様式 C-19

科学研究費補助金研究成果報告書

平成　２１年　５月　２９日現在

研究種目：基盤研究（Ｃ）
研究期間：2006～2008
課題番号：18580148
研究課題名（和文）　樹木の葉の被食防衛が分解者系に及ぼす影響の評価－暖温帯多雨気候の場合－

研究課題名（英文）　Evaluation of the effects of the anti-herbivore defense among tree leaves on decomposition subsystem in humid warm temperate forest ecosystems.

研究代表者
塚本　次郎（TSUKAMOTO JIRO）
高知大学・教育研究部自然科学系・教授
研究者番号：60253340

研究成果の概要：植物と植食動物は食う－食われるの関係にある。この相互作用を通じて植物には様々な防衛手段が備わっている。樹木の葉は主に硬さや葉に含まれる消化阻害物質によって守られている。本研究は地上部で獲得された葉のこのような性質が落葉となった後の腐り易さにも影響を及ぼし、森林生態系における物質循環の速さをも左右することを実証した。

交付額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合　計
2006 年度	2,800,000	0	2,800,000
2007 年度	500,000	150,000	650,000
2008 年度	500,000	150,000	650,000
年度			
年度			
総　計	3,800,000	300,000	4,100,000

研究分野：農学
科研費の分科・細目：森林学・森林科学
キーワード：食葉性昆虫・葉の被食防衛・分解・常緑広葉樹二次林・落葉広葉樹二次林・植生遷移

１．研究開始当初の背景

生態系は生産者系、消費者系、分解者系の三つのサブシステムと、それを取り巻く無機的環境とからなっている。生態系の動きを予測し、適切な管理を行うためには、各々のサブシステムの機能のみでなく、サブシステム間の相互作用を知ることが重要である。1990年代に、植物の被食防衛が無機的環境（土壌養分、光など）－生産者系－消費者系－分解者系の四者の連関に強い影響を及ぼしているとの仮説が明確に意識されるようになり、その実験的検証が行われてきた。しかし、これまで被食防衛が生態系の四つのコンパートメントを結びつける要因として作用していることを自然条件下で実証した例は、亜寒帯の島嶼生態系で行われた研究以外には見あたらない。これは低温と相俟って極相林を構成するトウヒ落葉が難分解性であるという条件下での実証例であり、その一般性の検証については他の気候帯での今後の研究に待つところが大きい。

２．研究の目的

本研究は暖温帯多雨気候条件下の二次林生態系において、樹木の葉の被食防衛が生産者系－消費者系－分解者系の連関に大きな影響を及ぼしていることを実証するために行った。

３．研究の方法

（１）調査地の概要と調査対象樹種

高知県中部に位置する高知大学農学部附属演習林（嶺北フィールド）内の同一斜面上に横並びに隣接する約 60 年生の常緑広葉樹二次林（**EBF**）と落葉広葉樹二次林（**DBF**）(33° 42´N, 133° 36´E；標高 870-890m）を調査林分とした。各林分に設けた 400 ㎡の方形プロットの樹種構成を表１に示した。

表１ 調査林分の樹種構成（DBH≧5cm）

EBF			DBF		
樹　種*	胸高断面積（㎡/ha）	%	樹　種*	胸高断面積（㎡/ha）	%
アカガシ	35.15	63.5	コナラ	9.11	23.4
モミ	9.41	17.0	アカシデ	8.42	21.6
その他	10.83	19.5	サマザクラ	6.65	17.1
			アカマツ	5.41	13.9
			その他	3.25	8.3
総　計	55.39	100.0	総　計	38.98	100.0

＊：構成比10%以上の種

DBF は陽性の樹種が優占する途中相の森林、**EBF** はアカガシが優占する相対的に極相に近づいた森林であり、樹種構成以外の条件はほぼ等しいと見なされる。

調査対象樹種は常緑広葉樹のアカガシ、落葉広葉樹のアカシデ、ヤマザクラ、コナラの 4 種とし、林冠アクセス用のタワーから樹冠上部にアクセスできる各樹種 3 個体を調査対象木に選んだ。

（２）葉の防御水準

①葉の硬さ

2007 年の展葉直後と展葉 40 日後に 1 個体 3 枚ずつ、各樹種合計 9 枚の樹冠表面の葉を採取し、針入度計（AIKOH RX-1）を用いて針入抵抗（N）を測定し、MPa に換算した。

