森林生態系における物質循環のしくみ

地球上の緯度系列に沿った寒帯林から熱帯林までの森林生態系における物質の蓄積と循環のしくみが明らかにされてきている。植物（生産者）と土壤微生物（分解者）の養分とエネルギー資源の利用様式から物質循環の機構を説明し、さらに森林生態系において植物-土壤微生物の相互作用がうみだす“住み場所と食物テンプレート”を利用して生物の多様性が維持されているしくみを解説する。

Carbon and Nutrient Cycling in Forest Ecosystems
*Hiroshi TAKEDA, 京都大学大学院農学研究科

樹木を中心とした森林生態系の緑色植物は、光合成活動により葉、枝、幹、根などの器官を形成・成長させ、巨大な有機物の“貯蔵庫”となっている。地上部では、植物体の一部分は昆虫など植食性の動物に食べられ生食連鎖に流れるが、動物が食物として利用できる有機物は、植物の純一次生産量の数パーセントときわめて少ない（これとは対照的に、海洋の生態系では小型の植物プランクトンが一次生産者となっており、純生産量の数十パーセントが動物プランクトンや魚類に摂食され、生食連鎖に多くの有機物が流れている）。最終的には、植物により生産された有機物の大部分は落葉落枝（リター）として土壌に供給され、土壌堆積腐植や鉱物質土壌に蓄積される。蓄積された有機物は土壌の分解者（微生物）の働きにより無機化され、植物はそれを再利用している。すなわち、森林生態系の構造や機能は、植物（生産者）と微生物（分解者）間での物質やエネルギーの循環量（フロー）により決定されている。

森林生態系での物質（有機物）の動態についてみると、循環量に較べて蓄積量のきわめて高いことが特徴となっている（図1）。樹木により作り出される有機物の“貯蔵

図1 ■ 森林生態系の植物-土壤微生物の相互関係が提供する「住み場所と食物」テンプレート

植物の生産する住み場所と食物を利用して生物群集が形成され、生物群集は物質の循環により維持されている。食物連鎖は、生きた食物を利用する生物からなる生食連鎖と植物の枯死体や動物の遺体を食物として利用する生物からなる腐食連鎖に分けられる。

庫”は、植物の種の特徴を反映して多様な形態をもち、地上部の動物群集にも多様な住み場所を提供している。また、土壌中の有機物も、分解過程を通じてそこに住む多様な生物に住み場所と食物を提供している。このように、森林では植物の提供する住み場所（有機物蓄積）と食物（循環）を利用して、従属栄養の動物、微生物が多様な群集を形成している。すなわち、植物-土壌微生物の相互作用がそこに住む生物に「住み場所——食物のテンプレート（鋳型）」を提供しているのである⁽⁶⁾。

森林生態系の骨組みを作り出す植物の構造

陸域生態系における地上部の植物系や、土壌分解系での多量の有機物蓄積を可能にしているしくみは何であろうか。その秘密は、植物の作り出す高分子有機化合物の特性にある⁽²⁾。樹木は、細胞壁物質のセルロース、ヘミセルロースをはじめ、構造強化物質としてのリグニンやエネルギー源としての糖類などを合成している。生産された有機物は幹や枝などの支持器官に多く分配される。すなわち、幹や枝などでは、窒素やリンなどの養分の含有率が低く、おもにセルロースやリグニンなどの高分子から成り立っている。森林のような巨大な生態系において、養分に富む葉の量は、1ヘクタールあたりたかだか3~10トン程度であるが、幹や枝などの支持器官には1ヘクタールあたり数百トンもの有機物が蓄積されているのである。さらに、枯死して土壌に供給された植物体は、土壌での有機物の蓄積庫となっている。

