

科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成 25 年 5 月 17 日現在

機関番号：10101

研究種目：基盤研究(C)

研究期間：2009～2011

課題番号：21580073

研究課題名（和文） P 制限が温帯林の C 循環と N 循環に与える影響

研究課題名（英文） Effects of P limitation on nutrient cycling in temperate forests

研究代表者

中原 治 (NAKAHARA OSAMU)

北海道大学・大学院農学研究院・准教授

研究者番号：10253519

研究成果の概要（和文）：札幌市清田区にある白旗山都市環境林の 26 林分において、養分制限を調べた。Root-ingrowth bag を用いたバイオアッセイの結果、13 林分が窒素制限、10 林分が窒素とリンの共制限、3 林分がリン制限であることが分かった。窒素制限はカラマツ生葉 N:P 比が 16 以下の林分で卓越していた。カラマツ生葉 N:P 比が 16 以上の林分では窒素とリンの共制限が主体で、3 林分がリン制限であった。

研究成果の概要（英文）：We examined nutrient limitation in 26 stands of larch forest on volcanic parent material deposited 300–20,000 y BP at Mt. Shirahata, Sapporo, Japan. Root-ingrowth bioassay showed that of the 26 stands examined 13 were N limited, 3 were P limited, and 10 were N and P colimited. Nitrogen limitation was common in stands with a foliar N:P ratio <16. In stands with foliar N:P ratio >16, colimitation by N and P dominated, but P limitation was observed at three stands.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2009 年度	1,200,000	360,000	1,560,000
2010 年度	1,400,000	420,000	1,820,000
2011 年度	1,100,000	330,000	1,430,000
年度			
年度			
総計	3,700,000	1,110,000	4,810,000

研究分野：生物学・農学

科研費の分科・細目：農芸化学・植物栄養学・土壌学

キーワード：養分制限、窒素制限、リン制限、アロフェン、イモゴライト

1. 研究開始当初の背景

植物の純一次生産や多くの生物地球化学的プロセスは、通常、1 つもしくはそれ以上の必須養分の供給に制限を受けている (Vitousek and Howarth 1991; Hobbie and Vitousek 2000; Sanudo-Wilhelmy et al. 2001; Cleveland et al. 2002; Sundareshwar et al. 2003; Vitousek et al. 2010)。植物の純

一次生産が養分制限を受けるメカニズムとして、2 つの対照的な仮説が存在する。第一の仮説は、Liebig の最小養分律で、単資源制限と呼ばれることもある (Liebig 1855)。この仮説は、植物の純一次生産は相対的な養分可給性が最も低い必須元素の供給に植物生長が制限されると考える。そこで、もしこの養分を十分に添加して植物の要求をクリアできれば、植物生長は次に欠乏している養分

によって制限される。第二の仮説は、多資源制限と呼ばれ、ミクロ経済学の費用対効果(cost-benefit)分析に由来している(Bloom et al. 1985)。多資源制限は、植物が費用(resource cost)とその効果(benefit)のバランスを取って最適の行動をとる結果、植物の生長は全ての資源(光、CO₂、水、窒素、リンやその他の必須元素)に同時に制限されると説明する(Bloom and others 1985; Field and others 1992; Rastetter and Shaver 1992)。この概念によると、植物生長は1種類以上の養分の供給に制限される傾向がある。自然生態系における多くの施肥実験は、ほとんどの生態系が窒素制限かリン制限、もしくは窒素とリンの共制限であることを示した(Vitousek and Howarth 1991; Vitousek and others 2010)。近年のメタ解析の結果は、多くの生態系で窒素とリンがほぼ等しく植物生長を制限する状態にあることを示した(Davidson and Howarth 2007; Elser and others 2007)。