②比葉面積重

2006 年 8 月各樹種 1 個体の樹冠表面から無作為に 10 枚ずつ採取した葉 1 枚ずつについて乾重と葉面積を測定し、両者の比として算出した（g/㎡)。葉面積は個々の葉を複写した画像を用いてコンピューター上で Scion Image（www.scioncorp.com/より入手）により測定した。

（３）葉のＣ／Ｎ率

2006 年 8 月、各樹種 1 個体の樹冠表面から無作為にアカシデ 40 枚以上、その他の樹種 20 枚以上の葉を採取して風乾後粉砕し、20mg を分析用試料、残りを風乾時含水率測定用試料とした。C と N の濃度は NC アナライザー（SUMIGRAPH NC-95A）を用い、乾式燃焼法で定量した。

（４）葉の被食面積

各調査木樹冠表面の葉 15 枚(各樹種 45 枚）を対象として、葉に透明なガラス製格子板（5mm メッシュ）を当ててデジタルカメラで接写した画像を印刷し、プタニメーターを用いて個葉面積と被食部位の面積を求めた。（被食部位の面積／個葉面積）×100 を被食面積率とした。調査は 2007 年 5 月 8 日～10 月 23 日と 2008 年 5 月 3 日～9 月 16 日の期間に 2 週間おきに行った。

（５）落葉の初期重量減少

2007 年の落葉直後に採取したアカガシ、アカシデ、ヤマザクラ、コナラの新鮮落葉を風乾状態で保存し、5g を目処に測りとったものを、大きさ 15cm×15cm、網目 0.4mm メッシュの袋に詰めてリターバッグとした。リターバッグは 2008 年 5 月、**EBF** と **DBF** の間にあって両者の中間的な樹種構成を示す推移帯の部分に、各樹種 40 個のリターバッグを設置し、1、2、3、6 カ月後に 10 個ずつ回収して乾燥重量を測定した。風乾時の落葉の含水率はリターバッグに詰めたものと同じ取り扱いの試料の一部を用いて求めた。

（６）落葉からの CO_2 発生速度

回収したリターバッグ内の落葉は乾燥させる前に、LI-COR Biosciences 社製の CO_2 アナライザーLI-820 につないだ密閉容器に入れ、1 サンプルごとに CO_2 発生量を測定した。測定中の密閉容器と、測定待ちのリターバッグは回収時に記録した林床温度と等しく設定した恒温器に入れた。2 カ月後、3 カ月後の落葉は強く乾燥していたため、CO_2 発生量が著しく少なかった。そこで、一度目の測定が終了した落葉に霧吹きで水を加えて口を開けたナイロン袋に入れ、恒温器中で一昼夜培養した後、2 度目の測定を行った。いずれの場合も試料の含水率を求めるために CO_2 発生量測定の直前に湿重量を測定した。6 カ月後は低温により発生量が少なかったため、恒温器の温度を上げて一昼夜培養した後、二度目の測定を行った。

（７）リター回転率（年リターフォール量／リター集積量）

①リターフォール量

EBF、**DBF** 各々の 400 ㎡の調査プロット内に等間隔に設置した受け口面積 0.5 ㎡のリタートラップ 10 個ずつから、約 1 カ月間隔でリターを回収し、乾燥重量を測定した。調査は 2002 年 1 月から 2008 年 12 月まで行った。

②リター集積量

EBF、**DBF** 各々の林分内から 30cm×30cm の枠内のリター（堆積有機物）を毎回無作為に 10 カ所ずつ採取し、乾燥重量を測定した。調査は 2002 年から 2008 年の間に合計 13 回、異なる季節に散らばるように行った。

