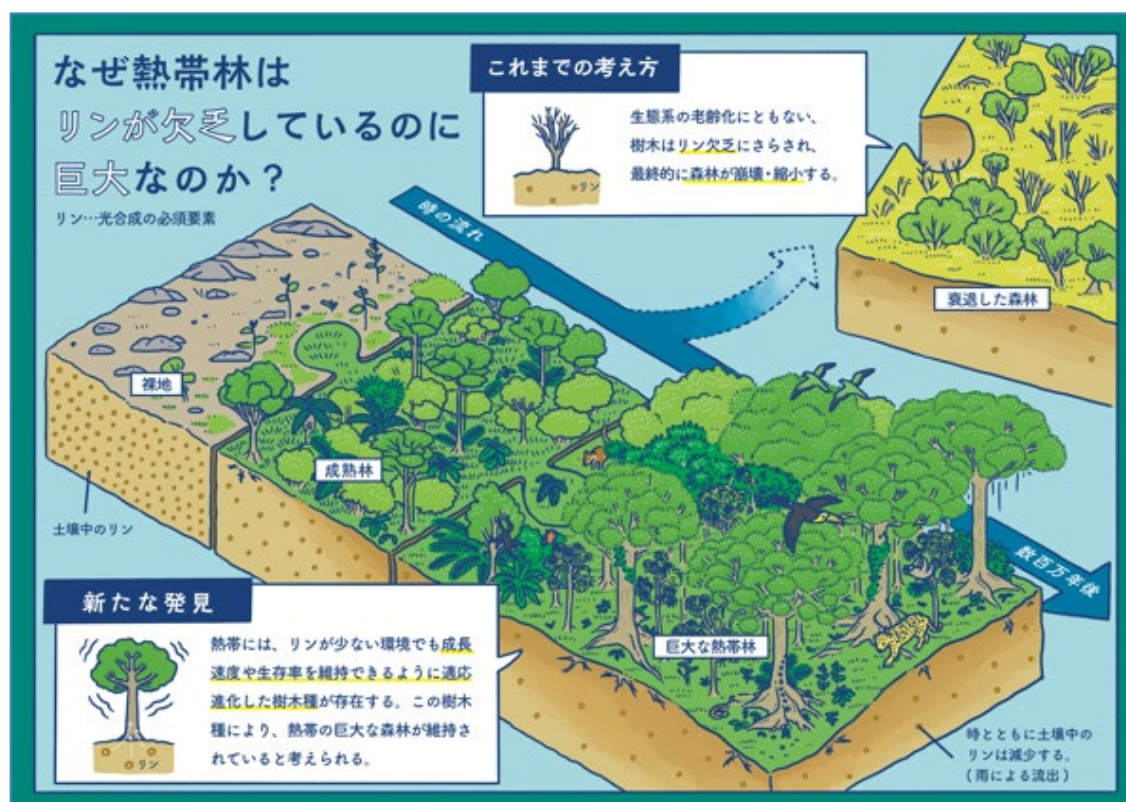


## なぜ熱帯林は巨大なのか？

### —生態系の老齢化と共に進行するリンの欠乏 vs 樹木の適応—

#### 概要

100万年を超えるような長い時間スケールで、森はどのように変化するのでしょうか？1970年代に提唱された生物地球化学の理論によれば、光合成の必須元素であるリンは、雨によって森林内部から少しずつ流れ出ていき、やがて数百万年の時間が過ぎると樹木は強いリン欠乏に晒されます。これにより、森林は最終的には崩壊・縮小すると予測されてきました。ところが、赤道直下に位置する熱帯雨林の大部分の場所では、土壌が古くリンが極めて少ないにもかかわらず、世界で最も巨大な森林生態系が形成されています。京都大学白眉センター青柳亮太助教らは、熱帯樹木が長い歴史を通して環境に適応してきたことにより、リン欠乏を克服し森林を維持している、と仮説をたて、この仮説の検証に挑んできました。スミソニアン熱帯研究所が管理するパナマの森林動態データを解析し、熱帯樹木が環境中のリンが少なくても成長速度や生存率を維持するように適応進化することを明らかにし、熱帯林が巨大な構造を持つ背景には、生物の適応が関わっている可能性を示しました。この成果は、生物が環境に抗って進化する性質を持つことを意味しており、地質学的時間スケールでの生態系動態と持続性を理解する上で鍵となります。本研究成果は2023年10月11日に英科学誌「*Proceedings of the Royal Society B*」誌に掲載されました。



Credit:きのしたちひろ

## 1. 背景

陸上の生態系は数百万年の長い時間をかけて、どのように変化するのでしょうか？これまで生態系の長期動態は、光合成の必須元素であるリンの物理化学的性質を元に理解されてきました。主に岩石に存在するリンは生態系内で増えることがほとんどない一方、雨によって生態系外に少しずつ流出します。このように時間の経過と共に生態系内のリンが減少していくため、森林は長期的には構造を維持できず縮小していくとされてきました（Walker & Syers の生物地球化学的モデル：注1）。

