

蛇紋岩地域の森林生態系における葉リター分解

中村 亮介^{1*}

Decomposition of leaf litter in serpentine ecosystems

Ryosuke Nakamura^{1*}

概要

蛇紋岩とは、かんらん岩などの超塩基性岩（SiO₂ 含量 45%以下）が熱変成を受けて生成した岩石であり、地表面積 1%以下を占めて世界に散在している。蛇紋岩が風化して生成した蛇紋岩土壌は、高濃度で重金属を含むなど、一般的な森林土壌にはみられない様々な特徴を有し、独自の生態系を育んでいる。例えば、米国カリフォルニア州における蛇紋岩土壌の面積は約 1%だが、その中には州全体の固有植物種の約 10%が存在するとされる。蛇紋岩生態系が成立するメカニズムを理解するためには、生態系内での重金属や栄養塩の循環パターンの解明が求められる。しかし、蛇紋岩生態系の元素循環を規定する有機物の分解速度と、その関連要因の知見は現在に至るまで乏しい。本総説では、日本における蛇紋岩地域の落葉広葉樹林を対象に、近年明らかになった葉リター分解過程とその関連要因、そして今後の課題・展望を解説する。

1. はじめに

森林における植物遺体（リター）の分解は、その生態系持続メカニズムに関わる重要なプロセスである。植物は成長に必要な元素を土壌から獲得・吸収するが、その元素の一部は植物の死後にリター分解を通じて土壌に還元されるという生態系元素循環を経る。リターは植物器官に応じて葉、枝、果実などに分けられ、中でも葉リターは生産量と分解速度が大きく、生態系元素循環において主要な役割を担う。

蛇紋岩生態系における葉リター分解の解明は、その貴重な生態系の保全と持続的な利用法の確立に貢献する。日本において、蛇紋岩土壌は北海道、愛知県、京都府、三重県などを含む広い地域にわたり散在的に分布している。蛇紋岩土壌はニッケルやコバルトなどの重金属を多く含み、窒素、リンなどの栄養塩類に乏しい^{1,2)} (図 1)。また排水性が高く、降雨後でもすぐに乾燥しやすい³⁾。したがって、植物や土壌微生物の生存には一般的に不利な土壌環境と考えられるが、蛇紋岩土壌に適応し、ニッケル耐性などを有する植物や微生物も報告されている^{4,5,6)}。既往研究の多くは蛇紋岩土壌に固有の植物種に焦点を当て、その重金属集積メカニズムを明らかにしてきた。中でも、葉における特定の重金属濃度が 1,000 ppm を超える植物は重金属超集積種とみなされ⁴⁾、重金属汚染土壌の改良や植



図 1: マレーシア国キナバル山の蛇紋岩土壌 (2016 年 3 月著者撮影)。

2020 年 6 月 24 日受理。

¹〒611-0011 宇治市五ヶ庄 京都大学生存圏研究所 生存圏学際萌芽研究センター。

* E-mail: nakamura.ryosuke.7x@kyoto-u.ac.jp

物採鉱への利用に関心が高まっている^{7,8)}。このような重金属を多量に集積した植物の葉リター分解は遅くなると考えられるが、蛇紋岩生態系でリター分解を調べた研究は少ない⁹⁾。

2. 葉リター分解の定量方法

本稿では、葉リター分解を定量する方法として、一般によく用いられるリターバッグ法を概説する。蛇紋岩土壌で葉リター分解を調べた既往研究も、実験者の裁量で多少なり手順が改変されているが基本的には同じ方法を用いている^{10,11,12,13)}。以下では著者の経験に基づいた実験手順を示す。

まず、調査地で採集した葉リターを一定の重量で任意のサイズの不織布やメッシュ生地製の袋に入れ、リターバッグとよぶ分解試料を準備する(図2)。なお、網目の大きさに応じて対象とする分解者が変わるため、研究目的に沿った袋の選択に留意が必要である。市販の不織布のお茶パックは低価格かつ野外実験での耐久性にも優れており、著者は目視可能な土壌動物を排除し、細菌、真菌といった土壌微生物群集を対象とする分解実験に好んで用いている。作成したリターバッグは調査地に設置し、一定期間が経過した後に回収して残存量を測定する。

