

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 6 月 6 日現在

機関番号：17701

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2013～2015

課題番号：25870569

研究課題名(和文) 細根特性に着目した、熱帯林構成樹種の土壌環境に対する適応メカニズムの解明

研究課題名(英文) Clarification of adaptive mechanism of tropical tree species to soil environment

研究代表者

鶴川 信(Ugawa, Shin)

鹿児島大学・学術研究院農水産獣医学域農学系・准教授

研究者番号：30582738

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 2,800,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では、細根特性の観点から、熱帯林を構成する樹種の土壌環境への適応メカニズムを明らかにすることを目的とした。マレーシアのパソ森林保護区において、Macaranga属5種とShorea属8種の生育環境を測定し、細根の形態を観察した。その結果、光や土壌水分については樹種間で生存に必要な資源量が異なるものの、土壌養分については生存に必要な資源量が樹種間で異なる属とそうでない属が存在することを確認した。また、細根の形態については、Macaranga属において樹種間で根端の形態が異なることを明らかにした。生育環境と細根形態を比較すると、むしろ光環境の方が細根形態と関係している可能性が示された。

研究成果の概要(英文)：In this study, we aim to clarify a mechanism that tropical tree species adopts soil environment of their own habitat. Five Macaranga and 8 Shorea species were chosen in Pasoh Forest Reserve of Malaysia, and the environmental factors of their habitat and their fine root morphology were measured. As a result, tree species grow in different environment of soil water and light. However, the difference in soil nutrient condition among tree species was detected for Macaranga but not for Shorea. The difference in fine root diameter among tree species was detected for Macaranga. These results indicate a possibility that fine root morphology is related to light condition rather than soil condition.

研究分野：森林生態学

キーワード：熱帯林 共存機構 土壌環境 細根特性 Macaranga属 Shorea属

1. 研究開始当初の背景

熱帯雨林における生物多様性は極めて高く、この多様性の形成過程を知ることは、熱帯林の生物多様性の維持に資する情報を与える。熱帯林の多様性を説明する仮説は複数あるが、その一つとしてニッチ分割説が存在する。ニッチ分割説では、生育に適した環境が樹種間で異なるために、多種共存が可能となるというものである。ニッチ分割説が熱帯雨林の多様性を一部説明できることを前提とすれば、各樹種は進化の過程でそれぞれの生育環境への適応性を獲得したといえる。したがって、現在のニッチ分割とそれを可能にする適応性を明らかにすることで、熱帯雨林における生物多様性の形成過程を明らかにできる。

熱帯雨林における各樹種の生育環境の差異は、光資源と土壌資源を切り口として研究が行われてきた (Davies et al. 1998、Palmiotto et al. 2004)。したがって、まずは、どのような生育環境にどの樹種が生育しているのかを明らかにする必要がある。さらに、生育環境への適応を可能にする各樹種の生態的特性を明らかにする必要がある。これまでの研究では、生態的特性として葉に着目したものが多くを占めているが、根の形態に着目した研究は少ない。しかしながら、光環境と同様に、土壌環境におけるニッチ分割は十分に予想される項目であり、それを実現可能にさせる生態的特性として、本研究では、細根特性に着目する。さらに、本研究では、細根特性の中でも、土壌資源(水分や養分)の吸収効率に大きく関与する根端の形態 (Eissenstat 1992、Krasowski and Owens 1999、Pregitzer et al. 2002) に焦点を当てる。

加えて、本研究では、生育環境と細根形態の樹種間差を調べる上で、系統分類を考慮した。つまり、同じ属内で樹種間の生育環境および細根形態を比較することを試みた。これを行うことで、適応収束を排除し、適応放散を前提としたニッチ分割、適応性の獲得を考察することができる。

2. 研究の目的

本研究では、野外に生育する *Macaranga* 属 5 種と *Shorea* 属 8 種を対象に、(1) 生育環境 (林冠における光量、土壌中の水分量および養分量) における樹種間差を明らかにすること、(2) 細根形態 (根端の直径およびバイオマスあたりの根長 (specific root length: SRL)) における樹種間差を明らかにすること、(3) 上記の生育環境と細根形態の関係を明らかにすることを目的とした。

3. 研究の方法

(1) 調査地

マレーシアのパソ森林保護区 (北緯 2 度 5 分、東経 102 度 18 分) に生育する低地フタバガキ林において、International

Biological Program にて使用した 6ha プロットとその周辺を調査地とした。本調査地の年平均気温は 26 度、年間降水量は 1739 mm である (Tani et al. 2003)。その他、パソ森林保護区における気象、土壌、植生は Okuda et al. (2003) に記述されている。

