

氏名	ザイデル フェリクス SEIDEL, Felix
本籍（国籍）	ドイツ連邦共和国
学位の種類	博士（農学）
学位記番号	連研第 755 号
学位授与年月日	令和元年 9 月 25 日
学位授与の要件	学位規則第 5 条第 1 項該当課程博士
研究科及び専攻	連合農学研究科 生物環境科学
学位論文題目	Seasonal nutrient dynamics of four typical tree species in the mountainous regions of the Japan Sea Coast(日本海沿岸の山岳地域における 4 つの典型的な樹種の季節的栄養動態)
学位審査委員	主査 Lopez Caceres Maximo Larry（山形） 副査 花山 奨（山形 准教授）,武藤 由子（岩手 准教授）,加藤 千尋（弘前 助教）

論文の内容の要旨

研究背景と目的：窒素（N）とリン（P）は最も重要な植物栄養素であり、生態系の発展における推進力であり、植物生長を決定し制限する光合成機構において重要な役割を果たしている。NとPのサイクルは、微生物や植物が有機的に土壌中の栄養をミネラル化する酵素とリンクしている。樹種は、生物季節的に異なるステージにおいて生き残りを促進するため、それら栄養源のために競争し、NやPの取込・貯蔵・再利用のための異なるメカニズムを発達させている。一般的に、葉の老化の前に、NとPは葉から再吸収され、冬の間には土壌から吸収されたNとPと共に木質組織に貯蔵される。再吸収が終了すると、葉は器官脱離し、落ち葉は土壌のNとPの組成に影響する。そして春には、貯蔵されたNとPは芽の成長を支えるために移動する。しかし、それらは種依存であるため、それぞれの植物組織へのNおよびPの再吸収の程度や、木全体の貯蔵への寄与を定量化する必要がある。植物のNとPの要求を満たすために、多くの樹種が寄宿主植物に栄養を運んでくれる土壌菌類と共生しており、このような外生菌根菌が重要な役割を果たしている。しかし、多くの樹種において菌群落は同定されていない。菌を通して土壌からの栄養素の取り込みや、寄宿主植物組織内の栄養素の移動を追跡することは、植物栄養素の循環を制御するメカニズムへの洞察をもたらすであろう。Nサイクルを知るために、最も一般的な方法は、安定同位体分析 ($\delta^{15}\text{N}$) である。しかし、Nの実際の輸送はどのように起こっているのかいまだに分かっていない。遊離アミノ酸を定量することで、Nの実際の輸送のメカニズムを明らかにし、Nを輸送する成分の同定することが可能となった。一方で、Pはタンパク質で輸送され、自然界に存在する1つの安定同位体のもとでしか起こらないために、Pの動きを追跡することは複雑であった。タンパク質に代わりに、P含量を測定することは、経済的であり、樹種でのPサイクル解明に寄与するかもしれない。土壌の栄養状態、菌群集組成、土壌菌による栄養素の取込、再吸収、貯蔵、再移動など生物季節的変動に伴って、樹木全体レベルでの主要植物組織での種別の詳細な理解が、成木でのNとPサイクルを理解するため、森林管理を改善するために不可欠である。

材料と方法：我々は細い根（直径 2 mm未満）、太い根（直径 2 mm以上）、辺材、葉および落葉中の総および利用可能な N と P 含有量、N 同位体比およびアミノ酸含有量測定、土壤菌群集組成分析を日本の冷温地帯に見られる 4 つの典型的な樹種：スギ（*Cryptomeria japonica*, D. Don, n=9）、カラマツ（*Larix kaempferi*, Sarg, n=8）、ブナ（*Fagus crenata*, Blume, n=9）、黒ニセアカシア（*Robinia pseudoacacia*, L, n=5）を用いて分析した。植物組織は、4 つの生物季節的段階（シュート生長、新緑、落葉前後のステージ）でサンプリングされ、実測値を樹木全体の値としてアップスケールした。