また樹木は、セルロースやリグニンなどの構造体を作る難消化性の有機物と、タンニンなどの食害阻害物質を含んでおり、食物としては動物に利用されにくい。つまり、樹木は構造物質を増加することにより植食性の動物からの食害を防衛している。草本などのアルカロイドによる自己防衛とともに植物の重要な被食防衛法となっている。この結果、地上部で生産された有機物が、植食性の動物により生食連鎖にエネルギーや養分として取り込まれる量は、純生産量の1から数パーセントを越えることはない。森林の樹木は、動物にとって利用しにくい食物資源だったので、地球はこれまで緑に保たれてきたのである。

植物-土壌微生物間の相互作用

遷移初期の生態系では、植物は降水や風化産物などの外部循環系から養分物質を取り込んでいる。こうした生態系に維持される有機物量は少なく、苔や藻類などの植

物が定着している。これとは対照的に、地上部に数百トンもの有機物の蓄積をもつ亜寒帯から熱帯林までの森林生態系は、植物-土壌微生物の相互関係を通じて生態系内に養分が効率的に蓄積される気候条件のもとに発達している⁽⁸⁾。

生態系への物質の取り込みと蓄積の機構は、生産者（植物）と分解者（土壌微生物）との間でのエネルギーと窒素やリンなどの無機養分という2つの資源の利用関係から説明される。生産者である植物は、太陽からの光エネルギーを利用した光合成活動により有機物を生産しているが、その成長はエネルギー源よりむしろ養分（無機）の制限を受けている。一方、分解者である従属栄養微生物は、エネルギー源を植物の生産する有機物に依存している。土壌に蓄積された有機物は土壌微生物により無機化され、植物はこれを無機養分として再利用している。つまり、植物と土壌微生物の広義な意味での共生が、生態系内への養分物質の取り込みと蓄積を可能にしている。

生態系への養分物質の取り込みの機構は、次のように説明される。①植物の光合成によるセルロースやリグニンなどの有機物の生産（エネルギー供給）、②その有機物をエネルギー源として利用した土壌微生物による降水などの外部循環系からの養分物質の取り込み作用（養分物質の不動化）、さらに、生態系に取り込まれた養分物質は、③植物-土壌微生物間での養分のリサイクル機構により効率的に維持される。

土壌分解系での分解過程

微生物は、地下部の土壌系では、有機物の分解活動を通じて生態系の機能を決定する重要な生物群となっている。有機物の分解は、従属栄養の腐食性の菌類によって進行する。菌類は、炭素を成長のエネルギー源として、無機塩類（窒素、リンなど）を取り込み、分解活動を行っている。分解過程は、微生物の炭素と養分利用の様式により特徴づけられる⁽⁴⁾。分解過程での重要な養分物質として窒素やリンの動態が、炭素の動態との関連で研究されている。ここでは研究の進んでいる窒素の動態を例にして、土壌分解系への養分の取り込みと維持の機構を説明する。

落葉の分解過程は、大きく養分の溶脱期、不動化期、無機化期に区別される⁽⁴⁾。図2に分解の特徴を有機物の炭素と窒素の比率（C/N比）により示す。

1. 不動化過程

土壌に供給された有機物は降雨による溶脱を受け養分

図 2 ■ 落葉の分解に伴う炭素と窒素の動態

網目 2 mm のサランネットの袋(リターバッグ)に 2 g の落葉を封入し、その後の炭素と窒素量の変化を調査した結果、分解の初期に、溶脱により炭素(C)、窒素(N)ともに減少する。その後の不動化の期間、炭素は微生物の代謝により減少するが、窒素は微生物体に取り込まれ減少しない。C/N 比が広葉樹で 20~30、針葉樹で 30~40 になると、炭素と窒素ともに微生物の成長の制限要因になり、窒素の無機化が始まる。土壌の腐植の C/N 比は 12 程度であり、エネルギー源をアンモニアの酸化から得る硝化菌による硝化が生じる。

