

機関番号：14301

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2009 ～ 2010

課題番号：21780149

研究課題名（和文） 北方林の攪乱からの回復過程において植物の養分利用特性は優占種の決定要因となるか

研究課題名（英文） How did the species characteristics about plant nutrient use influence the ecological succession after disturbance in boreal forests?

研究代表者

小山 里奈 (KOYAMA LINA)

京都大学大学院情報学研究科・准教授

研究者番号：50378832

研究成果の概要（和文）：

高緯度地方に分布する北方林では、植物の生育期間が短い。そのため、植物が成長の制限要因となる窒素をいつ・どのように獲得するのかということは、植物の生存戦略上重要となる。本研究では、森林火災や河川の氾濫など森林攪乱の跡地に比較的初期に侵入する植物に着目し、利用している窒素源や窒素利用の季節性について調査を行った。その結果、そのような遷移初期種の窒素獲得に関する特性は種によって大きく異なり、異なる戦略をとることで競争が緩和されている可能性が示された。

研究成果の概要（英文）：

The growth period for plants is short in boreal forests. Therefore, it is important for plants how and when they acquire nitrogen, which is the limiting factor for their growth. In this study, plant nitrogen use was investigated from the viewpoint of nitrogen source and seasonality. I focused on the early successional species that appeared after forest disturbance such as forest fire or river flooding. The results showed major species differences, which suggested the competition for nitrogen was restrained by separation of source or temporal differentiation.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2009 年度	1,800,000	540,000	2,340,000
2010 年度	1,600,000	480,000	2,080,000
年度			
年度			
年度			
総計	3,400,000	1,020,000	4,420,000

研究分野：森林生態学、植物生理生態学、生態系生態学

科研費の分科・細目：森林学・森林科学

キーワード：北方林、窒素利用、植物、遷移

## 1. 研究開始当初の背景

アラスカ・シベリアなどに分布する北方林は、総面積約 1300 万 km<sup>2</sup> におよび、地球上の森林面積の約 1/3 を占めるとされる。そのため、地球規模の環境変動が森林の炭素収支等に及ぼす影響に注目が集まる近年、北方林

は環境変動の影響を強く受ける生態系としてのみならず、そのような環境変動に影響を与える要因としても重要視されている。

本研究で調査対象とした米国アラスカ州内陸部に成立する北方林においては、森林の動態は主として 2 種類の攪乱要因が規定するとされている。河川の氾濫と森林火災である。

河川氾濫原に成立する森林は内陸アラスカの約17%を占めるとされる。この氾濫原を形成する河川の一つであるタナナ川は、氷河の融水を主な水源とし、凍結時以外は、堆積した氷が形成した堰の崩壊・融水の増加・夏季の豪雨など様々な要因で氾濫が起こる。一方、森林火災の多くは落雷に由来するとされる。火災の規模や頻度などを規定する要因については、未解明の点が多いが、気温や降水量のような気候条件の影響を受けるとされている (Kasischke et al. 2002)。

しかし、森林が受けた攪乱のタイプにより、その後の回復過程は大きく異なる (Chapin et al. 2006)。河川の氾濫原における森林の成立は、おおむねトクサと低木種のヤナギの侵入に始まり、ハンノキ、ポプラの順で遷移が進行し、長い期間をかけて極相とされるトウヒ林が成立するという過程をたどる。それに対して、火災跡地においては、初期に多種の草本が侵入するが、比較的速やかに火災以前と同様の種構成を持つ森林が回復するという過程が多く見られる。このような違いは、火災跡地では氾濫原に比較して、攪乱後に土壤中に残されている養分の可給性が高く、種子・稚樹バンクが豊富に存在することに起因するとされる。しかし、養分、特に窒素の可給性の違いが攪乱後の回復過程に大きく影響していることが指摘されているにもかかわらず、その過程に大きく関わる種の養分利用に関わる生理特性に関する知見はまだ少ない。

## 2. 研究の目的

本研究では、内陸アラスカの北方林において森林攪乱の後に成立する植生の回復過程と植物の養分利用に関する生理特性との関係を明らかにすることを目的とした。特に森林攪乱からの経過時間が短い遷移の初期段階において優占するいくつかの木本種に着目し、その養分利用に関する生理特性を明らかにすることで、貧栄養であるとされる北方林において森林の回復を可能とさせる要因について考察した。

