

B-12 地球の温暖化が植物に及ぼす影響の解明に関する研究

(2) 山岳地における植生帯の移動条件に関する調査研究

② 熱帯地域における調査研究

研究代表者 農林水産省森林総合研究所海外森林環境変動研究チーム 北山兼弘

農林水産省森林総合研究所

海外森林環境変動研究チーム 北山兼弘

(委託先) 財団法人自然環境研究センター

(京大大学生態学研究センター 菊沢喜八郎)

平成7年度予算額 9、241千円

[要旨] 地球温暖化の森林に与える影響を解明するため、ボルネオ島の高山キナバルの湿潤な斜面を利用して、高度別に土壌窒素の無機化速度と樹木葉の寿命を調査した。湿潤熱帯山岳では温度の季節変化がなく、標高につれて温度が予測的に減少するために、温度を関数として森林の変化を研究することができる。堆積岩と超塩基性岩起源の土壌を異なる温度(高度)下で培養したところ、土壌窒素の無機化速度はどちらも温度を関数として有意に変化した。堆積岩土壌では温度が10度C上昇すると、無機化速度は1.7倍(温度係数)になったが、超塩基性岩土壌では上昇率は極めて低かった。以上から、温暖化の森林生態系への影響は地質によって異なり、超塩基性岩のような特殊な地質が森林を制限する場合、温暖化の無機化への影響は比較的少ない; どちらの地質でも、高地と比べて高温下にある低地ほど温暖化の影響が大きいことが示唆された。また、調査の結果、どの標高も常緑性の樹木で被われているが、樹種別に見ると葉の寿命が1年より長い樹種と短い樹種が存在することがわかった。高度分布の広い種*Schima wallichii*では、標高が高くなると葉の寿命が長くなる傾向が認められた。これらの結果は、温度季節のない湿潤熱帯山岳における葉の寿命のモデル予測を裏付けるものであった。

[キーワード] 土壌窒素、純無機化速度、温度係数、熱帯山岳、植物季節、葉の寿命、常緑性

第1部 熱帯山岳における土壌窒素の無機化に及ぼす温度の影響

1. 序

Grubb (1977)やVitousek (1984)によれば、熱帯の斜面に沿って上昇するにつれ、生態系は一般的に窒素に制限されない低地から窒素によって大きく制限される山地生態系に変化すると言われる。窒素は生物にとって、生理活性を決定するタンパク質の骨格を成す重要な要素であり、欠乏する場合直接的に森林の純一次生産を減少させる。窒素は大気起源であって、生態系への取り込みが生物物理的な固定過程を経るが、老熟した森林生態系では総量では十分に蓄積されていることが多く、欠乏はむしろ有機体から無機態への変換(無機化)が抑えられることや、植物による取り込みの阻害、無機態窒素の溶脱等によって起こる。無機化も温度や湿度の関数として進み、酸化型の硝酸や還元型のア

ンモニウムに平衡する。

この研究では、窒素の無機化速度を、先に述べた複雑な環境傾度が見られる熱帯山岳で調べることにより、低地林や山地林と言った各森林への窒素の潜在的な供給能と温度の関係を明らかにすると共に、無機化速度を一つのプルーフとして温度以外の要因（特に湿度と土壌の窒素以外の栄養塩）が森林の生態系諸過程にどのように効いているのかを明らかにするために行った。また、地球温暖化の熱帯山岳植生への影響を検討するための材料とする意図もある。

2. 調査地

調査地はボルネオ島北端のキナバル山（マレーシア、サバ州、北緯6度5分）である。土壌、植生、気候についてはKitayama (1991, 1992, 1994)に詳しい。簡単に述べると、この山は標高が4101 mあり、低地は湿潤熱帯気候が卓越するが、日平均気温は100m毎に0.55度Cの割合で直線的に減少する。年平均降雨量は標高10 mで2500 mmで、標高の上昇につれ降雨量も増し、2800 m付近までは蒸発散量を降雨量が常に上回り、大きな乾燥は入らない (Kitayama, 1992)。中腹（2000から2800 m）にかけては、雲霧が多くかかり、大気の飽差は非常に小さい (Kitayama, 1992)。雲霧帯を越すと、乾燥の影響が入り、降雨量を蒸発散が上回る月がでてくる (Kitayama, 1996)。人間の影響を大きく受けたところ以外は、低地から連続的に森林に被われ、樹木限界は3700m付近にある。地質は主に第三紀起源の堆積岩（砂岩や泥岩）であるが、2700mより上は貫入した花崗岩に被われる。また、低地から3000m以上にかけて、超塩基性岩が不連続に貫入し、全体で大きく分けて3種類の地質がモザイク状に分布していることになる。超塩基性岩はFe, Mg, Ni, Cr及びCoが過剰でそれらの毒性が強く、Ca, K及びPに乏しく貧栄養にある (Brooks, 1987; Brunotte and Kitayama, 1987; Proctor et al., 1988)。

調査区は、温度と地質の条件が規則的に組み合わせられるよう、この山の南面に5標高点（800、1400、2100、2700、3100 m）を取り、各標高点にそれぞれ堆積岩と超塩基性岩起源の調査区を1ペアで置いた。全区ともできるだけ緩傾斜地を選び、地形の影響は省いた。また、全区で地上部は最も発達した森林（一部低木林）に被われる。以上の、試験地の組み合わせにより、5標高x2地質の計10カ所のマトリックスとした（表1）。標高の違いは一義的に温度の傾度を表し、地質の違いは主に土壌の栄養塩資源の違い（貧栄養な超塩基性岩対比較的良好的な堆積岩）を表すものとした。

3. 方法

土壌窒素の無機化速度の測定は、ポリエチレンバッグ培養法によった (Vitousek et al., 1983)。各調査区に、20から50 mのトランセクトをランダム点から計4本置き、各トランセクト上で一定距離毎に、深さ15 cm、直径37 mmの採土管を使い表土コアを計10本採取した。採取した10コアは一つにまとめることにより、各区で計4つの反復土壌試料を得た。採取後、試料はすぐに持ち帰り冷蔵庫に保存し、3日以内に試料毎によく混ぜ合わせ（ホモジェナイズ）、石や根を取り除いた後、湿重を記録した。

各資料の一部は105度Cで48時間乾燥し、水分含量をもとめた。残りの試料からは、培養に供するため、湿重約10 gの土壌を4フラクション秤量し、それぞれを10 x 15 cmのポリエ

チレンの袋に移し、軽くシールをした。4フラクションのうち、1つは培養前の無機態窒素の抽出に用い（初期抽出）、2つ目は採取区に戻し操作なしの状態での無機化速度（in-situ）、3つ目は全試料を同じ条件下で培養することにより温度の差を除外して土質の窒素無機化への影響を見る操作用に（common-site）、4つ目はリンを加え同温度条件下で培養する操作（phosphate）に用いた。

初期抽出： 1.5N KCL溶液100mlを試料に加え、30分間強く振り、12時間放置、その後Whatman No. 2の濾紙で濾過し、抽出液は分析用として冷蔵庫に保存した。その際、濾紙からの無機窒素の汚染を避けるため、KCL溶液でまず濾紙を洗浄した。

In-situ： 4反復土壌試料は大きなポリエチレン袋に収納し、雨が入るのを防ぐため口を軽く結び、それぞれ元の採集場所に戻し、落葉層の下に10日間埋めた。

Common-site： 各採集点からの試料の1フラクションは、採集地点に関係なく大きなポリ袋にまとめて入れ、20.5 (+/-0.4)度Cの温度下（標高1700mの平均気温）で10日間培養した。大きなポリ袋には水を含ませた脱脂綿を入れ、培養土壌試料の湿度が変化するのを防いだ。

