

令和 3 年 6 月 11 日現在

機関番号：82105

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2017～2020

課題番号：17H03837

研究課題名(和文)炭素・窒素資源を巡る植物-土壌微生物の共生関係から読み解く結実豊凶現象

研究課題名(英文) Symbiosis between plant and soil microbe for carbon and nitrogen resources associated with mast seeding

研究代表者

韓 慶民 (Han, Qingmin)

国立研究開発法人森林研究・整備機構・森林総合研究所・主任研究員 等

研究者番号：40391180

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 9,200,000円

研究成果の概要(和文)：樹木の結実豊凶メカニズムに関する研究は、これまで地上部器官に絞って資源動態を分析する考えが一般的だったが、本研究では、ブナ林において葉の生産量に匹敵する細根が生産され、窒素資源の獲得に寄与していることが示唆された。また、繁殖年においては、実を成熟させるために、土壌からの窒素吸収量を増加させたり、種子の成熟に伴って殻斗や葉など他の器官から種子へ窒素資源を転流したりすることなど、不足しがちな窒素資源を補うため巧妙にやりくりしていることを明らかにした。

研究成果の学術的意義や社会的意義

実を成熟させるために、ブナは必要となる窒素を土壌からより多く吸い上げたり、殻斗や葉など他の器官から転流したりするなど、不足しがちな窒素資源を補うため巧妙にやりくりしていることを解明した。これは樹木の結実豊凶現象の解明に向けて一歩前進した成果である。この成果は、ブナなどの堅果類樹木の結実間隔や着果量の予測に役立つだけでなく、今後の気候変動に対応したブナ林の天然更新や保全技術の開発、さらにはツキノワグマなどブナの堅果を餌とする野生生物の保護管理手法の策定など、幅広い分野での応用が期待される。

研究成果の概要(英文)：Most studies on the mechanisms of mast seeding has been focused on resource dynamics in above-ground organs. In this study, annual production of fine roots was found to be the same amount as leaf production in a 90-year-old *Fagus crenata* forest. This result suggests that resource allocation to below-ground is as important in order to acquire nutrients from the soil. In addition, nitrogen uptake from the soil during fruit set when vegetative organs were growing was enhanced in fruiting trees compared to non-fruiting trees. Together with translocation of nitrogen from cupules and senescing leaves to nuts, which contributed to fruit ripening, fine-tuned growth phenology alleviated nitrogen limitation in masting trees.

研究分野：樹木生理生態学

キーワード：生物多様性 結実豊凶 資源動態 窒素 炭水化物 細根 滲出物

1. 研究開始当初の背景

植物個体群における各個体の種子生産が一定の空間スケールで同調しつつ大きく年変動する現象は、結実豊凶あるいはマस्टィングと呼ばれる。結実豊凶は、その種自身の更新に強く影響するだけでなく、送粉者や種子捕食者に貴重な資源を提供し生物多様性を支える基盤としての役割も担う。大気中 CO₂ 濃度上昇や窒素沈着量の増加などの環境変化によって結実豊凶パターンが変化すると、送受粉、捕食、種子散布といった生物間相互作用にずれが生じ、多様性豊かな森林生態系に打撃が及び可能性が高い。このため、結実豊凶のメカニズムを解明し、環境変化に応答した樹木の結実間隔や着果量の変化を予測し、生物多様性を維持するための対応策を提案することが求められている。

申請者らは、これまでブナ林など落葉温帯林を対象に、窒素化合物と光合成産物の非構造性炭水化物 (NSC) などの樹体内における配分や貯蔵などに着目し、結実豊凶の機構解明に取り組んできた。その結果、窒素資源が種子生産の豊凶の制限要因であることが明らかになった。これらの結果は、窒素資源が不足がちな温帯林では、窒素資源の獲得が繁殖成功にとって肝要であることを示している。窒素資源の獲得戦略として、細根生産に多く光合成産物を配分させることが考えられる。しかし、結実豊凶と細根動態の関係については世界にも研究例は殆どない。

また、ブナのような外生菌根菌樹種が優占する森林土壌では、有機物量が多く無機化窒素が少ないが、このような環境では、根からの有機滲出物が微生物に利用されることで窒素無機化が促進することが近年わかってきた。一方、繁殖と栄養成長は当年光合成産物の利用において競合するため、結実年には、例えば当年生枝や幹の肥大成長が減少する。その上、窒素を獲得するために地下部への炭水化物の配分を増加させれば、地上部への配分がさらに減少し、その結果生じる資源需給バランスの不均衡が、結実年における花芽分化の抑制につながる可能性がある。これらの結果から、地上部だけではなく、未解明の点が多い地下プロセス、特に窒素資源獲得に関わる根系 - 土壌微生物共生系を分析し、種子成長期における炭素・窒素資源分配の変動や同時期に起こる花芽形成の成否について検証することが、マस्टィングの機構解明の鍵になると考えた。

