



京都大学
KYOTO UNIVERSITY



国立研究開発法人 森林研究・整備機構

森林総合研究所

ツンドラの生態系でも硝酸イオンは大切な窒素源だった —最先端の測定技術で「見えない」硝酸イオンの重要性を検証—

概要

京都大学生態学研究センター 木庭啓介 教授、情報学研究科 小山里奈 准教授、天津大学 XueYan Liu 教授、森林研究・整備機構森林総合研究所四国支所の稲垣善之 主任研究員、酪農学園大学の保原 達 教授らの研究グループは、硝酸イオンの窒素酸素安定同位体測定技術を使って、ツンドラ植物にとっての硝酸イオンの重要性を明らかにしました。ツンドラ土壌では硝酸イオンは生成されず、植物にとって重要ではないと長年考えられてきました。しかし本研究では最新の濃度・同位体比測定技術を駆使して、温帯などの植物と同様に、土壌中の硝酸イオンがツンドラ植物にとって重要な窒素源であることを明らかにしました。

本研究成果は、2018年3月14日に米国科学アカデミー紀要（Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America）にオンライン掲載されました。



北アラスカに広がるツンドラ生態系（Moist acidic tundra、アラスカ大学 Toolik Field Station 近く）。低温など厳しい環境であるため、植物が利用できる窒素は極めて少なく、植物の成長速度は極めて低い。大量の蚊に囲まれながらの作業のため、特別な服（bug-shirts）を着ての野外調査となる。写真に写っているのは酪農学園大 保原教授。（提供：木庭啓介）

1. 背景

ツンドラ生態系は極地域に広がる生態系で巨大な炭素貯蔵の場であり、今後の気候変動によって有機物として貯蔵されている炭素が二酸化炭素などのガスに変化して大気へ戻ってしまうのかどうかを予測することが重要です。陸上生態系の炭素固定は植物の光合成によって行われますが、この光合成は植物への窒素供給速度によって左右されると考えられています。つまり、陸上生態系の炭素の動きを理解し予測するには、窒素がどのように利用され、分解され、生態系から失われるかを理解することが極めて重要になります。

このツンドラ生態系は植物や微生物が利用できる窒素が特に少ない生態系として知られており、どんな形態の窒素を植物は利用できるか、つまり植物の窒素源はどの形態の窒素か、について研究が行われてきました。植物が利用できる窒素はアンモニウムイオン (NH_4^+) や硝酸イオン (NO_3^-) と古くから考えられてきましたが、90年代に溶存有機態窒素 (DON) が重要な窒素源であることがツンドラ生態系での研究で明らかになりました (Chapin et al. 1993, Nature)。この大きな発見もあって、植物の窒素源判定に関する研究はその後 DON と NH_4^+ に集中し、もう一つの窒素源であるはずの NO_3^- については、特にツンドラ生態系では注目されることはほとんどありませんでした。その理由として、そもそも土壤微生物による NO_3^- の生成 (硝化) がツンドラでは起きないだろうと考えられていたことが挙げられます。低い pH、低温、微生物の高い窒素要求性などを考えると、土壤が分解され DON となり、さらに無機化されて NH_4^+ になったとしても、 NO_3^- が生成されることはなく、そのため植物による NO_3^- 吸収同化も、さらに NO_3^- の流出や、脱窒によるガス態窒素としての損失も起こらないだろうと考えられてきました (図 1)。

しかし、一方で矛盾していると思われる点もありました。

- ^{15}N (重窒素) でラベルされた NO_3^- を野外で与えると、ツンドラ植物も他の窒素と同じくらい NO_3^- を吸収することがわかっています (McKane et al. 2002, Nature)。
- NO_3^- を利用しているときに発揮される植物の硝酸還元酵素活性 (NRA) が、 NO_3^- がないとされるツンドラの植物にも認められます (Nadelhoffer et al. 1996, Oecologia)。
- モデル計算で異なる窒素源の重要性を検討すると、ツンドラ生態系では NO_3^- は他の窒素源と同じくらい利用されやすいという結果になります (Leadley et al. 1997, Ecological Monograph)。
- 長年にわたりツンドラ生態系に窒素を大量に施肥した実験では、不思議なことに生態系に窒素が蓄積していなかったことがわかりました (Mack et al. 2004, Nature)。施肥した大量の窒素が利用されずに水に溶けて流出したという明確な証拠はなく、脱窒によりガス態窒素として失われた可能性があります。しかし、脱窒によって窒素が失われるときにはまず窒素の形態が NO_3^- になっていることが必要であり、その NO_3^- はツンドラ土壤ではほとんど生成されていないはずです。

この矛盾を解くことは、窒素循環の根本的な理解、そしてツンドラ生態系の気候変動への応答を理解するために重要な知見を与えると考えられます。

2. 研究手法・成果

そこで、『実はツンドラ生態系では NO_3^- も重要な窒素源ではないか？土壤中では NO_3^- は生成されると同時に消費されているだけで「見えない」だけではないか？』という仮説を立て、この検証を下記のように行いました。

