

森林生態系のリン動態と樹木のリン獲得利用戦略

Phosphorus dynamics in forest ecosystems and strategies in acquisition and utilization of phosphorus by woody plants

稲垣 昌宏*
Masahiro INAGAKI*

国立研究開発法人 森林総合研究所九州支所
Kyushu Research Center, Forestry and Forest Products Research Institute

摘 要

リンは植物の主要な養分であるにもかかわらず、その土壤中での動態や樹木への吸収、蓄積、転流の過程に不明な点が多い。近年、これらのプロセスをリン単独ではなく窒素の動態と対比することによって、リンが植物成長に及ぼすさまざまな特徴が明らかになっている。全球的な比較では、低緯度地域でリンが成長制限要因になりやすい傾向が認められている。しかし、特定地域内では必ずしも一様ではなく、複数の養分が制限となる事例も認められている。植物はリン獲得のために酵素や有機酸を根圏から放出しており、その活性は環境条件や種によって大きく異なる。また、窒素と比べリンの転流効率は最大値が高く、種間差も大きい。このようなリンと窒素に関する植物の戦略の違いは、樹木内のリン蓄積量が土壤中のリン量や種間差によって、より影響を受けやすいことにも反映されている。樹木間のリンに対する応答の違いは、炭素固定速度の違いといった量的な問題に影響しているだけでなく、種のもつ機能の違いや生物多様性の維持機構のような質的な問題にまで関与していると考えられる。

キーワード：化学量比，フォスファターゼ活性，複合養分制限，リン可給性，リン蓄積量

Key words：stoichiometry, phosphatase activity, multiple nutrient limitation, phosphorus availability, phosphorus accumulation

1. はじめに

植物にとって、リン(P)は窒素(N)やカリウム(K)と並んで主要な養分の一つである。リンは、窒素やカリウムと対照的に降雨中にほとんど含まれず、土壤中の移動も制限されやすい。このため、他の元素に比べるとその生態系内での動態を測定することは難しく、特に日本では窒素の動態研究と比較するとリンの動態研究事例は現状では限られている。リンの移動を制限する火山噴出物が混入した土壤が広く分布していることや¹⁾、リンの自然安定同位体が存在しないことも、森林土壌中のリン研究の展開が進まない一つの要因となっている。

翻って樹木からの視点で見ると、リンはバイオマス中に一定の割合で存在し、ヌクレオチド(nucleotide)や核酸のような代謝物質や脂質などの構造物質として利用されている。リンが土壌中に移動しやすい形態でほとんど存在していない場合でも、樹木は確実に、年間ヘクタールあたり数kg程度のリンを吸収

している。近年の研究では、有機態や鉄及びアルミ結合態といった、植物が利用しづらいと考えられたリン形態も、植物種によっては共生微生物等の関与によって利用可能となっていることが明らかになっている。一方で、樹木中のリン量は土壌中のリン量(全量もしくは可給性)によって一定の範囲の中で影響を受けやすい。これは土壌中の窒素量にかかわらず、植物体中の窒素量がほぼ一定割合で存在することと対照的である。養分制限とは、養分の添加(施肥)を行うことによって短期間で有意な成長が認められる状態と定義されているが²⁾、葉中や落葉中のリン濃度は土壌中のリン制限のよりよい指標となる。従来、Sprengel-Liebigの最少養分率の考え³⁾に基づき、生物は最も不足した単独の資源(光・温度・CO₂分圧・水・養分)によって成長が制限されると考えられてきた⁴⁾。資源の中でこと養分に注目すると、近年では複数元素による制限が熱帯雨林を中心に続々と報告されており、最少養分率では説明できない事例が普通に起こりうることとして捉えられる

受付：2015年1月23日，受理：2015年3月27日

* 〒860-0862 熊本県熊本市中央区黒髪4-11-16, e-mail: inagaki@affrc.go.jp

ようになっている^{2), 5) - 8)}。このような複数元素による制限を考えるうえで、リン単独の動態に注目するよりも複数元素の化学量比(stoichiometry, ストイキオメトリー)を解析することによって、よりリン動態の理解を深めることが可能となっている^{7) - 11)}。

本稿は、森林生態系内外のリン動態と、土壌と樹木間並びに樹木体内でのリンの動きを最近の研究動向を交え、比較的理解が進んでいる窒素動態と対比しながら解説する。特に樹木中のリン濃度や蓄積量に注目し、樹木側から見た森林生態系内のリン制限について述べる。

2. 森林土壌中のリンの存在形態と可給性

森林生態系におけるリンの動態は、同じく植物にとって主要な養分である窒素と比較すると大きく異なっている。窒素の森林生態系への給源は、土壌母材中にほとんど含まれていないため、降雨と生物窒素固定によるものが大半である。リンは母材に多く含まれ、逆に降雨にはほとんど含まれない。リンはほとんどが母材由来であるため、場所によっては風成塵が重要な移入経路となりうる。ハワイ群島の成立年代が古い島嶼で土壌中のリンの起源を比較した研究例では、風成塵由来のリンが母材由来のリンより割合が高くなることが報告されている¹²⁾。生態系外への移動も、窒素は水移動にともなう硝酸態窒素の溶脱・流出のほか、出水時には有機態及び塊状(particle)で流出し、さらに、アンモニア揮散や硝化や脱窒過程での亜酸化窒素の放出といったガス態での放出経路があるが、リンは無機溶存態での移動はわずかで通常ではガス態で移動することはない。リンの流出は、水移動に伴う有機態及び塊状での流出が大半である¹³⁾。

