

平成22年 4月 24日現在

研究種目：基盤研究（A）  
 研究期間：2006～2010  
 課題番号：18255003  
 研究課題名（和文） ボルネオ熱帯降雨林のリン制限：生態系へのボトムアップ効果と植物の適応  
 研究課題名（英文） Phosphorus control of Bornean tropical rain forests: bottom-up effects on the ecosystem and plant adaptations  
 研究代表者 北山 兼弘 (KITAYAMA KANEHIRO)  
 京都大学・農学研究科・教授  
 研究者番号：20324684

研究成果の概要（和文）：ボルネオ島の内陸性熱帯降雨林では、風化により土壌リンの量が低下し、かつ鉍物との反応によりわずかに残ったリンは難溶化していると思われる。ボルネオ島を広く踏査し、土壌リンの形態と濃度の調査から特にリン濃度の低い生態系を選び、そのようなリン制限が強くかかった熱帯降雨林が維持されるメカニズムについて、樹木のリン獲得や利用効率などの生理生態的適応、土壌微生物群集のリン循環における機能、の2つの側面から明らかにした。

研究成果の概要（英文）：It was predicted that the concentration of soil phosphorus was low due to soil weathering and the residual soil phosphorus would not be available to biota due to its strong sorption with weathered soil minerals in the inland tropical rain forest ecosystems in Borneo. We widely surveyed Borneo and selected forest ecosystems of low phosphorus availability. We studied the ecophysiology of phosphorus-use efficiency and phosphorus acquisition efficiency of trees as well as the roles of soil microbial communities to elucidate the mechanisms of long sustainability of such phosphorus-limited rain forests.

## 交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
18年度	6,000,000	1,800,000	7,800,000
19年度	6,300,000	1,890,000	8,190,000
20年度	6,300,000	1,890,000	8,190,000
21年度	5,700,000	1,710,000	7,410,000
総計	24,300,000	7,290,000	31,590,000

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：生態・環境

キーワード：生態系、生物地球化学、リン利用効率、生理適応、土壌栄養

## 1. 研究開始当初の背景

生体中での炭素とミネラルには、ほぼ一定の比率が存在することが経験的に知られて

いる（化学量論）。この比が達成されない元素は、生産の制限要因となる。陸上生態学で

は伝統的に窒素が制限要因として取り上げられてきた。しかし、窒素はガス型のサイクルを持ち、大気から生物窒素固定により生態系に加入してくるので、他の要因が窒素サイクルを規定しない限り窒素は大きな制限要因とはなり得ない。一方、代謝に不可欠な元素のリンは鉱物型のサイクルを持ち、地圏（母岩）から溶解し生態系に加入してくるが、やがては風化や溶脱により減少を始める。陸上生態系では、数万年以上の長期的時間オーダーで窒素は増加し、リンは減少する様式を示す。理論的には、十分に古い生態系では炭素とリンの一定比率が維持されず、化学量論に従いリンの欠乏のため生態系の生産は減少する。ボルネオ島は高温多湿の気候にあって水分や気温は制限要因とならないが、堆積岩起源の古い土壌が卓越するために熱帯降雨林にはリンの制限が強くかかっていると思われる。これに対して、同じ気候条件にあってもジャワ島やスマトラ島は火山が多いので土壌形成が新しく、熱帯降雨林へのリン制限はかかっている可能性はある。ボルネオ島でのリン制限は、繁殖のような個体・種レベルのプロセスから、栄養塩循環のような生態系レベルでのプロセスまで幅広く見られはざである。しかし、実際にはボルネオ島の熱帯降雨林のバイオマスや生産性は高く維持され、上記の化学量論に基づく予測には従わない。これには、樹種レベルでのリン利用効率最適化に加え、生態系内のリン内部循環効率の上昇が同時に効いていると思われる。また、樹木の繁殖においても、一斉開花現象がよく知られており、この現象はリン投資型なので数年毎の開花はリン適応の一つとも考えられる。

陸上生態系のリン制限については、その可能性を指摘する論文が最近相次いで発表された。また、リン制限に伴って生態系がどの

ように変化するかについて、長期動態モデルも提示された (Crews et al. 1995, Vitousek et al. 1999, Chadwick et al. 1999, Wardle et al. 2004)。これらの研究は、化学量論に従い、陸上生態系はリンの制限によって長期的にはバイオマスや生産性が低下していくことを予測している。しかし、それには研究代表者が指摘する生物多様性の効果は取り込まれておらず、予測性は低いと考える。これに対して、Kitayama et al. (2004)は生物多様性の効果を取り込むことで、異なるリン利用効率を持つ種間で交代が起こり森林の純一次生産は維持されると指摘した。この問題に関して、研究代表者とWardleらは2005年SCIENCE誌上で論争を展開した経緯がある。このような背景の下、以下の研究を行った。

