

令和 4 年 6 月 21 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(C)（特設分野研究）

研究期間：2019～2021

課題番号：19KT0034

研究課題名（和文）樹木の情報統合メカニズムを応用した新しい育林技術の構築

研究課題名（英文）Development of a new mixed planting method based on information integration of trees

研究代表者

舘野 隆之輔（TATENO, RYUNOSUKE）

京都大学・フィールド科学教育研究センター・教授

研究者番号：60390712

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 3,400,000円

研究成果の概要（和文）：本研究は、針葉樹一斉造林地の広葉樹林化を効果的に行う新しい施業体系の構築を目指し、樹木や微生物の多様性や生物間相互作用と生態系機能の関係に注目して研究を行った。天然林での長期データの解析により、生物間相互作用はみられなかったが、この地域の極相林を構成する樹種で高い成長量が検出された。また土壌に関して、樹種の多様性は、微生物の多様性には必ずしも影響を与えないが、共起ネットワーク構造に影響を及ぼし、その結果、土壌機能にも影響を及ぼすことが示唆された。本研究では、樹木、微生物に限らず、一般的な多様性指数だけでなく、種間の組み合わせが森林の生産性や土壌機能などの生態系機能に重要であることが示された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究は、植物間の情報統合理論や多様な生物群集間のネットワーク理論など新しい生物理論を活用し、樹種間の組み合わせや樹種の多様性を活用した施業体系を確立することを目指して行った点では、学術的にも意義があると考えられる。具体的なメカニズムの解明までは至らなかったが、本研究の成果は、森林の生産性や土壌機能などの生態系機能を発揮するためには、背後にある生物学的なメカニズムの重要性を示すものであった。さらなる解析が必要ではあるが、今後の有用広葉樹資源の安定供給や多様な生態系機能が発揮できる森林を造成する上で、本研究の知見は重要になると考えている。

研究成果の概要（英文）：This study focused on the relationship between tree and microbial diversity, interactions among organisms, and ecosystem functions, with the aim of developing a new management system that will effectively convert coniferous plantations into broadleaf forests. Based on the analysis of long-term tree census data from the natural forest, we did not observe any biotic interactions affecting growth rates, but high growth rates were detected in the climax tree species of this region. Regarding soils, the diversity of tree species did not necessarily affect microbial diversity, but it did affect co-occurrence network structure, which in turn affected soil functions such as mineralization. This study revealed that not only conventional diversity indices, but also interspecific combinations are important for ecosystem functions such as forest productivity and soil function, not only for trees and microbes.

研究分野：森林生態学

キーワード：同種間相互作用 他種間相互作用 混植 情報統合 ネットワーク構造 微生物機能群 根渗出物 窒素無機化

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属します。

## 1. 研究開始当初の背景

単一樹種による一斉造林は、森林生物の多様性や養分循環などのさまざまな生態系サービスに影響を及ぼすことが指摘されている。近年、手入れの行き届かない針葉樹人工林を多様な樹種で構成される広葉樹林へ誘導する「広葉樹林化」を推進することで、森林の持つ多面的・公益的機能を発揮できるような整備が各地で進められつつある。また、特殊な部材や楽器・工芸品など特定の用途に使われる広葉樹は、世界各国での天然林での伐採制限等のため、安定供給が懸念されている。このような需要に対応するべく行われる有用広葉樹の一斉造林もまた、針葉樹の一斉造林同様、生物多様性の観点から公益的機能が発揮されるのか疑問が残る。

一斉造林地から多様な有用広葉樹で構成される天然林への誘導に向けての施業体系はいまだ確立されていないのが現実である。これらのことから、樹種間の組み合わせや樹種の多様性を活用した施業体系を確立することが、今後の有用広葉樹資源の安定供給や多様な生態系機能が発揮できる森林を造成する上でも重要になると考えられる。

