

## 論文の内容の要旨

論文題目 固結溶岩流上に成立したアカマツ (*Pinus densiflora*)  
林の窒素利用に関する研究

氏名 田邊 裕美

養分、特に窒素 (N) は植物体に約 1% の割合で含まれ、植物の成長を規定する重要でかつ他の元素に比べて大量に必要な養分である。リンやカリウムなどの養分が岩石由来であるのに対し、N のみが大気中の N ガスを生物が固定することによって生態系にもたらされる。そのため、生態系に N が蓄積するには時間がかかることから、一次遷移系列上の初期段階で植物の成長を規定するのは N であるとされ、N 利用機構を明らかにすることが、一次遷移初期過程における森林成立機構を明らかにするうえで重要である。

本論は、日本を代表する一次遷移系列上の先駆樹種であるアカマツが土壌が未発達な立地でどのように N を吸収し、森林を成立維持しているのかを明らかにすることを目的とした。

第 1 章では、既存の論文を概観し、これまでこの命題がどのように議論され、どのようなデータが不足しているのかを整理し、研究の方向性を示した。特に既存の研究で評価されることが少なかった細根の N 動態を含めてアカマツ林の N 利用の実態を精査し、研究を進めることを明言した。

第 2 章では、調査対象としたアカマツ林を概観し、気候条件、立地の履歴や林分構造、土壌条件について整理した。調査対象としたアカマツ林は、約 1000 年前に噴出した富士山北麓の剣丸尾溶岩流上に成立した、樹齢約 85 年生 (1998 年当時) の林分である。林冠はすでに閉鎖した成熟林分である。土壌は鈹質土層が未発達で、固結した溶岩の上に A<sub>0</sub> 層が約 20 cm の厚さに堆積した状況にある。4 月に測定した全 N 濃度は 1.25%、炭素 (C) と

Nの%比(C/N比)は34と、腐生菌によるNの無機化の目安となる25を上回る。実際4月に測定されたA<sub>0</sub>層の無機態N濃度はNH<sub>4</sub><sup>+</sup>が2.75 μgN g<sup>-1</sup>、NO<sub>3</sub><sup>-</sup>は検出されず、Nの無機化速度が遅いことが推測された。

第3章では、第4章以下で用いた試料木の樹幹解析を行い、調査林分の成長経過について考察を行った。調査林分では、およそ25年前に林冠が閉鎖し、この時期から個体間の淘汰が始まったと推定された。しかし優勢木の樹高成長は調査時点でも頭打ちを示していなかった。

第4章では、調査対象のアカマツ林の純生産量、物質分配を調べ、同じ気候帯に属する鉍質土層の発達した立地に成立したアカマツ林と比較しながら、純生産や物質分配が低Nの環境に対し変化するか否かについて議論を行った。一般に低N環境下の植物は、純生産量が小さく、地下部、特に細根に対する物質分配が増大するとされる。調査林分のアカマツの現存量は192.6 Mg ha<sup>-1</sup>であり、67.3%を幹が、24.6%を構造根(直径 > 5 mm)がそれぞれ占めていた。アカマツの純生産量は11.4 Mg ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup>であり、褐色森林土や黒色土上に成立した同じ冷温帯域のアカマツ林の純生産量(平均20.7 Mg ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup> (10.3~38.2 Mg ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup>))の下限であった。調査林分の細根(直径 ≤ 5 mm)の現存量は2.2 Mg ha<sup>-1</sup>、純生産量は3.8 Mg ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup>で、地下部(細根+構造根)の純生産量は全体の約41.2%を占め、細根現存量や地下部への物質分配は褐色森林土や黒色土上に成立した同じ冷温帯域のアカマツ林の細根現存量(平均1.9 Mg ha<sup>-1</sup> (1.0~5.7 Mg ha<sup>-1</sup>))や物質分配(平均27.2% (23.6~34.5%))に比べ大きい傾向にあった。

第5章では、調査対象のアカマツ林のN利用、特に細根を含めた林分のN利用を考察するため、林分のN貯留量、N要求量、N吸収量、N無機化速度、および湿性沈着量を見積もった。細根におけるN要求量とN吸収量はそれぞれ55.5、39.7 kgN ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup>で、細根におけるN吸収量はN要求量の71.5%に達した。葉と比べ、細根における要求量に対する吸収量の割合が高い理由は、葉と異なり、細根においては枯死脱落前のNの再吸収率が低いためであった。林分全体のN要求量とN吸収量はそれぞれ92.7、61.9 kgN ha<sup>-1</sup> year<sup>-1</sup>で、N吸収量はN要求量の66.8%であった。湿性降下物量は林分のN要求量のわずか6.1%、N吸収量の9.1%であった。以上の結果から、細根を除いて林分のN利用を計算した既存の報告が、種によっては翌年の成長(主に新葉の展開)に必要なNの90%以上がすでに樹体にプールされているNによって賄われるとした結果と異なり、細根を考慮した場合、成長(主に細根の伸長)のために必要なNの67%を毎年新たに土壌から吸収していることが明らかとなった。さらに、ヨーロッパの森林と異なり、湿性降下物として供給されるNが調査林分のN要求量に占める割合はそれほど高くないことも示された。

