

Significance of C:N:P stoichiometry for determining tree demography and structure of Bornean lowland forests

京都大学農学研究科

青柳亮太

熱帯林は、環境傾度によって森林の構造(樹種組成やバイオマスなど)が大きく変化する多様な生態系である。森林構造は、その場所に生育する樹木動態に強い影響を受ける。そのため、熱帯林の構造と環境の関係を理解するためには、様々な環境要因の変化に対して樹木の動態がどのように応答するかを解明することが必須である。

熱帯域では、高温多湿な気候によって土壌が強く風化作用を受けるため、多くの場合、樹木が利用可能なリンが土壌中に乏しいことが知られている。しかし、熱帯樹木はそうした低リン環境で、地球上で最も巨大な森林を形成する(低地熱帯多雨林)。一方で、無機態窒素の土壌中の濃度が著しく低下した地域では、低リン環境の森林とは対照的に、森林のバイオマスが大きく低下することが知られている(熱帯ヒース林)。本研究では、土壌の相対的なリンと窒素の可給性をもとに、これらの森林タイプを、それぞれリン欠乏(低地熱帯多雨林)、窒素欠乏(熱帯ヒース林)の森林と定義した。

なぜ窒素欠乏の森林とリン欠乏の森林では、森林の構造に大きな違いが生じるのだろうか? 森林の構造は、そこに生育する樹種の動態(成長と死亡)に影響を受ける。それゆえ、窒素欠乏とリン欠乏の森林における構造の違いは、樹木動態に与える影響が、欠乏する元素によって異なることに起因すると考えられる。Hidaka & Kitayama(2009)は、340 植物種の葉の形質データを解析し、葉の栄養濃度の低下に伴い、光合成の窒素利用効率(光合成速度/葉の窒素濃度)は単

調に低下するのに対し、光合成のリン利用効率は増加することを明らかにした。このことは、窒素が欠乏すると植物の生産速度が大きく低下するが、リンが欠乏しても生産速度をある程度維持できることを示唆している。しかし、この結果と樹木の個体レベルの動態(成長速度)がどのように関わるのか不明である。また、森林生態系において多くの樹木の成長速度は光によって制限されている。光制限下の樹木動態(耐陰性)に異なる栄養塩の欠乏がどのように影響するのかは分かっていない。さらに、樹木は個体成長に従って成長速度や死亡率が大きく変化することが知られているが、サイズ依存的な個体群動態の変化が窒素欠乏とリン欠乏下の樹種でどのように異なるのかは解明されていない。

本研究では、樹木個体の栄養状態と個体群動態に着目し、対照的な栄養条件の土壌(富栄養、窒素欠乏、リン欠乏)に分布するボルネオ熱帯林樹木を対象として、成長速度(第2章)、耐陰性(第3章)、サイズ依存的な個体群動態の変化(第4章)の3項目に対して、窒素欠乏とリン欠乏が与える影響を解明した。そして、以上の結果を元に、なぜ森林構造が窒素欠乏とリン欠乏の森林で大きく異なるのかを考察した(第4章)。これらに加えて、栄養塩可給性の変化が将来の熱帯林植生に与える影響を考察するため、択伐に伴う土壌環境の改変が、原生林構成種の動態にどのように影響するのかを調べた(第5章)。

第2章では、窒素欠乏とリン欠乏下で植物の成長速度が異なるメカニズムを理解するため、栄養塩の配分と栄養塩生産力(植物に含まれる単位栄養塩当りの成長速度)が、各栄養塩の欠乏に対してどのように応答するかを調べた。まず、対照的な土壌栄養環境のボルネオ熱帯林(富栄養、窒素欠乏、リン欠乏)において、林冠構成種13種の稚樹を対象に各器官(葉、幹、根)の栄養濃度を調べた。驚くべきことに、窒素が欠乏しても樹木は幹や根の窒素濃度を低下させることができないことが明らかになった。一方、窒素が欠乏すると樹木の葉の窒素濃度(成長への投資)は急激に低下していた。このことは、木部での窒素要求性の