2. 研究の目的

そこで本研究では、上記のような申請者らの既往の成果を踏まえながら、以下の点を明らかにする。これは、結実豊凶機構の解明のみならず、光合成生産及びその産物の配分・貯蔵及び植物微生物間の共生関係についても重要な基礎的研究と位置づけられる。

地下部 (根圏) 共生系 (根の有機滲出物 - 微生物量 窒素無機化速度) の炭素・窒素資源動態の季節変化及び経年変化を分析し、結実豊凶との関係を解明する。

地下部細根および地上部各器官の成長の季節変化、経年変化を調査し、地下部を含む樹体内の炭素・窒素資源分配と結実豊凶の関係を個体毎に明らかにする。また、各器官の窒素および NSC 濃度から、樹体内の貯蔵資源を考慮した炭素・窒素資源を巡る各器官の競争関係についても解析し、結実豊凶の関係を解明する。

上記、で得られた知見に基づき、個体の開花・結実挙動と個体間の繁殖同調との結びつきを分析し、結実豊凶メカニズムの解明に関与する窒素資源の役割を明らかにする。

3. 研究の方法

H17 年より気象要因や結実調査を実施している新潟県苗場山標高 900m のブナ林において、地上部成長の季節変化の調査を継続しながら、イングロースコア法及びミニライゾトロン法を用いて細根生産の動態の計測を始める。なお、幹の肥大成長はデンドロメータ法を用いて季節変化まで詳細に調査する。また、ブナ樹木の根滲出物経路の炭素資源配分量を定量するため、生きた細根からの炭素滲出量を定期的に観測する。根の滲出物の放出によって土壌微生物活動及び無機化窒素への影響を評価する。さらに個体の窒素・炭素貯蔵量の経年変化及びリター生産量を継続して調査し、結実の有無及び結実量との関係を明らかにする。

4. 研究成果

本研究では、地下部共生系に着目し、細根生産量や根の滲出物などの解析を通じて、土壌からの窒素資源の獲得や各器官への配分などを評価することによって、結実豊凶メカニズムの解明に関与する窒素・炭素資源の役割について、以下のような重要な事実を見出した。

(1) 豊作年には幹の肥大成長が抑制されることがしばしば報告されるが、そのメカニズムはまだ解明されていない。自動記録式デンドロメータによる連続計測により全成長期間における肥大成長を詳細に調べた結果、結実によるブナ幹の肥大成長の減少は成長期間の短縮ではなく、成長速度の低下に由来することを明らかにした。

(2) ブナの細根生産量は約 300 - 500 g m⁻² y⁻¹ で、そのうちの 6 割強が表層の深さ 0 - 10 cm に分布していた。一方、リターフォール生産量は約 400 - 500 g m⁻² y⁻¹ で、その中で最も大きな割合を占めていたブナの葉リター生産量は約 300 - 350 g m⁻² y⁻¹ であった。以上の結果は、本研究のブナ林では、細根生産量が葉の生産量に匹敵し、光合成産物の地上部 - 地下部分配パターン

に大きく寄与することを示唆している。

(3) 根から滲出される有機物中の炭素量、および土壌微生物炭素・窒素量はともに夏季に増加し、根からの滲出物は基質として微生物の増殖の一因となることが確認された。一方、土壌可溶性窒素量は冬季に高まり、夏季にやや減少する季節変化を示した。微生物による土壌窒素の無機化活性は夏季に増加するが、微生物からの窒素放出活性は根滲出物の低下する秋以降に高まる。このストイキオメトリーは根圏も同様であり、根圏の滲出物による窒素無機化の促進効果は確認できなかった。

(4) 初夏に土壌から吸い上げる安定同位体窒素 (^{15}N) の多くは、結実個体では殻斗の成長に利用された (図1)。一方、非結実個体では、吸い上げた窒素の殆どが葉の成長に利用された。また、非結実個体では吸い上げた窒素の総量が少なく、結実個体とでは葉に配分された窒素の量に違いはなかった。これらの結果から、葉や枝の成長期では、土壌から吸い上げる窒素量を増やすことで結実に必要な窒素を獲得していることが分かった。また、殻斗の窒素を種子に転流してその成熟を促すことがわかった。

