、地表面は赤褐色土壌に覆われる。ペディメント下部は、ペディメント上部と平地の間に位置し、基盤岩の露出はみられないものの、礫が散在する緩傾斜面である。礫のサイズは地形面の傾斜が急になるにつれて増加した (表 1)。

植生調査の結果、調査地では 16 種の樹木が同定された。*Combretum* spp. の 37 本, *Acacia* spp. の 79 本, 不明の 15 本は葉や種子がみられなかったため、種を同定できなかった (表 1)。また, elala, omunbeke, orwii の 3 種は学名を特定できなかったため、現地名で示した。*C. mopane* は、すべてのコドラートで出現し優占種となっていた。次いで, *T. prunioides* が 80% のコドラートに出現した。また, *Grewia flavescens*, *Commiphora glaucescens*, *Commiphora mollis*, *Ximenia americana*, *Rhigozum brevispinosum*, *Catophractes alexandri*, *Berchemia discolor*, *Mundulea sericea* の 8 種が植物群落の 5% 以上を占める標徴種として抽出された。また, *Combretum* spp. と *Acacia* spp. は *T. prunioides* に次いで多く出現したが、種が同定できていないため標徴種となり得るかは不明である。*Commiphora* spp. や *Grewia* spp. などはペディメント下部や上部に多く出現する傾向がみられた。しかし、標徴種は出現回数が少ないこと、また、分布は局所的で同時に出現する種に規則性がみられなかったことから、明瞭な植物群落は抽出されなかった。

出現樹種は、地形別にみると平地・ペディメント下部・ペディメント上部の順に種数が増加し、3,200 m² あたり平地では 7 種、ペディメント下部・上部はそれぞれ 15 種・18 種であっ

表 1 地形別，シロアリ塚からの距離別の出現樹木種組成

科名	種名	平地		ペディメント下部		ペディメント上部	
		Far ¹⁾	Near (シロアリ塚)	Far	Near (シロアリ塚)	Far	Near (シロアリ塚)
CAESALPINIACEAE	<i>Colophospermum mopane</i>	99	47 (1)	63	63 (8)	60	27 (2)
COMBRETACEAE	<i>Terminalia prunioides</i>	21	15 (1)	24	25	44	21 (1)
"	<i>Combretum</i> spp.	—	1 (1)	2	5	5	24
MINOSACEAE	<i>Acacia</i> spp.	—	1	19	14	30	15
TILIACEAE	<i>Grewia flavescens</i>	—	5	—	4	53	37
"	<i>Grewia tenax</i>	—	—	—	—	—	3
OLACACEAE	<i>Ximenia americana</i>	—	1	4	9	1	1
BURSERACEAE	<i>Commiphora mollis</i>	—	—	—	1	1	1
"	<i>Commiphora glaucescens</i>	—	—	—	4	6	3
FABACEAE	<i>Mundulea sericea</i>	—	—	3	1	5	—
RHAMNACEAE	<i>Berchemia discolor</i>	—	—	2	(1)	1	1
BIGNONIACEAE	<i>Catophractes alexandri</i>	—	1	—	2	—	3
"	<i>Rhigozum brevispinosum</i>	—	—	—	2	2	3
EUPHORBIACEAE	<i>Spirostachys africana</i>	—	—	4	—	—	—
SIMARUBACEAE	<i>Kirkia acuminata</i>	—	—	—	—	—	1
ANACARDIACEAE	<i>Sclerocarya birra</i>	—	—	—	—	2	—
STERCULIACEAE	<i>Sterculia africana</i>	—	—	—	—	—	1
BOMBACACEAE	<i>Adansonia digitata</i>	—	—	—	—	—	1
—	<i>elala</i> ²⁾	—	—	1	—	—	—
—	<i>omunbeke</i> ²⁾	—	—	—	—	1	—
—	<i>orwii</i> ²⁾	—	—	—	1	28	—
—	不明	2	—	3	1	1	8
—	枯死木	22	29 (4)	8	22 (3)	7	9 (2)
total		144	100 (7)	133	154 (12)	247	159 (5)
面積 (m ²)		1600	1600	1600	1600	1600	1600
樹木密度 (ha)		900	669	831	1038	1544	1025
枯死木率 (%)		15.3	29.0 (57.1)	6.0	14.3 (25.0)	2.8	5.7 (40.0)
疎蔽度 (%)		0	0	30	30	50	30
礫サイズ		—	—	小—中	小—大	中—基盤	中—基盤
草本被覆率 (%)		50	65	15	30	30	40

1) 表中の「Far」はシロアリ塚を含まないコドラート 4 個 (20m 四方×4つ=1,600m²)，「Near」はシロアリ塚を含むコドラート 4 個 (20m 四方×4つ=1,600m²) の合計の観測値を示した。ただし，「Near」にはシロアリ塚上の樹木は含まない，シロアリ塚上の樹木個体数は () 内に示し，樹木密度はシロアリ塚上の樹木を含め算出した。

2) 表中の *elala*, *omunbeke*, *orwii* は学名が不明なため，現地名で示した。

た。平地では *C. mopane* が出現樹木個体数の 59.8% を占めていたが、ペディメント上部では *C. mopane* の占める割合は 21.4% であり、低木の *G. flavescens* の個体数が最も多くなった。シロアリ塚との距離で比較すると、シロアリ塚から離れた場所 (Far) に比べ、シロアリ塚の近く (Near) で出現樹種数が多い傾向がみられた。草本の植被率は、ペディメントで 15-40% であったのに対して平地では 50-65% であり、シロアリ塚から遠いところに比べ近くで植被率が高くなる傾向がみられた。