窒素制限は、地球上の陸上生態系に広く分布している。その理由として(1)窒素は溶脱や脱窒、NH₃揮散などによって生態系から失われやすいこと、(2)炭素に直接結合した窒素は、エステル結合で炭素に結合したリンよりも無機化を受けにくいこと、(3)窒素固定は高いエネルギーを必要とするプロセスで進行が遅く、しばしばリンやモリブデンなどに養分制限を受けることが指摘されている(Vitousek and Howarth 1991)。こうしたプロセスはどの陸上生態系でも普通に起こりえることから、窒素制限は地球上の至るところに見られる(LeBauer and Treseder 2008)。一方リン制限は、主に植物によるリン吸収が抑制される環境で見られる。よく知られた例は、非常に古い土壌(100,000年から1,000,000年)に立地する生態系である。ここでは、土壌中のほとんどのリンが溶脱によって失われ、残ったリンもほとんどが難分解性の有機態リンや吸着態リンとして存在する(Walker and Syers 1976; Vitousek 2004; Wardle and others 2004; Parfitt and others 2005)。リン吸収が抑制される他のメカニズムとして、(1)低リンの母材から生成した低リンの土壌、(2)アルミニウム水酸化物や鉄酸化物による強いリン吸着、(3)土壌バリア(硬盤層など)による根の伸長の抑制などがある(Vitousek and others 2010)。もう一つのリン制限のメカニズムとして、窒素降下物による相対的な窒素可給性の上昇がある。窒素降下量の高い北米やヨーロッパの森林では、この原因によるリン制限が見出されている(Mohren and others 1986; Tessier and Raynal 2003; Gradowski and Thomas 2006; Gress and others 2007; Braun and others 2010; Naples and Fisk 2010)。

植物生長の養分制限を決定する最も基本的で確実な方法は、異なる肥料に対する植物生長の応答を比べることである(Chapin and others 1986)。しかし、自然生態系における施肥実験は、多大な労働力と長期間におよぶ測定を必要とし、その研究サイトの物質循環を攪乱するという欠点がある。Root-ingrowth バイオアッセイは、施肥実験に替わる、養分制限を決定する直接的な方法である(Cuevas and Medina 1988)。この方法は、局所的に施肥した土壌への細根の侵入量を比較する。Root-ingrowth バイオアッセイはフルスケールの施肥実験と同じ結果を与え(Raich and others 1994)、多くの研究者に活用されてきた(Stewart 2000; Blair and Perfecto 2001; McGrath and others 2001; Gleeson and Good 2003; Smith and others 2005; Valdecantos and others 2006; Gress and others 2007; Naples and Fisk 2010)。近年、植物組織の養分濃度の比(例えば生葉N:P比)に基づいた間接的な養分制限の推定が活用されるようになってきた。しかし、生葉N:P比だけに基づいた養分制限の決定には注意が必要である。Koerselman and Meuleman (1996)はヨーロッパの湿原生態系において、生葉N:P比が14以下なら植生は窒素制限で、16以上ならリン制限、14と16の間なら窒素とリンの共制限であることを示した。こうした生葉N:P比は陸上生態系全般に適用できる一般的な基準として提案されている(Aerts and Chapin 2000)。しかしその後の総説は、この基準に疑問を投げかけている。Tessier and Raynal (2003)は、N:P比16以下でもリン制限が見られることを示し、リン制限の基準としてN:P比=11を窒素制限とリン制限の境界として提案した。Güsewell (2004)はN:P比が10以下なら窒素制限が主体で20以上ならリン制限が主体であるが、この中間の領域(N:P比が10から20)では窒素肥料とリン肥料への応答には一貫性が見られないと主張した。

火山灰を母材とした土壌は、他の母材から生成した土壌とは鉱物組成が異なることが知られている(Wada 1989; Dahlgren and others 1993, 2004; Vitousek and others 1997)。火成岩や堆積岩を母材とする土壌では、どの風化ステージでも、その粘土画分は結晶性ケイ酸アルミニウム鉱物であるカオリン鉱物やパーミキュライト、スメクタイトが主体となる。火山灰を母材とする土壌では、風化の最終ステージではカオリン鉱物が主体となるが、初期および中期の風化ステージでは非結晶性のケイ酸アルミニウム鉱物であるアロフェンやイモゴライトが粘土画分の主体となる(Wada 1989)。非結晶性ケイ酸アルミニウム鉱物は、結晶性ケイ酸アルミニウム鉱物とは化学性が大きく異なる。結晶性