窒素は、主に大気中の窒素ガスから生物窒素固定により生物に取り込まれるプロセスを経て、土壌中ではそのほとんどが有機態で存在する。植物には有機態の窒素が分解された後の、無機態(硝酸、アンモニア)あるいは低分子有機態(アミノ酸)のかたちで植物に吸収される。土壌中のリンは有機態だけでなく、無機態も多く存在し、その割合は気候や土壌の性質によって異なる。例えば、熱帯のさまざまな土地利用下での土壌中の全リン量に対する有機態リンの割合は、16~65%と幅広い¹⁴⁾。植物にとって利用しやすいリン酸イオンは、日本に多く分布する火山噴出物由来の土壌や、熱帯に広がる酸化鉄や酸化アルミニウムが多く含まれる土壌においては大半が吸着されてしまうため、ほとんど存在していない。よって、このような土壌の特徴としてリンの移動制限が強く、植物の成長が制限されるという点が挙げられる。特に、湿潤熱帯に広がる1:1型層状ケイ酸塩鉱物であるカオリンを主とした風化が進んだ土壌は、pHの変化によって表面の荷電状態が変わる

性質を持っているため、酸性条件が進むと変異荷電コロイドへのリンの吸着が促進され、リンの移動制限が強くなる¹⁵⁾。

1970年代にニュージーランドの土壌の時系列的変化をもとに提唱された、土壌生成にともなう土壌中のリンの存在形態の変化に関するモデル¹⁶⁾は、80年代に全球的な生物地球科学的研究が進むにつれてさまざまな生態系に適用可能であることが明らかになった^{2), 12)}。WalkerとSyersによれば¹⁶⁾、土壌中のリンは風化初期段階で全含有量が最も高く、鉱物由来のカルシウム結合型無機態リン(apatite, アパタイト)が優占するが、土壌の生成プロセスの進行とともに全体では減少傾向をたどりながら各画分の存在割合が変化し、最終的には可給性が極めて低い鉄及びアルミ結合型無機態リンが優占する経過をたどる(図1)。このモデルをもとにして、高緯度地域の風化段階が比較的初期の土壌では窒素が植物生産の制限要因となりやすく、熱帯地域の風化段階が進んだ土壌ではリンが制限要因になりやすい傾向が広く認識されている^{2), 9), 11)}。しかし、これはさまざまな条件を含んだ一般的傾向を示すものであり、同じ気候帯の中でも標高や地質、土壌条件等の違いにより、局所的な土壌中の養分バランスの偏在がおこる。例えば、湿潤熱帯において低標高から高標高になるにつれ、植物の制限要因がリンから窒素に移行する事例が報告されている^{6), 17)}。また、粘土質の堆積岩由来の土壌と比べると、低木が高密度で密集するヒース林が成立するような砂質で養分保持能力が弱い土壌や^{18), 19)}、石灰岩や蛇紋岩由来のようなリン酸を吸着しやすい金属イオンを多く含む土壌では²⁰⁾、よりリン制限が強くなる。

2010年前後から、さまざまな養分添加試験の結果から、Sprengel-Liebigの最少養分率³⁾に表される最も少ない単一の養分が成長制限を引き起こすのではなく、複数の養分が交互作用をともなって成長制限を引き起こすという事例が熱帯天然雨林を中心に報