分解初期は主に易分解性基質の分解によりリター重量は速やかに減少するが、時間経過とともに難分解性基質が残存することでリター重量の減少速度は鈍化する。初期のリター重量に対する分解後のリター残存量の比、すなわちリター残存比率(Y)は時間経過とともに指数関数的に減少することが知られており、次のモデル式で近似される¹⁴⁾。

$$Y = e^{-kt}$$

ここで k は分解速度定数、 t は年単位の時間を示す。分解速度定数 k は大きいほど、リター分解が速やかに進行していることを表す(図3)。例えば、 $k = 1$ の時に1年後の残存率は37%($\approx e^{-1}$)となる。葉リター分解の評価に分解速度定数 k は非常に便利であるが、その推定には長期にわたるリター残存量の変化を記録する必要がある、実際には任意の期間を経た後のリター残存率(%)のみを報告する場合も多い。



図2：京都府北部大江山の林床に設置されたリターバッグ。野生動物に持ち去られないように市販の園芸用ネットを被せて保護している(2016年6月著者撮影)。

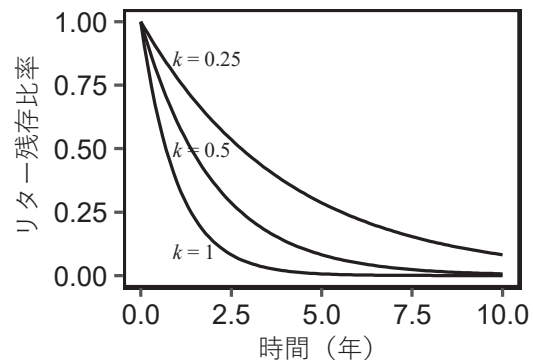


図3：上述の式($Y = e^{-kt}$)において、上側から順に $k = 0.25, 0.5, 1$ の曲線を示す(著者原図)。

3. 蛇紋岩生態系の葉リター分解とその規定要因

全球規模の葉リター分解は、気温や降水量などの気候条件に強く影響を受ける¹⁵⁾。しかし同様の気候条件下の葉リター分解は、分解基質や土壌中の分解者の違いにより強く影響される。蛇紋岩土壌は上述した特異的な理化学性から、葉リター分解においても他の生態系と異なるパターンを示しうる。以下では、近年の既往研究で明らかになってきた蛇紋岩生態系の葉リターと土壌環境の特徴から、その葉リター分解メカニズムを概説する。

3.1 葉リターの形質

葉リターの形質は、様々な物理化学的な特性において評価される。例えば、単位葉面積あたりの葉の乾燥重量 (LMA) は、値が大きいほど厚く頑丈な葉であることを示す指標である。葉リターの LMA は植物種に応じて大きく異なり、これは植物の資源利用戦略において生葉の形質間で生じるトレードオフ関係を引き継いでいる。例えば、LMA は窒素 (=タンパク質) 濃度や光合成能力といった他の形質と負の相関を示す¹⁶⁾。この種間における生葉の形質の値のばらつきは、葉が死んだ後のリター分解にも大きな影響をおよぼす。葉リターの形質の中でも、上述した LMA は分解速度定数 k と強く負に相関する¹⁷⁾。また葉リターの化学特性に関して、細胞壁を構成するリグニンは難分解性であり、リグニン-窒素比 (分解にかかるコストとベネフィットの指標) も分解速度定数 k と強く負に相関する¹⁷⁾。

蛇紋岩地域の生態系では、Boyd らによって葉リターのニッケル含量 ($> 10,000 \text{ mg Ni kg}^{-1}$) がリター分解に強い負の影響を与えることが報告されているが¹¹⁾、彼らの研究では LMA やリグニン-窒素比といった他の葉リター形質が考慮されていなかった。近年、佐藤らと中村らは京都府北部大江山の蛇紋岩地域の落葉広葉樹林でリターバッグ法を用いた実験を行い、分解に強く影響する形質が樹木種に応じて異なることを報告した^{12,13)} (図 4)。中村らが対象とした落葉広葉樹 3 種は堆積岩地域と蛇紋岩地域の両方に生育しており、それぞれの地域から採集した葉リターの残存率を評価した¹³⁾。蛇紋岩土壌に生育するリョウブ (*Clethra barbinervis*) では重金属含量 (ニッケルとコバルト) と LMA が高いことでリター残存率が大きくなった。一方、蛇紋岩土壌に生育するコナラ (*Quercus serrata*) は、葉リターの重金属含量は高くないが、リグニン-窒素比が高いことでリター残存率が大きくなった。蛇紋岩土壌に生育するホオノキ (*Magnolia obovata*) の葉リター残存率も大きくなったが、重金属含量を含めてリター分解に関係する形質に明らかな値の特徴は認められなかった。したがって、従来のニッケルなどの重金属含量の視点からだけでは蛇紋岩生態系の葉リター分解の全容解明に至らないことが明らかになり、今後は重金属含量以外の形質も考慮した研究が求められる。

