

熱帯の酸性硫酸塩土壌に適応する 樹種の選抜とその生理特性

田原 恒

1. はじめに

酸性硫酸塩土壌は、パイライト（黄鉄鉱， FeS_2 ）を多く含む土壌で、酸化状態に置かれると、硫酸を生成し強酸性の問題土壌になる。酸性硫酸塩土壌は、いわゆる強酸性土壌の中でも特に酸性が強く、pH 3 以下を示すことも珍しくない。酸性硫酸塩土壌では、低 pH そのものの害（水素イオン過剰害）に加えて、アルミニウムやマンガンの過剰害、リン酸欠乏などが植物の生育を阻害する。そのため、酸性硫酸塩土壌では、これらの阻害要因に適応能を持った限られた植物しか生育できず、生物生産性の低い草地や裸地といった荒廃地になっているところも多い（写真 1）。このような酸性硫酸塩土壌は、主として熱帯・亜熱帯の低湿地に分布し、パイライトが酸化していない潜在的なものも含めると、世界に 1,200~1,400 万 ha 存在する¹⁾。さらに、表面を他の土壌に覆われているものは、その約 2 倍存在すると推定されている¹⁾。現在、地球上の肥沃な土地は既にほとんどが農耕地として使われており、農耕地として適さない酸性硫酸塩土壌などの問題土壌を農業開発した結果、失敗して荒廃地として放棄されることが非常に多い²⁾。今後、酸性硫酸塩土壌をどのように利用するかという問題はますます重要になっていくと考えられる。

酸性硫酸塩土壌でも、パイライトの酸化を促し、生成した酸や溶出したアルミニウムを洗浄した上

で、石灰を施用すれば水田など農地として利用することも可能である。しかし、このような方式には莫大な資本投入が必要であり、適用範囲が限定される。農地として利用できない酸性硫酸塩土壌に森林を造ることで、生物生産、炭素固定、有機物供給による土壌環境改善などの森林の多面的な機能を享受することが可能になる。林業生産の適地ではない酸性硫酸塩土壌では、利潤を目的とした従来の産業造林の技術をそのまま用いることはできず、環境修復を目的とした「環境造林」の技術を新たに確立しなければならない³⁾。環境造林の技術は、低エネルギー投入、低環境負荷であることを求められるが、そのためには、樹木の持つ力を最大限に発揮させることが不可欠である。環境の解析を行ない、その過酷な環境に適応できる樹種を選抜し、さらに適応樹種の生理的特性（環境ストレス応答特性など）を理解し、それらを踏まえて、育苗法や植栽法などの造林技術を確立する必要がある。

酸性硫酸塩土壌に適応可能な樹種は、*Melaleuca* 属などのごく限られた樹種でしか報告されていない⁴⁾。また、酸性硫酸塩土壌では、アルミニウム過剰や低 pH が植物の生育を阻害する要因となるので、これらのストレスに対する適応樹種の応答特性を把握することが重要である。筆者は、タイの南部と中央平原に分布する酸性硫酸塩土壌をフィールドとして酸性硫酸塩土壌に適応可能な樹種の選抜を行ってきた。それと同時に、環境が制御された人工気象

Ko Tahara : Selection of Tree Species Adapting to Tropical Acid Sulfate Soils and Their Physiological Characteristics

(独)森林総合研究所生物工学研究領域



写真 1 酸性硫酸塩土壌の荒廃地(タイ国ナラティワート)

室内で、それらの適応樹種の生理特性を解析してきた。本記事では、これまでの研究を通して得られた知見を紹介する。

2. 樹種選抜

2.1 タイ南部ナラティワートにおける樹種選抜

ナラティワート県は、タイ国南部に位置し、南縁をマレーシアと接している。この地域では、約 6,000 年前の気候最温暖期に海水準が現在よりも 3~3.5 m 高くなり、その後海水面は漸次低下して現在に至っている。その間、汽水条件下ではマングローブ林が成立し、パイライトを含む海成粘土層が堆積した⁵⁾。パイライト堆積層の上は、マングローブ林や淡水化した後に繁茂した淡水湿地林の植物遺体が集積して形成した泥炭層によって覆われていることが多い。しかし、泥炭湿地を農地などへ開発するために排水すると、泥炭層が分解され薄くなり、パイライト堆積層が酸化状態に置かれるようになる。パイライトが酸化されると硫酸が生成し、極めて酸性の酸性硫酸塩土壌になってしまう。東京大学アジア生物資源環境研究センターとタイ国王室森林局の研究グループは、酸性硫酸塩土壌における造林技術開発のための試験を 1999 年からナラティワートで行なっている。筆者は、この研究プロジェクトに 2001 年から参画し、酸性硫酸塩土壌に適応可能な樹種の選抜を行なった。