近年、植物が周辺他種や同種他個体の情報を統合し、発芽・成長・繁殖のパターンを変化させるという現象が草本種を中心に明らかとなりつつある (Cahill et al. 2010, Yamawo & Mukai 2017 など)。また、森林の土壌中での微生物群集を介した植物間相互作用ネットワークと生態系機能との関係が指摘されている (Country et al. 2010)。さらに、近年、次世代シーケンサーを用いた解析により、野外の植物と土壌微生物群集の共存ネットワーク構造が明らかにされつつある (Toju et al. 2014)。これらの新しい知見は、長年議論されてきた生物多様性が生態系の構造や機能にどのような影響を与えているのかという「問い」に対して、新しい研究展開をもたらすものとして着目されており、持続的な森林資源の活用と安定した生態系サービスの創出に向けた広葉樹林を人工的に作り出す新しい施業方法を開発する上でも、重要な知見となりうる。従来、施業体系の開発では、いくつかの方法を試行的に行い成果の高い方法を採用することが多く、その背後にある生物学的なメカニズムに着目することは少なかった。しかし、本研究では、新しい植物の情報統合理論や植物群集内の個体間ネットワーク理論など基礎生物学におけるホットトピックと従来施業研究を結びつける点に学術的な独自性があると考えられる。

本研究は、多様性の高い森林への誘導に関して、複数の樹種を混植するメリットを最大限活用した新しい植栽方法を開発することを目指したが、単なる植栽方法の提案に留まらず、近年提唱されている植物間の情報統合理論や多様な生物群集間のネットワーク理論など新しい生物理論の検証を目指す研究とも位置付けた。また本研究は、生態系機能向上への寄与だけでなく、有用広葉樹の生産などの経済的な価値の創出にも繋がる可能性があると考えた。例えば、種子発芽や成長過程における他種や同種他個体、土壌微生物群集の相互効果が解明されれば、効率的な種苗生産に貢献できるだろう。また、有用広葉樹種の成長率を向上させることで、低コストな施業が可能になるなど経済的なメリットも期待できる。

## 2. 研究の目的

本研究は、針葉樹一斉造林地を広葉樹林化する際に、多様性を維持しつつ、多様性の持つポジティブな側面を最大限に発揮できる新しい施業体系の構築することを目的とした。この目的達成のため、本研究では、発達した天然林における樹種の成長や動態を明らかにするとともに、種子、実生、稚樹、成木と様々な生育段階において、樹木の発芽率や生残率などのパラメータがどのように変化するかの実験を実施した。また植物と微生物間の生態ネットワークがどのように変化するかを明らかにするとともに、その結果として土壌の無機化や養分流出といった生態系機能がどのような影響を及ぼすかを検討した。その上で、広葉樹林化に向けた植栽樹種選定に向けて、最適な樹種の組み合わせを提案し、実用化に向けた課題の抽出を進めた。

本研究では、以上の目的を達成するために、具体的には以下の課題について取り組んだ。

課題A：発達した天然林における生物間相互作用と生態系機能との関連性の評価

課題B：混植による植物・微生物の生物間相互作用と生態系機能の評価

課題C：多様性・生態系機能の関係性モデルの構築

## 3. 研究の方法

調査は、京都大学フィールド科学教育研究センター北海道研究林(以下、研究林)が管理する森林および苗畑を中心に実施した。研究林内の天然林は1960年代までは択伐施業が行われたが、その後、約60年間は施業履歴がなく、酪農地帯として大規模な農地開発が進んでいる根釧地域では、極めて貴重な発達した天然林が残存している。また研究林内には、広葉樹林を一斉皆伐し、カラマツやトドマツなどの一斉造林を行った人工林も広がっている。

本研究で植栽の組み合わせに用いるのは、研究林内で比較的優占度の高い樹種を候補とする。成長速度や優占度、菌根タイプ、窒素固定の有無、材の用途、研究林での造林試験の有無、種子の入手可能性などを考慮し、対象樹種として選定した。具体的には、研究林内に植栽されているカラマツやトドマツなどの針葉樹やミズナラ、ヤチダモ、ハルニレ、イタヤカエデ、シラカバなどの落葉広葉樹を対象とした。

## (1) 発達した天然林における生物間相互作用と生態系機能との関連性の評価 (課題 A)

### 多様な樹木群集における樹木間相互作用の検出

北海道研究林に蓄積している固定調査区における長期森林動態のデータを活用して、樹木の成長や枯死などの樹種ごとの更新動態パラメータを取得した。また固定調査区内の樹木個体の位置情報を利用して、樹木の個体間相互作用効果を解析し、着目する個体の周辺に分布する多様な樹種の空間配置が個々の樹木の成長率・生存率に与える影響について解析を行った。

### 天然林における生態系機能と微生物群集の解明

天然林や単一植栽のカラマツおよびトドマツ人工林より採取された土壌から環境 DNA を抽出し、16S rRNA (細菌・古細菌) ITS (真菌) プライマーでそれぞれ PCR 増幅し、次世代シーケンサーを用いて土壌微生物の群集構造を明らかにした。また土壌 pH、CN 比などの化学性に加えて、窒素無機化や硝化など土壌中での無機態窒素動態に関連するパラメータを取得した。