(2) 対象樹種

本研究では、調査地に生育する *Macaranga* 属 5 種 (*M. conifera*, *M. gigantea*, *M. hypoleuca*, *M. lowii* and *M. recurvata*) および *Shorea* 属 8 種 (*S. acuminata*, *S. leprosula*, *S. macroptera*, *S. maxwelliana*, *S. multiflora*, *S. ovalis*, *S. parvifolia*, *S. pauciflora*) を対象とした。

(3) 生育環境の測定

樹高 4m 未満の個体について、各対象樹種 5 個体以上を無作為に選定し、林冠の光量、周辺土壌の粒径組成および窒素無機化速度を測定した。光量については、各対象個体の林冠上の 3 点で全天空写真を撮影した。これらの全天空写真から画像解析ソフト Gap Light Analyzer version 2.0 (Frazer et al. 1999、2000) を用いて Gap Light Index (GLI) を計算し、3 点の平均をもって林冠の光量とした。土壌粒径組成については、対象個体の地際から放射状に 30cm 離れた 3 地点から 200mL (底面積 20cm² × 深さ 0~10cm) の土壌サンプルを採取し、これら 3 つの土壌サンプルをよく混ぜ合わせた。混合した土壌サンプルから細土を抽出し、国際法を用いて、粗砂、細砂、シルト、粘土の重量割合を測定した。土壌窒素無機化速度についても、対象個体の地際から放射状に 30cm 離れた 3 地点から 200mL (底面積 20cm² × 深さ 0~10cm) の土壌サンプルを採取し、これら 3 つの土壌サンプルをよく混ぜ合わせた。これらの混合サンプルから、採取後 48 時間以内に細土を抽出し、その一部について無機態窒素量を測定するとともに、他の一部について 28 度 28 日間の培養を行い、培養後の無機態窒素量を測定した。そして、培養前と培養後の土壌における無機態窒素量の差異を 28 日で除して、窒素無機化速度を求めた。

(4) 細根形態の測定

樹高 4m 未満の個体について、各対象樹種 5 個体以上を無作為に選定し、細根形態の測定を行った。各対象個体について、幹からトレースした細根を採取し、根端 (最も先端の細根) を切り分けた。これらの根端についてスキャンを行い、その画像から画像解析ソフト WinRhizo (Régent Instruments Inc., Québec, Canada) を用いて細根の直径および根長を求めた。さらに、70 度で 48 時間乾燥させた後、重量を測定し、前述の根長を当該乾燥重量で除して、SRL を計算した。

(5) 統計解析

すべてのデータは対数変換を行い、統計解析に用いた。生育場所周辺の各環境因子および細根形態の樹種間差について、一元配置の分散分析を用いて解析を行い、さらに Tukey's HSD test を用いて多重比較を行った。また、各環境因子、細根形態について各樹種の平均値を算出し、ピアソンの積率相関を用いて、環境因子と細根形態の関係を解析した。

4. 研究成果

(1) 生育環境の樹種間差

Macaranga 属において、林冠の光量を示す GLI は樹種間で異なり (図 1: $p=0.035$)、*M. gigantea* と *M. lowii* の間に有意な差が確認された ($p=0.046$)。 *Shorea* 属においても、GLI は樹種間で異なり ($p<0.050$)、*S. leprosula* の林冠における GLI は、*S. multiflora* と *S. pauciflora* のそれよりも有意に高かった (それぞれ $p=0.009$, $p=0.002$)。また、*S. parvifolia* の林冠の GLI は、*S. pauciflora* のそれよりも有意に高かった ($p=0.020$)。

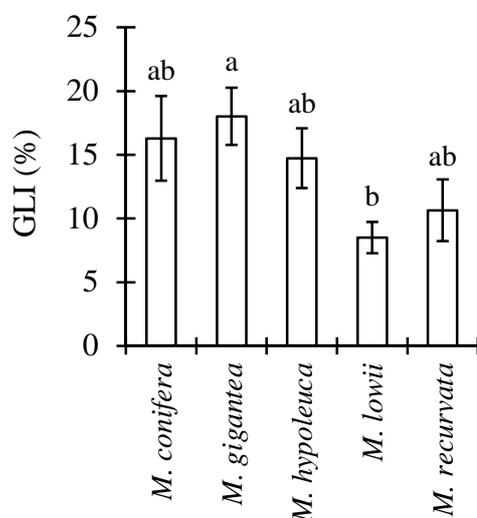


図 1 *Macaranga* 属 5 種における林冠の GLI。バーは標本標準誤差を示し、異なるアルファベットは 5% で有意な差を示す。

Macaranga 属において、周辺土壌の砂の含有率は樹種間で異なり ($p<0.001$)、*M. recurvata* の周辺の土壌には *M. gigantea* や *M. hypoleuca* の周辺の土壌よりも砂の含有率が高かった (それぞれ、 $p=0.015$, $p<0.001$)。また、*M. lowii* の周辺の土壌の砂の含有率は、*M. hypoleuca* のそれよりも高かった ($p=0.018$)。 *Shorea* 属についても、周辺土壌の砂の含有率は樹種間で異なった ($p=0.001$)。 *S. leprosula* の周辺の土壌では、*S. macroptera*, *S. maxwelliana*, *S. multiflora*, *S. pauciflora* の周辺の土壌よりも砂の含有率が低い傾向がみられた ($p<0.050$)。