ために、葉の窒素濃度が低下したと解釈できる。対照的に、リン欠乏に対して、樹木は幹のリン濃度を低下させることで、葉のリン濃度をある程度維持できることが明らかになった。こうした違いは、樹木の体の大部分を占める非光合成器官が細胞壁タンパク質として窒素を含むが、リンをあまり含まないことに起因すると考えられる。さらに、葉の窒素・リン濃度の低い種ほど、ギャップ下での樹木の相対成長速度が低いことを示した。これらの結果は、窒素欠乏は、リン欠乏よりも樹木の潜在成長速度を大きく低下させる要因であることを示唆している。また、先行研究(日高ら 2009)に基づき、栄養塩の欠乏に対して栄養塩生産力が示す応答が、窒素とリンでは異なるどうかを調べたが、本研究ではそのような傾向が見られなかった。この結果は、成長以外への炭素投資の割合が、栄養塩の欠乏(特にリンの欠乏)と共に増加する可能性を示唆している。

第3章では、第2章と同じ個体を対象として、光制限下での樹木稚樹の動態(耐陰性)が、栄養欠乏によってどのように変化するかを調べた。その結果、窒素欠乏下で生育する樹種はリン欠乏や富栄養環境に生育する樹種と比較して耐陰性が有意に高いこと、耐陰性の増加に伴って葉のターンオーバーや地上部へのバイオマス配分が低下することが明らかになった。このことから、窒素欠乏によって成長速度が強く制限される森林では、樹木が暗い環境で耐陰性を高めるように選択を受けてきたことが示唆された。

第4章では、栄養塩環境の大きく異なる4カ所の熱帯林において、胸高直径(DBH)が10cm以上の林冠の主要構成種(フタバガキ科またはマキ科)の個体群動態を調べた。その結果、全ての森林でDBHが大きくなるにつれ相対成長速度は低下することが明らかになった。リン欠乏、富栄養の森林では、DBHが100cm以上になっても、相対成長速度が正の値に維持されたのに対し、窒素欠乏の森林ではDBHが40-80cm程度で相対成長速度が0まで低下した。また、生存率は、窒素欠乏下でその他の森林よりも高い傾向が見られた。さらに、第4章では、

以上の結果をまとめ、窒素欠乏とリン欠乏下で森林構造が異なるメカニズムについて考察した。窒素欠乏下の樹木の成長速度は、対象とした全てのサイズ階でリン欠乏や富栄養下の樹木に比べて低かった。つまり、本研究の結果は、サイズ階を通じた成長速度の低下によって窒素欠乏の森林で巨大木(DBH>100cm)の密度が制限されている可能性を示唆している。

第5章では、原生林の構成種であるフタバガキ科樹種の更新に、人為的攪乱(択伐)が与える効果を定量化した。伐採林の代表的なパイオニア種であるマカラング属樹木の純林内では、土壌の栄養塩可給性が低下しており、それによってフタバガキ科樹木の新規加入が制限されている可能性が示された。このことは、強度伐採を繰り返すことは、実生更新への栄養制限を介して、将来のフタバガキ科樹木密度の低下に繋がる可能性を示唆している。

本研究から、窒素欠乏はリン欠乏よりも、より強く成長速度を制限する要因になることが示唆された。このような違いは、樹木の非光合成器官の栄養塩要求(細胞壁のタンパク質として窒素を含むが、リンはあまり含まない)に起因する可能性を、本研究は指摘した。さらに、窒素欠乏とリン欠乏は、樹木の更新動態・森林構造に異なる影響を与える可能性を示した。また、栄養塩の欠乏は、原生林の森林構造だけでなく、伐採後二次林の将来の樹木組成にも影響することが示唆された。本研究の結果は、栄養塩の可給性やそのバランスは、熱帯低地林生態系の構造や機能を規定する重要な要因であることを支持している。