



Title	堆積有機物層の養分レジムとその管理に関する研究
Author(s)	高橋, 正通
Degree Grantor	北海道大学
Degree Name	博士(農学)
Dissertation Number	乙第4772号
Issue Date	1995-03-25
DOI	<a href="https://doi.org/10.11501/3101652">https://doi.org/10.11501/3101652</a>
Doc URL	<a href="https://hdl.handle.net/2115/51276">https://hdl.handle.net/2115/51276</a>
Type	doctoral thesis
File Information	000000285230.pdf



堆積有機物層の養分レジムとその管理に関する研究

高橋正通

①

堆積有機物層の養分レジムとその管理に関する研究

高橋 正 通

## 目次

1. 緒論	1
2. 堆積有機物の形態と堆積量	
2.1 堆積様式と森林植生	9
2.2 堆積量および栄養塩プールと立地環境	20
2.3 粗大有機物の意義	38
3. 堆積有機物の状態変化と栄養塩の放出	
3.1 リターの碎片化過程	48
3.2 堆積有機物のサイズと栄養塩濃度	59
3.3 落葉分解菌群の役割	77
4. 人為の影響下における堆積有機物層の変化とその制御	
4.1 温帯広葉樹林の伐採および萌芽成長過程における 変化とその制御	91
4.2 スギ林の伐採後の変化とその制御	110
5. 森林土壌における堆積有機物層の養分環境形成における役割	138
6. 結論	145
謝辞	148
引用文献	149
写真	

## 1. 緒論

森林土壌の最表層は落葉落枝（リター）とそれが分解しつつある有機物層に覆われていることに特徴がある。林床の堆積有機物層は地表面を物理的に保護し土壌侵食を防いだり（小林・岸岡 1979），地表面で降雨を遮断したり，表層土壌への浸透能を増加させるなど林床の水分環境に与える影響が大きい（村井ら 1975）。さらにリターは土壌の母材のひとつであり重要な土壌生成因子である（Jenny 1941）。またリターの分解にともなう腐植化は腐植物質生成の初期過程として注目されている（Kögel 1986）。一方，リターは森林土壌へ供給される有機肥料であり，土壌生物の作用で無機化した養分は，再び森林植生へ吸収され，森林生態系を循環している。この時，堆積有機物層は養分プールの一形態であり，落葉の分解・無機化過程は養分の有効化過程といえる。森林土壌の肥沃度の形成機構を解明するためには，有機物層中の養分の存在様式と，そこでのリターの分解過程に関する研究が不可欠である。

リターの分解と森林の肥沃度の関係に着目したのは，デンマーク人の Müller といわれる。彼は 1879 年，有機物層の堆積状態を Muld 型と Mor 型に大別し，その中間型を Muldagtig Mor（ムルド様モル）とした（Bal 1982）。現在，英語ではそれぞれ Mull, Mor, Moder と呼ばれている。Mull はリターの分解が速く，わずかに地表面に堆積するのみである。Mor はリターの分解が遅く，厚くマット状に堆積する。Müller は，Mor 型では樹木の

成長が悪く、Mull型では成長が良く天然更新も盛んであることから、この区分により林地の生産力を分級できることを示した。その後、堆積様式区分をさらに細分する研究がヨーロッパ (Babel *et al.* 1980) や北米 (Wild 1971; Green *et al.* 1993) で発達した。日本でも内田 (1959) が北海道の森林土壌に出現する堆積様式を調査し、ヨーロッパの分類を北海道向けに改良した方法を提案している。使用する用語は若干異なるが、これらの方法はいずれもMull, Moder, Morを基本型とし、層位の厚さや分解者の活動を反映する形態的特徴によって細分している。すなわち土壌動物の活動による土壌構造の形状や菌糸の分布やその発達状態、根系の分布などによって区分し、層厚が薄く堆積有機物層に特徴が表れにくいMull型ではA層の特徴を加味して区分している。

日本の林野土壌分類 (土しょう部 1976) では堆積様式を定義していない。しかし亜群の分類に、土壌の断面形態とくに有機物の堆積様式とA層の発達程度、土壌構造の形状などを重視して詳細に解説しており、林野土壌分類は有機物層の堆積様式も分類基準に包括している。このように林床の有機物の堆積様式は少なくとも温帯から亜寒帯にかけての森林土壌の肥沃度と密接に関わっている。

堆積有機物は堆積腐植と呼ばれることも多いが、腐植という用語は新鮮な植物遺体などを含まない。腐植物質は、新鮮な有機物が土壌生物によって分解され、分解産物から生成した暗色の高分子有機化合物であり、生体成分や既知の化合物は非腐植物質として区別される。また英語でも堆積有機物を

Organic layer, Humus layer, Forest floor, duff, Litter layer などと呼ばれ統一されていないのが現状である。本論文では、新鮮な植物遺体も含めて取り扱い、かつ、腐植物質と区別するため、堆積有機物という用語を使用する。また堆積有機物の層位命名については古くから L, F, H という層位区分が用いられ、林野土壌調査でも使用されている（林野庁 1955）。その定義は、L 層はほとんど未分解のリターや草本の植物遺体からなる層位である。F 層は土壌動物や土壌微生物による分解作用によって破碎され、植物遺体の原型は失われているが、肉眼で元の組織が認められる程度の分解段階にあるものからなる。H 層は、肉眼で元の組織は判別できないほど分解が進み腐植化が進んだ層位である。一方、Soil Taxonomy (1992) では L, F, H 層にほぼ相当するものとして Oi, Oe, Oa 層と命名している。FAO (1990) では陸成の堆積有機物には O 層と、泥炭などの半陸成の有機物には H 層と命名している。Soil Taxonomy や FAO による土壌分類は世界中で使用されているが、森林分野の研究では現在でも L, F, H を使用することが多い。カナダでは陸成の堆積有機物には L, F, H を、半陸成の有機物は Of, Om, Oh (それぞれ Soil Taxonomy の Oi, Oe, Oa に相当) を用いている (Green *et al.* 1993)。さらに各層位を定義に基づいて細分することも行われるが、その方法は研究者によって異なり、統一した方法が確立していない。本論文では L, F, H を層位名として採用し、各層位の細分は、肉眼的な形態が異なる場合に上から順に 1, 2, ... と付加記号を付け区分した。また陸成の堆積有機物のみを研究対象としている。

以上のような形態学的な研究が進む一方、物質循環についての概念が生態学の分野で確立し、森林生態系においても 1960 年代から定量的研究が行われた。物質の生産過程は林学の分野でもかなりの研究実績があったが、植物体に固定された物質の分解過程については非常に乏しいものであった。Müller 以来、堆積様式は分解過程の違いを反映し、それが生産過程までも支配することが示唆されていたが、定量的研究はなされなかった。森林生態系の物質循環では、樹木の一次生産のほとんどが最終的に分解系へ入るので、分解の経路と速度を明らかにすることは、物質循環を完結させるためには不可欠である。有機物の堆積様式が森林土壌の肥沃度と関係が深いという Müller の指摘を、分解者である土壌動物や微生物の機能の面から裏付けようという研究がこの頃から多数開始された (Macfadyen 1961; Kitazawa 1977; Wolters 1991 など)。分解系における有機物から無機物への変換の場がまさに堆積有機物の形態学的研究で定義される有機物層から鉱質土壌の最表層部分なのである。

堆積有機物の量とその堆積様式は、リターフォール量とその性質およびそれを分解する土壌動物や微生物などの活動との関係で決まるが、分解者を取りまく環境要因は、それらの活動を支配するので、環境要因から有機物分解および物質循環の大局的な視点が得られる。林床の堆積有機物量は熱帯地域で少なく、寒帯で多いことが観測されていたが、Olson (1963) は有機物の堆積量と緯度とは直線的な関係があることを示した。しかし Vogt *et al.* (1986) はさらにデータを収集し、世界の森林のリター生産、分解と植生帯

や緯度との関係を解析し直したところ、北緯 40 度以下では植生タイプによる堆積量の違いは認められないとしている。しかし、もう少し狭い範囲で比較すると、四手井・堤 (1962) は、日本の森林の堆積有機物の集積重量を、植生帯別に整理し、暖かさの指数と集積量の関係が反比例することを示した。また同じ植生帯でも土壌条件により集積量が異なり、ブナ林での微地形や土壌型による堆積量の違いが報告されている (丸山ら 1977)。さらに堆積有機物層は土壌の最表層にあるため、環境変化の影響を受けやすい。地球規模の気候変動や人為的な植生の改変にともなう有機物の動態を予測するためには、森林生態系のさまざまな環境要因と有機物蓄積との関係を明らかにすることが必要である。

森林の物質生産を支える森林土壌の肥沃度の発現機構を解明するためには、リターの分解過程の研究が重要である。分解系における養分の動態、すなわち、森林植生に固定された養分がどのくらいリターとして還元され、その後どのような分解者がどのくらいの速さで分解し、それにともないどのような養分が解放されるか、さらに解放された養分を誰がどのように利用するかなどについて、森林-土壌系列ごとに研究する必要がある。

まず、新鮮な植物遺体から出発するリターの分解は、物理的な破碎の過程と化学的な変質過程に分けられる。物理的な碎片化は主に土壌動物が行う (青木 1973)。はじめ土壌動物はリターを餌として消費するので分解の第一人者と考えられてきた (Darwin 1881)。特にリターの分解の速い Mull 型ではみみずなどの大型土壌動物が多い。しかし土壌動物による分解は予想よ

りずっと小さく 10%以下ということが明らかとなり、土壤動物の分解に対する役割はリターを碎片化することにあると考えられるようになった（北沢 1973）。しかし土壤動物の糞は微生物分解を受けやすく、化学的変質と最終的な分解が促進されるといわれる。Ohta and Kumada (1977a) や金沢ら (1977) はリターの物理的破碎にともなう形態の変化と、腐植化度、有機物組成の変化を調べ、これらの過程はそれぞれ独立して進行するものではなく、相互に作用しながら腐朽分解し、腐植化することを明らかにしたが、このことは土壤動物と土壤微生物の相互作用の結果と考えられる。さらに碎片化された微細な有機物が石英砂カラム内を深くまで移動するという実験結果から、土壤動物によって破碎された有機物が土壤断面内の移動形態としても重要であることが示唆された (Ohta *et al.* 1986)。このような有機物の碎片化と腐植化との関係は彼らの研究によって明らかとなった点が多い。しかし、碎片化にともなう養分の動態についての研究は進んでいない。リターの物理的破碎の過程を明らかにし、土壤動物によって形成されたと考えられる微細な有機物の形態や養分の放出特性などを解明し、養分環境形成への碎片化の意義を明らかにする必要がある。

一方、物理的破碎に対し、微生物分解は微生物が体外に分泌する酵素によって有機物の骨格を溶解する生化学的な分解である。有機物層が厚い Mor や Moder 型の土壤では、細菌/糸状菌比が小さく、菌類の働きが重要といわれる (加藤・鈴木 1979)。さらに森林生態系のリターの有機物組成から見た特性は、草本に比較して難分解性の化学構造をもつリグニンに富んでい

ることである。そのためリターの分解速度を制御する因子としてリグニンと窒素含量が重要であることが指摘されている (MacClougherty and Berg 1987)。またリグニンを代謝できる分解者は担子菌類にほぼ限られる。樹病学の分野では立木の腐朽を起こす白色腐朽菌の研究は多いが (今関・青島 1955), リターを分解する落葉分解菌にもリグニン分解力の強い菌があり, 林床の養分動態に影響が大きいと推察される。Hintikka (1970) はフィンランドの森林の堆積有機物層における白色腐朽菌の種類, その生理生態的特性を研究し, 強力な分解力と無機態窒素の集積を報告している。森林に特有な落葉分解菌を通じた物質循環経路として, 特にリグニン分解力が強く, 堆積有機物層に白色腐朽のシロを形成する *Collybia* 属の落葉分解菌の役割について注目してみたい。

最後に, 安定な生態系での有機物堆積量は, リターフォールと分解速度の動的平衡状態を表しているが, 人間の行う森林施業はこの平衡を攪乱する。特に森林伐採はリターフォールを停止させるとともに, 林床の環境を激変させ, 分解系を大きく変化させる。伐採にともない植物による養分吸収が停止し循環が断ち切られると, 生態系から養分が流出し, 土壌肥沃度の低下や  $\text{CO}_2$ ,  $\text{N}_2\text{O}$  により環境へ悪影響をおよぼすことが懸念されている (Bormann and Likens 1979; Vitousek and Melillo 1979; Breemen and Feijtel 1990)。本研究では, 暖温帯低山の主要植生であるコナラ・クヌギ林および日本の代表的人工林であるスギ林を対象に, 伐採にともない生じる枝や梢端などの粗大有機物からなる枝条の状態変化を解析し, 養分環境管理のための制御について検

討した。全木集材などにより枝条をすべて持ち出すと、未熟土など土壌の養分状態が悪い土壌では植栽木の初期成長が劣るという報告がある（真田ら1977）。日本では一般に枝や梢端などの枝条を林地に残さず伐採方法を採用するが、伐採にともなう枝条などの粗大有機物の養分的意義を明らかにすることは、森林土壌の肥沃度を長期間維持する上で欠かせない。

本研究の目的は、森林生態系における堆積有機物の堆積要因を明らかにするとともに、リターの物理的、化学的分解にともなう養分の放出過程を解明し、堆積有機物層の養分プールとしての役割を評価すること、さらに、それらの結果を踏まえ、森林伐採にともない生じる枝条などの粗大有機物の制御を通じて、伐採にともなう養分環境の維持・管理について検討することにある。

## 2. 堆積有機物の形態と堆積量

### 2.1 堆積様式と森林植生

#### 目的

堆積有機物層はその形態により L, F, H 層と区分され、生物・気候条件に応じた層序を成す。新鮮落葉の養分濃度は樹種によって大きく異なる（森田 1972）が、分解にともなって土壌生物の影響やその場の立地環境の影響を十分に強く受けるようになる。落葉分解にともなう有機物層中の成分濃度変化は、有機物の分解にともなう養分の放出、無機化と、分解者である菌類の増殖による菌体への取り込み、有機化などの分解系の各プロセスを反映するものと考えられる。

落葉分解にともなう成分濃度変化についての研究は、リターバッグを用い落葉の成分濃度を経時的に測定することによって行われることが多い。しかしこの方法はメッシュの大きさに比べて試料が細かくなると回収できなくなり、またメッシュを細かくすると、土壌動物の侵入ができず、またバッグ内の湿度などが変わり微生物相が変化する欠点がある（St. John 1980）。その点を考慮して、ここでは実際に林床に堆積している状態の有機物層をまず分析することにした。ただしこの場合、その形態に至るまでの経過時間および分解した絶対量がわからないため、分解率、回転率、成分の無機化・有機化などを量的に評価できない。

落葉の養分濃度、栄養的価値は、一般に針葉樹と広葉樹で異なり、広葉樹

の方が高い（森田 1972; Swift *et al.* 1979）。針葉樹の落葉などは分解し難く、Mor 型の堆積有機物層が発達し、広葉樹は分解しやすく Mull 型となることが多い（Handley 1954）。ここでは日本の各種広葉樹林と針葉樹林の有機物層の養分濃度を各層位毎に比較し、森林植生の違いがどのくらいの層位まで影響するのかを検討した。

## 調査地および分析方法

### 調査地

表 2.1.1 に堆積有機物の層位毎の炭素および養分濃度を比較した樹種とその試料採取場所を示した。1 m x 1 m または 50 cm x 50 cm の枠を樹幹から 1 m 以上離して林床に置き、L, F, H を層位毎に集めた。分解の程度でさらに区分できる場合には細分した。

### 化学分析

試料は風乾後 0.25mm 以下に粉碎したものをを用いた。微粉碎試料を硝酸-過塩素酸で湿式灰化し、Ca, Mg, K, Na は原子吸光法、P はモリブデンプルーによる比色法によって定量した。C および N は C-N コーダー（柳本製作所 MT-600）で定量した。結果はすべて乾燥（70 °C）重量当たりで表した。

表 2.1.1 調査地の概況

調査地名	植生	林齢	土壌型 <sup>1)</sup>	堆積様式	斜面位置	標高 m	調査地
<b>広葉樹</b>							
十王町	コナラ・クヌギ	40	BD(d)	Moder	尾根	90	茨城県 十王町
笠間実験林1	コナラ	41	BD(d)	Mull	斜面上部	220	茨城県 八郷町
笠間実験林2	コナラ	41	BD	Mull	斜面中部	300	茨城県 八郷町
森林総研	コナラ	7	BD	Moder	平地	24	茨城県 莖崎町
会津田島	ミズナラ	(30)	BA	Moder	斜面上部	1080	福島県 田島町
清澄荒櫓沢	アカガシ, シキミ, スタジイ	86	BB	Moder	尾根	335	千葉県 君津市
清澄札郷	アカガシ	42	BD(d)	Moder	斜面中部	220	千葉県 君津市
清澄堂沢	ウラジロガシ	94	BD	Mull	斜面下部	210	千葉県 君津市
南伊豆	スタジイ, アカガシ	52	BD(d)	Moder	斜面中部	170	静岡県 南伊豆町
越後湯沢3	ブナ	天然林	Pwi	Moder	斜面中部	1440	新潟県 越後湯沢町
ぶな平	ブナ	天然林	BD	Mull	斜面中部	1470	福島県 檜枝また村
玉野1	メノキシロソカシア	20	lm	Mull	斜面中部	n. d.	岡山県 玉野市
玉野2	アサカシア	20	lm	Moder	斜面上部	70	岡山県 玉野市
玉野3	ヤマモモ	20	lm	Mull	斜面下部	40	岡山県 玉野市
高知1	ヤマモモ	15	BD	Mull	平地	n. d.	高知県 高知市
高知2	ウバメガシ	20	BD	Mull	斜面中部	n. d.	高知県 高知市
<b>針葉樹</b>							
むつ1	ヒノキ	天然林	BD	Moder	斜面中部	280	青森県 むつ市
むつ2	ヒノキ	天然林	Pwi	Mor	斜面中部	360	青森県 むつ市
木曽	ヒノキ	天然林	Pwi	Moder	斜面中部	n. d.	長野県 木曽福島町
五戸	アカマツ	(40) <sup>1)</sup>	BD(d)	Moder	斜面中部	130	青森県 五戸町
東海1	クマツ	(10)	lm	Mor	平地	3	茨城県 東海村
塩原	ハイマツ	天然林	PD3	Moder	尾根	1780	栃木県 大田原営林署
日塩1	カラマツ	73	BID	Moder	斜面上部	1190	栃木県 矢板営林署
国師岳	コメツガ, トウヒ, シラヒ	150	PD	Mor	尾根	2210	長野県 川上村
十文字峠	コメツガ, ヒメコマツ, 榊コ	天然林	PD	Mor	尾根	2010	長野県 川上村
王滝	コウヤマキ, ヒノキ	245	PD3	Mor	斜面上部	1230	長野県 王滝営林署
高原山4	ヒノキ	(40)	BB	Moder	尾根	770	栃木県 矢板市
矢板1	スギ	55	BD	Mull	斜面下部	470	栃木県 矢板市
越後湯沢2	スギ	71	BD(d)	Moder	斜面下部	1020	新潟県 越後湯沢町
清澄2	スギ	80	BD	Mull	斜面下部	220	千葉県 君津市

1) 土壌部 (1976)

### 統計分析

分析値は広葉樹, 針葉樹毎に1元要素分散分析で層位間の検定を行い, 差が有意な場合は Turkey の方法で対比した。針葉樹と広葉樹の比較は t 検定で行った。

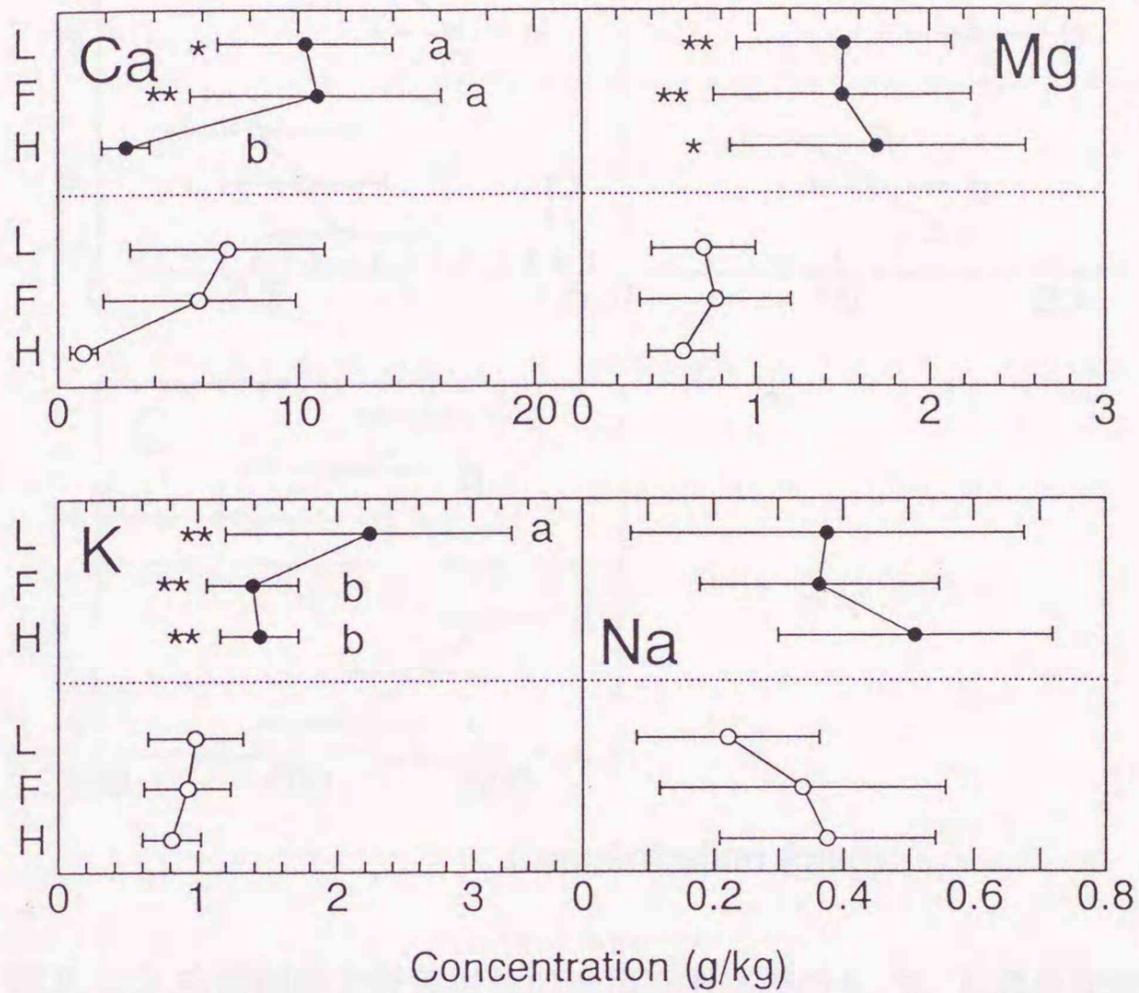


図 2.1.1 広葉樹林と針葉樹林の堆積有機物層の Ca, Mg, K, Na 濃度比較  
 ● : 広葉樹, ○ : 針葉樹の平均値, 横線は標準偏差。同じアルファベットは層位間で有意な差がない。アルファベットの無いグラフはすべての層位間で有意な差がない。また, 同じ層位を広葉樹と針葉樹で比較して, \*は 5%, \*\*は 1%で差が有意。

## 結果

各成分毎に平均濃度を比較すると, Ca は L, F 層で針葉樹より広葉樹の方が有意に高いが, H 層で広葉樹の濃度低下が大きく, 針葉樹と広葉樹の差が有意でなくなった (図 2.1.1)。Mg は各層位とも広葉樹の方が有意に高かったが, 層位間の変化はほとんどなかった。K もすべての層位で広葉樹の方

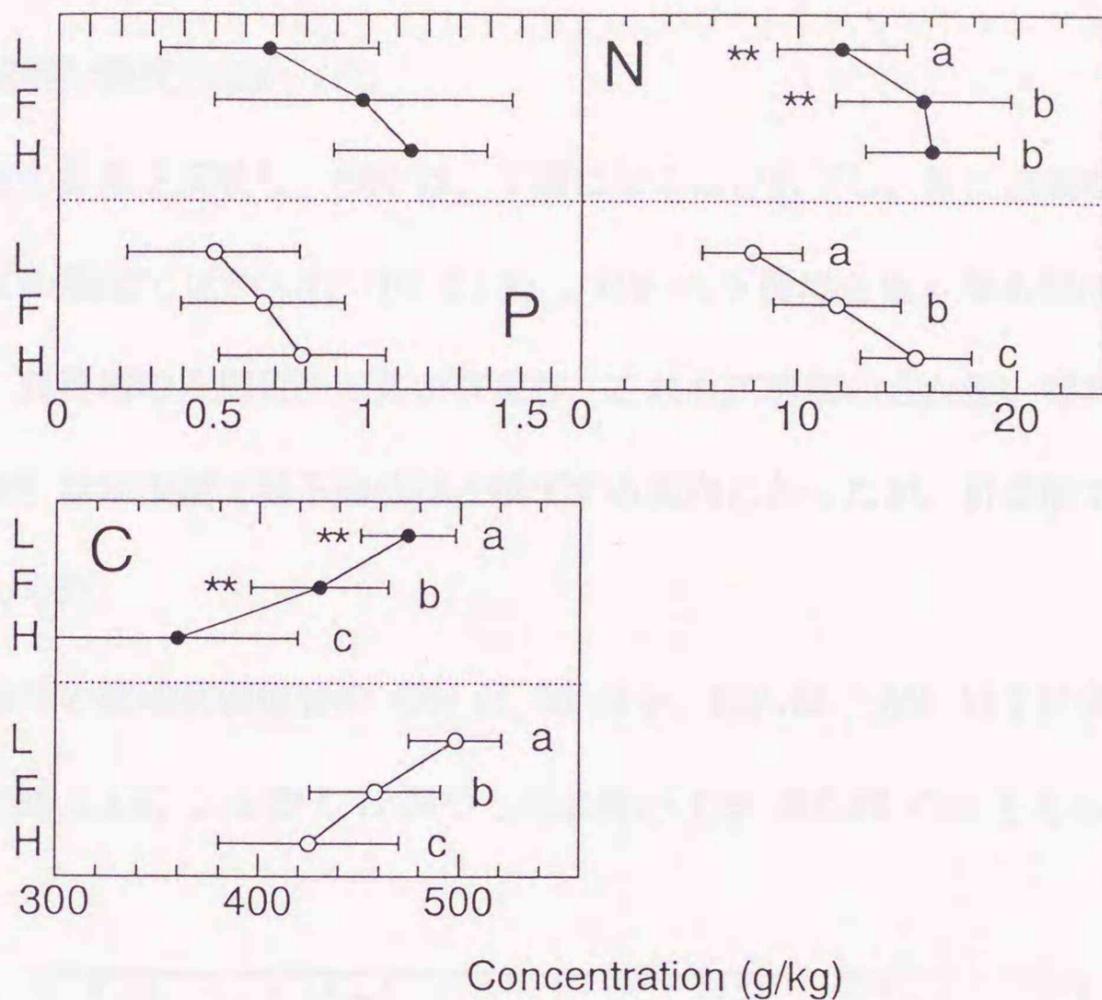


図 2.1.2 広葉樹林と針葉樹林の堆積有機物層の P, N, C 濃度比較  
凡例は図 2.1.1 と同じ

が有意に高かった。広葉樹の場合 L から F 層になる段階で濃度低下が大きいが、針葉樹では層位間の変化はほとんどなかった。Na は濃度が低く、広葉樹と針葉樹および層位間でいずれも有意な差ではなかった。P は L, F, H 層と下層になるほど濃度が高くなる傾向にあり、また広葉樹の方が高い傾向があったが、差は有意でなかった (図 2.1.2)。N も P と同様下層になるほど高濃度になり、広葉樹で針葉樹より L 層および F 層で有意に高かったが、H 層では F 層と差がなく、一方、針葉樹では下層になるにしたがい直線的に高濃度になり、H 層では広葉樹と針葉樹の濃度差は有意でなくなった。C

は広葉樹、針葉樹とも下層になるほど有意に濃度が低下し、かつ L, F 層では広葉樹で濃度が低かった。

以上の結果を反映し、C/N は、下層になるほど低下し、また広葉樹の方がすべての層位で低かった（図 2.1.3）。C/P も下層ほど低くなる傾向にあったが、針葉樹のみ層位間の差が有意り、これも広葉樹の方が低い傾向にあった。N/P は広葉樹では下層位ほど低下する傾向にあったが、針葉樹では変化しなかった。

大部分の堆積有機物層の C/N は 50 以下、C/P は 1,000 以下に集中している（図 2.1.4）。しかし L 層の一部は高い C/N または C/P をもっており、

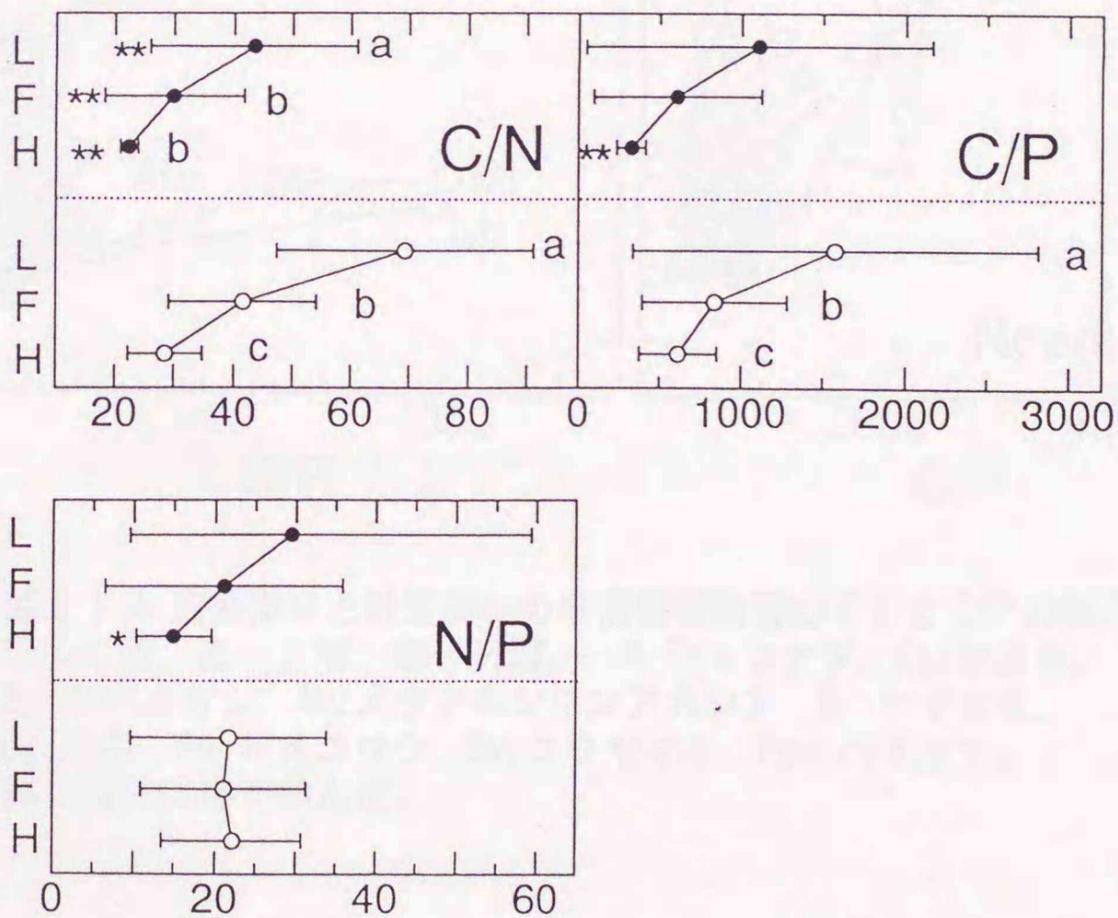


図 2.1.3 広葉樹林と針葉樹林の堆積有機物層の C/N, C/P, N/P 比較  
凡例は図 2.1.1 と同じ

広葉樹ではシャクナゲ (R), クヌギ (Qa), ウバメガシ (Qp) が, 針葉樹ではスギ (Cj) の C/N が高かった。また窒素固定を行い肥料木として用いられるヤマモモ (Mr), メラノキシロンアカシア (Am) が C/N は低いながら C/P は高かった。針葉樹ではコウヤマキ (Sv), ヒメコマツ (Pv), ハイマツ (Ppu) が C/N, C/P とも高い値となっていた。これらの樹種は分解初期の L 層から F1 層になるまでに速やかに低下した。

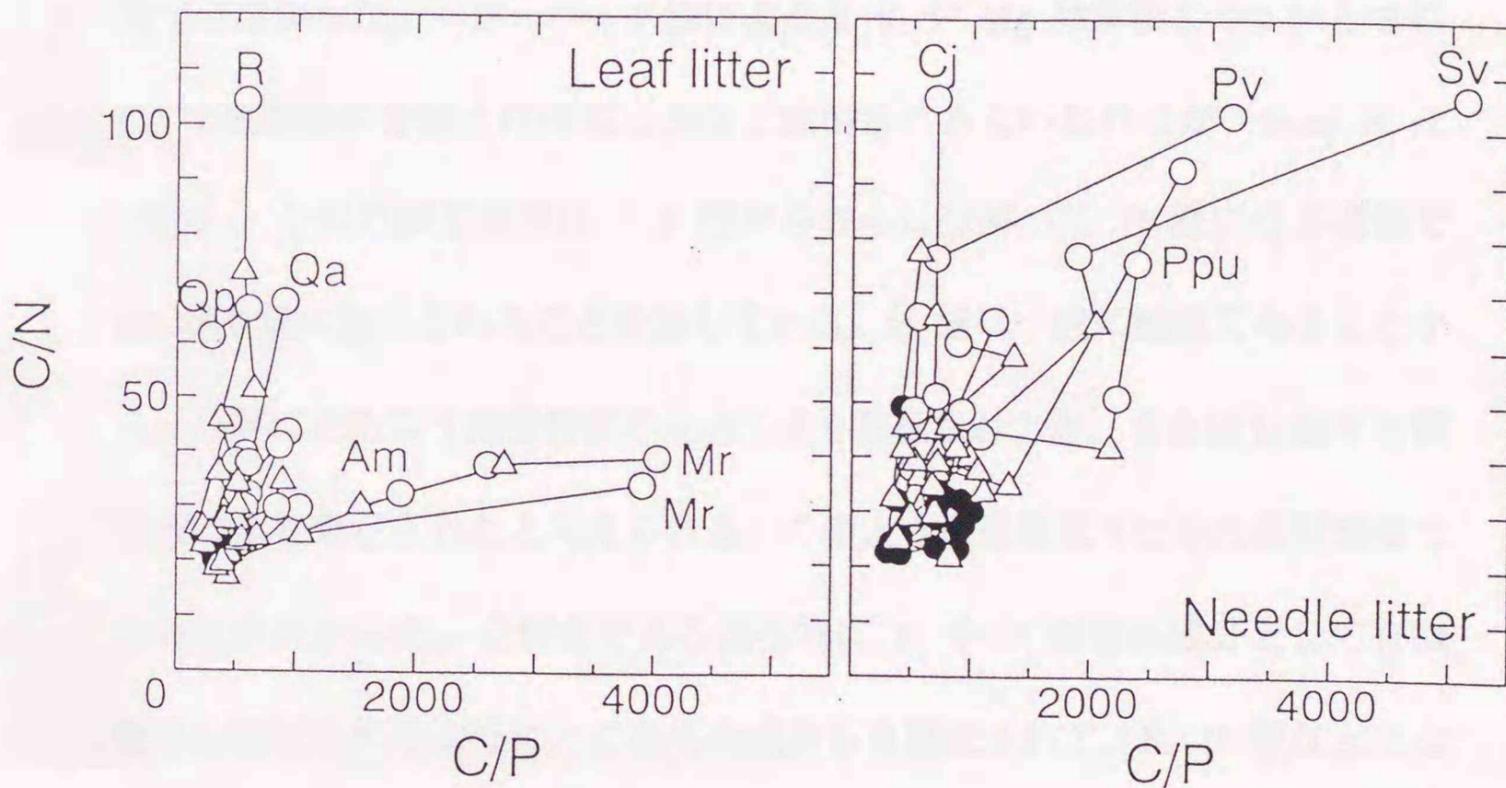


図 2.1.4 広葉樹林と針葉樹林の堆積有機物層の C/N と C/P の変化  
 ○ : L 層, △ : F 層, ● : H 層。 R: シャクナゲ, Qa: クヌギ,  
 Qp: ウバメガシ, Am: メラノキシロンアカシア, Mr: ヤマモモ,  
 Cj: スギ, Pv: ヒメコマツ, Sv: コウヤマキ, Ppu: ハイマツ。  
 同じ森林は線で結んだ。

### 考察

L 層から F 層に変化するとき広葉樹の K のみ有意に減少したが, 他の養分濃度はほとんど減少しなかった。分解初期の K の溶脱はさまざまな樹

種で観測されているが (Gosz *et al.* 1973), 一般に K の溶脱は広葉樹で多く, 厚いクチクラ層をもつ常緑針葉樹で少ない傾向があるという (岩坪 1989)。この研究においても同様のことが確認され, K 以外の養分元素は有機物の分解と同じ程度に放出・溶脱されたためにみかけ上濃度が変化しなかったものと考えられる。

F 層から H 層にかけては広葉樹の Ca 濃度の低下が激しく, 針葉樹の Ca も低下傾向にある。その他の塩類の変化は L から F 層の変化と同様有意ではなかった。リターバッグ法によると K や Mg は溶脱しやすいとされ, Ca は有機物の分解とほぼ同じ速度で放出されるといわれるが (Gosz *et al.* 1973), 今回の調査結果は, F 層からさらに分解して H 層になる過程で Ca が多量に放出されることを示している。H 層は一般に酸性であることから, 分解にともなう酸性物質の生成により溶脱されたか, または H 層中の植物根により吸収されたと考えられる。このような濃度低下は他の塩類濃度では見られなかった。分解者である微生物に N や P が菌体成分として有機化され固定されるように, これらの成分も有機化されて, F, H 層などにとどまる可能性がある。土壌の微生物バイオマスへの養分固定量を測定すると, Ca はバイオマスとして固定されないという結果が得られている (Díaz-Raviña *et al.* 1993)。下層の分解過程で Ca 濃度が特異的に低下することは, 各養分に対する分解者の要求度の違いも表れていると考えられる。

微生物の要求度が高く分解初期から取り込まれる元素として N と P がよく知られている。これらは分解とともに濃度が上昇し, その結果 C/N と

C/P は C 濃度の低下よりさらに大きく低下する。この低下は L の中でも濃度の低い針葉樹で大きい。C/N, C/P の大きな落葉では初期の低下は速く、比較的原形を留める F 層上部までに C/N が 50 以下, C/P が 1,000 以下に低下している。C の無機化に対し, N や P の無機化速度が相対的に遅いためであるが, 積極的な N の固定や P の濃縮が起こっている可能性もある。すなわち分解初期には非共生菌による窒素固定活性が高く (Nioh and Haruta 1986; 嶋ら 1992), また N は降雨などによって系外から供給される。P は雨水中の濃度が低いが, 菌類が下層で吸収した P を転流し, 濃縮することも考えられる。

広葉樹の L 層の N 濃度は高く, その分解にともなう濃度上昇は F 層で頭打ち傾向となるが, 初期濃度の低い針葉樹では H 層まで直線的に上昇し, H 層では広葉樹と針葉樹の N 濃度の差がなくなる。一方, P 濃度は針葉樹より広葉樹の方が濃度上昇が大きく, H 層では針葉樹で  $0.78 \text{ gkg}^{-1}$  であるのに対し, 広葉樹では  $1.13 \text{ gkg}^{-1}$  と高濃度になる。その結果, N/P は広葉樹では分解が進むにつれ低下する傾向があり, H 層で 15 まで低下するが, 針葉樹では低下せず, H 層でも 22 と高い。これは広葉樹林の方が生息する菌類の P 要求度が高く, P の取り込み保持量が多いことを示す現象と考えられる。

最近提案された Green *et al.* (1993) の分類によると, F 層を有機物の堆積様式を分類するための鍵層位とし, そこでの分解が主として微生物の作用によるものを Mor 型, 土壌動物の作用によるものを Mull 型および Moder

型としている。Mull 型は大型土壌動物が中心に活動するが、Moder 型は中小型動物で、F, H 層が発達するものである。Mull 型はスギ 2 試料を除きすべて広葉樹、Mor 型はブナとシャクナゲ各 1 試料を除き針葉樹林であり、植生と堆積様式の対応関係が認められる。Moder 型では広葉樹林によるものと針葉樹林によるものが混在している（表 2.1.1）。そこで、Moder 型の F 層ではどの程度樹種の影響が残るかを比較した（表 2.1.2）。Ca, Mg, K, N, C/N で広葉樹と針葉樹の違いが認められ、Moder 型の F 層においても中小土壌動物より森林植生が有機物層の養分濃度に対し大きな影響をおよぼすことがわかる。Moder および Mor 型の最も分解の進んだ H 層でも広葉樹と針葉樹で比較すると Mg, K, C/N, C/P, N/P で有意な差が認められた。

表 2.1.1 広葉樹林 Leaf と針葉樹林 Needle の Moder 型における F 層の成分濃度(mgg<sup>-1</sup>)比較

	Ca	Mg	K	Na	P	N	C	C/N	C/P	N/P
Leaf	9.71	1.51	1.42	0.33	0.90	18.0	429	24.7	520	21.1
Needle	5.20	0.84	0.94	0.42	0.70	11.3	445	41.8	715	17.7
t-test <sup>1)</sup>	*	*	**			**		**		

1) 広葉樹と針葉樹の濃度の差の有意性, \*:5%, \*\*:1%で有意

Klinka *et al.* (1981) は Green *et al.* (1993) による提案の予備調査として化学成分と堆積様式の間を判別分析により検討し、11 のパラメータ、すなわち pH, C/N, 塩基飽和度, 全 Mg, CEC, 交換性 K, 全 Al, 全 Fe, 全 N, 全 Na, 交換性 Mg 濃度が堆積様式を判定するのに有効であることを示した。本調査における広葉樹と針葉樹の比較でも Mg, K, N, C/N, C/P など有意な差が認められた。Green *et al.* (1993) の分類は、植生の要因を考慮しなくとも土壌の要因のみで堆積様式を分類できることに意義があるが、こ

れまで示したように植生の要因が大きく影響していることは事実である。ただし、今回の植生による区分も、堆積様式の区分も同じような成分に差が認められるので、各元素の分解者による生化学的変化過程をさらに検討し、パラメータの意味を解釈する必要がある。