結果：すべての樹種がそれぞれの葉から、かなりの量の N と P を吸収したことを発見した。N は、落葉前のステージ中で主に太い根に、落葉後ステージ中で辺材に少量が貯蔵された。P は落葉後の期間で、黒アカシアでは辺材中に多くの量が貯蔵されていたが、他のすべての種では太い根および/または辺材にわずかな量が貯蔵されていた。全ての植物の成長は、N によって制限されていた。スギは、N と P の吸収と貯蔵によって明らかにされたように、他の種より栄養素利用可能率の変動に対して耐性があり、栄養保持する戦略を持っているようであった。根および辺材に加えて、この種では落葉後にも残っている葉に N を貯蔵しており、老葉に比べ、若葉で有意に高い N を含量していた。冬期に残っている葉における同位体組成の変化から、この樹種が全ての植物組織で土壌から吸収した N を貯蔵していることが分かった。さらに、遊離アミノ酸の移動から、N の内部移動を説明することができた。対照的に、P は落葉する葉と、残っている葉から再吸収されていたために、根および辺材に独占的に貯蔵されているようであった。これらのサンプリングプロットにおける菌群落は、外生菌根菌が存在しない多様な菌群集を特徴としていた。菌類分類群の 51%はいまだに未知であり、この樹種の栄養素循環に関する理解を深めるためには、土壤菌類の同定に焦点を当てた研究の必要性を強調された。

カラマツは、N と P の要求が最も少ない樹種で、N と P の利用効率が高かった。 $\delta^{15}\text{N}$ が変化しなかったため N の移動を追跡することはできなかったが、遊離アミノ酸は N 輸送を明らかにするために有用であることが証明された。この種では、P 貯蔵期間中にかかなりの土壌 P が取込されており、P サイクルの方が N サイクルよりも効率的であることが示された。この種は多様な菌群集および樹種の栄養摂取を支える豊富な外生菌根菌と関連していた。

ブナは、最も効率的に再利用が行われる植物組織において高い N および P 含有量を有していた。葉の N:P 比が落葉時に、N から P へ成長が限定される条件にシフトしたため、この種は P でなく、むしろ N で効率的であった。我々は、葉の老化中の $\delta^{15}\text{N}$ 分画によって、(1) 葉の ^{15}N - 欠乏 N の太い根への N 再吸収、続いて (2) 辺材への ^{15}N - 豊富 N の再吸収、および (3) 太い根に貯蔵された土壌 ^{15}N - 欠乏の N 吸収の 3 段階の窒素貯蔵を明らかにした。さらに、遊離アミノ酸量の変化は、植物組織における $\delta^{15}\text{N}$ 分画を部分的に説明した。この種は、菌種の豊富さ、多様性で最も低く、外生菌根菌への高い依存性を示し、環境の変化に対してより脆弱になることを示唆している。

黒ニセアカシアは、土壌からの N 吸収とは無関係で、すべての植物組織において N、P が豊富であり、N、P の再吸収と効率性は最も低く、栄養搾取戦略を示していた。しかし、この種はシュートの成長段階では N が制限されていたが、この N の制限は新緑期および落葉前では N および P が共に制限される状態に徐々にシフトした。落葉の N : P 比から、この種が有意な量で N よりむしろ P を貯蔵することを示した。再吸収された葉の P は、根および辺材の貯

蔵能力を超えたため、他の植物組織は追加の P 貯蔵として作用しなければならなかった。この種の菌群集は非常に均質で、多くの腐栄養性を示した。

結論：本研究は、4種の樹種に関して栄養サイクルの新たな洞察を明らかにし、菌群落分析と一緒に、4つの生物季節的ステージに沿って木全体レベルでの N、P、 $\delta^{15}\text{N}$ 、遊離アミノ酸測定の組み合わせは、それぞれの樹種での栄養サイクルの理解を深めるために有効なアプローチであることを示した。遊離アミノ酸の動きと、Nの安定同位体測定をリンクさせることで、樹種における植物内部のNの動きおよび輸送をより信頼性をもって追跡でき、生物季節的なステージの間で植物組織での安定同位体の変動を有意に示す優秀な方法を見つけ出せるかもしれない。樹木の成長を促進し、ゆえに大気からの炭素固定促進させるために、堆肥の最も最適なタイミングをデータから推定でき、それらは種と栄養依存性であった。スギは他の樹種よりもより効率的に炭素結合することから、大気中炭素を減らすためにスギを植樹することを、これらの結果に基づいて、我々は推奨する。黒ニセアカシアはスギと同等の炭素隔離能力を示したが、これらは外来種であり、かなりの多様性を減少させていることから、黒ニセアカシアの植樹は勧めない。さらに、スギは人為的影響や地球規模の変動による栄養供給の変化に対処するのに、最も適した種であるように思われた。次なる研究では、特にスギにおいて本研究で明らかになった多くの数の未知の菌種を同定し、共生に関してより深い理解を得るために、菌根菌群集構造と寄宿主植物の内部栄養状態との相互座用を分析していくことを目標としている。