## 3. 研究の方法

本研究では、北方林において比較的遷移の初期段階に現れる種を対象として、二つの調査を行った。いずれの調査も米国アラスカ州のほぼ中央部に位置するフェアバンクス市周辺で実施した。

植物の窒素利用に関する生理特性の指標として、二つの調査において共通して用いられたのは、硝酸還元酵素活性である。植物は窒素源として主に土壤中の窒素を利用しているが、植物が利用可能な無機態窒素にはア

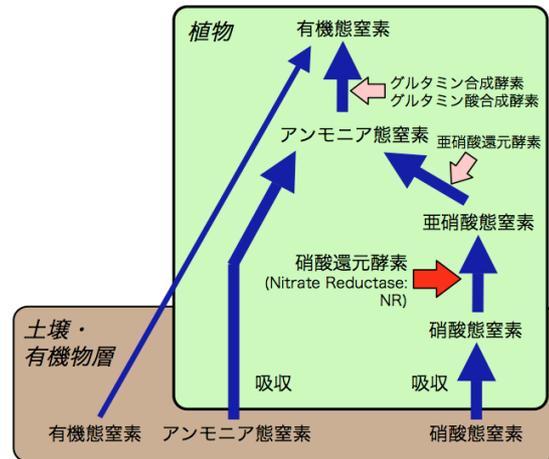


図1. 植物の窒素吸収と同化の過程

ンモニア態窒素と硝酸態窒素の二つの形態が存在する (図1)。植物が利用する窒素の形態により、その同化の過程は大きく異なる。硝酸態窒素は吸収後に酵素の働きによる還元過程を経なければ、利用することができない。この過程で働く酵素を生成する能力は植物の種によって異なり、硝酸態窒素を利用する能力には著しい種間の差が見られる。これを利用して、植物の硝酸還元酵素活性を測定することにより、窒素安定同位体トレーサーなどを利用する方法とは異なり、窒素の可給性に関して自然条件を保ったまま、植物の窒素利用について調査することができる。

(1) 一つ目の調査においては、河川氾濫跡地において、土壤中にほとんど利用可能な窒素が存在しない一次遷移の最初段階に侵入する植物の窒素利用について解明を試みた。調査対象として、遷移の最初段階に侵入するヤナギの一種 *Salix interior* と、*S. interior* より遷移が進行した段階で見られるポプラの一種 *Populus balsamifera* を用いた。*Salix interior* は、河川氾濫原に形成される階段状の地形において、最も河川に近く低い立地に見られるのに対して、*P. balsamifera* の分布域はやや川から離れ、河川水面から数十 cm~1m 程度の高さがあることが多い。このような条件下で、非常に窒素可給性が低い土壤からの供給を補うため、*S. interior* は河川から地下水に供給される窒素を利用するという仮説を立てた。

まず、窒素安定同位体トレーサーを用い、植物が地下水中の窒素にアクセス可能であるかを調査した。融雪後の河川の増水が起こる前に根系よりも深い深度に溝を切ったパイプを埋設した。河川水位の上昇に伴って地下水位が埋設されたパイプよりも高くなった時点で、<sup>15</sup>N トレーサーでラベルした硝酸アンモニウムをパイプ内にポンプで注入した。パイプの溝から流れ出した硝酸アンモニウムは地下水とともに移動したと考えられ

るため、パイプ埋設地点よりも下流側に生育する *S. interior* の葉を採取し、 $^{15}\text{N}$  トレーサーを測定した。

その後、*S. interior* と *P. balsamifera* の両種について硝酸態窒素利用を司る酵素（硝酸還元酵素）の活性の季節性を調査し、地下水位と地下水中の窒素濃度との比較を行った。

(2) 二つ目の調査では、河川氾濫原に比較して土壌中の可給態窒素が多い森林において、植物の窒素利用の季節性に関して明らかにした。報告者は既に温帯において、植物の窒素同化が展葉期に非常に盛んに起こっていることを示し、展葉期の重要性を明らかにした（図2）。しかし、生育期間・展葉期間ともに温帯に比べて非常に短く、土壌の窒素可給性が低温のために低いとされる北方林においては、植物は温帯とは異なる挙動を示す可能性が予想された。そこで、北方林の植物を対象とした展葉期の窒素同化に関する調査を行い、温帯の植物との比較を行った。