得られた微生物群集の情報から群集構造に影響を及ぼす環境要因の特定や微生物群集の多様性などを明らかにした。また微生物の共起ネットワーク構造を明らかにし、よく共起する微生物群 (モジュール) を抽出し、各モジュールと土壌環境との関係性を明らかにした。さらに定量 PCR により、アンモニア酸化 (*AmoA*) など窒素循環に関わる機能遺伝子の存在量を定量するとともに、FUNGuild (Nguyen et al. 2016) や PICRUSt (Langille et al. 2013) を用いて、微生物の機能群を推定した。

## (2) 混植による植物 微生物の生物間相互作用と生態系機能の評価 (課題 B)

当初、混植が土壌微生物群集や土壌酵素活性、無機態窒素動態に与える影響を検討するため、研究林内で優占する異なる樹種の組み合わせで混植したポット実験を行い、樹木の成長、土壌機能、養分流出、微生物の群集組成や機能遺伝子の存在量などを測定し、それらの関係を解析することを目指したが、1年目と2年目の種子の採取や保存、圃場での生育条件等の選定などがうまくいかず、解析に耐えられるだけのデータを得ることが難しそうな状態となった。

そこで、3年目には実際の生きた苗を使った混植実験を断念し、主要な樹種の根渗出物を模した化合物を人工的に準備し、様々な混植状態を模して、土壌に添加し、土壌培養を行う実験に急遽変更した。

人工根渗出物 (Artificial Root Exudates) の化合物組成の決定に際し、研究林内に自生する種から根渗出物を採取し、LC-MS による化学組成の解析を進めたが、得られた根渗出物の濃度が低く、本課題の期間中には定量には至らなかった。そこで、人工根渗出物の組成については、Smith (1976) に基づき *Betula alleghaniensis* (BA), *Fagus grandifolia* (FG), *Acer saccharum* (AS) の根渗出物を模したものを作成した。いずれも落葉広葉樹で、研究林内にも同じ科あるいは同じ属の樹種が優占している。

使用した物質は、グルコースやフルクトースなどの炭水化物 4 種、アラニンやアルギニンなどアミノ酸 15 種、クエン酸やリンゴ酸など有機酸 5 種類を使用し、各種の組成を参考に作成した。人工渗出物は、炭素ベースでの濃度が一定となるように調整した。

添加土壌培養は、湿重で 40 g の土壌に対して、3本の素焼きの細い筒から3種の混植状態の組み合わせが変化するように計 11通りの処理を設け、200  $\mu$ L ずつを毎日1回添加し、25度の暗所で21日間実施した。培養終了後と培養前の土壌から、土壌 DNA を採取し、微生物群集の解析や遺伝子定量し、さらに理化学性の測定を行った。

## (3) 多様性 生態系機能の関係性モデルの構築 (課題 C)

すべての生活史段階で屋外パラメータを得ることが出来なかったため、精緻なモデルを構築するまでには至らなかったが、AおよびBの結果、また研究過程を通じた様々な検討内容から、広葉樹林化に向けた植栽樹種選定や実用化に向けての課題を総合的に考察した。

## 4. 研究成果

### (1) 発達した天然林における生物間相互作用と生態系機能との関連性の評価 (課題 A)

研究林の長期森林動態データを解析した結果、この地域の極相林を構成する樹種において高い成長量が検出された。一方で、熱帯林研究で重要性を指摘されている光や水をめぐる競争のような個体間相互作用はほとんど検出されなかった。

天然林や単一植栽のカラマツおよびトドマツ人工林での土壌 DNA を活用した土壌微生物群集の解析から、群集構造は林分間で異なるものの、林分間の多様性や微生物量、機能遺伝子の量の違いは季節変化ほど顕著には見られず、樹種の多様性が今回測定した測定項目に与える影響はそれほど大きくなかった。

しかし、過去に行った共起ネットワーク解析から、天然林や単一植栽のカラマツおよびトドマ

ツ人工林では、共起ネットワーク構造が異なることが示されていたが(Nakayama et al. 2019)、今回、更に窒素動態と推定される機能遺伝子群の解析を加えて行った所、研究林内の細菌・真菌類は、13 のモジュールに分割され、それぞれは類似したニッチを持つことが想定されるサブグループに分類することが示された。そのうち微生物の絶対量と無機化や硝化速度と有意な正の相関を示すモジュールには、窒素代謝に関わる機能遺伝子を持つと推定される微生物が多数含まれていた。