４．研究成果

（１）葉の防御水準

葉の硬さを図１a，ｂに示した。展葉直後、40 日後共に落葉樹 3 種間に差はなく、これらに比べてアカガシの葉が有意に硬かった。

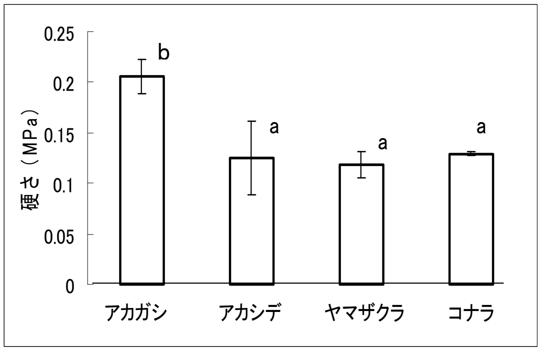

図1a　葉の硬さ（展葉直後）ａ＜ｂ　（P＜0.05, Tukeyの多重比較）

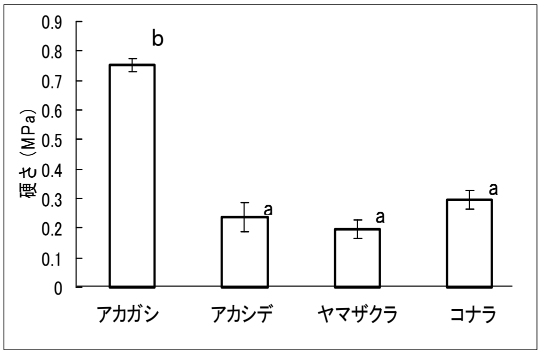

図1b　葉の硬さ（展葉40日後）ａ＜ｂ（P＜0.05, Tukeyの多重比較）

葉の比葉面積重を図２に示した。アカガシの比葉面積重が落葉樹３種に比べて有意に大きかった。落葉樹ではヤマザクラがアカシデ、コナラに比べて値が大きかったが、差の絶対値はアカガシとの差に比べて小さかった。

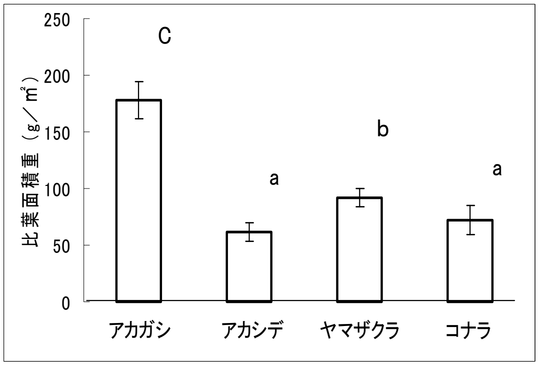

図2　葉の比葉面積重　ａ＜ｂ＜ｃ(P＜0.01, Tukeyの多重比較)

これらの結果はいずれも常緑樹のアカガシの葉の量的防御水準が落葉樹３種に比べて高いことを示す。

（２）葉のＣ／Ｎ率

表２に葉のＣ／Ｎ率を示した。アカガシのＣ／Ｎ率は落葉樹３種に比べて高かった。これは葉の硬さや、比葉面積重の大きな値からも推察されるように、アカガシの防御においては細胞壁成分（高分子炭水化物）の重要性が高く、そのことがＣ／Ｎ率に反映したと考えられる。

表２　葉のＣ／Ｎ率

ヤマザクラ	アカシデ	コナラ	アカガシ
28.2	25.4	21.9	38.0

以上の性質はいずれも食物資源としての葉の質を規定する要因であり、一次消費者、分解者の双方に影響を及ぼすことが既往の実験で確かめられている。

（３）葉の被食面積

葉の被食面積率の推移を図３a、ｂに示した。2007 年、2008 年共にアカガシの被食面積率は落葉樹３種に比べて小さかった。

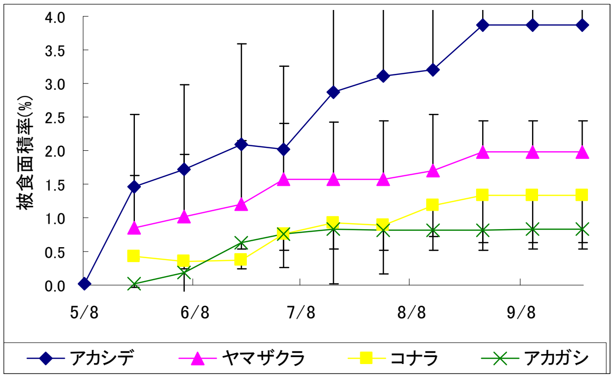

図３a　被食面積率の推移（2007 年）

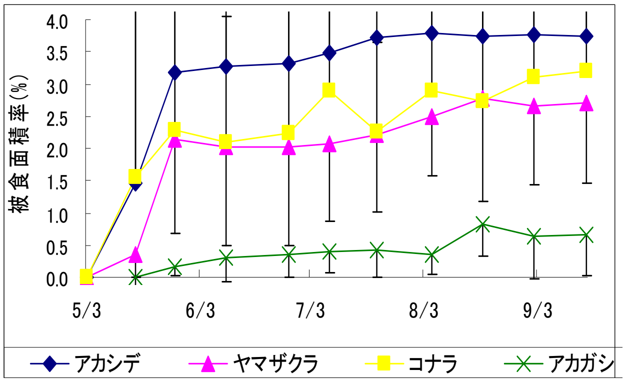

図３b　被食面積率の推移（2008 年）

量的防御水準の違いに起因する葉の質の

違いが一次消費者の摂食活動に影響を及ぼしたと考えられる。

（４）落葉の初期重量減少

図４に落葉の重量減少の経過を示した。6 カ月経過時点の重量減少ではアカシデ・ヤマザクラ＞コナラ＞アカガシの序列が有意であった。しかし、重量減少率の樹種間の差は時間の経過と共に小さくなる傾向が見られた。