Phosphate： 上と同様に培養したが、培養前に土壌乾重1g当たり50 μ gのリンをNaH₂PO₄溶液の形で加えた。溶液濃度は土壌量によって変え、加える量を常に0.5ml以下とし、リン酸溶液による過湿の影響がでないようにした。溶液濃度は、平均的に0.01Nであった。Phosphate操作は、common-site操作を対照として比較した。

Common-soil： 以上の操作に加えて、標高800mの堆積岩区と超塩基性岩区からそれぞれ採集した4反復試料から、湿重約10gを各反復につき5フラクション秤量し小型のポリ袋に入れた後、それぞれを5標高点に配分し、大型のポリ袋で保護し、落葉層の下に埋めた。この操作では、同じ土壌を異なる温度下に置くことにより、土質の影響を排除し気温の影響のみを明らかにすることを目的とした。

10日間の培養後、それぞれの操作毎に回収し、土壌微生物の活性を抑えるためにすぐに冷蔵庫に移し、抽出時まで保管した。培養後の無機態窒素の抽出は初期抽出と同様である。全ての抽出が終了した後、濾液と冷蔵庫に保管して置いた残りの土壌試料を、サバ州森林局森林研究所に運び、化学分析を行った。硝酸態窒素（NO₃）とアンモニウム態窒素（NH₄）はBurkard SFA-2 Autoanalyzerを使い、比色法で定量した。無機化速度は培養後の（NO₃ + NH₄）-Nから初期の（NO₃ + NH₄）-Nを除し、硝化速度は培養後のNO₃-Nから初期のNO₃-Nを除して求めた。

置換態のCaとMgは、初期抽出液を用い、原子吸光法で定量した。有機体炭素（Organic-C）は湿土壌を用いWalkley-Black法により定量した。全窒素（Total-N）は、湿土壌を用いケルダール法によりダイジェスションし、比色法で定量した。可溶性リンは、同様に湿土壌から弱酸（HCl-NH₄F）により抽出し、比色法で定量した。pH測定には土壌対脱イオン水1：1の混合を用いた。

4. 結果

土壌の化学分析の結果を表2に示した。土壌含水率（重量比）の高度変化は堆積岩と超塩基性岩地で対照的であり、堆積岩地では中腹で（2100m）顕著な増加を見せたが、これに対して超塩基性岩地では中腹で増加気味であったが堆積岩地ほどの顕著な増加量ではなかった。pH及び有機体炭素と全窒素の濃度も、水分含率と密接な関係を持ち、それらの高度変化は両地質上で対照的であった。特に、炭素濃度については、堆積岩上で標高が上昇するにつれ2.9%から2100mの20.0%に急激に増加し、さらに3100mに向けて減少した。一方、超塩基性岩上では、標高が変化しても3%前

後の値を示し、ほとんど変化しなかった。

可溶性のリン濃度は両地質上で大きな差があり、800mを除く全地点で有意に、堆積岩上が超塩基性岩上よりも高かった(表2)。

無機態窒素のプール量では、アンモニウム態窒素が両地質上で同じような高度変化を見せ、共に中腹で濃度が高かった。一方、硝酸態窒素は双方中腹で低かったが、堆積岩上では最小になったのに比べ、超塩基性岩上では標高の上昇につれやや直線的に減少する傾向にあった。

採集地における土壌窒素の無機化速度(in situ)は、乾重当たりで比較し、800、1400、3100m地点で堆積岩上の方が超塩基性岩上に比べて有意に高く(P<0.05 one-way ANOVA)、中腹(2100と2700m)では差がなかった(表3)。両地質上で、窒素の無機化速度及び硝化速度は標高を関数として大きく変化することがわかった(P<0.001 ANOVA)。これらのパターンは、面積当たりで比較しても、同じような傾向にあった(図1)。また、無機化の速度は両地質上でプール量と密接に相関していた(図1)。

異なる標高点から採集し同温度下で培養した結果(common site)、地質間では無機化速度の温度への反応に大きな差があることがわかった(表4)。堆積岩上の採集地における無機化速度では高度に応じて大きな変化が見られたのに対し、同じ温度下での無機化速度には起源の標高による有意な差はP<0.05のレベルでは見られなかった(Tukey's HSD)。これに対して、超塩基性岩上の無機化速度には、起源の標高による差が有意に見られ(P<0.05)、起源の標高に応じた変化のパターンは表3に示した採集地における無機化速度のパターンと同じであった。以上のことから、堆積岩上では窒素の無機化速度は地質よりも温度によって強く規定され、超塩基性岩ではそれは温度よりも地質により強く規定されていることが結論づけられた。

培養前にリンを施肥した結果でも、地質間で大きな差が見られた(表5)。全体的に施肥の結果、硝化も無機化も速度が施肥しない場合に比べ減少した。その差は、超塩基性岩上では高度に関係なく有意に大きかったが(P<0.05, paired-t test)、堆積岩上では800mを除き有意な差は無かった。

同じ土壌を異なる標高点に分配して無機化速度を調べた結果、両地質上で標高つまり温度の減少に応じて速度はやや直線的に減少することがわかった(図2)。この場合、放出される無機態窒素はほとんど硝化によっている。図2の回帰直線から得られる、xの係数は堆積岩上で0.93、超塩基性岩上で0.23であり、これから予測する限り、温度に対する減少率は堆積岩上で4倍も大きいことがわかった。

5. 考察

それぞれの採集地に戻して培養した場合、どちらの地質でも標高の上昇に応じて無機態窒素の放出速度は減少したが、これは地質に関係なく温度が一義的に無機化速度を規定しているためと思われる。しかしながら、蛇紋岩起源の土壌で見ると、同じ温度下で培養した場合でも、起源の標高によって無機化速度には有意な差があり、速度は起源の標高が増すにつれて減少する傾向にある(つまり採集地に戻して培養した場合と同じパターンを示す)から、むしろ土壌有機物の質が温度によって決定され、有機物の質が分解を律する可能性が高い。それとは対照的に、堆積岩の土壌では同じ温度下で培養した場合には、起源の標高間で無機化速度には有意な差が見られなくなることから、温度が直接的に無機化の活性を律することが示唆された。従って、両地質で土壌窒素の無機化に温度が関係しているとは言うものの、作用機作は異なるのではないかと思われる。

同じ試料（800 m地点からの）を異なる標高に置いて培養した結果では、両地質共に温度に反応したパターンを示したが（図2）、温度上昇に反応して無機化も直線的に増加するのか、あるいは指数関数的に増加するのかは、試料数が少ないことと標準誤差が大きいことから、判断できなかった。図2から得られる無機化への温度の係数が、地質毎に各標高でも当てはまると仮定すると、地球温暖化が土壤窒素の無機化速度へ及ぼす影響は標高が低いほど顕著に現れると思われる。また、それは蛇紋岩よりも堆積岩上で影響が大きいと予測される。