## 要旨

堆積有機物層の各層毎の養分濃度を、広葉樹を主体とした森林と針葉樹を主体とした森林で比較した。

1. L層では針葉樹より広葉樹の方がすべての養分濃度が高く、NaとP以外は有意な差であった。
2. F層、H層と層位が深くなり分解が進むにしたがい、C濃度が低下し、NとP濃度が上昇した。広葉樹ではF層になる段階でK濃度が急減した。
3. H層ではF層と比べてCaのみが有意に低下した。H層における広葉樹と針葉樹の比較では、Ca, Na, NおよびC濃度は差が認められなかったが、その他の成分とC/N, C/P, N/Pは依然有意な差があった。
4. 堆積有機物層への養分の残存性、集積性に関しては、樹種の特徴が分解の最終段階まで影響した。

## 2.2 堆積量および栄養塩プールと立地環境

### 目的

2.1 節では、堆積有機物の養分濃度は植生、特に広葉樹と針葉樹の違いによる影響が大きいことを示した。森林生態系の物質循環を考えるうえで、濃度だけでなく、物質プールとしての量的評価を行う必要がある。森林生態系の炭素の貯留量は熱帯より寒冷な気候ほど堆積有機物層に集積する割合が大きくなり (Swift *et al.* 1979), 湿性より乾性の土壤水分環境でその割合が大きくなる (堤・片桐 1974)。このような有機物の蓄積と分解にともなう成分の移動、再配分は土壤の生成過程にも影響する (Kononova 1966 ; Ugolini and Edmonds 1973)。また、養分プールも有機物と同様に立地環境によって大きさが変化すると考えられるが、2.1 節で示したように、成分によって分解にともなう養分濃度の変化パターンが異なるので、養分プールサイズも異なると考えられる。

一方、堆積有機物の量は、有機物の供給量であるリターフォール量に対し、それを分解する土壤動物の個体群密度や節食量、土壤微生物相やその活性などの生物化学的要因と、それらを律する温度、水分などの環境条件によって決定される。そのため、森林施業などの地域的な攪乱や酸性雨などの広域の環境変動のような分解系を変化させる要因に対し、堆積有機物量は敏感に反応する。

この章の目的は、日本の各種森林植生における堆積有機物量とそれに含まれる養分量を、著者の野外調査および既報の文献を調査して、整理集約するとともに、安定した閉鎖林において堆積量を決定する立地環境要因との関係を解析することにある。

## 調査および分析方法

### 堆積有機物の重量の測定

堆積有機物の重量の測定方法は、斜面に 1 x 1 m の枠を 5 個、立木の根元を避けて無作為に置き、落葉の分解程度を観察しながら、形態別 (L, F, H 層) に集め、その場でばね秤またはさお秤で重量を測定した。有機物層が厚い場合は 50 x 50 cm の枠とした。秤量後、層位毎にその一部 (1 kg 程度) をビニール袋で持ち帰り、70 °C 乾燥重量を求めた。

### 化学分析

70 °C 乾燥後、試料の一部は、0.25 mm 以下に粉碎し、炭素、窒素含有率は CN コーダー (柳本 MT600) で分析した。また、硝酸・過塩素酸で湿式灰化を行い、Ca, Mg は原子吸光法、K は炎光法、P はバナドモリブデンブルーによる比色法で定量し、養分集積量を計算した。

### 文献調査

文献により日本各地の堆積有機物の集積重量と養分集積量の調査データを収集した。文献で暖かさの指数および降水量が未記載のものは、森林立地図 (森林立地懇話会編, 1972) の暖かさの指数分布図および降水量分布図から

推定した。なお、暖かさの指数は月平均気温 5 °C以上の月を成育期間とみなし、成育期間中の各月の月平均気温から 5 °Cを差し引いた温度の積算値である。

澤田・加藤（1991）によると、ヒノキおよびスギ人工林では林齢 20 年以上で、堆積有機物の集積量が一定になる。安定した閉鎖林での堆積量を求めるために 20 年以上の林齢についてのみ集計した。

### 統計分析

平均値は極端にはずれた値があるとその影響を受けやすいので、今回の集計では、J. W. Turkey らによって開発された中央値とヒンジ散布度による探索的データ解析（Exploratory Data Analysis）を用いた（渡辺ら，1985）。また数量化 I 類によって立地要因から堆積有機物の重量を推定した。

### 結果

著者による調査地の位置、環境条件および堆積有機物の集積量、養分集積量の結果を表 2.2.1 に示した。

これらの結果に文献による調査結果を加え、日本における堆積有機物の集積と立地条件の関係をまとめた。調査データと文献データをあわせると合計 551 点である。日本における堆積有機物の重量の中央値は  $13.1 \text{ Mgha}^{-1}$  であった。堆積有機物集積量全体の度数分布をみると（図 2.2.1），正規分布を

表2.2.1 堆積有機物量調査地点概況と堆積有機物量 (その1)

調査番号	植生	林齢	斜面位置	傾斜	標高	土壌型 <sup>1)</sup>	堆積量 <sup>1)</sup> (乾重)Mg/ha	都道府県	調査地	緯度	経度	調査日
				deg	m					北緯	東経	
むつ1 <sup>3)</sup>	ヒハ	天然林	斜面中部	13	280	BD	58.4	青森県	むつ営林署42林班	41-19-07	141-06-59	'83/9/28
むつ2 <sup>3)</sup>	ヒハ	天然林	斜面中部	25	360	Pw1	69.2	青森県	むつ営林署79林班	41-20-23	141-06-50	'83/9/29
五戸 <sup>3)</sup>	アカマツ	(40) <sup>1)</sup>	斜面中部	23	130	BD(d)	31.6	青森県	五戸町	40-29-38	141-19-25	'83/9/27
八戸 <sup>3)</sup>	アカマツ	35	平地	0	100	BD	19.9	青森県	八戸市大字大久保字大山	40-29-50	141-34-50	'83/9/30
秋田5	フナ	天然林	斜面根部	20	950	PWH3	14.5	秋田県	生保内52林班ね	39-47-43	140-48-48	'80/7/25
秋田6	フナ	天然林	斜面根部	10	900	DBD	23.5	秋田県	生保内52林班ね	39-47-50	140-48-42	'80/7/25
秋田A	スギ	天然林	斜面上部	5	190	gBB	23.8	秋田県	二ツ井町, 能代営林署田代担当区4林班,	40-04-40	140-15-13	'80/7/23
秋田B	スギ	天然林	斜面上部	10	290	gBB	25.1	秋田県	上子阿仁109林班い小	40-00-15	140-14-41	'80/7/24
秋田C	スギ	天然林	斜面上部	20	190	gBD	14.3	秋田県	能代市二ツ井町, 能代営林署田代担当区4	40-04-43	140-15-13	'80/7/23
ぶな平	フナ	天然林	斜面中部	20	1470	BD	24.6	福島県	山口営林署尾瀬国有林(A)62林班	36-59-36	139-18-43	'86/6/5
全津田島 <sup>3)</sup>	ミナナ	(30)	斜面根部	30	1080	BA	8.6	福島県	田島町糸沢	37-07-40	139-41-11	'85/9/
塩原 <sup>3)</sup>	ハイマツ	天然林	斜面根部	5	1780	PD3	130.0	栃木県	大田原営林署西那須野国有林190林班	37-02-36	139-48-13	'82/10/27
高原山1	スギ	58	斜面根部	30	700	BD(d)	17.1	栃木県	矢板市泉民の森	36-52-29	139-51-17	'84/9/10
高原山2	スギ	37	平地	3	730	BL(d)	12.8	栃木県	今市営林署川治9林班	36-53-29	139-43-31	'84/9/13
高原山3	スギ	58	平地	3	480	BE	19.2	栃木県	矢板市泉民の森	36-51-55	139-51-42	'84/9/11
高原山4 <sup>3)</sup>	スギ	58	斜面下部	18	640	BE	15.1	栃木県	矢板市泉民の森	36-52-36	139-51-15	'84/9/11
高原山5	スギ	(40)	斜面根部	3	770	BB	33.5	栃木県	矢板市泉民の森	36-52-38	139-51-08	'84/11/2
高原山6	スギ	48	斜面中部	35	780	BL(d)	17.5	栃木県	矢板市泉民の森	36-59-40	139-47-35	'84/9/12
高原山7	スギ	48	斜面根部	30	850	BL(d)	7.2	栃木県	矢板市泉民の森	36-59-44	139-47-36	'84/9/12
高原山8	スギ	35	斜面中部	15	730	BD	21.8	栃木県	矢板市泉民の森	-----	-----	'84/9/12
高原山9	スギ	35	斜面下部	25	650	BD	17.8	栃木県	今市営林署川治9林班	36-53-30	139-43-19	'84/9/13
日塩1 <sup>3)</sup>	スギ	35	斜面根部	15	680	BL(d)	14.7	栃木県	今市営林署川治9林班	36-55-55	139-44-19	'84/10/17
日塩2 <sup>3)</sup>	カラマツ	73	斜面根部	5	1190	BD	13.7	栃木県	矢板市泉民の森	36-56-20	139-45-18	'84/10/18
矢板1 <sup>3)</sup>	カラマツ	60	斜面根部	6	1090	BD	22.2	栃木県	矢板市泉民の森	36-52-01	139-51-03	'82/11/7
笠間実験林 <sup>3)</sup>	スギ	55	斜面下部	2	470	BD	19.6	茨城県	笠間市泉民の森	36-10-24	140-10-54	
笠間実験林 <sup>3)</sup>	スギ	74	斜面中部	20	250	BD	12.0	茨城県	笠間市泉民の森	36-10-30	140-11-24	'83/6/23
笠間実験林 <sup>3)</sup>	カラマツ	41	斜面根部	20	220	BD(d)	10.2	茨城県	笠間市泉民の森	36-10-32	140-11-26	'83/6/22
高萩試験地 <sup>3)</sup>	カラマツ	41	斜面根部	30	300	BD	11.5	茨城県	高萩試験地, クヌギ肥培試験地	36-41-24	140-41-45	'83/10/19
十王横川1	カラマツ	10	平地	0	50	BD	5.8	茨城県	高萩試験地, クヌギ肥培試験地	36-40-31	140-37-22	'85/11/5
十王横川2	カラマツ	30	斜面根部	10	210	BD	13.2	茨城県	高萩試験地, クヌギ肥培試験地	36-40-31	140-37-23	'85/11/5
十王横川3	カラマツ	30	斜面中部	25	200	BD	10.8	茨城県	高萩試験地, クヌギ肥培試験地	36-40-30	140-37-25	'85/11/5
十王横川 <sup>3)</sup>	カラマツ	25	斜面根部	0	220	BD	17.0	茨城県	高萩試験地, クヌギ肥培試験地	36-40-56	140-40-21	'86/6/11
森林総研	カラマツ	40	斜面根部	5	90	BD(d)	18.6	茨城県	高萩試験地, クヌギ肥培試験地	36-00-20	140-07-48	'84/12/25
西光院1	カラマツ	7	平地	0	24	BD	8.7	茨城県	高萩試験地, クヌギ肥培試験地	36-14-20	140-09-23	'86/9/11
西光院3	スギ	(50)	斜面下部	25	110	BD	18.2	茨城県	高萩試験地, クヌギ肥培試験地	36-14-24	140-09-12	'86/9/11
千代田	スギ	(50)	斜面根部	10	240	BD	16.1	茨城県	高萩試験地, クヌギ肥培試験地	36-10-57	140-13-12	'83/8/10
東海1 <sup>3)</sup>	カラマツ	7	平地	0	35	BD	5.1	茨城県	高萩試験地, クヌギ肥培試験地	36-26-34	140-36-34	'82/8/2
東海2 <sup>3)</sup>	カラマツ	(10)	平地	0	3	Im	44.2	茨城県	高萩試験地, クヌギ肥培試験地	36-26-37	140-36-33	'82/8/2
八郷山1	カラマツ	(40)	平地	0	5	Im	28.7	茨城県	高萩試験地, クヌギ肥培試験地	36-11-02	140-08-24	'86/4/7
八郷山2	カラマツ	20	斜面中部	20	250	BD(d)	11.4	茨城県	高萩試験地, クヌギ肥培試験地	36-53-05	140-16-22	'86/10/9
八郷山3	スギ	(33)	斜面上部	28	480	BB	8.0	茨城県	高萩試験地, クヌギ肥培試験地	36-53-02	140-16-20	'86/10/9
清澄2 <sup>3)</sup>	スギ	(33)	斜面下部	4	420	BE	8.5	茨城県	高萩試験地, クヌギ肥培試験地	35-11-15	140-06-43	'82/8/6
	スギ	80	斜面下部	5	220	BD	19.0	千葉県	東京大学千葉演習林11林班C1			

表2.2.1 堆積有機物量調査地点概況と堆積有機物量 (その2)

調査番号	植生	林齢	斜面位置	傾斜 deg	標高 m	土壌型 <sup>1)</sup>	堆積量 <sup>1)</sup> (乾重) Mg/ha	調査地	緯度	経度	調査日
清澄荒程度 <sup>2)</sup>	アカシ、シキミ、スタシイ	86	尾根	15	335	BB	41.8	千葉県 千葉県演習林24林班B2	35-09-24	140-08-36	86/2/6
清澄札幌 <sup>3)</sup>	アカシ	42	斜面中部	25	220	BD(d)	23.2	千葉県 君津市, 東京大学千葉演習林	35-11-49	140-08-54	82/8/5
清澄堂沢 <sup>2)</sup>	ウラシ、カシ、ツカ	94	斜面下部	20	210	BD	9.2	千葉県 東京大学千葉演習林27林班A1	35-11-55	140-08-43	86/2/7
越後湯沢1 <sup>3)</sup>	アト	(50)	斜面中部	30	800	BD(d)	37.8	新潟県 湯沢町	36-53-54	138-46-02	82/6/9
越後湯沢2 <sup>3)</sup>	スギ	71	斜面下部	10	1020	BD(d)	31.2	新潟県 六日町 営林署二居担当区管内91林班ろ	36-50-04	138-42-20	82/6/9
越後湯沢3 <sup>3)</sup>	アト	天然林	斜面中部	20	1440	Pwi	55.5	新潟県 六日町 営林署三俣担当区21林班れ	36-52-58	138-44-04	82/6/10
越後湯沢4 <sup>3)</sup>	アト	天然林	斜面中部	15	1450	Pwh	48.3	新潟県 六日町 営林署三俣担当区21林班れ	36-53-02	138-44-6	82/6/10
王滝 <sup>3)</sup>	コナギ、ヒハ	245	斜面上部	30	1230	PD3	53.5	長野県 王滝 営林署瀬戸川国有林25林班は	35-46-36	137-34-07	85/10/25
国師岳	コナギ、トウヒ、シラハ	150	尾根	16	2210	PD	60.1	長野県 川上村, 臼田 営林署梓久保50林班	35-52-49	138-40-44	87/6/4
十文字峠	コナギ、ヒメコマツ、スギ、コ	天然林	尾根	26	2010	PD	34.8	長野県 川上村, 臼田 営林署栗毛木場山44林班	35-56-12	138-44-20	87/6/3
大桑村1	ヒノキ	65	尾根	15	850	BD	33.5	長野県 野尻 営林署殿国有林23林班は	35-43-25	137-40-13	80/8/8
大桑村2	ヒノキ	65	斜面上部	15	900	PD3	29.4	長野県 野尻 営林署殿国有林23林班は	35-43-25	137-40-13	80/8/8
北相木村	カラマツ	30	斜面中部	25	1220	BD	21.3	長野県 北相木村 村有林11林班ろ	35-43-28	137-40-15	80/8/7
茶臼岳 <sup>3)</sup>	アサリト、マツ、シラハ、コナギ、スタシイ、アカシ	天然林	尾根	10		PD	46.2	静岡県 静岡市南アルプス	-----	-----	81/10/23
南伊豆 <sup>3)</sup>	スタシイ、アカシ	52	斜面中部	30	170	BD(d)	8.2	静岡県 南伊豆町, 東京大学樹芸研究所	34-38-43	138-51-19	84/10/3
福井1	スギ	(50)	斜面中部	35	250	BD	9.8	静岡県 池田町 相荷	35-52-56	136-20-54	85/10/15
福井2	スギ	65	斜面下部	20	240	BD	11.0	福井県 池田町 金見谷	35-51-59	136-19-32	85/10/16
福井3	スギ	108	斜面中部	5	430	BD	13.6	福井県 池田町 金見谷	35-54-19	136-23-19	85/10/16
福井4	スギ	55	斜面下部	20	300	BD	9.8	福井県 池田町 金見谷	35-54-21	136-23-15	86/10/17
安富1	スギ	36	尾根	26	400	BB	15.7	兵庫県 安富町	35-00-17	137-36-56	86/10/3
安富2	スギ	36	斜面下部	30	325	BD	11.6	兵庫県 安富町 未広	35-00-22	134-36-50	86/10/3
笠形山1	スギ	35	尾根	31	580	BD(d)	13.7	兵庫県 市川町	35-02-59	134-50-25	86/10/4
笠形山2	スギ	35	斜面下部	35	520	BD	19.9	兵庫県 市川町	35-02-59	134-50-33	86/10/4

1) ( )内は推定樹齢, 2) 3.2節の分画方法2で用いた試料, 3) 3.2節の分画方法1で用いた試料, 4) 土壌型はどじょう部(1976)に準拠。

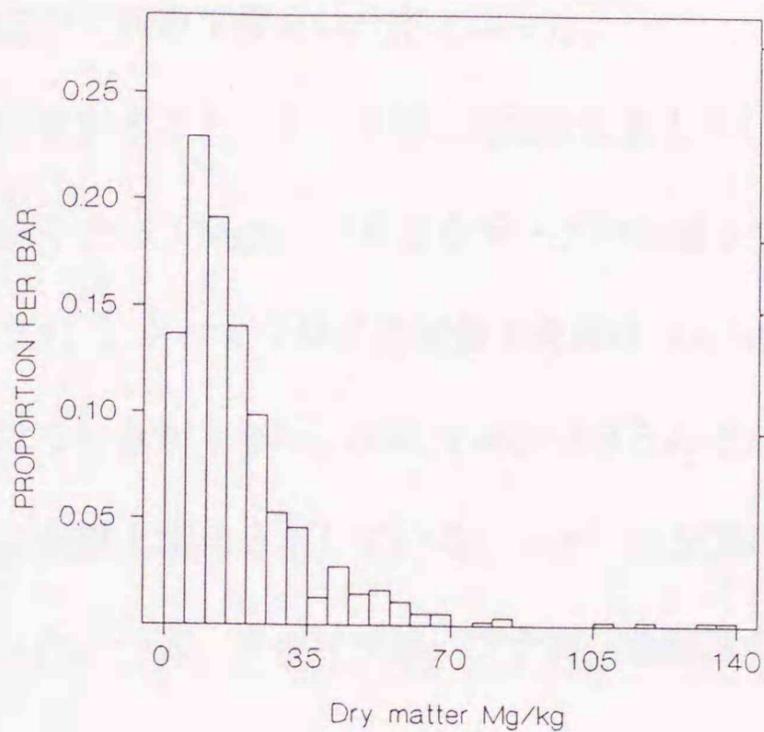


図 2.2.1 日本における堆積有機物重量の度数分布 (n=551),  
ただし 150 Mg $ha^{-1}$  以上は省略

表 2.2.2 樹種別の堆積有機物乾燥重量 (Mg/ha)

樹種	中央値	上ヒンジ	下ヒンジ	平均値	最大値	最小値	標準偏差	データ数
スギ	11.6	16.4	8.3	13.0	55.8	1.8	7.2	105
ヒノキ	6.2	13.1	3.0	12.6	118.0	0.8	16.8	119
ヒノキ(褐色森林土のみ)	5.3	10.0	2.8	7.9	36.3	0.8	7.3	104
ヒノキ(Pw)	44.8	62.9	20.4	46.2	118.0	12.6	27.0	14
カラマツ	16.7	23.2	12.8	18.7	35.6	5.5	7.3	25
アカマツ	19.2	29.3	10.4	20.4	51.0	3.6	11.7	29
クロマツ	8.6	31.1	5.5	16.9	44.2	4.2	14.4	13
ヒバ	43.5			44.0	69.2	22.2	17.4	6
本州亜高山針葉樹	58.4			165.7	364.0	34.8	109.3	7
北海道針葉樹天然林	32.2	42.0	20.4	34.3	105.0	12.0	20.4	30
北海道針葉樹人工林	19.9	23.2	17.4	21.4	50.6	10.3	7.3	35
全落葉広葉樹	15.0	25.0	8.6	20.3	137.0	1.7	18.7	115
ブナ	20.3	33.8	9.1	24.0	81.5	4.6	18.1	42
ミズナラ	9.8	16.5	7.9	13.6	37.7	4.0	8.4	23
コナラ・クヌギ	16.2	20.9	12.0	17.0	33.8	3.7	6.6	36
照葉樹	8.9	12.0	6.5	11.0	41.8	3.0	7.3	48
ダケカンバ	50.9			69.9	137.0	40.9	39.0	4
本州天然林	14.6	23.7	8.9	22.2	364.0	3.0	34.5	134
全データ	13.1	22.1	7.7	18.6	346.0	0.8	21.2	551

示さない。樹種ごと、土壌型ごとなどの集計も同様に正規分布をなさず、高い値に裾をひく対数正規型の分布となった。

樹種別に集計すると、ヒノキ林の堆積量は最も少なく  $6.2 \text{ Mgha}^{-1}$ 、湿性ポドゾルを除くと  $5.3 \text{ Mgha}^{-1}$  であり全データ中央値の半分以下の集積量であった（表 2.2.2）。クロマツ林の堆積量中央値は  $8.6 \text{ Mgha}^{-1}$  と少なかったが、データのばらつきが大きい。クロマツ林はほとんどが海岸部に造林された森林で、主に未熟土壌に分布している。シイ、カシ等の照葉樹林も  $10 \text{ Mgha}^{-1}$  以下であった。一方、アカマツ林、ブナ林、北海道の針葉樹林、ヒノキ林の湿性ポドゾルなどの堆積量が全データ中央値より多かった。北海道のトドマツやエゾマツ、アカエゾマツの人工林は天然林に比べて堆積量が少なく、ヒンジ散布度も小さかった。それ以外は堆積量が多い林分はヒンジ散布度も大きく、データのばらつきが大きい。調査点数は少ないが、ヒバ林、ダケカンバ林、本州亜高山帯針葉樹林も  $40 \text{ Mgha}^{-1}$  以上を示し、林床に多量の有機物が蓄積している。

土壌型別に堆積量を集計した（表 2.2.3）。褐色森林土壌（赤褐系、黄褐系を含む）間の亜型別比較では BB の堆積量が比較的多く、BC、BD はほぼ同量、BD(d)と BE はやや少なかった。一方、ポドゾルは褐色森林土より明らかに多く、また湿性ポドゾルより乾性ポドゾルの方がやや多い傾向があった。

表 2.2.3 土壌型別の堆積有機物乾燥重量 (Mg/ha)

土壌型	中央値	上ヒジ	下ヒジ	平均値	最大値	最小値	標準偏差	データ数	備考
BA <sup>2)</sup>	8.88			13.1	28.3	5.7	8.2	5	
BB	15.2	25.1	10.3	18.3	51.0	1.4	13.1	34	
BC	12.0	20.1	5.1	13.0	30.9	1.5	7.7	55	
BD	12.8	20.0	8.0	16.4	137.0	0.8	15.9	139	
BD(d)	9.7	17.6	5.2	13.2	48.6	1.3	10.6	122	
BE	8.5	4.6	17.1	10.2	19.2	1.7	6.2	9	
PD	53.5	105.7	32.1	62.2	130.0	294.0	31.9	7	
PW	46.8	65.0	18.6	60.5	364.0	12.6	76.1	19	
天然林のみ									
全体	19.9	34.2	11.2	27.8	364.0	3.0	31.5	133	
BA, BB	15.1	11.7	16.2	15.5	25.5	10.6	4.1	10	
BC	12.0			14.1	20.6	10.0	3.9	10	照葉樹1、アカマツ1、北海道4
BD	32.0	21.2	37.4	30.7	48.6	12.1	9.8	13	アカマツ2、ブナ1、他は北海道
BD(d)	19.9	40.0	10.1	23.8	81.1	4.6	17.5	27	
BE	7.0							1	
PD	60.5			70.5	130.0	34.8	33.6	5	コメツガ、アカマツ、シラビ、ブナ、ハイマツ
PW	40.1			88.1	364.0	14.5	124.3	6	ブナ5、コメツガ1

1) 暗色系、赤色系、黄色系褐色森林土を含む

2) BA 乾性褐色森林土 (細粒状構造型) ; BB 乾性褐色森林土 (粒状・堅果状構造型) ; BC 弱酸性褐色森林土

BD 適湿性褐色森林土 ; BD(d) 適湿性褐色森林土 (偏乾型) ; BE 弱湿性褐色森林土 ; PD 乾性ポドソル ; PW 湿性ポドソル

前述のように、ヒノキ人工林は有機物をほとんど堆積せず、北海道の針葉樹人工林も天然林よりも堆積量が少ないなどの傾向があるので、天然林のみで土壌型による違いを比較した。Pw を除くすべての土壌型で中央値が大きくなり、BD(d)よりは BD の方が堆積量が多くなったが、13 林分中 10 林分が北海道の森林であり、地域的な偏りがある。林野土壌の分類は堆積様式を重視している (土じょう部 1976)。それを一覧表に集約した (表 2.2.4)。BA, BF, dB は資料が少なく比較できないが、堆積有機物の全層厚が厚いほど堆積量が多い傾向となり、亜型区分の特徴と一致している。これまで定性的に表現されていた堆積有機物の厚さを定量的に区分できた。

表 2.2.4 林野土壌の分類（土じょう部 1975）における  
有機物堆積様式の特徴

土壌型または 亜型 <sup>1)</sup>	A	B	C	D	D(d)	E	F	dB	PD	PW
A <sub>0</sub> 全層厚	+	++	+	+	+	±	+	++	+++	+++
F層厚	+	++	±	±	+	-	+	+	++	+
H層厚	±	+	±	±	+	-	+	+	+	++
A層厚	+	+	++	++	++	+++	++	n. d.	n. d.	n. d.
A層構造	粒状	粒状	堅果状	団粒	粒状	団粒	n. d.	団粒	n. d.	n. d.
	菌糸あり									
Humus type (Green et al. 1993による)	Mor	Mor, Moder	Mull	Mull	Moder	Mull	Mull, Moder	Moder	Mor	Mor

1)A:乾性（細粒状構造型）、B:乾性（粒状・堅果状構造型）、C:弱乾性  
D:適潤性、D(d):適潤性（偏乾亜型）、E:弱湿性、F:湿性、  
dB:暗色系褐色森林土、PD:乾性ポドゾル、PW:湿性ポドゾル

次に各種環境要因との関係を調べると、暖かさの指数と堆積量はほぼ反比例関係にある（図 2.2.2）。90 °C以下で大きくなり、寒冷な地域ほど堆積量が多く、またヒンジ散布度も大きい。また降水量との関係では降水量が少ないほど堆積量が多い傾向がやや見られるが、有意な差ではなかった（図 2.2.3）。斜面位置との関係をみると、斜面上部と平地に堆積量が多く、斜面中部と下部では少ない傾向が見られる（図 2.2.4）。斜面の傾斜との関係では傾斜が 20 度未満で有意に堆積量が増加した（図 2.2.5）

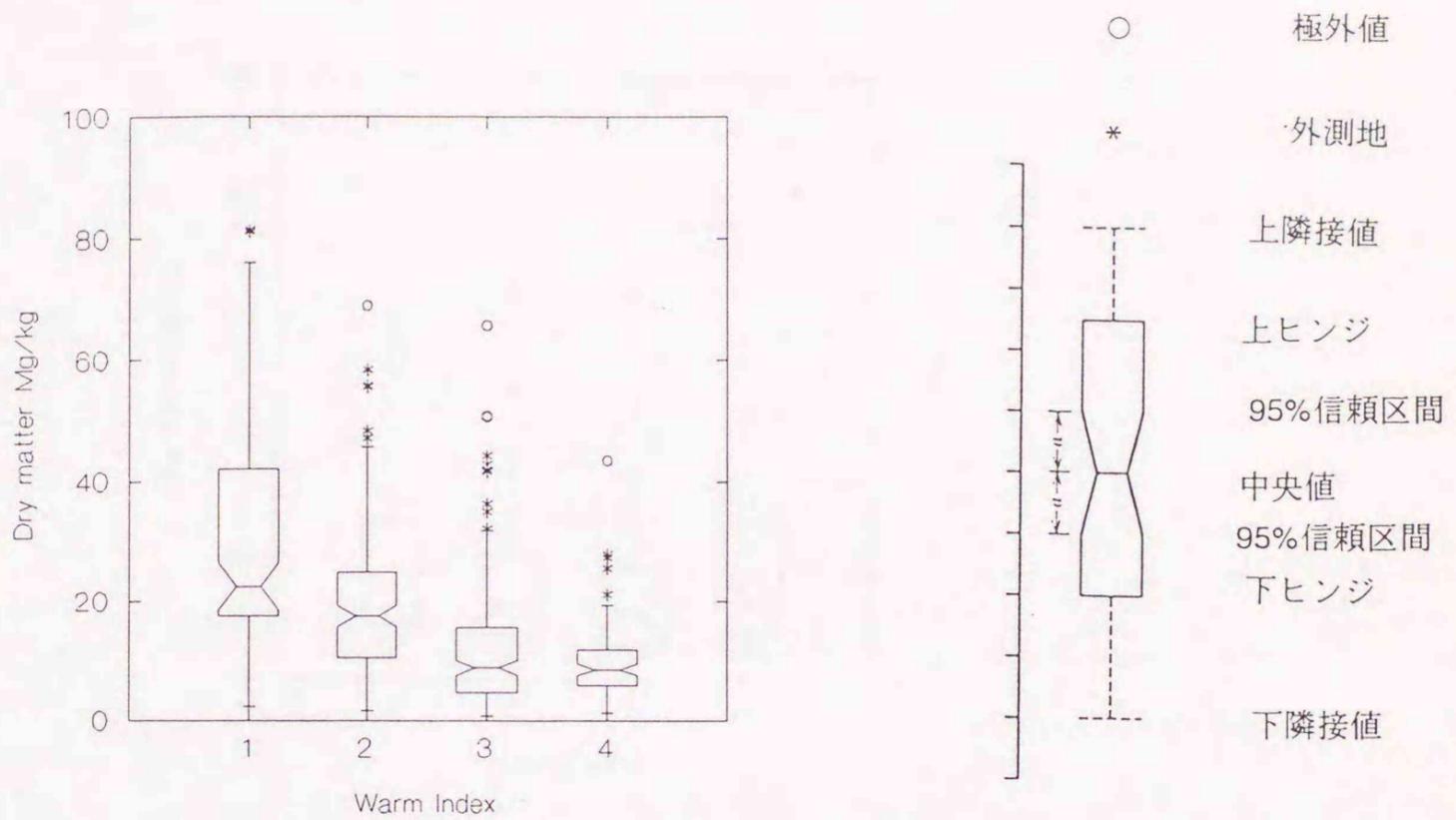


図 2. 2. 2 暖かさの指数(°C)と堆積有機物量の関係  
(1: < 60, 2: < 90, 3: < 120, 4: 120<=)

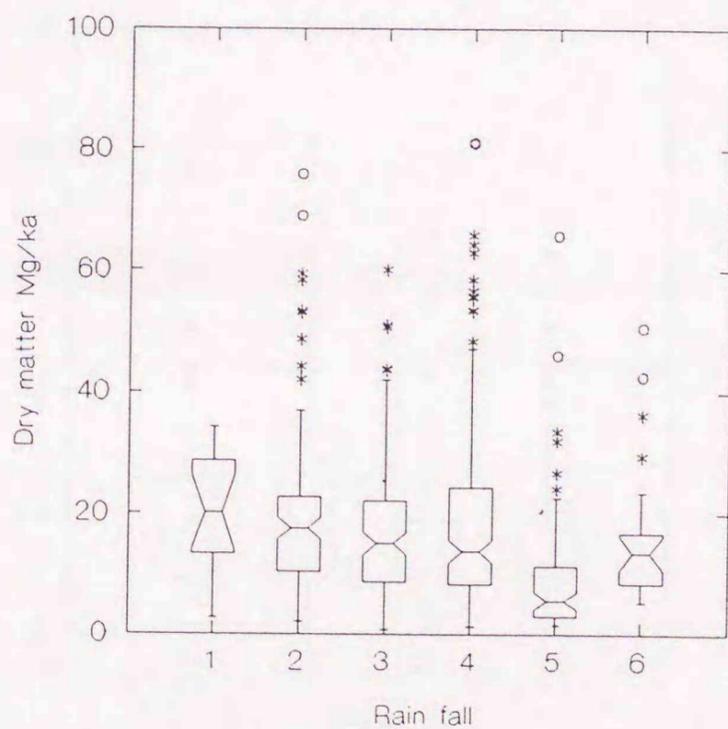


図 2. 2. 3 降水量(mm)と堆積有機物の関係  
(1: < 1000, 2: < 1500, 3: < 2000,  
4: < 2500, 5: < 3000, 6: 3000<= )

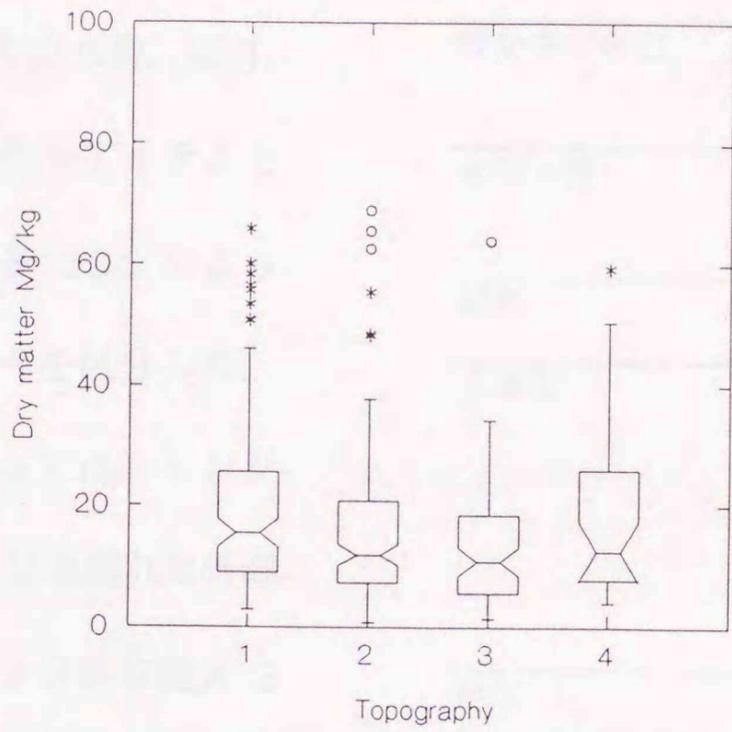


図 2.2.4 地形と堆積有機物量の関係  
 (1: 尾根, 斜面上部, 2: 斜面中部,  
 3: 斜面下部, 4: 平地)

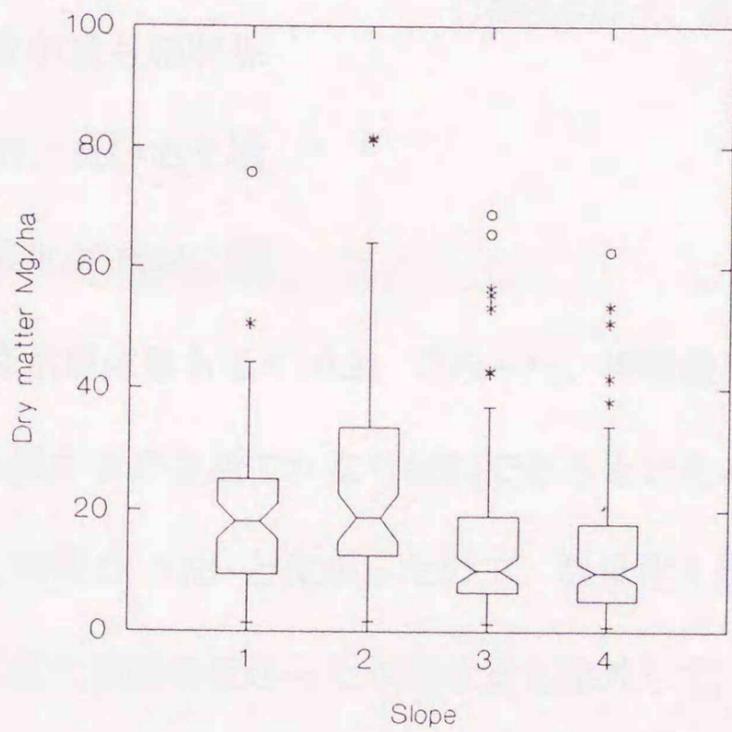


図 2.2.5 傾斜 (角度) と堆積有機物量の関係  
 (1: <10, 2: <20, 3: <30, 4: 30<= )

以上のような集計結果を参考に、環境要因から暖かさの指数、年降水量、傾斜、土壌型、植生をアイテムとして選び、表 2.2.5 のようにカテゴリーを区分した。計算にあたっては、ヒンジ散布度×1.5 以上離れた外測値およびヒンジ散布度×3 以上離れた極外値を除いた。まず各カテゴリーと堆積量との単相関を計算すると、暖かさの指数が最も相関係数が高く 0.67、次いで土壌型が 0.61、植生が 0.44、傾斜が 0.31、降水量は最も低く 0.21 であった。堆積量は生物が活動できる積算温度である暖かさの指数でかなり説明できるといえる。しかし、暖かさの指数と植生の相関が 0.63 と高かったので、数量化 I 類にあたり暖かさの指数を除外し、また相関の低かった年降水量も除外して、傾斜、土壌型、植生のカテゴリーを用いて計算したところ、決定係数  $R^2=0.67$  であった（表 2.2.6）。

表 2.2.5 立地環境要因のカテゴリー

暖かさの指数	1	<60
	2	60-100
	3	100 ≤
年降水量	1	<1500
	2	1500-2000
	3	2000 ≤
傾斜	1	<20
	2	20 ≤
土壌型	1	乾性ポドゾル
	2	乾性 <sup>1)</sup>
	3	弱乾性
	4	適潤性（偏乾亜型）
	5	適潤性
	6	湿性
	7	湿性ポドゾル
植生	1	スギ
	2	ヒノキ
	3	カラマツ
	4	アカマツ
	5	照葉樹
	6	コナラ・クヌギ
	7	ブナ
	8	常緑針葉樹

1) 褐色森林土、黒色土、赤黄色土群を含む

堆積有機物中の養分蓄積量を集計した結果を表 2.2.7 に示した。有機物蓄積量が多いほど養分蓄積量は多い傾向にあるが、樹種による特殊性も認められた。N 蓄積量は北海道針葉樹天然林、ブナ林が非常に多く 400 kg $ha^{-1}$  以上あり、北海道針葉樹人工林、コナラ・クヌギ林がそれに次いだ。P 蓄積量は北海道針葉樹人工林で多く、コナラ・クヌギ林も全データ中央値を上まわった。スギ林、照葉樹林はやや少なく、ヒノキ林が最小であった。K 蓄積量は北海道針葉樹人工林で多く、スギ林が最小でヒノキ林がそれに次いだ。

表 2.2.6 堆積有機物量予測の数量化Ⅰ類によるカテゴリースコア

	カテゴリー	カテゴリー・偏相関係数	
傾斜	1	2.56	0.248
	2	-1.46	
土壌型	1	21.20	0.745
	2	1.01	
	3	-6.55	
	4	-1.27	
	5	-0.12	
	6	-7.07	
	7	42.11	
植生	1	-2.08	0.602
	2	-5.63	
	3	6.96	
	4	1.23	
	5	-2.47	
	6	3.51	
	7	5.03	
	8	10.50	
定数項		15.36	
決定係数 $R^2$		0.668	
平均予測誤差		5.36	

表2.2.7 樹種別の堆積有機物中の養分集積量

樹種 species	中央値 median	上ヒンジ	下ヒンジ	平均値 mean	最大値 max.	最小値 min.	標準偏差 s. d.	データ数 n
窒素 nitrogen kg/ha								
スギ	111	169	83	139	417	43.7	85.7	33
ヒノキ(Pwを除く)	54	100	25	80	444	12.0	90.0	22
アカマツ	149	268	87	170	395	31.7	107.9	12
北海道針葉樹人工林	261	303	204	288	659	110.0	98.1	27
北海道針葉樹天然林	588	710	281	594	1290	156.0	338.8	9
全落葉広葉樹	147	413	109	418	3082	30.1	590.5	45
ブナ	410	863	118	635	1790	105.4	562.9	17
コナラ・クヌギ	209	287	137	209	312	82.0	81.8	10
照葉樹	119	150	90	166	706	71.5	148.6	20
全データ	147	289	92	315	6787	12.0	586.9	206
りん phosphorus kg/ha								
スギ	5.7	10.9	4.4	7.7	26.8	1.9	5.1	46
ヒノキ(Pwを除く)	3.1	4.1	1.0	4.0	28.7	0.3	5.7	23
北海道針葉樹人工林	22.2	24.9	18.7	22.3	41.9	14.6	5.4	28
全落葉広葉樹	8.7	14.2	6.5	13.4	38.1	3.8	10.8	30
コナラ・クヌギ	11.1	13.1	8.3	10.5	16.4	3.8	3.7	10
照葉樹	6.6	11.0	4.7	10.0	36.3	3.6	9.2	14
全データ	8.9	18.7	5.2	14.7	103.0	0.3	16.3	183
カリウム potassium kg/ha								
スギ	9.9	16.1	7.3	13.8	45.0	5.4	10.1	31
ヒノキ(Pwを除く)	10.0	13.2	4.4	13.9	92.1	0.9	19.0	21
北海道針葉樹人工林	35.8	39.4	31.0	36.2	53.9	26.4	6.9	24
全落葉広葉樹	13.3	29.2	6.3	19.9	112.6	0.4	22.4	31
コナラ・クヌギ	16.5	28.3	9.1	19.0	41.3	3.0	12.2	10
照葉樹	12.2	18.4	10.1	17.5	62.1	6.6	14.0	14
全データ	14.3	34.9	8.8	23.7	146.0	0.4	21.6	159
カルシウム calcium kg/ha								
スギ	153	207	119	181	588	81.9	101.2	31
ヒノキ(Pwを除く)	30	71	21	56	273	10.8	59.5	19
北海道針葉樹人工林	145	167	113	147	404	59.2	65.7	23
全落葉広葉樹	94	131	57	92	182	4.1	50.5	31
コナラ・クヌギ	111	144	74	108	155	59.8	34.2	10
照葉樹	169	184	128	150	269	25.0	60.0	14
全データ	116	168	61	130	588	4.1	98.4	155
マグネシウム magnesium kg/ha								
スギ	20.9	33.8	13.3	28.5	90.2	5.5	22.1	27
ヒノキ(Pwを除く)	8.7	14.1	4.0	9.4	24.8	1.6	5.8	16
全落葉広葉樹	18.2	28.9	10.3	21.0	66.9	0.7	15.3	30
コナラ・クヌギ	25.6	28.9	16.4	23.8	37.2	11.6	7.7	10
照葉樹	22.0	28.9	14.3	27.1	79.0	7.1	20.2	14
全データ	19.8	28.7	11.5	23.9	114.0	0.7	20.5	118