試験地の酸性硫酸塩土壌の地下水および土壌溶液

を分析したところ、pH は 2.8~3.8 であり、土壌溶液中のアルミニウム濃度は 2,000~3,000 μM で、硫酸イオン濃度は 8,000~9,000 μM だった。近隣に分布する沖積土壌の土壌溶液の pH が 5.7~6.7、アルミニウム濃度が 2~6 μM 、硫酸イオン濃度が 20~30 μM であることと比較すると、pH が非常に低く、アルミニウム濃度と硫酸イオン濃度が非常に高い。植栽試験地ではパイライトの酸化によって硫酸が生成し pH が非常に低くなり、高濃度のアルミニウムが溶出していることが分かる。通常の作物は、数~数十 μM のアルミニウムにしか耐えられないことから、酸性硫酸塩土壌では高濃度のアルミニウムが作物などの植物の生育を阻害する主要因の一つとなっていると考えられる。

在来種と外来種を合わせて 15 樹種の熱帯樹木を植栽し、上記のような厳しい土壌環境に適応可能な樹種が存在するかを調べた。本試験地の酸性硫酸塩土壌は、その形成過程から排水の悪い低地に位置しており、雨季には膝丈を超える水に覆われる。盛土を造って植栽することで、この湛水の影響を緩和できることが分かっており⁶⁾、本試験でも高さ 50 cm の盛土を作って植栽した。植栽後 2 年間、植栽木の生残と樹高成長を追った。植栽した 15 樹種のうち以下の樹種は、生残率が 8 割以上と高く、樹高成長量も大きかったので、酸性硫酸塩土壌における造林候補樹種となりうることが分かった。フトモモ科の *Melaleuca cajuputi* (写真 2)、*M. arcana*、*M. leucadendra*、*Syzygium cinereum*、*S. kunstleri*、*S. longiflorum*、*S. oblatum*、*S. zeylanicum*、*Eucalyptus alba*、マメ科の *Acacia mangium*、マチン科の *Fagraea fragrans* の 11 樹種である。*Melaleuca cajuputi* は、酸性硫酸塩土壌に生育可能なことが分かっていた数少ない樹種の一つであり⁴⁾、この地域にも分布する在来種である⁷⁾。この樹種は 2 年間で 3 m 以上の樹高成長を見せた。*Melaleuca arcana* と *M. leucadendra* は、オーストラリア原産の外来種であり、*Syzygium* 属 5 樹種は、近隣の泥炭湿地に生えている在来種である。*Eucalyptus alba* と *Acacia mangium* は、熱帯で植林されている早生樹でオースト



写真 2 タイ国ナラティワートの酸性硫酸塩土壌で生育する植栽後約4年の *Melaleuca cajuputi* (東京大学の則定真利子博士提供)

ラリア原産の外来種であり、*Fagraea fragrans* は、近隣の泥炭湿地林の林縁部に見られる在来種である。これらの酸性硫酸塩土壌への適応樹種は、アルミニウム過剰や低 pH に対して耐性を有していると考えられる。なお、*Melaleuca cajuputi* と *Syzygium cinereum*, *S. oblatum* は、盛土に植栽しなくてもある程度活着が見込める樹種であり⁶⁾、湛水耐性も兼ね備えていると考えられる。