## 2. 研究の目的

ボルネオ島では、リン制限のかかった熱帯降雨林がどれくらい普遍的に見られるのであろうか？また、そこではどのような機構で陸上生態系が長期に渡り維持されるのだろうか？私たちは、ボルネオ島を例にとり、リン制限のかかった内陸性熱帯降雨林が広域に存在することを証明することを目的とした。さらに、リン欠乏への適応が植物の群集組成を支配していることを、植物組織～個体～生態系レベルの適応を明らかにすることで証明することを目的とした。生態系レベルでの適応機構には土壌微生物群集の機能も含めて考えた。ボルネオ島のマレーシア領サバ州、サラワク州、インドネシア領の東カリマンタン州を広く対象にし、代表的な原生林を選び調査することにより、土壌風化が高度に進行した土壌上の熱帯降雨林を陸上生態系の終末期と捉え、その維持機構を明らかにする。特に、以下の作業仮説を検証した。

1) ボルネオ島の内陸性熱帯降雨林生態系では、風化により土壌リンの量が低下し、か

つ鉱物との反応により難溶化している。2) 樹木のリン獲得や利用効率において適応がみられ、土壌リンの可給性が低下するほど樹木の効率化が高まる。3) 土壌リンの供給量が異なる森林間での樹種変化(交代)には、繁殖、成長や寿命維持におけるリン利用効率の違いが効いている。すなわち、熱帯地域には高い樹木多様性が存在し、種間に基本的な元素比が存在するものの、厳密には元素比の種間差が無視できないほど大きく、炭素/リン比の大きな樹種は炭素を相対的に少ないリンにより同化・維持している(高いリン利用効率を發揮する)。このような化学量論の揺らぎによる内的効率化を考えると、リン利用効率性の異なる樹種間で種交代が生じ、これにより生態系は長期間維持されるはずである。リン利用の効率化は、根による吸収効率、転流効率、葉からの再吸収効率などの内的機構や、共生生物を介した土壌からの吸収効率のような外的機構など多岐に渡っているものと思われる。この研究で対象とするボルネオ島には、土壌の酸性度に応じて鉄・アルミニウムが溶脱する過程(ポドゾル化)やケイ素が溶脱する過程(オキシゾル化)が広く見られ、リン制限のかかっている生態系が広く存在するはずである。そのような森林において、土壌風化の進行に伴い、溶脱や結晶化によって母岩由来のリンがどのように存在形態(画分)や量を変化させるのか明らかにする。この過程において、樹木葉やリターにはどの程度に幅広い炭素/リン比が存在するのか、大きな炭素/リン比はどのような生理学的メカニズムで達成されているのかを明らかにする。また、リンの獲得に関する植物の適応を根細胞外リン酸分解酵素活性の側面から明らかにする。

### 3. 研究の方法

ボルネオ島の低地帯および山地帯におい

て、異なる土壌形成過程をもつ2系列の土壌風化傾度を概念的に設定した。1つの系列は、風化により脱ケイ素作用が極端に進行し、この作用により鉄とアルミニウムの酸化物が残留して土壌鉱物の母体を成す土壌である(オキシゾル系列)。もう一つの系列は、難分解性有機物が表層に集積し、土壌酸性化により鉄とアルミニウム溶脱が極端に進行し、ケイ素が残留して土壌鉱物の母体を成す土壌である(ポドゾル系列)。各系列には3から4箇所の森林試験地を置いた。

マレーシア・サバ州において、ポドゾル系列の異なる土壌形成段階にあると思われる熱帯降雨林の各サイトに3~4つの土壌断面を切り、それぞれの断面の層位を記載し、層位毎に土壌サンプルを採集した。採集した土壌サンプルについては、定法により、鉄、アルミニウム、リン酸イオンの溶脱と集積の程度について解析をした。また、土壌リン欠乏への主要樹種の生理生態学的な適応機構を明らかにするために、まずリン吸収効率に関わる細根の生理的な適応について調べた。特に、山地帯において、1haのプロットでの相対胸高断面積(RBA)上位樹種を、ポドゾル化が進行した、土壌リン(全リン現存量)の少ないサイトから8樹種、多いサイトから5樹種選んだ。それらの樹種の実生(平均樹高30.6cm)から、根を採取して、一定のpHで根の酸性リン酸分解酵素活性を測定した。さらに、その根をスキャナで画像化してコンピュータで根長を測定した。

