

博士論文

九州地方における
硫気荒原植物の生理生態学的研究

(要約)

令和4年3月

広島大学大学院生物圏科学研究科

環境循環系制御学専攻

山本 晃弘

硫気荒原 (solfatara fields) は、火山活動が沈静化した後も硫気の噴出を続ける噴気孔を含む荒原である。硫気荒原では、火山性ガス (H_2S 、 SO_2) の直接的影響、それに伴う土壌 pH の低下 ($\text{pH} < 5.0$) や Al の溶出などにより植生の発達が著しく制限されるが、このような過酷な環境にも硫気荒原植物と呼ばれる植物が生育している。

第 1 章では、過去の調査報告をもとに、日本における硫気荒原の分布、硫気荒原植物の生育環境についての記述を行った。その結果、硫気荒原は日本各地に点在しており、硫気荒原植物にも地域性があることを明らかにした。しかしながら、その中でも、特に九州地方においては、硫気荒原に関する報告例が限られていた。そこで本研究では、九州地方の硫気荒原および硫気荒原植物について、植生調査、土壌および植物体分析、栽培実験、分子系統解析等の手法を用いて調査を実施した。

酸性土壌においては、Al 集積植物に代表されるように、高濃度に特定の元素を吸収しつつ、生育に異常が見られない植物の存在が知られている。強酸性土壌に生育する硫気荒原植物は、過酷な環境に生育するために、特異な元素吸収特性を有していることが推察される。そこで第 2 章では、硫気荒原植物の植物体内元素を分析することにより、硫気荒原植物の生存戦略について考察した。

分析の結果、植物種によって特定の元素を集積しているものが見られた。特に Al に関しては、ヒサカキ、ミズスギ、クロキは Al 集積植物と呼ばれる値 ($> 2 \text{ mg} / \text{g DW}^{-1}$) を超えていた。一方で、噴気孔近傍に見られるツクシテンツキ *Fimbristylis dichotoma* (L.) Vahl subsp. *podocarpa* (Nees et Meyen) T. Koyama やススキをはじめ、他の植物は全て $1 \text{ mg} / \text{g DW}^{-1}$ 以下となり、Al を排除する何らかの戦略を身につけていることが考えられた。

九州地方の硫気荒原にのみ見られるツクシテンツキは、同じく硫気荒原植物であるススキよりもさらに噴気孔に近い地点に生育することが知られている。そこで第 3 章では、ツクシテンツキとススキの分布域の違いを規定する要因が、低 pH および Al に対する反応パターンの種間差であると推察し、現地調査と生育土壌の分析を行った。

生育土壌の比較を行ったところ、ススキはツクシテンツキよりも pH が高く、Al 濃度が低い環境に生育していた。このことから、2 種の分布域と生育環境には明確な差異があることが示唆された。

この結果を踏まえて、ツクシテンツキとススキの発芽・実生の成長に対する低 pH と Al の影響を把握するために、栽培実験を行った。低 pH 条件では、全ての pH で発芽率に有意な差が見られなかったツクシテンツキに対して、ススキは pH 2.0 で発芽が大きく抑制された。一方、Al 条件下では、2 種とも発芽率は影響を受けなかったが、スス

キの実生の成長が著しく抑制された。対して、ツクシテンツキは全ての条件において成長に有意な差がみられなかった。このことから、ツクシテンツキはススキに比べてAlに対する耐性が高いことが示唆され、この2種間におけるAl耐性の違いは硫気荒原における植生分布のパターンを決定づける1つの要因となり得ることが示された。

また、ツクシテンツキは日本各地の湿地や畦などに生育するテンツキ *Fimbristylis dichotoma* (L.) Vahl var. *tentsuki* T.Koyama の亜種であるとされており、2種間の比較を行うために、上記と同様の栽培実験を行った。

その結果、テンツキは低pHおよびAl条件で成長が抑制されたことから、ツクシテンツキとテンツキは亜種の関係でありながら、生理的には大きく異なることが明らかとなった。