1 ha あたりの出現樹木個体数は、平地で 784 本、ペディメント下部で 934 本、ペディメント上部で 1,284 本であった。シロアリ塚との距離で比較すると、平地とペディメント上部ではシロアリ塚の近くに比べ、離れた場所で樹木密度が高くなったが、ペディメント下部では逆の結果となり顕著な傾向はみられなかった。また、枯死木の割合はペディメント上部・ペディメント下部・平地の順に高くなり、平地では全出現樹木個体数の 20.9% が枯死していた。さらに、シロアリ塚との距離でみると、シロアリ塚から離れた場所に比べて近くで樹木の枯死率が高くなる傾向がみられた。

3.2 シロアリ塚と植生のかかわり

3.2.1 シロアリ塚の分布とシロアリ塚に出現する樹木

調査の対象とした約 10 km² 内で直径 1 m 以上のシロアリ塚 386 個を GPS でプロットした (図 3)。386 個のシロアリ塚のうち、すでに放棄され塚の侵食が始まっているものが 120 個、作りなおされた跡がみられシロアリがまだ使用している新しいものが 60 個、人によって壊されているものが 41 個⁵⁾ であった。その他の 165 個のシロアリ塚は塚の状態が判別できなかった。新しい塚のうち 10 個を壊したが、シロアリが観察された塚は 3 個のみで、それらのシロアリはすべて *Macrotermes* spp. であった。シロアリ塚の分布は偏りがみられ、平地では 1 ha あたり 22 個分布していたのに対して、ペディメント下部では 1 ha あたり 8 個分布していた。

プロットしたシロアリ塚 386 個のうち、358 個のシロアリ塚 (92.7%) に樹木が出現し、樹木のないシロアリ塚は 28 個 (7.3%) であった。シロアリ塚 386 個に出現した総樹木個体数は 656 本であり、シロアリ塚 1 個あたりに出現した樹木の平均個体数は 1.7 本であった。平地におけるシロアリ塚の分布密度・樹木密度とシロアリ塚に樹木が出現する割合・樹木本数から、出現樹木全体においてどの程度の割合でシロアリ塚が形成されているかを算出すると、4.4% となった。⁶⁾ したがって、平地では出現樹木 100 本に対して、4 本強の樹木にシロアリ塚が形成されることになる。

5) この地域では、シロアリ塚の土とウシの糞、水を混ぜたもので住居の壁を作るため、人々はしばしばシロアリ塚を壊す。

6) 平地のシロアリ塚密度 (22 個/ha) × 樹木の出現するシロアリ塚の割合 (92.7%) × シロアリ塚 1 個あたりの平均樹木個体数 (1.7 本/個) / 平地の樹木密度 (784 本/ha) × 100。

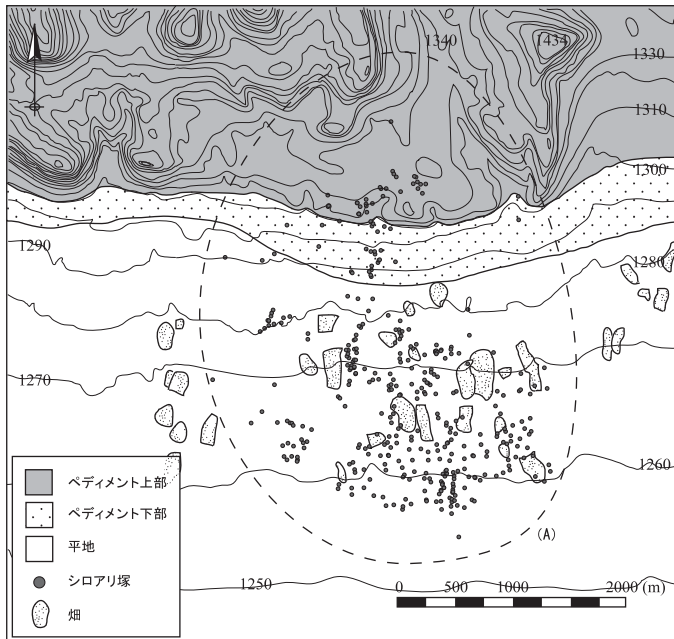


図3 調査村周辺の地形分類とシロアリ塚の分布

* 図中の点線 (A) はシロアリ塚を GPS でプロットした約 10 km² の範囲を示す。

* 畑の中にもシロアリ塚の分布がみられたが、畑内はすべてのシロアリ塚をプロットしていない。

シロアリ塚に出現した樹木の樹種をみると *C. mopane* が最も多く、枯死木を含めた全樹木の 46.0%，枯死木を除く生木の 75.3% を占めた（表 2）。次いで、生木の中では、*T. prunioides* が 13.0%，*Combretum* spp. が 8.2% を占めた。シロアリ塚に出現した樹木は 9 種が同定され、さらに、種が同定されなかった *Acacia* spp., *Combretum* spp. もみられた。シロアリ塚に出現した樹木は、シロアリ塚の外に出現した樹木に比べ種数が減少するが、シロアリ塚に特有の種はみられなかった（表 1，表 2）。次に、出現個体数をみるとどの地形面においても、シロアリ塚の外に比べシロアリ塚で *Combretum* spp. の出現個体数が多い傾向がみられた。シロアリ塚に出現した樹木 656 本のうち *Combretum* spp. は 33 本を占めるのに対して、シロアリ塚から離れた場所では、樹木個体数 524 本のうち *Combretum* spp. は 7 本であり、検定の結果、シロアリ塚では *Combretum* spp. が有意に多く出現するといえる（ $\chi^2=11.04$, $P=0.0008917<0.05$ ）。ただし、ベディメント上部・下部に分布するシロアリ塚は個数が少ないため、地形別の傾向は不明である。

以上から、シロアリ塚に出現した生木のうち、88.3% が *C. mopane* と *T. prunioides* で占められる。*Combretum* spp. は 8.2% だがシロアリ塚で特に出現個体数が多くなっていた。以下では主にこの 3 種の樹木を対象として分析を行なった。