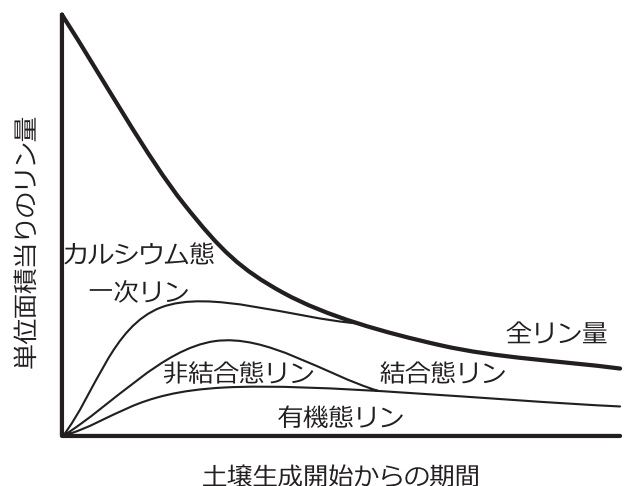


図1 土壌生成にともなう土壌中のリンの形態と量の変化。WalkerとSyers¹⁶⁾より作成。

告されるようになっている⁵⁾⁻⁸⁾。特に窒素とリンに関していえば、それぞれが独立して代謝に関与するのではない。例えば、窒素は葉内で Rubisco (ルビスコ, ribulose biphosphate carboxylase/oxygenase) などの光合成に関わるタンパク質合成にその多くが使われ、リンは ATP (Adenosine Triphosphate, アデノシン三リン酸) やヌクレオチドを構成する物質として光合成に関与しているが、ATP やヌクレオチドの構造にも窒素が含まれている。したがって、森林土壌への窒素あるいはリンの添加は、副次的にもう一方の元素の動態にも影響を及ぼしうる⁷⁾。窒素あるいはリンのどちらかが主要な制限要因になるという考え方は、それぞれの元素の生態系への移入過程と緯度による土壌生成速度の違いを考えると全球的な理解には都合がいい。しかし、特定地域を対象に考える場合は地形や土壌の分布が複雑で、植物の応答も多様である場合が多いので、複合養分の交互作用にも着目することが必要になるであろう。今後、複合養分制限に関する理解が生態学分野でさらに深化していくと思われる。

3. 樹木が必要とするリン量

樹木が必要とする養分量を、ポットのような管理された環境下はともかく、自然条件下で推定することは非常に難しい。管理された環境下では、そこに存在する基質(土壌)中の養分量から生産制限の閾値を推定することができる。しかし、自然条件下では、根系への投資を優先することや、次章に述べるような微生物との共生によって合成した物質を細胞外に放出することで未利用の土壌資源を探索することが可能になり、利用できる資源の範囲の拡大が起こる。また、植物体内での効率的な転流を行うことで、少ない資源でもより大きな生産を行うことができるようになる。これらは、植物種や環境条件に

よってその可塑性が大きく異なり、また窒素、リン、カリウムといった養分間でも異なる。低リン耐性を持つ植物の例として、一般に外来種のような競争力の強い種は光や水などの資源が確保されれば養分制限下でも利用効率を高めて成長できる特徴を持っている^{21), 22)}。一方で、リン制限の強い特殊な環境には、天然状態では他の環境では生育できない(競争力が弱い)希少種が存在する傾向があることも報告されている²³⁾。

筆者らは²⁴⁾、熱帯の単一種人工林 83 林分のメタデータから地上部バイオマス全体に含まれる窒素とリン量を比較し、ユーカリ、アカシア、その他窒素固定種、その他広葉樹のグループ間で差異があるかどうか比較を行った(図 2)。その結果、地上部の大きさ毎に養分の蓄積量、すなわち必要とされる養分量がおおよそ決定されていることがわかった。その決定係数は窒素($R^2 = 0.82 \sim 0.89$)よりリン($R^2 = 0.07 \sim 0.63$)の方が低く、リンは土壌中の資源量によって吸収される量がより影響されやすいことが示された。これは、アマゾン盆地全体で樹木の葉分析を行った結果、葉の窒素濃度は土壌中の資源量に影響されにくいのに対し、リン濃度は土壌中の資源量に大きく影響されていた結果²⁵⁾とも一致していた。また、樹木グループ間でも差があり、共通の傾きを仮定した場合、早生樹であるアカシアとユーカリはその他広葉樹よりバイオマスサイズにかかわらず地上部バイオマス中のリン蓄積量が小さいことがわかった。

本解析は地上部バイオマスのみの解析であり、樹木全体が必要とする養分量及び養分利用効率(単位養分あたりの生産量)^{26), 27)}の推定のためには、地下部を含めたバイオマス生産及びリターフォール(落葉、落枝)の量と養分蓄積(移動)量のデータが必要となる。草本と異なり樹木でこれらのデータセット全てが整った解析は、現在でも限られている^{28), 29)}。