ケイ酸アルミニウム鉱物の多くは永久荷電に基づく負電荷を持ち、陽イオン (K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+}) を主に吸着するが、陰イオン (NO_3^- , SO_4^{2-} , $H_2PO_4^-$) はほとんど吸着しない。一方、非結晶性ケイ酸アルミニウム鉱物は pH 依存性荷電に基づく正電荷と負電荷を持ち、リン酸イオンと強固な吸着複合体を形成する表面水酸基 $Al-OH$ を持つ (Wada 1989; Parfitt 1990; Dahlgren and others 1993, 2004; Theng and Yuan 2008)。その結果、火山灰土壌のリンの可給性はリン含量や各画分の内訳(無機態リン、有機態リン、吸着態リン)だけでなく、鉱物組成にも影響される。アロフェンやイモゴライトを主体とする火山灰土壌は、結晶性ケイ酸アルミニウム鉱物を主体とする他の土壌と比べてリン酸イオン吸着容量が大きく (Nanzyo and others 1993)、その上に生育する植生はリン欠乏になりやすい (Shoji and others 1993)。

しかし、アロフェンやイモゴライトを主体とする火山灰土壌における養分制限の報告例は一貫していない。Vitousek and Farrington (1997) はハワイ諸島の玄武岩質の約 20,000 年のアロフェン質火山性土壌に立地する *Metrosideros polymorpha* 林において施肥実験を行い、この森林が窒素とリンの共制限であることを示した。Richardson and others (2008) は、ニュージーランドと約 700 年の流紋岩質パミスからなる温帯雨林において群集レベルの生葉 N:P 比を調査し、その値が 7.3 から 14.6 の間にあることを示した。この値は、Aerts and Chapin (2000) が提案した基準によれば窒素制限主体であることを示唆する。Diehl and others (2008) は、南米のパタゴニア地域の約 2,000 年のテフラからなる火山性土壌に立地する森林において、生葉 N:P 比と養分回収率 (Aerts 1996) と養分回収達成度 (Killingbeck 1996) を調べ、窒素制限主体であると結論した。一方、Parfitt and others (2005) はニュージーランドの約 7,000 年から 14,000 年の流紋岩質テフラからなる火山性台地上の森林において、生葉 N:P 比が 13.9 から 17.6 であることを示した。この値は、Aerts and Chapin (2000) が提案した基準によれば、リン制限および窒素とリンの共制限が主体であることを示唆している。こうした一貫しない結果は、母材のリン含量や、土壌の年代、土壌中でのリンの分画、アロフェンやイモゴライト含量など、様々な要因が養分制限に影響していることを示唆している。

2. 研究の目的

本研究では、札幌市清田区白旗山都市環境林の安山岩質の火山灰 (271 年から 20,000 年) からなる火山灰土壌に立地するカラマツ人

工林の 28 地点において養分制限を調べた。本研究では、3つの疑問に答えることを目的とした。第一に、このカラマツ林は窒素制限なのか?リン制限なのか?。第二に、土壌のリン吸着は養分制限に影響するのか?。第三に、アロフェンやイモゴライト含量は養分制限に影響するのか?。こうした疑問に答えるため、生葉と葉リターの窒素含量・リン含量、アロフェン+イモゴライト含量、土壌のリン吸着を調べた。

一般に、温帯林と北方林の植物生長は窒素制限だと考えられている (Vitousek and Howarth 1991)。しかし、産業革命以降の窒素降下物は北米やヨーロッパの一部の森林土壌中の無機態窒素含量を上昇させ、その結果、土壌の窒素供給が植物の窒素要求を上回り「窒素飽和」と呼ばれる状態に変化していることが分かってきた (Aber et al. 1989, 1998, Fenn et al. 1998)。温帯林や北方林への窒素沈着は、森林生長 (Kenk and Fischer 1988, Binkley and Hogberg 1997, Mellert et al. 2004, Magnani et al. 2007)、土壌微生物バイオマスや群集構造 (Compton et al. 2004, Frey et al. 2004, Treseder 2008)、リター分解速度 (Mack et al. 2004, Hobbie 2005, 2008, Knorr et al. 2005)、土壌の窒素循環 (Corre and Lamersdorf 2004, Venterea et al. 2004)、表面水への NO_3 流出 (Dise et al. 1998, MacDonald et al. 2002, Aber et al. 2003, Nakahara et al. 2010)、微量ガス放出 (Butterbach-Bahl et al. 1998, Skiba et al. 1999) など、様々なプロセスに影響を与える。