これは、あくまでも土壤窒素の無機化速度を比較した場合であって、土壤窒素が地上部の森林の素過程をどの程度律しているかは、標高によって異なるので、温暖化の森林生態系への影響の程度が土壤窒素の無機化速度の関数として表せるとは限らない。例えば、表3から、標高が低い程土壤中の無機窒素の供給能は良く、またそれだけ窒素欠乏が生態系素過程の律速要因になっている可能性は低いので、そこで温度上昇を引き金に無機態窒素の回転速度が上昇しても生態系への影響は相対的に少ないと思われる。逆に、山地林では現在の土壤中の無機化速度が低く、それが森林を規定している可能性が高いので、たとえ温暖化による窒素無機化への影響が少なくても結果として森林への影響は相対的に高くなることも予想される。

一方、両地質上で温度が一義的に土壤窒素の無機化を規定することがわかったとは言え、湿度の影響も無視することができない。特に、雲霧が定常的にかかる山地帯（2100から2700 m）では、採集地での培養結果を見ると、温度で直線的に期待されるよりも土壤の無機化速度が大きく下回っており（図1）、これは雲霧に関係して土壤が過湿状態になっているためではないかと推測される。特に、この山地帯での硝化速度が低いことから見て（表3）、土壤が還元状態になっている可能性が高いが、このメカニズムを明らかにすることは今後の課題であろう。しかしながら、湿度の影響も二つの地質間では差があることが明らかである。同じ標高にあって、温度と空中湿度は同じであるはずだが、堆積岩上では蛇紋岩上に比べて山地帯の無機化速度（特に硝化速度）がかなり低いことから、蛇紋岩起源の土壤では過湿の影響が軽減されているのではないかと推測される。一つの要因としては、蛇紋岩起源の土壤は相対的に透水性が良い（Brooks, 1987; Fox et al., 1971）ことが関係していると思われる。同時期に採取した土壤の水分含率が、山地帯では地質間で大きな差があり、超塩基性岩土壤でその値が低いことがそれを支持している。しかし、土壤の含水率については即時的な測定結果であり、今後は土壤の酸化還元電位のデータ補足も含めて長期的な水分動向に関する検討が必要であると思われる。

熱帯山岳では土壤水分含有率が温度と共に土壤窒素の無機化速度を規定する大きな要因であることは、既にMarrs et al. (1988)により明らかである。彼らはコスタリカの火山Volcan Barvaで本研究と同じように培養条件を変えて無機化速度を調べることにより、土壤を乾燥させなければ温度を上げただけでは無機化速度が上昇しないことを見つけている。

可溶性リンの濃度は堆積岩土壤に比べ超塩基性岩起源の土壤で相対的に低い結果が示された。どちらの基質でも一次鉱物のリン含有量は少ないと思われるが（Brooks, 1987; Jacobson, 1970）、超塩基性岩起源の土壤中では特に二次粘土鉱物との反応により可給態リン濃度が低下している可能性が考えられる（Foth, 1984; Walker & Syers, 1976）。土壤培養時にリンを加える操作では、超塩基性岩起源の土壤で有意に無機化速度が減少する現象がどの標高でも見られた。一方、堆積岩起源の土壤では有意に減少したのは標高600 mからの試料だけであった。この差は、恐らく、超塩基性岩起源の土壤でリンが欠乏し、微生物の活性が抑えられているため、リンが加えられることで微生物の活性が高まり無機窒素の不動化が生じるためと思われる。従って、リンの欠乏が土壤窒素の無機化速度を抑

える可能性が示唆されたことになる。また、将来的には窒素の無機化速度をリン欠乏が規定することで、間接的に地上部の植生過程をリンが規定するのか調べる必要がある。

以上まとめると、両地質上で植生への無機窒素の供給速度は標高を関数として減少することがわかった。温度は標高と共に直線的に減少するから、温度が両基質上で窒素の無機化を規定していることは疑いない。しかし、直線的に減少する温度の無機化速度への影響は、堆積岩上では湿度によってさらに強く低下させられ、超塩基性岩上ではリン欠乏によってさらに規定されている可能性がある。同じ土壌試料を異なる温度下で培養することにより、純粋に温度の土壌窒素の無機化への影響を調べる操作では、温度に対する反応性が堆積岩起源の土壌で超塩基性岩起源に比べて4倍も高いことがわかった。堆積岩起源の土壌に限れば、図2に示された無機化への温度の影響を直線的と見ると、温度が10度C上昇すると、反応速度は1.7倍高まるものと推測される。これに基づくと、地球環境の温暖化が起こった場合、温暖化の土壌窒素無機化への影響はどの地質上でも高標高よりも低標高でより大きいことが示唆される。一般的には地球の温暖化は熱帯多雨林域であまり影響が無いとされているが、本研究では低地の高温域ほど温暖化の影響が大きい（土壌窒素の無機化速度に限り）ことが示唆されたわけで、一般的に言われていることに修正をせまるかもしれない。しかし先に述べた通り、本研究は無機窒素の供給速度だけに着目したわけで、対象とする熱帯林生態系の一次生産等諸過程が無機窒素に規定されていなければ、窒素供給速度が上昇しただけでは生態系諸過程への影響は少ないはずで、今後はどの環境要因が生態系過程を規定しているのかも含めて研究を続ける必要がある。

表1 キナバル山における調査地の概要。調査地は標高と地質の頭文字の組み合わせのコードで示される。

標高	800	1400	2100	2700	3100
平均気温 (C)	23.1	19.8	15.9	12.6	10.4
堆積岩上の調査区					
コード	S08	S14	S21	S27	S31
実際の標高(m)	800	1380	2170	2670	3140
超塩基性岩上の調査区					
コード	U08	U14	U21	U27	U31
実際の標高 (m)	860	1470	2010	2800	3110

表2 キナバル山標高一地質マトリックスから採取した土壌の化学分析の結果。値は4試料の平均値（括弧内はSD）。Sedは堆積岩の調査区を、Ultは超塩基性岩の調査区を表す。

標高(m)	800	1400	2100	2700	3100
pH(H ₂ O)					
Sed	4.1(.1)	3.6(.1)	3.1(.2)	3.4(.2)	4.9(.1)
Ult	4.5(.2)	4.9(.1)	5.4(.1)	5.1(.1)	5.3(.1)
Organic-C(%)					
Sed	2.9(.1)	10.6(3.8)	20.0(4.3)	17.7(4.0)	8.6(2.1)
Ult	2.4(.2)	4.6(.04)	3.4(.3)	3.5(.6)	3.5(.2)
Total-N(%)					
Sed	0.21(.01)	0.63(.18)	0.77(.16)	0.92(.18)	0.60(.02)
Ult	0.21(.02)	0.33(.02)	0.28(.02)	0.35(.02)	0.26(.02)
C/N ratio					
Sed	13.8	16.7	26.0	19.2	14.3
Ult	11.4	13.9	12.1	9.9	13.3
Soluble P(ug/g)					
Sed	1.56(.56)	4.70(1.62)	8.85(1.63)	20.93(4.5)	6.23(.68)
Ult	1.18(.45)	0.41(.08)	0.84(.06)	1.89(1.15)	0.80(.42)
NH ₄ -N(ug/g)					
Sed	3.9(.6)	28.7(4.9)	27.9(12.4)	29.9(14.3)	4.8(1.5)
Ult	8.9(2.1)	16.3(3.8)	26.6(3.8)	7.3(1.5)	5.2(.7)
NO ₃ -N(ug/g)					
Sed	10.2(1.8)	2.0(2.0)	nd	2.9(1.5)	8.4(.9)
Ult	7.2(5.6)	0.2(.1)	0.8(.7)	0.8(1.1)	nd
Ex. Ca(ug/g)					
Sed	17(10)	87(23)	79(47)	61(18)	734(336)
Ult	29(12)	128(65)	630(132)	299(147)	375(147)
Ex. Mg(ug/g)					
Sed	31(21)	138(49)	131(54)	336(119)	80(22)
Ult	84(16)	60(26)	284(108)	401(120)	276(34)
水分含量 (%重量比)					
Sed	27.4(1.2)	56.2(5.9)	70.1(5.7)	66.3(6.5)	47.7(1.8)
Ult	22.4(.5)	38.5(.5)	42.9(1.1)	48.7(3.3)	30.2(1.2)