論文審査の結果の要旨

論文「Seasonal nutrient dynamics of four typical tree species in the mountainous regions of the Japan Sea Coast」の結果をいかに記す。

この論文は栄養素の4つの樹種(*Robinia pseudoacacia*, *L. kaempferi*, *C. japonica*, *F. crenata*)の典型的な森林生態系内での動きを段階的にとらえ、良く分析されています。この樹種の内、2種類が針葉樹であり、2種類が広葉樹である。この研究は様々な研究機関や大学との共同の真菌分析やアミノ酸分析や窒素同位体分析により、新しい栄養素がこれらの樹木内でのどのような動きをしているのかについて調査されている。

この研究ではまず最初に、それぞれの樹種の特徴や調査地の地理的な情報、これらの樹種が晒されている気候について説明されている。次に、それぞれの樹木の場所、樹齢、樹木密度、土壌の状態や土壌構造について細かく記されている。この研究の新規制は他の多くの研究と違い、葉の老化中の空間的な窒素とリンの再吸収や栄養素の動きを扱っている。再吸収された栄養素の動きを扱った論文は過去にはかなり少ない。さらに、それらの先行研究のほとんどがコントロールされた状態で行われたか、それぞれの樹木の組織を定量化せずに分析したものとなっている。したがって、この研究では樹木全体の測定方法は葉から運ばれた近似値とそれぞれの樹種の幹と根に蓄えられた栄養素よりも絶対値を得ることを重要視した。また、これらの樹種はすべての器官の重量を計測していたため、栄養素の動きを容易に追うことができた。今回の結果から、それぞれの樹種の窒素とリンの再吸収戦略の決定様式や栄養素需要の違いが明らかになった。

したがって、*F. crenata* の窒素とリンの再吸収が最も効率が良いことが明らかになった。樹緑樹は最も再吸収効率が悪い樹種で、窒素を 5%しか再吸収しなかった。これらの窒素は翌年に使用された。全体の樹木計測方法は常緑樹の栄養素貯蔵の包括的な視点を提供した。常緑樹では滞留している葉や栄養素を貯蔵している根や幹が栄養素貯蔵を複雑なものにしている。この研究はアミノ酸や窒素安定同位体比によって樹種の窒素の動きと強く関連されている。また、アミノ酸や窒素安定同位体比は樹木全体の計測方法の指標として適合している。しかしながら、真菌分析はスギの安定同位体比を決定しているアーバスキュラー菌根と根の共生に関する新しい情報を示した。しかしながら、今回の更なるデータの発見から、将来は土壌・樹木間の窒素交換の理解に貢献することが予想される。

窒素、リンの再利用効率が最も高かった *R. pseudoacacia* は高い割合で栄養素を再吸収していた。*L. kaempferi* は最も栄養素需要が低い樹木で、このことはこの樹種がモンゴルやシベリアなどの栄養素が不足している地域で生息している説明となっている。特定の菌根菌の役割がカラマツ林に与える影響は根の菌根菌での高いレベルの窒素同位体分別による葉の普通よりも高い $\delta 15\text{N}$ を説明している。根と共生している菌根菌による窒素同位体分別は異なる樹種間や明らかに異なる菌同士でも発生する。

植物体の窒素同位体比とアミノ酸の分析は 4 種の樹種の季節による窒素の動きやそれぞれの樹種の栄養素需要を明らかにした。この研究の結果はそれぞれの樹種の季節によってコントロールされている栄養素量の詳細な要素を説明している。窒素とリンの再吸収の形式は樹種によって異なるが、これらの 4 種類の樹種はどの部分に栄養素を貯蔵しているか明らかになっていない。このことは栄養素を貯蔵している部分は窒素を貯蔵している部分とは異なることを示している。この研究の結果は日本の重要な樹種の栄養素を理解するために貢献しており、日本の森林の気候変動効果を予測するために必要不可欠なものです。

これらの結果に基づいて、私たちはこの研究の新規性やオリジナル性から博士号を与えるにふさわしいと考えています。

学位論文の基礎となる学術論文

Seidel F, Lopez CML, Celi L, Bonifacio E, Oikawa A, Yamanaka T. 2019a. Tree tissues N isotope fractionation during N intra mobilization in *Fagus crenata*. *Forests*. 2019, 10, 220; doi:10.3390/f10040330.

Seidel F, Lopez CML, Oikawa A, Yamanaka T. 2019b. Seasonal nitrogen partitioning in Japanese cedar (*Cryptomeria japonica* D. Don) tissues. *Plant and Soil* (in Press)