ところが、近年になって、地球上の至る所で土壌や植生に関する情報が蓄積していく中で、これまでの考えに合わない事例が存在することがわかってきました。それは赤道直下に位置する熱帯雨林です。熱帯では高温で雨の多い環境によってリンの流出が素早く進むこともあり、土壌中にリンが少ない、という特徴があります。しかし、それにも関わらず世界で最も巨大な森林が維持されており、樹木も素早く成長します。なぜリンの少ない環境でも巨大な構造が維持されているのか？そのメカニズムは知られていませんでした。

## 2. 研究手法・成果

本研究では、熱帯樹木が長い歴史を通して環境に適応してきたことにより、リンが少ないという環境ストレスを克服し森林を維持している、という仮説の検証に挑みました（Kitayama 2005 Science）。熱帯の中でも、土壌のリンが多い地域と少ない地域がありますが、土壌のリンが少なくなるにつれて、森林を構成する樹木の種が少しずつ入れ替わっていきます。リンの少ない土壌に特化した種とリンの豊富な土壌に特化した種が存在するのです。「リンの少ない土壌に特化した種は、環境中にリンが少なくても成長速度や生存率を維持できているのではないか？」本研究ではこの仮説を検証することを目指しました。

非常に多様な熱帯林の樹木一種一種の成長速度や生存率は、これまで十分に調べられてきませんでした。その背景には、成長速度や生存率を推定するためには多種・多個体の樹木を長期間モニタリングしなければならない、そのためには膨大な労力が必要となる、というしごく単純な問題があります。

本研究では、スミソニアン熱帯林がパナマの熱帯林に維持継続してきた、長期森林調査区（注2）を利用して、ベイズ統計を駆使することで、パナマ地峡周辺に分布する400樹種の成長速度や生存率を解明することに成功しました。その結果、リンの少ない土壌に特化した種はそうでない種に比べ、リンが少ない環境でも成長速度と生存率が高い傾向にあることが示され、仮説を裏付ける結果が得られました。

## 3. 波及効果、今後の予定

現在熱帯林で優占する被子植物は、1億年以上という途方もない時間をかけて進化してきたものであり、その過程でリン欠乏への適応を獲得し、巨大な森林を維持するように進化したと考えられます。この研究の結果は、生態系の長期的な動態に「適応」という要素が重要な役割を果たしていることを示していると言えます。一方で、現時点では新熱帯地域でのみこの仮説が検証されているため、それが本当に一般的な傾向であるのかは不明です。私たちは、新熱帯と同じようにリン欠乏が卓越し、1億年以上の間新熱帯地域と分割されてきた旧熱帯（ボルネオ島などのアジアの熱帯林）で同様の研究を可能になるよう、生態系生態学の拠点を築きたいと思っています。そしてこの仮説をこの地域でも証明することで、樹木のリン欠乏適応の一般性を解明することを目指しています。また、樹木のリン欠乏への適応とは具体的にどのような生理的な特性によるのでしょうか？生態系を構成するそのほか生物たち（微生物や動物）はどのような適応をしているのでしょうか？これらの疑問を把握するためには、生態系全体を把握する、さらなる研究が必要となります。

## 4. 研究プロジェクトについて

この研究は、Postdoctoral fellowship of Smithsonian Tropical Research Institute、京都大学白眉プロジェクト、および科学研究費補助金(23H02554)による研究資金を基に実施されました

## <用語解説>

注1：陸域生態系の生物地球化学的栄養動態モデル

生態系の中では、リンや窒素などの生物に必須の元素が生物および無生物の中を循環し続けています。ここで紹介する生物地球化学的栄養動態モデルとは、特に陸上の生態系（森林）において、この循環の量、速度、質が100万年といった時間軸の中でどのように変化するのかを予測する理論です(Walker & Syers 1976 Geoderma)。窒素は大気中に大量に含まれ、微生物の窒素固定により生態系に継続的に加入するため、長期的に枯渇することはありません。これに対し、リンは常温で固体であるため母岩の風化によりリンが溶け出す他、生態系外から系内に加入することがまれであるため、雨などにより海に流れ出る一方となります（火山灰などにより加入することがある）。そのため、長期的には、生態系は強いリンの枯渇に陥り、樹木などの森林の生物の成長は、リンによって制限されると予測されています。

注2：長期森林調査区

生態学で古くから行われている森林調査手法の一つ。一定面積(例えば1ha、100m×100m)の中にある樹木個体全てにアルミニウムタグで標識し、その直径を測定します。数年後にまた同じ個体で直径を計測し、その差分から樹木の成長速度を調べることができます。この研究では、パナマ地峡周辺に設置された1ha森林調査区43個の観測データを利用しました。

## <研究者のコメント>

これまで森林生態系は長期的にはリンの欠乏によって崩壊・縮小する運命にあるとされてきました。しかし、この生態系観では、環境の変化に対抗する生物の適応が考慮されていません。生態系が数百万年・数千万年かけた進化の産物であるとする、自然が有難いものと感じます。今回の研究では、国際的な研究ネットワークを活用することで、この仮説の証明に近づくことができたと思っています。

## <論文タイトルと著者>

タイトル：Breakdown of the growth–mortality trade-off along a soil phosphorus gradient in a diverse tropical forest（多様な熱帯林樹木種における土壌リン傾度に伴う成長–死亡トレードオフの克服）

著者：Ryota Aoyagi, Richard Condit, Benjamin L. Turner

掲載誌：*Proceedings of the Royal Society B: Biological Science* DOI：10.1098/rspb.2023.1348