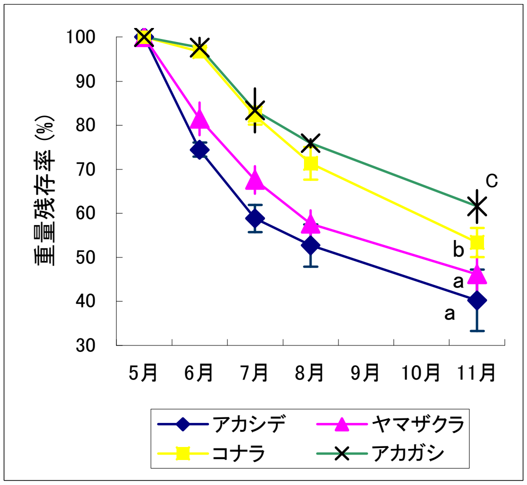

図４　落葉の重量残存率（a<b<c<(P<0.01)，arcsin 変換後 Tukey の多重比較）

（５）落葉からの CO_2 発生速度

リターバッグ回収時の林床の温度とリターバッグ内の落葉の含水率を表３に示した。表中の（ ）内の数字は二度目の測定に関わる含水率（2，３カ月後）と培養温度（6 カ月後）である。また、図５a、b にそれぞれ１回目と 2 回目の測定における CO_2 発生速度（cc/gC/h）を示した。7、8、11 月は６月に

表３　CO2 発生量測定に関わる落葉含水率と温度

測定月	6月	7月	8月	11月
リターバッグ設置後経過月数	1	2	3	6
林床温度(℃)	21.0	23.1	20.3	7.5
測定時設定温度(℃)	21.0	23.0	20.0	7.5 (21.0)
平均含水率(%)				
アカガシ	53	15 (52)	22 (51)	57
アカシデ	76	19 (79)	21 (70)	79
ヤマザクラ	70	17 (71)	27 (61)	73
コナラ	61	16 (64)	23 (63)	71

（ ）内の数字：2 回目測定時の値

比べ、全樹種で発生速度は小さかった（図５a）。7、8 月は落葉の低含水率が、11 月は林床の低温が影響したと考えられ（表３）、２回目の測定でこれらの条件を改善することにより、一昼夜で発生速度は顕著に高まった（図５b）。

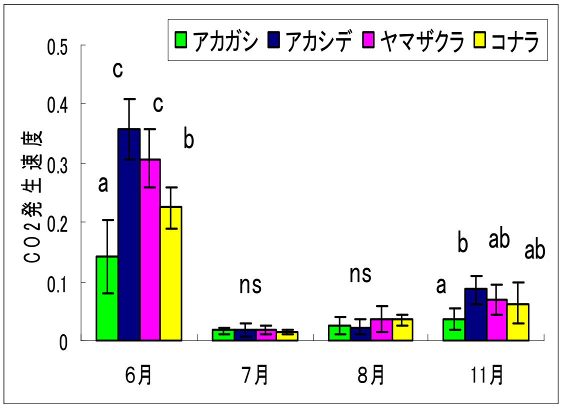

図５a CO2 発生速度（cc/gC/h）（1 回目）
（a<b<c（P<0.01）Tukey の多重比較）

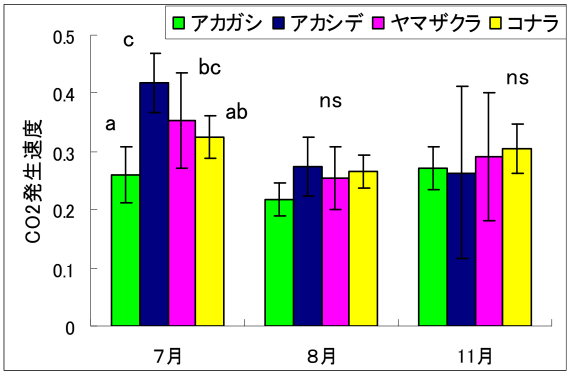

図５b CO2 発生速度（cc/gC/h）（2 回目）
（a<b<c（P<0.01）Tukey の多重比較）

樹種間で比較すると、6 月はアカガシの値が落葉樹 3 種に比べて、有意に低かった。7 月の含水率調整後もほぼ同様の結果であった。しかし、アカガシと落葉樹３種間の差は時間の経過と共に小さくなる傾向を示した。

