

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 26 年 6 月 6 日現在

機関番号：11301

研究種目：基盤研究(B)

研究期間：2011～2013

課題番号：23380079

研究課題名(和文) 菌類との相互作用に基づく種多様性維持メカニズムの解明と生態系機能に関する研究

研究課題名(英文) Study on mechanisms of species diversity based on the interaction between plants and fungi, and ecosystem functions

研究代表者

清和 研二 (Seiwa, Kenji)

東北大学・(連合)農学研究科(研究院)・教授

研究者番号：40261474

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 14,600,000円、(間接経費) 4,380,000円

研究成果の概要(和文)：落葉広葉樹林における種多様性維持メカニズムを実生と敵対する病原菌ならびに共生する菌根菌との関係から明らかにした。暗い林内では、成木下では種特異的な病原菌(立ち枯れ病・葉の病気)による同種実生の高い死亡率が見られ、種多様性を高めるメカニズムが見られた。一方、ギャップでは半数の種では同種実生の高い死亡率が見られたが、半数では菌根菌感染により同種実生の成長促進が見られ、種多様性を低下させるメカニズムが見られた。

間伐強度を3段階に変えたスギ人工林では、種多様性の回復度合が高まるにつれ水源涵養機能(水浸透能)と水質浄化能力が高まる事を明らかにした。

研究成果の概要(英文)：In a temperate forest, we found clear evidences that both negative-feedback with pathogenic fungi and positive-feedback with mycorrhizal fungi strongly determine the seedling performance and consequent species-diversity. In shaded forest understory, host-specific pathogens caused seedling death particularly for conspecifics, increasing species-diversity. In contrast, the host-specific mycorrhizal fungi facilitated seedling performance particularly for conspecifics in gaps, decreasing the diversity.

In artificial conifer forests of different species diversity, we revealed that both the ecosystem functions (i.e.) increased with increasing the species diversity.

研究分野：農学

科研費の分科・細目：森林圏科学・森林科学

キーワード：種多様性 落葉広葉樹林 病原菌 菌根菌 ギャップ スギ人工林 水源涵養機能 水質浄化能力

1. 研究開始当初の背景

日本には落葉広葉樹の天然林が広く存在し、種多様性に富んでいたが、戦後の拡大造林により人工林化し単純林となった。さらに、手入れ不足で荒廃し環境保全機能や経済的価値の低下が懸念されている。近年、広葉樹を導入し種多様性を回復し、かつ多面的な環境保全機能も向上させようとする試みが増加しつつあるが、種多様性回復の理論的根拠はまだ乏しい。森林における種多様性維持メカニズムに関する研究は、非生物的な環境の不均一性を仮定したものが多かったが、近年、病原菌や菌根菌との相互作用が注目されつつある。しかし、温帯林での研究はまだ極めて少ない。さらに種多様性と生態系機能に関する研究は、草地群落や耕作地では多いが、森林ではほとんどない。

2. 研究の目的

本研究は日本の冷温帯の落葉広葉樹林における種多様性の維持メカニズムを明らかにすることを目的とする。特に、樹木を加害する病原菌および樹木の成長を促す菌根菌との相互作用から解明する。さらにはスギ人工林への広葉樹侵入過程を調査し種多様性の回復過程を明らかにするとともに、それに伴って生態系機能(水源涵養・栄養塩の循環)や木材生産がどう変化するかを明らかにする。

3. 研究の方法

(1) 森林の種多様性維持メカニズムを解析するため3つの研究を行った。①落葉広葉樹2種(ミズキ、ウワミズザクラ)それぞれの母樹下(林内区)および母樹のすぐ横の木を伐倒して設置したギャップ区に2種の種子をそれぞれ播種し、翌春に発芽した実生の病原菌・菌根菌(外生菌根菌・アーバスキュラー菌根菌)の感染率ならびに成長量・死亡要因を解析した。②ミズキの母樹からの距離別に広葉樹の定着状況を調査し、母樹下における他種との置き換わりを解析した。③ウワミズザクラの若齢個体と高齢個体の下において立ち枯れ病による死亡率を比較し、高齢個体ほど毒性が強く置き換わりを促すのかを検証した。