調査は、2010年5月の展葉開始から、同6月の展葉完了まで、約2回/週の頻度で実施された。比較的遷移初期に現れるハンノキの一種 *Alnus crispa*、カバノキの一種 *Betula papyrifera*、ヤマナラシの一種 *Populus tremuloides* が対象として用いられた。対象種の葉を採取し、葉面積・葉重量・硝酸還元酵素活性に加え、窒素の自然安定同位体比を測定した。

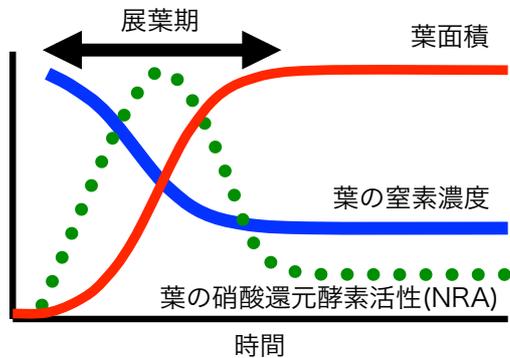


図2 温帯における植物の葉面積および窒素濃度、硝酸還元酵素活性の季節変化の概念図

#### 4. 研究成果

(1) 先行研究により、調査地とした遷移最初期段階にある河川氾濫原では、従来法によって調査された土壌の窒素可給性と植物が実際に吸収・利用した窒素の量の間には不一致があることが示されていた (Lisuzzo et al. 2008)。土壌の窒素無機化・硝化速度から推定された窒素の可給性は、植物によって実際に利用された窒素量の半分以下であり、植物には土壌で無機化・硝化された窒素以外に利

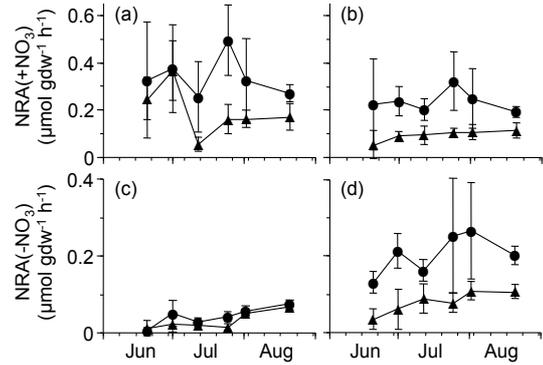


図3 対象とした2種の硝酸還元酵素活性の季節変化。培養に際して2種の異なる培養基質を用い、硝酸態窒素を含む基質を用いた場合の(a)葉と(b)根の硝酸還元酵素活性と、硝酸態窒素を含まない基質で培養された場合の(c)葉と(d)根の硝酸還元酵素活性を示す。●が *P. balsamifera*、▲が *S. interior* の平均値であり、棒は標準偏差を示す。

用できる窒素源が存在すると推定されてきた。窒素安定同位体トレーサーを用いた実験の結果、地下水位よりも深い深度に注入された $^{15}\text{N}$  トレーサーが、注入場所の下流側に生育する *S. interior* の葉から検出された。これは、地下水に含まれる窒素に植物がアクセス可能であるということを示している。硝酸還元酵素活性の測定結果は、対象とした2種はいずれも硝酸態窒素を利用する能力があり、また実際に自然条件下で硝酸態窒素を窒素源として用いていたことを示した（図3）。さらに、硝酸還元酵素活性の季節変化は、土壌の硝化速度の季節変化とは同調していないことが示された。これらの結果は、植物が窒素源として利用していた硝酸態窒素が、従来考えられてきた土壌の硝化によって生成されたものだけでなく、地下水の流れと水位の変動によってもたらされたものを含んでいた可能性を示している。

(以上の成果は、5. 主な発表論文等〔雑誌論文〕(1)として公表済み。)

(2) 3種ともに展葉期の硝酸還元酵素活性が夏季よりも高かったが、硝酸還元酵素活性のピークが見られる段階（展葉の初期、中期、後期）が種によって異なる様子が見られた。また、*P. tremuloides* ではピーク時の硝酸還元酵素活性が他種よりも低く、硝酸態窒素に対する依存性が低いことが示唆された。これに加え、*P. tremuloides* の窒素安定同位体比は他の2種に比べて高かった。一般に植物の窒素源となっている土壌中の無機態窒素の安定同位体比は、アンモニア態窒素で硝酸態窒素よりも高いとされている。このことから、*P. tremuloides* の硝酸態窒素への依存性の低さは、窒素安定同位体比にも反映されていること