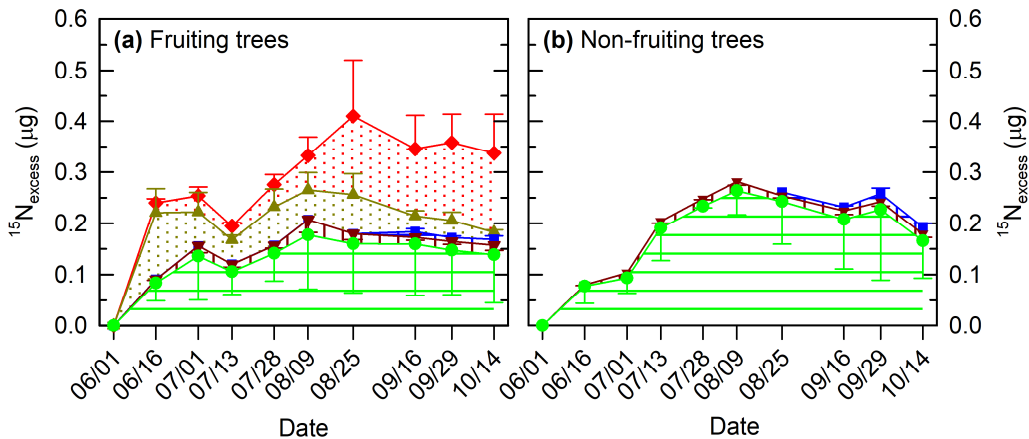


図1：開花期に土壌から吸い上げた安定同位体窒素 (^{15}N) の当年生シュートあたりの各器官への配分比較。○：葉、□：枝、△：殻斗、◇：種子、▽：冬芽

また種子成熟期に土壌から吸収した ^{15}N については、結実個体と非結実個体では、シュートレベルで同量だった (図2)。結実個体では吸収した ^{15}N の70%は種子の成長に利用されていた。一方、非結実個体では、 ^{15}N の87%は葉に配分されていた。その結果、結実個体では、非結実個体に比べ葉への ^{15}N の配分量が減少した。枝や葉の成長は既に停止しており、非結実個体では成長後期に吸い上げた窒素を落葉前に樹体内の貯蔵窒素として木部器官に貯蔵することが示唆された。更に、結実個体では葉の窒素濃度の低下が非結実個体よりも40日早く始まっており、葉の窒素を種子に転流することにより種子の成熟を促していたと考えられる。種子生産に伴う窒素

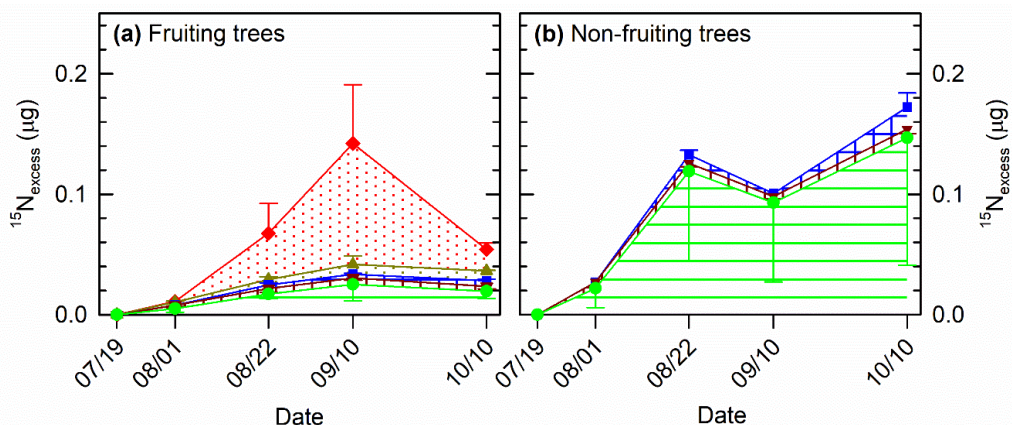


図2：開花期に土壌から吸い上げた安定同位体窒素 (^{15}N) の当年生シュートあたりの各器官への配分比較。○：葉、□：枝、△：殻斗、◇：種子、▽：冬芽

資源の制約に対し、このような巧妙なやりくりが行われていることがわかった。これらの結果より、結実個体では樹体内の貯蔵窒素の配分が少なくなるため、豊作年の翌年は凶作になると結論づけた。また、窒素資源の配分はシンクの強さによって決められ、窒素資源はブナ結実豊凶の制限要因であることがわかった。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計5件（うち査読付論文 5件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 1件）