A<sub>0</sub>層のN無機化速度は、春(NH<sub>4</sub>-Nが0.20 kgNha<sup>-1</sup>mon<sup>-1</sup>、NO<sub>3</sub>-Nが0.01 kgNha<sup>-1</sup>mon<sup>-1</sup>)、夏(NH<sub>4</sub>-Nが0.37 kgNha<sup>-1</sup>mon<sup>-1</sup>、NO<sub>3</sub>-Nは生成が観察されず)、秋(NH<sub>4</sub>-Nが0.29 kgNha<sup>-1</sup>mon<sup>-1</sup>、NO<sub>3</sub>-Nが0.00 kgNha<sup>-1</sup>mon<sup>-1</sup>)となり、年間を通してアカマツのN吸収量に遥かに足りない値であった。さらにリター層のN濃度の季節変化を調べたところ、アカマツの展葉や細根の伸長に呼応してリター層のN濃度が低下し、それに伴ってC/N比が増

大していた。腐生菌による N の無機化の過程では、呼吸によって基質の C が CO<sub>2</sub> として放出されるため、C/N 比は低下する。リター層の C/N 比が増大していることから、調査林分のアカマツは成長に必要な N として、リターに含まれる有機態の N を直接利用している可能性が考えられ、二栄養生物（宿主と分解基質の両方から C を受け取ることができる生物）である菌根菌の関与が考えられた。

そこで第 6 章では、マツ林に分布する外生菌根菌を材料として培養菌糸と、アカマツ実生—外生菌根菌共生系にアカマツリターを付与し、菌糸やアカマツ実生の成長にリターの付与が影響するのかを調べた。

調査林分に生育が確認されている外生菌根菌を中心に、14 種の外生菌根菌を低 N の寒天培地で培養し、リターを付与した時としない時で菌糸の成長を比較した。培養を行った 14 種の菌根菌の内、ショウロ (*Rhizopogon rubescens*) やアミタケ (*Suillus bovinus*) では、針葉を混ぜたシャーレにおけるコロニー成長が針葉を混ぜないシャーレの成長を有意に上回った。またコツブタケ (*Pisolithus sp.*)、ヌメリイグチ (*Suillus luteus*)、シーノコッカム (*Cenococcum geophilum*) では、針葉を付与しないシャーレのコロニー成長が大きいか、コロニー成長では両者に有意差が認められないが、菌糸の密度が針葉を混ぜたシャーレにおいて明らかに高かった。以上の結果から、調査林分に生育が確認されている外生菌根菌の内の少なくともいくつかの種は、アカマツの針葉リターの付与による成長促進が認められた。

さらに調査林分に生育する外生菌根菌を感染させたアカマツ実生を低 N の培養土に植栽し、リターを付与した時としない時のアカマツ実生の成長量、N 含有量を比較した。16 週間後の地上部（針葉と茎）の乾重量に処理区間の違いは認められなかったが、リターを付与した処理区（鉢）の個体全体と根の乾重量はリターを付与しなかった区のものよりも有意に大きかった。

N 含有量では、乾重量同様、地上部は処理区間で差がなかったが、根はリターを付与した処理区で大きく、個体全体でも、大きい傾向にあった。実験期間中にアカマツ実生が吸収した N 量は、リターを付与した区が  $4.64 \pm 0.25$  mgN、付与しなかった区が  $3.78 \pm 0.52$  mgN であり、リターを付与した区の個体は付与しなかった区の個体に比べ、平均で 0.86 mgN 多くの N を吸収していた。付与したリターの実験後の全 N 濃度は、有意差は認められないものの、実生を植栽したプロットで若干低下していた。C/N 比についても、有意差は認められないものの、実験後に実生を植栽したプロットで若干の増加傾向、実生を植栽しなかったプロットで僅かな減少傾向にあった。これらの結果は、リターや腐植に含まれるタンパク質は、リグニンやタンニンに代表されるポリフェノールと強く結合しており、温帯林に分布する外生菌根菌は細胞外酵素のポリフェノール分解能が腐生菌やエリコイド菌に比べて低いことから、有機態 N の利用は潜在的なものとされていたが、アカマツが無機化の仮定を経ずに、A<sub>0</sub> 層から N を直接吸収利用している可能性を否定するものではなかった。

第 7 章では、以上の結果を総合的に考察した。N の無機化が滞る土壌条件に成立したアカマツ林では、器官脱落時の N の回収による樹体内の N 貯蔵の役割はこれまで言われてい

る程大きくなく、リターとして樹体外に放出された N の回収において、無機化の過程を経ずに、つまりアンモニアまで分解される前に、アカマツにより吸収利用されていると考えられた。