(2) スギ人工林の種多様性の回復過程を明らかにするために、間伐強度の異なる試験地

において、間伐後9年間の広葉樹混交過程を調べた。

(3) 種多様性と生態系機能(土壌栄養塩サイクル、水源涵養機能)との関係性を明らかにするため、広葉樹の混交割合の異なるスギ人工林において、根係層ならびに下層土の無機態窒素量、水浸透能を測定した。

4. 研究成果

(1) 種多様性維持メカニズムの解明

①落葉広葉樹2種を対象に交互播種試験

ミズキ、ウワミズザクラ2種ともに林内区では、自種の母樹下で病原菌(立ち枯れ病菌・葉の病気)に攻撃されやすく、他種の母樹下では生き残る確率が高かった。これまでのジャンゼン-コンネル仮説を支持する結果が得られた。

一方、ギャップ区でも、2種ともに当年生時には明瞭な傾向は見られなかったが、1、2年生時には同種実生の高い死亡率が見られた。これは立ち枯れ病よりも葉の病気の攻撃が持続したためである。ギャップでもまたジャンゼン-コンネル仮説が支持されることが明らかになった。ただし、ギャップでは菌根菌の感染率が高いほど生長量が良くなった。しかし、ギャップ区における菌根菌への感染しやすさは自種と他種で差は見られず、また、葉の病気が種特異的なため同種実生の高い死亡率が見られたものと考えられる。

他種実生には葉の内部に内生菌が多く生息し、病原菌への抵抗性を高めている事が示唆された。内生菌として見られたコレトリカム属菌が葉を加害する瘰癧葉枯れ病菌に対して抵抗性をもつかどうかを推定するために対峙培養を行なったところ、大多数の菌株で拮抗作用が見られた。これは、内生菌が他種実生の生存を助けている事を示唆している。

②ミズキ成木下における樹種の置き換わり

ミズキ成木下ではミズキ実生の高さは20cm以下であったが、ウワミズザクラ、ミズナラ、ハルニレは2mほどに成長していた。ただし、ミズキの成木から10以上離れるとミズキも他樹種も2mほどに達しており、ミズキの下で樹種の置き換わりが起きている事が明らかになった。これは、ミズキの瘰癧葉枯病がミズキ実生を特異的に攻撃するためである事が明らかになった。ミズキ成木下でも他樹種は瘰癧葉枯病に対し抵抗性反応を示し、罹病部分に離層を形成し、罹病部だけを落下させ、病気が蔓延するのを防いでいた。

③個体の成長に伴う立ち枯れ病菌の毒性の変化

若齢個体と高齢個体において、ウワミズザクラ実生の立ち枯れ病による死亡率を比較したところ、成木の年齢や直径が増すにつれ死亡率が増加することが明らかになった。これは、病原菌の毒性が親木の年齢とともに発達する事を示している。おそらく、病原菌の方は世代交代が極めて速く、遺伝子を速く組み換えてタネや実生の防御機構を掻い潜るものが出始めたためだと考えられた。したがって、時間とともにしだいにその親木のタネや実生に強い毒性をもつ菌が増えてくると思われる。

(2) スギ人工林の種多様性の回復過程

間伐強度を3段階に変えた試験地(各0.6ha x 3反復)で、間伐後9年間の広葉樹混交過程を明らかにした。

無間伐の人工林における散布種子・埋土種子・実生・稚樹の個体数や種数はいずれも隣接する広葉樹林から離れるに従って減少した。一方、間伐をすると、散布種子・埋土種子では同様の距離依存的な減少傾向が見られるが、実生や稚樹では距離依存性は小さくなった。ただし、種子散布距離の短い種では依然として広葉樹林の境界に近い所で実生・稚樹が多く距離依存性が見られた。

間伐の強度が種多様性の回復に大きく影響することを明らかにした。一般的に行われている本数間伐率 33%の弱度間伐に比べ、67%の強度間伐の方が広葉樹の種数と個体数が増加した。すなわち、強度に間伐するほど光質(R:FR比)や変温幅が増加し発芽における環境要求性の高い樹種が多く発芽した事による。