ただし、中村らが調べた蛇紋岩生態系のリョウブのニッケル含量は $218.7 \text{ mg Ni kg}^{-1}$ であり、他の日本の蛇紋岩地域に生育するリョウブと比べて値が低いことから、大江山の蛇紋岩土壌は植物に吸収されうるニッケルの可給性がそもそも低いという可能性には留意しておくべきだろう¹³⁾。また、Boyd らが対象とした蛇紋岩生態系はニッケルを高濃度で集積する多年草が優占する草原である一方¹¹⁾、大江山の蛇紋岩土壌では、重金属を含まない堆積岩土壌でも見られる樹木が生育しており、世界的に見ても特異的に土壌重金属含量が低いのかかもしれない。近年の研究から、大江山ではゴビ砂漠由来の風成塵が土壌生成過程に大きく影響をおよぼす可能性が指摘されており¹⁸⁾、系外からの降下物がもたらす希釈効果を通じて、蛇紋岩由来の重金属毒性が緩和されたのかかもしれない。

Adamidis らは、ギリシャの蛇紋岩生態系において、生育する植物の優占度 (バイオマス) で重み付けした複数種を含む混合葉リターを作成し、ニッケルを高濃度で集積する種の葉リターに混合葉リタ



図 4：京都府北部大江山の風景。(a) 堆積岩地域の森林 (左側から共同研究者 岡田直紀氏、河合清定氏、斎藤悠氏)、(b) 蛇紋岩地域の森林 (左下は斎藤悠氏) (2016 年 6 月著者撮影)。

一の分解を遅らせる効果があるかを調べた¹⁰⁾。結果は予測と反し、混合葉リター分解に対するニッケル集積種の負の効果は認められなかった。理由は定かでないが、実験に用いられた混合葉リターのニッケル含量は2,863-11,937 mg Ni kg⁻¹であり、Boydらによって提唱された分解に負の影響を及ぼす閾値(10,000 mg Ni kg⁻¹)とあまり差がなかったからなのかもしれない¹¹⁾。

3.2 土壌環境

葉リター分解は、土壌 pH を反映した微生物群集の組成の違いに強く影響を受けることが知られている。一般に土壌 pH が低い環境は、土壌 pH が高い環境と比べてリター分解速度が小さい傾向にあるが、これは土壌 pH が低い環境では真菌群集が、土壌 pH が高い環境では細菌群集がリター分解に大きく関与するためである¹⁹⁾。真菌群集は、とりわけ細胞壁構成成分の分解に重要であり、褐色不朽菌は細胞壁構成成分であるセルロースの分解に、白色不朽菌はリグニンの分解において主要な役割を担う。

大江山の蛇紋岩地域の土壌は、堆積岩地域の土壌と比較して pH が 1.5 ほど高く²⁰⁾、細菌群集が優占する環境と考えられる。したがって、蛇紋岩土壌ではリター分解が速く進行する可能性があるが、降雨時を除く恒常的な乾燥条件や高い重金属含量といった分解に対する強い負の影響を考慮すると、葉リターの分解は遅くなるとも考えられる。佐藤らと中村らは大江山の各地域の森林に上述した落葉広葉樹 3 種の葉リターを入れたリターバッグを設置し、その残存率を比較した^{12,13)}。中村らの結果によると、堆積岩土壌に比べ、蛇紋岩土壌で 456 日後の葉リター残存率が小さくなり、蛇紋岩土壌で葉リター分解がより速やかに行われていた¹³⁾。この結果は土壌 pH に基づく予測と合致しているが、残存した葉リターに付着した微生物の分解活性(単位時間あたりの呼吸速度)を最適な温湿度条件下で調べると、堆積岩土壌と蛇紋岩土壌の間で有意な違いはなく、蛇紋岩土壌における分解の速さが微生物群集の違いにどれくらい起因するのかは未だに疑問が残っている。