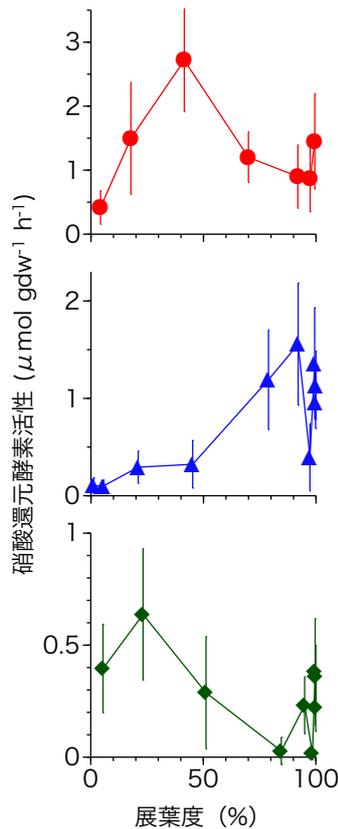


図4 北方林の植物の展葉に伴う硝酸還元酵素活性の変化。展葉が完了した段階の葉面積に対する各展葉段階の比率を展葉度 (%) とし、展葉段階と硝酸還元酵素活性の関係を示した。●は *A. crispa*、▲は *B. papyrifera*、◆は *P. tremuloides* の値を示し、硝酸還元酵素活性は各展葉段階における平均値と標準偏差を示す。

が示唆された。*Alnus crispa* は窒素固定種であるが、3 種のうち最も高い硝酸還元酵素活性を示し、窒素安定同位体比は-1~-1.5%程度であった。*Betula papyrifera* の窒素安定同位体比が-2.5%程度であったことに比較して、*A. crispa* はやや大気中の窒素に近い値を示したものの、高い硝酸還元酵素活性を考慮すると窒素固定への依存度は高くないと推定される。しかし、*A. crispa* 以外の2種では窒素安定同位体比は時間的にほとんど変化が見られなかったのに対し、*A. crispa* では展葉の最初期において急激な窒素安定同位体比の低下が見られ、利用している窒素源が変化していることが示唆された。

(以上の成果は、5. 主な発表論文等〔学会発表〕(1)として公表。)

これらの調査結果を総合すると、北方林の遷移初期に出現する植物は、窒素利用に関して種によって大きく異なる特性を持つと言える。種によって、主に利用する窒素の形態が

異なること、利用する時期が異なることは、貧栄養な土壌において種が共存することを可能にしている。また、非常に平坦な地形に成立した河川氾濫原という特定の環境においては、従来考慮されてこなかった窒素源である河川が地下水にもたらず窒素が利用可能であることが示され、貧栄養環境における森林の成立機構に関して新しい知見をもたらした。

## 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 1 件)

- (1) KOYAMA Lina and KIELLAND Knut, Plant physiological responses to hydrologically mediated changes in nitrogen supply on a boreal forest floodplain: a mechanism explaining the discrepancy in nitrogen demand and supply. *Plant and Soil* 342, 129-139. (<http://hdl.handle.net/2433/141754>; DOI: 10.1007/s11104-010-0676-8) 2011 査読有

〔学会発表〕(計 4 件)

- (1) KOYAMA Lina and KIELLAND Knut, Seasonal changes in nitrate use during leaf expansion in three deciduous tree species in interior Alaska 第 58 回日本生態学会大会, 2011. 3. 札幌
- (2) 小山里奈, 木本植物三種の展葉期における葉の窒素獲得, 第 57 回日本生態学会大会, 2010. 3. 東京
- (3) 原 菜那・松尾奈緒子・小山里奈・徳地直子・山中典和, 安定同位体比を用いた海浜植物の水利用特性と耐塩性の評価, 第 57 回日本生態学会大会, 2010. 3. 東京
- (4) 原 菜那・松尾奈緒子・小山里奈・山中典和, 安定同位体比を用いた海浜植物の水利用特性と耐塩性の評価, 平成 21 年度鳥取大学乾燥地研究センター共同研究発表会, 2009. 12. 鳥取

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

小山 里奈 (KOYAMA LINA)  
京都大学大学院情報学研究科・准教授  
研究者番号: 50378832