### (2) 混植による植物 微生物の生物間相互作用と生態系機能の評価(課題B)

人工根滲出物を用いた多種混植状態を模した土壌培養実験から、化学性に関しては、培養前後で硝酸態窒素の増加や対照区に対して処理区的全炭素量の増加が見られたが、処理間での違いはほとんど見られなかった。一方で、微生物群集構造に関して、細菌については、PerMANOVAによる処理区間で細菌群集構造の違いが見られたが、真菌に関しては有意な違いは見られなかった。以上から、今後、詳細な解析を行う必要があるが、混植の組み合わせは、微生物群集に何らかの影響を及ぼすが、窒素循環の機能には大きな違いが出ないことが示唆された。根滲出物が、窒素動態に影響を及ぼすことが、これまで多数の地域で報告されてきたが、本調査地ではその影響は大きくはなかった。これは、本実験に使った土壌が火山灰土であり、土壌中に多量の有機物を含んでおり、人工根滲出物のわずかな違いによる効果が見えにくかったことが関係するのではないかと考えている。また、炭素や窒素の代謝に関しては、特に無機化のプロセスに関して、多くの従属栄養微生物が持つ機能であるため、微生物群集の変化が炭素や窒素の代謝の違いに反映しにくかったことも関係すると思われる。

### (3) 多様性 生態系機能の関係性モデルの構築(課題C)

本研究では、当初目指した様々な種の組み合わせを、生活史段階を通じて評価する所までは至らなかったが、天然林での長期データの解析により、この地域の極相林を構成する樹種において高い成長量が検出された。それらの種のいくつかは、利用面でも有用樹が含まれるため、さらなるメカニズムの解析が望まれる。一方で、個体間相互作用に関しては、他の気候帯で報告されるような関係性は、検出されなかった。

土壌機能に関しては、樹種が多様であることは、微生物の多様性には必ずしも影響を与えないものの共起ネットワーク構造には影響を及ぼすことが明らかとなった。さらに、一部のネットワークの微生物モジュールは、窒素動態の機能とも関係があることが明らかとなった。一方で、実際に他種共存状態を模した根滲出物添加の土壌培養実験では、微生物群集には影響を与えるものの、窒素動態には影響を及ぼさない可能性も示された。

本研究では、具体的なメカニズムの特定までは至らなかったが、樹木、微生物に限らず、一般的な多様性指数だけでなく、種間の組み合わせが森林の生産性や土壌機能などの生態系機能に重要であることが示された。また、種子の豊凶や保存条件、苗畑の管理など既存の文献を参考に進めたが、予定していた実際の種子や実生を用いての操作実験を行うことが難しかった。実際に施業として普及する際には、従来からも言われていることではあるが、種子や苗の安定供給に関する技術的な研究も併せて進める必要があるだろう。

#### <引用文献>

- Cahill Jr, et al. (2010) *Science* 328.5986: 1657-1657.  
Yamawo A & Mukai H (2017). *Proc. Royal Soc. B* 284(1857), 20170800.  
Courty PE, et al. (2010) *Soil Biol. Biochem.* 42.5: 679-698.  
Toju H, et al. (2014) *Nat. Com.* 5.1: 1-7.  
Smith WH (1976) *Ecology* 57(2), 324-331  
Nguyen NH, et al. (2016) *Fungal Ecol.* 20:241-248.  
Langille, MGI, et al. (2013) *Nat. Biotech.* 1-10. 8 2013.  
Nakayama M, et al. (2019). *For. Ecol. Manage.* 446, 238-250.