今後、蛇紋岩土壌におけるリター分解と微生物群集の関係解明に向けて、微生物群集組成の定量や現場における継続的な土壌呼吸測定が必要であろう。リン脂質脂肪酸分析法は、細菌と真菌群集の組成とバイオマスを調べる手法として近年多くの研究で用いられており、蛇紋岩土壌における分析でも重要な知見をもたらすと期待される。現場での継続的な土壌呼吸速度の測定は、本稿で紹介したリターバッグ法と同じく生態系におけるリター分解速度の評価に用いられるが、自然の様々な温湿度条件下での土壌微生物活性を新たに評価できる。土壌呼吸速度は、土壌孔隙内の水分が過不足でない中間的な含水率で最大の値を示す。中村らが測定した残存葉リターからの呼吸速度は最適環境条件下での瞬間的な値であり¹³⁾、継続的な土壌呼吸測定からは、例えば、排水性の高い蛇紋岩土壌の土壌呼吸速度は降雨時により急激に増加するといった傾向が明らかになるかもしれない。

4. おわりに

上述してきた大江山の蛇紋岩地域における結果をまとめると、どのように蛇紋岩生態系が維持されるのかという問いの答えに迫る、一つの自然メカニズムを概観することができる(図 5)。蛇紋岩土壌は、堆積岩土壌には見られない特異的な性質から、植物がストレスを強く受ける環境である。しかし、植物は種ごとに異なる資源利用戦略を取りながら、その厳しい環境に適応している。本稿で着目した葉リター分解に関して、蛇紋岩生態系に生育する樹木は難分解性の葉リターを生成することがわかってきた。驚くべき点は、対象としたどの植物も難分解性の葉リターを生成するが、その難分解性に寄与する物理化学的特徴が種ごとに大きく異なっていることであろう。例えば、蛇紋岩生態

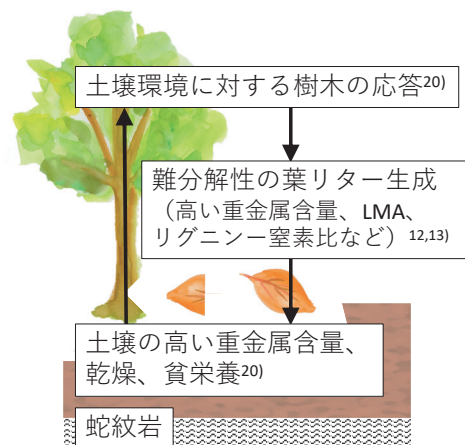


図 5：京都府北部大江山の蛇紋岩生態系における葉リター分解の概要(著者原図)。

系に生育するリュウブは、重金属を高濃度で集積し、かつ力学的強度を上げる分厚い葉を生成することが葉リターの難分解性に関係する。一方で蛇紋岩生態系に生育するコナラは、葉の窒素濃度が低い（リグニン-窒素比が大きい）ことが葉リターの難分解性に大きく関係する。世界における蛇紋岩生態系の既往研究では植物の重金属濃度から葉リターの質が評価されてきたが、京都府北部大江山における研究成果は、蛇紋岩生態系における葉リターの質のより多様な評価のあり方に一石を投じるものである。葉リターの質の評価が進む一方で、蛇紋岩生態系における葉リター分解速度を規定するもう一つの重要な要因である微生物群集の働きについては未だ答えられずにいる数多くの問いが存在する。例えば、蛇紋岩土壌における微生物群集を特徴づける細菌・真菌群集の組成は、堆積岩土壌と比べてどのように異なるのか？微生物群集の組成の違いはどのように土壌環境条件に影響を受け、葉リター分解に影響するのか？今後は他の生態系の研究で分析・解析技術が進む、細菌・真菌の群集組成およびバイオマスの評価を通じて、蛇紋岩生態系における難分解性リターの分解に関与する微生物群集の働きを明らかにしていくことが期待される。