2.2 タイ中部ナコンナヨックにおける樹種選抜

ナコンナヨック県は、タイ国中央平原部に位置する。この地域でも約 6,000 年前の気候最温暖期の海水準上昇の影響を受けてマングローブ林が成立し、パイライトを含む海成粘土層が堆積した。その後、海水準が低下してから現在までに海成粘土層の上に沖積土壌が薄く堆積している⁸⁾。タイ中央平原では長い入植の歴史があり、この地域でも人間の活動による地下水位の低下がパイライトの酸化を促進していると考えられている⁸⁾。この地域の酸性硫酸塩土壌は、ナラティワートの酸性硫酸塩土壌と比べて、より深い土層までパイライトの酸化が進んだ“古い”酸性硫酸塩土壌であるという特徴がある。筆者

は、日本大学 21 世紀 COE プログラム「環境適応生物を活用する環境修復技術の開発」に参画し、タイ国の王室森林局と王室酸性硫酸塩土壌改良試験地の協力のもと、植栽試験地を 2006 年に設け、酸性硫酸塩土壌に適応可能な樹種の選抜を行なった。

試験地の土壌溶液の pH は 3.6 と低く、アルミニウムと硫酸イオンの濃度はそれぞれ 39,000 μM と 50,000 μM とナラティワートの試験地と比べて一桁高かった。この地域の酸性硫酸塩土壌でもアルミニウム過剰害が植物の生育を阻害する主要因の一つと考えられた。本試験地では、東南アジアの熱帯林に優占し、材の経済的価値が高いフタバガキ科樹種である *Shorea roxburghii* と *Hopea odorata* を植栽し、加えてナラティワートの酸性硫酸塩土壌に適応能力を示した *Melaleuca cajuputi* と *Acacia mangium* の計 4 樹種を植栽した。植栽一年後の生残率を調べたところ、*Melaleuca cajuputi* で 7 割、*Shorea roxburghii* と *Hopea odorata* で 4 割、*Acacia mangium* で 2 割だった。*Melaleuca cajuputi* は、極めて厳しい土壌環境にも関わらず生残率が高く成長もしており、酸性硫酸塩土壌へ高い適応能力を持つことが改めて示された。他の 3 樹種は、本試験地のような厳しい条件の酸性硫酸塩土壌では、造林樹種として用いるには何らかの植栽法等の工夫が必要であると考えられた。本試験地では、雨季に地下水位が地表面の下 10 cm 程度まで上昇することはあったが、ナラティワートと異なり地下水位が地表面より高くなることはなかった。一方、乾季には降雨がほとんどないため、土壌の強酸性と同時に乾季の乾燥も植栽木の生育に影響を与えていると考えられる。過剰のアルミニウムは、後述するように根の伸長を阻害する。酸性硫酸塩土壌では、アルミニウム過剰害によって根の発達が抑制されているため、乾季の乾燥の影響をより受けやすいのではないかと推測している。

3. 生理特性

3.1 アルミニウム応答特性

土壌中には、土壌鉱物の構成成分として無害な形態のアルミニウムが多量に含まれている。土壌が酸

性化すると土壤鉍物中のアルミニウムが溶解し、土壤溶液中のアルミニウムが増加する。また、土壤溶液中のアルミニウムの形態は pH によって変化するが、pH が 4.5 以下になると毒性の高い Al^{3+} で占められるようになる。そのため酸性土壤の土壤溶液には有害な Al^{3+} が高濃度に含まれることになる。アルミニウム過剰によって植物に引き起こされる第一の障害は、根の伸長阻害である。アルミニウムによって根の伸長が阻害されると、根による養水分の吸収が抑制され、生育も阻害されることになる。アルミニウムは根が伸びている根の先端部分に侵入し、細胞伸長を阻害することで、すばやく根の伸長を阻害する。例えば、アルミニウム過剰害に弱いフトモモ科樹種では、根をアルミニウム過剰条件に置くと 3 時間後には根の伸長阻害が認められた (図 1)。また、根の先端部分では、根の伸長が阻害されると同時に、カロース (多糖類の一種) やリグニン、活性酸素などが蓄積することが知られている⁹⁾。

酸性硫酸塩土壤の土壤溶液には高濃度のアルミニウムが含まれているため、樹木が酸性硫酸塩土壤に適応するためには高いアルミニウム耐性を有することが必要条件である。樹種選抜試験で酸性硫酸塩土壤への適応能力を示した *Melaleuca cajuputi* と *M.*