を失う(溶脱期)が、微生物の定着によりその溶脱量は減少する。分解の初期、微生物の成長により炭素がエネルギーとして利用され、窒素などの養分が微生物体に取り込まれる期間を養分の不動化期と呼ぶ。この期間、窒素量は減少しない。また、菌類が落葉以外の堆積腐植や鉱物質土壌などの養分貯蔵庫から窒素の供給を受けている場合、窒素の濃度は増加し、現存量も不動化期を通じて増加していく。炭素は微生物の呼吸により失われるが、窒素は微生物体や分解産物として落葉に維持される。その結果、C/N 比は低下する。幹や枝など初期に高い C/N 比をもつ有機物は高い窒素の不動化能をもち、降水などの外部循環系から窒素を生態系に取り込むことができる。

窒素の不動化の過程は、落葉分解についてよく研究されている。分解初期の腐食性菌類の炭素の無機化により、落葉の C/N 比(針葉樹で 70~100 程度、広葉樹で 40~60 程度)は低下し、針葉樹で 30~40、落葉広葉樹で 20~30(平均値で 25 程度)になる。

2. 無機化過程

分解とともに、可溶性の炭素が利用され、リグニンなどの難分解性の炭素の割合が高くなる結果、微生物の成長は、エネルギー源である炭素により制限されるようになる。この時期になると、微生物の成長による窒素の取り込みと微生物の枯死による無機体窒素の放出が生じる。植物は、この無機化期になってはじめて窒素を再利用できるようになる。この時期を養分無機化の開始と呼ぶ。寒帯から温帯までの森林では、落葉の C/N 比が針葉

樹で 30~40、落葉広葉樹で 20~30 に達する頃から、窒素の無機化が生じる。しかし、土壌有機物の蓄積が少ない熱帯林では、広葉樹で C/N=35 と温帯に較べて高い値から窒素の無機化が始まる。無機化の開始の C/N 比は、土壌の有機物蓄積系の形成と関係している。

3. 硝化過程

通常、土壌の落葉の分解過程では、C/N 比は、20~30 の値以下には低下しない。しかし、土壌の鉱物質に蓄積する腐植からなる土壌有機物の C/N 比は 12~10 と低い。こうした腐植物質がどのように形成されているかは不明な点が多い。こうした C/N 比の条件では、従属栄養の腐食性微生物の分解活動は、C/N=20~30 の状態よりさらに炭素源(エネルギー)の強い制限を受けることになる。この場合、アンモニアを利用して硝酸を生成する独立栄養の硝化菌が窒素代謝の中心となっている。C/N 比の低い鉱物質土壌では、明らかに利用可能な炭素が分解者の活動制限要因となっている。

緯度に沿った森林生態系の植物-土壌系の様式

地球上には気候条件の変化に伴って、寒帯林から温帯、熱帯林までの多様な生態系が形成されている。土壌微生物のエネルギー源となる有機物の供給(落葉供給量)は植物の一次生産量を反映し、高緯度の極地や寒帯林から温帯林、さらに熱帯降雨林にいくに従って増加の傾向を示す⁹⁾。さらに、緯度系列に沿って土壌の有機物の蓄積様式は分解者の特徴を反映し、量的にも質的にも異なっ

図 3 ■生態系における窒素と炭素の循環様式のモデル

植物-土壌微生物の相互関係をもとに、エネルギー-資源炭素と養分資源窒素の循環の緯度的な変化を示す。落葉などの植物の枯死体に含まれる炭素 (DC)、窒素 (DN) は、分解者により利用され菌体を形成する。菌体に取り込まれた炭素 (MC) と窒素 (MN) は、菌が枯死した後、枯死菌体として窒素 (DMN) と炭素 (DMC) を有機物のプールに加入する。

ている⁶⁾。そのモデルを3つに分けると、①熱帯における植物体蓄積型、②温帯における鉱物質土壌型 (ムル)、③寒帯における土壌腐植堆積型 (モル) となる (図 3)。植物と微生物は養分資源を共通に利用しており、両者間での養分資源の利用効率、獲得効率が土壌における有機物の貯蔵場所で異なっていることが注目される。