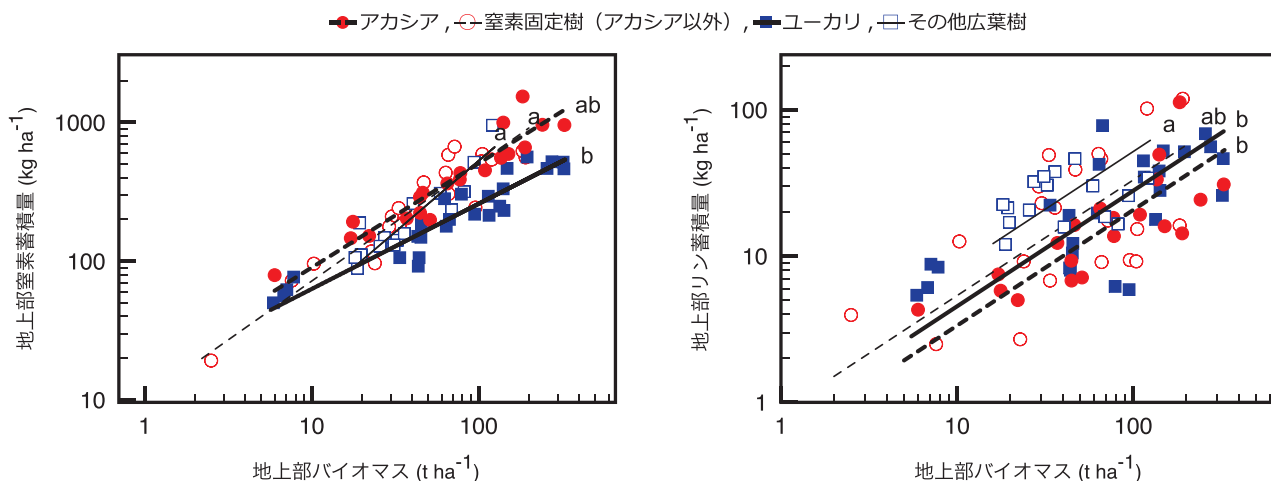


図 2 熱帯造林木の地上部バイオマス中の窒素及びリン蓄積量。直線は標準主軸回帰による回帰式、アルファベット(a, ab, b)は多重比較による傾き(窒素蓄積量)及び切片(リン蓄積量)の統計的有意差を表す($P < 0.05$)。Inagaki と Tange²⁴⁾より作成。

さらに地上部と地下部への資源の分配を考えると、その解析には多くの困難をともなう。樹木に必要な養分量は、生理学的観点から単木の成長因子として重要な情報であるが、林分全体に必要な養分量についても人工林などの生態系管理の面からも重要である。今後持続的な林業生産や資源管理を進めていくうえで、リンはもちろんとして複数元素動態のデータセットから得られる量的な情報を、土壌のもつ生産性の維持に活用することが非常に重要になるであろう。

4. 樹木のリン獲得戦略

土壌に存在するリンは、先に述べたように水移動が困難な形態である場合が多い。そのような場合、共生微生物(菌根, シュードモナス(*Pseudomonas*)等)や、マメ科の草本や^{30), 31)}ヤマモガシ科のバンクシア(*Banksia*)属など³²⁾特定の種の植物が形成するクラスター状の植物根が生産する酵素や有機酸を根から細胞外に放出することにより、土壌中の難分解性リン結合体から、分解やキレート化によってリンを獲得していると考えられている³³⁾。これは、主に細根の伸展によって獲得を有利にする窒素と対照的であり、共生の状態や種間の違いにより細胞外に放出する物質の活性は大きく異なる。

Olde Venterink と Güsewell は³⁴⁾、窒素とリンに対する感受性の異なる2種の草本を比較し、窒素制限に強い種では低窒素条件において根長と根の生産量を増やして競争を有利にしたのに対し、リン制限に強い種では低リン条件において根の枯死率を下げ、フォスファターゼ(リン酸エステル加水分解酵素)活性を高めた。Fujita らも³⁵⁾、前述の2種を含む7種の草本で窒素とリンへの感受性を比較し、低リン条件下ではリン不足耐性の弱い種で根の枯死が顕著に起こることを報告している。さらにリン不足耐性の弱い種では、窒素とリンの濃度レベルの大小ではなく、N:P比のバランスが極端である場合に根の枯死率が増加することを明らかにした。

熱帯地域の自然生態系では通常、窒素が生態系内に十分取り込まれて豊富に存在している。それにもかかわらず中南米やアフリカの森林で窒素固定を行うマメ科樹木が林冠を形成する種として優占していることが、研究者の間で疑問であった。これに対し、マメ科樹木の根圏で酸性フォスファターゼ活性が系統的に高いことから、豊富な窒素資源を用いて細胞外酵素を生産しリン獲得に投資し、資源獲得競争を有利にしているという説が提案されている³⁶⁾。実際にマメ科植物は他の植物より酸性フォスファターゼ活性が高い事例が数多く報告されている^{31), 37), 38)}。また、He らは³⁹⁾リン制限の極めて強いオーストラリアの砂漠地帯に生息するアカシア類は、鉄アルミ結合態の難溶性リンを、有機酸を放出して獲得して

いることを報告している。He らの研究では、有機酸は酸として働いていたのではなく、鉄やアルミをキレート化することによってリンの可給性を高めていたことが確認された。マメ科の草本数種においても同様に有機酸を放出して金属結合態リンを獲得していることが確認されている^{30), 40)}。

このような細胞外への物質の放出により養分を獲得するプロセスはリン獲得において特に重要であるが、他元素(特に窒素)の無機イオン以外の形態からの養分獲得においても重要なプロセスであり、未解明な点も多く残されている。特に細胞外酵素の放出は有機物の分解過程で重要な働きをすると考えられ、物質循環を律速するプロセスであるともいえる。この分野の研究が発展することによって、さまざまな副次的な成果が得られることが期待できる。