表 2 シロアリ塚に出現した樹木の地形別種組成

科名	種名	平地	ペディメント下部	ペディメント上部
CAESALPINIACEAE	<i>Colophospermum mopane</i>	278	11	13
COMBRETACEAE	<i>Terminalia prunioides</i>	48	1	3
	<i>Combretum</i> spp.	21	10	2
MINOSACEAE	<i>Acacia</i> spp.	1	—	—
OLACACEAE	<i>Ximenia americana</i>	2	—	1
BURSERACEAE	<i>Commiphora glaucescens</i>	—	—	3
RHAMNACEAE	<i>Berchemia discolor</i>	—	3	—
BIGNONIACEAE	<i>Catophractes alexandri</i>	1	—	—
SIMAROUBACEAE	<i>Kirkia acuminata</i>	—	—	1
STERCULIACEAE	<i>Sterculia africana</i>	—	—	1
CAPPARACEAE	<i>Boscia foetida</i>	1	—	—
—	枯死木	223	18	14
	total	575	43	38
	面積 (m ²) ¹⁾	2654 (313)	147 (22)	148 (23)
	礫被度 (%)	0	0	0
	草本被覆率 (%)	0-10	0-10	0-10

1) シロアリ塚の面積は、シロアリ塚の直径から円または楕円の面積として算出し、各地形面ごとに合計した。() 内はシロアリ塚の個数を示す。

3.2.2 シロアリ塚に出現する樹木の形態と草本の分布

シロアリ塚とシロアリ塚の外に出現した *C. mopane*, *T. prunioides*, *Combretum* spp. の樹高を比較する。⁷⁾ これら 3 種の樹木はいずれもシロアリ塚の外に出現した樹木に比べ、シロアリ塚に出現した樹木の平均樹高が高くなっていた (図 4, (a) (b) (c))。さらに、樹高分布をみるとシロアリ塚に出現した樹木は樹高の低い個体が少ない傾向がみられる (図 4, (a') (b') (c'))。特に、*T. prunioides*, *Combretum* spp. はシロアリ塚に樹高 2 m 未満の幼樹がみられない。同様に、*C. mopane* もシロアリ塚の外に比べ、シロアリ塚上では樹高の低い樹木の割合が少ない。また、樹高が 0.3 m 以下の *C. mopane* の実生はシロアリ塚に 7 個体 (シロアリ塚 313 個中) みられた。実生が観察されたシロアリ塚はシロアリが放棄したのち時間が経過したもので風化によって崩れていた。一方、シロアリ塚の外には、シロアリ塚から離れた場所の 4,800 m² で 8 個体、シロアリ塚の近くの 5,600 m² で 6 個体の実生がみられた。⁸⁾

草本の植被率はシロアリ塚の上では 10% 以下であり、特に新しいシロアリ塚では草本はほとんどみられなかった。しかし、*C. mopane* の実生と同様に、シロアリに放棄され古くなった

7) シロアリ塚の外に出現した樹木のデータには、シロアリ塚から離れたところに出現した樹木 (Far) とシロアリ塚の近くに出現した樹木 (Near) を合わせたものを使用した。

8) Far はシロアリ塚を含まない 20 m 四方のコドラート 12 個に出現した実生の合計、Near はシロアリ塚を含む 20 m 四方のコドラート 14 個に出現した実生の合計 (ただし、シロアリ塚上にみられる実生は除く) で示した。

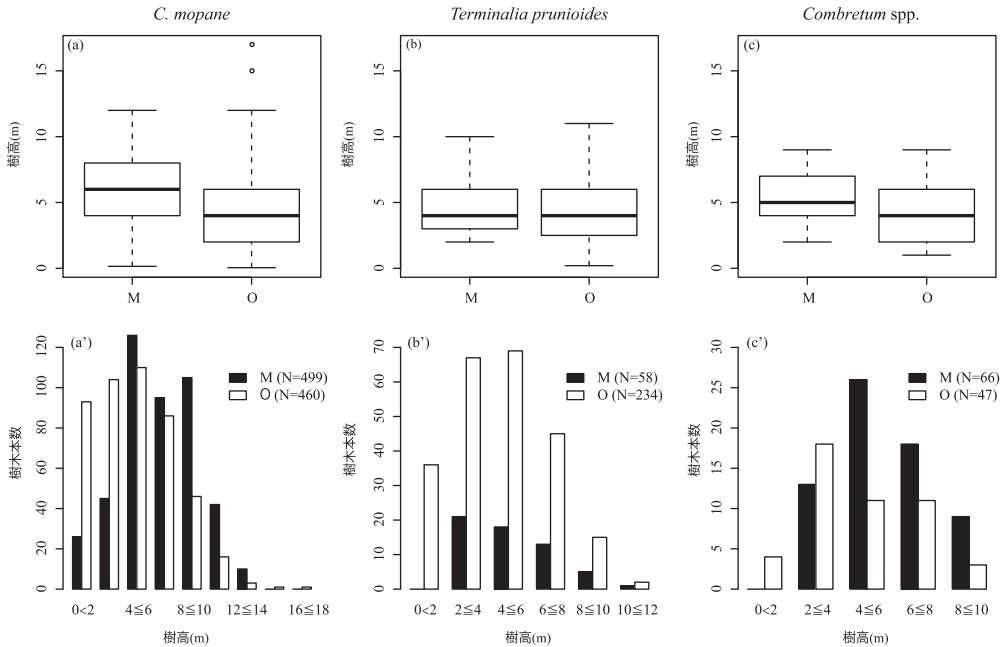


図4 シロアリ塚とシロアリ塚の外に出現した *Colophospermum mopane*, *Terminalia prunioides*, *Combretum* spp. の樹高