検証 1 様々なツンドラ生態系で NRA を測定する：NRA があれば NO_3^- 吸収・同化を行っている

検証 2 既存の手法よりも高感度で NO_3^- 濃度を検出できる脱窒菌法（ NO_3^- を特殊なバクテリアを用いて一酸化二窒素ガスに変換し測定する方法）を用いて、ツンドラ植物体（葉、根）の NO_3^- 濃度を測定する： NO_3^- が検出されれば、 NO_3^- を吸収している

検証 3 検証 2 で検出された NO_3^- について、さらに ^{15}N および ^{18}O 自然存在比を脱窒菌法を用いて測定する：土壌 NO_3^- よりも ^{15}N や ^{18}O が濃縮していれば、体内に残された NO_3^- はたまたま吸収して体内にあっただけでなく、吸収のあと同化を受けている、つまり本当に NO_3^- が使われている

このような測定はほとんどこれまで例がないため、ツンドラ植物のデータだけを見ても NO_3^- の重要性を知ることは困難です。そのため、本研究では、 NO_3^- の重要性が高いと考えられる、より温暖な生態系とのデータ比較によりツンドラでの NO_3^- の重要性を間接的に議論することとしました。結果は下記の通りでした。

検証 1 結果：アラスカツンドラのいろいろな生態系における植物の NRA は他の生態系と同等に発揮されていまして＝ツンドラでも NO_3^- が植物に使われていることを示唆するものです。

検証 2 結果：他の生態系と比較すると低い濃度ではあるがツンドラ植物体内に NO_3^- は存在していました＝ツンドラ植物も NO_3^- を吸収していたことが明らかになりました。特にツンドラ植物の一種（*Polygonum bistorta*）は、 NO_3^- がないとされるツンドラでも、温帯の植物と同等かそれ以上に高い NRA と NO_3^- 濃度を持っていることも明らかになりました。

検証 3 結果：他の生態系と同様に、ツンドラ植物体中の NO_3^- には、土壌中の NO_3^- と比較して ^{15}N と ^{18}O が濃縮していました＝ツンドラ植物は NO_3^- を吸収、そして同化していることが明らかになりました。

この結果を議論する際には、土壌 NO_3^- を同化していなくても、 ^{18}O に富む降水由来の NO_3^- を吸収していると ^{18}O が濃縮しているように見える可能性に注意しなければなりません。そこでもう一つの酸素の同位体である ^{17}O が通常よりもどれくらい特異的に濃縮しているか（酸素同位体異常）を測ることで、降水 NO_3^- が体内にどれだけあるかの試算を行いました。温帯、亜熱帯では降水 NO_3^- が植物体内 NO_3^- に混入していましたが、*P. bistorta* 体内の NO_3^- については、この酸素同位体異常は認められませんでした。このことは、*P. bistorta* は土壌由来の NO_3^- を吸収同化していることを示しています。つまりは、土壌中での NO_3^- 生成（硝化）があり、その硝化で生成された NO_3^- をツンドラ植物が吸収同化（つまりは利用）しているという、2つのこれまで無視されてきた生態系の機能が明らかになったということになります（図 2）。

最後に、ここまでたしかに NO_3^- の重要性について示してきましたが、一体どれだけ重要なのか、ということに対しては答えられていません。そこで、植物の ^{15}N 自然存在比が窒素源の ^{15}N 自然存在比によって決まるということを利用して、土壌中の DON、 NH_4^+ そして NO_3^- の ^{15}N 自然存在比と植物の ^{15}N 自然存在比を比較し、混合モデルを用いて、 NO_3^- がどれだけ貢献しているかを推定しました。いろいろな前提条件で計算しましたが、植物の窒素の 4～52% が NO_3^- によるものという推定結果になりました。この結果からも、ツンドラ植物にとって見えない NO_3^- が実は重要な窒素源であったことが示唆されることとなりました。

3. 波及効果、今後の予定

これまで無視されてきた NO_3^- が実は重要であり、「見えなかった」 NO_3^- があるという事実は、我々が描く窒素循環像を根本的に考え直す必要を迫るものです。そして炭素固定が今後どうなってゆくかという大きな問題に対して、その背後で重要な役割をしている窒素の動きを再度検討しなければならないということを意味しています。また、「どうしてツンドラ生態系に15年も大量に添加した窒素がなくなってしまうのか」という先行研究の謎は、これまで無視されていた NO_3^- が鍵となり、脱窒による損失が起きていることで解ける可能性があります（図2）。今後は物質の動きを同位体などの手法を用いて追跡するだけでなく、植物や微生物の応答の方からも物質のやりとりを見ることで、今まで見えなかった生物と環境の間での窒素のやりとり、その結果の窒素循環というものがより深く理解できるようになると期待されます。

4. 研究プロジェクトについて

本研究は最先端・次世代研究支援プログラム（GS008）住友財団助成、科学研究補助金（26252020, 26550004, 17H06297, P09316）、京都大学後援会（現 公益財団法人京都大学教育研究振興財団）などからの支援を受けたものです。