5. N:P比から見る、樹木のリン利用の効率性

海水中のプランクトンの元素組成はRedfield(レッドフィールド)比と呼ばれる一定比率をとる⁴¹⁾。これはC:N:P比で106:16:1という比率であり、海水の組成に近い。2000年代に入り、陸域生態系においても同様の比率の有無を探索するために、植物の葉などの化学量比の比較が世界的に行われた^{11), 42), 43)}。その結果、海水中のプランクトンに比べれば偏差が大きいものの、一定の傾向が見られることが確認された。植物体中のC(炭素)濃度は50%前後であるため、植物体のC:N比、C:P比はそれぞれ窒素及びリン濃度のおよそ逆数となる。一方、植物体中のN:P比は環境条件の違いにより左右されやすく、当初は一定の閾値(N:P比14以下ないしN:P比16以上)で、植物に対する土壌中の窒素制限及びリン制限の指標になると考えられた⁴⁴⁾。その後全球的な解析が進むにつれ、寒帯から熱帯にかけて植物体中のN:P比は大きくなる傾向にあり^{11), 42), 43)}、さらに老化した器官(落葉など)は熱帯においてよりN:P比が高くなる傾向にあることがわかった^{11), 45)}。Yuan と Chen は⁴⁶⁾さらに、低緯度地域では落葉前のリン再吸収が卓越し、高緯度地域では窒素再吸収が卓越する傾向にあることを示した。また、熱帯に限定して葉のN:P比を比較した研究例では、緯度による影響は無く、リン可給性や種構成でN:P比が異なる傾向があることを明らかにした⁴⁷⁾。陸域生態系は海水中のプランクトンと比較して土壌から得られる資源(養分)の偏差が大きく、植物体中の化学量比も可塑性をもつことが考えられるが、一方で種ごとに恒常性を維持しようとする働きの程度が異なることも考えられる。現在さまざまな陸域生態系の条件下で、養分添加試験を行うなどして、このような土壌資源に対する植物の可塑性と恒常性の程度の違いを調べる試みが行われている^{5), 6), 48) - 50)}。

生葉中では窒素に比べてリンのほうが土壌中の資

表1 熱帯造林木3樹種の生葉と落葉の窒素、リン濃度とN:P比.

樹種	窒素		リン		N:P比	
	生葉(mg g ⁻¹)	落葉(mg g ⁻¹)	生葉(mg g ⁻¹)	落葉(mg g ⁻¹)	生葉	落葉
<i>Acacia mangium</i>	29.4	21.8	1.01	0.27	29	81
<i>Swietenia macrophylla</i>	19.2	16.1	0.82	0.68	23	24
<i>Araucaria cunninghamii</i>	12.3	14.2	0.71	1.20	17	12

Inagaki et al.⁵²⁾より作成.

源量に影響されやすい結果は先に述べたが²⁵⁾、葉の老化に伴う落葉前の養分再吸収はさらに土壤中の資源量や植物種の形質によって大きく変化する。さまざまなリン条件を含む100 haのニュージーランドの天然林で土壤中の全リン量と、生葉及び落葉のN:P比を比較した研究では、落葉のN:P比は全体的に生葉より大きく、低リン条件において落葉と生葉のN:P比の差がより大きくなる傾向を示した⁵¹⁾。また、極めて貧栄養な条件にあるフランス領ギニアで45種の葉を比較した研究では、落葉中の窒素の変動幅が3倍程度であるのに対し、リンは7倍の開きがあること、生葉N:Pの範囲が14~55であるのに対し、落葉のN:P比の範囲が26~105と大きな開きがあり、かつ常に落葉N:P比が生葉より大きいことを示した¹⁹⁾。

筆者らは⁵²⁾同じ立地条件下の3種の人工林で、生葉と落葉の養分濃度を比較した。その結果、窒素固定植物であるマングウムアカシア(*Acacia mangium* Willd)の落葉中のリン濃度が極めて低く、落葉のN:P比が極めて高かった(表1)。試験地は沖積地形で湿潤熱帯環境下では比較的養分条件が良く、他の2樹種、マホガニー(*Swietenia macrophylla* King)及びナンヨウスギ(*Araucaria cunninghamii* Sweet)は生葉と落葉でN:P比がさほど異ならなかったにもかかわらず、アカシアの落葉のN:P比は生葉の3倍近く大きかったのである。これは、アカシアが落葉前にリンのみを選択的に再吸収していたことによるものと考えられた。本試験地と5 kmほど離れた熱帯多雨林で測定された落葉のN:P比は、養分条件の良い順に16, 21, 32, 36という順であった⁵³⁾。N:P比36は砂質なヒース林の結果であり、アカシアの落葉は極端に養分条件の悪い森林の落葉より倍以上高いN:P比を示していた。マングウムアカシアは他の樹木が生育できない荒廃地でも造林ができるという特徴をもつが、バイオマス中のリン蓄積量が少ない結果ともあわせ²⁴⁾、リンの調節を極めて効率的に行うことができることがその一因になっていると考えられた⁵⁴⁾。

このような植物種間でリンの利用が異なる理由は、先に述べた微生物との共生の仕方や進化の過程で得た形質の違いが影響していると考えられる。実際にマングウムアカシアは、根粒菌のほか外生菌

根、アーバスキュラー(arbuscular)菌根、シュードモナス類と共生していることが報告されている⁵⁵⁾。リンの調節に秀でた植物種は、進化の過程でリンの転流を促進できる形質を得た可能性が考えられる。さらに、リンは窒素と比べ獲得の不確実性に対応するためにその時点での成長に必要かどうかにかかわらず獲得され貯蔵される傾向があることが示唆されており⁵⁶⁾、そのような特徴がリンの転流や利用の効率化が種間差となって現れやすいことに影響しているかもしれない。最近の研究では、生殖器官や種子形成の豊凶とリンの転流とに関係があることが報告されており^{57), 58)}、そのことが生物多様性に関わる種のもつ機能の違いや、脆弱な生態系の維持機構に関与していることが示唆されている。