* M はシロアリ塚に出現した樹木，O はシロアリ塚の外に出現した樹木を示す。

* 上図 (a) (b) (c) は各樹木の樹高組成を示した箱髭図である。箱の上下がデータの75%点・25%点，箱中の横棒は中央値を示す。箱の上下にある横棒は最大値と最小値を，○は外れ値を示す。下図 (a') (b') (c') は各樹木の樹高分布を示した。

塚には疎らに草本の生育がみられた。コドラートではシロアリ塚から遠いところに比べ，シロアリ塚の近くで草本の植被率が高くなっていたが (表 1)，これらの草本はシロアリ塚の周囲に生育していた。

3.2.3 シロアリ塚と枯死木

調査の結果，シロアリ塚に多くの枯死木がみられることが明らかになった。シロアリ塚に出現した樹木 656 本のうち 255 本が枯死木であり，全体の 38.9%にあたる。一方，シロアリ塚の近くに出現した樹木では 413 本中，14.5%に当たる 60 本が枯死木であった。シロアリ塚から離れたところに出現した樹木では 524 本中，枯死木は 37 本で全体の 7.1%であった (表 1)。

枯死木の樹種をみると，シロアリ塚では同定を行なった枯死木 147 本中，*C. mopane* 55 本・*T. prunioides* 53 本・*Combretum* spp. 7 本，その他 1 本，不明 31 本となった (表 3)。また，シロアリ塚の近くに出現した樹木 (Near) においても枯死木中の *T. prunioides* の割合は生木の種組成に比べて高くなった。検定の結果，シロアリ塚上の樹木と Near では生木の種組成と枯死木の種組成が有意に異なっていた (シロアリ塚： $\chi^2=30.6691$, $p=2.189e-07<0.05$, Near：

$\chi^2=24.2021$, $p=5.554\text{e-}06<0.05$). 特に, シロアリ塚・Near とともに *T. prunioides* の枯死木が多い傾向がみられる. また, *Combretum* spp. もシロアリ塚で枯死の割合が高くなったが, 観察個体数が少ないため分析は行なわない. 一方, シロアリ塚から離れた場所に出現した樹木 (Far) では, *C. mopane*・*T. prunioides* の生木・枯死木の割合に有意差はみられず, 枯死木が生木の種組成をほぼ反映しているといえる (Far: $\chi^2=9\text{e-}04$, $p=0.9765>0.05$).

3.2.4 樹木が枯死する要因

統計モデルによって樹木の枯死要因を分析した結果, *C. mopane* では樹木の場所と伐採の有無, *T. prunioides* では樹木の場所と地形, *Combretum* spp. では樹木の場所が説明変数として選択され, 樹木の生死に影響を与えていることが明らかになった (表 4).

表 3 シロアリ塚とシロアリ塚の外に出現した各樹木の枯死木・生木本数

	シロアリ塚		Near		Far ¹⁾	
	枯死木	生木	枯死木	生木	枯死木	生木
<i>Colophospermum mopane</i>	55	119	17	145	17	221
<i>Terminalia prunioides</i>	53	24	30	62	6	89
<i>Combretum</i> spp.	7	6	2	34	0	7
その他	1	7	6	122	1	164
不明	31	0	17	8	14	5

3 種の樹木の枯死木・生木本数についての χ^2 検定	シロアリ塚	Near	Far ²⁾
	$\chi^2=30.6691$, $p=2.189\text{e-}07<0.05$	$\chi^2=24.2021$, $p=5.554\text{e-}06<0.05$	$\chi^2=9\text{e-}04$, $p=0.9765>0.05$

- 1) 表中の「シロアリ塚」に示すデータはシロアリ塚 164 個, 「Near」は 20 m 四方のシロアリ塚を含むコドラート 14 個に出現した樹木, 「Far」はシロアリ塚を含まないコドラート 12 個に出現した樹木を示す. ただし, Near にはシロアリ塚上の樹木を含まない.
- 2) シロアリ塚から離れた場所 (「Far」) では *Combretum* spp. の枯死木期待値が 5 以下になることから *Colophospermum mopane* と *T. prunioides* の 2 種において検定を行なった.

表 4 一般化線形モデルによる樹木の枯死要因のパラメーター推定値, 標準誤差と有意確率

応答変数	切片	説明変数の係数					AIC ⁽²⁾
		樹木の場所 ¹⁾		伐採	地形		
		M	Near	not cut	L	P	
<i>Colophospermum mopane</i>	-2.2602***	1.0037***	0.3640	0.6334*	na	na	581.86 (599.44)
<i>Terminalia prunioides</i>	-1.6728***	1.0353**	0.5973	na	0.2013 ^{ns}	1.5814***	315.06 (364.57)
<i>Combretum</i> spp.	-18.57	18.72	17.14	—	na	na	59.41 (64.98)

- 1) 樹木の場所 M はシロアリ塚に出現した樹木を示し, Near はシロアリ塚を含むコドラート内に出現した樹木のうちシロアリ塚上の樹木を除いたものを示す.
- 2) AIC の () 内はパラメーターがひとつと仮定したとき (Null model) の AIC 値を示す.
- 3) Wald 検定による有意確率 * $p<0.05$, ** $p<0.01$, *** $p<0.001$, ^{ns} $p\geq 0.05$
- 4) 表中の「na」は AIC (赤池情報量基準) によるモデル選択で選択されなかった変数を示す.