表3 採取地点で培養した場合の土壤窒素の硝化・無機化速度及び全窒素当たりの無機化された窒素のフラクション。値は乾土当たり10日間培養の4試料の平均値。地質間の有意な差をAOVで示す；* P<0.05, ** P<0.01, *** P<0.001。Sedは堆積岩を、Ultは超塩基性岩を表す。

標高(m)	800	1400	2100	2700	3100
硝化速度(ug/g/10d)					
Sed	22.2(3.5)	12.0(6.9)	0.1(.1)	7.7(1.8)	6.4(1.8)
Ult	10.2(4.6)	0.8(.5)	1.9(3.1)	2.3(1.6)	0.2(.2)
AOV	*	*		*	**
無機化速度(ug/g/10d)					
Sed	19.9(3.3)	35.3(16.1)	-1.6(12.6)	-1.3(7.2)	5.5(1.2)
Ult	8.5(2.4)	6.0(1.6)	1.6(1.8)	0.4(1.2)	-2.2(.3)
AOV	**	*			***
無機化された窒素の全窒素に占めるフラクション (mg/g/10d)					
Sed	9.7(1.7)	5.4(1.1)	-0.1(1.5)	-0.04(.8)	0.9(.2)
Ult	4.1(.9)	1.8(.5)	0.6(.6)	0.1(.3)	-0.9(.2)
AOV	**	**			***

表4 各点からの土壤試料を標高に関係なく同じ温度下(20.5度C)で培養した結果(Common-site)。値は表3と同じく、乾重当たりで示した4試料の平均値。括弧内はSD。同じ地質間で、同じアルファベットを付した値はP=0.05で有意に異ならない。Sedは堆積岩を、Ultは超塩基性岩を表す。

標高(m)	800	1400	2100	2700	3100
硝化速度 (ug/g/10d)					
Sed	19.5(3.3)a	15.1(9.2)ab	0.4(.2)b	14.6(9.9)ab	9.6(2.3)ab
Ult	9.8(4.5)a	0.8(.6)b	3.4(4.7)ab	2.8(2.6)ab	0.1(.1)b
無機化速度 (ug/g/10d)					
Sed	17.5(3.0)a	33.4(11.0)a	5.6(17.5)a	23.8(25.5)a	9.5(2.)a
Ult	7.5(2.6)a	6.7(2.7)ab	.003(1.25)cd	1.5(2.0)bc	-4.1(.6)d

表5 リン施肥の土壤窒素の硝化と無機化速度に対する影響。有意な影響は、* P<0.05, ** P<0.01, ***P<0.001で示す(paired t test)。リンは乾土1 g 当たり50 ugを培養時に加えた。Sedは堆積岩、Ultは超塩基性岩を示す。

標高 (m)	800	1400	2100	2700	3100
硝化速度(ug/g/10d)					
Sed	-1.8(.8)*	-2.8(1.7)	-0.4(.2)*	-0.5(.8)	-1.7(1.1)
Ult	-0.7(1.6)	-0.1(.08)	1.2(2.5)	-0.6(.1)**	-0.1(.1)
無機化速度(ug/g/10d)					
Sed	-2.5(.8)*	-3.3(3.9)	-6.4(3.7)	-3.7(7.6)	-2.3(1.4)
Ult	-2.9(1.5)*	-3.4(2.2)	-4.7(1.0)**	-2.8(.7)**	1.2(.6)*

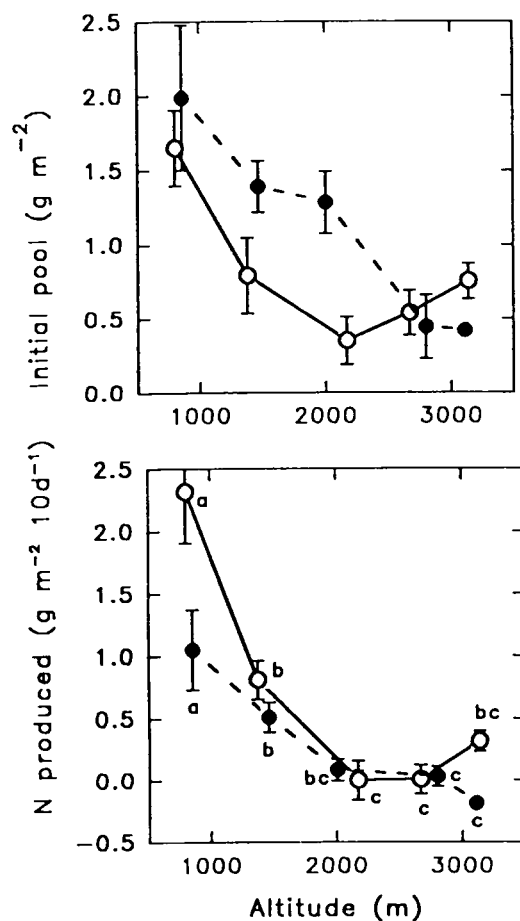


図1 キナバル山での面積当たりの土壤無機態窒素プール量（硝酸態+アンモニウム態）（上のダイアグラム）と面積当たりの土壤窒素の無機化量（下のダイアグラム）。値は4試料の平均値。それぞれのシリーズで同じアルファベットを付した値はP=0.05で有意に異なるない(Tukey Hsd)。白抜きのは堆積岩の、黒丸は超塩基性岩起源の土壤を示す。