Ca 蓄積量は照葉樹，スギ林，北海道針葉樹人工林で多かった。Mg はコナラ・クヌギ林，照葉樹林で多かった。ヒノキ林は K 以外の養分では最小であり堆積有機物層の養分蓄積量は少なかった。北海道針葉樹林はすべての養分で蓄積量が多かった。

### 考察

Pw 土壌以外のヒノキ人工林が最も有機物堆積量が少ない。ヒノキは落葉が分解途中で鱗片状になって鉍質土壌へ混入するため（酒井 1987），最も堆積しにくい樹種といえる。このため土壌侵食の問題が指摘されている（宮川ら 1985）。これに対し Pw のヒノキ林はペースト状の厚い H 層が形成され，そこに根系が発達している。BB 土壌でも H 層が発達すると堆積量は多くなる（表 2.2.1, 高原山 4）。鱗片が H 層に捕捉されるため堆積量が増加するのであろう。同様にヒバ落葉も鱗片になるが，H 層が発達し，堆積量はヒノキ林下の Pw 土壌とほとんど同じ中央値となっている。一方，堆積量の多いものでは本州亜高山針葉樹林と北海道針葉樹天然林がある。植生はモミ属，トウヒ属を主体にし，気象条件も類似しているが，堆積量は本州の方が約 2 倍多い。土壌は本州亜高山の場合はほとんどがポドゾル化しているが，北海道では 1,000 m 以上の高標高の場合を除いて少なく，このような土壌条件の違いが反映しているのかもしれない。また有機物の堆積が少ないことが，冷涼なわりに北海道でポドゾル土壌の出現が少ない一因とも考えられる。さらに北海道では人工林化によって堆積量が 60%程度に減少する。

伐採前と同じエゾマツやトドマツなどを植林しても北海道では伐採による影響が 20 年以上継続することが考えられる。

系統的に調査したデータでないため、収集したデータ系列に偏りがある。広く植林されているスギ、ヒノキ人工林のデータが最も多い。日本の人工林率は面積で 40% を超え、そのうちスギが約 45%、ヒノキが約 20% を占める（農林水産省統計情報部 1992）。また、適地適木の指導によりスギと BD、ヒノキと BB などのようにある土壌型の集計に特定の造林樹種が集中する傾向がある。しかしこれが日本の森林土壌の現状ともいえる。そのため多変量解析にあたって共分散性が問題となるが、点数は少ないがある程度広範な立地条件からデータが得られ、土壌型と植生の内部相関はそれほど大きくない。

堆積量と立地要因の関係を解析すると、単相関では暖かさの指数と最も相関が高い。このことは四手井・堤（1964）も指摘している。Vogt *et al.*（1986）が北緯 40 度以下で温度との関係がなくなるとしたが、暖かさの指数 100 以下の分布は照葉樹林帯とおおむね一致し、より温暖な地域まで気温との関係が成立することは明らかである。また数量化 I 類によると土壌型の偏相関係数が 0.75、植生の偏相関係数が 0.60 でこれらのカテゴリーはどちらも重要な要因である。先に示したように、褐色森林土の場合、林野土壌分類の基準に堆積有機物の状態が包括されているので、これは当然の帰結であろう。すなわち分解者の生息環境として土壌条件が大きいことを反映している。また樹種によるリターの基質の違いも同様に重要な要因であり、これは 2.1 節の堆積有機物層の養分濃度に樹種の特徴が大きく影響することから

も示唆される。しかし、数量化による予測誤差が  $5.4 \text{ Mgha}^{-1}$  と大きく、精度はあまり良くない。これは堆積有機物の分布がかなりヘテロであるためと考えられる。

森林のリターフォール量の集計によると（片桐 1989），最も少ない温帯落葉広葉樹林で  $4.07 \text{ Mgha}^{-1}\text{y}^{-1}$ ，亜寒帯・亜高山針葉樹林は  $4.23 \text{ Mgha}^{-1}\text{y}^{-1}$ ，最も多い照葉樹林で  $6.51 \text{ Mgha}^{-1}\text{y}^{-1}$  と最大/最小 = 1.6 であるが，堆積有機物量では最大（本州亜高山針葉樹）/最小（ヒノキ林） = 11.1 と非常に大きい。そのため堆積有機物層における平均滞留時間はヒノキで約 1 年，照葉樹林で 1.4 年，落葉広葉樹では 3.7 年なのに対し亜高山針葉樹林では 13.8 年分のリターが堆積していることになり，堆積有機物量が多くなると加速度的に滞留時間が長く，回転率が小さくなることを示している。堆積有機物量は炭素循環と有機物の分解にともなって放出される物質循環の指標といえる。

スギの落葉は Ca 濃度が高く，林齢の増加とともに土壌へ Ca が蓄積するという報告があるが（澤田ら 1990），新鮮落葉の成分濃度に関する報告（森田 1972）と比較すると，必ずしも落葉中の濃度が高い成分が堆積有機物への蓄積が多いとは限らない。N や P はリターの分解が進むほど高濃度になるため（2.1 節），H 層が発達する植生-土壌系では N と P 蓄積量が多くなり，北海道針葉樹林やブナ林で最も多くなっている。これに対し，その他の無機養分は H 層の濃度が低いために，L または F 層の濃度と堆積量に依存している。各養分蓄積量の最大/最小比は最も高い N で 10.9 で有機物蓄積量の比に近く，その他の無機養分の比は低く，最も低い Mg で

は 2.9 であり, N と P を除き養分蓄積量に対しては, 植生を含めた環境条件への依存度は小さいと考えられる。

## 要旨

著者の調査結果および既報の文献から, 日本における堆積有機物の重量およびそれに含まれる養分量と立地環境との関係を解析した。

1. 日本の堆積有機物の蓄積量の中央値は  $13.1 \text{ Mgha}^{-1}$  であった。
2. 樹種別には, ヒノキ林が 6.2, 照葉樹林が 8.9, スギが 11.6 で少なく, コナラ・クヌギが 16.2, カラマツが 16.7, アカマツが 19.2, ブナが  $20.3 \text{ Mgha}^{-1}$  で中央値より大きかった。亜高山や北海道の針葉樹天然林は  $30 \text{ Mgha}^{-1}$  以上蓄積していた。
3. 土壌型別では, ポドゾルでは  $40 \text{ Mgha}^{-1}$  以上, その他の土壌型では乾性土壌が 15.1, 適潤性では 9.7-12.8, 湿性土壌では  $8.5 \text{ Mgha}^{-1}$  程度であった。
4. 暖かさの指数と堆積有機物量の相関が最も高かった。植生, 土壌, 傾斜をカテゴライズした数量化 I 類によると決定係数は 0.67 であった。
5. 養分蓄積量は N と P で有機物堆積量が多いほど多くなる傾向があった。

## 2.3 粗大有機物の意義

### 目的

2.2 節の堆積有機物重量の集計結果から、北海道のような寒冷な地域や亜高山帯の針葉樹天然林の林床には  $30\text{Mgha}^{-1}$  以上の有機物が集積していることが明らかとなった。しかし調査に際し、人工林に比べると天然林の林床には風害や腐朽等による倒木が多数散乱しており、無視できる量ではないことがわかった。このような粗大な有機物の調査には 50cm~1m 程度の枠では変動が大きく正確な測定は不可能であった。

倒木は森林の炭素プールとして重要な形態といわれるが（米田 1986），日本での測定は極めて少なく，これに関する情報は暖温带林に限られる。世界的に見ても，冷温带から亜寒帯で倒木など粗大木質有機物の蓄積が多く，物質循環における重要性が注目されている（Harmon *et al.* 1985）。

さらに倒木は倒木更新による天然更新の場としての機能も以前から指摘されており（鈴木 1955; 夏目 1985; Harmon and Franklin 1989 ; 高橋 1992），林床の倒木量推定は森林の動態解析にも重要な意味を持つ。この章の目的は，北海道の針葉樹天然林における倒木の分解度とその分布状態を明らかにするとともに，倒木などの粗大有機物による有機物量を推定し，林床の炭素プールとしての意義とその機能を考察することにある。

## 調査地と方法

### 調査地

調査地は北海道の大雪山と支笏湖南岸のシシャモナイで行った。林分の概況は表 2.3.1 に示した。この地域は 1954 年の台風による風害の影響が大きい地域であるが、森林の状況から判断し、被害が少なかったと判断される林分を選んだ。

表 2.3.1 倒木の有機物量調査地の概要

調査地	植生	土壌	標高
大雪山	トドマツ, エゾマツ, アカエゾマツ	褐色森林土	980 m
シシャモナイ	エゾマツ, トドマツ, アカエゾマツ シラカンバ	火山放出物未熟土	370 m

### 倒木の腐朽度

林床の倒木を腐朽分解の程度に応じて、針葉樹で 5 段階、カンバ類で 4 段階に以下のように分類した。

#### 針葉樹類

- I: 原形をとどめ腐朽がほとんど認められないもの。
- II: やや腐朽が進んでいるが表皮が付いている。
- III: 腐朽は中程度に進み、表皮の分解も進み、表面には蘚苔類が着生し、樹高 10 cm 程度までの更新稚樹、幼樹が認められる。
- IV: 原形を確認できるが、スポンジ状に内部の腐朽が進み表面には蘚苔類が密生し、更新稚樹が成育している。
- V: ほぼ原形を失い、なかば土壌に埋没し、土壌表面が盛り上がっている。

表面は堆積有機物層と草本で覆われ、倒木の中には直径 2 cm 程度の根が走ることもある。この上に跨ぐように更新木が成立している。

表 2.3.2 針葉樹倒木の腐朽度区分とその形態的特徴

腐朽度	1	2	3	4	5
樹皮	あり	一部剥離	ほとんど剥離	剥離	剥離
形状・堅さ	堅固	一部が柔らかい	大きな方形の塊に割れる	柔らかく小さな方形に割れる	スポンジ状の組織
植生	なし	一部蘚苔類	蘚苔類, 実生稚樹	蘚苔類, 幼樹	幼木, 蘚苔類, 実生稚樹, 草本

一方、カンバ類の倒木の腐朽程度は以下のように区分した。カンバ類の樹皮は分解しにくいだが、材は分解しやすい。空洞になって表皮が残ることが多く、時に堆積有機物層中に表皮のみ認められることがある。また立木状態ですでに腐朽が進んでいることがある。

カンバ類

- I: 原形をとどめ腐朽がほとんど認められないもの。
- II: 内部の腐朽が進んでいるもの。
- III: 内部の腐朽が半分以上進んでいるもの。
- IV: 内部がほとんど腐朽したもの。

表 2.3.3 Betula 属の倒木の腐朽度区分とその形態的特徴

腐朽度	1	2	3	4
樹皮	あり	あり	あり	一部分解
形状・堅さ	一部柔らかい	塊状または繊維状	繊維状	繊維状, 粉状
植生	なし	なし	一部蘚苔類	一部蘚苔類

以上ように分類した針葉樹の倒木の特徴を表 2.3.2, カンバ倒木の特徴を表 2.3.3 にまとめた。

林床に 10 m x 10 m の方形区をシシャモナイでは 3 個，大雪山では 5 個設け，その中のすべての倒木と太い落枝の腐朽度と直径および長さを測定した。体積を円柱として計算し，乾燥比重から倒木の有機物量を推定した。また堆積有機物量も 50 x 50 cm の枠で測定した。調査倒木の一部は持ち帰り，乾燥密度（80 °C）を求めた。さらに一部を粉碎し，C, N 濃度を NC アナライザー（島津製作所）で測定した。

## 結果

大雪山とシシャモナイの林床の倒木の分布状態と分解程度を図示した（図 2.3.1, 図 2.3.2, なお立木は白丸で示してある）。大きさ，方向，腐朽分解度がさまざまな状態の倒木が不均一に分布していた。

腐朽が進むほど倒木の比重は軽くなり，針葉樹で 0.37 から 0.095 へ，カンバで 0.33 から 0.11 へ徐々に減少した（図 2.3.3）。炭素濃度は針葉樹，カンバとも腐朽度が進んでもほとんど変化しなかったが，窒素濃度は腐朽にともない上昇した。

大雪山の倒木の有機物量は  $81.6 \text{ Mgha}^{-1}$ ，シシャモナイでは  $35.3 \text{ Mgha}^{-1}$  であった（表 2.3.4）。倒木以外の堆積有機物量は大雪山で  $28.2 \pm 5.9 \text{ Mgha}^{-1}$ ，シシャモナイで  $77.9 \pm 10.5 \text{ Mgha}^{-1}$  であった。両林分とも合計すると林床の有機物堆積量は  $100 \text{ Mgha}^{-1}$  以上となったが，林床の有機物のうち倒木の占める割合は大雪山で 74%，シシャモナイで 31%であり，大雪は倒木に由来する有機物が多く，支笏湖では H 層に由来する有機物が多かった。

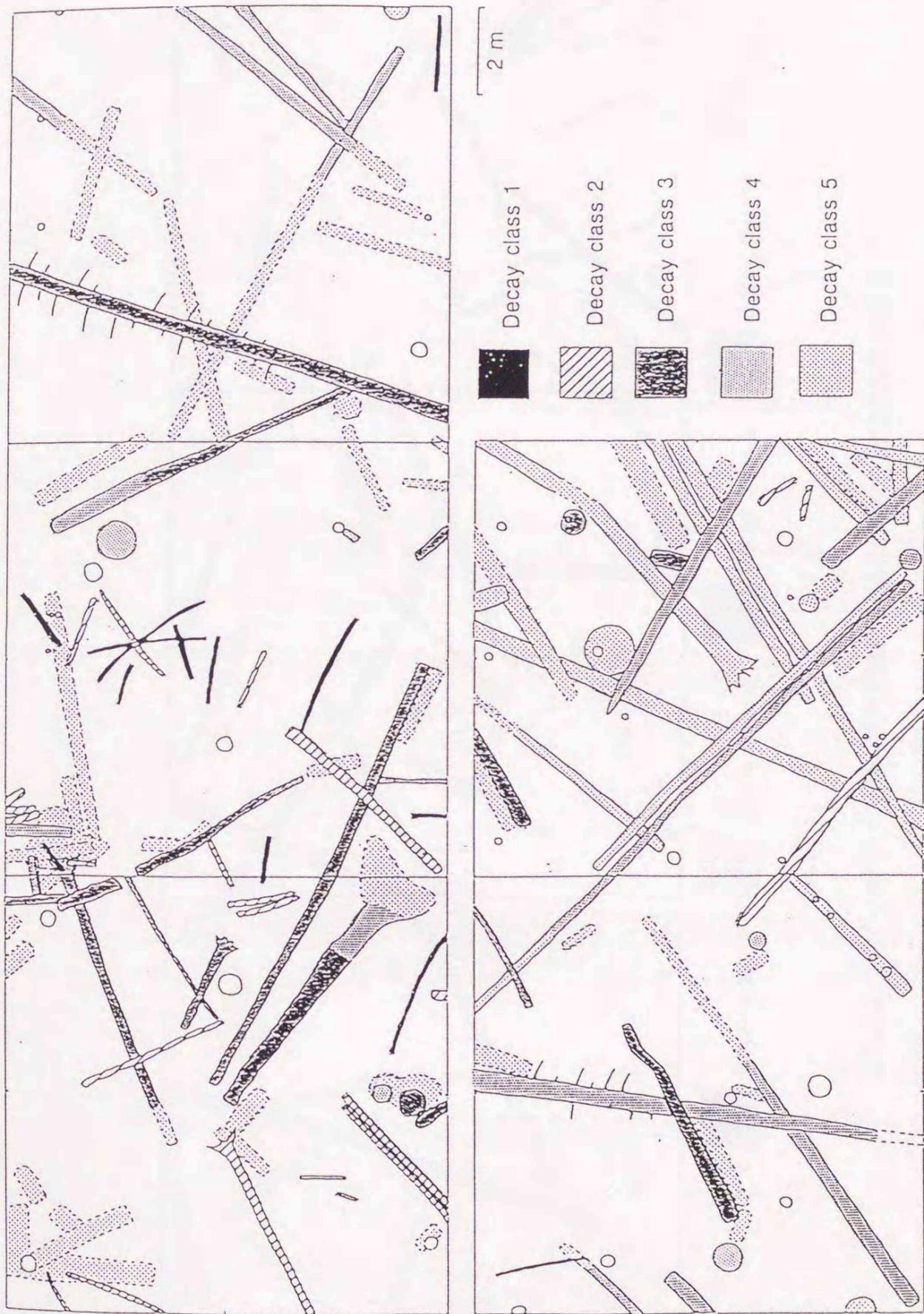


図2.3.1 大雪山針葉樹天然林の林床の倒木および腐朽根株の分布

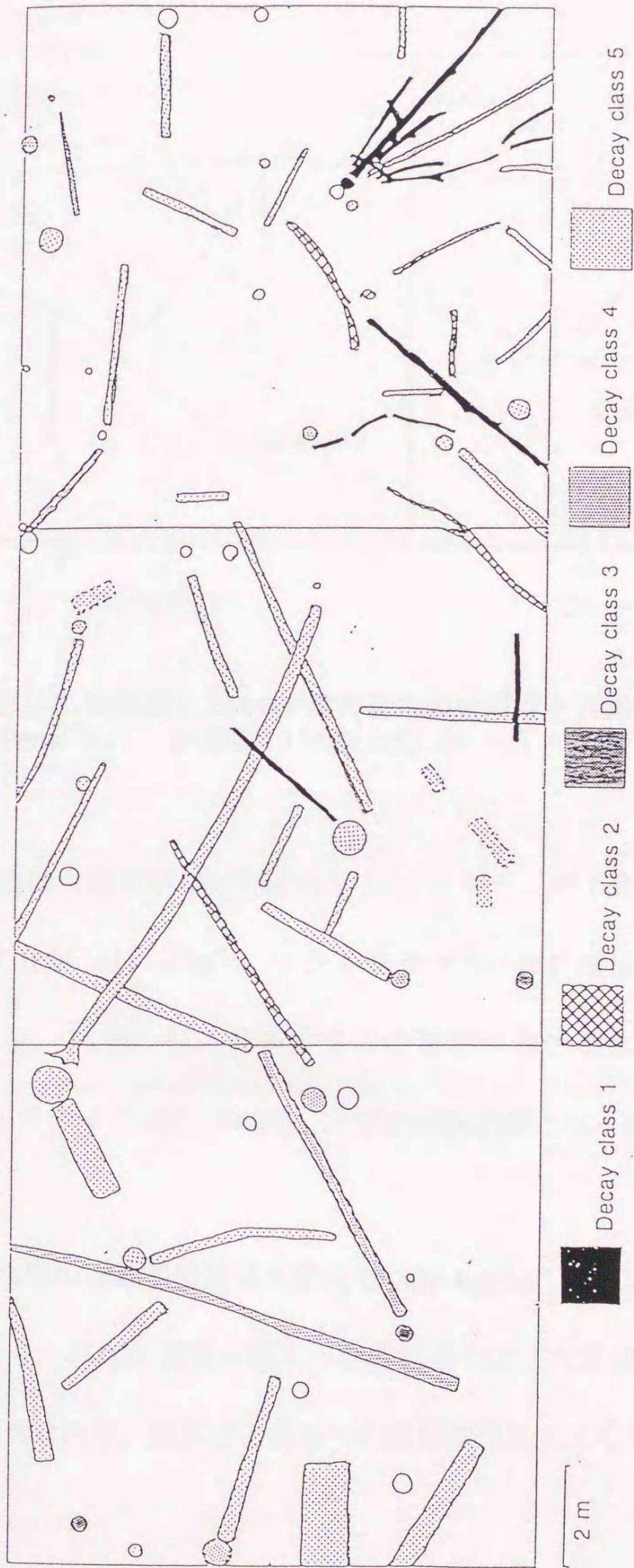


図2.3.2 シシヤモナイ針葉樹天然林の林床の倒木および腐朽根株の分布

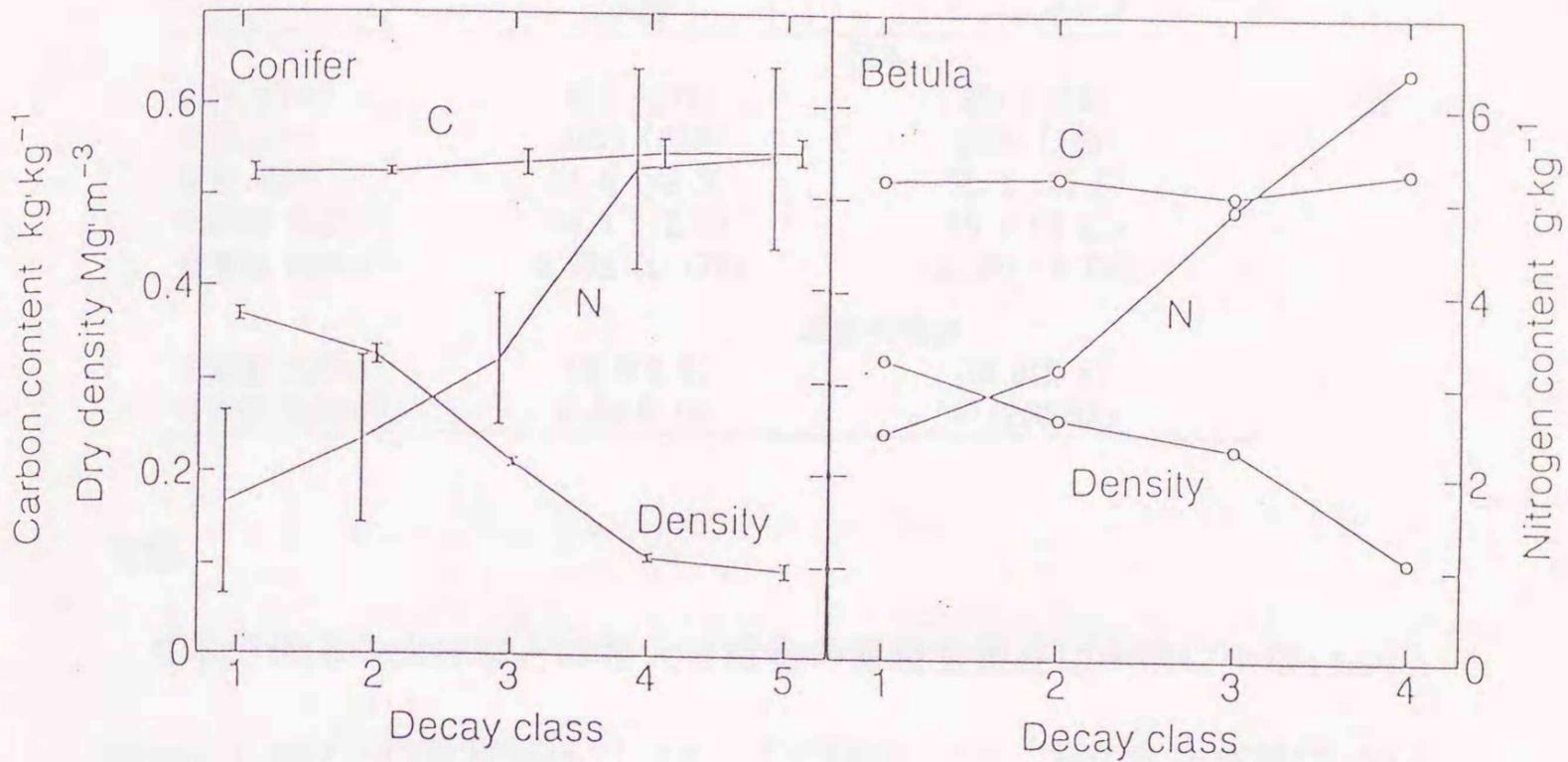


図 2.3.3 針葉樹と Betula 属の倒木の分解度と炭素C, 窒素N, 乾燥密度 Density, 針葉樹は平均±SD (n = 5 - 10), Betula 属は平均 (n=2)

倒木の面積は大雪山が  $2057 \text{ m}^2\text{ha}^{-1}$ , シシャモナイが半分の  $1089 \text{ m}^2\text{ha}^{-1}$ , 体積は大雪山が  $611 \text{ m}^3\text{ha}^{-1}$ , シシャモナイが  $261 \text{ m}^3\text{ha}^{-1}$  であった (図 2.3.4)。面積, 体積とも, 腐朽度 5 の針葉樹が占める割合は大雪山で約 50%, シシャモナイでは約 70%で, 大半が埋没状態となった古い倒木であった。

堆積有機物層の窒素蓄積量は大雪山で  $387 \text{ kgNha}^{-1}$ , シシャモナイで  $112 \text{ kgNha}^{-1}$  であり, 林床の窒素の倒木への蓄積割合は, 大雪山で 48%, シシャモナイで 11%であり, 炭素ほど倒木への蓄積割合は大きくなかった。

表 2.3.4 大雪山とシシャモナイの倒木の体積, 面積, 重量, 炭素量  
および窒素量, 平均値 (SD)

	大雪山	シシャモナイ
		倒木
体積 $\text{m}^3\text{ha}^{-1}$	611 (309)	261 (108)
面積 $\text{m}^2\text{ha}^{-1}$	2057 (859)	1089 (163)
重量 $\text{Mg}\text{ha}^{-1}$	81.6 (42.5)	35.3 (10.6)
炭素量 $\text{Mg}\text{Cha}^{-1}$	44.1 (22.9)	18.9 (5.42)
窒素量 $\text{Mg}\text{Nha}^{-1}$	0.352 (0.176)	0.151 (0.05)
		堆積有機物
炭素量 $\text{Mg}\text{Cha}^{-1}$	12.9(5.0)	30.0(8.5)
窒素量 $\text{Mg}\text{Nha}^{-1}$	0.39(0.16)	1.12(0.33)

### 考察

日本で倒木や落枝などの粗大有機物の蓄積量調査は非常に少ないが, Yoneta (1982) が照葉樹林で 9.4, ブナ林で 11.6, 屋久島スギ林で 72.4  $\text{Mg}\text{ha}^{-1}$  と推定している。北海道の針葉樹天然林は, 堆積有機物の蓄積量と同様に, 倒木の蓄積量も大きい。2 林分しか調査していないが, 少ない方のシシャモナイでも 35  $\text{Mg}\text{ha}^{-1}$  と北海道の針葉樹天然林の平均的な堆積有機物量 32.2  $\text{Mg}\text{ha}^{-1}$  (2.2 節) に匹敵しており, 有機物蓄積形態として倒木などの粗大有機物が重要であることがわかる。

調査では針葉樹の腐朽度を 5 段階に区分した。小川 (1975) もアメリカ合衆国のダグラスファー林の倒木の腐朽度をその形状から 5 段階に区分し, それぞれの微生物相が異なることを示した。また鈴木 (1955) は大雪山の針葉樹林で倒木上の蘚苔類の遷移から倒木の腐朽度を分類し, 倒木更新との関係を調べた。著者は調査林分で腐朽度 3 の時期に更新木がもっとも定着しやすいことを観察した (高橋ら 1994)。しかし大雪山では腐朽度 3 の倒木の面

積はわずか2%程度である。林床に多数倒木が散乱していても、更新の場として機能するものは非常に少ないといえる。倒木の腐朽度区分は天然更新を通じて植生動態にも密接に関わる基準といえ、利用価値も高い。また広葉樹の腐朽度区分については調査例が少なく、今後さらに検討する必要がある。

米田(1986)は、材の森林内における分解を検討し、材のみかけの密度、直径、温度、含水率との関係を定式化した。重量減少はロジスティック式で近似でき、また平均回転速度は直径の0.9乗に比例するという。大雪山のような直径50cm以上の倒木が多い森林では、分解速度は極めて遅いものと考えられる。両林分とも1954年の台風被害が小さかったと考えられる林分であり、また比重(みかけの密度)が小さい腐朽度5の針葉樹腐朽倒木が多いことから、枯死してから相当の年月が経っているものと推測される。また同じ腐朽度の倒木が多いことは、倒木の発生時期が短期間に集中したことを示唆しており、台風などにより同一時期に発生したと考えられる。林床における倒木の集積量の変化は、長周期で変動すると考えられ、天然林の遷移状態を考慮してさらに調査例を増やす必要がある。

落葉に比べ木質部分の窒素濃度は低く、窒素の蓄積割合は比較的少ない。米田(1986)は森林生態系の窒素やりんが粗大有機物によって循環する割合は葉の1/5程度と見積もっている。また分解が遅く、滞留時間が長いこと、炭素や養分のプールとしての意義をもつが、その回転率は低く、土壌肥沃度への直接的な寄与は低いであろう。しかし倒木更新の場として、また、土壌生物へ腐朽度に応じた多様な生息環境を提供し、天然林の生物群集の多様性

に貢献していると考えられる。

## 要旨

北海道の針葉樹天然林の倒木による粗大有機物量およびその中の窒素量を測定した。

1. 倒木の腐朽分解度を針葉樹は5段階、カンバ属は4段階に分けて測定した。
2. 倒木による有機物量は大雪山では 86.1, シシヤモナイで 35.3  $\text{Mgha}^{-1}$ , 窒素量は大雪山で 387, シシヤモナイで 151  $\text{kggha}^{-1}$  であった。北海道針葉樹天然林の有機物堆積量の中央値を上まわった。
3. 林床の全有機物量に対する倒木の割合は大雪山では 74 %, シシヤモナイでは 31 %, 全窒素量に対する割合はそれぞれ 48 % および 11 % であり, 倒木は有機物すなわち炭素の蓄積形態として重要である。

### 3. 堆積有機物の状態変化と栄養塩の放出

#### 3.1 リターの碎片化過程

##### 目的

堆積様式や堆積量，またその養分プールサイズが決まる過程を解析するためには，リターの分解過程を調べる必要がある。Moder 型や Mor 型のよう  
に厚い有機物層が発達する場合，深い層位ほど分解が進んでいると考えられ，  
その内容物を調べることで，分解にともなう形態変化や主要な分解者を観察  
できる。堆積有機物層はさまざまな大きさ，性質の有機物が混合した集合体  
なので，まず分画することが一つの有効な研究手法である。リターや堆肥な  
どの混合有機物の分解過程を研究する方法として，大きさにより物理的に分  
画する方法がしばしば採用されてきた（和田・金沢 1970; Ohta and Kumada  
1977a; 金沢ら 1977a; 石塚 1980）。有機物の物理的破碎過程は粗大な植物  
遺体が碎片化し，微細な有機物となり，最終的に消失する過程である。この  
間に化学的な変質も同時に進行するが，それは次節にまわす。

本節の目的は，リターの分解にともなう養分動態解析の基礎資料として，  
さまざまな植生－土壤系に発達する堆積有機物の層位別の物理的碎片化過程  
を比較し，有機物のサイズ分布を把握するとともに，各層位を構成する有機  
物の形態を観察することにある。

## 方法

### 分画方法 1

調査地の概況は表 2.1.1 (2.1 節) に示した。針葉樹を中心とした 13 林分、広葉樹を中心とした 9 林分を比較した。F 層、H 層は分解の程度によって細分した。持ち帰った試料の一部から乾燥重量を求めた。

L, F 層は風乾した試料を、6, 4, 2, 1, 0.5, 0.25, 0.1, 0.044 mm の篩で分画し、H 層は湿潤試料を水中で篩別した。H 層の 0.044 mm 以下の懸濁部分については粒子が 24 時間で沈底した画分と、さらに懸濁する画分を遠心分離 (10,000 r.p.m., 30 分) で回収して分けた。各分画試料は 70 °C 送風乾燥機で乾燥後、秤量し、その内容物の形態を実体顕微鏡で観察した。

### 分画方法 2

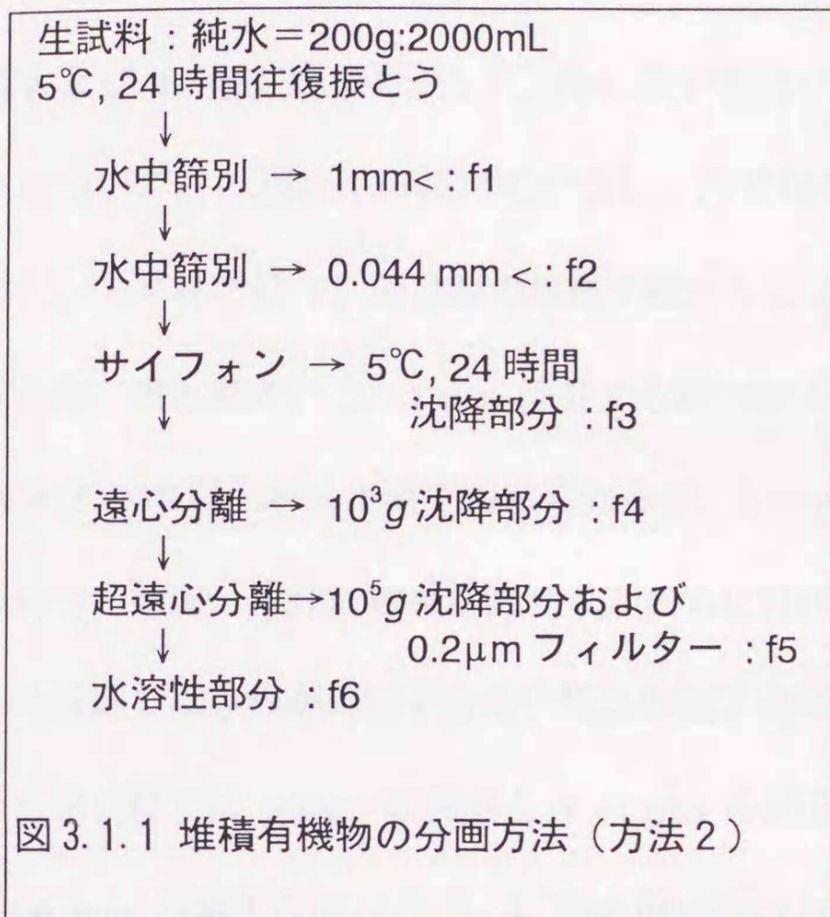
同じ植生で堆積様式の違いと碎片化の程度を比較するため、照葉樹林の Mull と Moder での微細な有機物の形態を比較した。調査は東京大学千葉演習林で照葉樹を中心とする林分から尾根の乾性褐色森林土 BB に発達した Moder 型有機物層 (清澄荒檜沢: 表 2.1.1) と、麓部斜面の適潤性褐色森林

表 3.1.1 照葉樹林下の BB 土壌 (Moder 型) と BD 土壌 (Mull 型) の表層土壌の化学性

	pH(H <sub>2</sub> O)	pH(KCl)	炭素 gkg <sup>-1</sup>	窒素 gkg <sup>-1</sup>	C/N	C. E. C. ----- cmol <sub>c</sub> kg <sup>-1</sup>	Ca ----- cmol <sub>c</sub> kg <sup>-1</sup>	Mg ----- cmol <sub>c</sub> kg <sup>-1</sup>	K ----- cmol <sub>c</sub> kg <sup>-1</sup>	Na
Moder										
A1	4.8	4.1	34.8	1.72	20.2	15.8	0.56	0.56	0.15	0.18
Mull										
A1	6.5	5.3	49.6	3.95	12.6	31.7	21.5	6.79	1.39	0.21
A2	6.4	4.7	17.1	1.76	9.7	22.7	11.3	7.21	0.8	0.03

土 BD の Mull 型有機物層（清澄堂沢）から採取した。Moder 型の植生はアカガシ，Mull 型の植生はアラカシ，シキミ，ウラジロガシなどである。有

機物の堆積量は Moder 型で  $4.18 \text{ kgm}^{-2}$ ，Mull 型では  $0.922 \text{ kgm}^{-2}$  であった。表層土壌の化学性は表 3.1.1 に示した。この分画方法のねらいは H 層だけでなく，F 層の微細有機物も検討すること，構造を破壊し，その内容物



を分別することにある。予備実験の結果から，24 時間振とうで各画分の割合はほぼ一定になった。分画方法を図 3.1.1 に示した。f1 および f2 は  $40^{\circ}\text{C}$  送風乾燥機によって乾燥した。それ以外の画分は凍結真空乾燥装置によって乾燥した。

分画した試料の f3 以下の微細画分を真空蒸着したのち走査型電子顕微鏡（SEM）で観察した。

## 結果

### 粗大画分の構成有機物

H 層の発達していない Mull 型の適潤性褐色森林土のスギ林（矢板）と、F 層および H 層が厚く発達した Mor 型の乾性ポドゾルのハイマツ林（塩原）について、F 層以下の試料を分画し、内容物を観察した（図 3.1.2, 図 3.1.3）。スギ林では F1 層は篩の粒径が細くなるにつれスギ葉の割合が減少するが、最も細かい 2-1 mm 画分でも約 70%を占めた。F2 では >6mm の画分は 80%以上がスギ葉で占められるが、6 mm> の画分でスギ葉の割合が急減し、樹皮、木片、球果が混じり、さらに粒径の細かい 4 mm> 画分は実体顕微鏡では原形が確認できない褐色の粒子の割合が 80%以上を占めた。

ハイマツ林では >6mm の画分と 4-1 mm の画分を分けて層位別に集計した。>6 mm の粗大な画分では、L 層の構成物はハイマツ、ササ、シャクナゲがほぼ同じ割合であったが、分解が進み層位が深くなるにつれ樹皮や木片の割合が増加した。6-4 mm の部分では F1 でハイマツの包葉が多い特徴があるが、F, H 層となるにしたがい木質有機物の割合が増加する点は >6 mm の結果と同様である。

集計値は根を含まない値であるが、F 層や特に H 層が厚く発達すると、そこに根系がかなり発達していたので、ハイマツ林について枠内の生根量を集計した（表 3.1.2）。根量は F 層下部から H 層上部に多く分布し、有機物重量に対し最大 55%程度の根が存在していた。ただし直径 2 mm 以下の細根は F3~H2 を通じてほぼ 10%程度で一定であった。

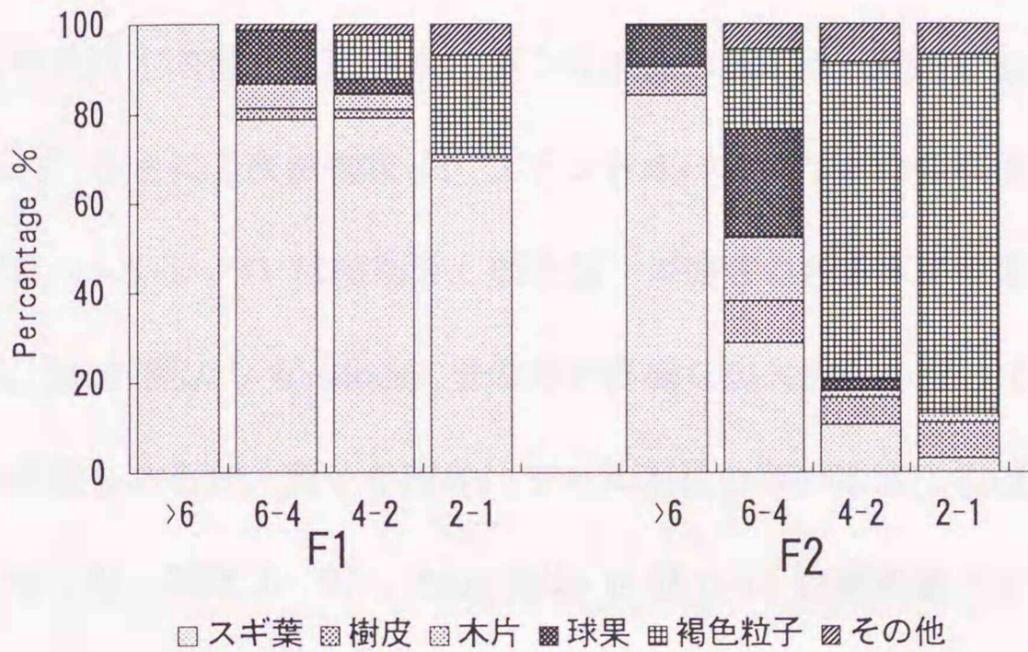


図 3.1.2 スギ林の堆積有機物 (Mull 型) の有機物の内容

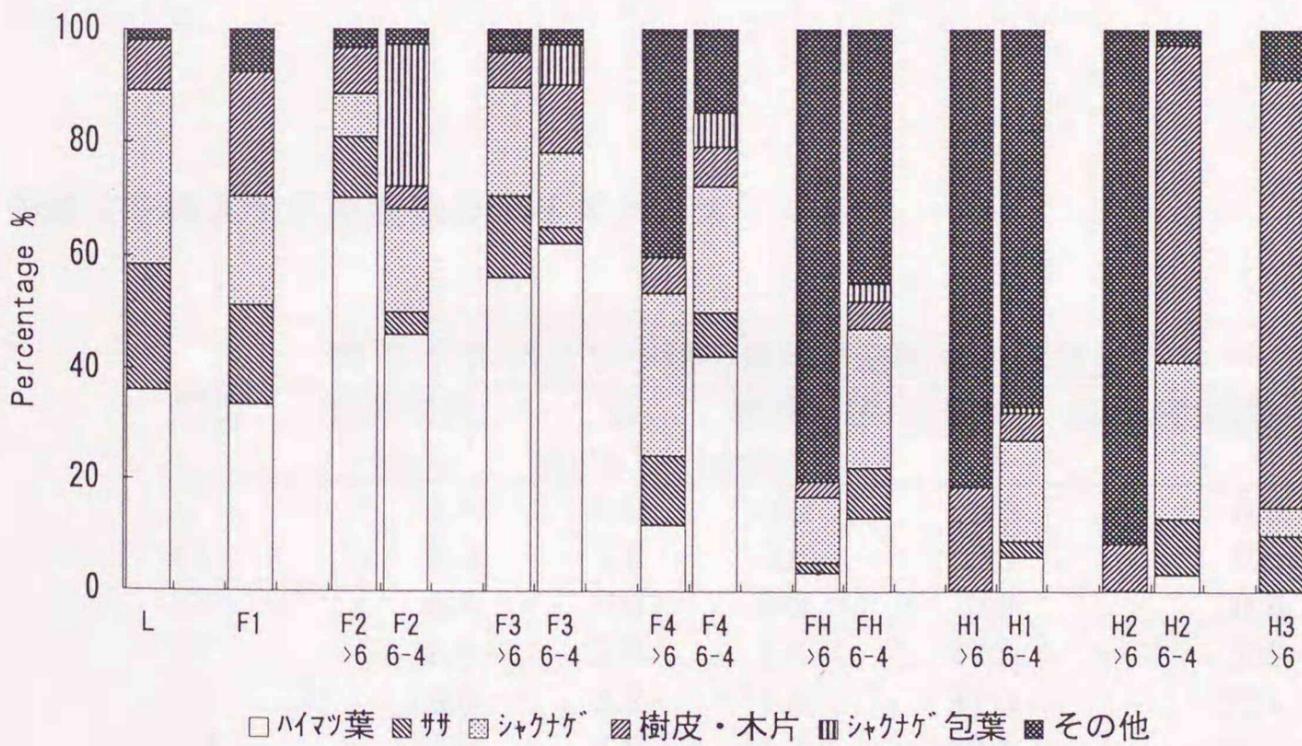


図 3.1.3 ハイマツ林の堆積有機物 (Mor 型) の内容

### 微細画分の構成有機物

分画方法 2 で得た試料の f3 以下の微細有機物の SEM 観察によると、f3 画分には気孔などの植物組織、糸状菌や放線菌の菌糸体、動物組織の破片等が認められ、さらに 1 次鉱物粒子、プラントオパールなどの無機成分も含まれた（写真 1-5）。f3 は植物質、動物質、無機質のさまざまな形態のものが混在し、Mull 型よりも Moder 型の方が多様な混入物からなっていた。f4 では植物組織もあるが、菌糸の破片、フィルム状の薄い不定形有機物の集合体が多くなった（写真 6-9）。Mull 型の F 層の f4 は菌糸破片が少なく、f5 に類似していた。f5 は凍結乾燥し固結した試料の一部について観察した。不定形有機物の集合体ともとれるが、円または長円形の細菌らしきものも多数認められた（写真 10）。f4, f5 については Mull 型、Moder 型で大きな違いはなかった。