C. mopane においては伐採が樹木の枯死につながらず，樹木がシロアリ塚に出現するときに最も枯死率が高くなった．伐採については，伐採なし（not cut）のパラメーター推定値が正であり，伐採を受けている樹木に比べ伐採を受けていない樹木の枯死率が高いことを示している．したがって，伐採は樹木にとってマイナスの影響とならず，むしろ伐採を受けている個体の生存率が高い．この地域に暮らす人々は主に建材として多量の *C. mopane* を伐採するが，利用の際には樹木の一部のみを伐採することが多い．*C. mopane* は伐採を受けると，その後活発に萌芽し複幹化する傾向があるため，この地域では伐採が樹木の枯死要因とらないと考えられる．また，樹木の場所で比較すると，シロアリ塚に出現した樹木（M）とシロアリ塚の近くに出現した樹木（Near）のパラメーター推定値が正となった．これは，シロアリ塚から離れた場所の樹木（Far）に比べ，M と Near の樹木の枯死率が高いことを示している．また，パラメーター推定値は，Near に比べ M の値が大きいため，*C. mopane* の枯死率は Near の樹木よりも M の樹木が高い．したがって，シロアリ塚で樹木の枯死率が最も高くなり，場所による樹木の枯死率を比較すると，

シロアリ塚から遠い樹木（Far）＜シロアリ塚に近い樹木（Near）＜シロアリ塚上の樹木（M）
となる．

T. prunioides においても，樹木の場所で比較するとシロアリ塚の上に出現した樹木（M）とシロアリ塚近くに出現した樹木（Near）のパラメーター推定値が正であることから，M と Near ではシロアリ塚から離れた場所の樹木（Far）に比べ，枯死率が増加する．また，*C. mopane* と同様に Near のパラメーター推定値に比べ，M の推定値が大きいため，樹木の枯死率は M で最も高くなる．場所による樹木の枯死率は，

シロアリ塚から遠い樹木（Far）＜シロアリ塚に近い樹木（Near）＜シロアリ塚上の樹木（M）
となり，*C. mopane* と同様の結果になった．

地形の因子はペディメント下部（L）と平地（P）ともにパラメーター推定値が正であることから，ペディメント下部と平地における樹木の枯死率はペディメント上部（H）に比べ増加する．したがって，樹木の枯死率は，

ペディメント上部（H）＜ペディメント下部（L）＜平地（P）
となる．

Combretum spp. においては，樹木の場所のみが説明変数として選択され，*C. mopane* や *T. prunioides* と同様にシロアリ塚に出現した樹木が最も枯死率が高くなった．シロアリ塚の近くに出現した樹木（Near）の枯死率は，シロアリ塚に出現した樹木に比べて低くなり，樹木の

場所と枯死率の関係は *C. mopane* や *T. prunioides* と同様の結果であった。しかし、モデルを作成した際の標準誤差が非常に大きくなったため、データ数を増やすことや異なる因子を追加するなどして、再度分析をする必要がある。

3.3 シロアリ塚の土、周辺土壌の成分と土性

土壌成分を分析した結果、シロアリ塚とその周辺で土壌に含まれる窒素・炭素量が異なることが明らかになった（表 5）。3 地点のシロアリ塚（表 5，地点番号 1・2・4）では、塚から 2 m ほど離れた地点に比べ窒素・炭素ともに低い値を示した。その他の対象地点と比較してもシロアリ塚では窒素・炭素ともに値が低い傾向がみられる。地形別にみると平地よりもペディメント下部や上部で窒素・炭素が高くなる傾向がみられる。これは、ペディメントは平地に比べて出現樹種が多く樹木密度が高いため、落葉などによる養分供給が多いことが影響していると考えられる。しかし、ペディメント上部の河床（表 5，地点番号 9）では窒素・炭素値ともに低く、これは季節河川に雨季の降雨による流水が定期的にあるためと考えられる。また、シロアリ塚の表面は非常に硬く、大型のスコップを用いても容易に崩せなかった。

4. 考 察

4.1 樹木の枯死とシロアリ塚の関係

調査地では分布するシロアリ塚の 92.7% に樹木が出現したが、それらの樹木の多くが枯死していた。*C. mopane*・*T. prunioides*・*Combretum* spp. においてはシロアリ塚が樹木の枯死要因のひとつとなっていることが明らかになった。これらの 3 種いずれも樹木の枯死率は、シ

表 5 シロアリ塚と対象地点の窒素 (N)、炭素 (C) 値

地点番号 ¹⁾	地形 ²⁾	N (%)		C (%)	
		シロアリ塚	対象地点	シロアリ塚	対象地点
1	p	0.047	0.078	0.606	0.839
2	p	0.056	0.096	0.639	0.928
3	p	0.049	—	0.837	—
4	l	0.089	0.324	1.388	3.754
5	p	—	0.106	—	1.068
6	l	—	0.119	—	1.394
7	l	—	0.088	—	0.986
8	h	—	0.277	—	3.348
9	h (河床)	—	0.009	—	0.221

1) 地点番号の 1 から 4 はシロアリ塚において土壌を採取し、5 から 9 はシロアリ塚以外の地点で土壌サンプルを採取した。また、1・2・4 の対象地点は 1・2・4 のシロアリ塚から 2 m 程度離れた地点で土壌を採取した。

2) 地形は平地を p，ペディメント下部を l，ペディメント上部を h とした。ただし、地点番号 9 はペディメント上部の河床において土壌の採取を行なった。

ロアリ塚の外に比べてシロアリ塚で高く，樹木はシロアリ塚の影響を受け枯死すると考えられる．さらに，シロアリ塚の外でもシロアリ塚から離れた場所に比べシロアリ塚の近くで出現樹木の枯死率が高いことから，シロアリ塚の影響は塚部分だけでなく周囲まで及ぶと推測される．*C. mopane* の実生についても，シロアリ塚から離れた場所では 4,800 m² 内に 8 個体出現したのに対して，シロアリ塚の近くでは 5,600 m² の範囲内に 6 個体のみであり，実生の発芽・定着や生育に対してもシロアリ塚の影響が及んでいると考えられる．また，シロアリ塚の分布密度の高かった平地では，生育している樹木の 4.4% にシロアリ塚が形成されており，さらにシロアリ塚の影響は塚部分だけでなく周囲へも及ぶことから，モパネ林全体に対してはより大きな影響があると考えられる．また，*T. prunioides* の枯死率がペディメントに比べて平地で高くなったこともシロアリ塚が平地に多く分布していることが影響していると考えられる．