窒素飽和は、森林生長を制限する元素が窒素からリンやカルシウムに変化する養分制限の変化を伴う。近年の報告は、北米やヨーロッパの窒素飽和した森林の生長はリンに制限されることが分かってきた (Mohren et al. 1986, Tessier and Raynal 2003, Gradowski and Thomas 2006, Gress et al. 2007, Braun et al. 2010, Naples and Fisk 2010)。そこで、窒素沈着が今後も増えると予想されている以上 (Galloway 2005)、温帯林と北方林は窒素制限からリン制限に徐々に移行していく可能性がある。

温帯林や北方林では、今後、窒素制限からリン制限への移行が進むにつれて、温帯林や北方林においても、土壌のリン可給性が生態学的プロセスや生物地球化学的プロセスに影響を与えると予想される。そこで、温帯林や北方林の将来の変化を適切に予測するためにはリン制限やリン可給性が、温帯林や北方林の様々なプロセスに与える影響を理解する必要がある。しかし、温帯林や北方林ではこうした知識が十分とは言えない状態にある (Wardle et al. 2004)。

3. 研究の方法

本研究は札幌市白旗山都市環境林 (42° 56' N, 141° 25' E) の約 1,100 ha の範囲内で行った (図 1)。

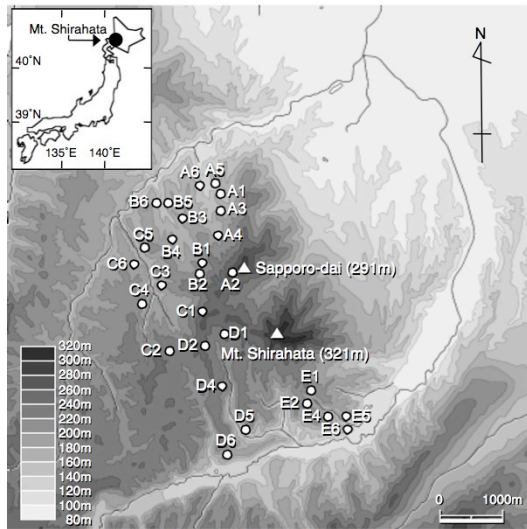


図1. 調査地の概要。白抜きの丸が調査用プロットを示す。

年平均気温は 8.5°C で、年平均降水量は 1,128 mm である。白旗山の約 70% はカラマツ (*Larix kaempferi*) 人工林が占めている。林齢は 28 年から 58 年である。このカラマツ林内に 28 地点の調査用の 30 m * 30 m のプロットを設定した。この 28 地点は、互いに隣接し合う 5 つの集水域 (図 1) 内に分布する。プロットの設定は 2007 年に行った。土壌の水分含量が極端なプロットを含めたくないため、斜度 2° から 30° の斜面上に調査用のプロットを設定した。プロットの標高は 14 m から 250 m の範囲にある。土壌は排水性の良い単色黒ボク土で、土性は砂壤質から壤質程度、分類は Hapludands に属する (Soil Survey Staff 1999)。調査地の土壌は、5 つの異なる年代の安山岩質火山灰、樽前 a (1,739)、樽前 b (1,667)、樽前 c (2,500-3,000BP)、樽前 d (8,000-9,000BP)、恵庭 a (19,000-20,000BP) から構成される。調査地では、胸高断面積で 0-22% を落葉広葉樹が占めている。

窒素沈着量の測定は Fenn and Poth (2004) に従った。

各調査用プロットにおいて、0-30 cm の表層鉍質土壌を採取した。採取は土壌オーガー (内径 3 cm) を使い、30 反復で採取を行い、全てを混合し、風乾したのちに 2 mm のふるいでこの粒径以下のものを分析に供試した。