### 各層位を構成する有機物のサイズクラス

表 3.1.2 ハイマツ林の堆積有機物層中の根量

層位	有機物量 Mgha <sup>-1</sup>	根 Mgha <sup>-1</sup>	細根 Mgha <sup>-1</sup>	根/有機物 %	細根/有機物 %
L	2.4	0.0	0.0	0.0	0.0
F1	4.0	1.8	0.0	0.0	0.0
F2	6.4	0.0	0.0	0.0	0.0
F3	16.9	3.0	1.6	17.8	9.6
F4	8.8	3.2	1.1	37.0	12.7
FH	12.0	4.8	1.2	40.1	10.2
H1	20.0	11.2	1.9	55.8	9.4
H2	17.5	7.2	1.8	41.4	10.5
H3	42.0	3.1	1.1	7.4	2.6
Total	129.9	34.4	8.8		

1) 根 : >2 mm, 2) 細根 : <2 mm

分画方法1によって分画した各層位の有機物のサイズクラスをまとめて図3.1.4に示した。L層はカラマツなど針葉樹の一部を除き6mm以上の大きさが80%程であった。F層上部(F1)は>6mmの割合が減少し、4-2mmの大きさの有機物の割合が増加した。F層下部(F2)はF1以外のF層を合わせて集計したもので、4-2mm画分が最も多くなる。F層はすべての画分に有機物が分布し、さまざまな大きさの有機物の混合物からなっている。H層は0.5-0.1mmの大きさにかけて多く分布し、細粒化が進んでおり、1mm以下の画分の割合は79%であった。

分画方法2によるサイズクラスを表3.1.3に示した。H層の0.044mm以下が48%を占め、分画方法1よりかなり増加した。F層でも1mm以下がMullで39%、Moderで52%と多く含まれていた。

表 3.1.3 分画方法2による堆積有機物の分布割合(%)

画分	Mull-F	Moder-F	Moder-H
f1	61.3	48.5	14.2
f2	17.1	23.7	38.1
f3	12.5	15.4	24.5
f4	6.1	8.3	18.2
f5	1.8	2.1	4.5
f6	1.2	2.0	0.5

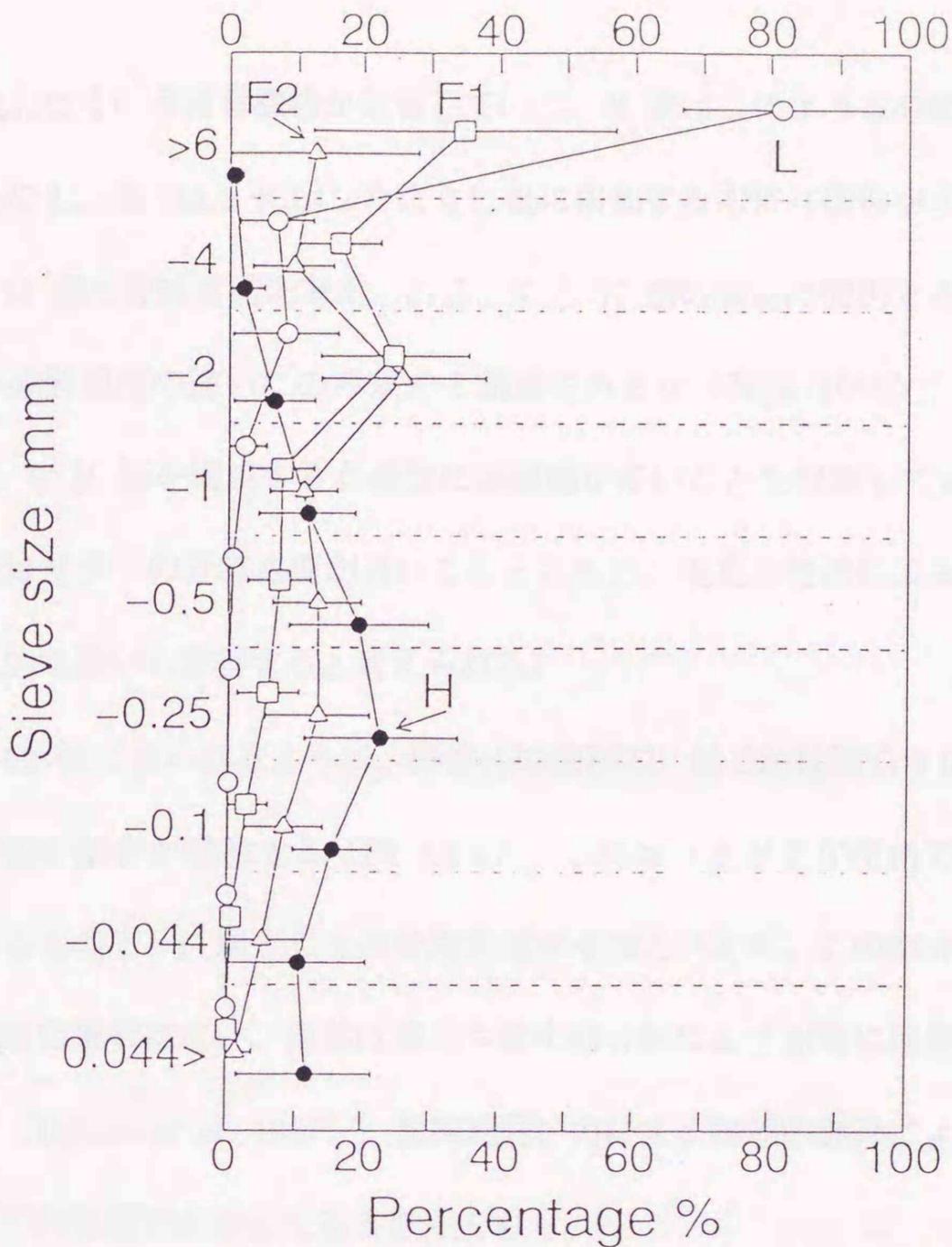


図 3.1.4 堆積有機物層の各層位のサイズクラス (分画方法1)

### 考察

Mor 型の有機物が厚く堆積するハイマツ林では、F、H へと分解がすすむほど >6 mm の粗大な画分にハイマツ葉組織と確認できる部分が減少し、木片や樹皮などの木質部分が増加した。しかし葉組織でもシャクナゲは H 層まで確認でき、分解しにくいようで、樹種によって差が認められる。この画分の樹皮や木片の割合は H1 層までは 10-20%程度で大差ないが、H 層下部ではその割合が増加する。H3 層で >6 mm の画分の 76%は樹皮や木片など

の碎片化しにくい木質有機物が集積していた。H 層はこのような分解し難く残ったものと、表 3.1.2 に示したように根に由来する木質有機物が多く、それが F, H 層の発達要因と考えられる。F と H 層の発達の要因とその性質の差異を分解速度の違いにのみ求める議論もあるが（河田 1961）、金沢ら（1977a）も H 層を構成する有機物に根組織が多いことを観察しており、H 層の発達はリターの分解速度が遅いこととともに、根系の発達による供給有機物の質的な違いも影響すると考えられる。

F1 や F2 層に見られるように、碎片化の過程で、はじめは明らかに 4 - 2 mm の部分の割合が増加する（図 3.1.4）。これはさまざまな樹種で共通に認められるもので、F 層としての特徴的なサイズといえる。この画分が多くなる理由は明確ではない。落葉は風化や微生物分解により初期に強度が低下するので（Takeda *et al.* 1987）、比較的弱い力による物理的破碎によって、このサイズの有機物が多くなると考えておく。

分画方法 1 の場合、H 層の 1 - 0.5 mm の割合が 19%、0.5 - 0.25 mm は 22% で最も多い。これは土壌動物の糞の単体または集合体の可能性が大きい。H 層のように鉍質物を含んだ土壌動物の糞は形が崩れにくいため（新島 1982）、H 層中にはこのサイズクラスの有機物が多いと思われる。また細根の周りに団粒状に付着したものも多かった。このような画分を指で潰した場合さらに細かな画分に砕くことができた。Ohta and Kumada（1977a）は、水とともにこねた後、水中篩別すると、50%以上が <0.1 mm の水中沈降部分であるという結果を報告している。H 層の最小単位はこの程度の大きさであ

ろうが、それらの存在様式は 1 - 0.25 mm 程度の大きさの耐水性団粒を形成しているとも考えられる。ただし微細な有機物は堆積有機物層の粗大孔隙のなかでは移動しやすいと考えられ、この画分が生成しにくいのか、移動または分解速度が速いため存在量が少ないのかは観察だけでは断定できない。

分画方法 2 によると、水中で 24 時間振とうした場合、より微細な画分が増え、耐水性団粒は破壊された。0.044 mm 以下の画分は、Mull 型の F 層で 22%、Moder 型の F 層で 48%、H 層も 48%であった。F 層にもかなり微細な有機物が存在している。金沢ら (1977a) は F 層の 29%が 0.5 mm 以下で、そのほとんどが暗褐色の土壤動物の糞であるとしている。しかも土壤動物は消化力が弱く、糞は食べた内容物を確認できることが多い (Babel 1975)。土壤動物の咬む大きさはミミズなどの大型動物を除くと 1 mm 以下、普通 0.04 - 0.6 mm 程度 (Dunger 1963) なので、f2 に集まるものが多いであろう。f3 画分も組織の確認できる植物や菌糸体、鉍物質が大部分である。f3 以下は糞を構成する有機物が分画されたと考えられる。また鉍物質粒子は比重が重いため沈降し f3 画分に集中した。f4 画分はさらに小さな菌糸破片や不定型物質からなる。f5 には細菌の菌体のような円形の物質も観察できた。細菌はリターの分解後期を担うもので、有機物や粘土などの表面に生息する。リターを摂食した土壤動物の糞は f2 以下の成分が集合したもので、糞といえども多様な構成物からなっていると考えられる。

## 要旨

さまざまな土壌-植生型で堆積有機物のサイズクラスと構成有機物を調べた。

1. Mull 型でも Mor 型でも下層位になるにしたがい木質有機物の割合が増加した。Mor では H 層への根系の発達が顕著であった。
2. 有機物のサイズクラスは L は 80%が  $>6$  mm, F は 4-2 mm の画分が最も多いが, すべてのサイズに分布し, H は 1 mm 以下が 70%を占め, 層位により有機物サイズクラスは異なった。水中で長時間振とうすると, F 層でも 1 mm 以下の割合が 40%程度以上となり, 微細な有機物は多かった。
3. 0.044 mm 以下で水に沈降する画分は, 植物や菌糸の破片, 1次鉱物粒子など多様な内容物であったが, 水懸濁画分で  $10^3$ g 沈降画分は菌糸破片, 不定型フィルム状物質が,  $10^5$ g 沈降部分は不定型物質および細菌状の物質からなっていた。

### 3.2. 堆積有機物のサイズと栄養塩濃度

#### 目的

前節では堆積有機物の各層位を構成する有機物のサイズクラスが層位によって異なること、さらに、粗大画分の内容物は層位によって異なり分解しにくい木質有機物が下層位まで残るが、微細な有機物は層位が異なっても形態的特徴は類似していることなどを明らかにした。本節の目的は物理的分解にともなう化学組成の変化を研究する。これまでの Ohta and Kumada (1977a), 金沢ら (1977b) がスギ, ヒノキ, 落葉広葉樹, ポドゾルなどの堆積有機物層で行った研究によると, サイズが小さくなるほど N 濃度が上昇し, C/N が低下する。またセルロース含量が低下し, リグニンが上昇し, 腐植化が進行する。これらの性質は, 有機物のサイズが小さいほど分解の進んだ有機物としての特徴をもつことを示している。このような有機成分組成の変化や腐植化過程については, 彼らの研究によって解明された部分が多い。

本研究では, これまでいくつかの林分で調べられている碎片化にともなう炭素, 窒素濃度の変化がどのくらい普遍的な現象であるか, 前節で用いたさまざまな植生-土壌系の堆積有機物層で検討する。前述のように, 有機成分組成についての報告があるが, 有機態窒素については微細な有機物ほど蛋白が多く, C/N が低いこと以外は不明である。そこで有機物のサイズと有機態窒素の分布との関係を照葉樹林下の Mull 型および Moder 型の堆積有機物について研究する。さらに窒素以外の養分元素については報告がほとんどな

いで、各サイズ有機物の養分元素濃度を明らかにし、分解の難易度との関係を検討する。

## 方法

### 実験1. 有機物のサイズとC, N濃度

前節の分画方法1の結果に基づき、それぞれの層位を代表するサイズを中心に以下のように区分した。L層およびF1層は全画分をまとめた。F2層以下は >4 mm, 4-1 mm, 1 mm> にまとめ、H層は >1 mm, 1-0.25 mm, 0.25-0.044 mm, 沈降画分, 懸濁画分および水溶性画分に区分した。0.25 mm以上の試料は0.25 mm以下に粉碎したのち、分析に用いた。

水溶性画分以外の試料の全炭素と全窒素はCNコーダー(柳本製作所, MT 600)で分析した。水溶性画分の全炭素は全有機炭素計(島津製作所, TOC 500), 全窒素はデジタル全窒素分析装置(三菱化成 TN01)で測定した。灰分は電気炉で550℃, 6時間加熱し求めた。値は乾燥重量(70℃)として示した。

### 実験2. 有機態窒素の分画

分画方法2によって分画した常緑広葉樹林のModer型とMull型の堆積有機物を用いて、Bremner(1965)の方法に準拠して、有機態窒素を分別定量した。有機物は高速粉碎機で0.25 mm以下に粉碎して分析に供した。また比較のために未分画の堆積有機物と細枝, 表層土壌も分析した。

### 実験3. 微細有機物成分の全濃度と水溶性成分濃度

実験2と同じ試料を用いた。有機物は、全炭素、全窒素はCNコーダーによって定量した。また、 $\text{HNO}_3\text{-HClO}_4$ で湿式灰化し、りんはモリブデンブルーによる比色によって、その他の元素は原子吸光法によって定量した。

水溶性成分は、粉碎試料：水=1:10、室温で1時間振とう後、 $0.2\mu\text{m}$ のフィルターでろ過し、ろ液をイオンクロマトグラフィーで定量した。

### 実験4. 有機物の $\text{CO}_2$ 発生量

実験2と同じ試料を用いた。粉碎試料0.2gに、石英砂(80-150メッシュ)0.2g、純水0.4gを直径3cm、高さ3cmの容器に入れた。それに菌種として、Mull型F層の未分画試料10gに水100mLを加えて振とう後、一晩静置した上澄みを1滴接種し、良くかき混ぜ、 $25^\circ\text{C}$ で培養した。培養開始後5日目から5日間、50mLビーカーに入れた10mLの0.5M-NaOH溶液とともに1Lの密封容器に入れ、その間に発生した $\text{CO}_2$ を捕集し全量をHClで滴定して求めた。

## 結果

### 碎片化にともなう養分濃度の変化

分画方法1によると、炭素濃度はL層からH層の懸濁部分まで徐々に低下したが、その平均値は約 $500\text{mgCg}^{-1}$ から $400\text{mgCg}^{-1}$ 程度と変化は少なかった(図3.2.1)。H層の水溶性画分およびA層の平均値はそれぞれ $321\text{mgCg}^{-1}$ 、 $208\text{mgCg}^{-1}$ と低濃度であった。

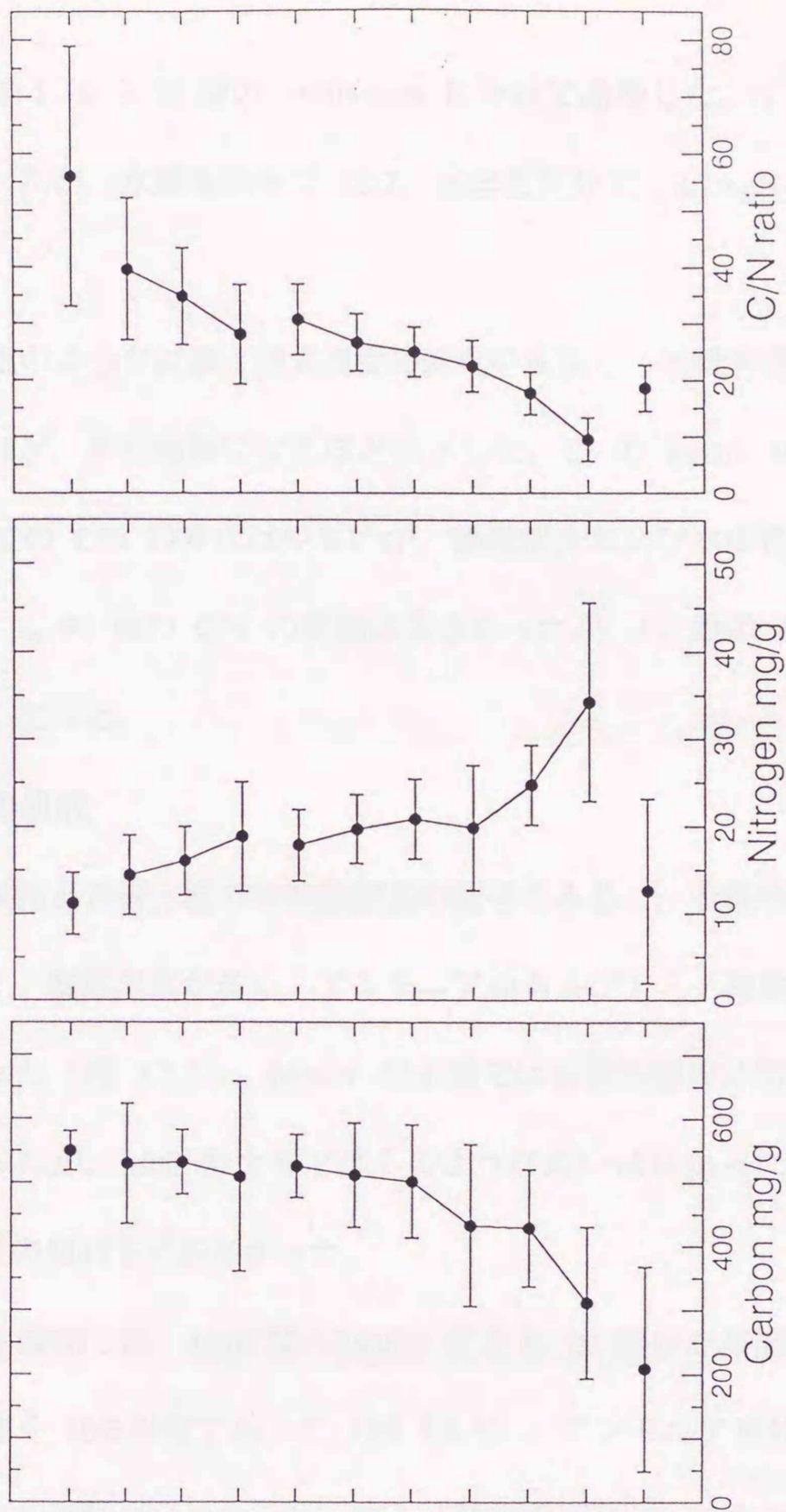


図 3.2.1 分画有機物 (方法 1) の炭素および窒素濃度と C/N, 平均値±S. D.

L, 未分画  
 F, >4mm  
 F, 4-1mm  
 F, <1mm  
 H, >1mm  
 H, 1-0.25mm  
 H, 0.25-0.044  
 H, <0.044mm 沈降部分  
 H, <0.044mm 水懸濁部分  
 H, 水溶性部分  
 A 層

窒素濃度は L から H 層の >0.044mm にかけて漸増した。H 層沈降部分でやや低下したが、水懸濁画分で 22.7, 水溶性画分で  $32.2\text{mgNg}^{-1}$  と大きく上昇した。

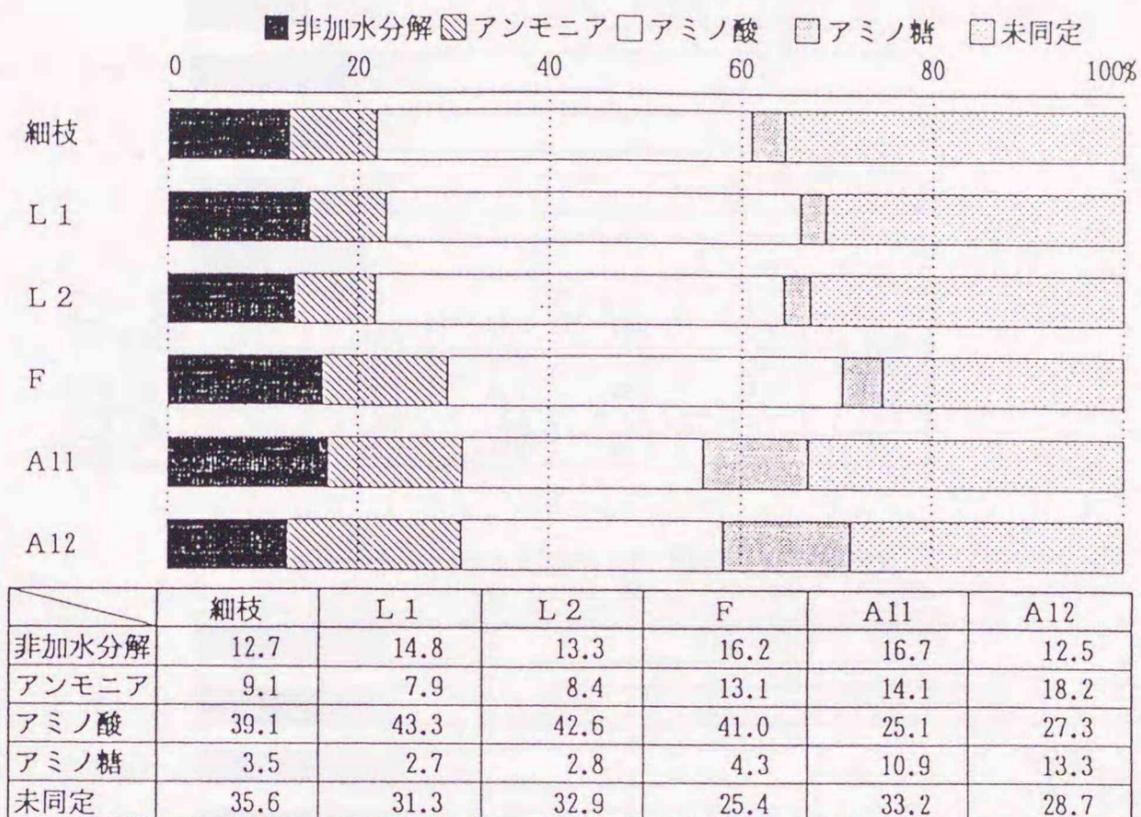
C/N は以上のような炭素, 窒素濃度の変化を反映し, 堆積有機物層の層位が深くなるほど, また微細になるほど低下した。F2 の 1mm> から H 層の 0.25 mm までの C/N の変化は少ないが, 懸濁画分および水溶性画分でさらに低下した。L, F1 層の C/N の変動は大きかったが, F2 層の 1mm 以下になると小さくなった。

#### 有機態窒素の組成

未分画有機物と表層土壌の有機態窒素の結果をみると, 有機物層では鉍質土壌よりアミノ酸態窒素が多く, アンモニア態およびアミノ糖態窒素が少ない傾向であった(図 3.2.2)。Moder 型土壌では有機物層の非加水分解性窒素は少なかったが, Mull 型土壌ではそのような違いはなかった。また未同定窒素は一定の傾向を示さなかった。

分画した有機物では, Mull 型, Moder 型とも f5 画分で非加水分解性窒素が最も少なく 10%程度であった(図 3.2.3)。アンモニア画分は 12-13%でサイズによる変動が少なかった。アミノ酸態窒素は f5 で他の画分より 5-10%程度多かった。アミノ糖画分は f2-f4 画分に多い傾向があった。

### Mull型



### Moder型

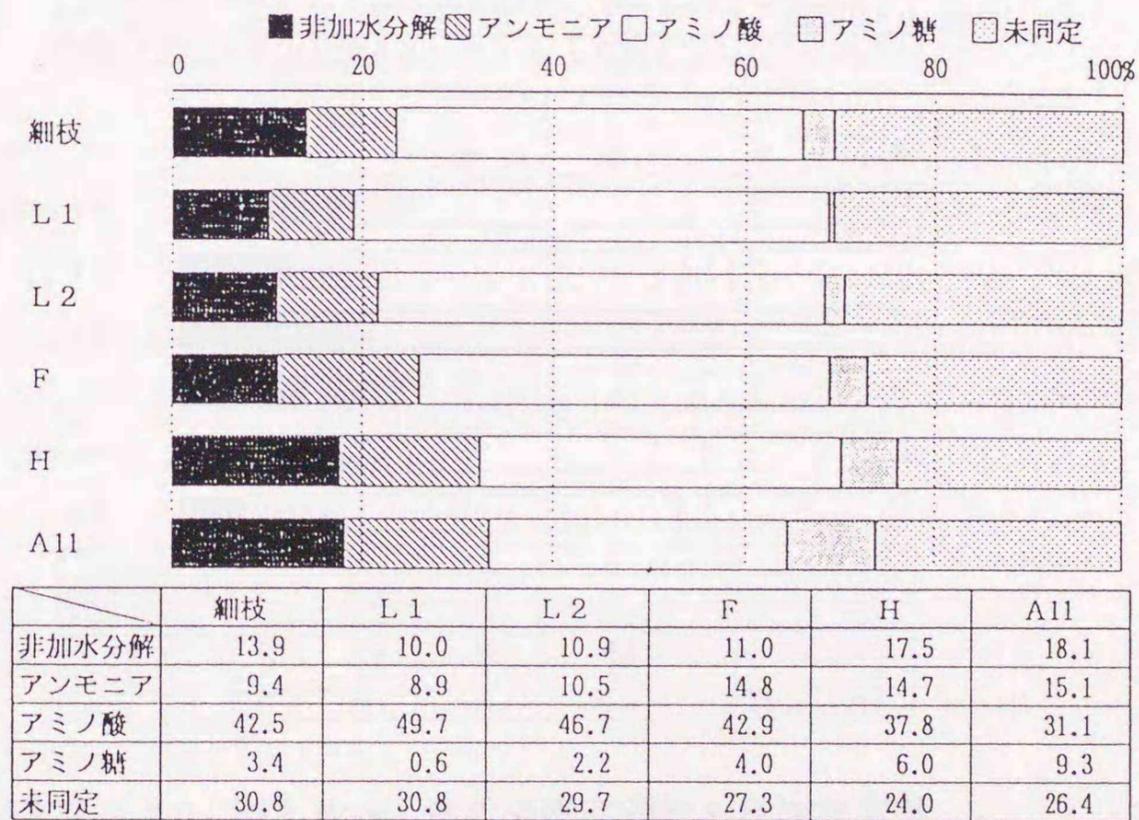
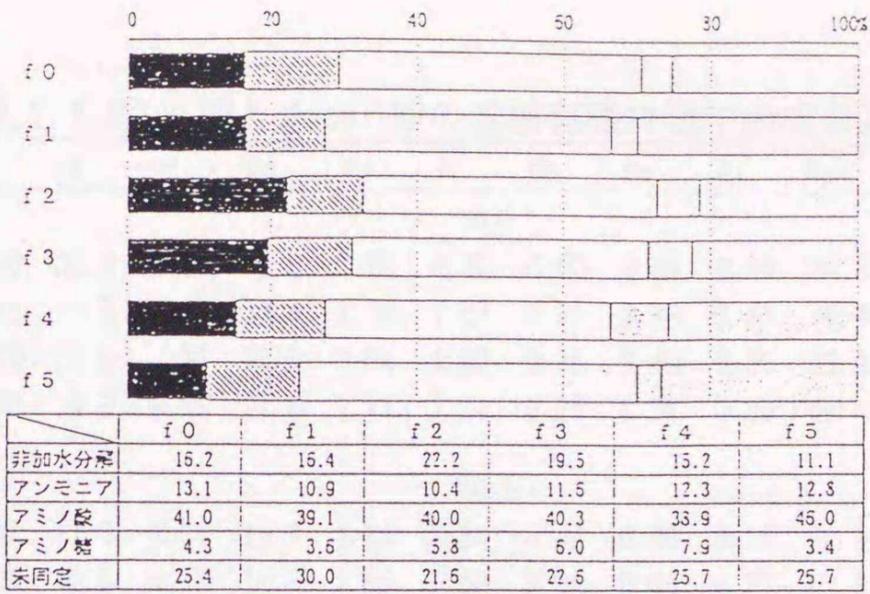
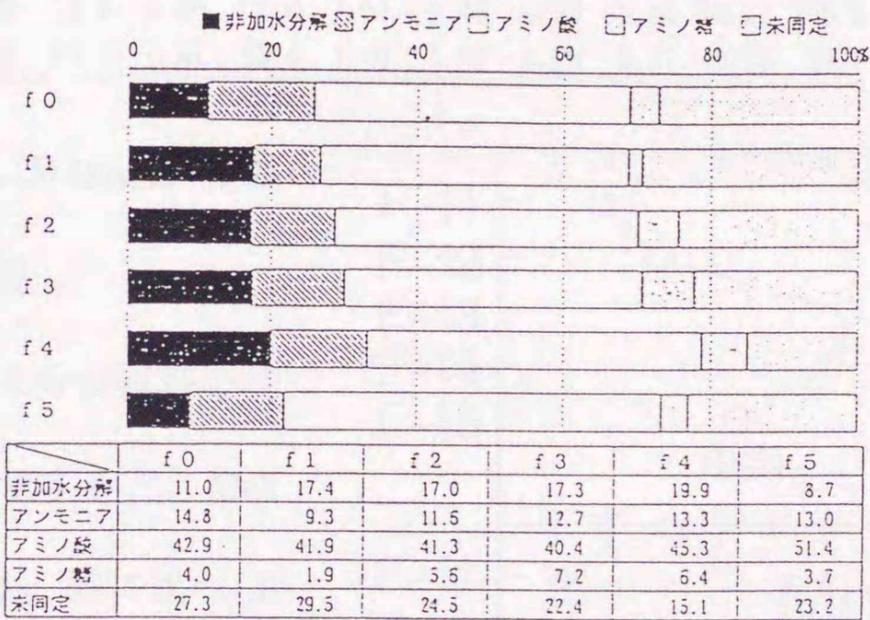


図 3. 2. 2 Mull 型と Moder 型の堆積有機物と表層土壌の有機態窒素

Mull - F



Moder - F



Moder - H

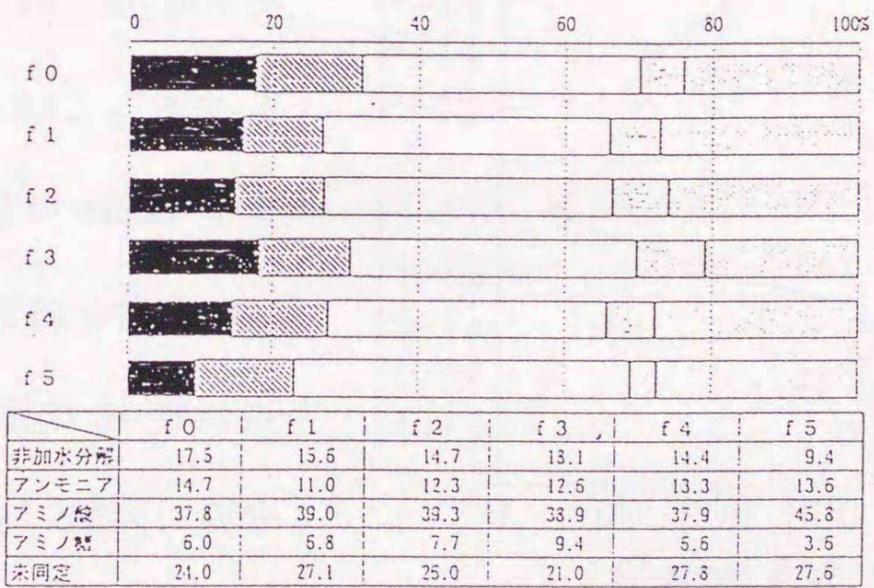


図 3. 2. 3 Mull 型と Moder 型の分画有機物の有機態窒素

表 3.2.1 Mull 型と Moder 型の堆積有機物層中の成分濃度 (gkg<sup>-1</sup>)

層位	C	N	P	Ca	Mg	K	Na	Fe	Al	Ash	C/N	C/P	N/P
Mull													
L1	500	12.6	0.86	12.3	1.80	3.32	0.43	0.29	0.30	81.8	39.5	578	14.6
L2	502	13.8	1.16	14.4	2.19	1.83	0.31	0.23	0.43	70.4	36.5	433	11.9
F	465	17.9	1.34	20.8	2.54	1.83	0.35	3.69	5.56	139.9	26.0	347	13.3
細枝	498	9.9	0.91	21.6	1.71	2.14	0.28	0.31	0.30	48.4	50.1	549	10.9
Moder													
L1	507	11.7	0.54	10.1	1.83	3.24	0.49	0.26	0.18	52.9	43.5	938	21.6
L2	498	15.9	0.96	14.7	1.69	1.68	0.34	0.45	0.77	62.1	31.4	521	16.6
F	502	18.7	0.93	10.2	1.84	1.61	0.43	0.21	3.17	81.5	26.9	542	20.2
H	388	17.4	0.88	2.8	1.51	1.43	0.36	16.60	16.17	295.9	22.3	440	19.7
細枝	509	10.0	0.47	15.4	1.49	1.29	0.28	0.37	0.54	36.7	51.1	1087	21.3

Mull 型および Moder 型の  
養分濃度比較

はじめに未分画試料の養分濃度を比較すると、Mull 型では Moder 型に比べ F 層の灰分と Fe, Al が多かった (表 3.2.1)。また F 層の Ca 濃度が Moder 型より Mull 型で約 2 倍高かった。Moder 型の H 層は炭素が 388 gkg<sup>-1</sup> と低く、灰分が 296 gkg<sup>-1</sup> と高かった。

Mull 型, Moder 型とも K

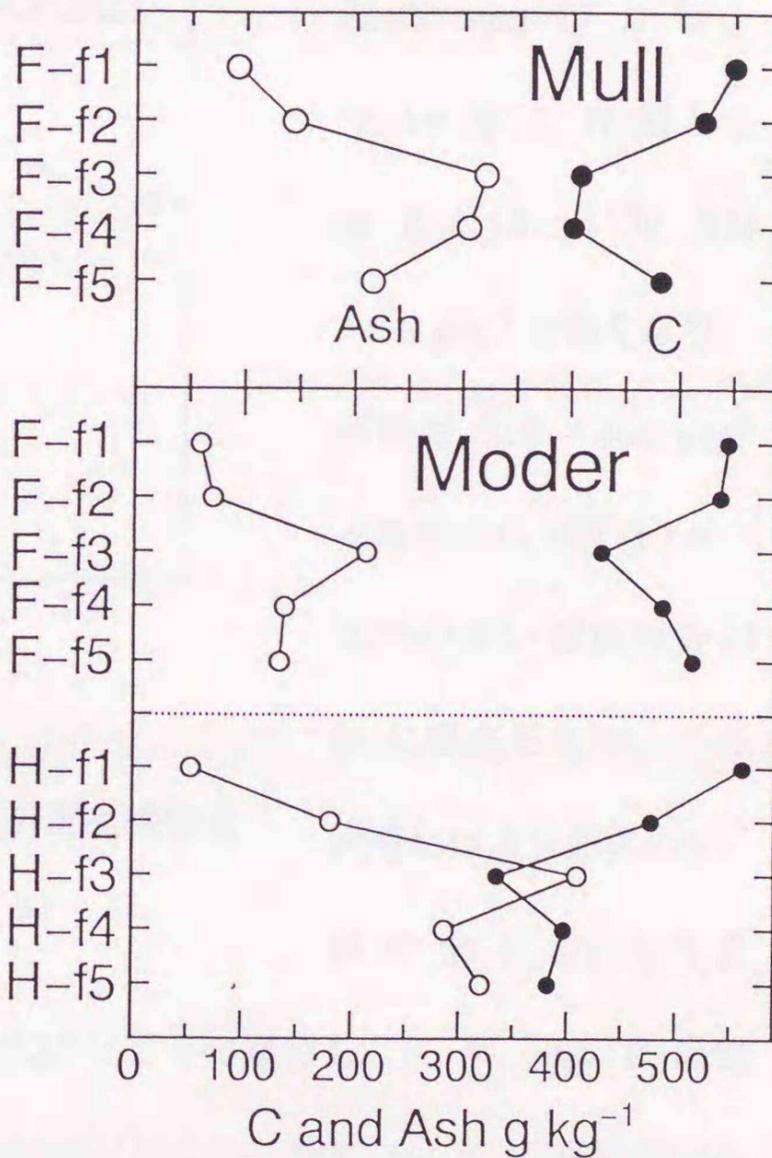


図 3.2.4 Mull 型と Moder 型の分画有機物の炭素および灰分濃度 gkg<sup>-1</sup>

● : 炭素, ○ : 灰分

は L1 から L2 になる時点で急減した。N と P 濃度は F および H 層で高く、C/N と C/P は小さくなった。N/P は L2 でやや小さかった。C/P と

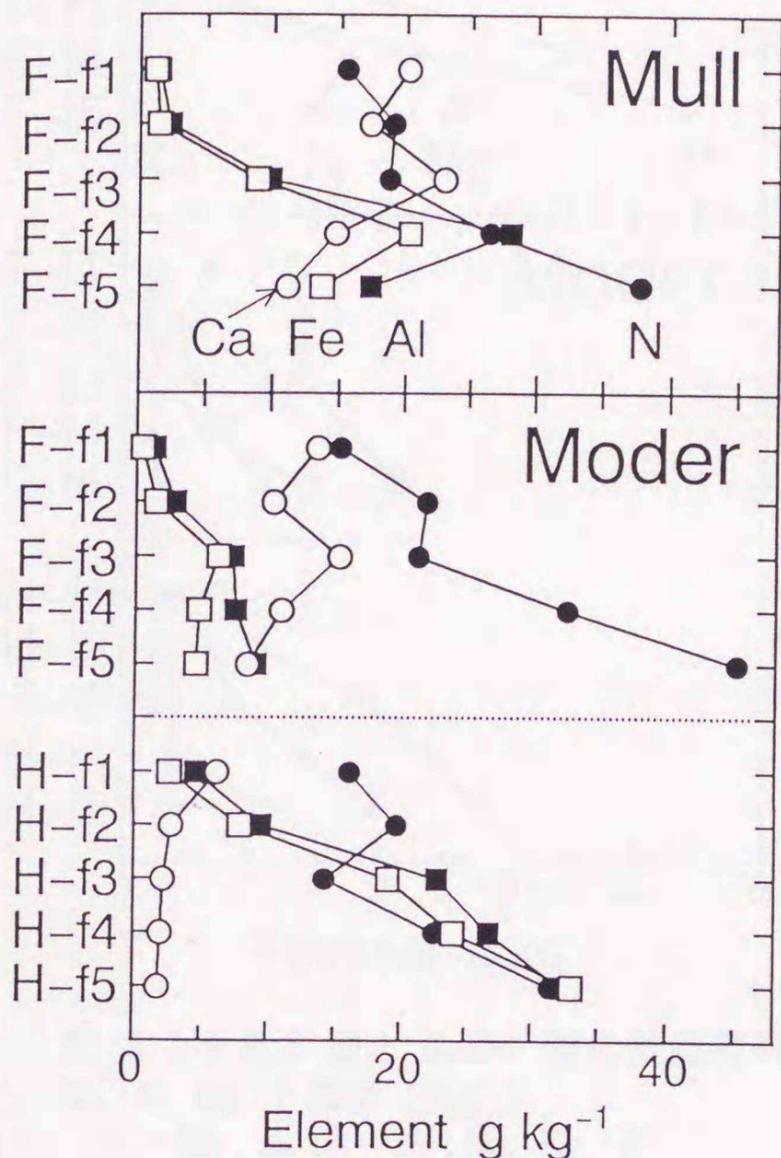


図 3.2.5 Mull 型と Moder 型の分画有機物の C, Ca, Fe, Al 濃度 ( $\text{gkg}^{-1}$ )  
 ● : N, ○ : Ca, □ : Fe, ■ : Al

まれ、Al や Fe 濃度も高い (図 3.2.5)。どの層位も、N, P, Mg, K は粒径が小さくなるほど高濃度になる傾向が見られ、特に f4, f5 で高濃度であった (図 3.2.6)。N と P は f5 で最も高濃度であり、この画分への集積が顕著であった。N/P は f5 が最低であり、N より P の方がより微細な画分