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計8件（うち査読付論文 8件/うち国際共著 2件/うちオープンアクセス 2件）

1. 著者名 Nakayama Masataka, Tateno Ryunosuke	4. 巻 18
2. 論文標題 In-situ measurement of the effect of canopy tree fine roots on nitrogen availability in forest soil	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Rhizosphere	6. 最初と最後の頁 100324 ~ 100324
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.rhisph.2021.100324	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 Tatsumi Chikae, Hyodo Fujio, Taniguchi Takeshi, Shi Weiyu, Koba Keisuke, Fukushima Keitaro, Du Sheng, Yamanaka Norikazu, Templer Pamela, Tateno Ryunosuke	4. 巻 11
2. 論文標題 Arbuscular Mycorrhizal Community in Roots and Nitrogen Uptake Patterns of Understory Trees Beneath Ectomycorrhizal and Non-ectomycorrhizal Overstory Trees	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Frontiers in Plant Science	6. 最初と最後の頁 583585
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3389/fpls.2020.583585	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 該当する
1. 著者名 Tateno Ryunosuke, Nakayama Masataka, Yano Midori, Fukuzawa Karibu, Inagaki Yoshiyuki, Koba Keisuke, Ugawa Shin	4. 巻 34
2. 論文標題 Nitrogen source utilization in co-existing canopy tree and dwarf bamboo in a northern hardwood forest in Japan	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Trees	6. 最初と最後の頁 1047 ~ 1057
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00468-020-01980-1	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 Hosokawa Nanae, Isobe Kazuo, Urakawa Rieko, Tateno Ryunosuke, Fukuzawa Karibu, Watanabe Tsunehiro, Shibata Hideaki	4. 巻 35
2. 論文標題 Effect of root litter addition on nitrogen mineralization rate under laboratory low temperature conditions in soil from a Japanese northern hardwood forest	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Ecological Research	6. 最初と最後の頁 888 ~ 899
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/1440-1703.12154	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 Nakayama Masataka, Imamura Shihomi, Taniguchi Takeshi, Tateno Ryunosuke	4. 巻 446
2. 論文標題 Does conversion from natural forest to plantation affect fungal and bacterial biodiversity, community structure, and co-occurrence networks in the organic horizon and mineral soil?	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Forest Ecology and Management	6. 最初と最後の頁 238 ~ 250
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.foreco.2019.05.042	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 Matsuoka Shunsuke, Sugiyama Yoriko, Tateno Ryunosuke, Imamura Shihomi, Kawaguchi Eri, Osono Takashi	4. 巻 7
2. 論文標題 Evaluation of host effects on ectomycorrhizal fungal community compositions in a forested landscape in northern Japan	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Royal Society Open Science	6. 最初と最後の頁 191952 ~ 191952
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1098/rsos.191952	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 Tatsumi Chikae, Taniguchi Takeshi, Du Sheng, Yamanaka Norikazu, Tateno Ryunosuke	4. 巻 101
2. 論文標題 Soil nitrogen cycling is determined by the competition between mycorrhiza and ammonia oxidizing prokaryotes	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Ecology	6. 最初と最後の頁 e02963
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/ecy.2963	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 該当する

1. 著者名 Nakayama Masataka, Imamura Shihomi, Tatsumi Chikae, Taniguchi Takeshi, Tateno Ryunosuke	4. 巻 155
2. 論文標題 Microbial functions and soil nitrogen mineralisation processes in the soil of a cool temperate forest in northern Japan	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Biogeochemistry	6. 最初と最後の頁 359 ~ 379
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s10533-021-00830-7	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3件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 0件）

1. 発表者名 中山理智・館野隆之輔
2. 発表標題 北海道東部の森林における初冬および初春の酵素活性に対する根圏効果
3. 学会等名 日本森林学会132回大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 中山理智・今村志帆美・龍見史恵・谷口武士・館野隆之輔
2. 発表標題 北海道東部の森林における土壌微生物群集と窒素無機化ポテンシャルの関係
3. 学会等名 第131回日本森林学会大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 堅田元喜・福島慶太郎・小嵐 淳・山口高志・渡辺 誠・永野博彦・中山理智・館野隆之輔・黄瀬佳之
2. 発表標題 森林炭素・窒素循環研究：学術分野を超えた連携は必要か？
3. 学会等名 第131回日本森林学会大会
4. 発表年 2020年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 (一社)日本森林学会	4. 発行年 2021年
2. 出版社 丸善出版	5. 総ページ数 196-197
3. 書名 植生養分吸収 in 「森林学の百科事典」 一般社団法人 日本森林学会（編）(pp704)	

〔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	小林 和也  (KOBAYASHI KAZUYA)  (00648280)	京都大学・フィールド科学教育研究センター・准教授    (14301)	

	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 協力者	中山 理智  (NAKAYAMA MASATAKA)	京都大学・農学研究科・大学院生   (14301)	
研究 協力者	横部 智浩  (YOKOBE TOMOHIRO)	京都大学・フィールド科学教育研究センター・研究員   (14301)	

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