6. おわりに

本稿では、森林生態系のリンの動態について、土壤中及び樹木吸収後のプロセスについて述べた。リンに限らず、制限要因のある環境下で植物がいかにして成長するかというテーマは、脆弱な生態系の維持や生物多様性を成立させる個々の種の機能を理解することにおいて重要である。さらに、土壌生産性が低く十分な農業生産が行えていない地域において、このような研究の波及的な成果が農業生産を飛躍的に上げる技術につながるかもしれない。

これまで森林生態系におけるリン動態の重要性はおぼろげながらにしか理解されず、国内での研究が進んでいなかったが、最近の技術や理解の進歩によりさまざまな研究テーマにおいてリン動態が重要であることが多くの研究者に理解されつつあると思う。今後、リン動態に関する知見が増すことによってリン単体の問題解決はもちろんとして、これまでの物質循環の枠組みで研究が行われてきた炭素固定のような量的な問題や、種の機能や生物多様性の維持などに関する質的な問題にとってもブレイクスルーとして作用することを期待したい。

謝 辞

本研究は独立行政法人日本学術振興会(JSPS)科
研費(24580233)の助成を受けた。

引用文献

- 1) Imaya, A., S. Yoshinaga, Y. Inagaki, N. Tanaka and S. Ohta (2010) Proposal for advanced classification of brown forest soils in Japan with reference to the degree of volcanic ash additions. *Soil Science and Plant Nutrition*, 56, 454-465.
- 2) Chapin III, F. S., P. A. Matson and P. M. Vitousek (2012) *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology* (Second Edition), Springer-Verlag, New York.
- 3) van der Ploeg, R. R., W. Böhm and M. B. Kirkham (1999) On the origin of the theory of mineral nutrition of plants and the law of the minimum. *Soil Science Society of America Journal*, 63, 1055-1062.
- 4) Tilman, D. (1982) Resource competition and community structure. *Monographs in Population Biology*, 17, Princeton University Press.
- 5) Kaspari, M., M. N. Garcia, K. E. Harms, M. Santana, S. J. Wright and J. B. Yavitt (2008) Multiple nutrients limit litterfall and decomposition in a tropical forest. *Ecology Letters*, 11, 35-43.
- 6) Graefe, S., D. Hertel and C. Leuschner (2010) N, P and K limitation of fine root growth along an elevation transect in tropical mountain forests. *Acta Oecologica*, 36, 537-542.
- 7) Vitousek, P. M., S. Porder, B. Z. Houlton and O. A. Chadwick (2010) Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen – phosphorus interactions. *Ecological Applications*, 20, 5-15.
- 8) Harpole, W. S., J. T. Ngai, E. E. Cleland, E. W. Seabloom, E. T. Borer, M. E. S. Bracken, J. J. Elser, D. S. Gruner, H. Hillebrand, J. B. Shurin and J. E. Smith (2011) Nutrient co-limitation of primary producer communities. *Ecology Letters*, 14, 852-862.
- 9) Sterner, R. W. and J. J. Elser (2002) *Ecological Stoichiometry: the Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*. Princeton University Press.
- 10) Güsewell, S. (2004) N : P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *New Phytologist*, 164, 243-266.
- 11) McGroddy, M. E., T. Daufresne and L. O. Hedin (2004) Scaling of C: N: P stoichiometry in forests worldwide: implications of terrestrial Redfield-type ratios. *Ecology*, 85, 2390-2401.
- 12) Vitousek, P. M. (2004) *Nutrient Cycling and Limitation: Hawaii'i as a Model System*. Princeton University Press.
- 13) Turner, B. L. (2005) Organic phosphorus transfer from terrestrial to aquatic environments. In: B. L. Turner, E. Frossard and D. S. Baldwin, eds., *Organic Phosphorus in the Environment*, 269-294.
- 14) Nziguheba, G. and E. K. Bünemann (2005) Organic phosphorus dynamics in tropical agroecosystems. In: B. L. Turner, E. Frossard and D. S. Baldwin, eds., *Organic Phosphorus in the Environment*, 243-268.
- 15) 岡島秀夫(1984)酸性土壌と養分の保持能. 田中 明(編) 酸性土壌とその農業利用－特に熱帯における現状と将来, 169-193, 博友社.
- 16) Walker, T. W. and J. K. Syers (1976) The fate of phosphorus during pedogenesis. *Geoderma*, 15, 1-19.
- 17) Tanner, E. V. J., P. M. Vitousek and E. Cuevas (1998) Experimental investigation of nutrient limitation of forest growth on wet tropical mountains. *Ecology*, 79, 10-22.
- 18) Cuevas, E. and E. Medina (1988) Nutrient dynamics within amazonian forests II. Fine root growth, nutrient availability and leaf litter decomposition. *Oecologia*, 76, 222-235.
- 19) Hättenschwiler, S., B. Aeschlimann, M.-M. Couëteaux, J. Roy and D. Bonal (2008) High variation in foliage and leaf litter chemistry among 45 tree species of a neotropical rainforest community. *New Phytologist*, 179, 165-175.
- 20) Kitayama, K., N. Majalap-Lee and S. Aiba (2000) Soil phosphorus fractionation and phosphorus-use efficiencies of tropical rainforests along altitudinal gradients of Mount Kinabalu, Borneo. *Oecologia*, 123, 342-349.
- 21) Ribet, J. and J.-J. Drevon (1996) The phosphorus requirement of N₂-fixing and urea-fed *Acacia mangium*. *New Phytologist*, 132, 383-390.
- 22) Osunkoya, O. O., F. E. Othman and R. S. Kahar (2005) Growth and competition between seedlings of an invasive plantation tree, *Acacia mangium*, and those of a native Borneo heath-forest species, *Melastoma beccarianum*. *Ecological Research*, 20, 205-214.
- 23) Wassen, M. J., H. Olde Venterink, E. D. Lapshina and F. Tanneberger (2005) Endangered plants persist under phosphorus limitation. *Nature*, 437, 547-550.
- 24) Inagaki, M. and T. Tange (2014) Nutrient accumulation in aboveground biomass of planted tropical trees: a meta-analysis. *Soil Science and Plant Nutrition*, 60, 598-608.
- 25) Fyllas, N. M., S. Patiño, T. R. Baker, G. Bielefeld Nardoto, L. A. Martinelli, C. A. Quesada, R. Paiva, M. Schwarz, V. Horna, L. M. Mercado, A. Santos, L. Arroyo, E. M. Jiménez, F. J. Luizão, D. A. Neill, N. Silva, A. Prieto, A. Rudas, M. Silveira, I. C. G. Vieira, G. Lopez-Gonzalez, Y. Malhi, O. L. Phillips and J. Lloyd (2009) Basin-wide variations in foliar properties of Amazonian forest: phylogeny, soils and climate. *Biogeosciences*, 6, 2677-2708.
- 26) Hirose, T. (1975) Relations between turnover rate, resource utility and structure of some plant