N/P は Moder の方が高かった。

分画した有機物の粒径と成分濃度との関係と比較すると、炭素濃度は Mull 型 F 層、Moder 型 F, H 層とも f3 または f4 が  $334 - 429 \text{ gkg}^{-1}$  と低くなり、灰分は  $212 - 408 \text{ gkg}^{-1}$  と高かった (図 3.2.4)。比重の重い微細画分が f3 に集まるため、この画分には灰分が多いが、f4 や f5 にもかなり含

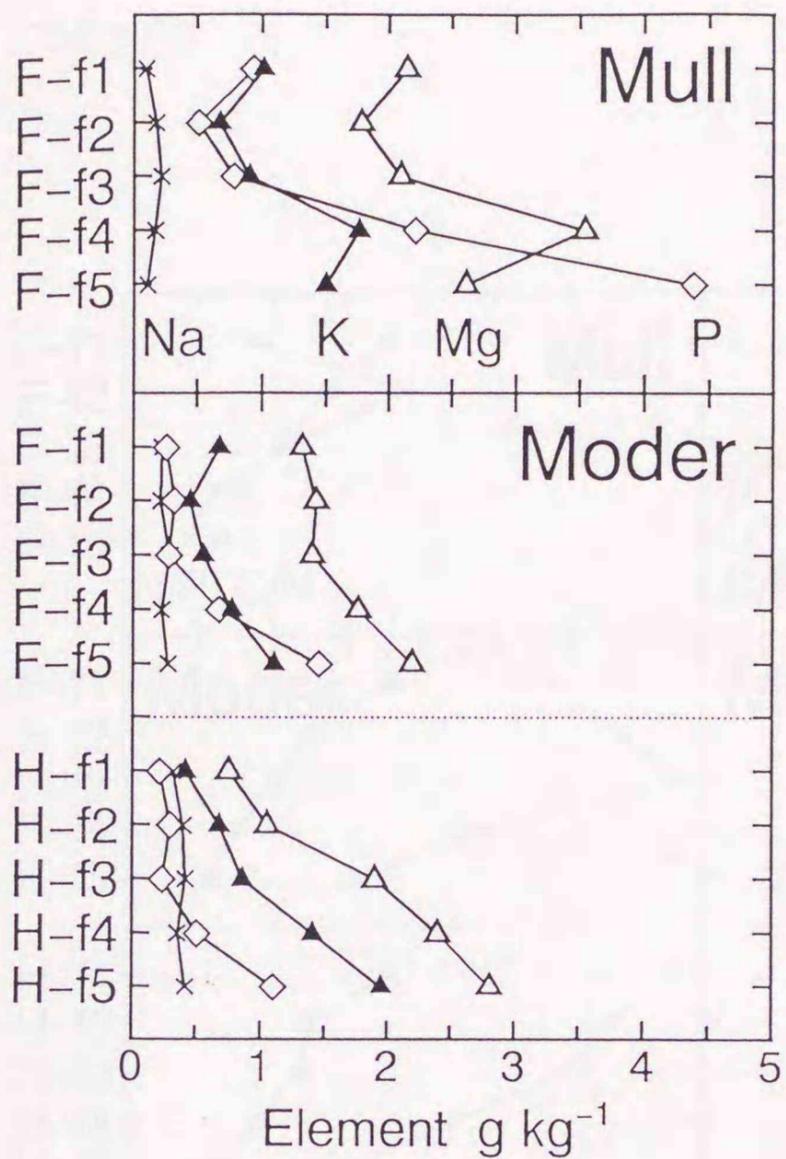


図 3.2.6 Mull 型と Moder 型の分画有機物の Na, K, Mg, P 濃度 (gkg<sup>-1</sup>)  
 × : Na, ▲ : K, △ : Mg, ◇ : P

に集積していた。これらの元素と反対に, Ca 濃度は粒径が小さくなるほど低下する傾向があった。Na の濃度変化は少なかった。

Mull 型の F 層の f1 の C/P をのぞき, C/N と C/P は粒径が小さくなるほど低下した (図 3.2.7)。F 層の N/P は, Mull 型では f2, Moder 型では f3 が高かったが, Moder 型の H 層では粒径とともに減少した。

いずれの層位でも f5 が C/N, C/P, N/P すべて最低であった。

### 水溶性成分

水溶性成分濃度は陽イオンが多く, 陰イオンは多い場合でも陽イオン総量 (mol<sub>c</sub>) の 20%程度であった。L2 または F 層で水抽出イオン合計量は最も多かった (表 3.2.2)。すべての層位で, NH<sub>4</sub><sup>+</sup>, K<sup>+</sup>, Mg<sup>2+</sup>, H<sub>2</sub>PO<sub>3</sub> は f3 が最も少なく, それより粒径が大きくなるか, 小さくなるにしたがい, 濃度が高く

なくなる傾向にあった。Na<sup>+</sup>, Ca<sup>2+</sup>, SO<sub>4</sub><sup>2-</sup>は粒径による変化は小さくほぼ一定であった。

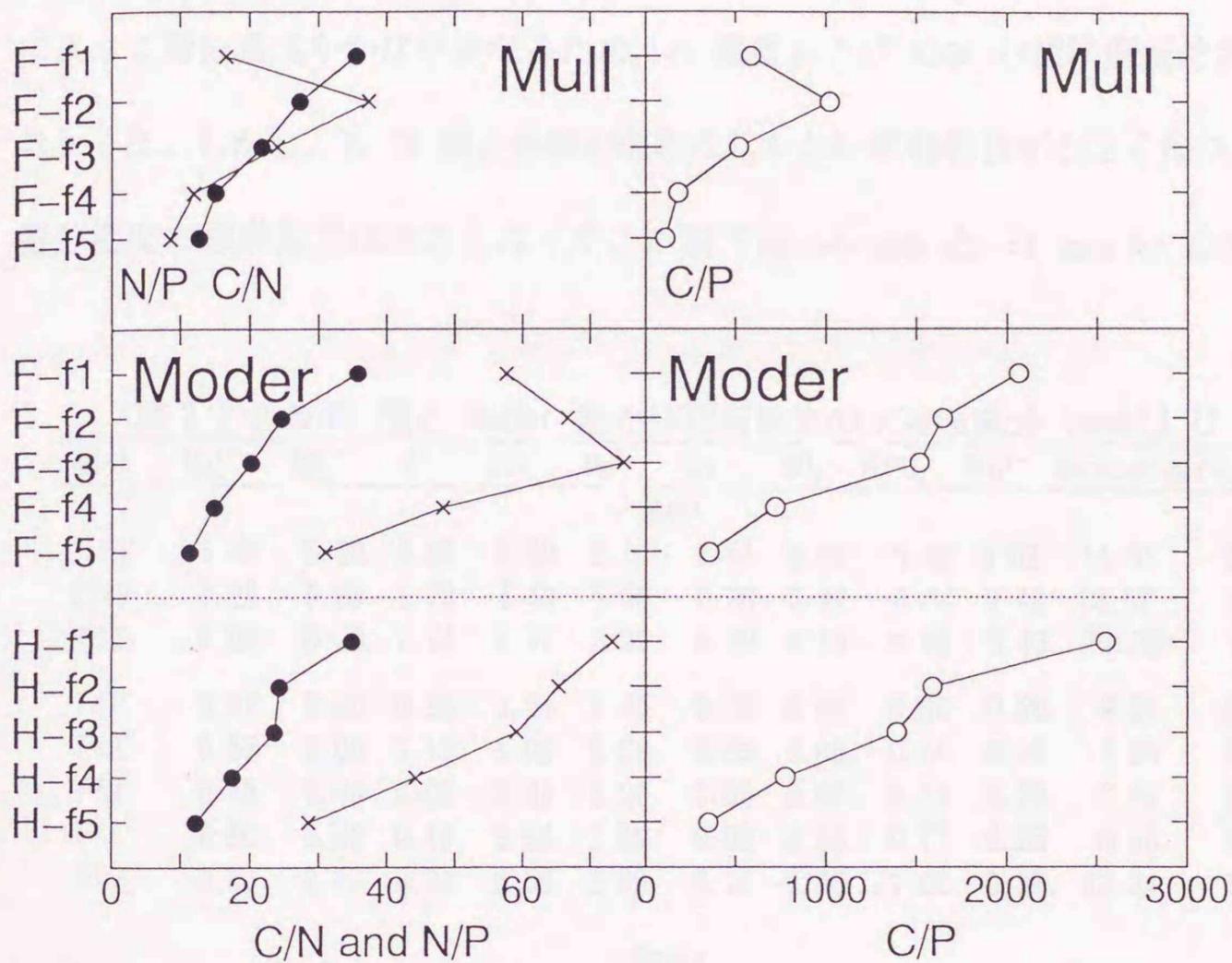


図 3.2.7 Mull 型と Moder 型の分画有機物の C/N, C/P, N/P 比  
● : C/N, ○ : C/P, × : N/P

### CO<sub>2</sub> 発生量

Mull 型の CO<sub>2</sub> 発生量は F 層の f2, f3 で低かった (図 3.2.8)。Moder 型では F 層の f3 および f4 画分で低く, f1 および f5 の CO<sub>2</sub> 発生量が多かった。Moder 型の H 層は全体的に F 層よりかなり小さく, また F 層と同

様に中サイズの f3 前後で最も CO<sub>2</sub> 発生量が少なかった。

## 考察

2.1 節では堆積有機物の層位毎に養分濃度を比較したが、L 層では樹種によって養分濃度がかなり異なるため、N 濃度および C/N の標準偏差は大きかった。しかし、F、H 層と分解が進むにしたがい樹種特性が小さくなり、養分濃度の標準偏差は小さくなった。F 層では >4 mm と <1 mm の C/N

表 3.2.2 Mull 型と Moder 型の分画有機物の水溶性成分 (mmol<sub>e</sub>L<sup>-1</sup>)

画分	Na <sup>+</sup>	NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	K <sup>+</sup>	Ca <sup>2+</sup>	Mg <sup>2+</sup>	Cl <sup>-</sup>	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	H <sub>2</sub> PO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	陽イオン合計	陰イオン合計
Mull											
L1f0*	1.49	0.00	4.52	3.60	5.19	0.51	0.06	0.32	0.62	14.81	1.51
L2f0	1.24	0.00	1.79	4.48	5.06	0.38	0.02	0.44	0.40	12.57	1.23
Ff0	1.09	0.29	1.14	6.37	2.90	0.39	0.15	0.55	0.43	11.79	1.52
Ff1	0.67	0.00	0.58	5.54	2.46	0.12	0.01	0.30	0.24	9.25	0.67
Ff2	0.57	0.00	0.13	5.00	2.26	0.06	0.00	0.10	0.20	7.96	0.36
Ff3	0.45	0.00	0.00	5.31	1.26	0.06	0.00	0.01	0.20	7.02	0.27
Ff4	0.50	0.00	0.14	5.56	1.99	0.09	0.03	0.17	0.28	8.18	0.57
Ff5	0.50	2.57	0.34	6.55	2.98	0.11	0.00	1.00	0.37	13.24	1.48
Moder											
L1f0	1.30	0.66	4.69	3.53	5.17	0.78	0.23	0.38	1.63	15.35	3.01
L2f0	1.06	1.40	2.31	6.01	5.32	0.65	0.26	0.85	1.05	16.11	2.80
Ff0	0.67	2.36	1.29	5.41	2.56	0.46	0.09	0.53	0.79	12.30	1.87
Hf0	0.49	1.45	0.45	1.29	0.89	0.41	0.07	0.04	0.75	4.56	1.25
Ff1	0.19	0.71	1.01	4.89	2.37	0.23	0.06	0.52	0.54	9.17	1.36
Ff2	0.03	0.49	0.29	4.60	2.31	0.14	0.07	0.26	0.46	7.71	0.93
Ff3	0.03	0.10	0.06	5.26	1.26	0.11	0.07	0.06	0.34	6.71	0.58
Ff4	0.04	0.43	0.20	5.22	2.00	0.13	0.15	0.33	0.52	7.88	1.13
Ff5	0.07	2.63	0.36	4.90	2.91	0.12	0.08	1.78	0.49	10.87	2.47
Hf1	0.32	0.73	0.50	1.63	1.25	0.16	0.06	0.07	0.61	4.43	0.89
Hf2	0.24	0.57	0.33	1.44	1.04	0.18	0.07	0.03	0.53	3.62	0.80
Hf3	0.08	0.00	0.02	1.10	0.82	0.12	0.06	0.01	0.32	2.03	0.51
Hf4	0.18	0.04	0.15	1.12	1.05	0.18	0.10	0.01	0.50	2.54	0.79
Hf5	0.26	0.61	0.27	0.94	0.79	0.15	0.05	0.01	0.46	2.87	0.67

\* : f0 は未分画試料

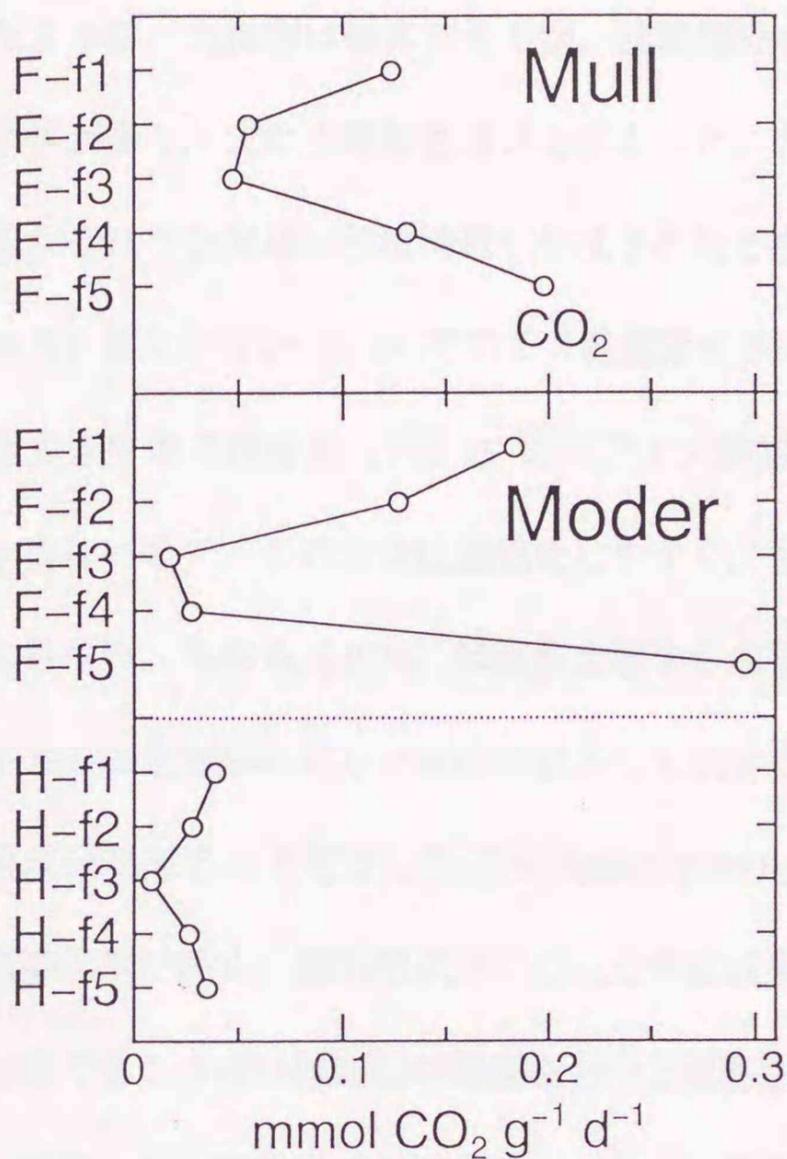


図 3.2.8 Mull 型と Moder 型の  $\text{CO}_2$  発生量 ( $\text{mmol CO}_2 \text{g}^{-1} \text{d}^{-1}$ )

は 10 以上違う。F

層はさまざまな内容、

大きさの混合物であ

るが、細かな有機物

ほど分解が進んでい

る。一方、H 層では

1 mm ~ 水沈降画分

までの C/N 変化は少

なく、比較的均質と

考えられる。4.1 節

の観察で明らかによ

うに、分画方法 1 の

場合、水中で緩やか

に篩別するため、土

壌動物の糞に由来す

ると考えられる耐水性団粒（金沢ら 1977abc）は壊れずに分画される。3.1

節の形態観察によると H 層でもサイズによりその内容物が異なるにもかか

わらず C/N から判断すると比較的均質なことがうかがえる。また 1 mm 以

上の画分は木片や樹皮など木質有機物（3.1 節）が多い割に C/N は 30 程

度で低い。このような碎片化過程における C と N の以上のような動態は

林分や土壌型の違いにかかわらずかなり普遍的なものである。

分画方法2は、耐水性団粒構造を破壊して、分別している。3.1節で示したように、内容物は雑多であるが、沈降部分の f3 は鉍質物や植物破片、菌糸体が多く、また土壌動物遺体も多かった。最も小さく軽い f5 の不定形物質がそれらを接着し団粒構造が形成されたと推察できる。有機態窒素組成を見ると菌糸が多い f3, f4 でアミノ糖窒素が多い傾向がうかがえるが、それほど大きな差ではなかった。f5 にはアミノ酸態窒素が多く、非加水分解窒素が少ないので、この画分は無機化しやすく、可給態窒素の給源といえるかもしれない。丸本ら(1974)は鉍質土壌からの分散有機物が微生物菌体に由来することを明らかにし、無機態窒素を生成する易分解性有機物は菌体の細胞膜成分であることを示した。Aoyama(1985)は堆肥中の懸濁部分の窒素の無機化率が高く、細胞壁成分に近い元素組成を持つことを示した。堆積有機物層でもこの画分は同様の機能をもつと推察される。

分画した有機物の養分濃度は Ca と Na 以外は、粒径が小さくなるにしたがい濃度が高くなる傾向があるが、f1 - f3 までの変化は少なく、f4 または f5 で最高濃度となるので、水に懸濁する部分には、実験1で示したような N 濃度だけでなく、P, K, Mg も濃縮されることがわかる。この結果、C/N, C/P は Mull 型の F 層 f2 を除き、微細になるにしたがい減少しており、分解が進み、分解者である土壌微生物の増殖にともない菌体に取り込まれたと考えられる。K や Mg も同様に菌体成分として固定され、増加した可能性が高い。しかし、Ca は微細画分で低下する傾向があり、菌体に固定される量は少ないのかもしれない。Ca は微生物の必須元素として確立していない

といわれ、必須としても他の多量必須元素よりも要求性が低いという (Griffin 1994)。また森林の表層土壌の微生物バイオマスに固定された養分量を評価した実験では N, P, K, Mg では有意に微生物バイオマスへの固定が認められたが, Na と Ca は有意な結果が得られなかったという (Díaz-Raviña *et al.* 1993)。2.1 節でも議論したが, Ca の動態については土壌微生物の栄養生理特性を考慮し, さらに検討が必要である。

各成分の全濃度と水溶性濃度は比例しない。養分の全濃度の高い微細な画分は水溶性成分も高濃度の傾向があるが, 濃度の低い粗大な画分もまた水溶性成分が高濃度のものが多い。粗大部分と微細な部分で水抽出 (Cold water extraction) 成分が多く, 土壌生物や植物に有効利用されやすいと考えられる。また, H 層は F 層と同様に全濃度が高いにもかかわらず, 水溶性成分濃度が低いことも特徴的で, H 層の養分の可給性が低いことを示唆する。

千葉 (1975) は粉碎した落葉と未粉碎の落葉で  $\text{CO}_2$  発生量を比較し, 両者は比例関係にあり, 粉碎した場合でも約 17% しか  $\text{CO}_2$  放出量は増加しないと報告している。粉碎しても基質としての特性は大きく変わらないと考えられる。さらに千葉によれば,  $\text{CO}_2$  発生量と成分濃度との関係では, N, K, Mg, 灰分とは有意な比例関係にあり, C/N とは反比例関係にあるという。各画分の  $\text{CO}_2$  発生量と成分全濃度を比較したところ, 濃度の低い f1 の  $\text{CO}_2$  発生量が多いため各成分の全濃度との関係はいずれも低かった。しかし, 水溶性成分濃度との関係では  $\text{CO}_2$  発生量と  $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{H}_2\text{PO}_3^-$  濃度とは有意に比例し, その中では  $\text{H}_2\text{PO}_3^-$  とは  $r = 0.89$  と高い相関が存在した (表

3.2.3)。堆積有機物の分解には水溶性のような利用しやすい形態の成分が重要で、特に P は分解の制限因子となっている可能性がある。

表 3.2.3 CO<sub>2</sub> 発生量と水溶性成分濃度との関係

NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	Na <sup>+</sup>	K <sup>+</sup>	Ca <sup>+</sup>	Mg <sup>+</sup>	Cl <sup>-</sup>	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	H <sub>2</sub> PO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>
0.51	0.28	0.28	0.58	0.62	0.19	0.10	0.89	0.10
*			**	**			**	

\*\* : 1%有意, \* : 5%有意

また CO<sub>2</sub> 発生量については有機成分との相関も報告されている。0.075 mm 以上の有機物についてはあるが、金沢ら (1977c) は土壤動物の糞と考えられる微細分画では微生物数が少なく、CO<sub>2</sub> 発生量も少ないこと、有機物成分としては脂質、ヘミセルロース量と CO<sub>2</sub> 発生量の相関が高いことを示した。今回の実験では金沢らが調べた画分より小さな画分で再び CO<sub>2</sub> 発生量が増大した。この画分の有機成分組成は今後の興味深い研究課題である。ただ水溶性養分濃度と CO<sub>2</sub> 発生量が有意に比例するので、基質の養分状態はやはり重要な律速因子といえよう。

Mull 型と Moder 型の F 層では各サイズとも養分濃度に大きな違いはない。Mull 型は大型土壤動物が多く、Moder 型は中小型土壤動物が多いという違いはあるものの (武田 1994)、どちらも F 層有機物の生成に土壤動物が分解に関与しているためかもしれない。微生物分解が優先する Mor 型の F 層と比較検討する必要がある。F 層と H 層とでは養分の全濃度はほぼ同じであるが、水溶性成分濃度、CO<sub>2</sub> 発生量は H 層でかなり小さい。金沢ら (1977b) は、微細有機物の化学性の違いを土壤動物の食性のちがい、すな

わち F 層の微細有機物は新鮮葉の糞，H 層のそれは腐植や無機質粒子の糞であるためとしている。水溶性として抽出される養分量がなぜ層位によって異なるかは，各層位の分解性だけでなく，養分の有効性という意味からも検討する必要がある。

一方，微細有機物で全濃度が高いことの重要性は，その画分が水に分散し，移動しやすいことにある。Ohta *et al.* (1986) は，微細部分が水と共に石英砂カラム内を移動することから，この画分が量的に少ないのは，洗脱をうけるためであることを示唆した。F 層でも，分解性の悪い H 層でも，水に懸濁する微細な画分ほど養分濃度が高い。たとえ糞として構造の一部であっても，構造が壊れると分散し，堆積有機物層から鉍質土壤へ移動するであろう。また H 層は水溶性養分が少なく，無機化しにくいと判断されたが，微細有機物の全濃度はやはり高く，この部分が養分および有機物の移動形態として機能し，養分元素の土壤断面内における再配分の過程の一部を担っていると考えられる。

## 要旨

堆積有機物のサイズクラス毎の養分濃度と分解性を調べた。微細な有機物の性質を照葉樹林の Mull 型と Moder 型で比較した。

1. 有機物は微細になるにしたがい炭素濃度が低下し，窒素濃度は上昇し，C/N は低下した。

2. 水懸濁画分のうち最も微細な  $10^5g$  沈降部分は、アミノ酸態窒素が多く、非加水分解性窒素が少なかった。
3. N, P, Mg, K 濃度は微細になるほど高濃度になる傾向があり、特に P が顕著であった。Ca は粒径が小さいほど濃度が低下した。水懸濁部分にも Al, Fe が多かった。このような性質は Mull 型 F 層と Moder 型 F, H 層でほぼ同じ傾向であった。
4. Moder 型の H 層の  $CO_2$  発生量は F 層よりかなり少なかった。Mull 型、Moder 型とも F 層の最も粗大な  $>1mm$  画分と最も微細な  $10^5g$  懸濁画分で大きな  $CO_2$  発生量を示し、 $0.044 mm>$  の水沈降部分の  $CO_2$  発生量は最小であった。 $CO_2$  発生量は水溶性養分、特に P 濃度と最も相関が高かった。

### 3.3 落葉分解菌群の役割

#### 目的

これまではリターの碎片化とそれにもなう化学的変化を明らかにしてきた。微細な有機物への碎片化は土壤動物の働きといわれ、養分の濃縮と有効化過程に大きな影響をおよぼすことが明らかとなった。しかし、サイズが小さくなることと、微生物分解性とは一致せず、微生物に対する基質の養分の有効性が重要であることが推察された。微生物分解では、基質の重要性とともに、微生物の種特異性も考慮する必要があると思われる。本節では落葉分解菌の養分環境形成への役割を明らかにしたい。

森林生態系を構成する木本植物には難分解性のリグニンが多いため、基質として富リグニンであることが堆積有機物層の特質といえる。そのためリターの分解にはリグニン分解が一つの鍵となる。リグニン分解能をもつ土壤生物は微生物に限られ、その中心は担子菌の一部である。リグニン分解能の高い菌類としては木材腐朽菌の白色腐朽菌群に関する研究が多いが（高橋 1989）、落葉分解菌にもリグニン分解能の高いものがあり、その菌の分解を受けた落葉は白色～黄色に変色し、林床に数 10 cm から数 m のコロニーを作る（石塚 1980）。

Saito（1957, 1958, 1960, 1965, 1966）はブナ落葉の菌類による分解過程を詳細に検討し、リグニン分解能の強い *Collybia* や *Mycena* 属の担子菌が新鮮なリターに直接作用し、分解することを示した。また Hintikka（1970）

もフィンランドや北米の森林で堆積有機物層に白色腐朽コロニーを形成する担子菌群とその強力な分解作用を明らかにした。このような落葉分解菌によるリターの分解にともない  $\text{NH}_3$  と  $\text{NO}_3$  の集積, 交換性  $\text{Ca}^{2+}$  の減少, 水溶性 P の増加, pH の低下などの現象が報告されており (Saito 1965; Hintikka 1970), 養分放出に関してある種の森林生態系では落葉分解菌が重要な役割をもつと推察されていた。また Saito (1965) は *in vitro* 実験で, 菌類同士の相互作用による養分集積の違いを示したが, 野外でのコロニーの動態にともなう実際の変化は調べられていない。そこで, 本研究の目的は, 1) 北関東の落葉広葉樹天然林の林床における落葉分解菌による白色腐朽コロニー周辺の養分濃度分布を把握すること, 2) 養分濃度の季節変動を明らかにすること, 3) 堆積有機物層における水溶性無機養分に対する白色腐朽菌の寄与を明らかにすることにある。

## 調査および方法

### 調査 1

調査は茨城県北茨城市小川 (調査地名: 小川) のコナラ・イヌブナ・ブナ・シデ類が混成した暖温帯落葉広葉樹林 (Masaki *et al.* 1993; Nakashizuka *et al.* 1993) の谷頭斜面で行った。調査地には尾根の落葉も集まり, 堆積有機物量は  $22.2 \text{ Mgha}^{-1}$  であり堆積量は比較的多い。土壌は適潤性黒色土である。

L 層を剥いで F 層中の白色腐朽コロニーを探した。これらのコロニーから形成された子実体から *Collybia peronata* と確認し, 子実体のない時期は菌

糸の形状から判断した。コロニーの中心は F 層上部 (F1 層) にあり、根はほとんど見られないが、F 層下部 (F2 層) には根系が発達していた。このコロニー付近の養分環境を比較するために、新鮮落葉 (L)、新鮮落葉に F 層のコロニーから伸びた菌糸が付着し拡大しつつある部分 (コロニー先端)、F1 層中のコロニー以外の褐色落葉 (コロニー外 F1)、F1 層中のコロニーの中心部分 (コロニー中央)、F1 層中の古いコロニー部分 (コロニー後方) および F2 層の落葉と鉍質土壌最表層 (A1 層) に分けて試料を採取した。

試料は研究室に持ち帰り、湿重約 10 g に対し 5 倍相当の純水を加え、室温で 30 分間振とう後、0.2 $\mu$ m メンブランフィルターでろ過し、ろ液を冷蔵庫で保管した。以上の抽出操作は試料採取当日に完了させた。

水抽出液はイオンクロマトグラフィーで無機陰イオンと Na, K, NH<sub>4</sub> を、原子吸光で Ca, Mg を、全有機炭素計 (島津 TOC-500) で水溶性有機炭素 (DOC) を分析した。DOC のうち高分子有機物の割合を分画する目的で、コロニー中央の抽出液について分子量 10,000 のプレフィルターでろ過し、ろ液の DOC を測定した。pH はガラス複合電極で測定した。

## 調査 2

落葉分解菌の季節変動にともなう水溶性養分濃度の変化をみるため、調査 1 と同一林分で 4 月から翌年 2 月にかけて 2 ヶ月毎に L 層、白色腐朽を受けていない褐色落葉 (F1)、白色腐朽コロニー中心部 (wr)、F2 層、A1 層を採取した。試料採取によりコロニーは破壊されるので、毎回別のコロニ

ーを採取したが、試料は少なくとも3ヶ所以上の *Collybia peronata* コロニーから集めた。調査1と同様の方法で水抽出し、分析した。

### 調査3

堆積有機物層中で白色腐朽落葉に由来する水溶性養分量を明らかにするため、5ヶ所でLおよびF1層の有機物を50cm四方の枠を用い採取し、各落葉の白色腐朽の面積を4段階(1/2以上, 1/2-1/10, 1/10以下, 白色腐朽なし)に分けて区別し、その乾燥重量を測定した。小川調査地と比較するために、福島県尾瀬国有林ぶな平(調査地名:ぶな平)のササ型林床のブナ林でも調査した。

### 結果

#### 調査1

#### コロニー周辺の水溶性成分の分布

コロニー中心部の水溶性成分濃度はその周辺部分に比べて著しく高濃度で

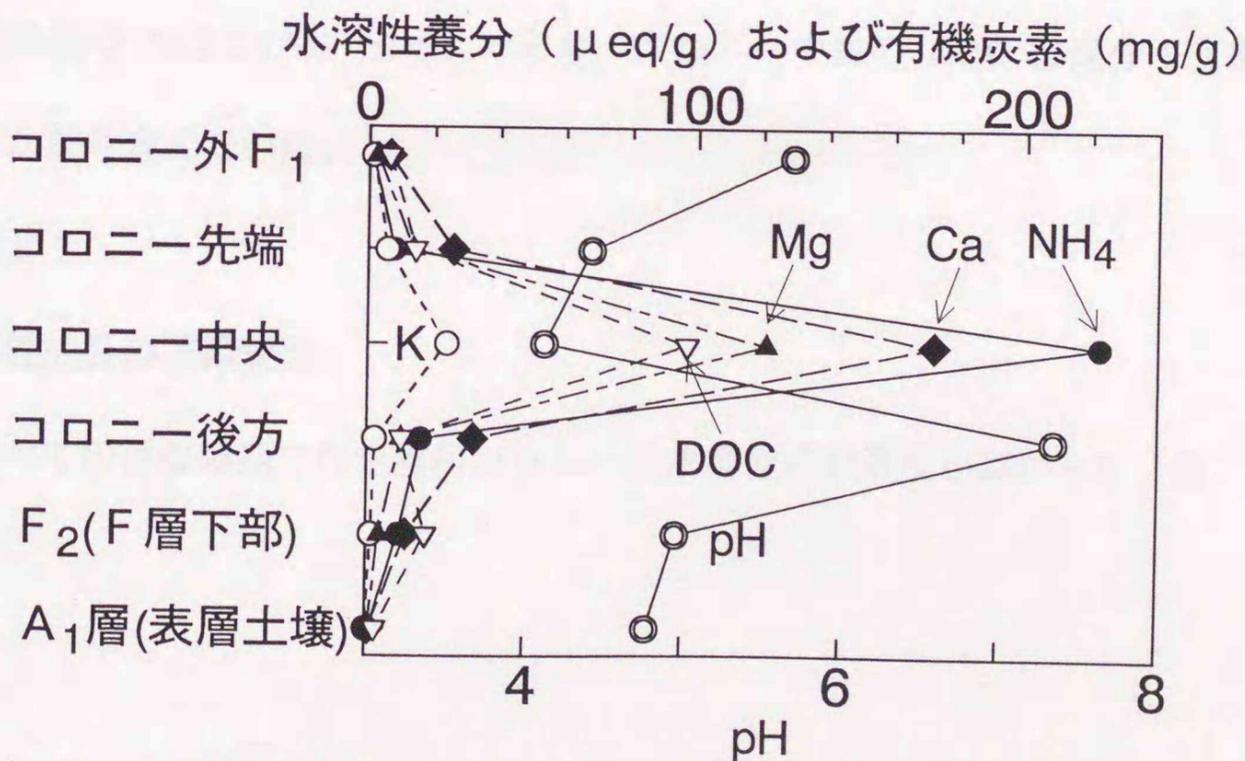


図 3.3.1 白色腐朽コロニー周辺の水溶性成分比較

あった（図 3.3.1）。白色腐朽をしていない落葉からの水抽出成分は  $10 \mu\text{mol}_c\text{g}^{-1}$  以下であったが、白色腐朽コロニー中心部は特に  $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$  が  $110 - 210 \mu\text{mol}_c\text{g}^{-1}$  と高濃度で、DOC も約  $100 \text{mgCg}^{-1}$  と多く含まれていた。またこの部分の pH は 4.1 で白色腐朽をしていない落葉に比べ約 1 低く、水素イオン濃度が高かった。新鮮落葉に菌糸が伸びている部分や古いコロニーの水溶性成分濃度は、菌糸の影響のない F1 よりは高濃度であるが、 $30 \mu\text{mol}_c\text{g}^{-1}$  以下で、コロニー中央部よりかなり低かった。新鮮な菌糸が付着した L 層の落葉の pH は 4.4 と菌糸のない F1 より低く、菌糸の付着により急激に pH が低下することを示している。しかし、古いコロニー部分は反対に pH 7.4 と高かった。一方、陽イオンに対し無機陰イオン濃度は非常に少なかった。落葉分解菌の影響のない試料では、F1 より F2 の方が水溶性成分濃度は高く、A1 層中は  $2 \mu\text{mol}_c\text{g}^{-1}$  程度で非常に低かった。

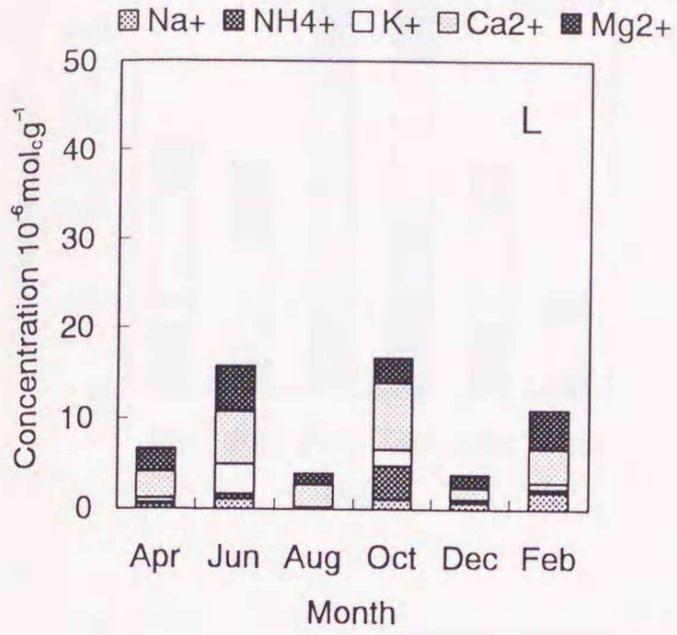
分子量 10,000 以上を排除するプレフィルターを通過したろ液の炭素濃度は通過前の  $58.2 \pm 4.5\%$  ( $n=5$ ) であり、コロニー中央の DOC は高分子有機物もかなり含んでいた。

## 調査 2

### 水溶性成分の季節変動

すべての採取時期で白色腐朽コロニーの水溶性成分濃度が高かった（図

無機陽イオン濃度



無機陰イオン濃度

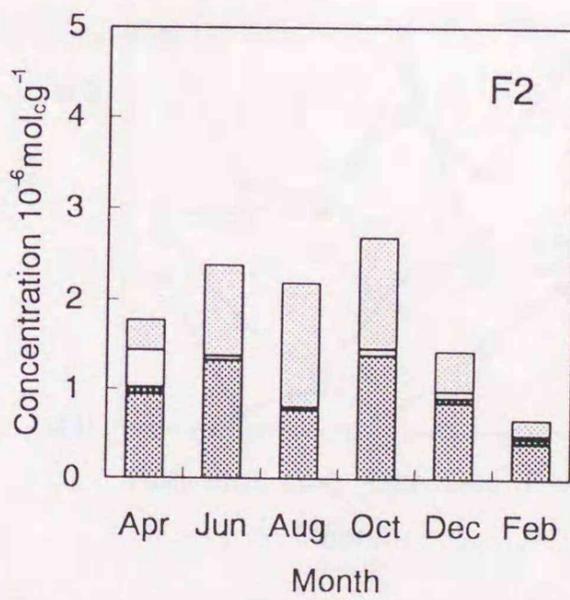
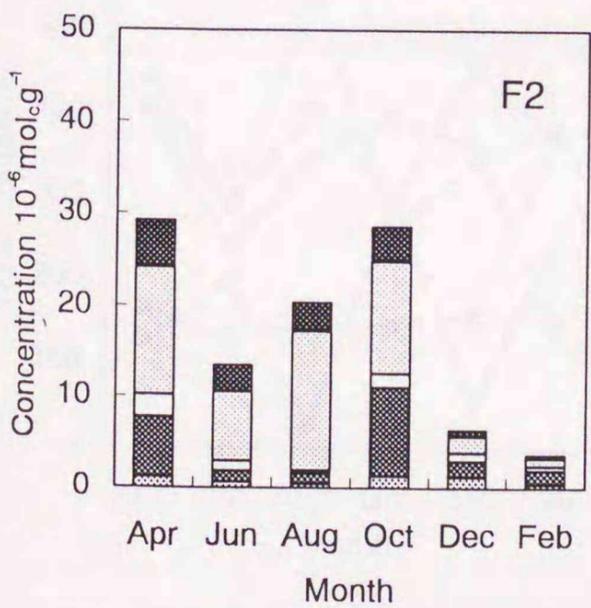
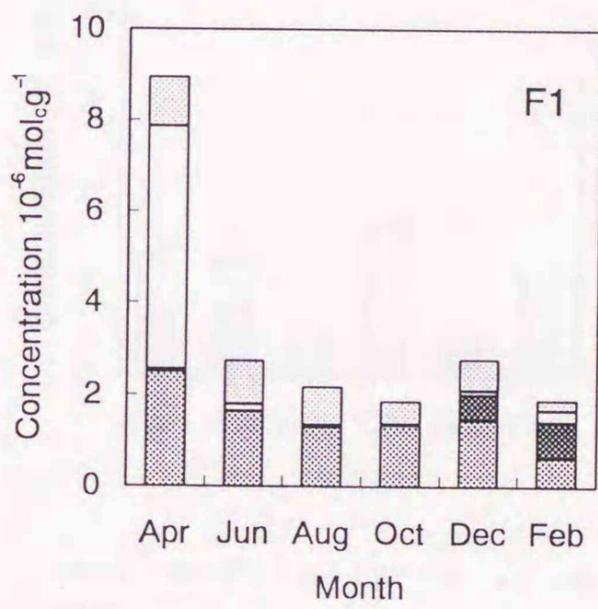
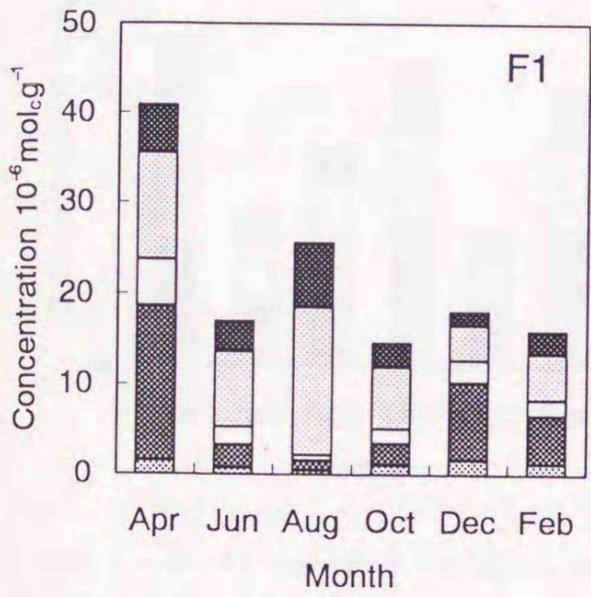
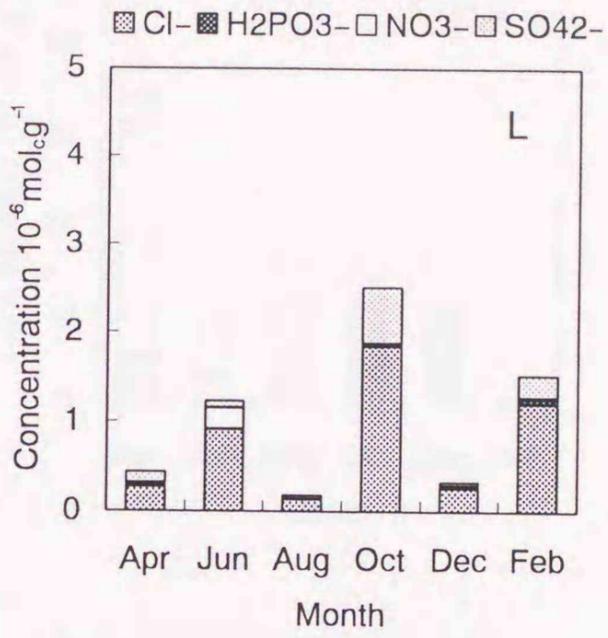
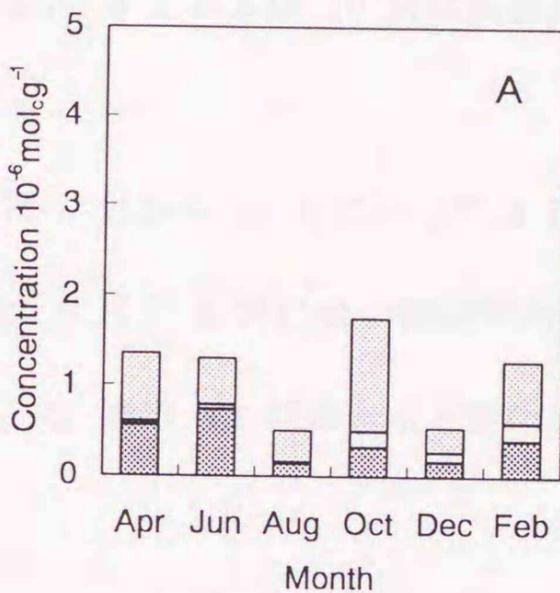
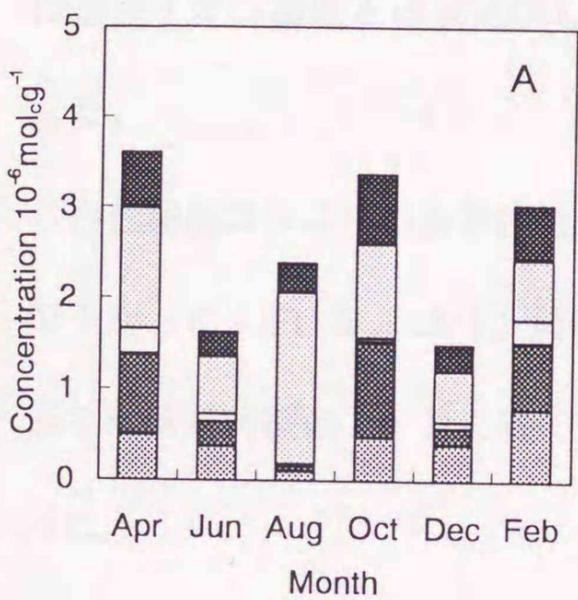
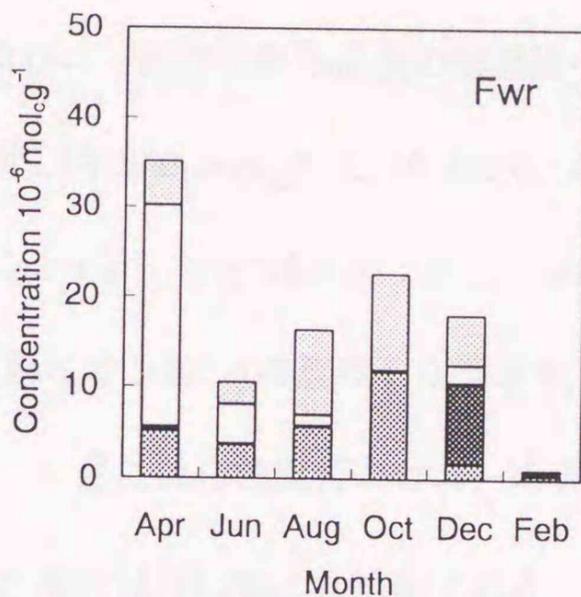
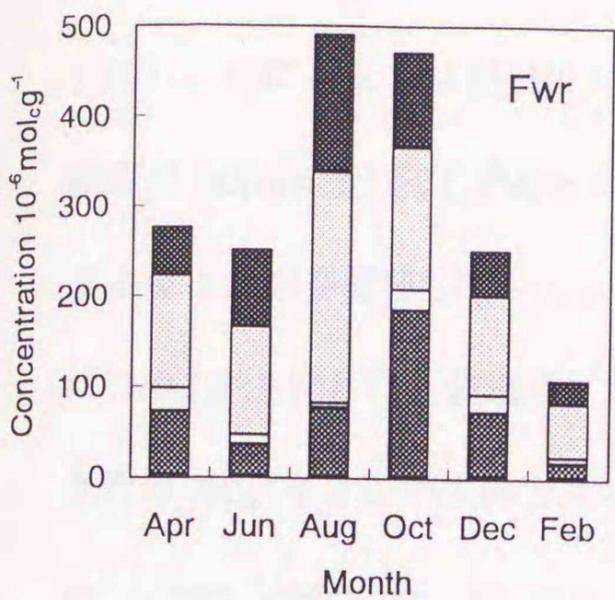