1. 植物体蓄積型

この型は、土壌に炭素や養分が蓄積されないため、外部循環系に依存した植物-土壌微生物の関係となる。降水による外部循環系からの養分供給 (図 3 ① P) と植物の養分取り込みがうまくマッチした場合、熱帯降雨林のように巨大な森林が発達する可能性が高い。寒帯や温帯林における谷部に発達するトチ、サワグルミなどの溪畔林のように、河川からの養分に依存している森林についても、こうした循環系が成り立っている。

土壌に供給された落葉などの有機物の炭素 (DC) や窒素 (DN) は微生物により分解され、微生物体 (MC, MN) となり、枯死し無機化された養分が供給される。樹木の養分の取り込みが盛んである場合には、無機化された養分は速やかに樹木に再吸収される。熱帯林では効率的な

植物の養分取り込み機構、すなわち落葉層からの養分の直接吸収が知られている。また、熱帯のフトバガキ科の樹木では、菌根菌との共生で養分を効率よく吸収していることも報告されている。この場合、植物は、根系から有機物 (R) を微生物に供給し、代わりに養分を得ている。

この樹木-分解系は、エネルギー源を植物の光合成活動に、養分を外部循環 (降水、図 3 ①) に依存している。こうした土壌の有機物蓄積をもたない養分循環型は、土壌の有機物蓄積庫をもつ物質循環系に較べて不安定である。遷移とともに、森林生態系は大きく土壌堆積腐植型か鉱物質土壌型の養分維持の機構をもつ内部循環に移行し、定常状態になる。

2. 鉱物質土壌型

鉱物質土壌型は温帯の適湿性の森林土壌にみられ、生産性の高い自然林や人工林となっている。古くから温帯地域での持続的な農業がこうした土壌を利用して営まれてきた。このように分解の速い土壌条件では、鉱物質土壌の表面には落葉層 (リター層) からなるムル型の土壌腐食層が形成されている。落葉の野外分解実験では、不動化、無機化過程を経て、有機物の C/N 比は 20 程度ま

で低下する。しかし、鉬物質に蓄積されている土壌有機物の C/N 比は 12 程度と、土壌堆積腐植型と比べてさらに低い。こうした腐植の生成時間は長い。鉬物質土壌では、C/N 比が低いため、エネルギー源である炭素が窒素動態の制限要因となっている。無機化されたアンモニア態の窒素は、独立栄養の硝化菌により硝酸態窒素として土壌水に溶脱する。

鉬物質土壌型では、無機化された硝酸態窒素が主に生成されている。この土壌型での循環では、植物の根による吸収がない場合、硝酸態窒素は負のイオンを帯びており、土壌水に溶け込み容易に系外に流失する。土壌水に溶け込んだ硝酸態窒素の利用効率は、微生物によるものよりも根による吸収量がまさっている。鉬物質土壌に腐植として有機物が蓄積されている循環系では、生態系内への窒素の維持効率は植物の窒素吸収効率により決定されている。

3. 土壌堆積腐植型

土壌の有機物堆積腐植が発達した森林生態系では、土壌での炭素と窒素の大部分は有機物堆積腐植層に蓄積され、C/N 比は 20~30 で維持されている。土壌堆積腐植蓄積型は、亜高山帯、寒帯林の針葉樹林に広く認められている⁽¹⁾。また、温帯での土壌条件の悪い尾根部の森林にも認められる。

有機物の分解は、不動化過程を経て無機化過程に進む。無機化過程での窒素は、主にアンモニア態の形で土壌堆積腐植の有機物に供給され吸着されるので、降水などにより系外に溶脱されにくい。土壌の堆積腐植において菌類のアンモニア態窒素利用の効率は、土壌堆積腐植層に張り巡らされた菌糸長から考えて、植物の根による吸収より高い。無機化された窒素は、2, 3 の循環により菌類が再利用するので、植物には供給されにくい。植物に供給される無機態窒素の量は、分解者の微生物により制御されている。