各調査プロットの土壌試料において、全リン含量 (HC104-HN03-HF digestion)、有機態リンと無機態リンの合計含量 (dry combustion at 550° C and dissolution in 0.5 mol L-1 H2SO4)、無機態リン含量 (dissolution in 0.5 mol L-1 H2SO4) を測定した。収着態リン含量は、全リン含量 (HC104-HN03-HF digestion) から有機態リン

と無機態リンの合計含量 (dry combustion at 550° C and dissolution in 0.5 mol L-1 H2SO4) を差し引くことで推定した。リンの可給性の推定は、Bray P (0.03 mol L-1 NH4F extractable P) と Olsen P (0.5 mol L-1 NaHCO3 extractable P) を用いた。

各調査プロットの土壌試料におけるアロフェンとイモゴライトの合計含量を推定するために、酸性シュウ酸塩抽出 (0.2 mol L-1 at pH 3) と、ピロリン酸抽出 (0.1 mol L-1 at pH 10) を行った。

各調査プロットの土壌試料の P04 吸着強度を評価するために、Bache and Williams (1971) や Ige and others (2007) に従い、1 点平衡法を用いてリン酸吸着を測定した。

この結果に基づき、2 年度に渡り、各調査プロットのランダムに選んだ 3 本のカラマツに一本梯子を使って登り (14 m ~ 22m)、樹冠の中部から下部の大枝を切り落とし、生葉試料を採取した。10 月から 11 月にかけては、カラマツの葉リターを採取した。このために 30 cm x 40 cm のリタートラップを各調査プロット 10 個設置し、毎週、サンプリングを行った。生葉試料と葉リター試料は 70°C で 3 日間乾燥させ、Wiley 粉砕器で粉砕した。全 C と全 N は NC analyzer (NC1000, SCAS, Osaka, Japan) で測定した。全 P は、湿式分解 (HC104-HN03-H2SO4) で抽出を行い、発色法で定量した。本研究では、質量換算した全 N 含量と全 P 含量から N:P 比を計算した。

各調査プロットの養分制限のタイプ (N 制限、P 制限、N と P の共制限) は、Gress and others (2007) が用いた Root-ingrowth 法を簡略化して行った。本研究では、3 つのバッグ: 対象処理、N 施肥処理、P 施肥処理を用意した。ナイロンストッキングに 400 mL の園芸用バーミキュライトを入れた。バーミキュライトは予め 50 mL の蒸留水、0.1 mol L-1 NH4NO3 溶液、0.1 mol L-1 Na2HPO4 溶液を含ませておいた。これを 5 月初旬に、各調査用プロット、16 セットを用意し (合計 28*16*3=1,344)、埋設した。バッグは表層から 5cm 程度の深さに埋設し、各セットの 3 つは (対象処理、N 施肥処理、P 施肥処理) は互いに 1 m 以上離れないようにした。バッグの埋設位置はペグを差しておいた。10 月初旬、バッグを掘り起こし、水をためたバットの中でほぐし、細根 (< 1 mm) を採取し、105°C で 3 日間乾燥させ、その乾燥重量を測定した。

4. 研究成果

窒素沈着量の平均は 6.3 kg/ha/yr であり、このうち 1.8 kg/ha/yr が NH4-N 沈着、4.5 kg/ha/yr が NO3-N 沈着であった。

鉍質土壌の表層 0~30 cm の全リン含量は 2 倍の変化を見せた (318-631 mg/kg、平均

435 mg/kg)。収着態リン含量は全リン含量の6%から39%を占めた(35-196 mg/kg、平均96 mg/kg)。全リンのうち、無機態リンは24%から38%を(102-163 mg/kg、平均133 mg/kg)、有機態リンは32%から68%(112-430 mg/kg、平均206 mg/kg)を占めた。Olsen法で推定した可給態リンは2.5倍の変動を見せ(3.2-7.9 mg/kg、平均4.7 mg/kg)、Bray法で推定した可給態リンは8.5倍の変動を見せた(1.0-8.5 mg/kg、平均4.3 mg/kg)。無機態リンに占めるBrayリンの割合は1%から7%で、 P_{04} 吸着の分配係数 K_d の常用対数と負の相関を示した(図2a, $r = -0.834$, $P < 0.0001$)。この分配係数は、アロフェンとイモゴライトの合計含量と正の相関を示した(図2b, $r = -0.861$, $P < 0.0001$)。アロフェンとイモゴライトの合計含量は6.8倍の変動を見せた(6.5-44.5 g/kg、平均21.7 g/kg)。アロフェンとイモゴライトの加重平均Al:Si比は1.7から2.4の範囲にあり、平均は2.0であった。