図 3. 3. 2 白色腐朽コロニー周辺の水溶性成分の季節変動 (その 1)  
L: L層, F1:F1層, F2:F2層, 右列: 無機陽イオン濃度, 左列: 無機陰イオン濃度



◆ L    ■ F1    ▲ Fwr    ○ F2    \* A

◆ L    ■ F1    ▲ Fwr    ○ F2    \* A

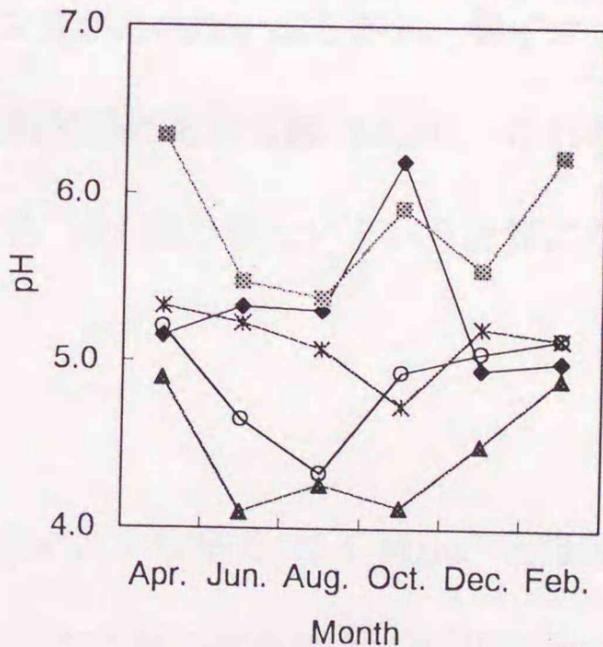
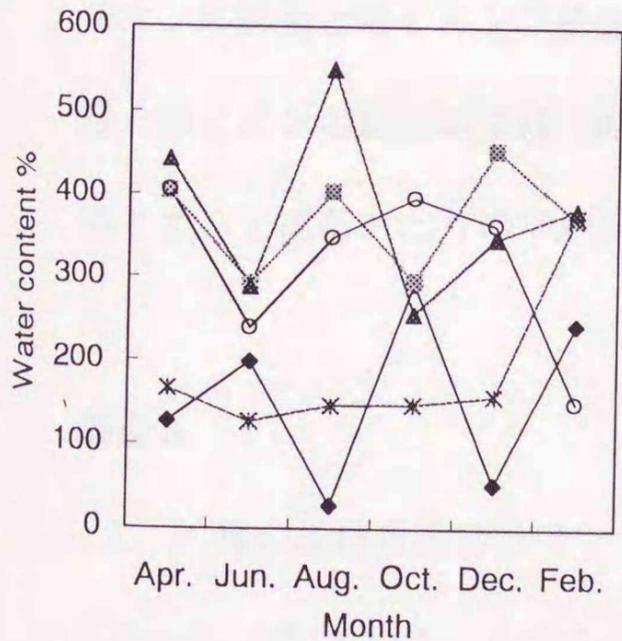


図 3. 3. 2 白色腐朽コロニー周辺の水溶性成分の季節変動 (その 2)  
 Fwr: F層白色腐朽部位, A:A層, 右列: 無機陽イオン濃度, 左列: 無機陰イオン濃度  
 下段左: 含水比%, 下段右: 水抽出液 pH

3.3.2)。特に8月および10月にはコロニー周辺の褐色落葉の無機陽イオン総量が  $30\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}$  以下であったのに対し約  $500\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}$  と10倍以上の高濃度に陽イオンを蓄積していた。8月には  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ 濃度が上昇し, 10月には  $\text{NH}_4^+$ が上昇した。無機陰イオンは陽イオンの10%程度しか含まれず  $\text{Cl}^-$  または  $\text{SO}_4^{2-}$ イオンが主体であったが, 4月には白色腐朽コロニーの他, F1, F2も  $\text{NO}_3^-$ が含まれ, 12月および2月には  $\text{H}_2\text{PO}_3^-$ も抽出された。DOCは無機イオン濃度とほぼ比例して変化し, 8月および10月に高濃度になった。

白色腐朽コロニーの水抽出液のpHは6月から10月にかけて4近くまで下がった。F1およびF2層のpHは6月と8月に低い傾向があり, L層では落葉時期の10月に高くなった。A1層のpHはほとんど変化しなかった。

無機陰イオンは陽イオンに比べごくわずかしか含まれなく, 水抽出液の陽イオンの総量と陰イオンの総量のバランスがとれない。しかし, 陽イオン総量と陰イオンの総量の差はDOCと比例関係にあり(図3.3.3), これから陽イオン1電荷あたりの平均炭素量は約190個と等しいという計算になった。

### 調査3

L, F層の堆積重量は小川で  $12.7\text{Mgha}^{-1}$ , ぶな平で  $11.5\text{Mgha}^{-1}$  とほぼ等しかった(表3.3.1)。しかし白色腐朽した落葉の重量割合は小川で  $20.3\pm 10.3$ , ぶな平で  $7.7\pm 2.6\%$  で小川の方が多かった。この値と調査1で得た水

溶性成分濃度から、小川の堆積有機物層中の単位面積当たりの水溶性成分量を計算すると、 $\text{NH}_4\text{-N}$ :217,  $\text{K}$ :171,  $\text{Ca}$ :588,  $\text{Mg}$ :184,  $\text{P}$ :10.5,  $\text{SO}_4$ :21.9,  $\text{C}$ :13,600  $\text{mgm}^{-2}$  となった。白色腐朽を通じて無機化される割合は  $\text{Na}$  と  $\text{Cl}$  を除くと 60-81% と計算され、小川の有機物層中の水溶性成分は白色腐朽落葉に由来する割合が大きかった (図 3.3.4)。ぶな平の落葉の水抽出成分は小川より少なく、 $\text{NH}_4\text{-N}$ : 132,  $\text{K}$ : 124,  $\text{Ca}$ :366,  $\text{Mg}$ :102,  $\text{P}$ :7.7,  $\text{SO}_4$ : 17.3,  $\text{C}$ : 10,200  $\text{mgm}^{-2}$  であり、白色腐朽落葉による割合も 29-53% と低かつ

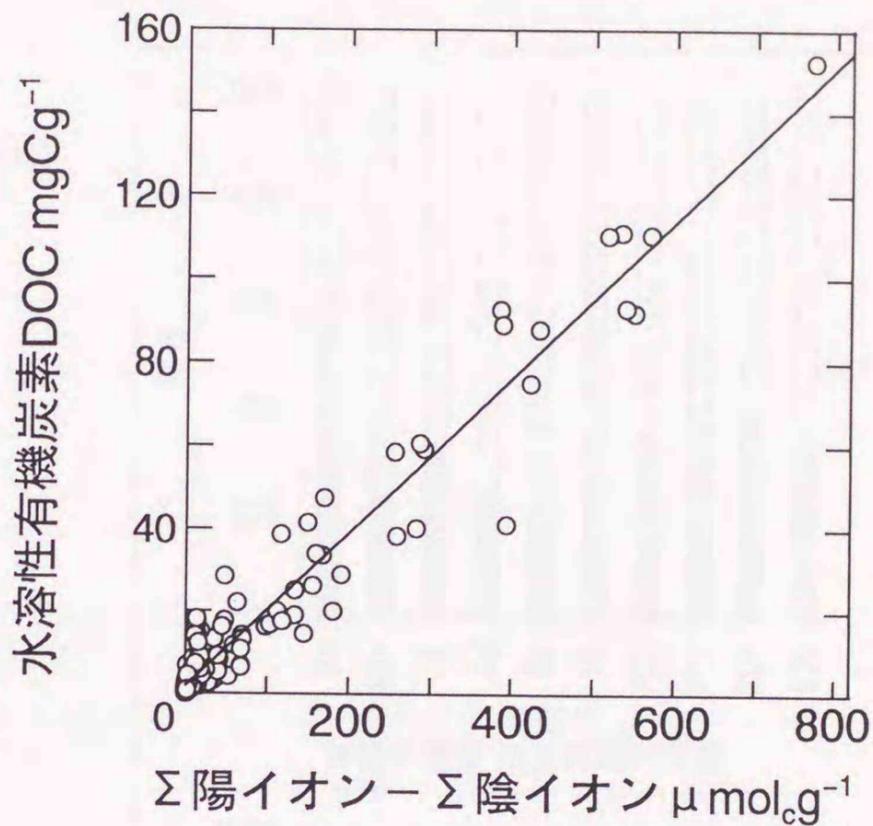


図 3.3.3 陽イオン総量-陰イオン総量と水溶性炭素濃度との関係  
 $Y=1.87+0.186X$ ,  $r=0.971$ , ( $n=205$ )

表 3.3.1 小川とぶな平の白色腐朽落葉の割合

分画内容	小川	ぶな平
白色腐朽葉		
1/2 以上	322.4	68.6
1/2 - 1/10	73.5	114.0
1/10 -	203.8	122.4
新鮮葉	22.1	46.9
褐色落葉	56.1	198.0
枝	172.1	102.9
種	9.3	85.1
ササ	0.0	20.6
リター破片		
4 mm 以上	234.5	199.8
4 mm 以下	141.7	95.1
根	5.2	11.4
細根 2mm 以下	31.0	74.6
ササ根	0.0	12.9
合計	1271.8	1152.4
白色腐朽落葉%		
(平均±SD)	7.7±2.6	20.3±10.3

た。

### 考察

生試料から水抽出によって得られる成分は比較的穏やかな抽出条件であるため、生きた菌体自体からの抽出は少ないと考えられる。また降雨などによって容易に洗脱される成分を抽出していると考えられるので、土壌中を浸透、移動しやすく、さらに植物や微生物が利用しやすい形態である。

そのため森林生態系における可動性物質の動態を支配する重要な成分ともいえる。

*Collybia peronata* の白色腐朽菌コロニーは、周囲の褐色落葉に比べ非常に異なった養分環境を形成している。コロニー内にはこれまで Saito (1965) が報告していた高濃度の  $\text{NH}_4^+$  に加え、 $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{Mg}^{2+}$ 、 $\text{K}^+$  などの養分が蓄積し、

小川

ぶな平

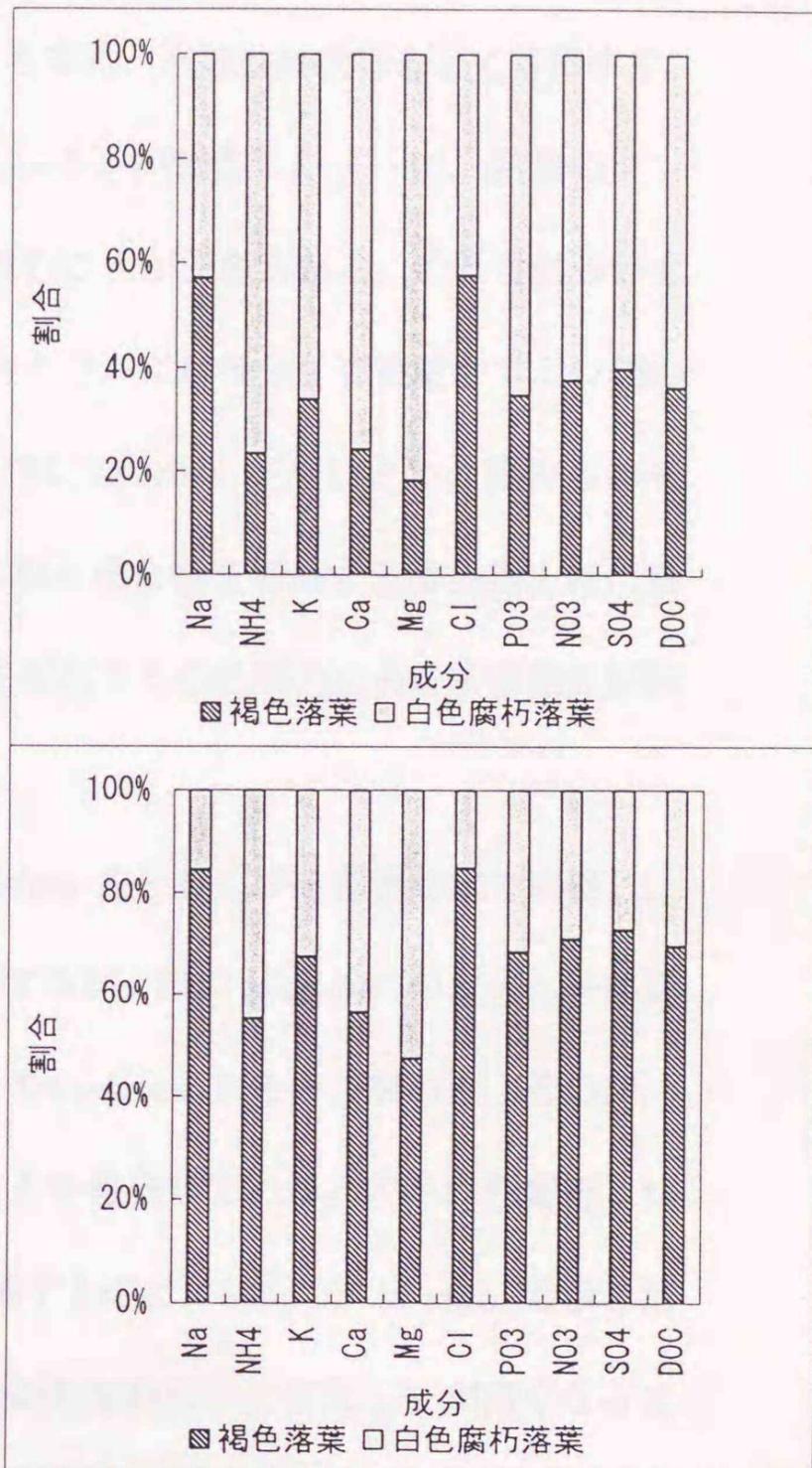


図 3.3.4 単位面積当たりの水溶性成分の白色腐朽落葉に由来する割合

強酸性を示した。白色腐朽落葉は  $\text{CO}_2$  放出速度が速く (Saito 1956; Hintikka 1970), 無機化速度は速いが, DOC も多く, 水溶性有機物として蓄積する。その抽出液は褐色を呈し, Hintikka (1970) が報告したように, 多量のタンニンやポリフェノール, 有機酸類を含むことが予想される。これらについては定量していないが, イオンクロマトグラムには低分子有機酸やアミン類のピークが確認された。また還元糖, 特に glucose が多いという報告もある (Saito 1965)。最終的な無機化はこれら化合物を利用する微生物, 特に細菌に負うのであろうが, 初期の分解を促進する白色腐朽をおこす落葉分解菌の役割は大きい。

Saito (1965) は *Collybia* と *Tricoderma* を一緒にブナ落葉粉末で培養し, 初めは *Tricoderma* がコロニーを形成するが, 後に *Collybia* のコロニーに変わること, しかし 100 日過ぎに再び *Tricoderma* にとって替わり, その時, 蓄積していた糖や  $\text{NH}_4^+$  は減少することを報告している。古い白色腐朽コロニーにおいて養分や DOC 濃度が急減するのは, Saito が *in vitro* で示したような微生物相の遷移を反映したものかも知れない。また pH が高くなっていることも細菌の成育に好条件といえる。

このようなリターの微生物相の変化は白色腐朽コロニーの水溶性成分の季節変動からもうかがえる。白色腐朽コロニーの陽イオン量と DOC は, 最も寒い 2 月に最低で, 8 月に最高濃度となった。6 月の梅雨時は微生物の活動には好適な活動条件にあると推定されるが, 水溶性成分濃度は必ずしも高くなっていなかった。降雨で水溶性成分が洗脱されるため濃度が高くなら

ないと考えられる。8月は $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{Mg}^{2+}$ が占める割合が高く、活発な分解により無機化された無機塩類が集積している。10月も陽イオン濃度は高いが、組成としては $\text{NH}_4^+$ の割合が高くなった。これは落葉分解菌の活動が弱まり、自己分解 autolysis により $\text{NH}_4^+$ が蓄積した (Saito 1965) ことを示すと思われる。

また図 3.3.2 から明らかなように、分解の活発な時期 (8月) に $\text{Ca}^{2+}$ と $\text{Mg}^{2+}$ が大量に抽出された。Hintikka (1970) は白色腐朽部分の交換性 $\text{Ca}^{2+}$ は少ないと報告したが、その後、Hintikka *et al.* (1978) は分解をうけた落葉組織内に蓚酸カルシウムの結晶が存在することを示し、蓚酸カルシウムとして結晶した成分が抽出されなかったために交換性 $\text{Ca}^{2+}$ が低く測定されたとしている。確かに蓚酸カルシウムは溶解度が低く ( $10^{-8.5}$ )、それが多量に生成する条件では、水溶性 Ca, Mg の抽出を少なくする原因になるであろう。しかし、水で多量に $\text{Ca}^{2+}$ と $\text{Mg}^{2+}$ が抽出されたので、結晶として取り込まれるカルシウムは少なく、有機酸類の対イオンまたはキレートとして存在している可能性が高い。しかし、陽イオン 1 価当たりの平均炭素数が 190 と大きく、また m.w. 10,000 以上の有機物を約 40%含むので、単一の低分子化合物だけでなく、フルボ酸などの高分子有機物との反応と類似した機構 (Schnitzer and Skinner 1963) で安定化しているものと考えられる。

堆積有機物層は土壌生物、植物間での資源獲得競争の場であり (武田 1994)、 $\text{Ca}^{2+}$ や $\text{Mg}^{2+}$ 、K、 $\text{NH}_4^+$ などが多量に蓄積することは考えにくい。しかし、今回の調査結果では白色腐朽部位に利用されやすい形態の養分や炭素

源が多量に蓄積されていた。このことはコロニー中心部が他の生物群集をよせつけないアレロパシーをもつことを示唆する。Saito (1958) は *in vitro* で菌類同士の拮抗作用の可能性を示したが、野外でははっきりした現象は確認できなかった。しかしフェノール類がアレロパシーをもつという報告は多く (Rice 1979), 栄養塩や水溶性有機物の蓄積は、競争を排除するような現象が実際に起きていることを反映した結果と考えられる。

白色腐朽落葉の割合は小川の方が多かった。ぶな平の構成樹種はブナを優先し、小川はコナラを優先するというリターの基質の違いはあるが、*Collybia* 属の落葉分解菌は基質選択性が低く、さまざまな落葉を効率よく分解する (石塚 1980)。このような落葉分解菌の生息環境は比較的落葉が厚く堆積したところに多く (Hintikka 1970), ヨーロッパブナでは風下の落葉が吹き貯まる地形に腐生性の強い *Collybia*, *Citocybe*, *Marasmius* 属が優先するという (Jahn *et al.* 1967)。調査地の小川は緩傾斜の谷頭斜面で尾根の落葉が集積しやすい地形で、そのために、L, F に占める白色腐朽落葉の割合が多かったと思われる。また小川はリター中に細枝が多い (表 3.3.1)。細枝から菌糸が伸びていることがよく観察されたので、*Collybia* 属のような分解菌は、リグニンの多い細枝も生活の場としているため、白色腐朽落葉が多いのかもしれない。温帯林の落葉広葉樹林の落葉が集まるような地形では、土壌動物の活動と共に、分解力の強い落葉分解菌による無機化が物質循環の重要な経路となっている。

## 要旨

北関東の落葉広葉樹天然林で担子菌 *Collybia peronata* による落葉分解にともない放出される水溶性養分の季節変動を調べた。

1. 落葉分解菌による白色腐朽コロニー中心部の水溶性  $\text{NH}_4^+$   $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$  および DOC 濃度は 10 倍以上高く, pH は 4 程度と強酸性であった。無機態の陰イオンは極めて少なかった。
2. 8 月から 10 月に白色腐朽コロニーへの養分集積量が最大で, 酸性も強かった。8 月には  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$  が多く, 10 月には  $\text{NH}_4^+$  多かった。陰イオンは少ないが,  $\text{NO}_3^-$  や  $\text{H}_2\text{PO}_3^-$  も検出された。陽イオン総量と陰イオン総量との差は DOC 濃度と正比例した。
3. 調査地の白色腐朽落葉は L および F 層の約 20% を占め, ブナ林よりも 2 倍以上多かった。水溶性養分の 60 - 80% が落葉分解菌により無機化されると計算された。

## 4. 人為の影響下における堆積有機物層の変化とその制御

前章までは林冠が閉鎖した人工林や天然林など安定な森林生態系での堆積有機物量とそこに蓄積した養分量および分解様式について研究した。この章では、森林施業のなかでも最も激しい環境変化をともなう伐採という人為が堆積有機物にどのような変化をおよぼすのか検討する。また伐採時に多量に現地に残される枝葉や梢端などの枝条の分解とそれにともなう養分動態にも着目して、伐採後の土壌肥沃度への影響を評価し、粗大有機物からなる枝条の制御について論じる。はじめに温帯の低山を代表する広葉樹であるコナラ林とクヌギ林の萌芽更新にともなう枝条の動態を、次に日本の代表的人工林であるスギ林の枝条の動態を明らかにする。

### 4.1 温帯広葉樹林の伐採および萌芽成長過程における変化とその制御

#### 目的

日本の森林における伐採後の堆積有機物の動態については、針葉樹ではアカマツ林 (Nakane *et al.* 1986, 1987), ヒノキ林 (小林 1982), ヒバ林 (山谷 1965, 1966) など研究は多いが、落葉広葉樹林ではブナ林での 12 年生から成熟した林分までの炭素循環 (Kawaguchi and Yoda 1986) などの他は研究例が少ない。日本の低山には広くコナラやクヌギ林が分布している。かつて

は薪炭林として、また現在でもきのこ栽培のほだ木としての需要が多く、短伐期での収穫と萌芽による更新が繰り返されている。

堆積有機物におよぼす伐採の影響は、林冠の消失による地表環境の変化に由来する面が大きいと考えられるが、針葉樹と異なり、落葉広葉樹林の短伐期施業では萌芽更新が一般的である。萌芽更新の場合、萌芽枝は初期成長が旺盛なために森林の回復が速く、伐採による影響を受ける期間は短いのではないかと考えられる。本研究では、コナラ、クヌギのような萌芽更新による短伐期施業における、伐採時および伐採後の萌芽初期成長にともなう林床の堆積有機物量および窒素量の回復過程を推定し、林床の堆積有機物の保全、養分供給の面から萌芽林の特色を明らかにするとともに、その管理方法を研究した。

## 研究方法

### 林分調査とバイオマスの測定

表 4.1.1 に調査地の概況を、表 4.1.2 に林分の概況を伐採後の結果とあわせて示した。調査林分は的場ら（1988）の報告の施肥区を使用し、さらに1989年までの林分の成長とバイオマスを測定した。ただし、1984年以降試験期間中に施肥は行っていない。毎年一部を伐倒して部位別にバイオマスを測定し、相対成長式を作成した。毎木調査の結果をもとに各部位のバイオマスを求めた。堆積有機物は50 cm または1 m 四方の枠を用い無作為に5ヶ所で秤量し、その一部を持ち帰り、乾燥重量を求めた。

表 4.1.1 コナラ林とクヌギ林の調査地の概況

林分	コナラ林			クヌギ林			
調査地	森林総合研究所千代田試験地圃場			森林総合研究所高萩試験地圃場			
施業	1977年3月植栽(3年生苗木)			1951年4月植栽			
履歴	1983年12月伐採 1984年11月間引き2本立 1988年1月間引き1本立			1961'73年伐採萌芽更新 1983年12月伐採 1984年12月間引き2本立 1986年1月間引き1本立			
土壌	圃場造成地のため褐色森林土B層の上に薄いA層			適潤性黒色土			
	C%	N%	pH(H <sub>2</sub> O)	C%	N%	pH(H <sub>2</sub> O)	
A(0-5)	1.80	0.15	5.0	A <sub>1</sub> (0-12)	11.8	0.73	4.9
B <sub>1</sub> (5-25)	1.64	0.14	5.1	A <sub>2</sub> (12-25)	8.77	0.45	4.8
B <sub>2</sub> (25-)	0.78	0.07	5.3	A <sub>3</sub> (25-45)	7.86	0.42	5.2
				B(45-)	1.81	0.15	5.5

表 4.1.2 コナラ林, クヌギ林の萌芽成長とバイオマスの経年変化

コナラ	年	1983	1984	間引き		1985	1986	1987	間引き		1988	1989
		伐採前	萌芽	二本立	間引き分				一本立	間引き分		
平均胸高直径(cm)		6.0				1.68	2.79	3.39	3.67	3.05	4.46	5.50
平均根元直径(cm)			0.78	1.60	0.64	3.56	4.74					
平均樹高(m)		5.5	1.03	1.59	0.94	2.82	3.96	4.43	4.66	4.16	5.07	6.20
密度(本/ha)		4010	60000	8490	51520	7580	8850	8640	4770	3860	5080	4430
幹(t/ha)		19.70	1.98	0.90	1.09	3.19	8.41	14.32	9.22	5.10	14.10	18.07
枝(t/ha)		7.87	0.50	0.27	0.23	0.94	2.48	4.22	2.72	1.50	4.17	5.35
葉(t/ha)		3.65	1.38			1.13	2.25	3.45			2.97	3.43
総重量(t/ha)		31.22	3.86	1.16	1.32	5.26	13.14	21.99	11.94	6.60	21.24	26.85
クヌギ	年	1983	1984	間引き		1985	1986	1987	間引き		1988	1989
		伐採前	萌芽	二本立	間引き分				一本立	間引き分		
平均胸高直径(cm)		9.8				2.07	3.71	4.09	3.33	4.79	5.38	6.53
平均根元直径(cm)			1.67	2.77	1.02	3.8	5.39					
平均樹高(m)		10.2	1.66	2.07	1.42	2.8	3.92	4.13	3.71	4.64	5.17	5.84
密度(本/ha)		2280	15880	5870	10010	6600	5840	2920	2920	3100	2790	2730
幹(t/ha)		53.60	2.59	2.12	0.48	6.19	13.98	8.19	5.79	11.45	18.13	25.86
枝(t/ha)		13.20	1.36	1.14	0.22	2.96	6.06	3.46	2.60	4.59	6.84	9.24
葉(t/ha)		4.00	1.75			2.48	4.06			2.60	3.38	4.09
総重量(t/ha)		70.80	5.70	3.26	0.70	11.63	24.09	15.71	8.39	18.64	28.35	39.19

## 枝条の分解実験

伐採後に未利用部分として林地に残される落葉や梢端部の枝条，また萌芽枝の間引き整理による枝条および毎年の萌芽枝からの落葉について分解実験を行った。落葉の分解は堀田・小川（1974）の方法に準じ 50 cm x 50 cm のネット（網目 3 mm）を毎年かぶせる方法で行い，毎年の面積当たりの落葉相当量をネットに入れた（3反復）。初年には，落葉後 1 年以上経過した腐朽落葉（F）と新鮮落葉（L）とを区別した。直径 1~3cm の枝条および萌芽枝の分解実験を同じネットで作成したリターバックで行った。ネットの網目は 3 mm を使用した。毎年 3 カ所でネット内の落葉と枝条および萌芽枝のリターバックを回収し分解率を求めた。回収した落葉と枝条の一部を粉碎し，全窒素濃度をケルダール法で分析した。

## 堆積有機物量変動の予測

リターバックなどで堆積有機物の分解量を推定するモデルとしてこれまでいくつかの数式が提案されてきたが，指数分解式（Olson 1963）が，単純ではあるが初期の落葉分解過程に比較的好く適合し（Wieder and Lang 1982），多くの研究者に利用されてきた。すなわち分解率  $k$  が一定であるとするとき，有機物の減少は  $dx/dt = -kX$  と表されるので，時間  $t = 0$  のときの  $X$  の堆積量を  $X_0$  とすると，時間  $t$  経過後に残っている堆積量  $X(t)$  は，時間  $t$  まで積分し

$$X(t) = X_0 \exp(-kt) \quad (1)$$

と表される。この式を伐採前の堆積有機物と萌芽枝から供給される新鮮落葉

の残存量の推定に用いた。

伐採後  $m$  年目に萌芽枝から供給される落葉量  $L_m$  が、伐採後  $t$  年目に残存している量を  $X_m(t)$  とし、指数分解式 (1) で表すと

$$X_m(t) = L_m \exp(-k(t-m)) \quad (m < t) \quad (2)$$

となる。伐採後 1 年目から  $t$  年目までの萌芽枝の落葉が  $t$  年目の落葉直後に残っている量  $XL(t)$  は

$$XL(t) = \sum_{i=1}^t L_i \exp(-k(t-i)) \quad (3)$$

で表される。

一方、Yoneta (1975) は枝や幹などの枯死材の分解について、材のみかけの密度から分解に対する耐久度指数 (ID) を求め、ロジスチック分解式を作成し、S 字形の分解曲線を表した。つまり、初期重量を  $Y_0$  とし、 $t$  時間後の残存量を  $Y(t)$  とすると

$$Y(t) = Y_0 / \{ID + (1 - ID)\exp(\beta t)\} \quad (4)$$

ただし、 $ID = \rho_0 / \rho^*$

$\rho_0$  は  $t=0$  の時のみかけの密度、 $\rho^*$  は分解が停止する時のみかけの密度で、初期のみかけ密度と直径から求められる。 $\beta$  はこの式における分解係数である。この式を伐採時に林地に残された未利用部分の枝条と間引きされた萌芽枝の残存量の推定に適用した。ただし材のみかけの密度を測定せず、リターバッグにいれた試料の直径も厳密に揃えていないので、(4) 式より ID を一定として、分解率  $\beta$  を次の数式によって求めた。

$$\beta = \ln\{t_2(R_{t_1}R_{t_2} - Rt_2)\} - \ln\{t_1(R_{t_1}R_{t_2} - Rt_1)\} / (t_1 - t_2) \quad (5)$$

ただし,  $t_1 > t_2$ ,  $R_{t_1} = Y(t_1) / Y_0$ ,  $R_{t_2} = Y(t_2) / Y_0$

となるので, 実測値から伐採後 1 年目の分解係数  $\beta$  を求め, その値から ID を計算した。

以上の式を用い, 伐採後の  $t$  年目に林地に残存する有機物量を推定した。

落葉直後の最大有機物量  $X_{\max}(t)$  は

$$X_{\max}(t) = X_1(t) + X_2(t) + X_L(t) + Y_1(t) + Y_2(t-n_1) + Y_3(t-n_2) \quad (6)$$

$t$  年目の落葉直前の最少有機物量  $M_{\min}$

$$M_{\min}(t) = M_{\max} - Lt \quad (7)$$

$X_1(t)$ : 伐採時の新鮮落葉の  $t$  年目の残存量

$X_2(t)$ : 伐採時の腐朽落葉の  $t$  年目の残存量

$X_L(t)$ : 伐採後萌芽枝からの新鮮落葉の  $t$  年目の残存量, 式 (3) 参照

$Y_1(t)$ : 伐採時に林地に残された枝条の  $t$  年目の残存量

$Y_2(t-n_1)$ : 伐採後  $n_1$  年目に間引いた萌芽枝の  $t$  年目の残存量

$Y_3(t-n_2)$ : 伐採後  $n_2$  年目に間引いた萌芽枝の  $t$  年目の残存量

$Lt$  :  $t$  年目の萌芽枝からの落葉

ここで, 関数  $X$  は指数式 (1) で表され, 関数  $Y$  はロジスティック式 (2) で表される。

1 年目に間引いた萌芽枝の分解係数と耐久度指数は萌芽枝の実験値を用いたが, 2 回目に間引いた萌芽枝は, 太さや硬さから判断し, 枝条の実験値を用いた。

表 4.1.3 有機物変動予測のためのパラメータ

樹種		コナラ	クヌギ
新鮮落葉分解率	$k(\text{yr}^{-1})$		
前期		0.576	0.537
後期		0.970	0.816
腐朽落葉分解率	$k(\text{yr}^{-1})$		
前期		0.387	0.446
後期		0.797	0.767
枝条分解係数	$\beta(\text{yr}^{-1})$	0.851	1.616
耐久度指数	ID	0.874	0.961
萌芽枝分解係数	$\beta(\text{yr}^{-1})$	1.178	2.250
耐久度指数	ID	0.865	0.976
伐採前新鮮落葉	( $\text{Mgha}^{-1}$ )	3.65	4.00
伐採前腐朽落葉	( $\text{Mgha}^{-1}$ )	7.35	7.80
枝条	( $\text{Mgha}^{-1}$ )	7.87	13.20

以上の各式で使用した分

解率や初期値などのパラメ

ーターを表 4.1.3 に示した。

落葉量は葉バイオマス（表

4.1.2）を用いた。2 度の間

引きを行った場合のほかに、

萌芽 1 年目に 1 度だけ間引

いた場合について、相対成

長式から求めた着葉量をもとにコナラは間引きから 5 年目以降  $3.65 \text{ Mgha}^{-1}$ 、

クヌギは 4 年目以降  $4.0 \text{ Mgha}^{-1}$  の落葉量として計算した。

分析した窒素濃度に有機物量をかけて有機物中の窒素量の変動を計算した。

腐朽萌芽枝の窒素濃度は腐朽枝条の濃度を用いた。

## 結果

### コナラ・クヌギ萌芽林の初期成長とバイオマス変動

コナラ・クヌギ萌芽林の伐採前の林分と伐採後 1989 年までの林分の毎木調査の結果および部位別バイオマスを表 4.1.2 に示した。伐採後 1 年目には萌芽枝が 1 株あたりコナラで 15 本、クヌギで 7 本成立した。萌芽数はコナラの方が 2 倍以上であるが、クヌギはコナラにくらべ平均根元直径が 2.1 倍、平均樹高が 1.6 倍大きく、各部位のバイオマスも大きかった。1 年目に萌芽枝を間引き 2 本立にした結果、コナラ、クヌギとも 2 年間で 2.8m と速

い初期成長を示した。コナラは4年目に2回目の間引きを行い1本立にした結果、6年目には平均1.13m伸長しクヌギの樹高を超えた。平均樹高は萌芽後6年目(1989)にコナラが6.20m、クヌギが5.84mとなった。直径は萌芽初期からクヌギの方が太く、1989年には平均胸高直径がコナラよりも約1cm太かった。

1年目の間引き時には、コナラは萌芽枝間に成長差が少なく、萌芽本数も多かった。このため、間引いた萌芽枝のバイオマスの方が残した萌芽枝より多かったが、クヌギは萌芽枝間の成長差が大きく、間引いた劣性木のバイオマスは少なかった。2回目(1987)に間引いた萌芽枝の量はコナラ  $6.60 \text{ Mgha}^{-1}$ 、クヌギ  $8.39 \text{ Mgha}^{-1}$  と多かったが、根元直径は約5cmほどで、利用可能な部分は少なく、すべて現地に放置した。

面積当たりの葉バイオマスは、間引きにより減少することもあるが、1回目の間引き後はクヌギが萌芽3年目に  $4.06 \text{ Mgha}^{-1}$ 、コナラは4年目に  $3.45 \text{ Mgha}^{-1}$  と伐採前の葉量に回復した。二度目の間引き後も、一時的に葉バイオマスは減少したが、1989年には両林分とも再び伐採前の葉量に回復した。

#### 落葉、枝条の分解様式と分解率

図4.1.1にコナラ、クヌギの各部位別の残存率の変化を示した。コナラもクヌギもその変化様式は同じ傾向を示し、分解初期には落葉>萌芽枝>枝条の順に分解しやすかった。新鮮落葉の分解実験は萌芽枝からの落葉の上に毎

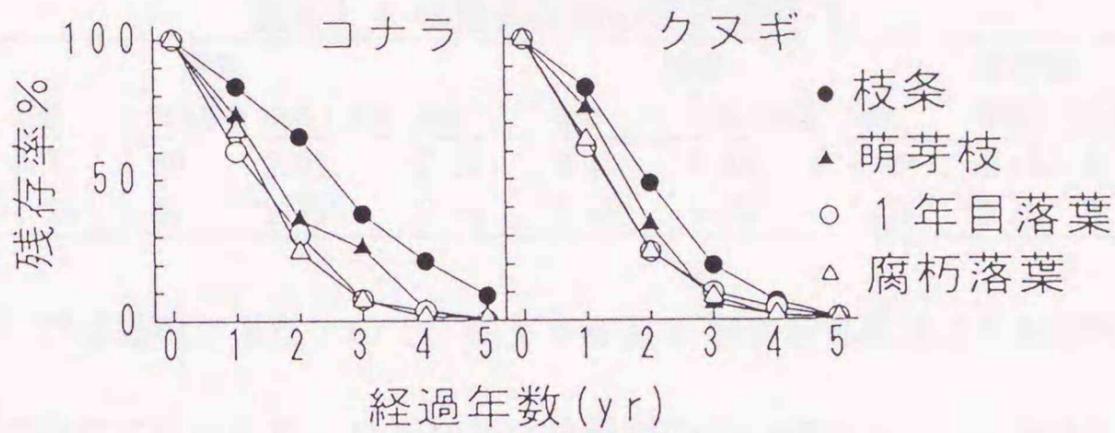


図 4.1.1 有機物の残存率の経年変化

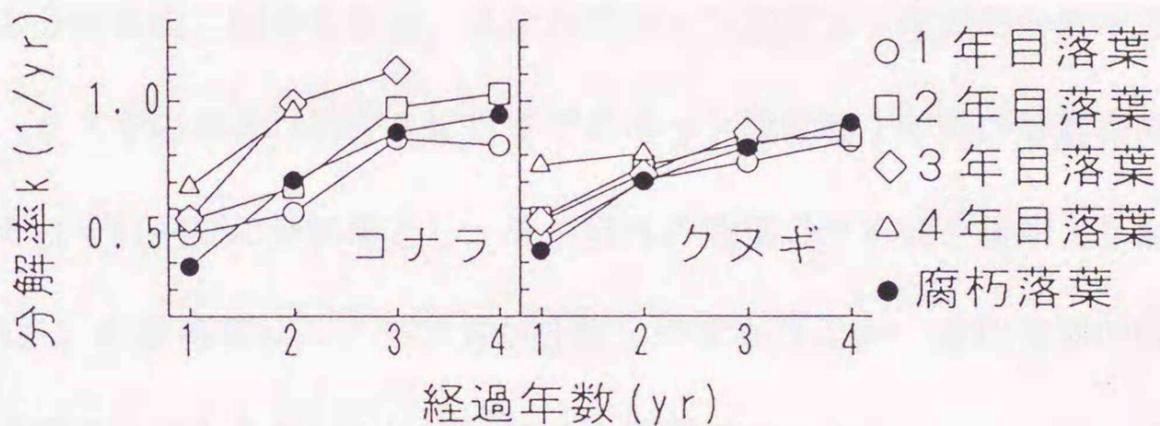


図 4.1.2 分解率の経年変化

年ネットをかぶせるので、落葉の毎年の分解率を計算できる。萌芽1年目から4年目までの落葉の分解率の経時的变化を図 4.1.2 に示した。分解率は一定ではなく、コナラの萌芽1年目および2年目の落葉の分解率は、2年間0.6以下の低い状態が続き、3年目から1前後と大きくなった。萌芽3年目、4年目の落葉の分解率は1年目が0.6~0.7で、2年目から1前後に大きくなった。クヌギの落葉では、萌芽1~3年目の落葉の分解率が低いのは初めの1年間だけで、2年目から大きくなりほぼ0.8程度の一定の値で推移し、萌芽4年目の落葉は1年目から0.8前後であった。さらに、伐採前に堆積していた腐朽落葉も伐採後1年間は分解率が低かった。このため単純に指数分