特に小種子をもつ遷移初期種(カンバ類やハンノキ類・ヌルデ・タラノキなど)は強度間伐によるR:FR比の増加に応答し、中位の種子サイズの遷移中期種(キハダ、ホオノキ、コブシなど)は変温幅の増加に応答して発芽数を増やした。さらに後生稚樹の成長を促進することによって種多様性を高めることが明らかになった。

スギ林内ではアーバスキュラー菌と共生するタイプの樹木が増加した。カエデ類、ミズキなどはアーバスキュラー菌に感染している事が確認された。おそらく、スギはアーバスキュラー菌と共生するのでスギ林内にはアーバスキュラー菌が偏在している。したがって、ア

ーバスキュラー菌タイプの樹種が定着し易かったものと考えられる。

スギの個体レベルの成長量は強度間伐が最大であった。しかし、林分全体の材積生長量は最低となった。しかし、経年的な材積生長量の増加率は強度間伐区で最大であり、10年後にはほぼ無間伐や弱度間伐と同程度になる事が予測された。

(3) 種多様性と生態系機能

① 水源涵養機能

スギ人工林の各間伐区の表層土壌への水の浸透速度(飽和透水係数)は、無間伐区に比べ弱度間伐区の方が約1.2倍、さらに強度間伐区では2倍も速かった。つまり、強度間伐では無間伐の2倍も土中へ水が浸透し易い事を示している。広葉樹の種数が増しそれぞれの木のサイズも大きくなることによって、土壌中の根の密度、特に細根の密度が増え土壌動物も増えた。その結果、土壌中の空隙が増え、最終的に水浸透が高まる事が明らかになった。

② 土壌栄養塩サイクル

地上の植物がどれくらい土壌中の栄養塩を使い切っているのかを土壌の間隙中の水に含まれる硝酸態窒素濃度から調べた。硝酸態窒素濃度は強度間伐区で最も低かった。これは地表面下約1mまでいろいろな深さで調べたがいずれの深さでも同様であった。つまり、土壌中には硝酸態窒素濃度は残されていないことが分かった。それに比べ、無間伐区では深い土壌では少し低くなる傾向がみられたものの、どの深さでも硝酸態窒素の濃度は極めて高かった。弱度間伐区では、無間伐区と強度間伐区の間であった。つまり、強度間伐区では土壌中の硝酸態窒素は地表の浅い所はもちろん、かなり深い所まで利用し尽くされていたので土壌中に残留しなかったものと考えられる。強度間伐区では草本・木本ともに種の多様性が高いので、浅い所に根を張る種や深い所まで根を張る種がそれぞれ好む深さで根を張ることができる。土中の隅々まで張り巡らされた根によって窒素は萬度に利用されたものと考えられる。また、強度間伐区では春先に草本や低木が一斉に葉を開き、それらが葉に窒素を一時的に貯留することも

示唆された。さらに、土壌微生物による固化もあることが示唆された。

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 24 件)