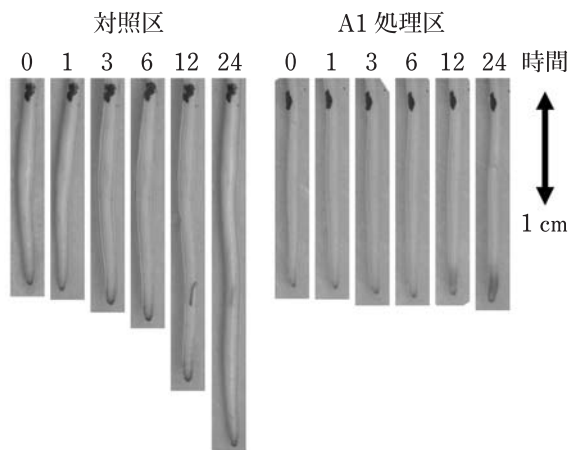


図 1 アルミニウム過剰による根の伸長阻害
アルミニウムを添加しない条件 (対照区) では根が伸長するが、アルミニウム過剰条件 ($1,000\mu M$ Al 処理区) では処理開始から 3 時間以内に根の伸長が阻害される (樹種: *Melaleuca bracteata*)。

leucadendra を含むフトモモ科 9 樹種およびフタバガキ科 4 樹種 (*Shorea roxburghii*, *Dipterocarpus alatus*, *D. chartaceus*, *D. kerrii*) を用いて水耕栽培実験を行いアルミニウム耐性を評価した。樹種によってアルミニウム耐性は異なったが、*Melaleuca cajuputi* と *M. leucadendra*, フタバガキ科 4 樹種は、 $1,000\mu M$ という高濃度のアルミニウムが存在しても根の伸長が全く阻害されず高いアルミニウム耐性を示した。*Melaleuca cajuputi* について、さらに詳細にアルミニウム耐性を調べたところ、 $2,500\mu M$ のアルミニウムが存在しても根の伸長がほとんど阻害されなかった。イネなどの作物では、数十 μM 以下のアルミニウムで根の伸長が阻害されることと比較すると、これらの耐性樹種のアルミニウム耐性は極めて高い。フトモモ科 9 樹種において、アルミニウム存在下での根の伸長とカロースの蓄積の関係を調べたところ、負の相関が認められたことから、カロースの蓄積がアルミニウム耐性評価の指標となることが示唆された¹⁰⁾。個体のバイオマス成長や根の伸長によってアルミニウム耐性を評価するには、長い時間と多大な労力が必要である。アルミニウムによる根へのカロースの蓄積は、短時間かつ少ない労力で測定でき、酸性硫酸塩土壤における造林候補樹種のアルミニウム耐性を評価する際に有効な手法となる可能性がある。

Melaleuca cajuputi などのアルミニウム耐性樹種は、どのような機構によって強いアルミニウム耐性を獲得しているのだろうか。植物におけるアルミニウム耐性機構に関する研究は、主にコムギなどの草本作物やシロイヌナズナなどの草本モデル植物を研究対象として行なわれてきた。一部の草本植物やマメ科樹木¹¹⁾ では、有機酸を根から放出することがアルミニウム耐性に寄与していることが明かにされている。リンゴ酸、クエン酸、シュウ酸といった有機酸は、アルミニウムとキレート結合する。そのため根から放出された有機酸は、アルミニウムを無害化するとともに、アルミニウムが根に侵入するのを防ぐことができる。*Melaleuca cajuputi* のアルミニウム耐性も有機酸の放出によって説明できるか否かを

明らかにするため、根から放出される有機酸量を測定した。しかし、この樹種の有機酸放出量は、有機酸放出型のアルミニウム耐性植物の放出量の数十分の一から数百分の一と少なかった¹²⁾。このことから、*Melaleuca cajuputi* の強いアルミニウム耐性は、有機酸放出以外の未知の機構によって獲得されていると考えている。*Melaleuca cajuputi* では、根の先端部分に強固に結びつくアルミニウムの量が耐性の低い樹種よりも少ないことが分かっており⁹⁾、このことが強いアルミニウム耐性と関連があるかもしれない。また、*Melaleuca cajuputi* と同じフトモモ科のアルミニウム耐性樹種 *Eucalyptus camaldulensis* の根に有機酸以外のアルミニウム無害化物質が存在することが示唆されており¹²⁾、現在この無害化物質を解析中である。