- populations: a study in the matter budgets. *Journal of the Faculty Science, the University of Tokyo*, 3, 355-407.
- 27) Berendse, F. and R. Aerts (1987) Nitrogen-use-efficiency: a biologically meaningful definition? *Functional Ecology*, 1, 293-296.
- 28) Hiremath, A. J., J. J. Ewel and T. G. Cole (2002) Nutrient use efficiency in three fast-growing tropical trees. *Forest Science*, 48, 662-672.
- 29) Tateno, R. and H. Takeda (2010) Nitrogen uptake and nitrogen use efficiency above and below ground along a topographic gradient of soil nitrogen availability. *Oecologia*, 163, 793-804.
- 30) Watt, M. and J. R. Evans (1999) Linking development and determinacy with organic acid efflux from proteoid roots of white lupin grown with low phosphorus and ambient or elevated atmospheric CO₂ concentration. *Plant Physiology*, 120, 705-716.
- 31) Wasaki, J., T. Yamamura, T. Shinano and M. Osaki (2003) Secreted acid phosphatase is expressed in cluster roots of Lupin in response to phosphorus deficiency. *Plant and Soil*, 248, 129-136.
- 32) Lambers, H., J. G. Bishop, S. D. Hopper, E. Laliberté and A. Zúñiga-Feest (2012) Phosphorus-mobilization ecosystem engineering: the roles of cluster roots and carboxylate exudation in young P-limited ecosystems. *Annals of Botany*, 110, 329-348.
- 33) Lambers, H., F. S. Chapin III and T. L. Pons (2008) *Plant Physiological Ecology* (Second Edition). Springer-Verlag, New York.
- 34) Olde Venterink, H. and S. Güsewell. (2010) Competitive interactions between two meadow grasses under nitrogen and phosphorus limitation. *Functional Ecology*, 24, 877-886.
- 35) Fujita, Y., P. C. Ruiter, M. J. Wassen and G. W. Heil (2010) Time-dependent, species-specific effects of N : P stoichiometry on grassland plant growth. *Plant and Soil*, 334, 99-112.
- 36) Houlton, B. Z., Y.-P. Wang, P. M. Vitousek and C. B. Field (2008) A unifying framework for dinitrogen fixation in the terrestrial biosphere. *Nature*, 454, 327-330.
- 37) Khanna, P. K. (1997) Nutrient cycling under mixed-species tree systems in southeast Asia. *Agroforestry Systems*, 38, 99-120.
- 38) Lee, Y. K., D. K. Lee, S. Y. Woo, P. S. Park, Y. H. Jang and E. R. G. Abraham (2006) Effect of *Acacia* plantations on net photosynthesis, tree species composition, soil enzyme activities, and microclimate on Mt. Makiling. *Photosynthetica*, 44, 299-308.
- 39) He, H., T. M. Bleby, E. J. Veneklaas and H. Lambers (2012) Arid-zone *Acacia* species can access poorly soluble iron phosphate but show limited growth response. *Plant and Soil*, 358 119-130.
- 40) Ae, N., J. Arihara, K. Okada, T. Yoshihara, and C. Johansen (1990) Phosphorus uptake by pigeon pea and its role in cropping systems of the Indian subcontinent. *Science*, 248, 477-580.
- 41) Redfield, A. C. (1958) The biological control of chemical factors in the environment. *American Scientist*, 46, 205-221.
- 42) Reich, P. B. and J. Oleksyn (2004) Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101, 11001-11006.
- 43) Kerkhoff, A. J., B. J. Enquist, J. J. Elser and W. F. Fagan (2005) Plant allometry, stoichiometry and the temperature-dependence of primary productivity. *Global Ecology and Biogeography*, 14, 585-598.
- 44) Koerselman, W. and A. F. M. Meuleman (1996) The vegetation N : P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology*, 33, 1441-1450.
- 45) Yuan, Z. Y. and H. Y. H. Chen (2009) Global trends in senesced-leaf nitrogen and phosphorus. *Global Ecology and Biogeography*, 18, 532-542.
- 46) Yuan, Z. Y. and H. Y. H. Chen (2009) Global-scale patterns of nutrient resorption associated with latitude, temperature and precipitation. *Global Ecology and Biogeography*, 18, 11-18.
- 47) Townsend, A. R., C. C. Cleveland, G. P. Asner and M. M. C. Bustamante (2007) Controls over foliar N : P ratios in tropical rain forests. *Ecology*, 88, 107-118.
- 48) Yu, Q., Q. Chen, J. J. Elser, N. He, H. Wu, G. Zhang, J. Wu, Y. Bai, X. Han (2010) Linking stoichiometric homeostasis with ecosystem structure, functioning and stability. *Ecology Letters*, 13, 1390-1399.
- 49) Alvarez-Clare, S., M. C. Mack and M. Brooks (2013) A direct test of nitrogen and phosphorus limitation to net primary productivity in a lowland tropical wet forest. *Ecology*, 94, 1540-1551.
- 50) Mayor, J. R., S. J. Wright and B. L. Turner (2014) Species-specific responses of foliar nutrients to long-term nitrogen and phosphorus additions in a lowland tropical forest. *Journal of Ecology*, 102, 36-44.
- 51) Richardson, S. J., R. B. Allen and J. E. Doherty (2008) Shifts in leaf N : P ratio during resorption reflect soil P in temperate rainforest. *Functional Ecology*, 22, 738-745.
- 52) Inagaki, M., K. Kamo, K. Miyamoto, J. Titin, L. Jamalung, J. Lapongan and S. Miura (2011) Nitrogen and phosphorus retranslocation and N : P ratios of litterfall in three tropical plantations: luxurious N and efficient P use by *Acacia mangium*.