Macaranga 属において、周辺土壌の窒素無機化速度は樹種間で異なり ($p=0.004$)、*M.*

lowii の周囲の土壌では、*M. recurvate* のそれよりも窒素無機化速度が高くなる傾向がみられた ($p=0.001$)。一方で、*Shorea* 属では、樹種間差は検出されなかった ($p>0.050$)。

以上の結果から、*Macaranga* 属、*Shorea* 属のいずれでも、樹種によって、異なる光量、異なる土壌水分量で生育することが示された。一方、土壌養分量 (窒素無機化速度) に関しては、*Macaranga* 属でしか樹種間差がみられなかった。光量と土壌水分量の樹種間差が *Macaranga* 属で大きく、*Shorea* 属で小さいことも確認され、こられを併せると、環境への適応を視点とした種分化の程度は属によって異なり、*Macaranga* 属で大きく、*Shorea* 属で小さいことが示唆された。

(2) 細根形態の樹種間差

Macaranga 属において、根端の SRL は樹種間で異なり (図 2: $p<0.001$)、*M. lowii* の根端の SRL は、他の樹種よりも高かった ($p<0.001$)。一方、*Shorea* 属では、樹種間差は確認されなかった ($p>0.050$)。

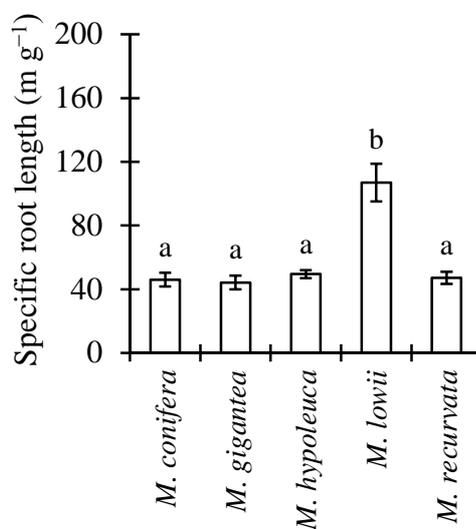


図 2 *Macaranga* 属 5 種における根端の SRL。バーは標本標準誤差を示し、異なるアルファベットは 5% で有意な差を示す。

根端の直径については、*Macaranga* 属の樹種間で有意な差がみられ ($p<0.001$)、*M. lowii* では他の樹種よりも根端の直径が小さかった ($p<0.002$)。一方、*Shorea* 属においては、樹種間差は検出されなかった ($p>0.050$)。

根端の組織密度は、*Macaranga* 属、*Shorea* 属のいずれでも、樹種間差は確認されなかった ($p>0.050$)。

上述のように、*Shorea* 属の細根形態は樹種間で異ならなかった。 Ugawa et al. (2010) は、亜高山帯モミ属林に生育する樹種について、同属内の樹種間で根端の直径に差がみられないことを報告している。*Shorea* 属の結果はこれに一致する。一方で、*Macaranga* 属では、樹種間で根端の形態に差がみられ、種分

化によってより幅広い環境へ適応した属では、細根形態の適応放散が起こることが考えられた。

(3) 生育環境と細根形態の関係

Macaranga 属において、生育環境を示すいずれの因子も、細根形態と有意な相関はみられなかった ($p>0.050$)。一方で、*Shorea* 属では、林冠の GLI が高い樹種ほど根端が太くなる傾向がみられた (図 3 : $p=0.028$)。