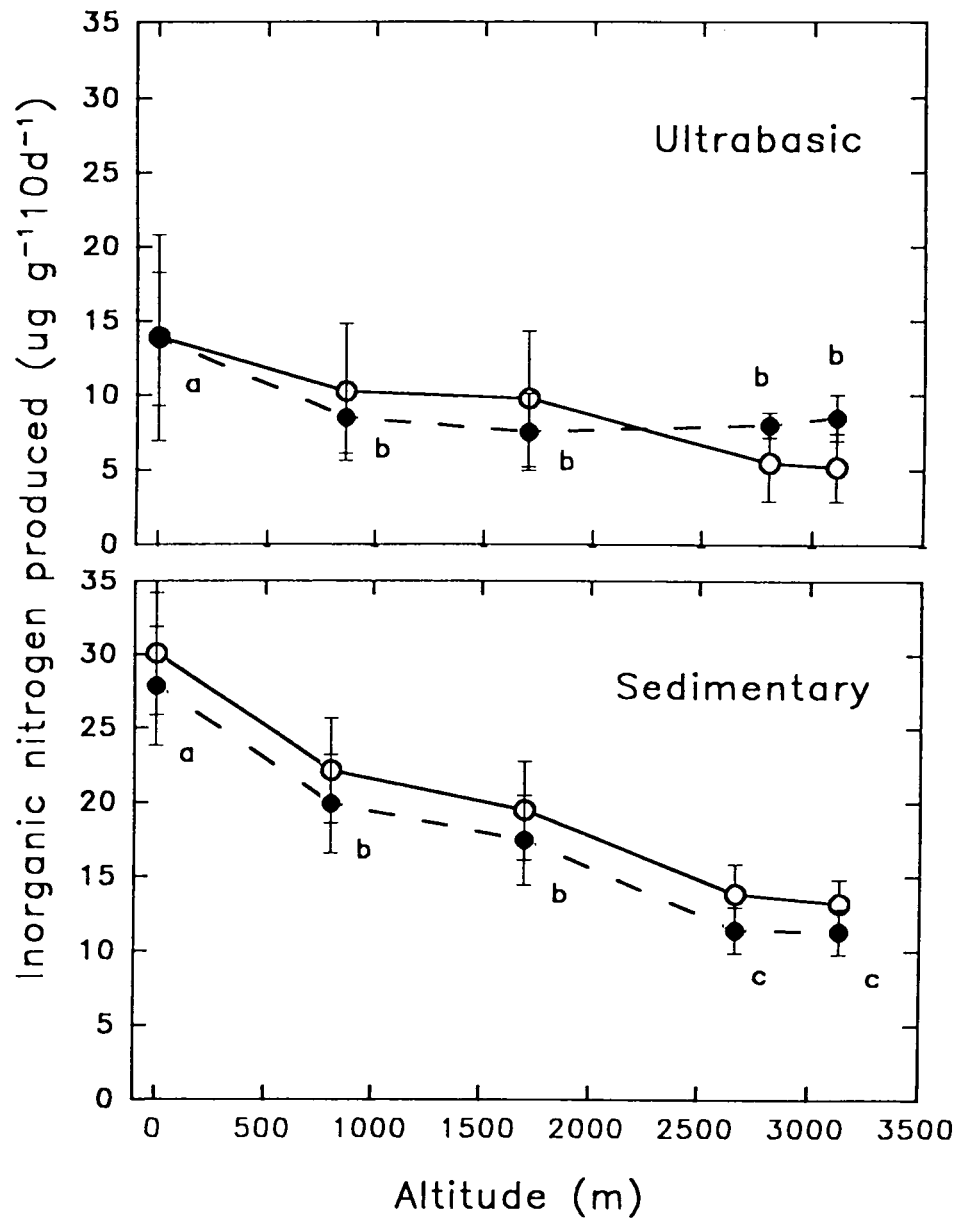


図2 キナバル山における土壌窒素の無機化と硝化速度への温度（標高）の影響。S08からとU08からの土壌をそれぞれ堆積岩上と超塩基性岩上の各標高点に分配し培養して、異なる温度の影響を調べた。値は4試料の平均値。白抜き丸は硝化、黒丸は無機化速度。それぞれのシリーズで同じアルファベットを付した調査区はP=0.05で有意に異なる(P=0.05)。

1. 序

近年の地球的規模での環境変化、特に大気中の二酸化炭素濃度の増大は様々な影響を人類社会に与えるものと予測される。特に大きな影響の予測されるのは二酸化炭素の温室効果による気温の上昇である。平均気温の増大は極域、亜高山地帯、亜寒帯における氷河、永久凍土の融解を惹起し、海水面の上昇をもたらすものと危惧されている。また降水量等のさまざまな気象条件に対しても大きな影響をもつものと考えられている。

上のような変化に対してフィードバック機能を持つとして期待されているのは、大気中の二酸化炭素を吸収する能力をもつ植物とりわけ巨大なバイオマスを有する森林樹木である。植物による二酸化炭素吸収は葉の光合成によって達成される。大気中の二酸化炭素濃度や気温の上昇が森林の光合成量に対する影響は、個葉の光合成活性に与える二酸化炭素濃度や気温の影響とともに、葉の量やその時間的・空間的配列に対する影響等さまざまな方面からの研究を必要とする。ここではそのうち最後の問題すなわち葉群の時間的配列の問題を取り上げる。

葉群の時間的配列には葉の寿命、常緑・落葉性、開葉様式、開葉時期などの問題があり、二酸化炭素濃度や平均気温はこれらにさまざまな影響を与える。ここではまず葉の寿命をとりあげる。一般に個葉の光合成速度は二酸化炭素濃度や温度によって律速されており、濃度や温度が高くなるとともに高くなる。もっともその上がりかたは種によって異なり、また種によって異なる最適値があり、それを越えると減少するが、ごく大まかには、濃度や温度にともなって上昇すると考えてよい。葉の寿命は個葉の光合成速度が高くなると短くなる (Kikuzawa 1991)。したがって、二酸化炭素濃度の増加とそれともなう気温の上昇はともに葉の寿命を短縮化する方向に働くものと考えられる。

一方、平均気温が上昇すると温帯においては光合成に好適な期間の長さが長くなる。好適期間の延長にともなって、落葉樹では葉の寿命は延び、常緑樹では短縮することが予想される (Kikuzawa & Kudo 1995)。以上のように、平均気温の上昇は、光合成速度の変化を通じて、あるいは好適期間の長さの変化を通じて葉の寿命に影響するためにその変化の方向を予測することはかならずしも簡単ではない。また樹木の葉の寿命は温室等では簡単に実験できない。そこで、研究の方向としては、葉の寿命に影響する要因を明らかにし、理論式によって葉の寿命の変化を予測すると同時に、他の要因はあまり変化せず1要因だけが変化するような実験系を選定し、そこでの調査を行うという2方向をとることとした。

第1の方向としてはすでに作成したモデル (Kikuzawa 1991) をもちいて、東アジア各地の気温分布を使うことによって、緯度別、標高別の葉の寿命、常緑・落葉性の分布をシミュレーションで求めることにした。第2の方向としては季節変化のない熱帯において、平均気温だけが異なる系と、平均気温がほぼ同じで季節性だけがことなる系を選定して、葉の寿命を調査することにした。今回はまず前者として、熱帯における山岳をとりあげ、標高別の調査を行った。熱帯においては、どの標高においても季節性は存在せず、標高が増すにつれて平均気温だけが変化するの、季節性を捨象し気温の影響だけを吟味するのにもっともふさわしい系であると考えられるのである。

2. 基本モデル

森林の保持する葉の量は、樹種、緯度、立地条件などが同じならば、ほぼ同一量に収斂することが知られている（依田 1971）。これは、林冠が閉鎖して以後は、光条件が制限となるためと理解される。葉の量に定量があるとするならば、次に問題になるのはこの一定量をどのように回転させるかである。すなわち葉をどのように付け替えるかが問題となる。

温帯においては冬という光合成に不適な期間が存在する。この期間中、葉を着けたまま過ぐすか、葉を落として過ぐし、翌年また葉を付け替えるかの選択も大きな問題である。特に、同じ気候帯や同じ森林内においてさえ、常緑の樹木も落葉性の樹木も存在するという事実は、この問題が温度の季節変化だけでは片づかないことを示唆している。熱帯においては冬はないが、1年のうちに明らかな乾燥の時期をもつ地域があり、温帯における冬と同じような光合成不適期間としてはたらき、この時期に落葉するか否かはやはり重要な問題である。

葉は光合成を行い有機物を獲得するための器官である(Chabot & Hicks 1982)から、以上のような問題はすべて有機物獲得量を最大化するように決まっていると考えてよいだろう。