表 4.1.4 堆積有機物の窒素濃度(%)

部位	落葉				枝条			萌芽枝	
	新鮮	分解1年後	分解2年後	腐朽	新鮮	分解1年後	腐朽	新鮮	分解1年後
コナラ	0.71	1.50	2.05	2.24	0.40	0.48	1.02	0.44	0.52
クヌギ	1.20	1.87	2.29	2.18	0.65	0.79	1.25	0.72	0.78

解式(1)では表現できないので、萌芽4年目までの新鮮落葉の分解率を初期と後期に分けて計算した。分解初期は分解率の低い時期とし、分解率の高くなった時期を後期とした。コナラの場合は、萌芽2年目まではネット設置後2年間の分解率と、萌芽3年目、4年目のネット設置後1年間の分解率の平均値を、クヌギの場合は萌芽3年目までのネット設置後1年間の分解率の平均値をそれぞれ初期の分解率とし、それ以外の時期の平均値を後期とした(表 4.1.3)。新鮮落葉はコナラの方が分解しやすかったが、腐朽落葉の後期の分解率はコナラもクヌギもほぼ同じ 0.8 程度であった。

枝条と萌芽枝はクヌギの方が分解が速かった。それらの残存率はS字形の変化を示し、分解率は時間と共に増加する傾向にあり、Yoneta (1975) のロジスティック分解曲線が適用できた。得られたパラメータ(表 4.1.3)による計算値は実測値と適合した。

#### 部位別の窒素濃度

分解実験に用いた一部の試料の窒素濃度を表 4.1.4 に示した。いずれの部位についてもコナラよりクヌギの方が窒素濃度が高かった。特に落葉で高く、コナラ 0.71 % に対しクヌギ 1.20 % であった。また枝条よりも萌芽枝の方が約 10 % 窒素濃度が高かった。各部位とも分解にともない濃度が上昇した。

### 堆積有機物量と堆積有機物中の窒素量の変動

コナラ、クヌギ林の伐採後の堆積有機物の変動を、萌芽バイオマス量と有機物の分解実験の結果を用い、式(6)により計算した。先に示したように、伐採後3年間ほど新鮮落葉の分解率 $k$ は低い傾向が認められたので、分解前期と後期に分けてパラメータを設定した。分解率が高くなった後期は、分解前期の残存量を初期値として計算した。萌芽5年目以降は分解1年目から後期の分解率を用いた。

伐採後の堆積有機物と窒素量の変動予測を図4.1.3~4.1.4に示した。伐採時に林地全体に残存する有機物量は、伐採前の堆積有機物と伐採による枝条を併せると、コナラで $18.9 \text{ Mgha}^{-1}$ 、クヌギで $25.0 \text{ Mgha}^{-1}$ となり、この違いは主に枝条量の差によるものであった。しかしクヌギの方が枝条の分解が速いため、残存量は伐採後2年目にはコナラが64%、クヌギが50%となった。有機物の減少量は伐採後3年間程は大きく、その後の減少は小さくなった。2回目の間引きによりコナラが $6.6 \text{ Mgha}^{-1}$ 、クヌギが $8.4 \text{ Mgha}^{-1}$ の有機物が新たに供給され、伐採後5年後にコナラ $12.2 \text{ Mgha}^{-1}$ 、クヌギで $11.0 \text{ Mgha}^{-1}$ とほぼ伐採前の有機物量を林床に確保していた。しかし1回間引きの場合、コナラで $7.0 \text{ Mgha}^{-1}$ 、クヌギで $7.6 \text{ Mgha}^{-1}$ と少ない有機物量のまま推移した。一般に伐採後の枝条は数ヶ所に棚積されることが多く、実際の地表面に均等に分布しているわけではないので、枝条をのぞいて計算すると、コナラでは3年目に $5.2 \text{ Mgha}^{-1}$ 、クヌギは2年目に $7.4 \text{ Mgha}^{-1}$ で最小となった。秋

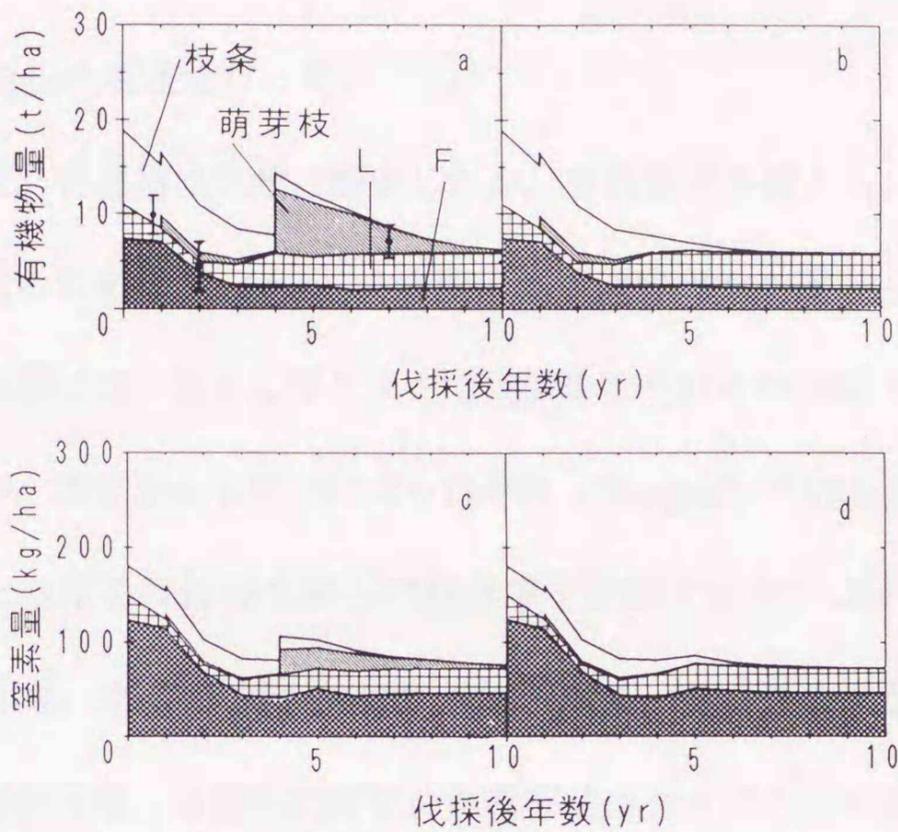


図 4. 1. 3 コナラ林伐採後の堆積有機物量と窒素量の変動予測。  
 a, c は 2 回萌芽枝整理, b, d は 1 回整理, b, c, d の凡例は a と同じ,  
 a の ● は実測値 (縦棒は標準偏差)

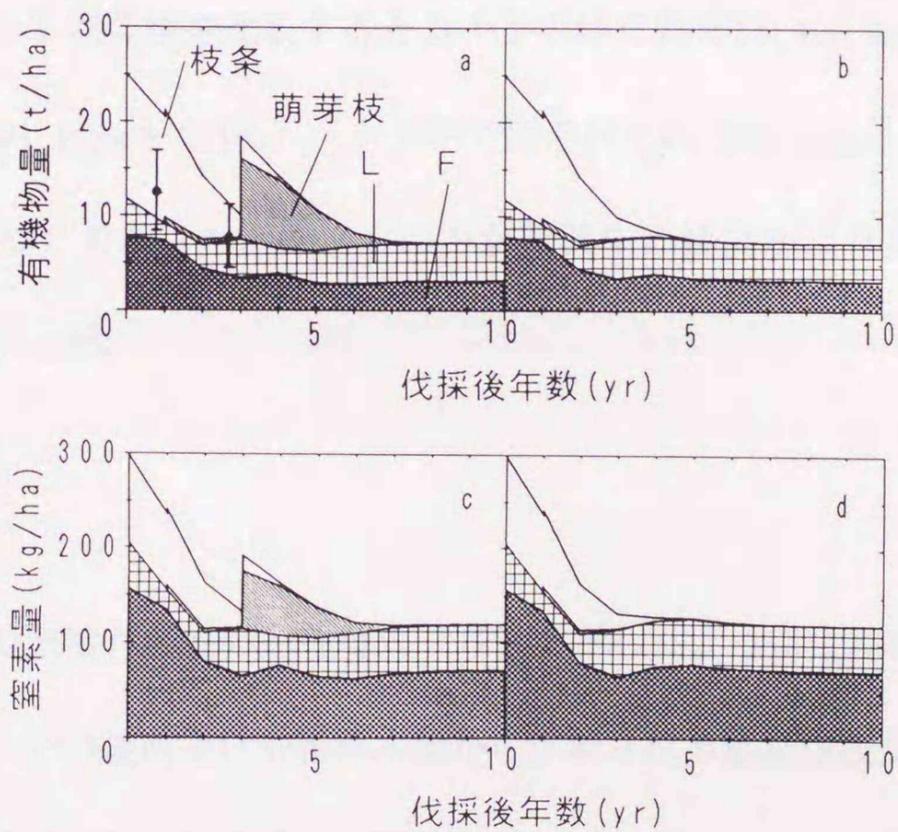


図 4. 1. 4 クヌギ林伐採後の堆積有機物量と窒素量の変動予測。  
 凡例は図 3. 1. 3 と同じ

の落葉直前の最低堆積量は2回目の間引き前にコナラで  $2.6 \text{ Mgha}^{-1}$ 、クヌギで  $3.7 \text{ Mgha}^{-1}$  程度となった。

伐採後、有機物は急激に減少したが、有機物が分解するにつれて窒素濃度が高くなるため（表 4.1.4）、窒素の減少速度はやや遅かった。堆積有機物中の窒素量はコナラおよびクヌギで伐採時にそれぞれ  $180 \text{ kgha}^{-1}$ 、 $299 \text{ kgha}^{-1}$  あったが、伐採から2年目にはそれぞれ  $128 \text{ kgha}^{-1}$ 、 $167 \text{ kgha}^{-1}$  に減少した。有機物と窒素の伐採後2年目の残存率を比較すると、コナラではそれぞれ64%と71%、クヌギでは50%と56%となり、窒素量の方が有機物量より残存率は高かった。2回目に間引いた萌芽枝はクヌギの方が量も多く、またコナラより窒素濃度が高いので、これによる窒素供給量は ha 当たりコナラの  $26 \text{ kg}$  に対し、クヌギは  $60 \text{ kg}$  の供給量となった。しかし、伐採後5年目の2回整理と1回整理を比較するとコナラではそれぞれ  $108 \text{ kgha}^{-1}$ （伐採後の60%）と  $91 \text{ kgha}^{-1}$ （51%）、クヌギではそれぞれ  $140 \text{ kgha}^{-1}$ （47%）と  $130 \text{ kgha}^{-1}$ （43%）であった。クヌギの方が落葉中の濃度がより高いため、その差は小さかった。

## 考察

伐採後の堆積有機物の動態は式（6）で示したように伐採後に残された有機物量や、その後萌芽枝や雑草木類から供給される落葉落枝などのリター量、それらの有機物の分解速度で決定される。

## 伐採による枝条量

萌芽更新を期待した伐採は普通秋以降に行われるので、初期値は新鮮落葉をともなった伐採前の堆積有機物層と伐採後に残された枝条である。特に大きな割合を占める枝条の量は、きのこ栽培のほだ木として利用する場合、ほだ木の最小利用直径できまる。地域によって異なるが、末口直径6 cm 以上（小笠原・柴田 1983）または3 cm 以上（宮本ら 1985）であり、樋渡（1984）はクヌギ林で末口4 cm 以上とした場合の幹の材積の 87.0 - 91.3%，末口3 cm までとすると 92.5 - 95.3%が利用できるとしている。また、小笠原・柴田（1983）によると、コナラ、クヌギとも  $D^2H$  が 3000 程度までは枝から採取できるほだ木（末口6 cm 以上）の量はきわめて少ないので、枝のほとんどは林地に残されることになる。また、 $D^2H$  が 3000 以上になると枝のほだ木利用可能部分も急激に増加するとしているので、材積が増加しても未利用部として林地に残される有機物量はそれほど多くならないと考えられる。 $D^2H$  が 3000 の時の枝の量は、的場ら（1988）の相対生長式でコナラ  $11.3 \text{ Mgha}^{-1}$ ，クヌギで  $14.5 \text{ Mgha}^{-1}$  となる。伐採したコナラ林は比較的若かったため枝量は少ないが、伐採時に林床に残される枝条は、有機物量として  $10 \text{ Mgha}^{-1}$  以上、窒素量はコナラで  $40 \text{ kgha}^{-1}$ ，クヌギで  $65 \text{ kgha}^{-1}$  以上あると考えられる。

#### 萌芽更新にともなうリター量

萌芽枝の葉量は速やかに増加し、クヌギで3年目、コナラで4年目には伐採前の葉量に回復し、2回目の間引き後も2～3年目には回復した。間引きしなければ葉量はより速く伐採前の値にもどるが、間引きしても回復は速か

った。萌芽更新に比べ、コナラ苗木による更新の場合は植栽後の初期成長が遅く（亀谷・戸塚 1980），落葉による有機物の供給は少ないと考えられ、伐採後速やかな落葉量の回復は期待できない。

枝や幹リターは、成長にともなう枝と幹量の増加や林分閉鎖後の下枝の枯れ上がり、競争による枯死などによって供給されるため、森林の再生初期には少ない。Convington (1981) によると少なくとも 10 年以上経過後にこれらのリターが増加し始めるという。人為的に間引いた萌芽枝は初期の分解が遅いので、伐採後の林床の有機物の重要な構成要素となっている（図 3.1.3 - 3.1.4）。ただ、萌芽枝を間引かない場合も萌芽枝間の競争により自然に本数が減少し、10 年程度で 1, 2 本になるので（柳谷ら 1966, 片桐 1986），枯死した萌芽枝は徐々に地表に供給されると思われる。

萌芽枝以外のリターとして雑草木類によるものがあるが、片桐・中尾 (1985) はコナラを優先種とする広葉樹林の伐採後の下層植生の回復過程を調査し、草本バイオマスは伐採後 1 年目に斜面下部で  $2.5 \text{ Mgha}^{-1}$  と急増したが、下種更新した木本や萌芽枝の成長にともない 2 年目からは減少したことが、さらに萌芽更新が優勢な斜面上部と中部では伐採前とほとんど変わらなかったことを示した。正確に分別定量してはいないが、本調査地でも雑草木リターが優先したことはなかった。萌芽更新では萌芽枝の葉量回復が速く、林床が比較的速やかに被陰されるため、伐採後、針葉樹などの造林地ほど雑草木類が繁茂せず、それによる有機物の供給は多くないと考えられる。

堆積有機物中の根量も考慮すべきであるが、現地での測定は細根は含んだ

まま行った。しかし、根量は少なかった。

### リターの分解率

分解を担う動物や微生物の活動が分解率を決定するが、その活動に影響を与える外的要因としては温度、水分などの環境があり、内的要因としてリターの成分がある。Nakane *et al.* (1986) は、アカマツ林伐採後、リターの分解率が低下することを観察しており、それを伐採直後の乾燥の影響とみなしている。Blair and Crossley (1988) は、アメリカ合衆国ノースカロライナ州の *Quercus*, *Carya*, *Acer* を主とした落葉広葉樹林の伐採後1年目には、リターの分解率が33-46%低くなること、それが小形節足動物の減少によることを報告している。

今回の研究でも、図 3.1.2 に示したように新鮮落葉も腐朽落葉も伐採直後の分解率は低くなった。また新鮮落葉だけでなく腐朽落葉の分解率も低下したこと、伐採後2年目以降に分解率が上昇したこと、コナラよりクヌギの方が速く分解率が大きくなったことなどから、地表の乾燥によって伐採後の分解率が低下し、その後、萌芽枝の葉量の回復による林地の被陰などで再び伐採前の環境に近くなり、分解率が元の水準に戻ったものと考えられる。

木質有機物は窒素濃度が低く、分解初期には窒素濃度が高いほど分解菌の活性が高くなり分解しやすいといわれる (Cowling 1970)。Macmillan (1988) は *Quercus* の粗大木質有機物の分解率と C/N がきわめて相関が高いことを示した。コナラよりクヌギの枝条と萌芽枝が分解しやすく、また枝条より萌芽枝が分解しやすいのは窒素濃度が高いことが原因と考えられる。

## 堆積有機物量の変動

Nakane *et al.* (1987) は、アカマツ林では伐採後 10 年目に堆積有機物量が最低になると予測している。しかしコナラ、クヌギは分解率が大きいので 2, 3 年の短期間で最低になり、伐採時の有機物も 4 年ほどでほとんどなくなった。しかしその時期には萌芽枝の落葉量が回復し、量は少ないが新たな平衡状態に達し始めた。

使用した計算式 (6) では、リターとして葉バイオマスを用いたため、10 年以内にはほぼ平衡に達したが、もとの堆積量までは回復しなかった。実際のリターには落葉だけでなく、草本や枝や樹皮、種子なども含まれる。

Kawaguchi and Yoda (1986) によるとブナ林では林齢の増加とともに堆積有機物量も増加するが、落葉の占める割合はほぼ一定で、増加分はおもに幹や枝が増加することによるものであった。草本は分解しやすく、林冠閉鎖後はそれほど繁茂しないが、枝や樹皮などは落葉より分解しにくいいため、長期間の堆積有機物の動態予測にはこれらを考慮する必要がある。

また、落葉の分解率を一定と仮定した指数分解式は分解初期の動態には比較的よく適合するが、実際の分解率は一定でなく時間とともに変化する

(Lousier and Parkinson 1976)。特に長期的な変動を正確に予測するには分解率と時間との関係を明らかにする必要があるが、リターバッグ法やネット法では残存量の減少にともない測定誤差が大きくなり、メッシュからこぼれる部分は測定できないのが問題である。また堆積有機物量の実測値はばらつきが大きく、モデルの適合性を統計的に評価するのはむずかしいが、予想した

値は実測値の標準偏差内にあった。

一方、伐採による堆積有機物減少の影響として、裸地化による地表侵食がある。伐採後の堆積有機物量の最低値はコナラで  $2.6 \text{ Mgha}^{-1}$  クヌギで  $3.7 \text{ Mgha}^{-1}$  あった。村井・岩崎（1975）は落葉が土壌侵食を防止するにはコナラの場合約  $2 \text{ Mgha}^{-1}$  程度以上必要とした。計算によると伐採後この値を下回ることにはなかったが、堆積有機物の分布はばらつきが大きく、著者の実測値でもコナラなどは部分的に少ない場所があった。2回目の萌芽枝間引きによる有機物の供給はクヌギで8年、コナラで10年ほど残存するので、枝条は伐採後一時的に堆積量を確保し、土壌を保全する効果を期待できると思われる。

#### 堆積有機物層中の窒素の動態

枝条や萌芽枝などの木質部分は窒素濃度が低いので、有機物量に比べ林床への窒素の供給はあまり期待できない。窒素は大部分が落葉を經由して林床に供給されるので、落葉量を速やかに回復させることが、窒素の供給量を短時間に伐採前の値に近づけるといえる。ただし伐採前の窒素量を完全に回復するには有機物量の回復が必要で、この観点からすれば落枝などの木質有機物も重要であると思われる。

コナラよりクヌギの方が落葉の窒素濃度がたかく、葉量も多く、供給量が多いが、クヌギの方が窒素の要求量も多く、森林生態系での窒素の循環速度は速いと思われるので、萌芽更新を利用した短伐期施業を持続的に行うためには、林地での堆積有機物の維持または施肥等による養分の補給も重要と考

えられる。

## 要旨

コナラとクヌギ林の萌芽更新における枝条および堆積有機物量とそれに含まれる窒素量の動態を調べた。

1. 萌芽による更新は初期成長が速く、伐採後短時間に葉量が増加するので、落葉による有機物の供給も伐採後速やかに回復した。
2. 伐採直後から堆積有機物は急速に分解し、2、3年でほぼ半減するが、それ以降は、落葉量が回復するため、減少は停止した。
3. 落葉>萌芽枝>枝条の順に分解しやすかった。枝条や萌芽枝はコナラよりクヌギの方が分解しやすく、これはクヌギの方が窒素濃度が高いためと推察した。伐採直後、有機物の分解速度は一時的に遅くなるが、萌芽枝の成長による地表環境の変化により再び速くなった。
4. 伐採時の枝条や間引いた萌芽枝を林地に残存させることは、伐採後の堆積有機物の減少を補う効果が期待でき、林地保全上からも重要である。
5. 分解にともない有機物の窒素濃度が高くなるので、伐採後の窒素量の減少速度は有機物より遅かった。落葉は窒素濃度が高く、林地へ供給される窒素量は伐採後速やかに回復した。萌芽枝は窒素濃度が低いので、間引いた萌芽枝による窒素の供給は一時的なもので量は少なかった。
6. 伐採前の有機物量に回復する過程を予測するには落葉以外の有機物の供給も考慮する必要がある。

## 4.2 スギ林の伐採後の変化とその制御

### 目的

森林を伐採した流域から多量に陽イオンと硝酸が流出することを Bormann *et al.* (1968) が報告して以来、伐採による森林生産力低下が懸念されるようになった。しかし森林伐採が養分循環へおよぼす影響は、伐採方法、地拵え方法などによって異なると思われる。一般に全木集材は伐採後、枝条を林地に残さないため、枝条に含まれる多量の養分を持ち出すことにより土壌肥沃度が低下する危険性が指摘されている (Kimmins 1977)。一方、枝条は養分の供給源であるほかに、林床の環境調整機能をもち、養分の無機化を支配する。たとえ一般的な地拵え方法である枝条棚積みをして、大部分は全木集材と同様裸地となっている。そのため伐採後、枝条の有無を比較することは全木集材についてだけでなく、堆積有機物としての枝条の環境調整機能や養分供給能を明らかにできる。

養分に乏しい未熟土壌 (真田ら 1977) や、短伐期施業 (White 1974) では全木集材による土壌肥沃度の低下が大きいといわれる。しかし、全木集材、すなわち枝条の除去が、溪流への養分流出を促進したり、植物成長を抑制するかどうかについては、立地条件によってさまざまな結果が得られている (Mann *et al.* 1988)。日本の主要な造林樹種であるスギは一般に肥沃な土壌に造林される (Mashimo 1978)。このような立地条件での伐採および枝条の養分動態におよぼす影響を明らかにするために、枝条を散布した区と除去し

た区を設け、枝条の分解と土壤動物の変化、表層土壤の無機態窒素および土壤溶液組成の変動を明らかにした。

## 調査地および分析方法

### 調査地

試験地は笠間営林署管内、森林総合研究所筑波共同試験地（茨城県、北緯 36 度 10 分、東経 140 度 11 分）で行った。標高は 245 - 267 m、斜面方位 N75W、傾斜 20 度、平衡斜面で、斜面上部は比較的広い尾根となっている。土壤は火山灰に由来した褐色森林土で、斜面上部が適潤性褐色森林土（偏乾亜型）BD(d)、下部が適潤性褐色森林土 BD であり、Soil Taxonomy では Andic Dystrochrepts に分類される（Soil survey staff 1992）。A 層の土性は Clay loam で、粗粒部分 (>2 mm) は 1% 以下である。試験地の土壤の諸性質は池田ら（1988）、三浦ら（1988）、高橋・新島（1988）によって報告されている。表 4.2.1 に伐採前後の土壤の性質の一部を示した。隣接する同一林齢のスギ林（76 年生）を対照区とし、後述の地温と土壤動物の調査を行った。対照区は標高 310m、火山灰を母材とする BD 型土壤で、伐採林分の斜面下部に類似する土壤である。

気象データは試験地から約 10 km 南の土浦気象台の観測値を用いた。月平均気温は 8 月には 25.4 °C、1 月には 2.8 °C であり、年平均降水量は 1,103 mm である。しかし 1984 年は夏から秋にかけて降水量が平年値より極端に少なく、8 月の降水量は 4 mm、7 月から 10 月にかけては 168 mm

表 4.2.1 スギ林伐採前後の A 層土壌の性質<sup>1)</sup>

処理区	年	pH	pH	Y1	CEC	Ca	Mg	K	Na	塩基 飽和度	C	N	C/N
		(H <sub>2</sub> O)	(KCl)										
		cmolckg <sup>-1</sup>							%		%		
枝条散布区	84年	4.7	4.0	10.7	35	3.2	0.8	0.4	0.1	13	10.5	0.59	17.8
斜面上部SU	87年	5.2**	4.3**	6.0**	31	2.2*	0.6*	0.6*	0.1	11	7.6**	0.46**	16.5
枝条散布区	84年	5.3	4.6	3.7	43	15.5	2.4	0.6	0.2	43	12.20	0.74	16.5
斜面下部SL	87年	5.5**	4.6	2.4	35**	8.5**	1.4**	0.5**	0.1**	29*	8.90	0.59	15.0
枝条除去区	84年	5.0	4.2	5.9	27	3.7	0.7	0.3	0.1	18	6.4	0.42	15.0
斜面上部RU	87年	5.0	4.1	10.2	26	1.3**	0.3**	0.3	0.1	8*	5.9	0.38	15.5
枝条除去区	84年	5.1	4.4	4.3	39	10.9	1.8	0.4	0.1	33	10.4	0.65	15.8
斜面下部RL	87年	5.2	4.3	6.7	32**	4.3**	0.8**	0.3*	0.1	16**	7.7*	0.52**	14.7*

1) 三浦ら(1988)より引用. \*\*: 5% 水準, \*: 1% 水準有意 (t 検定)

でこの時期の平年値の 35%であった(茨城県気象年報 1984)。伐採前のスギ林は 76 年生で、平均樹高および平均胸高直径は斜面上部でそれぞれ 18 m, 20 cm, 斜面下部で 23 m, 24 cm であった。立木密度は 900 本 ha<sup>-1</sup> あった。

### 伐採後の地表処理方法

スギ林は 1984 年 12 月に伐採され、幹のみを収穫した。残存枝条は 1985 年 6 月に斜面方向に沿って 2 つの処理区に分け、一方は残存枝条が地表を完全に覆うように散布し、もう一方はできるだけいねいに枝条およびリターを取り除き A 層を露出させた。試料の採取と植生調査の地点は枝条散布区の上部 (SU) と下部 (SL) および枝条除去区の上部 (RU) と下部 (RL) でおこなった (図 4.2.1)。3 年生苗木を 1986 年 4 月に植栽した (植栽密度 3,000 本 ha<sup>-1</sup>)。苗木の成長と雑草木類のバイオマスは毎年測定した。

## 地温の測定

枝条除去区と枝条散布区の斜面中部および対照区で、深さ 5 cm の地温を自記記録した。

## 枝条の集積量の測定

枝条と雑草木類のバイオマスは下刈り前の 6 月または 7 月に 1 x 1m の枠を用い 3 反復で測定した。

枝条の厚さは、枝条散布区の斜面上、中、下で各 12 地点で測定した。地表面に密に堆積した部分と、

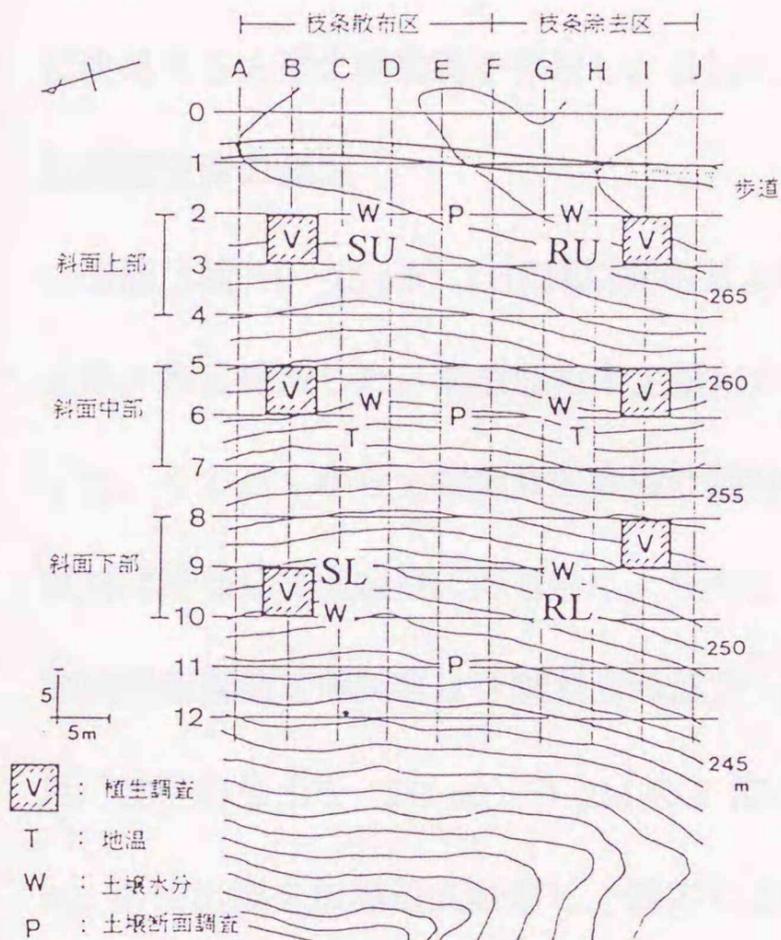


図 4.2.1 スギ林調査地の地形と試料採取位置

- SU : 枝条散布区斜面上部
- SL : 枝条散布区斜面下部
- RU : 枝条除去区斜面上部
- RL : 枝条除去区斜面下部

疎に堆積した部分、立ち上がった枝の部分に分けて測った。重量は褐色落葉

(L) と黒色落葉 (F) および直径 1 cm 以上で単葉の脱落した枝に分けた。

試料は 70 °C で約 1 週間乾燥し、秤量後、分析用に粉碎した。全炭素全窒素

濃度は CN コーダー (柳本 MT600) で分析した。

### 土壤動物の測定

土壤動物は単位時間拾い採り法で調査した。両区の斜面上，中，下部および対照区でそれぞれ 10 分，合計 30 分で，枝条および深さ 5 cm の土壤中に生息する大型土壤動物を採取し，目別に個体数と湿重量を測定した。

### 無機態窒素の測定

表層土壤 (0-15 cm) は伐採期間中および積雪期間中 (1986 年 2-3 月) を除き毎月採取した。無機態窒素定量用の試料はランダムに 6ヶ所から採取した。その近くから土壤溶液採取用の試料を 100 mL コアで 6個採取した。試料は冷却して実験室に持ち帰り，分析まで数日間冷蔵庫で保管した。

無機態窒素測定用試料は 3 試料ずつ混合し 2 反復とした。無機態窒素の抽出は，20g の生土を 200 mL の 2M-KCl 溶液で 1 時間振とう後，ろ過し，100 mL の抽出液を加熱通気蒸留し，滴定によってアンモニア態窒素と硝酸態窒素を定量した (Bremner 1965 を一部改変)。データは 2 つの混合試料の平均値，105 °C 乾重として表した。また土壤 pH は 1:2.5 の土液比で測定した。

### 土壤溶液の測定

土壤溶液は現地の水分状態から -1.5 MPa までの溶液を遠心法で採取した (山崎・木下 1969)。土壤溶液の液量は遠心前後のコアの重量から計算した。土壤溶液採取後，土壤の乾燥重量を求めるために，コア試料を 105 °C で乾燥した。6 個のコアから集めた土壤溶液は混合しイオン濃度を分析した。陰イオンおよび K, Na, NH<sub>4</sub> 濃度はイオンクロマトグラフィーで，Ca, Mg, Al は原子吸光で分析した。土壤溶液の pH はガラス電極で測定した。

イオン活動度は繰り返し近似計算 (Adams 1971) で求めた。AR<sup>K</sup> と呼ばれる K と Ca + Mg の活動度比 (Schofield 1947) は次式で求められる。

$$AR^K = K / (Ca + Mg)^{1/2}, \quad pAR^K = -\log AR^K$$

ここで K, Ca, Mg は K, Ca, Mg の活動度である。同様に K の代わりに Na, NH<sub>4</sub> と Ca + Mg の活動度比も定義できる。土壌コロイドと溶液間の質量作用法則と Gapon 則のために、交換平衡が維持される場合、これらの値は安定である (Tan 1992)。

なお、伐採および枝条処理前には 枝条散布区 (SU と SL) のみから試料を採取した。また本論文中の枝条とは伐採前に堆積していた L, F 層を含むものである。

## 結果

### 枝条量および枝条の分解

散布した枝条の厚さの経年変化を図 4.2.2 に示した。枝条の厚さは斜面上部、中部、下部で測定している。伐採時の 1985 年には、枝条は平均的に 60cm 以上の厚さに堆積し、植林できる状態ではなかった。散布時には、斜面位置による厚さの違いはあまりなかったが、堆積重量は斜面上部の方が下部より 2 倍多かった (図 4.2.3)。伐採後 2 年目の 1986 年には枝条の分解が進み、1985 年の約 60% に減少した。分解により単葉が葉軸から脱落し、枝条の分解とともに枝や幹頂部などの大形枝条の割合が増加した。脱落したス

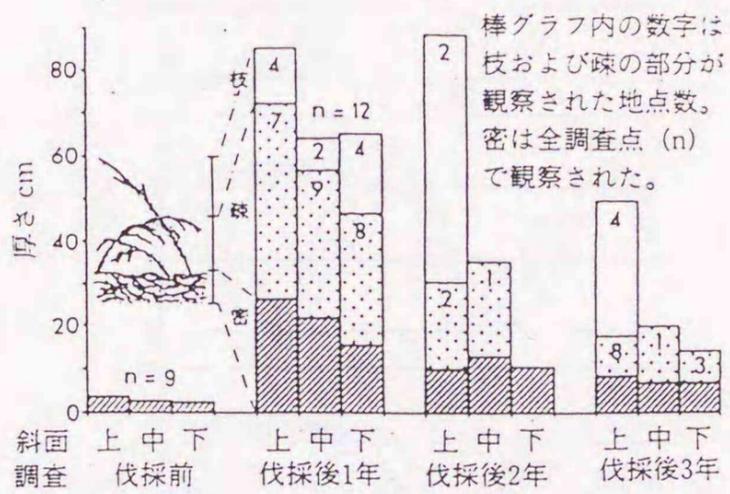


図 4.2.2 枝条散布区の枝条の厚さの経年変化

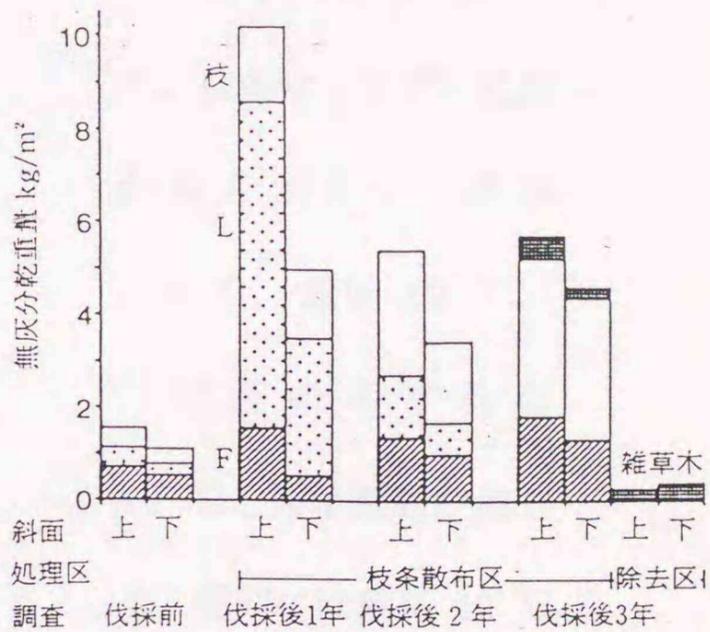


図 4.2.3 枝条堆積量の経年変化

ギの単葉を野外で完全に採取するのは困難であるので、この分解率は多少過大評価になっていると思われる。枝条葉部の窒素濃度は上昇し、C/N は徐々に低下した（表 4.2.2）。一方、大型枝条の窒素濃度は低く、C/N は高く、1987 年までほとんど分解は進まなかった。

### 地温

調査区の地温はいずれも 8 月に最も高く、1-2 月に最も低かった（図 4.2.4）。測定期間に対照区の林内で観察された最高地温は 23.9 °C、最

低は 0.8 °C で、日較差の年平均値は 0.8 °C であった。枝条散布区では林内より地温の変動が大きく、最高地温は 27.3 °C、最低地温は 0.1 °C、日較差

表 4.2.2 枝条の C/N の変化

	伐採前	散布	伐採後	
	1984	枝条	1985	1986
L	53	44	40	
F	35		32	27
雑草木	n. d.		34	28
枝	70	167	142	158

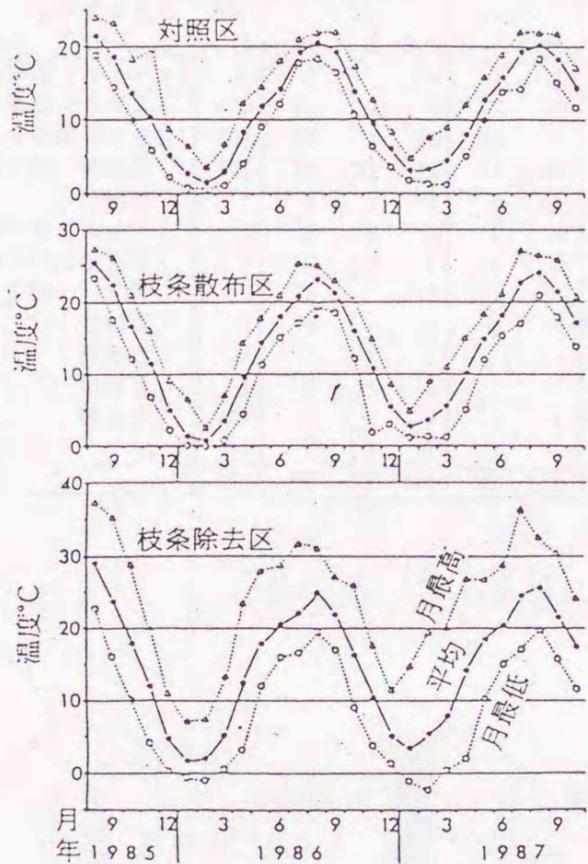


図 4.2.4 深さ 5cm の地温の月最高、月平均、月最低温度

の年平均は林内とあまり変わらず 1.1 °Cであった。枝条除去区では変動が最も大きく、最高 36.8 °C、最低 -2.2 °C、日較差の年平均は 5.7 °Cと通年変動が激しく、夏期には最高 18 °Cに達した。枝条除去区は冬期に 10cm 程度まで凍結することがあったが、枝条散布区と林内は凍結

しなかった。

### 土壌動物

大型土壌動物の個体数を表 4.2.3 に、湿重量を図 4.2.5 に示した。対照区のスギ林内ではミミズ、クモ、甲殻類、ムカデ、ヤスデなどが常に多数採集され、30 分間で採集された動物数は 59 - 159 頭、重量は 2.1 - 10.2 gであった。伐採跡地では、伐採後 1 年目の 4 月に土壌動物の個体数、湿重量ともに減少した。地表処理後、枝条散布区では 7、8 月にミミズと甲虫幼虫（コガネムシ科）が増加したが、8 月には激減した。3 年目には枝条除去区、散

表 4.2.3 大型土壤動物の採取個体数 (頭/30分)

調査区 調査年月日	スギ林対照区						伐採跡地枝条散布区						伐採跡地枝条除去区			
	1983 9.13	1985			1987		1985			1987			1985		1987	
動物		4.24	7.5	8.5	7.17	8.20	4.18	7.5	8.5	7.17	8.20	7.5	8.5	7.17	8.20	
腹足類 (マイマイ)	3	5	-	5	4	3	-	-	-	-	2	-	-	-	-	
貧毛類 (ミミス)	3	11	7	8	2	8	10	6	7	2	8	20	2	-	2	
クモ形類 (クモ)	24	24	7	16	28	11	7	6	10	2	2	4	1	2	15	
甲殻類 等脚目	101	16	22	14	14	50	9	5	-	-	-	-	-	-	-	
端脚目	1	6	3	1	8	14	2	-	3	-	1	-	-	-	-	
唇脚類 (ムカデ)	2	5	3	2	5	3	2	5	3	2	5	2	-	1	1	
倍脚類 (ヤスデ)	2	2	12	8	1	3	1	-	1	-	1	-	-	1	2	
昆虫類 シミ目	3	1	-	1	2	-	1	2	3	-	-	-	-	-	-	
半翅目	-	5	-	10	6	8	1	-	-	-	1	-	-	1	1	
双翅目	1	2	1	2	-	-	1	1	-	-	1	4	-	-	1	
甲虫目	1	1	1	2	5	1	3	9	2	1	1	1	-	-	23	
膜翅目	17	2	-	7	3	1	-	43	6	272	7	18	33	11	41	
その他	1	-	3	39	3	-	2	7	1	2	-	1	-	1	1	
計	159	80	59	115	81	102	39	84	36	281	29	50	36	17	87	

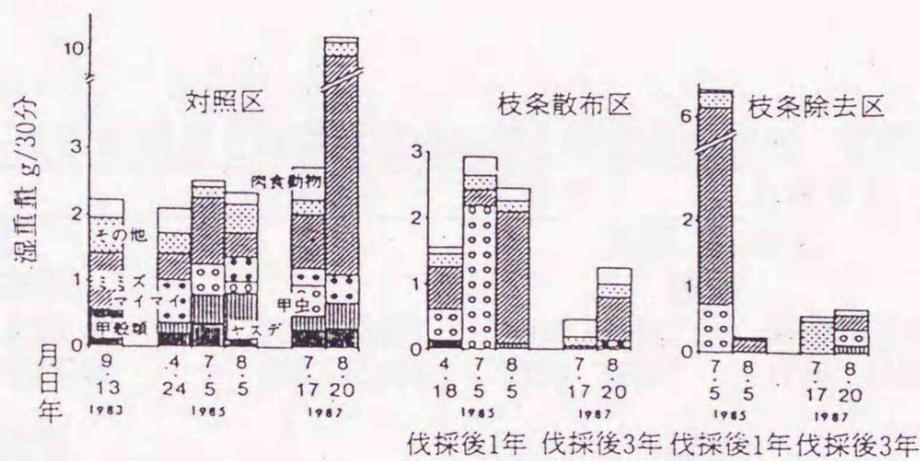


図 4.2.5 大型土壤動物の質重量の変化

布区ともに土壤動物の種類が貧弱になり、量も減少した。特に甲殻類の減少が激しく、枝条除去区では1頭も採取されなかった。

### 雑草木類

伐採後、再生した草本と木本をあわせた雑草木類の炭素量は、1985年には枝条散布区の方が小さく(表 4.2.4)、伐採後1年間は枝条の散布は雑草木類の再生を抑制する効果が認められた。しかし、この効果は2年目以降は