シロアリ塚に枯死木が多い理由として，食用として利用する等の理由で，シロアリが枯死木の下に選択的に塚を形成することも考えられる．しかし，本調査地でみられる *Macrotermes* spp. はリターや巣内で栽培したキノコを食用とする．また，シロアリ塚に出現した樹木の 61.1% が生木であることから，シロアリが枯死木を選択している可能性は低い．ナミビア中部における調査から，シロアリが巣内の温度・湿度を適度に保持するため樹木の下に塚を作ることが報告され [Scott 2000]，本調査地においてもこのような理由によって大きな樹木の下に塚が形成されていることが考えられる．

4.2 シロアリ塚に出現する植物の特徴と土壌成分

シロアリ塚に出現した *C. mopane*・*T. prunioides*・*Combretum* spp. は，樹高の高い樹木が多く樹高の低い幼樹が少ないことが特徴的であり，シロアリ塚の上には草本の生育もほとんどみられなかった．したがって，シロアリ塚上では植物の種子の定着・生育が阻害されると考えられ，さらには塚の形成された樹木はその生長が抑制された可能性もある．土壌の成分分析から，シロアリ塚の土壌は周辺土壌に比べ，窒素や炭素が少ないことが明らかになった．シロアリ塚の土壌に含まれる成分は塚を形成するシロアリの種や生態によって左右され，*Macrotermes* spp. は地中深くの深層土壌で塚を形成すること [Contour-Ansel *et al.* 2000] や，有機物を巣内に貯蔵しないことから [Duponnois *et al.* 2005; Lopez-Hernandez *et al.* 2006]，塚の土に含まれる養分が乏しいとされる．さらに，塚の形成に利用される深層土壌には糖や有機物が少なく凝固しにくいいため，*Macrotermes* spp. は塚を固める際に大量の唾液を利用する [Contour-Ansel *et al.* 2000]．シロアリの排出物は植物にとって有害であるとされ，さらに乾燥・半乾燥地では塚表面を非常に硬くする働きももつ [Rogers *et al.* 1999; 安部 1989]．本調査地でみられるシロアリ塚の多くが *Macrotermes* spp. のものであること，塚の土に含まれる養分が周囲に比べて少ないこと，塚の表面が非常に強固であることから，この地域のシロアリ塚は植物の生育や種子の発芽・定着に適さない場所であると考えられる．しかし，シロアリに

放棄され、風化の進んだシロアリ塚では樹木の実生や草本の生育がみられ、シロアリ塚が植物に与える影響は時間とともに変化すると考えられる。

4.3 シロアリ塚に特徴的な *Combretum* spp. と *T. prunioides*

シロアリ塚に出現した樹木の特徴として *Combretum* spp. の出現率が周囲に比べて高いこと、*T. prunioides* の枯死木が多いことがあげられる。

シロアリ塚に *Combretum* spp. が多くみられる傾向は他地域においても以前から報告され [Trapnell 1959], 種子の発芽特性や根粒菌の性質などがその要因として指摘されている [Yeaton 1988; Hogberg and Alexander 1995] が、まだ十分に解明されていない。さらに、本研究では *Combretum* spp. の枯死にシロアリ塚が影響を与えていることも明らかとなったため、両者に複雑な関係があることが考えられ、今後、樹木の種子の発芽・定着過程や根の形態、樹木の生長などの生態を含め、さらなる調査・分析が必要である。

また、シロアリ塚にみられる枯死木で種が同定されたものでは、*T. prunioides* が特に多くなっていた。ここで、樹種不明の枯死木について検討してみる。*C. mopane* は心材が赤く非常に硬い性質をもち枯死木であっても比較的判別が容易である。したがって、判別不可能なほど分解の進んだ枯死木を除いて、樹種不明の枯死木が *C. mopane* である可能性は低い。また、この地域にみられるシロアリ塚は生育している樹木の下に形成されと考えられるが、その樹種は *Combretum* spp. の出現率がシロアリ塚で多少増加することを除き周辺に生育する樹木の種組成と大きく異なることはない。したがって、樹種不明となった枯死木が *Combretum* spp. である可能性は否定できないが、すべてがその他の樹木であることは考えにくく、これらの枯死木は *T. prunioides* または *Combretum* spp. であると考えられる。*T. prunioides* と *Combretum* spp. は同じ COMBRETACEAE 属に属する樹木であり、葉や樹皮に抗菌作用をもつ成分を含むため、薬として広く利用されるなど共通の特性をもつことが報告されている [Masoko and Eloff 2005; Masoko *et al.* 2005]。本研究では、特にこれらの COMBRETACEAE 属の樹木がシロアリ塚と他樹種とは異なった関係をもつことが明らかとなり、シロアリまたはシロアリ塚に対して何らかの特異な性質をもっていることが考えられる。*C. mopane* は地下の浅い所に広く根を伸ばす特徴をもち [Smit and Rethman 1994], 同様の傾向が *Terminalia sericea* や *Acacia mellifera* でも報告されている [Cole and Brown 1976]。今後、*C. mopane* を含め、各樹木のもつ特性とシロアリの生態やシロアリ塚の土の特性との関係についてさらなる調査・分析が必要である。

5. ま と め

本調査地ではシロアリ塚が樹木の枯死要因のひとつとして働いていた。樹種によって受ける影響の大きさは異なるが、シロアリが樹木の下に塚を形成することが樹木の枯死を引き起こす