1. 著者名 Han Q, Kabeya D and Inagaki Y	4. 巻 51
2. 論文標題 Reproduction affects partitioning between new organs of a pulse of 15N applied during seed ripening in <i>Fagus crenata</i>	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 New Forests	6. 最初と最後の頁 739-752
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1007/s11056-019-09757-2	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Satake Akiko, Kawatsu Kazutaka, Teshima Kosuke, Kabeya Daisuke, Han Qingmin	4. 巻 9
2. 論文標題 Field transcriptome revealed a novel relationship between nitrate transport and flowering in Japanese beech	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 1-12
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1038/s41598-019-39608-1	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -

1. 著者名 Han Q, Kabeya D, Inagaki Y	4. 巻 37
2. 論文標題 Influence of reproduction on nitrogen uptake and allocation to new organs in <i>Fagus crenata</i>	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Tree Physiology	6. 最初と最後の頁 1436-1443
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1093/treephys/tpx095	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Han Q and Kabeya D	4. 巻 32
2. 論文標題 Recent developments in understanding mast seeding in relation to dynamics of carbon and nitrogen resources in temperate trees	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Ecological Research	6. 最初と最後の頁 771-778
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1007/s11284-017-1494-8	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Kabeya D, Inagaki Y, Noguchi K and Han Q	4. 巻 37
2. 論文標題 Growth rate reduction causes a decline in the annual incremental trunk growth in masting <i>Fagus crenata</i> trees	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Tree Physiology	6. 最初と最後の頁 1444-1452
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1093/treephys/tpx081	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

〔学会発表〕 計11件 (うち招待講演 0件 / うち国際学会 5件)

1. 発表者名 Han Q, Kabeya D, Inagaki Y and Kagawa A
2. 発表標題 Influence of reproduction on seasonal variations of carbon and nitrogen in mature forest trees
3. 学会等名 アメリカ地球物理学連合学会2019 (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 藤井一至、壁谷大介、川崎達郎、野口享太郎、韓慶民
2. 発表標題 Root exudation seasonally increases microbial biomass and nitrogen competition in a beech forest soil
3. 学会等名 第66回日本生態学会大会要旨集
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 HAN Qingmin, KABEYA Daisuke, INAGAKI Yoshiyuki, KAGAWA Akira
2. 発表標題 Carbon and nitrogen dynamics in masting <i>Fagus crenata</i>
3. 学会等名 第11回ブナ国際シンポジウム (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 KABEYA Daisuke、NOGUCHI Kyotaro、INAGAKI Yoshiyuki、HAN Qingmin
2. 発表標題 Growth rate reduction causes a decline in the annual incremental trunk growth in mastig trees <i>Fagus crenata</i>
3. 学会等名 第11回ブナ国際シンポジウム (国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 韓慶民
2. 発表標題 結実による落葉樹個体内の窒素循環への影響
3. 学会等名 第129回日本森林学会大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 野口享太郎、壁谷大介、藤井一至、韓慶民
2. 発表標題 ミニライゾトロン法による苗場山ブナ林における細根動態の解析
3. 学会等名 第129回日本森林学会大会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Qingmin Han、Yoshiyuki Inagaki、Daisuke Kabeya、Kyotaro Noguchi
2. 発表標題 Effect of reproduction on nitrogen uptake and allocation to shoots in <i>Fagus crenata</i>
3. 学会等名 IUFRO (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 Qingmin Han、Daisuke Kabeya、Yoshiyuki Inagaki、Kyotaro Noguchi、Kazumichi Fujii
2. 発表標題 Trade-off between vegetative and reproductive growth at shoot, branch and individual levels in masting <i>Fagus crenata</i> trees
3. 学会等名 イギリス生態学会 (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 韓慶民、壁谷大介、野口享太郎、稲垣善之、佐竹暁子
2. 発表標題 樹木のマスティング現象の解明に着目した土壌栄養量の経年変化
3. 学会等名 日本生態学会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 藤田卓、韓慶民、濱村奈津子、佐竹暁子
2. 発表標題 窒素循環に関わる微生物の土壌中存在量および群集構造の変化
3. 学会等名 日本生態学会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 韓慶民、壁谷大介、稲垣善之
2. 発表標題 安定同位体パルスラベリングを用いたブナの当年シュート各器官への窒素配分
3. 学会等名 日本森林学会
4. 発表年 2018年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究 分担者	壁谷 大介 (Kabeya Daisuke) (30353650)	国立研究開発法人森林研究・整備機構・森林総合研究所・主任研究員 等 (82105)	
研究 分担者	藤井 一至 (Fujii Kazumichi) (60594265)	国立研究開発法人森林研究・整備機構・森林総合研究所・主任研究員 等 (82105)	
研究 分担者	野口 享太郎 (Noguchi Kyotaro) (70353802)	国立研究開発法人森林研究・整備機構・森林総合研究所・主任研究員 等 (82105)	

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------