第3章では、ツクシテンツキは九州地方の硫気荒原のみにしか見られないなど、分布が限定的である上、亜種の関係であるテンツキとも生理的に大きく異なっており、硫気荒原に特化した特性を有していることを述べた。そこで第4章では、分子系統解析により、ツクシテンツキのテンツキ属内での位置付けの再検討およびツクシテンツキの生育地ごとの遺伝的差異の把握を試みた。

分子系統解析の結果、ツクシテンツキは亜種関係であるテンツキとも系統的に異なることが示唆された。また、最もツクシテンツキと高い相同性を示したのは、小笠原諸島固有種のムニンテンツキ（一部のツクシテンツキとは100%一致）、ハハジマテンツキであった。産地毎のツクシテンツキの分子系統解析の結果、ツクシテンツキは、大きく3つのグループに分かれ、同種内間でも遺伝的な差異が見られることが判明した。

第4章までにも述べたように、硫気荒原にはツクシテンツキのように、特異な生理生態を有するとともに、系統的にも興味深い種が存在しており、種分化のプロセスを知る上でも大変貴重であることが明らかとなった。しかし、本研究を行う中で、九州地方の一部の硫気荒原において、北米原産のイネ科草本メリケンカルカヤの侵入が起きていることを発見した。そこで第5章では、九州地方の13ヶ所の硫気荒原におけるメリケンカルカヤの侵入状況、侵入が確認された場所における分布パターンと土壌環境の関係、栽培実験による低pH耐性の検討を行い、それらをもとに本種の将来的な分布拡大について考察した。

侵入状況調査の結果、13ヶ所中6ヶ所の硫気荒原においてメリケンカルカヤの侵入を確認し、複数の硫気荒原では、ツクシテンツキと混生しており、両種の分布域には重複が見られた。栽培実験の結果、メリケンカルカヤはpH3の強酸性条件でも発芽・成長できることが確認され、硫気荒原内で分布を拡大する可能性が考えられた。以上

の結果から、メリケンカルカヤの侵入は、在来の硫気荒原植物および硫気荒原特有の景観にとっての脅威となる恐れがあり、早急な対策が必要と考えられる。

第1章で述べたように、これまでの硫気荒原植生の研究は、特定の地域での分布調査によるものが多く、個々の植物についての生理生態的特性を調べた研究は非常に少なかった。また、硫気荒原植物についての定義も「硫気荒原に生育する植物」と曖昧なものであり、硫気荒原植物の組成（種数や分類群）の特徴については論じられてこなかった。そこで総合考察では、本研究で得られた結果および過去の研究報告を統合して、硫気荒原植生の構造や、硫気荒原植物の再定義を試みた。

第1章で述べた硫気荒原植物に関する先行研究報告と本研究で新たに確認した植物を合わせると、日本における硫気荒原植物は、合計25科56属94種となった。分類群としては、31%を占めるツツジ科が最も多く、次いでイネ科18%、カヤツリグサ科10%、ハンノキ科6%、マツ科5%、タデ科5%が多くを占めていることが明らかとなった。

次に、「硫気荒原およびその近傍に見られる植物全て」を硫気荒原植物としていた従来定義の再考を試みた。その結果、硫気荒原以外の環境にも生育しているが、硫気荒原にも見られる植物を「条件的硫気荒原植物 (Facultative solfatara plants)」、硫気荒原でしか見られない植物を「絶対硫気荒原植物 (Obligate solfatara plants)」と定義し、後者の絶対硫気荒原植物はカヤツリグサ科の2種のみであることが明らかとなった。

これらの種は、pHが2.5でも生育していることが知られているなど、特異な生理生態的特性を有している。加えて、耐酸性モデル植物として、種分化のプロセスを知る上でも、学問的重要性が非常に高く、更なる発展が期待される領域でもある。しかしながら、硫気荒原にはすでにメリケンカルカヤが侵入しており、絶対硫気荒原植物にも影響を及ぼす可能性が考えられる。そのため、硫気荒原や硫気荒原植物についての更なる研究を続けるとともに、併せて保全対策も実施していくことが望まれる。