参考文献

- 1) Proctor, J., Plant ecology of serpentine. III. The influence of a high magnesium/calcium ratio and high nickel and chromium levels in some British and Swedish serpentine soils. *J. Ecol.*, **59**, 827-842, 1971.
- 2) Kitayama, K., Aiba, S.I., Ecosystem structure and productivity of tropical rain forests along altitudinal gradients with contrasting soil phosphorus pools on Mount Kinabalu, Borneo. *J. Ecol.*, **90**, 37-51, 2002.
- 3) Brooks, R.R., Serpentine and its vegetation: a multidisciplinary approach. Dioscorides Press, Portland, 1987.
- 4) Baker, A., Brooks, R., Terrestrial higher plants which hyperaccumulate metallic elements - a review of their distribution, ecology and phytochemistry. *Biorecovery*, **1**, 81-126, 1989.
- 5) Schlegel, H., Cosson, J.P., Baker, A., Nickel-hyperaccumulating plants provide a niche for nickel-resistant bacteria. *Botanica acta* **104**, 18-25, 1991.
- 6) Whittaker, R.H., The Ecology of Serpentine Soils. *Ecology*, **35**, 258-259, 1954.
- 7) Chaney, R.L., Angle, J.S., McIntosh, M.S., Reeves, R.D., Li, Y.M., Brewer, E.P., Chen, K.Y., Roseberg, R.J., Perner, H., Synkowski, E.C., Using hyperaccumulator plants to phytoextract soil Ni and Cd. *Z. Naturforsch. C.*, **60**, 190-198, 2005.
- 8) Chaney, R.L., Angle, J.S., Broadhurst, C.L., Peters, C.A., Tappero, R.V., Sparks, D.L., Improved understanding of hyperaccumulation yields commercial phytoextraction and phytomining technologies. *J. Environ. Qual.*, **36**, 1429-1443, 2007.
- 9) Kazakou, E., Dimitrakopoulos, P.G., Baker, A.J.M., Reeves, R.D., Troumbis, A.Y., Hypotheses, mechanisms and trade-offs of tolerance and adaptation to serpentine soils: from species to ecosystem level. *Biol. Rev.* **83**, 495-508, 2008.
- 10) Adamidis, G.C., Kazakou, E., Aloupi, M., Dimitrakopoulos, P.G., Is it worth hyperaccumulating Ni on non-serpentine soils? Decomposition dynamics of mixed-species litters containing hyperaccumulated Ni across serpentine and non-serpentine environments. *Ann. Bot.*, **117**, 1241-1248, 2016.
- 11) Boyd, R.S., Davis, M.A., Balkwill, K., Does hyperaccumulated nickel affect leaf decomposition? A field test using *Senecio coronatus* (Asteraceae) in South Africa. *Chemoecology* **18**, 1-9, 2008.
- 12) Sato, K., Nakamura, R., Kajino, H., Kawai, K., Nakai, W., Saito, H., Okada, N., Leaf decomposition in a cool-temperate broad-leaved forest established on serpentine soil on Mount Oe, Japan. *Ecol. Res.*, **34**, 678-686, 2019.
- 13) Nakamura, R., Kajino, H., Kawai, K., Nakai, W., Ohnuki, M., Okada, N., Diverse recalcitrant substrates slow down decomposition of leaf litter from trees in a serpentine ecosystem. *Plant Soil*, **442**, 247-255, 2019.
- 14) Olson, J.S., Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology*, **44**, 322-331, 1963.
- 15) Aerts, R., Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship.

- Oikos*, **79**, 439-449, 1997.
- 16) Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J.H.C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P.K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B.B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J.J., Navas, M.L., Niinemets, U., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V.I., Roumet, C., Thomas, S.C., Tjoelker, M.G., Veneklaas, E.J., Villar, R., The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, **428**, 821-827, 2004.
 - 17) Kurokawa, H., Nakashizuka, T., Leaf herbivory and decomposability in a Malaysian tropical rain forest. *Ecology*, **89**, 2645-2656, 2008.
 - 18) Nakao, A., Tomita, M., Wagai, R., Tanaka, R., Yanai, J., Kosaki, T., Asian dust increases radiocesium retention ability of serpentine soils in Japan. *J. Environ. Radioact.*, **204**, 86-94, 2019.
 - 19) Bardgett, R.D., Wardle, D.A., Aboveground-belowground linkages: biotic interactions, ecosystem processes, and global change. Oxford University Press, Oxford, 2010.
 - 20) Kawai, K., Saito, H., Kajino, H., Nakai, W., Nakamura, R., Sato, K., Okada, N., Leaf water relations and structural traits of four temperate woody species occurring in serpentine and non-serpentine soil. *Ecol. Res.*, **34**, 485-496, 2019.

著者プロフィール



中村 亮介 (Ryosuke Nakamura)

＜略歴＞ 2015 年岡山大学総合農業科学科卒業／2020 年京都大学大学院農学研究科博士後期課程修了（農学博士）／同年同大学生存圏研究所学際萌芽研究センターミッション専攻研究員、現在に至る。＜研究テーマと抱負＞母岩が異なる土壌からの炭素放出と微生物群集の関係。熱帯林樹木のケイ素集積多様性とその落葉を介してのケイ素フラックスとの関係。＜趣味など＞散歩、写真撮影、銭湯めぐり、料理。