さらに、マレーシア・サバ州 Nabawan 地域とブルネイにおいて、様々な土壌ポドゾル化形成段階にあるヒース林を踏査した。代表的林相を持つサイトをサバ州とブルネイに2カ所ずつ選び、土壌断面を掘削し、層位観察と土壌サンプルの採取を行った。サバ州では、地上植生の樹種組成と構造特性の記載も行

った。日本に持ち帰った土壌サンプルは、Sodium pyrophosphate、シュウ酸、dithionite/citrate を用いて Fe・Al を抽出した。

リン欠乏に対する樹木の生理的適応を明らかにするために、個葉レベルでの光合成におけるリン利用効率の研究を行った。サバ州の異なる土壌リン可給性を持つ複数の林分において、陽葉の最大光合成速度を測定した。測定後に葉を凍結乾燥させて日本に持ち帰り、葉組織のリンの分画を試みた。さらに、樹木のリン利用効率について、再吸収効率とリンの可給性の観点から解析を行った。マレーシア及びインドネシアにおいて、リン可給性の異なる複数の試験区から、主要樹種について生葉とリターを採取し、乾燥後に日本に持ち帰った。実験室で乾燥葉を灰化し、リン及びその他元素の濃度を定量し、生葉とリターの濃度差からリン再吸収効率を求めた。野外では測器を用い、各森林の葉面積指数を測定し、それに葉面積当りの重量(LMA)と平均リン濃度を掛けて単位面積当たりの葉群リン現存量を推定し、純一次生産をリン量で除して、林分レベルの光合成リン利用効率を求めた。林分レベルのリン利用効率上昇への光合成リン利用効率とリン再吸収効率の寄与率を明らかにした。

次に、光合成リン利用効率の増加の生理学的なメカニズムを明らかにするために、ボルネオ島キナバル山の土壌リン可給性が異なる3つの林分間で、葉のリン画分(化学種)を比較した。それぞれの林分において、複数の樹種から林冠の陽葉を採集し、直ぐに凍結乾燥させ、サンプルを日本に持ち帰った。これらのサンプルについて、葉リン画分を Kedrowski (1983) の手法を用いて4種類(脂質・核酸・糖リンなどの易溶態・その他)に分画し、それぞれの濃度を決定した。

ボルネオ島熱帯降雨林の樹木個葉のリン利用効率特性を地理的スケールで明らかにするために、これまでにボルネオ島の野外調査から得られたデータおよび他地域の研究文献を基に、地球規模の個葉データセットを構築した。このデータセットを使い、土壌リン濃度と最大光合成速度及び個葉のリン濃度などを比較した。

#### 4. 研究成果

オキシゾル系列については、ボルネオ島には堆積岩起源および超塩基性岩起源の赤色土壌が広く見られた。また、サバ州タワウ地域の丘陵地に土壌形成が3万年程度の比較的若い安山岩起源の赤色土壌が見られ、その土壌には全リン濃度が高く、かつ比較的可給性の高い水酸化ナトリウム抽出の有機態リン濃度が顕著に高い特徴が見られた。風化の程度が進行するにつれ、全リン濃度は200-300( $\mu\text{g g}^{-1}$ )程度に減少し、かつ可給性の最も低い吸蔵態リンが占める比率が上昇する傾向が見られた。

一方、ポドゾル系列においては、全ての集積層において、(シュウ酸 + dithionite/citrate) - Fe+Al に対する Sodium pyrophosphate-Fe+Al の割合が0.5を越え、ポドゾル化が進行していると判断された。サバ州においては、漂泊層がより厚く、下方のハードパンが厚い、ポドゾル化が強く進行したと思われる林分で、マキ科針葉樹が優占していた。マキ科針葉樹優占林分では優占しない林分に比べ、表層土壌の無機態窒素濃度や林冠の生葉の窒素濃度が有意に低い傾向にあった。一方、土壌の可溶性リン酸濃度や生葉のリン濃度については、明瞭な差がみられなかった。熱帯でのポドゾル化は、優占種の交代を伴う動的な過程にあり、優占種交代には土壌窒素濃度の変化が関係していることが示唆された。しかし、土壌リン可給