以上の結果は、落葉樹３種に比べて一次消費者の食害に対する量的防御水準の高いアカガシの葉が、落葉後の可溶性成分の溶脱や微生物による分解に抵抗的であることを示す。これは、アカガシの量的防御の重要な物質的基礎と考えられる細胞壁成分に難分解物質が含まれることによると考えられる。一方、時間の経過と共に分解に関する樹種間の差が小さくなるのは、易分解性物質が分解消失するに伴なって、どの樹種の落葉においても難分解物質の濃度が高まり、落葉の等質化が進むためと考えられる。

（６）リターの回転率
表４に年リターフォール量、表５にリター集積量を示した。年リターフォール量は 2007 年を除いて、EBF＞DBF であった。リター集積量は季節を通じて EBF＞DBF であった。

表4　年リターフォール量（g／㎡）

年	EBF	DBF
2002	785	517
2003	535	524
2004	711	597
2005	463	387
2006	532	456
2007	347	468
2008	539	401
平均	559	479

表5　リター集積量（g／㎡）

調査時期	調査回数	EBF	DBF
3月	3	839	685
6月	3	1188	619
9月	4	952	509
12月	3	1276	772
平均	-	1064	646

両者の平均値を用いて（年リターフォール量）／（リター集積量）によりリター回転率を求めると EBF で 0.53、DBF で 0.74 であった。EBF では DBF に比べて地表からのリターの分解消失が遅れていることを示す。両林分は優占樹種以外ではほぼ等しい条件下にあると見なせるため、優占樹種の違い（EBF：アカガシ、DBF：アカシデ、ヤマザクラ、コナラ）が生態系の物質循環速度に違いをもたらしていると考えられる。

（７）まとめ
EBF の生産者系を代表する常緑広葉樹のアカガシは耐陰性が高く、暖温帯上部の極相林の構成種である。DBF の生産者系を代表する落葉広葉樹のアカシデ、ヤマザクラ、コナラは光要求度が高く、暖温帯上部では途中相の森林の主要構成種である。両者の生長特性の違いは葉の防御特性と密接に結びついており、アカガシの量的防御水準は落葉樹 3 種に比べて高く、且つ、その結果として C/N 率も高かった。生産者におけるこの違いは一次消費者、分解者の双方に影響を及ぼし、葉の被食面積率、落葉の重量減少速度、落葉からの CO_2 発生速度はいずれも落葉樹 3 種に比べ、アカガシで低かった。また、これらのことが両林分の物質循環速度の違いをもたらすことが示唆された。

これまでにも生産者系と消費者系、あるいは生産者系と分解者系の二者間の関係については数多くの知見が集積されている。また近年、これら三者間の相互作用を実験的に確かめる事例も増えている。しかし、本研究は植生遷移系列上での種の交代に伴う物質循環速度の変化に、被食防衛が深く関わっていることを自然生態系において明らかにした数少ない研究の一つとして高く評価されるものと考える。

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 0 件）

〔学会発表〕（計 3 件）
①宇佐美敦、塚本次郎、ソフトエッジで接する二つの森林におけるオサムシの分布、日本土壌動物学会、2008 年 5 月 24 日、琉球大学
②川野浩一、米山仰、塚本次郎、長井宏賢、常緑広葉樹と落葉広葉樹の葉の量的防御水準と大型土壌動物、日本生態学会、2008 年 3 月 17 日、福岡国際会議場
③長井宏賢、今安清光、川野浩一，米山仰、常緑広葉樹と落葉広葉樹の葉の量的防御水準と食葉性昆虫、日本生態学会、2008 年 3 月 17 日、福岡国際会議場

〔図書〕（計 0 件）

〔産業財産権〕
○出願状況（計 0 件）

○取得状況（計 0 件）

〔その他〕
なし

６．研究組織
(1)研究代表者
塚本　次郎（TSUKAMOTO　JIRO）
高知大学・教育研究部自然科学系・教授
研究者番号：60253340

(2)研究分担者
市栄　智明（ICHIE　TOMOAKI）
高知大学・教育研究部自然科学系・准教授
研究者番号：80403872
今安　清光（IMAYASU　KIYOMITU）
高知大学・技術専門職員
研究者番号：70423465

長井　宏賢（NAGAI　HIROTAKA）
高知大学・技術職員
研究者番号：90423467

(3)連携研究者
なし