- ① Seiwa, K., Miwa, Y., Akasaka S, Kanno H, Tomita M, Saitoh T, Ueno N, Kimura M, Hasegawa Y, Yamazaki M, Masaka, K、Landslide-facilitated species diversity in a beech-dominant forest. *Ecological Research*, 査読有、28 巻、2013 年、29-41
DOI 10.1007/s11284-012-0996-7
- ② Kikuzawa K, Seiwa K, Lechowicz MJ、Leaf longevity as a normalization constant in allometric predictions of plant production. *PLOS ONE*、査読有、8 巻、2013 年、e81873
doi:10.1371/journal.pone.0081873.
- ③ 深澤遊・九石太樹・清和研二、境界の地下はどうなっているのか ―菌根菌群集と実生更新との関係―、日本生態学会誌、査読有、63 巻、2013 年、239-249
<http://www.esj.ne.jp/esj/JJE/index.html>
- ④ 酒井敦・山川博美・清和研二、森林の“境目”の生態学的プロセスを探る―趣旨説明―日本生態学会誌、査読有、63 巻、2013 年、207-209
<http://www.esj.ne.jp/esj/JJE/index.html>
- ⑤ 酒井敦・山川博美・清和研二、森林景観において境界効果はどこまで及んでいるのか？ 日本生態学会誌、査読有、63 巻、2013 年、261-268
<http://www.esj.ne.jp/esj/JJE/index.html>
- ⑥ 清和研二、スギ人工林における種多様性回復の階梯 ―境界効果と間伐効果の組み合わせから効果的な施業方法を考える―。日本生態学会誌、査読有、63 巻、2013 年、251-260
<http://www.esj.ne.jp/esj/JJE/index.html>
- ⑦ Kimura M, Goto S, Suyama, Y, Matsui M, Keith Woeste, and Seiwa K、Morph-specific mating patterns in a low-density population of a heterodichogamous tree, *Juglans ailantifolia*. *Plant Ecology*、査読有、213 巻、2012 年、1477-1487
DOI 10.1007/s11258-012-0105-6
- ⑧ Seiwa K., Eto Y, Hishita M, Masaka K、Effects of thinning intensity on species diversity and timber production in a conifer (*Cryptomeria japonica*) plantation in Japan. *Journal of Forest Research*、査読有、17 巻、2012 年 468-478
DOI 10.1007/s10310-011-0316-z
- ⑨ Seiwa, K., Yukino Etoh, Masahiro Hisita, Kazuhiko Masaka, Aya Imaji, Naoto Ueno¹, Yoichi Hasegawa, Miki Konno, Hiroshi Kanno, Megumi Kimura、Roles of thinning intensity in hardwood recruitment and diversity in a conifer, *Cryptomeria japonica* plantation: A five-year demographic study. *Forest Ecology and Management*、査読有、269 巻、2012 年、177-187
doi:10.1016/j.foreco.2011.12.014
- ⑩ 齋藤智之・杉田久志・西脇亜也・清和研二、チマキザサの現存量および成長特性のギャップから林内にかけての変化。日林誌、査読有、94 巻、2012 年、175-181
<http://www.forestry.jp/publish/JJFS/>
- ⑪ 清和研二、宮城県鳴子峡、自然保護、査読無、527 巻、2012 年、22-22
<http://www.nacsj.or.jp/katsudo/kaiho/index.html>
- ⑫ 清和研二、針広混交林化による生態系機能の回復と広葉樹の活用、自然保護、査読無、527 巻、2012 年、24-24
<http://www.nacsj.or.jp/katsudo/kaiho/index.html>
- ⑬ 清和研二、錦織を染め上げる落葉広葉樹林のメカニズム、自然保護、査読無、527 巻、2012 年、22-22
<http://www.nacsj.or.jp/katsudo/kaiho/index.html>
- ⑭ 清和研二、被災の地、東北から(9) 木材利用で長期的復興を。森林技術、査読無、838 巻、2012 年、45-45
<http://www.jafta.or.jp/contents/shinringijuts>
- ⑮ 清和研二、種の多様性を活かした林業の再生 ―震災を超えて―。特集 国際森林年-震災復興に林業・木材産業はいかに貢献できるか？― 山林、査読無、1530 巻、2011 年、10-18
<http://www.sanrinkai.or.jp/kaishi.html>
- ⑯ 清和研二、「大学演習林からのたより ④東北大学」生物多様性を生かした森林管理・林業の研究。グリーンエイジ、査読無、454 巻、2011 年、38-41
<http://www.jpgreen.or.jp/greengage/>
- ⑰ 清和研二、被災の地、東北から(6) 震災復興シンポジウム。森林技術、査読無、835 巻、2011 年、45-45
<http://www.jafta.or.jp/contents/shinringijuts>
- ⑱ 清和研二、被災の地、東北から (3) 真の効率とは？ 森林技術、査読無、832 巻、2011 年、35-35
<http://www.jafta.or.jp/contents/shinringijuts/>
- ⑲ 清和研二、被災の地、東北から(1) 森林技術、査読無、830 巻、2011 年、43-43
<http://www.jafta.or.jp/contents/shinringijuts/>
- ⑳ Konno, M., Iwamoto, S, and Seiwa, K、Specialisation of a fungal pathogen on host tree species in a cross inoculation experiment. *Journal of Ecology*、査読有、99 巻、2011 年、1394-1401
doi:10.1111/j.1365-2745.2011.01869.x
- ㉑ Seiwa, K., Kikuzawa, K.、Close relationship between leaf life span and seedling relative growth rate in temperate hardwood species. *Ecological Research*、査読有、26 巻、2011 年、173-180
DOI 10.1007/ s11284-010-0774-3
- ㉒ 清和研二、大園享司、菌類・植食者との相互作用が作り出す森林の種多様性 ―要点と展望―。日本生態学会誌、査読有、61 巻、2011 年、291-295
<http://www.esj.ne.jp/esj/JJE/index.html>
- ㉓ 今埜実希・清和研二、Janzen-Connell モデルの温帯林での成立要因の検討。日本生態学会誌、査読有、61 巻、2011