性が動的な過程にどのように関わっているのか、については今後の課題として残された。

根の表面積の指標には、根長を乾重で除した Specific Root Length (SRL) を用いた。優占種の SRL を種の RBA/合計 RBA 比で重みづけした結果、SRL は土壌リンの少ないサイトでより高かった。また、酸性リン酸分解酵素活性と RBA の間には土壌リンの少ないサイトで有意な正の相関があったのに対し、土壌リンが多いサイトでは有意な負の相関があった。以上のことより、低リン環境に生育する樹木の根は表面積が広い、あるいは酸性リン酸分解酵素活性が高いという適応機構があると考えられた。

リン欠乏の指標としての生葉の N/P 比、LMA、光合成リン利用効率の関係をみたところ、リン欠乏の増大(生葉 N/P 比の増大)に対して、光合成リン利用効率は増加した。LMA が増加しても光合成リン利用効率の低下は鈍かった。脂質を除く 3 つの葉リン画分において、低リン土壌の林分ほど画分中リン濃度が低いことが解明された。従って、低リン土壌に生育する樹木は、核酸および糖リンなどを同時に減少させてリン可給性の低下に応答していることが明らかになった。光合成リン利用効率の最大化は、これらの画分変化と関係していることが示唆された。

メタ解析の結果、ボルネオ島熱帯降雨林の低リン土壌に生育する樹種は、濃度あたりの光合成速度(光合成リン利用効率)が他の気候帯の樹種よりも高いことが示された。また、光合成リン利用効率の増加には、葉のリン濃度の低下が大きく寄与することが示された。

#### 5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計 13 件すべて査読あり)

① Moritz L., Liang C., Wagai R.,

Kitayama K. & Balser T. (2009) Vertical distribution and accumulation of microbial residues in two tropical forest soils formed from contrasting parent material. *Biogeochemistry* 92: 83-94.

② Wagai R., Mayer L.M. & Kitayama K. (2009) Extent and nature of organic coverage of soil mineral assessed by a gas sorption approach. *Geoderma* 149: 152-160. 2009.

③ Wagai R., Mayer L.M., Kitayama K. & Knicker H. (2008) Climate and parent material controls on soil organic matter storage in surface soils: A three-pool, density-separation approach. *Geoderma* 147: 23-33.

④ Ushio M., Wagai R., Balser T. & Kitayama K. (2008) Variations in the soil microbial community composition of a tropical montane forest ecosystem: Does tree species matter? *Soil Biology & Biochemistry* 40: 2699-2702.

⑤ Aiba S., Hanya G., Tsujino R., Takyu M., Seino T., Kimura K. & Kitayama K. (2007) Comparative study of additive basal area of conifers in forest ecosystems along elevational gradients. *Ecological Research* 22: 439-450.

⑥ Raich J.W., Russel A., Kitayama K., Parton W., & Vitousek P.M. (2006) Temperature influences carbon accumulation in moist tropical forests. *Ecology* 87: 76-87.

⑦ Aiba S., Suzuki E. & Kitayama K. (2006) Structural and floristic variation

among small replicate plots of a tropical montane forest on Mount Kinabalu, Sabah, Malaysia. *Tropics* 15: 207-224.

琉球大学 理学部・准教授  
研究者番号：50295234

〔学会発表〕(計 20 件)

- ① 今井伸夫・Titin J・北山兼弘(2010)「生態系の地上-地下プロファイルに沿ったCNP 分布の非対称性からみた低地熱帯降雨林」日本生態学会、東京大学、2010年3月16日
- ② 宮本和樹(2010)「ボルネオ熱帯林における土壌の栄養塩利用環境の違いと植物の適応」日本生態学会、東京大学、2010年3月16日
- ③ 日高周・北山兼弘(2010)「リン利用効率からみた熱帯降雨林の空間変異」日本生態学会、東京大学、2010年3月16日
- ④ 和穎朗太(2010)「生物に適応を迫る土壌プロセス」日本生態学会、東京大学、2010年3月16日
- ⑤ 喜多智・北山兼弘(2010)「リン制限下の熱帯林土壌における微生物の活性はリン律速か？」日本生態学会、東京大学、2010年3月16日

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

北山 兼弘 (KITAYAMA KANEHIRO)  
京都大学・農学研究科・教授  
研究者番号：20324684

### (2) 研究分担者

岡田 直紀 (OKADA NAOKI)  
京都大学・農学研究科・准教授  
研究者番号：40335302

### (3) 連携研究者

宮本 和樹 (MIYAMOTO KAZUKI)  
独立行政法人森林総合研究所・研究員  
研究者番号：60353877  
相場 慎一郎 (AIBA SHIN-ICHIRO)  
鹿児島大学 理学部・助教  
研究者番号：60322319  
久保田 康裕 (KUBOTA YASUHIRO)