3.2 低 pH 応答特性

酸性硫酸塩土壌では、高濃度のアルミニウムとともに、低 pH もまた植物の生育を阻害する要因となりうる。低 pH も一般的に植物の根の伸長を阻害することが知られている。植物の低 pH 害に関する研究例は、アルミニウム過剰害のそれと比べて非常に少ない。前述のフタバガキ科 4 樹種の低 pH 耐性を評価したところ、4 樹種とも pH 3 という低い pH によっても成長が大きく阻害されなかった。pH 4 以下では成長が阻害される植物種も多いので、これらの 4 樹種は低 pH に対して高い耐性を有する植物種であると言えよう。pH が 3 以上の土壌では、低 pH がこれらの 4 樹種の生育を阻害する主要因とはならないのではないかと考えられる。今回実験に用いたフタバガキ 4 樹種では、興味深いことに低 pH やアルミニウムによって根の伸長がむしろ促進される現象が見られた。これらフタバガキ科樹種を植栽する際には、あらかじめ適度に低い pH 条件下やアルミニウム濃度下で育苗し、苗木の根の発達を促すことにより植栽後の生残率を改善することができるかもしれない。

4. おわりに

酸性硫酸塩土壌では、強酸性によって引き起こされる問題だけでなく、湛水や乾燥なども複合的に樹

木の生育を阻害する要因となる場合がある。造林候補樹種の生理特性を、アルミニウム過剰や低 pH といった強酸性環境で問題となる阻害要因だけでなく、湛水や乾燥環境で問題となる阻害要因に対する応答の面からも把握する必要がある^{13,14)}。造林候補樹種の生理特性を多面的に把握することで、個々の酸性硫酸塩土壌に合ったよりの確な樹種選択と育苗法や植栽法の提示が可能になるだろう。筆者が選抜した酸性硫酸塩土壌に適応可能な樹種は、これまで強酸性環境への応答特性が解明されてきた作物やモデル植物と比べると、並外れた強酸性環境への適応能力を持っている。こうした樹種の生理特性の解明をすることで、酸性硫酸塩土壌における造林技術の開発のみならず、草本作物を含む生物生産の向上へ貢献できると考えている。

最後に、本研究を進めるにあたってご指導、ご協力いただいた東京大学の小島克己教授、日本大学の佐々木恵彦教授と長谷川功教授をはじめ、東京大学熱帯造林学・樹木生理学研究室、同大学造林学研究室、日本大学 21 世紀 COE プログラム、タイ国王室森林局、同国王室酸性硫酸塩土壌改良試験地の構成員の皆様に感謝申し上げます。

〔引用文献〕 1) Dent DL, Pons LJ (1995) *Geoderma* 67: 263-276. 2) 佐々木恵彦 (2008) 海外の森林と林業 72: 2-8. 3) 則定真利子ら (2006) 熱帯林業 66: 29-37. 4) 松田道雄 (2002) 熱帯林業 55: 37-43. 5) 小島克己 (2004) 日本林学会誌 86: 61-68. 6) 則定真利子ら (2002) 日本林学会大会学術講演集 113: 299. 7) 緒方 健 (2001) 熱帯林業 51: 74-80. 8) Ueda S *et al.* (2008) In: Sasaki S (ed) *Development of New Bioremediation Systems of Acid Sulfate Soil for Agriculture and Forestry*. Shoukadoh Book Sellers, Kyoto. 65-68. 9) Tahara K *et al.* (2008) *Plant and Soil* 307: 167-178. 10) Tahara K *et al.* (2005) *Journal of Forest Research* 10: 325-333. 11) Osawa H, Kojima K (2006) *Tree Physiology* 26: 565-574. 12) Tahara K *et al.* (2008) *Plant and Soil* 302: 175-187. 13) Yamano-shita T *et al.* (2005) *Journal of Forest Research* 10: 199-204. 14) Kogawara S *et al.* (2006) *Tree Physiology* 26: 1413-1423.