可能性がある。また塚の存在が植物の種子の発芽・定着を阻害していることも推定される。さらに、シロアリ塚の影響は塚部分だけではなく周囲へも及んでいる。また、塚はシロアリに放棄され風化が進むと植物の侵入が可能になり、実際に現地においても風化したシロアリ塚に *C. mopane* の実生が生育する様子がみられた。このようにシロアリ塚の影響は時間の経過とともに変化していくと考えられる。しかし、本調査地は降水量の非常に少ない乾燥地であることから、降雨による侵食が進みにくく、植物が生育できるような状態になるまでに長い時間がかかると考えられる。したがって、今後シロアリ塚の形成から侵食までのサイクルと樹木の樹齢などを合わせて調査、検討することが必要である。

これまでシロアリ塚はその土壤の肥沃さによって植物の生育を助け、動物の生存にも貢献することが指摘されてきた。しかし、本調査地のモパネサバンナでは、シロアリ塚が樹木の枯死を引き起こす要因のひとつとなっていることが明らかになり、その影響は塚の周辺にまで及ぶことが示された。したがって、シロアリ塚を植生動態に影響を与える要素のひとつとして捉え、今後、家畜などの動物の採食や火の影響、人々の樹木利用などを含め検討する必要がある。また、時間の経過によるシロアリ塚の影響の変化についても継続調査が必要であり、これらの調査を進めることでモパネサバンナの植生の動態を明らかにすることが可能である。

謝 辞

本研究の執筆にあたり、京都大学大学院アジア・アフリカ地域研究研究科の水野一晴准教授には多くの貴重なご意見をいただきました。また、現地では調査、日々の生活すべてにおいてオンバズ村の方々に大変お世話になりました。ここに記して上記の方々に感謝いたします。また、本研究は、日本学術振興会科学研究費（特別研究員 No. 21・4226）ならびに「組織的な大学院教育改革推進プログラム—研究と実践を架橋するフィールドスクール（社会に貢献するアジア・アフリカ地域専門家の養成コース）」の助成によって実施されました。

引 用 文 献

- 安部琢哉. 1989. 『シロアリの生態 熱帯生態学入門』東京大学出版会.
- Abbadie, L., M. Lepage and X. L. Roux. 1992. Soil Fauna at the Forest-savanna Boundary: Role of Termite Mounds in Nutrient Cycling. In P. A. Furley *et al.* eds., *Nature and Dynamics of Forest-Savanna Boundaries*. London: Chapman and Hall, pp. 473-484.
- Coaton, W. G. H. 1972. Preliminary Report on a Survey of The Termites (Isoptera) of South West Africa, *Cimbebasia* Memoir 2.
- Coaton, W. G. H. and J. L. Sheasby. 1973a. National Survey of the Isoptera of Southern Africa 1. The Genus *Baucaliotermes* Sands (TERMITIDAE: Nasutitermitinae), *Cimbebasia* (A) 3: 1-7.
- _____. 1973b. National Survey of the Isoptera of Southern Africa 2. The Genus *Schedorhinitermes* Silvestri (Rhinotermitidae), *Cimbebasia* (A) 3: 9-17.
- _____. 1973c. National Survey of the Isoptera of Southern Africa 3. The Genus *Psammodermes* Desneux (Rhinotermitidae), *Cimbebasia* (A) 3: 19-28.
- _____. 1973d. National Survey of the Isoptera of Southern Africa 4. The Genus *Fulleritermes* Coaton

- (TERMITIDAE: Nasutitermitinae), *Cimbebasia* (A) 3: 29-38.
- _____. 1974. National Survey of the Isoptera of Southern Africa 5. The Genus *Rhadinotermes* Sands (TERMITIDAE: Nasutitermitinae), *Cimbebasia* (A) 3: 39-45.
- _____. 1975. National Survey of the Isoptera of Southern Africa 10. The Genus *Hodotermes* Hagen (Hodotermitidae), *Cimbebasia* (A) 3: 105-138.
- Cole, M. M. and R. C. Brown. 1976. The Vegetation of Ghanzi Area of Western Botswana, *Journal of Biogeography* 3: 169-196.
- Contour-Ansel, D., E. Garnier-Sillam and M. Lachaux. 2000. High Performance Liquid Chromatography Studies on the Polysaccharides in the Walls of Mounds of Two Species of Termite in Senegal, *Cubitermes oculatus* and *Macrotermes subhyalinus*: Their Origin and Contribution to Structural Stability, *Biol Fertil Soils* 31: 508-516.
- Duponnois, R., M. Paugy, J. Thioulouse, D. Masse and M. Lepage. 2005. Functional Diversity of Soil Microbial Community, Rock Phosphate Dissolution and Growth of Acacia Seyal as Influenced by Grass-, Litter- and Soil-feeding Termite Nest Structure Amendments, *Geoderma* 124: 349-361.
- Fleming, P. A. and J. P. Loveridge. 2003. Miombo Woodland Termite Mounds: Resource Islands for Small Vertebrates? *Journal of Zoological* 259: 161-168.
- Geological Survey of Namibia. 2002. Geological Map of Namibia.
- Giess, W. 1971. A preliminary Vegetation Map of South West Africa, *Dinteria* 4: 5-30.
- Glover, P. E., E. C. Trump and L. E. D. Wateridge. 1964. Termitaria and Vegetation Patterns on the Loita Plains of Kenya, *Journal of Ecology* 52: 367-377.
- Hempson, G. P., E. C. February and G. A. Verboom. 2007. Determinants of Savanna Vegetation Structure: Insights from *Colophospermum mopane*, *Austral Ecology* 32: 429-435.
- Hogberg, P. and I. J. Alexander. 1995. Roles of Root Symbioses in African Woodland and Forest: Evidence from ¹⁵N Abundance and Foliar Analysis, *Journal of Ecology* 83: 217-224.
- Jeltsch, F., S. J. Milton, W. R. J. Dean, N. Van Rooyen and K. A. Moloney. 1998. Modelling the Impact of Small-scale Heterogeneities on Tree-grass Coexistence in Semi-arid Savannas, *Journal of Ecology* 86: 780-793.
- Kerstin, W., W. David and S. David. 2005. Multi-scale Patterns and Bush Encroachment in an Arid Savanna with a Shallow Soil Layer, *Journal of Vegetation Science* 16: 311-320.
- Lee, K. E. and T. G. Wood. 1971. *Termites and Soils*. London: Academic Press.
- Lopez-Hernandez, D., M. Brossard, J. C. B. Fardeau and M. Lepage. 2006. Effects of Different Termite Feeding Groups on P Sorption and P Availability in African and South American Savannas, *Biology and Fertility of Soils* 42: 1-8.
- Loveridge, J. P. and S. R. Moe. 2004. Termitaria as Browsing Hotspots for African Megaherbivores in Miombo woodland, *Journal of Tropical Ecology* 20: 337-343.
- Mapaure, I. 1994. The Distribution of *Colophospermum mopane* (Leguminosae-Caesalpinioideae) in Africa, *Kirkia* 15: 1-5.
- Masoko, P. and J. N. Eloff. 2005. The Diversity of Antifungal Compounds of Six South African *Terminalia* species (Combretaceae) Determined by Bioautography, *African Journal of Biotechnology* 4: 1425-1431.
- Masoko, P., J. Picard and J. N. Eloff. 2005. Antifungal Activities of Six South African *Terminalia* species (Combretaceae), *Journal of Ethnopharmacology* 99: 301-308.
- Mendelsohn, J., A. Jarvis, C. Roberts and T. Robertson. 2002. *Atlas of NAMIBIA*. Cape Town: New Africa