植物個体が1時点に保持できる葉の量に一定の限界があるとするとき、個体にとっての有機物獲得量を最大化する葉の付け替え時期は、次の(g)を最大化する時間(t*)である(Kikuzawa 1991)。

$$g(t) = G(t)/t \quad (1)$$

ここに

$G(t) =$

$$\int_0^t [p(t)-m(t)]dt - C \quad (2)$$

である。ただしp(t)光合成速度、m(t)は維持呼吸速度、Cは葉を作るコストである。すなわちGは葉による純生産量を表しているが、最適な葉の付け替え時期は、純生産量を最大にする時期ではなく、時間当たりの生産量を最大化する時期なのである。

p(t)-m(t)は葉の純光合成速度であり、葉の老化にともなって低下するものと考えられる。今、きわめて簡単な近似として、時間とともに純光合成速度が直線的に低下するものとする。

$$p(t)-m(t) = a(1-t/b) \quad (3)$$

この場合、葉の最適寿命(t*)は

$$t^* = [2bC/(a-m)]^{1/2} \quad (4)$$

のような簡単な形式で表される。ただし $a \cdot m$ は、初期光合成速度、 $1/b$ は光合成速度の時間低下率である。この式は Williams et al (1989) が直感的に導いた葉の寿命に関する式をも内包するより包括的な式であるといえる。この式から次のような3つの予測が成り立つ。1) 初期光合成速度が高いと葉の寿命は短い、2) 光合成速度の時間低下率が大きいと葉の寿命は短い、3) 葉のコストが大きいと葉の寿命は長い。現在までに知られている、葉の寿命に関する多くの経験的事実は、この3つの予測に矛盾しない(Kikuzawa 1995a, b)。

次にこの基本式を季節的環境に適用する。新たに導入されるパラメーターは1年のうちの光合成好適期間の長さ f である。不適期間の長さは当然 $1-f$ となる。この場合、光合成を行えるのは好適期間中のみであるが、維持コストは不適期間中も必要であるので(2)式は次のように書き直される。

$$G(t) = \int_0^f p(t)dt + \int_1^{1+f} p(t)dt + \dots + \int_{[t]}^1 p(t)dt - \int_0^1 m(t)dt - C \quad (5)$$

最適の葉の寿命は、やはり(1)式を最大にする t^* である。

最適葉寿命が1年より短く、不適期間中は葉を着けずに過ごす体制が落葉性であり、最適葉寿命が1年より長い場合が常緑性である。不適期間が存在しない場合は、葉の寿命の長短にかかわらず、樹木の体制は常緑性であるが、不適期間の存在によってはじめて、常緑・落葉性と葉の寿命の長短とが対応する。また(5)式を用いることによってはじめて、常緑性・落葉性の問題を有機物生産という観点から統一的に理解することが可能となるとともに、同じ地域(すなわち(5)式の f が等しい場合)においても他のパラメーターの違いによって、常緑性、落葉性が混生しうることが理解できるのである。

葉の寿命と常緑・落葉性の緯度・標高別分布

緯度 0° のパダンから緯度 65° のアナダイルまでの月別平均気温のデータを用いて、葉の寿命のシミュレーションをおこなった。まず温度-光合成関係を次の式で近似した。

$$P = -Q \left[\frac{(T - T_{opt})}{(5 - T_{opt})} \right]^2 - 1 \quad (6)$$

この式で P は光合成速度であり T は月平均気温である。 T_{opt} は最適温度、 Q は最適温度における最大光合成速度である。 T_{opt} と Q は種によってさまざまな値をとることが知られているので、ここでも、適度な値の範囲内でさまざまな値を与えてシミュレーションを行った。ただし、次に(3)式の a は時間 0 における最大光合成速度で、(6)式の P を毎月積算して求めた。また各地の光合成好適期間の長さ f の値は月平均気温が 5°C 以上になる月の数を 12 で割って求めた。さまざまな T_{opt} と Q の値を用いて、各地の平均気温の値から、 $p(t)$ を計算し、さまざまな b 、 C および m の値を組み合わせ、(2)式および(5)式の式の最適葉寿命を求めた。計算は緯度 0° から 65° までについて 5° ごとに行い、またそれぞれについて、 0 m から 4000 m まで 1000 m ごとに行った。標高が異なる

場合は1000mにつき6°Cの低減率を用いた。

以上のようにして求めた緯度別、標高別の葉の寿命および常緑・落葉性の分布を図3に示した。緯度が15°以下の熱帯ではどの標高においても常緑性が分布している。しかし常緑であっても、葉の寿命が1年より短いものが存在し、それはどの標高においても見られる。葉の寿命が1年より短いものの比率を標高別にみると、熱帯においては標高が高いほどその比率が低下している。すなわち平均的にみると葉の寿命は標高が高くなると長くなる傾向がある。

緯度が20°以上になると低地においては常緑性ばかりであるが、標高が高くなると落葉性が混じるようになる。さらに緯度が高くなるとどの標高においても常緑性と落葉性とが混じるようになってくる。同じ標高で比較すると、緯度が高くなるにつれて落葉性の比率が増すが、ある緯度を境にして今度は再び常緑性の比率が増すようになる。したがって、常緑性の比率は低緯度と高緯度とにおいて高くなり、中間の緯度では落葉性の比率が高くなり、いわゆる常緑性の二山分布が見られる。このような緯度にともなう変化はどの標高においても認められる。また同じ緯度で比較すると、標高の変化にともなう変化はやはり常緑性と落葉性の比率は同じように変化する。すなわち温帯においては標高にともなう変化は緯度にともなう変化を押し縮めたものになっている。

3. キナバル山における葉の寿命調査

ボルネオ島北部（緯度6°）に位置するキナバル山において、1994年8月に標高600mから3600mまでで、各種樹木のシュートにマーキングを行い葉の寿命を明らかにするための第1回調査をおこなった。また1995年2月および1995年7-8月に追跡調査を行い、葉の寿命を計算した。

この山は熱帯にあるから、前節の考察から次のようなことが予測される。（1）どの標高においてもすべての樹木は常緑性である、（2）常緑性ではあっても葉の寿命が1年より短いものが存在し、それらはどの標高においても葉の寿命が1年より長いものと混じり合っている、（3）平均的にみると葉の寿命は標高が高いと長くなる。予測（3）から、次のような予測が導かれるだろう。1つの種で様々な標高に分布するものがあれば、（4）同じ種では標高の高いところに分布するものほど葉の寿命が長い。

葉の寿命（L）は次の式を用いて求めた

$$L = [(N+P)/F - 1]t$$

ただしNは当初の葉の数、Pは期間（t）内の葉の生産数、Fは同じく落葉数である。この式は調査期間中、葉の数がほぼ安定に保たれていることを前提にしている。葉の寿命はシュートあたりおよび個体あたりについて求めた。個体では287個体について、また572シュートについてデータが得られた。

葉の寿命は1年以下のものから10年以上のものまで様々であった（図4）。寿命の短かったものは*Rubus* spp. *Mallotus* spp. *Ficus* spp. *Macaranga* spp. などが挙げられる。これらに属するものは全ての個体の葉の寿命が1年以下であった。これらの個体については個体あたりでもシュートあたりでも上の式の成立条件、すなわち葉の数がほぼ安定している、が満たされているものと思われた。これらのうち葉の寿命が最も短かったのは、*Rubus lineatus*における0.2年であった。この他に、一部の個体が1年以下の葉の寿命を示した例としては*Leptospermum*, *Elaeocarpus*, *Eugenia*, *Shorea*,