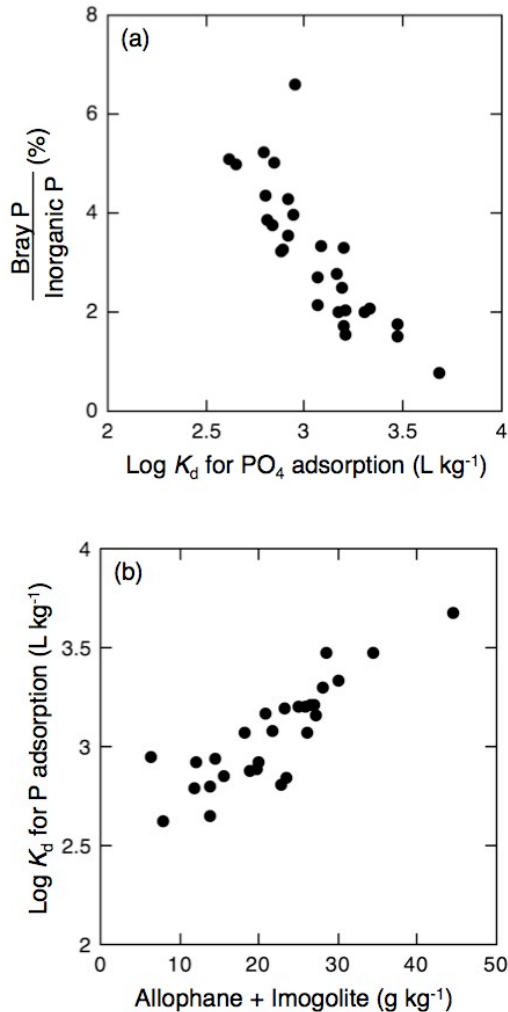


図2. 本調査地の土壤化学性の関係。

カラマツの生葉N:P比は11から21まで変化したし、カラマツの葉リターのN:Pは13から

47まで変化した。カラマツ生葉のN:P比はBrayリンと負の相関を示し(図3a, $r = -0.552$, $P < 0.01$)、アロフェンとイモゴライトの合計含量と正の相関を示した(図3b, $r = 0.629$, $P < 0.001$)。しかし、土壤の全リン($r = -0.331$, $P = 0.085$)、収着態リン($r = 0.043$, $P = 0.829$)、有機態リン($r = -0.340$, $P = 0.077$)、無機態リン($r = -0.146$, $P = 0.459$)とは有意な相関を示さなかった。

カラマツ葉リターのN:P比はBrayリンと負の相関を示し(図3a, $r = -0.610$, $P < 0.001$)、他の土壤の化学性とも有意な相関を示した。全リン($r = -0.402$, $P < 0.05$)、有機態リン($r = -0.383$, $P < 0.05$)、アロフェンとイモゴライトの合計含量(図3b, $r = 0.683$, $P < 0.0001$)。カラマツ生葉N:P比と葉リターN:P比の差はBrayリンが低下するほどに大きくなった($r = -0.605$, $P < 0.001$)。Olsenリンは、Brayリンと比べてカラマツ生葉N:P比との相関も($r = -0.431$, $P < 0.05$)、カラマツ葉リターN:P比との相関も($r = -0.500$, $P < 0.01$)低めだった。