Books.

- Mlambo, D. 2006. Influence of Soil Fertility on the Physiognomy of the African Savanna Tree *Colophospermum mopane*, *African Journal of Ecology* 45: 109-111.
- Mobæk, R., A. K. Narmo and S. R. Moe. 2005. Termitaria are Focal Feeding Sites for Large Ungulates in Lake Mburo National Park, Uganda, *Journal of Zoological Society* 267: 97-102.
- Namibia Meteorological Services. 1939-1998. Rainfall Data (Opuwo).
- R Development Core Team. 2009. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Republic of Namibia. 2003. 2001 Population and Housing Census. National Report Basic Analysis with Highlights, Central Bureau of Statistics. Windhoek: National Planning Commission.
- Rogers, L. K. R., J. R. J. French and M. A. Elgar. 1999. Suppression of Plant Growth on the Mounds of the Termite *Coptotermes lacteus* Froggatt (Isoptera, Rhinotermitidae), *Insectes Sociaux* 46: 366-371.
- Roques, K. G., T. G. O'Connor and A. R. Watkinson. 2001. Dynamics of Shrub Encroachment in an African Savanna: Relative Influences of Fire, Herbivory, Rainfall and Density Dependence, *Journal of Applied Ecology* 38: 268-280.
- Scott, T. J. 2000. Architecture and Morphogenesis in the Mound of *Macrotermes michaelseni* (Sjöstedt) (Isoptera: Termitidae, Macrotermitinae) in Northern Namibia, *Cimbebasia* 16: 143-175.
- Sholes, R. J. and S. R. Archer. 1997. Tree-grass Interactions in Savannas, *Annual Review of Ecology and Systematics* 28: 517-544.
- Smit, G. N. and N. F. G. Rethman. 1994. The Influence of Tree Thinning on the Soil Water in a Semi-arid Savanna of Southern Africa, *Journal of Arid Environment* 44: 41-59.
- Timberlake, J. R. 1995. *Colophospermum mopane: Annotated Bibliography and Review*. Zimbabwe Bulletin of Forest Research No. 11. Harare: Zimbabwe Forestry Commission.
- Traore, S., R. Nygard, S. Guinko and M. Lepage. 2008. Impact of *Macrotermes termitaria* as a Source of Heterogeneity on Tree Diversity and Structure in a Sudanian Savannah under Controlled Grazing and Annual Prescribed Fire (Burkina Faso), *Forest Ecology and Management* 255: 2337-2346.
- Trapnell, C. G. 1959. Ecological Results of Woodland Burning Experiments in Northern Rhodesia, *Journal of Ecology* 47: 129-168.
- Uys, V. 2002. *A GUIDE TO THE TERMITE GENERA OF SOUTHERN AFRICA*. Pretoria: Pretoria Plant Protection, Research Institute Agricultural Research Council.
- Walter, H. 1971. *Ecology of Tropical and Subtropical Vegetation*. Edinburgh: Oliver and Boyd.
- Werger, M. J. A. and B. J. Coetzee. 1978. The Sudano-Zambezian Region. In M. J. A. Werger ed., *Biogeography and Ecology of Southern Africa, Monographiae Biologicae*. Junk: The Hague, pp. 301-462.
- White, F. 1983. *The Vegetation of Africa*. Paris: Unesco.
- Wiegand, K., D. Ward and D. Saltz. 2005. Multi-scale Patterns and Bush Encroachment in an Arid Savanna with a Shallow Soil Water, *Journal of Vegetation Science* 16: 311-320.
- Wood, T. G. 1988. Termites and the Soil Environment, *Biology and Fertility of Soils* 6: 228-236.
- Wyk, B. V. and P. V. Wyk. 1997. *Field Guide to Trees of Southern Africa*. Pretoria: Struik Publishers.
- Yeaton, R. I. 1988. Porcupines, Fires and the Dynamics of the Tree Layer of the *Burkea Africana Savanna*, *Journal of Ecology* 76: 1017-1029.