Villebrunea, Parashoreaなどの例があった。これらでは葉が一時的に大量に脱落したために葉の寿命が短く計算されたものである。したがって、上の式の成立条件が満たされていない可能性があり、解釈と結論には慎重を要する。

次に葉の寿命が10年以上と長いものは、Rhododendron spp., Schima sp., Neolitsea sp., Lithocarpus sp., Fagraea sp., Myrsine sp., Eugenia sp., Shorea sp. などがある。しかしこのように10年以上にもなるものについては、1年間の調査では不十分であり、かなり大きな誤差をふくむことを覚悟しなければならない。これら以外の多くの樹種は1年以上10年以下の葉の寿命を示した。

次に標高別の葉の寿命の分布を見よう。興味深いことは、どの標高においても葉の寿命が1年よりも短いものも、長いものも認められることである。標高3000m以上においては、葉の寿命が短いものはもっぱら*Rubus lineatus* によって代表されているが、*Leptospermum* も時に、1年以下の葉の寿命を示す。これに対し、*Schima wallichii*, *Rhododendron* spp., *Lithocarpus* sp., *Eurya* sp., *Daphniphyllum* sp., 等は葉の寿命が1年よりも明らかに長い。標高2000m~3000mでは、*Rubus lineatus* の他に、*Ficus* spp., *Mallotus* sp., が葉の寿命が1年より短い種群を形成し、*Elaeocarpus* も時に短い葉の寿命を示す。葉の寿命が1年より長いものとしては、*Rhododendron* spp., *Cinamonum* sp., *Drymis* sp., *Fagraea* sp., *Lithocarpus* sp., 等がある。標高1000m~2000mでは葉の寿命が1年より短いものとしては*Ficus* spp., *Mallotus* spp., の他に*Macaranga* spp., が加わる。葉の寿命が1年より長いものとしては*Shorea* sp., *Eugenia* spp., *Trigonobalanus* sp., *Castanopsis* sp., 等多数の種が認められる。標高1000m以下では、さまざまな種の*Macaranga*が葉の寿命の短い代表的種群となる。このほかにイラクサ科の*Villebrunea*も葉の寿命は短いようである。葉の寿命が1年より長いものは数多いが、*Shorea* spp., *Parashorea* sp., *Lithocarpus* sp., *Artocarpus* sp., *Eugenia* sp., 等がおもなものである。以上のようにどの標高にも葉の寿命の長いものも短いものも存在するということは、前節でモデル計算によって求めた、葉の寿命の垂直方向の分布を裏付けたものといえる。このようにどの標高においても葉の寿命の幅が広いということは、葉の寿命が一義的に温度等によって左右されているのではなく、光資源の得易さをもっとも重要な要因であること(Kikuzawa 1995a)を裏付けていると思われる。

幅広い標高に分布する種としては*Schima wallichii*が挙げられる。この種について、3600m, 3100m, 1700mの3標高について葉の寿命を比較した。*Schima wallichii*は、葉をシュート上に何個かのかたまりで付けている。この葉のかたまりの数を、以上の標高に2900mを加えた4標高について調査した。

標高3600mではこのかたまりの数は1シュートあたり5個から9個あり、平均6.9個であった。標高3100mではかたまりの数は2から7個で平均4.0個であった。また標高2900mでは2から5個であり、平均3.1個であった。さらに標高1700mではかたまりの数は1から4個であり平均2.0個であった。かたまりの数のレンジや平均値は標高が増すにつれて増してゆき、その違いは明らかに有意であった。もし葉のかたまりの数が温帯におけるように年枝数を示すものであるならば、葉の寿命が明らかに標高にともなって長くなっているといっていよう。

実際に葉の寿命を調査した例をみると、やはり3600mでいちばん長く、シュートあたり平均葉寿命は8.67年であった(対数変換)、これに対し3100mで3.11年、1700mでは2.10年であり、葉のかたまりから推定した場合と同じ傾向を示した。

標高が高くなるとなぜ葉の寿命が長くなるかについては2、3の仮説が考えられる。ひとつは、標高が高くなると平均気温が低下し、そのため葉の光合成速度が低下するために、その低下分に

見合っただけの稼ぎを得るには葉の寿命を延ばさなければならないとするものである。これは(4)式の他のパラメーターは一定にしておいてaだけを低下させれば、 l^* が増加することから、容易に理解されるであろう。また逆に、標高が高くなると森林の閉鎖が破壊され、各個体は孤立状態となり、比較的好く光があたるためとも考えられる。このため、下部の葉にまで光があたり、葉を長く保ち得るともいえる。今後の実験的研究が必要である。

以上から、先に挙げた4つの仮説から予測される現象は、キナバル山におけるの調査によって認められたと見てよいだろう。

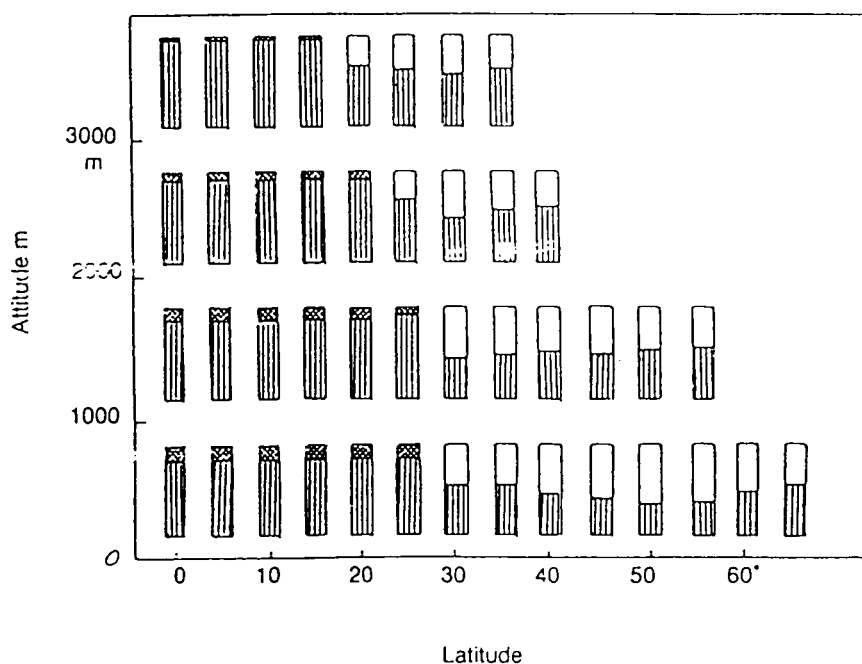


図3 モデルにより予測された常緑-落葉性の比率の、緯度および高度分布。空白は落葉性、縦線部は常緑性を示す。点線部は常緑ではあるが葉の寿命が1年より短いものの比率を示す。