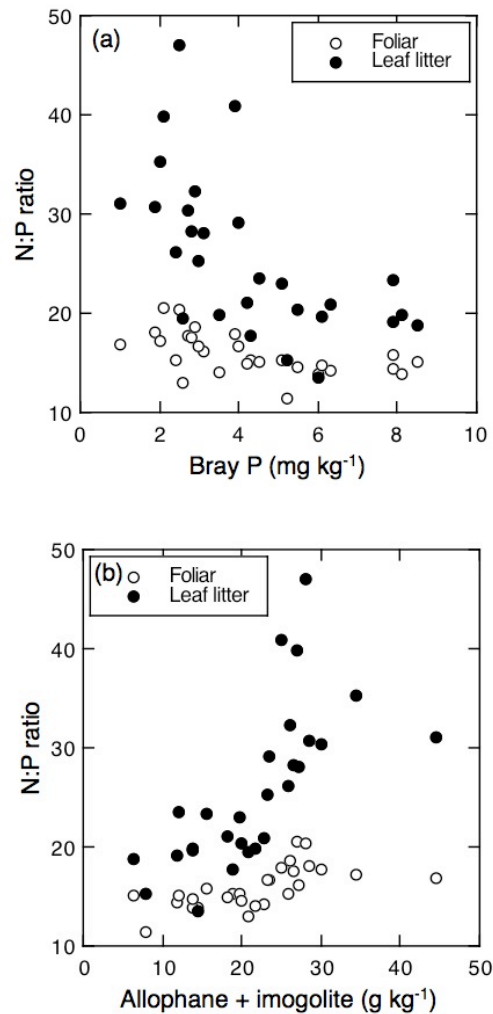


図3. 土壤化学性とカラマツN:P比の関係

N 施肥処理したバッグに侵入してきた細根

量は、生葉のN:P比の低下とともに上昇した(図4, $r = -0.567$, $P < 0.01$)。P施肥処理したバッグに侵入してきた細根量はカラマツ生葉N:P比が16以下では低い値にとどまったが、カラマツ生葉N:P比が16以上では高い値を示した(図4)。窒素制限はカラマツ生葉N:P比が16以下の林分で卓越していた。一方、カラマツ生葉N:P比が16以上の林分では窒素とリンの共制限が主体で、そのうちの3林分でリン制限が見られた(図4)。結局、養分制限を確認できた26林分のうち、13林分が窒素制限で、3林分がリン制限、10林分が窒素とリンの共制限であった。

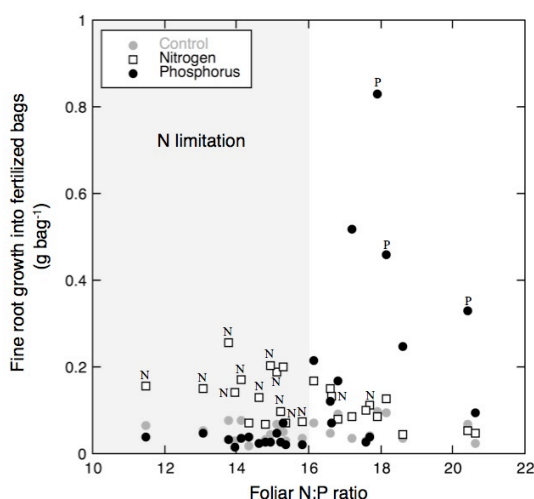


図4. Root-ingrowth法による養分制限の決定。Wilcoxon検定によって窒素制限と判定されたプロットに「N」を付け、リン制限と判定されたプロットに「P」と付けた。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計2件)

① 田村, 中原, 田中, 加藤, 長谷川 (2011) 見かけの塩吸収によるアロフェン質黒ボク土下層土の硝酸イオン吸着と移動遅延. 日本土壤肥料学雑誌. 査読有. 82: 121-129

② Nakahara, Takahashi, Sase, Matsuda, Ohizumi, Fukuhara, Inoue, Takahashi, Kobayashi, Hatano, Hakamata (2010) Soil and stream water acidification in a forested catchment in central Japan. 査読有. Biogeochemistry. 97: 141-158

[学会発表] (計0件)

[図書] (計0件)

[産業財産権]

○出願状況 (計0件)

○取得状況 (計0件)

[その他]

6. 研究組織

(1) 研究代表者

中原 治 (NAKAHARA OSAMU)

北海道大学・大学院農学研究院・准教授

研究者番号: 10253519

(2) 研究分担者

渋谷 正人 (SHIBUYA MASATO)

北海道大学・大学院農学研究院・准教授

研究者番号: 10226194