年、319-328

<http://www.esj.ne.jp/esj/JJE/index.html>

- ②④今治安弥・清和研二、物質分配から見た成長と生存のトレードオフモデル、日本生態学会誌、査読有、61巻、2011年、329-333

<http://www.esj.ne.jp/esj/JJE/index.html>

〔学会発表〕(計 28件)

- ①Kikuzawa K, Seiwa K, Lechowics MJ Scaling theory of plant production incorporating leaf longevity INTECOL(国際生態学会)、2013年8月25日、イギリス・ロンドン
- ②Qingqing Xia*, M. Ando, K. Seiwa, Relative important of red: far-red ratio and temperature fluctuation for seed germination of ten temperate pioneer tree species that differ in seed size. INTECOL (国際生態学会)、2013年8月25日、イギリス・ロンドン
- ③Seiwa K, Konno M, Iwamoto S, Important roles of host-specificity of pathogens in maintaining species diversity in a temperate forest. INTECOL(国際生態学会)、2013年8月25日、イギリス・ロンドン
- ④菊沢喜八郎、MJ Lechowicz, 清和研二、葉寿命を入れた植物生産のスケール理論、第60回日本生態学会、2013年3月5-9日、静岡市
- ⑤長谷川陽一、陶山佳久、清和研二、デュオダイコガミーと自家不和合性がクリの個体内・集団内の開花フェノロジーに与える影響、第60回日本生態学会、2013年3月5-9日、静岡市
- ⑥清和研二、針葉樹人工林における種多様性の回復に伴う生態系機能の変化-趣旨説明-、第60回日本生態学会、2013年3月5-9日、静岡市
- ⑦根岸幸枝、清和研二、スギ人工林における間伐強度が種多様性の回復および炭素固定量に及ぼす影響、第60回日本生態学会、2013年3月5-9日、静岡市
- ⑧清和研二、国井大輔、深沢遊、林誠二、スギ人工林における種多様性と水源涵養機能、第60回日本生態学会、2013年3月5-9日、静岡市
- ⑨林誠二、渡邊未来、越川昌美、渡邊圭司、多田千佳、深沢遊、清和研二、間伐強度の異なるスギ人工林における栄養塩の循環、第60回日本生態学会、2013年3月5-9日、静岡市
- ⑩榎並麻衣・菅野均志・清和研二・高橋正・南條正己、間伐強度の異なるスギ人工林土壌におけるO層の変化とA層上部の特性、第60回日本生態学会、2013年3月5-9日、静岡市
- ⑪渡邊圭司、渡邊未来、林誠二、多田千佳、清和研二、間伐強度の違いが土壌細菌叢に与える影響、第60回日本生態学会、2013年3月5-9日、静岡市
- ⑫加藤さや、深沢遊、清和研二、ミズキ実生から分離された内生菌の病原菌抵抗性、第60回日本生態学会、2013年3月5-9日、静岡市
- ⑬大山裕貴・清和研二、ケヤキの種子二型とハビタット選択、第60回日本生態学会、2013年3月5-9日、静岡市
- ⑭Wulantuya, Fukasawa Y, Seiwa K, Relative importance of mycorrhizal- and pathogenic-fungi on seed and seedling fate of two hardwood species affected by light conditions and distance from conspecifics、第60回日本生態学会、2013年3月5-9日、静岡市
- ⑮Bayandala, Fukasawa Y, Seiwa K, Relative importance of pathogenic- and arbuscular mycorrhizal-fungi on seedling establishment in heterogeneous light conditions in a temperate forest、第60回日本生態学会、2013年3月5-9日、静岡市
- ⑯Xia Q, Seiwa K, Seed germination cues of pioneer tree species with different seed sizes、第60回日本生態学会、2013年3月5-9日、静岡市