無機化された窒素は、プラスに荷電したアンモニア態窒素として有機物に維持され、微生物の再利用により土壌堆積腐植層に維持されている。そのため、生態系からの窒素の流亡はきわめて少ない。こうしたシステムでは、植物は菌類と共生し、炭素を供給する代わりに養分物質を菌類から得ている。亜高山帯の針葉樹、温帯の針葉樹では、樹木は菌根菌と共生することで養分物質を利用している。

土壌の有機物貯蔵庫の違いが生み出す植物-土壌微生物系の特徴

ここでは、植物-土壌微生物系での養分循環の様式が、どのようにそこに住む生物の多様性と関係しているかを紹介しよう。

1. 植物の多様性

熱帯では、土壌に有機物蓄積をもたないので、植物-菌根菌との共生などにより外部循環系からの養分を効率的に利用していると考えられている。熱帯での樹木の多様性は、こうした土壌条件と密接に関係している。一方、寒帯から温帯にかけての森林では、土壌の有機物蓄積が発達しており、有機物の質 (C/N 比など) が、そこに定着する樹木の多様性と関係している。

鉬物質土壌型の森林生態系において、植物-土壌微生物間の養分維持は、植物の根による吸収によっている。この生態系では、植物の成長による養分の植物体への取り込みが重要となっている。こうした循環系をもつ森林生態系では、トチ、サワグルミなど大型の枝・葉からなるモジュール (1 つの芽から形成された当年枝) を成長単位とした樹木が、旺盛に成長する。こうした樹木は、他の種に比べ養分資源の獲得効率が高い⁽⁷⁾。

一方、温帯林の斜面の上部や尾根部分、亜高山帯の森林では、養分の大部分は土壌の有機物層に蓄積されたモル型の土壌型を示す。モル型やモルとムルの間中型であるモーダー型の土壌堆積腐植の発達した土壌では、限られた養分は微生物により不動化されており、土壌からの養分供給の速度は微生物の活動に依存している。したがって、限られた養分資源で他の種より高い成長を維持できる樹木が有利となる。スギやヒノキなどの針葉樹にみられるように成長単位としてのモジュール単位は小さい。さらに、限られた光合成産物を頂端成長にまわし樹高成長により、他の種との競争に有利となっている。また微生物と共生し、微生物に炭素を供給する代わりに養分を獲得する菌根を発達させている。

2. 土壌動物群集の多様性

分解者である微生物の有機物の利用様式が、土壌動物群集の利用する「食物-住み場所」テンプレートを形成している (図 4)。土壌の動物群集は、①直接落葉を摂食する動物、②微生物を食物源とする菌食の捕食者、③枯死菌体や分解産物を利用する腐食性の動物から構成されている⁽⁸⁾。

熱帯林では、落葉を摂食する社会性のシロアリ、アリ

図 4 ■ 分解過程と土壌生物群集

分解過程での有機物は、微生物により菌体、枯死菌体、分解産物に変化していく。土壌動物で新鮮な落葉を利用できる動物(①の矢印)は少なく、多くは微生物を食物源とする動物(②の群)、微生物により分解された有機物を摂食する腐食性の動物(③の群)から成り立っている。分解の初期には、有機物の上に定着した菌類を摂食する菌食性の動物が捕食者として菌類の成長に影響している(②の矢印)。有機物の分解が進行すると、落葉などの有機物は分解産物や枯死菌体に変化していく。腐食性の動物は、土壌に蓄積される分解産物や枯死菌体を食物源として利用している(③の矢印)。腐食性の動物は、土壌の菌類-分解産物間での養分のリサイクルに影響している。