<論文タイトルと著者>

タイトル：Nitrate is an important nitrogen source for Arctic tundra plants

著者：XueYan Liu, 木庭啓介, 小山里奈, Sarah E. Hobbie, Marissa S. Weiss, 稲垣善之, Gaius R. Shaver, Anne E. Giblin, 保原 達, Knute J. Nadelhoffer, Martin Sommerkorn, Edward B. Rastetter, George W. Kling, James A. Laundre, Yuriko Yano, 眞壁明子, 矢野 翠, CongQiang Liu

掲載誌： 米国科学アカデミー紀要（Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America; PNAS）

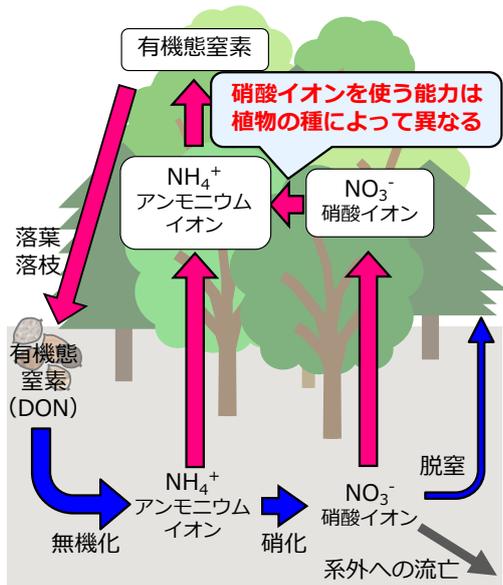
<お問い合わせ先>

木庭啓介 京都大学生態学研究センター・教授

TEL: 077-549-8256 FAX : 077-549-8254

E-mail: keikoba@ecology.kyoto-u.ac.jp

森林生態系の窒素循環



従来考えられてきた
ツンドラ生態系の
窒素循環

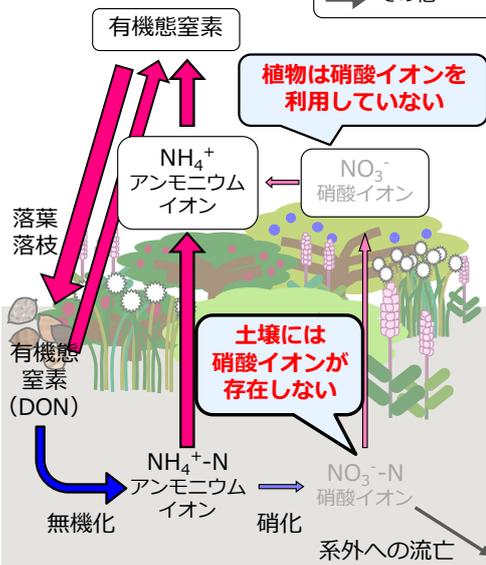


図1：これまで考えられてきた通常の陸上生態系とツンドラ生態系の窒素循環

見えない（観測できない）NO₃⁻は実は重要だった！
生成されるがすぐさま利用もされてその実態が見えなかった

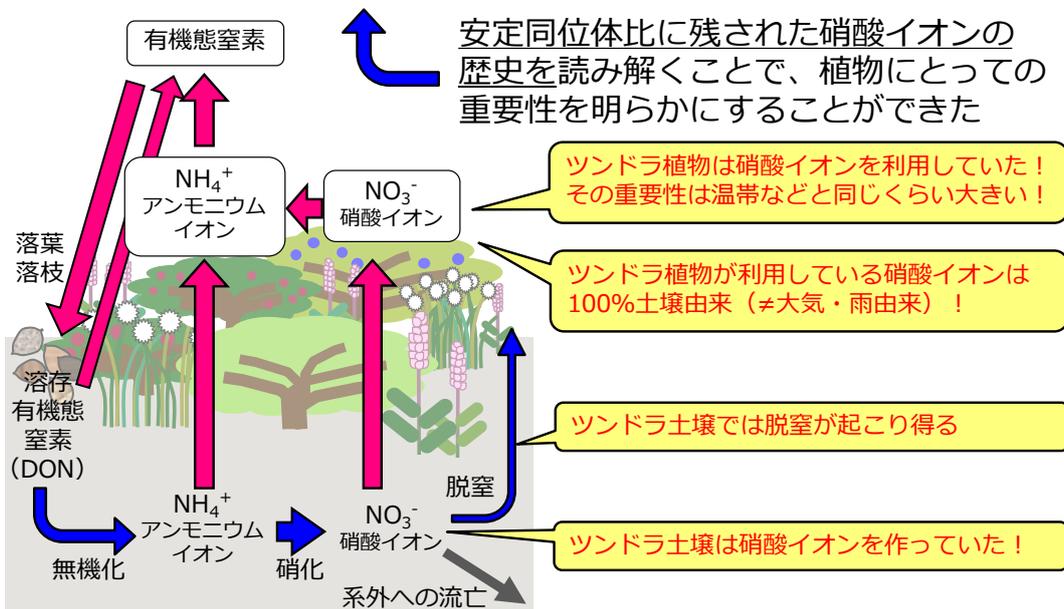


図2：本研究で明らかになったツンドラ生態系の窒素循環