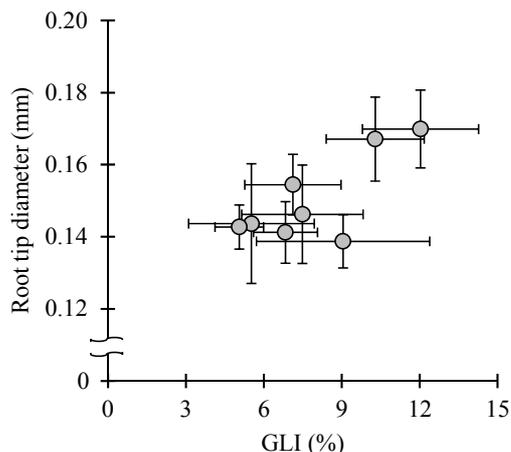


図 3 *Shorea* 属 8 種における林冠の GLI と根端の直径の関係。バーは標本標準誤差を示す。

Macaranga 属では、生育環境と細根形態の間に線形の関係はみられず、細根形態が生育環境への適応能力を十分に説明できるわけではないと考えられた。一方、他の樹種との間で細根形態の差異がみられた *M. lowii* に着目すると (図 2)、光資源が低く (図 1)、土壌養分が高い場所に生育する樹種は、根端の直径が小さく、SRL が高くなることが窺われた。Ugawa et al. (2010) では、下層に生育する樹種が根端が細い傾向を示しており、このことを併せると、根端の細さは光資源の少なさと関係している可能性が指摘できる。光資源が少なく、光合成量が確保しにくい環境に生育する樹種は、根端を細くすることでバイオマス単位の養分吸収効率を高めているのかもしれない。

Shorea 属では、細根形態の樹種間差がみられなかったため、その平均値に差があるのかは明確には断言できないが、林冠の GLI の平均値が低い樹種ほど根端が細かったことから (図 3)、やはり、光資源が少ない場所に生育する樹種は、根端を細くすることでバイオマス単位の養分吸収効率を高めている可能性が指摘される。

生育環境と細根形態の関係を取り扱った研究は、本研究が端緒である。今回の結果では、同属内では細根形態が進化の過程で変わりにくいことが示される一方で、一部の樹種 (*M. lowii*) では細根形態の差異が確認され

た。興味深いことは、土壌環境よりも、むしろ光環境が細根形態に関係していたことである。今後、取り扱う樹種数を増やし、生育環境と細根形態の関係について更なる知見を集め、光資源を巡る競争関係が土壌資源の獲得様式にまで影響するの否かを検証する必要がある。

<引用文献>

Davies SJ, Palmiotto PA, Ashton PS, Lee HS, Lafrankie JV (1998) Comparative ecology of 11 sympatric species of *Macaranga* in Borneo: tree distribution in relation to horizontal and vertical resource heterogeneity. *Journal of Ecology* 86: 662–673.

Eissenstat DM (1992) Cost and benefits of constructing roots of small diameter. *Journal of Plant Nutrition* 1:763–782.

Frazer GW, Canham CD, Lertzman KP (1999) Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-color fisheye photographs. Copyright 1999: Simon Fraser University, Burnaby, BC, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York; (<http://www.rem.sfu.ca/forestry/index.htm> or <http://www.ecostudies.org>).

Frazer GW, Canham CD, Lertzman KP (2000) Gap light analyzer (GLA), Version 2.0: image-processing software to analyze true-color, hemispherical canopy photographs. *Bulletin of the Ecological Society of America* 81: 191–197.

Krasowski MJ, Owens JN (1999) Tracheids in white spruce seedling's long lateral roots in response to nitrogen availability. *Plant and Soil* 217:215–228.

Tani M, Abdul Rahim N, Ohtani Y, Yasuda Y, Mohd Md S, Baharuddin K, Takanashi S, Noguchi S, Zulkifli Y, Watanabe T. (2003) Characteristics of energy exchange and surface conductance of a tropical rain forest in Peninsular Malaysia. pp. 73–88. In: Okuda T, Manokaran N, Matsumoto Y, Niiyama K, Thomas SC, Ashton PS (eds) *Pasoh: Ecology of a lowland rain forest in Southeast Asia*. Tokyo: Springer-Verlag Tokyo.

Palmiotto PA, Davies SJ, Vogt KA, Ashton MS, Vogt DJ, Ashton PS (2004) Soil-related habitat specialization in dipterocarp rain forest tree species in Borneo. *Journal of Ecology* 92: 609–623.

Pregitzer KS, DeForest JL, Burton AJ, Allen MF, Ruess RW, Hendrick RL (2002)

Fine root architecture of nine North American trees. Ecological Monographs 72:293-309.

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 0 件)

〔図書〕(計 0 件)

〔産業財産権〕

出願状況(計 0 件)

名称:

発明者:

権利者:

種類:

番号:

出願年月日:

国内外の別:

取得状況(計 0 件)

名称:

発明者:

権利者:

種類:

番号:

取得年月日:

国内外の別:

〔その他〕

ホームページ等

6. 研究組織

(1) 研究代表者

鶴川 信 (Ugawa, Shin)

鹿児島大学学術研究院農水産獣医学域農

学系・准教授

研究者番号: 30582738

(2) 研究分担者

なし

(3) 連携研究者

なし