- ⑰Watanabe K, Watanaba M, Suda G, Koshikawa M, Yamamura S, Nishikori T, Takenaka A, Tada T, Seiwa K, Hayashi S. (2012) Microbial community structure on tree leaves. Annual meeting of Microbial Ecology in 2012. 2012年10月21日、ドイツツェンゲン大学
- ⑱Seiwa, K. Role of pathogens in maintaining species diversity of temperate forests. National Museum of Nature and Science International Symposium in 2012. Environmental Adaptation and Speciation of Plants and Fungi、2012年10月7日、東京都
- ⑲大山裕貴・清和研二、ケヤキの種子散布における二型について、第59回日本生態学会、2012年3月17-21日、津市
- ⑳夏青青・清和研二、サイズの異なる種子の発芽に及ぼすR:FR比と変温の相対的重要性、第59回日本生態学会、2012年3月17-21日、津市
- ㉑加藤さや・深沢遊・清和研二、ウワミズザクラ実生の葉内から分離された内生菌の組成と病原菌抵抗性、第59回日本生態学会、2012年3月17-21日、津市
- ㉒九石太樹・深沢遊・清和研二、スギ人工林とそれに隣接する落葉広葉樹林における実生の菌根タイプと感染率の違い、第59回日本生態学会、2012年3月17-21日、津市
- ㉓巴音達拉・深沢遊・清和研二、ミズキとウワミズザクラの置き換わりに及ぼす病原菌と菌根菌の影響、第59回日本生態学会、2012年3月17-21日、津市
- ㉔清和研二、Hardwood recruitment into conifer plantations in Japan: Effects of thinning and distance from neighboring hardwood forests、第59回日本生態学会、2012年3月17-21日、津市
- ㉕Ueno, U., Fukasawa, Y., Seiwa, K., Replacement of tree seedlings from conspecifics to heterospecifics near the adult of *Cornus controversa*. 第59回日本生態学会、2012年3月17-21日、津市
- ㉖加藤さや・深沢遊・清和研二、ウワミズザクラ実生の葉内から分離された内生菌の組成と病原菌抵抗性、日本生態学会東北地区会第56回大会、2011年12月10-11日、鶴岡市
- ㉗夏青青・清和研二、Relative importance of the red: far-red ratios and temperature fluctuation for seed germination of pioneer species of deciduous broad-leaf trees depending on seed size、日本生態学会東北地区会第56回大会、2011年12月10-11日、鶴岡市
- ㉘榎並麻衣・菅野均志・清和研二・高橋正・南條正己、広葉樹導入を目的とした間伐がスギ人工林のO層及びA層上部の土壌特性に及ぼす影響-宮城県大崎市鳴子温泉尚沢地区の事例- 土壤肥科学会、2011年9月14日、鳥取市

[図書] (計 3件)

①清和研二、築地書館、「**多種共存の森**
-1000年続く森と林業の恵み」、2013、1-280
ページ

②井鷲 裕司、陶山 佳久、文一総合出版、
「生態学者が書いたDNAの本ーメンデルの法
則から遺伝情報の読み方まで」2013、1-200
ページ

③清和研二、農林水産奨励会、農林水産叢
書 69、「種の多様性を活かした林業の再生-震
災を超えて-」、2012、42-50 ページ

[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

清和 研二 (SEIWA, KENJI)
東北大学・大学院農学研究科・教授
研究者番号：40261474

(2) 研究分担者

齋藤雅典 (SAITO, MASANORI)
東北大学・大学院農学研究科・教授
研究者番号：40355079

林誠二 (HAYASHI, SEIJI)
国立環境研究所・水圏環境研究領域・
室長
研究者番号：10300849

陶山佳久 (SUYAMA, YOSHIHISA)
東北大学・大学院農学研究科・准教授
研究者番号：60282315

梅木清 (UMEKI, KIYOSHI)
千葉大学・大学院園芸学研究科・准教授
研究者番号：50376365

深澤遊 (FUKASAWA, YU)

東北大学・大学院農学研究科・助教
研究者番号：30594808