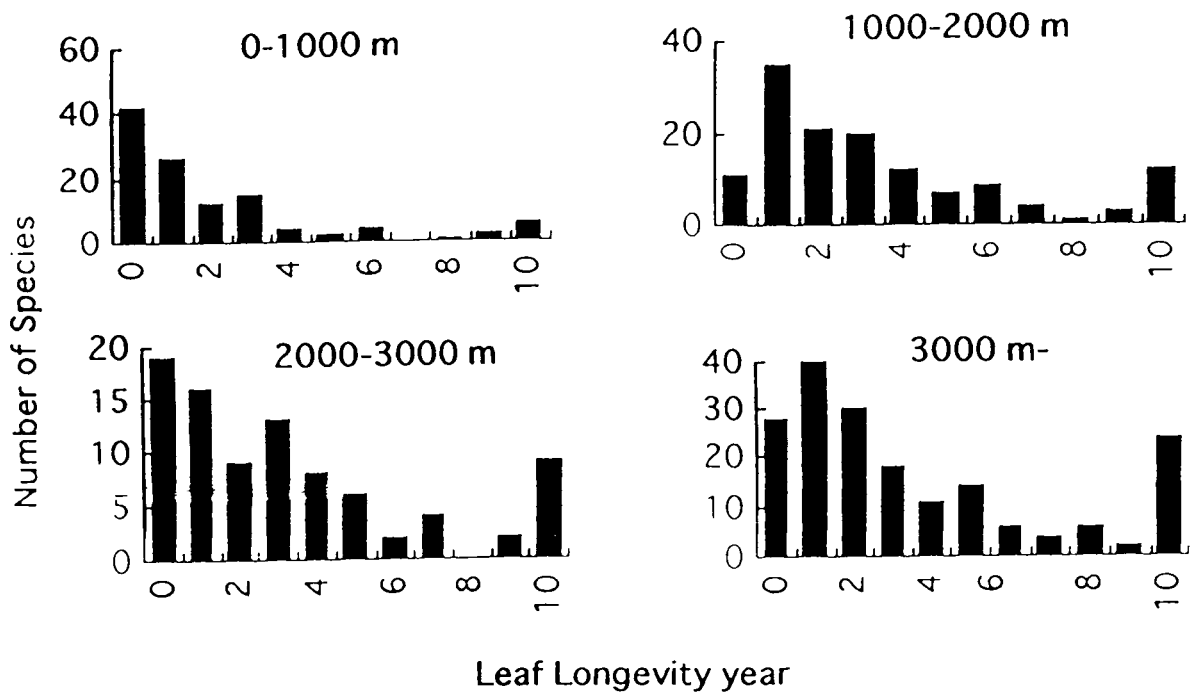


図4 キナバル山における高度別の葉の寿命の頻度分布。

引用文献

Adams, J.M. & Woodward, F. I. 1989. Patterns in tree species richness as a test of the glacial extinction hypothesis. *Nature* 339:699-701.

Brooks, R.R. 1987. *Serpentine and Its vegetation, a Multidisciplinary Approach*. Dioscorides Press, Portland, Oregon, USA.

Brunotte, D. & Kitayama, K. 1987. The relationship between vegetation and ultrabasic bedrock on the upper slopes of Mount Kinabalu, Sabah. *WartaGeologi* 13: 9-12.

Chabot, B.F. & Hicks, D.J. 1982. The ecology of leaf life spans. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 13:229-259.

Connell, J. H. & Orias, E. 1964. The ecological regulation of species diversity. *American Naturalist* 98:399-414.

Denslow, J. S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:431-451.

Foth, H.D. 1984. *Fundamentals of Soil Science*, 7th ed. John Wiley & Sons, New York.

Fox, J.E.D. & Tan, T.H. 1971. Soils and forest on an ultrabasic hill north east of Ranau, Sabah. *J. Trop. Geogr.*, 32: 38-48.

Grubb, P.J. 1977. Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains: with special reference to mineral nutrition. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 8: 83-107.

Iwasa, Y., Sato, K., Kakita, M. & Kubo, T. 1993. Modelling bio-diversity: latitudinal gradient of forest species diversity. In: *Bio-diversity and Ecosystem Function*. Schulz E. D. & Mooney, H. A. ed. 433-451. Springer-Verlag, New York.

Jacobson, G. 1970. Gunung Kinabalu Area, Sabah, Malaysia. Geological Survey Malaysia, Report 8 (with a colored geological map on a scale of 1:50000). Geological Survey Malaysia, Kuching, Malaysia.

Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *American Naturalist* 94:501-528.

Kitayama, K. 1991. Vegetation of Mount Kinabalu Park, Sabah, Malaysia, Map of Physiognomically Classified Vegetation. Project Paper, the Environment and Policy Institute, East-West Center, Honolulu.

Kitayama, K. 1992. An altitudinal transect study of the vegetation on Mount Kinabalu. *Vegetation* 102: 149-171.

Kitayama, K. 1994. Biophysical conditions of the montane cloud forests of Mount Kinabalu, Sabah, Malaysia. In L.S. Hamilton, J.O. Juvik and F.N. Scatena eds. "Tropical Montane Cloud Forests", Springer-Verlag, New York.

Kitayama, K. 1996. Climate of the summit region of Mount Kinabalu (Borneo) in 1992, an El Nino year. *Mount. Res. & Develop.*

Kikuzawa, K. 1991. A cost-benefit analysis of leaf habit and leaf longevity of trees and their geographical pattern. *American Naturalist* 138 :1250-1263.

- Kikuzawa, K. 1995a. Leaf phenology as an optimal strategy for carbon gain in plants. *Canadian Journal of Botany* 73:158-163.
- Kikuzawa, K. 1995b. The adaptive significance of leaf longevity in plants. *Vegetatio* (in press)
- Kikuzawa, K. 1995c. Geographical distribution of leaf life span and species diversity of trees simulated by a leaf-longevity model. *Vegetatio* (in press).
- Kikuzawa, K. & Kudo, G. 1995. Effects of the length of the snow-free period on leaf longevity in alpine shrubs: a cost benefit model. *Oikos* 73:214-220.
- Kudo, G. 1992. Effects of snow-free duration on leaf life-span of four alpine plant species. *Canadian Journal of Botany* 70:1684-1688.
- Marrs, R.H., Proctor, J., Heaney, A. and Mountford, M.D. 1988. Changes in soil nitrogen mineralization and nitrification along an altitudinal transect in tropical rain forest in Costa Rica. *J. Ecol.*, 76: 466-482.
- Ogawa, H., Yoda, K., Kira, T., Ogino, K., Shidei, T., Ratanawongse, D. & Apasutay, C. 1965. Comparative ecological study on three main types of forest vegetation in Thailand. I. Structure and floristic composition. *Nature & Life in Southeast Asia* 4:13-48.
- Ohsawa, M. 1993. Latitudinal pattern of mountain vegetation zonation in southern and eastern Asia. *Journal of Vegetation Science* 4:13-18.
- Pianka, E. R. 1966. Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *American Naturalist* 100:33-46.
- Proctor, J., Lee, Y.F., Langley, A.M., Munro, W.R.C. & Nelson, T. 1988. Ecological studies on Gunung Silam, a small ultrabasic mountain in Sabah, Malaysia. 1. Environment, forest structure and floristics. *J. Ecol.*, 76: 320-340.
- Vitousek, P.M. 1984. Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitations in tropical forests. *Ecology* 65: 285-298.
- Vitousek, P.M., van Cleve, K., Balakrishnan, N., & Mueller-Dombois, D. 1983. Soil development and nitrogen turnover in montane rainforest soils on Hawaii. *Biotropica* 15: 268-274.

Walker, T.W. & Syers, J.K. 1976. The fate of phosphorus during pedogenesis. *Geoderma*, 15: 1-19.

Williams, K., Field, C. B. & Mooney, H. A. 1989. Relationships among leaf construction cost, leaf longevity, and light environment in rain-forest plants of the genus *Piper*. *American Naturalist* 133:198-211.

Yamada, I. 1977. Forest ecological studies of the montane forest of Mt. Pangrango, west Java. *South East Asian Study* 15:226-254.

依田恭三 1971 森林の生態学 pp331 築地書館 東京