が土壌動物群で優占であり、腐食性の土壌動物が少ないことが特徴となっている。一方、土壌に有機物の蓄積をもつ温帯、寒帯の森林では、土壌の有機物蓄積に食物と住み場所を依存した腐食性の土壌動物群が優占している。腐食性の動物は、土壌での枯死菌体や分解産物を利用してリサイクル系に寄与している。温帯林の鉞物質土壌に有機物蓄積をもつムル型土壌では、土壌の腐植物質を利用して分解系のリサイクルに寄与している等脚類のフナムシやミミズ類などの大型の土壌動物が優占している。一方、土壌堆積腐植を有機物蓄積庫とするモル型やモーダー型土壌では、土壌の堆積腐植に蓄積される枯死菌体と分解産物を有機物として利用する腐食性のトビムシ、ササラダニなどの小型の土壌節足動物が優占している。このように土壌の分解系の特徴が、そこでの土壌動物群の多様性を決定している。

*

これまで熱帯から寒帯までの森林生態系の物質循環は、循環量と蓄積量の違いだけから説明されてきたが、森林生態系の物質循環から、そこに住む生物の多様性を説明できなかった。ここでは、森林生態系の物質循環の機構が、植物と分解者の微生物のエネルギー源(炭素)と無機養分物質の利用をめぐる相互関係のもとに機能し

ていることに着目し、森林生態系の物質循環の機構から生物多様性を説明する方向を提案した。

21世紀は、個別的分析科学から総合科学への世紀と考えられている。森林生態系の物質循環などの生態系の研究は、広域化し地球環境科学として展開され総合化されようとしている。一方、森林生態系において植物-土壌の分解者間での相互関係が生み出す物質循環の機構解明は、農芸化学の植物栄養学、土壌学、さらに林産科学などの分野の研究者に魅力ある研究課題を提供している。森林生態系の機構解明は、これまでに個別の研究分野で蓄積されてきた知識や技術の成果を生態系の研究に向けて総合化することで可能となる。

文献

- 1) R.N. Green, R.L. Trowbridge & K. Klinka: *For. Sci. Monogr.*, **29**, 1 (1993).
- 2) 東 正彦, 安部琢哉: “地球共生系とは何か”, 安部琢哉, 東正彦 共編, 平凡社, 1992, p. 124.
- 3) H. Petersen & M. Luxton: *Oikos*, **39**, 287 (1982).
- 4) M.J. Swift, O.W. Heal & J.M. Anderson: “Decomposition in Terrestrial Ecosystems”, Blackwell Sci. Pub., Oxford, 1979.
- 5) 武田博清: “地球共生系とは何か”, 安部琢哉, 東 正彦 共編, 平凡社, 1992, p. 101.
- 6) 堤 利夫: “森林の物質循環”, 東京大学出版会, 1987.
- 7) D. Tilman: “Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities”, Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey, 1988.
- 8) K. Van Cleve & L.A. Viereck: in “Forest Succession, Concepts and Application”, ed. by D.C. West, H.H. Shugart and D.B. Botkin, Springer-Verlag, New York, 1981, p. 185.
- 9) K.A. Vogt, C.C. Grier & D.J. Vogt: *Adv. Ecol. Res.*, **15**, 303 (1986).
- 10) A.H. Warning & W.H. Schlesinger: “Forest Ecosystems, Concepts and Management”, Academic Press, New York, 1985.

お知らせ

三重大学医学部薬理学教室大学院生募集

三重大学医学部薬理学教室は、ヒト病態や病態モデル動物などにおける細胞シグナリングに焦点をあて、疾患関連遺伝子や治療関連遺伝子の探索に関する分子細胞薬理学的研究を試みています。このプロジェクトに関心のある意欲的な若き研究者の参加をお待ちしています。お気軽にご連絡下さい。

出願期間: 1997 (平成 9) 年 1 月 4 日 ~ 1 月 12 日

出願先: 〒514 三重県津市江戸橋 2-174

三重大学大学院医学研究科

連絡先: 〒514 三重大学津市江戸橋 2-174

三重大学医学部薬理学教室 田中利男

Tel. 0592-31-5006, Fax. 0592-32-1765

Home Page <http://pharma.medic.mie-u.ac.jp/>

e-mail tanaka@doc.medic.mie-u.ac.jp