- Plant and Soil*, 341, 295-307.
- 53) Dent, D. H., R. Bagchi, D. Robinson, N. Majalap-Lee and D. F. R. P. Burslem (2006) Nutrient fluxes via litterfall and leaf litter decomposition vary across a gradient of soil nutrient supply in a lowland tropical rain forest. *Plant and Soil*, 288, 197-215.
- 54) 稲垣昌宏(2012)マレーシアサバ州におけるマンガウムアカシア人工林の養分利用と荒廃地回復機能に関する研究, 東京大学学位論文.
- 55) Aggangan, N. S., H. K. Moon and S. H. Han (2010) Growth response of *Acacia mangium* Willd. seedlings to arbuscular mycorrhizal fungi and four isolates of the ectomycorrhizal fungus *Pisolithus tinctorius* (Pers.) Coker and Couch. *New Forests*, 39, 215-230.
- 56) Ostertag, R. (2010) Foliar nitrogen and phosphorus accumulation responses after fertilization: an example from nutrient-limited Hawaiian forests. *Plant and Soil*, 334, 85-98.
- 57) Tully, K. L., T. E. Wood, A. M. Schwantes and D. Lawrence (2013) Soil nutrient availability and reproductive effort drive patterns in nutrient resorption in *Pentaclethra macroloba*. *Ecology*, 94, 930-940.
- 58) Fujita, Y., H. Olde Venterink, P. M. van Bodegom, J. C. Douma, G. W. Heil, N. Hölzel, E. Jabłońska, W. Kotowski, T. Okruszko, P. Pawlikowski, P. C. de Ruiter and M. J. Wassen (2014) Low investment in sexual reproduction threatens plants adapted to phosphorus limitation. *Nature*, 505, 82-86.



稲垣 昌宏/Masahiro INAGAKI

1970年愛知県出身。1994年京都大学農学部卒。2012年博士(農学)取得。国立研究開発法人 森林総合研究所九州支所主任研究員。専門は森林土壌学。国際農林水産業研究センター在籍時にマレーシアサバ州森林研究所に長期研究員として2年9か月滞在。当時の経験から、人工林土壌での養分の供給量と樹木側の必要量とのバランスに興味をもつ。また、湿潤熱帯地域のマメ科植物の養分利用の特異性と、そのことが窒素とリンの広域循環に及ぼす影響に注目している。著書に『早生樹－産業植林とその利用, 2章:産業植林と環境』(海青社)。