持続せず、1986年にはいずれのプロットも急速に雑草木類が再生した。再生した植生はプロット間の違いはほとんどなく、ニガイチゴ *Rubus microphllus* L.f., ヘクソカズラ *Paederia scandens* Merr. var. *mairei* Hara, ヤマゲワ *Morus bombycis* Koidzumi, イヌザンショ *Zanthoxylum schinifolium* Sieb. et Zucc., アズマネザサ *Pleiobalastus chino* Makino, ベニバナボロギク *Crassocephalum crepidiodes* (Benth.) S. Moore, セイタカアワダチソウ *Solidago altissima* L.などであった。下刈りにも関わらず、1987年には雑草木類は炭素量で 290-455 gm<sup>2</sup>, 窒素量で 8.5-11.8 gm<sup>2</sup> に達した。

表 4.2.4 枝条と雑草木類の炭素と窒素量の変化, 平均値 (±SD)

年	1984	1985	1986	1987
調査区	炭素 (g/m <sup>2</sup> )			
枝条散布区	枝条			
斜面上部 SU	1230 (390)	5590 (2910)	3410 (770)	2570 (450)
斜面下部 SL	850 (140)	2730 (680)	1710 (460)	2220 (640)
枝条散布区	植生			
斜面上部 SU	89 (30)	4 (2)	115 (37)	445 (170)
斜面下部 SL	152 (79)	16 (10)	226 (29)	290 (40)
枝条除去区				
斜面上部 RU	n. d.	23 (13)	70 (28)	315 (70)
斜面下部 RL	n. d.	48 (4)	106 (33)	350 (130)
	窒素 (g/m <sup>2</sup> )			
枝条散布区	枝条			
斜面上部 SU	28.6 (9.0)	106.2 (58.0)	67.8 (15.3)	45.5 (8.0)
斜面下部 SL	20.2 (3.3)	49.8 (12.4)	42.8 (11.5)	31.5 (9.1)
枝条散布区	植生			
斜面上部 SU	2.1 (0.6)	0.1 (0.0)	2.9 (0.9)	11.3 (4.0)
斜面下部 SL	3.7 (1.8)	0.5 (0.3)	3.3 (0.9)	8.5 (1.3)
枝条除去区				
斜面上部 RU	n. d.	0.8 (0.5)	2.4 (1.1)	11.0 (2.4)
斜面下部 RL	n. d.	1.6 (0.2)	3.6 (1.2)	11.8 (4.2)

n = 3, n. d. は測定していない。

## 土壌水分と pH

1984 年の夏から秋にかけての乾燥期間中、土壌水分は斜面下部、上部とも減少した。伐採後、土壌水分は枝条除去区斜面上部 (RU)のみ減少し、その他のプロットは大きな変化はなかった (図 4.2.6, 図 4.2.7)。図 4.2.8 に

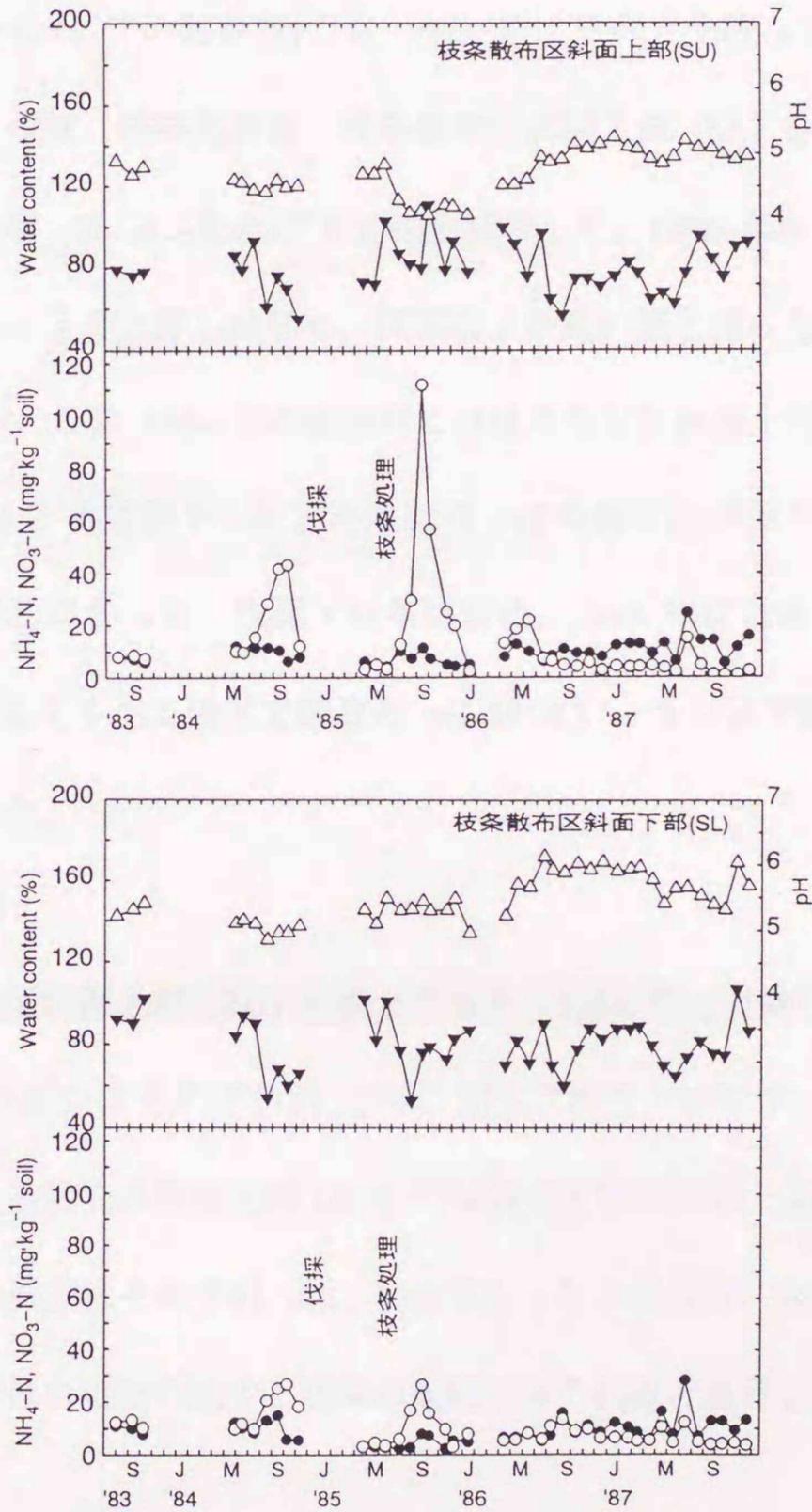


図 4.2.6 枝条散布区の土壌含水比, 土壌 pH および無機態窒素の経年変化

SU : 斜面上部, SL : 斜面下部

△ : 土壌 pH, ▼ : 土壌水分, ○ :  $\text{NO}_3\text{-N}$ , ● :  $\text{NH}_4\text{-N}$

採取時水分から  $-1.5$  MPa までの土壌溶液量を示した。斜線部が乾燥期間である。伐採前の 1984 年夏には、異常乾燥のため斜面上部下部とも  $0.02 - 0.08 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$  まで減少した。伐採後、1985 年の枝条散布区を除いて、土壌溶液採取量は毎年夏期に減少した。

伐採前、1984 年の乾燥期には、1983 年に比べ、土壌 pH は約 0.2 ほど減少した。伐採、枝条処理後、枝条散布区斜面下部 (SL) を除くすべてのプロットで土壌 pH はふたたび 0.2 程度減少した。1986 年から土壌 pH はすべてのプロットで上昇しはじめ、伐採前より高い値となった。同様に土壌溶液の pH も、この 1984 年の乾燥時には枝条散布区斜面上部 (SU) の土壌溶液 pH は 4.2 まで低下した。それに対し枝条散布区斜面下部 (SL) ではほとんど低下しなかった。伐採・枝条処理後、1985 年には枝条散布区斜面下部 (SL) を除くすべての区で溶液の pH は 4.1 - 4.5 まで減少し、1986 年から上昇した。

### 土壌有機物

枝条除去区斜面上部 (RU) を別とすると、1984 年と 1987 年の土壌炭素、窒素濃度の減少はそれぞれ約 27%、20%であり、C/N 比も低下した (表 4.2.1)。枝条除去区斜面上部 (RU) では表層土壌の炭素、窒素濃度は比較的 low、その減少はそれぞれ 8%、10%であった。伐採後、枝条除去区斜面上部 (RU) では有機物の減少と窒素の無機化はそれほど進行していなかった。

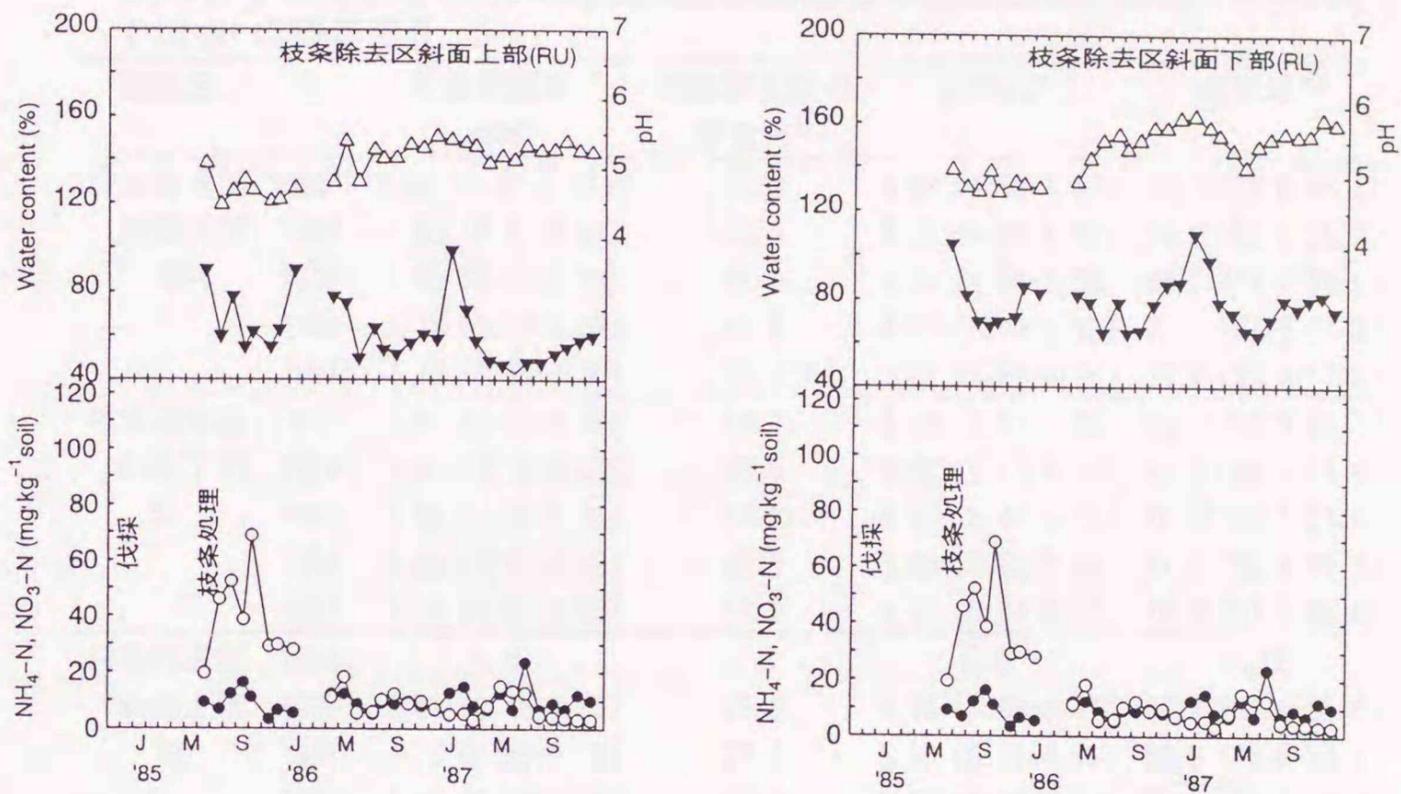


図 4.2.7 枝条除去区の土壤含水比, 土壤 pH および無機態窒素の経年変化  
 RU: 斜面上部, RL: 斜面下部, 凡例は図 3.2.6 と同じ

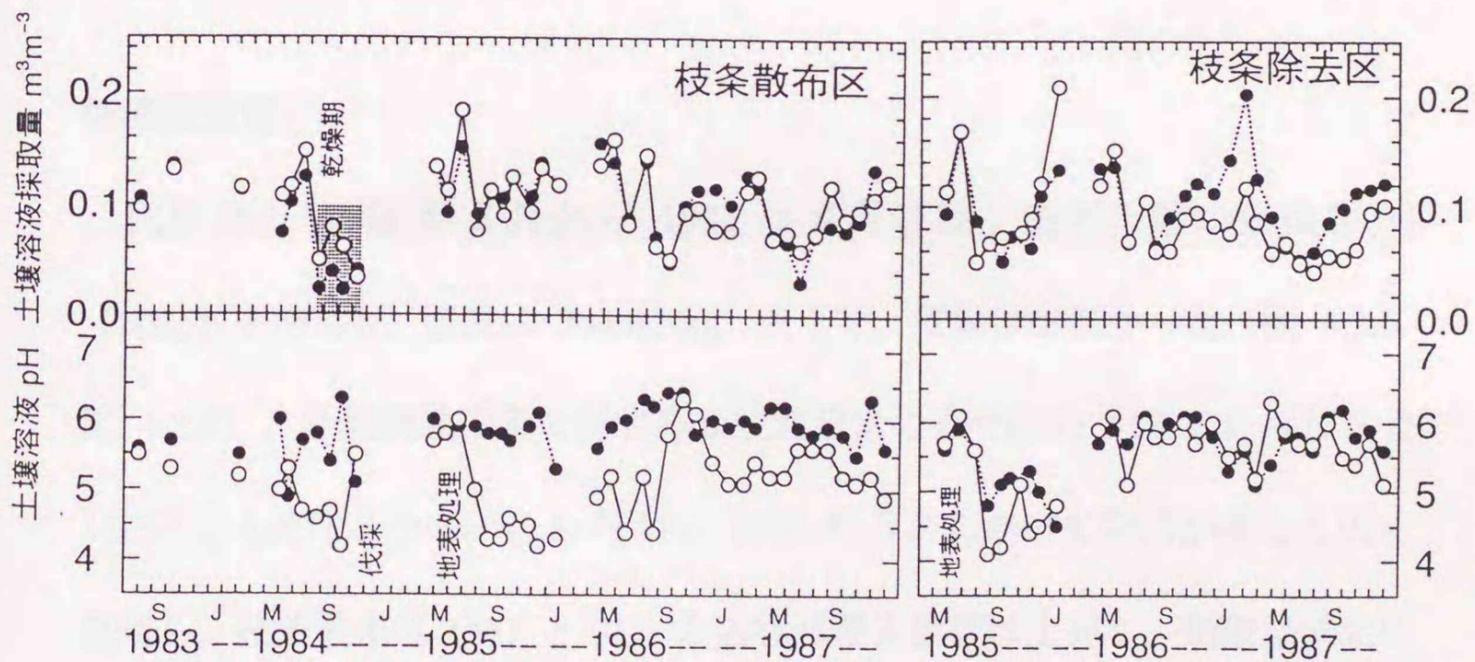


図 4.2.8 採取時水分から-1.5MPa までの含水比と土壤溶液 pH の経年変化  
 ○: 斜面上部, ●: 斜面下部, 斜線: 乾燥時

表 4.2.5 5月から11月の無機態窒素濃度と硝酸態窒素の割合, 含水比, 土壌 pH の経年変化

調査区	年	無機態窒素 <sup>1)</sup> gNm <sup>-2</sup>	硝酸態窒素の 割合% <sup>2)</sup>	pH(H <sub>2</sub> O)	含水比%
枝条散布区	1983 <sup>3)</sup>	0.63 (0.67-0.57) <sup>4)</sup>	53.3	4.78 (4.89-4.67)	77.7 (79.8-76.1)
斜面上部	1984	1.95 (2.47-0.91)	70.5	4.52 (4.60-4.42)	74.8 (93.8-55.0)
SU	1985	2.50 (5.73-0.33)	83.0	4.34 (4.84-4.06)	86.2(111.4-58.2)
	1986	1.14 (1.50-0.62)	50.8	4.87 (5.14-4.52)	77.1 (97.6-57.2)
	1987	1.13 (1.85-0.30)	24.0	5.02 (5.21-4.86)	80.2 (96.9-63.9)
枝条散布区	1983 <sup>3)</sup>	0.95 (1.03-0.79)	55.7	5.30 (5.41-5.22)	94.7(102.0-90.1)
斜面下部	1984	1.61 (1.79-0.81)	63.5	5.02 (5.15-4.85)	74.3 (94.1-54.6)
SL	1985	0.63 (1.62-0.31)	74.2	5.33 (5.48-5.15)	78.5(101.1-53.6)
	1986	1.04 (1.37-0.52)	49.9	5.89 (6.13-5.66)	77.5 (90.1-60.8)
	1987	1.37 (1.91-0.55)	32.2	5.57 (6.04-5.32)	78.8(107.0-65.0)
枝条除去区	1984	n. d.	n. d.	5.0 <sup>5)</sup>	n. d.
斜面上部	1985	3.61 (3.46-0.87)	75.0	4.74 (5.06-4.47)	67.7 (90.0-55.8)
SU	1986	1.15 (0.95-0.19)	27.6	5.20 (5.39-4.81)	59.5 (75.6-50.1)
	1987	1.30 (1.93-0.35)	26.1	5.25 (5.39-5.12)	50.7 (58.2-43.3)
枝条除去区	1984	n. d.	n. d.	5.1 <sup>5)</sup>	n. d.
斜面下部	1985	3.47 (3.97-1.45)	84.9	4.91 (5.08-4.77)	78.4(105.8-68.7)
SL	1986	1.16 (1.52-0.55)	53.5	5.51 (5.68-5.24)	74.5 (87.8-65.3)
	1987	1.30 (1.79-0.53)	41.8	5.51 (5.80-5.12)	74.8 (82.8-64.7)

1) 無機態窒素濃度×容積重×土壌深(0-10 cm), 2) NO<sub>3</sub>-N/(NO<sub>3</sub>-N+NH<sub>4</sub>-N)×100,

3) 8月~10月 n=3, 4) 平均(最大-最小), 5) 1984年9月 三浦ら(1988)より引用, n. d. は測定せず。

### 無機態窒素

伐採前の 1983 年 8 月から 1984 年 6 月には, 表層土壌の無機態 N (NH<sub>4</sub>-N + NO<sub>3</sub>-N) 濃度は 30 mgNkg<sup>-1</sup> 以下で, 変動は少なかった (図 4.2.6, 図 4.2.7)。全無機態窒素に対する硝酸態窒素の割合は約 55%であった (表 4.2.5)。しかし, 1984 年 8 月から 1985 年 5 月にかけて降雨が著しく低く経過し, 枝条散布区 (SU と SL) の無機態窒素濃度は上昇し, 硝酸態窒素の割合も約 70%まで上昇した。土壌の乾燥は硝酸態窒素を集積させるので (Vitousek and Mellilo 1979), 1984 年 8 月以降のデータは伐採前の無機態窒

素の平年値とはいえないと判断した。

1985年の伐採1年目には、夏から秋にかけて無機態窒素濃度はすべてのプロットで急激に上昇し、硝酸態窒素の割合も再び上昇した。枝条散布区斜面上部(SU)は9月に $124 \text{ mgNkg}^{-1}$ と最高の無機態窒素濃度を記録したが、その期間は短く、枝条散布区の平均無機態窒素含量は、枝条除去区より低かった(表 4.2.5)。特に枝条散布区斜面下部(SL)では、8月から無機態窒素濃度は上昇したが、平均無機態窒素含量は研究期間中で最も低かった。無機態窒素濃度の上昇と硝酸態窒素の割合の上昇は伐採後1年目のみ観察された。1986年からすべてのプロットで、無機態窒素濃度は通年低い濃度のままで推移した。またこの間の硝酸態窒素濃度は低下し、アンモニウム態窒素は徐々に高くなる傾向にあった。その結果硝酸態窒素の割合は1987年には24-42%まで低下した

### 土壌溶液のイオン濃度

1984年の乾燥時に、斜面上部、下部ともに、土壌溶液の総イオン濃度は2~3倍に上昇した(図 4.2.9)。しかし乾土当たりで表した濃度はあまり変化しなかった(図 4.2.10)。伐採後1年目(枝条処理後、1985年8~9月)には、すべての区で総イオン濃度が上昇した。枝条散布区の方が除去区よりイオン濃度は高かったが、濃度が高い時期は枝条除去区の方が長かった。

乾土当たりに表してもこれらのピークは確認されたが、枝条除去区では小さかった。1986年からは、すべての区で総イオン濃度は低いまま推移した。また陽イオンと陰イオンの総量はほぼ等しかったが、陰イオンが30%ほど

不足したこともあった。

図 4.2.11 は伐採前後の陽イオン組成を示した。1984 年の乾燥期には  $\text{Ca}^{2+}$  または  $\text{Mg}^{2+}$  の割合が主に上昇したが、 $\text{K}^+$  の割合はわずかに上昇した

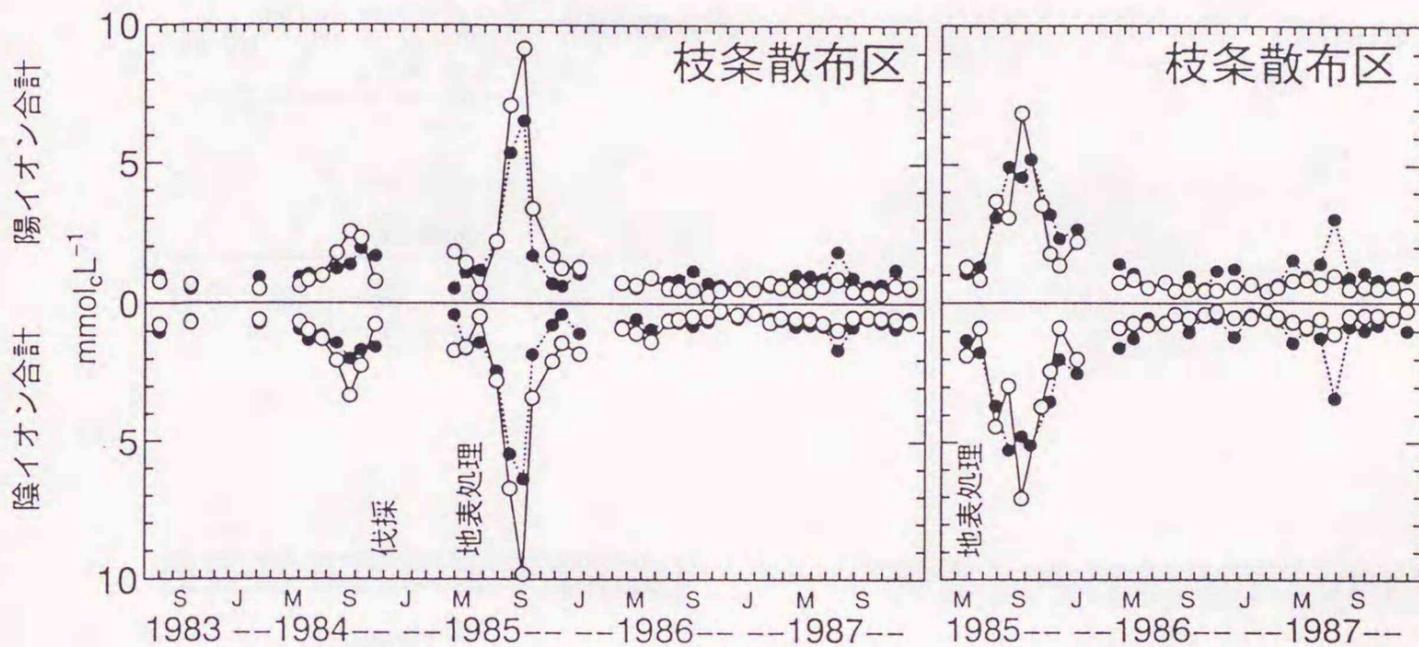


図 4.2.9 土壌溶液の総イオン濃度( $\text{mmol}_c\text{L}^{-1}$ )の経年変化  
○：斜面上部, ●：斜面下部

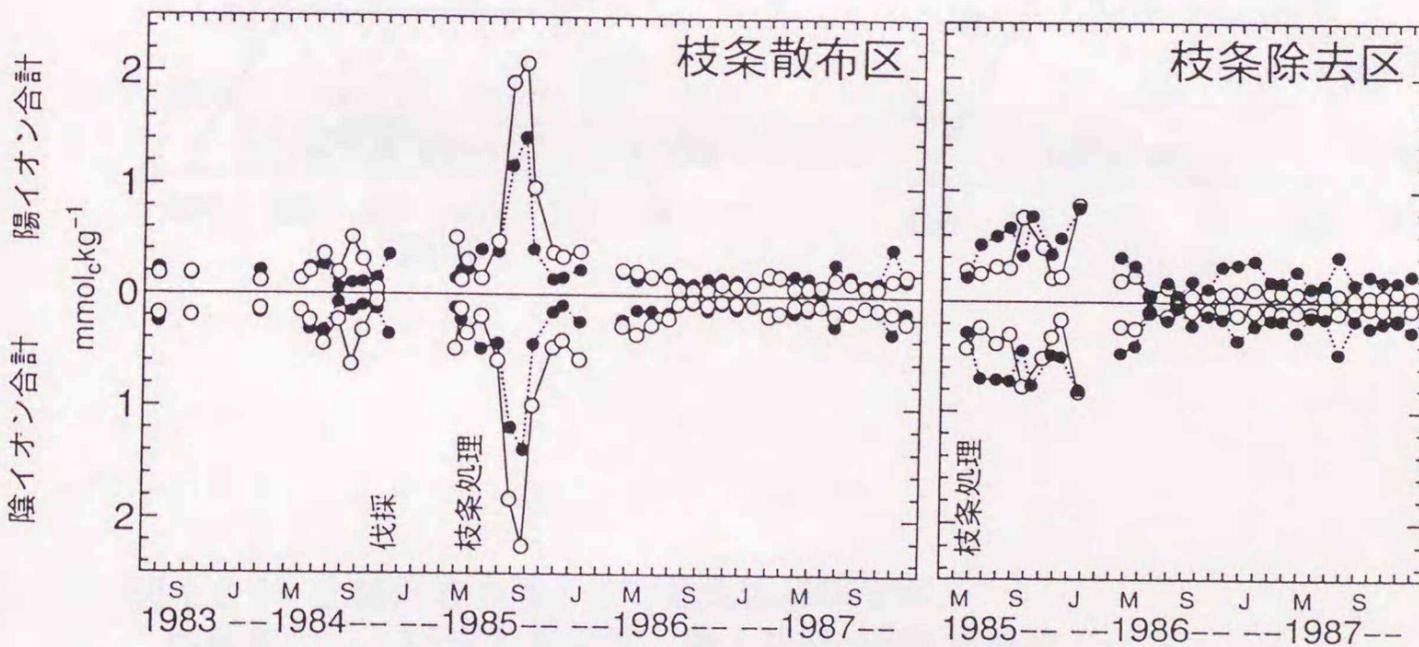
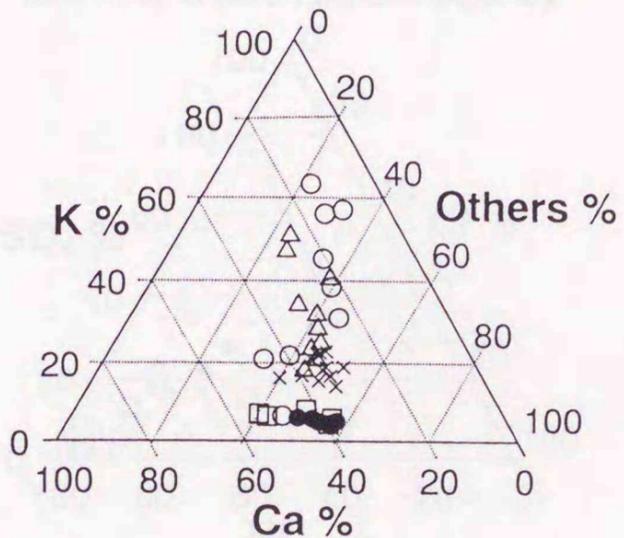
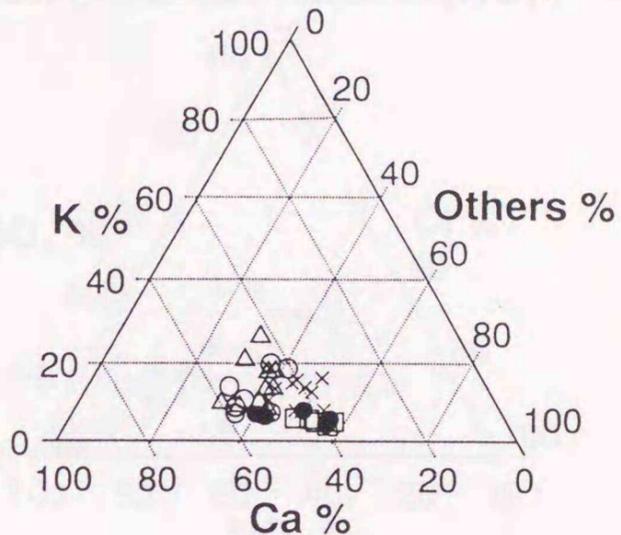


図 4.2.10 土壌溶液の総イオン量( $\text{mmol}_c\text{kg}^{-1}$ )の経年変化  
○：斜面上部, ●：斜面下部,

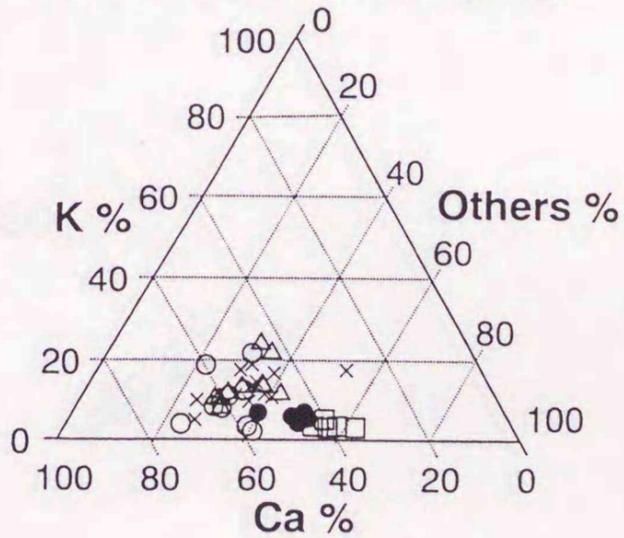
枝条散布区斜面上部(SU)



枝条除去区斜面下部(RU)



枝条散布区斜面下部(SL)



枝条除去区斜面下部(RL)

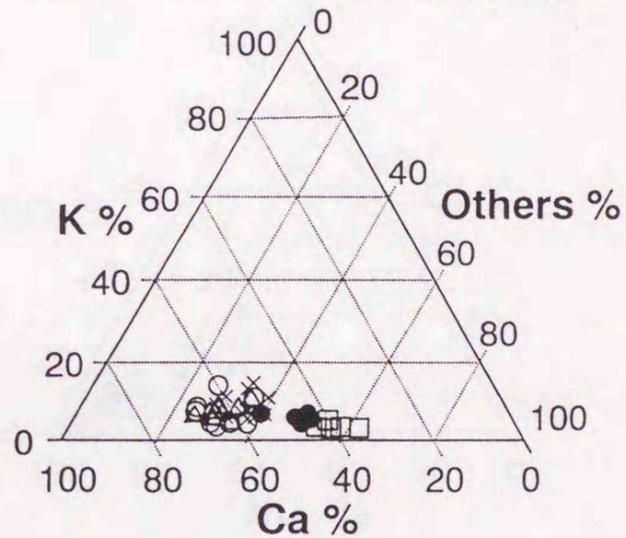
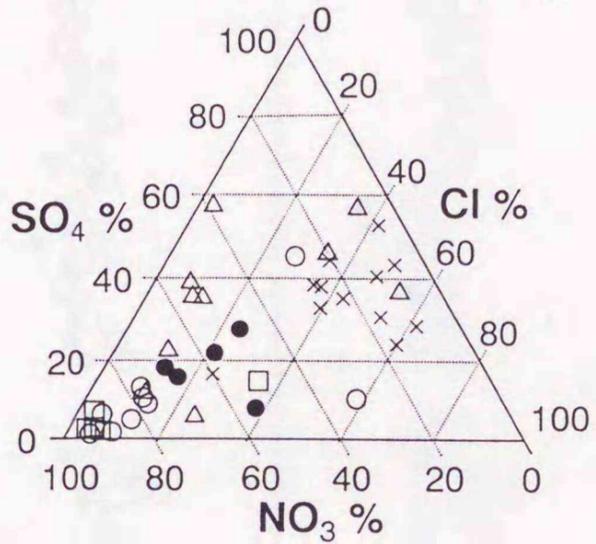


図 4.2.11 土壤溶液の陽イオン組成の経年変化

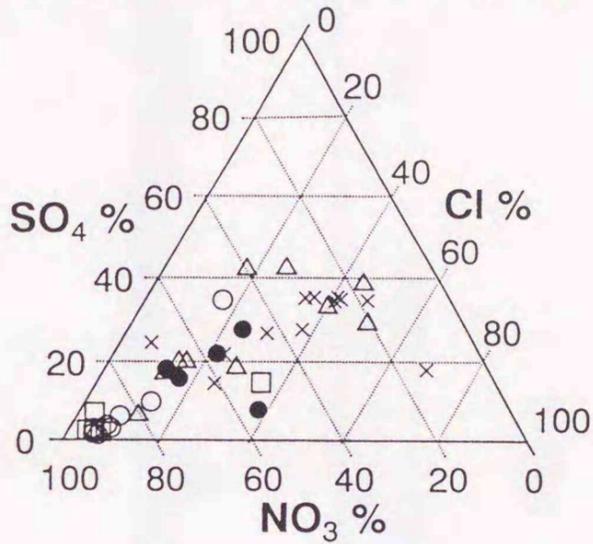
伐採前, □ : 1984 年乾燥時, ● : 1983-1984 正常時,

伐採後, ○ : 1985, △ : 1986, × : 1987

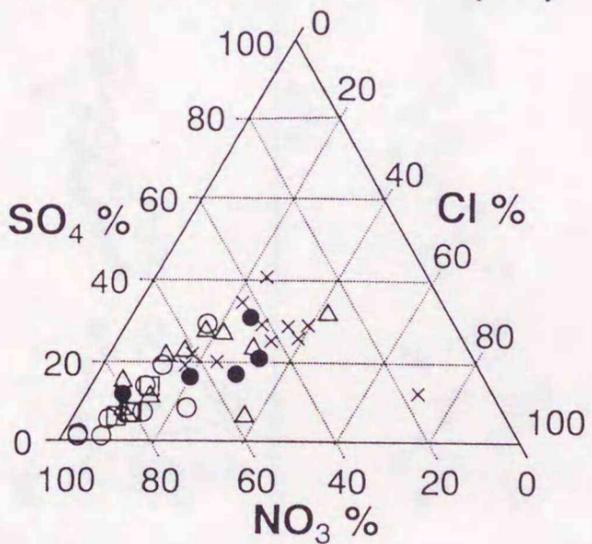
枝条散布区斜面上部(SU)



枝条除去区斜面上部(RU)



枝条散布区斜面下部(SL)



枝条除去区斜面下部(RL)

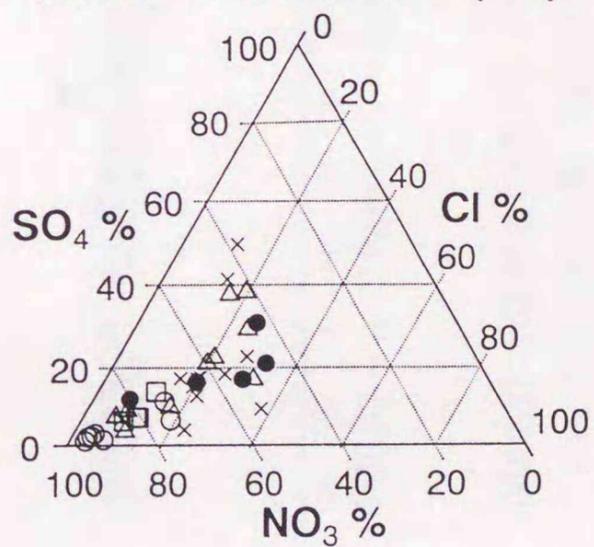


図 4. 2. 12 土壤溶液の陰イオン組成の経年変化

伐採前, □ : 1984 年乾燥時, ● : 1983-1984 正常時,

伐採後, ○ : 1985, △ : 1986, × : 1987

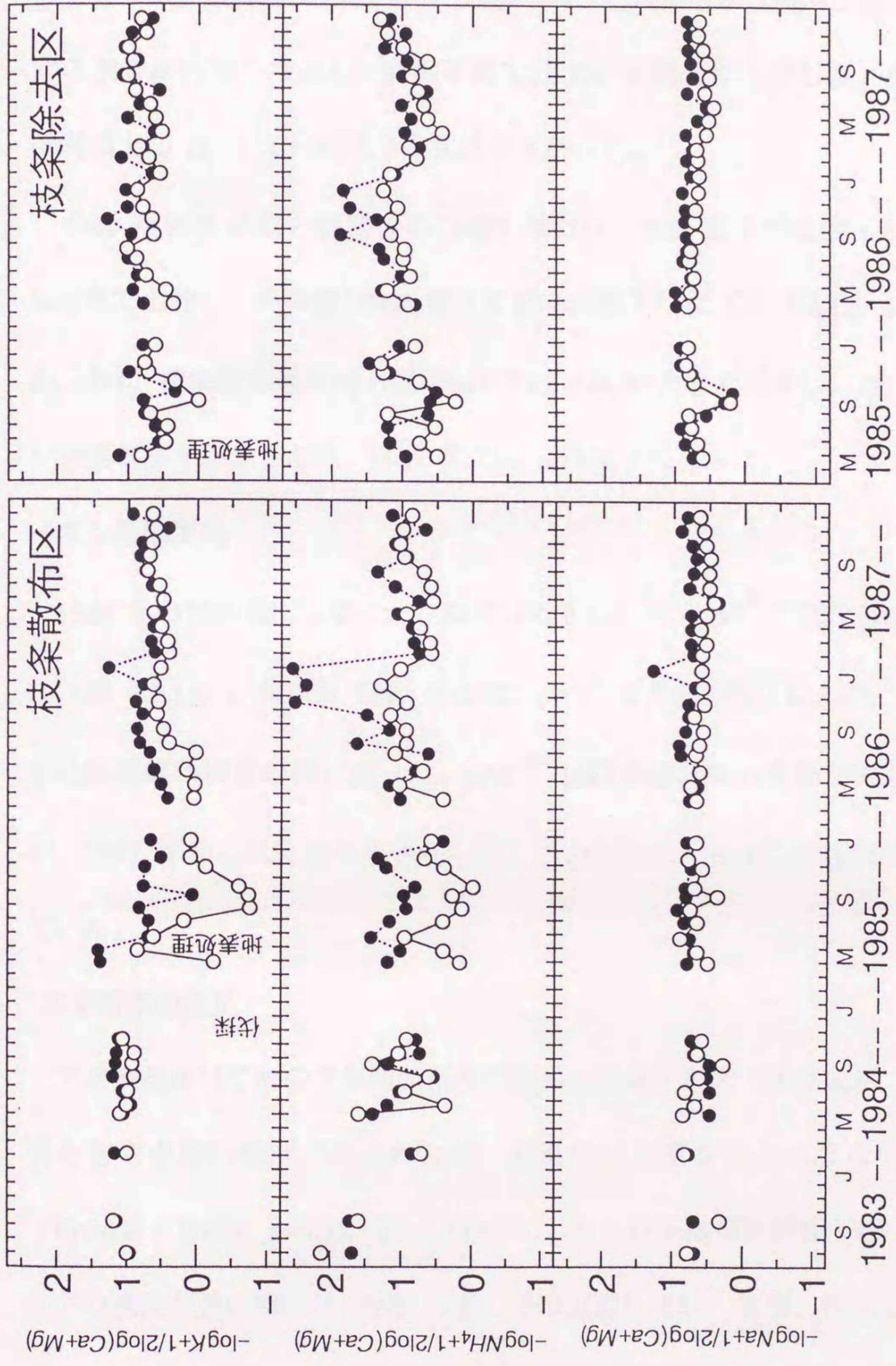


図4.2.13 土壌溶液の陽イオンの活動度比の経年変化

○：斜面上部，●：斜面下部，

図 4.2.11 は伐採前後の陽イオン組成を示した。1984 年の乾燥期には  $\text{Ca}^{2+}$  または  $\text{Mg}^{2+}$  の割合が主に上昇したが、 $\text{K}^+$  の割合はわずかに上昇しただけであった。伐採後、1985 年と 1986 年には 枝条散布区斜面上部 (SU) で  $\text{K}^+$  の割合が非常に増加し、斜面下部では  $\text{Ca}^{2+}$  の割合が上昇した。枝条除去区斜面上部 (RU) では組成の変化は小さかった。

1984 年の乾燥期と伐採後の 1985 年には、 $\text{NO}_3^-$  濃度が総陰イオン量の 94% まで上昇し、その後 1986 年から徐々に低下した (図 4.2.12)。斜面上部、特に 枝条散布区斜面上部 (SU) では  $\text{NO}_3^-$  が大きく減少し、 $\text{Cl}^-$  と  $\text{SO}_4^{2-}$  が主要な陰イオンとなり、1987 年には 30% 以下になった。

### イオン活動度比

1984 年の乾燥期には総イオン濃度は低下したが、 $\text{pAR}^{\text{K}}$  の変化は小さかった (図 4.2.13)。伐採後 1985 年には、 $\text{pAR}^{\text{K}}$  は大きく低下したが、1986 年からはほぼ伐採前の値に戻った。 $\text{pAR}^{\text{NH}_4}$  は研究期間中の変動が大きかったが、1987 年からは変動が小さかった。これに対し、 $\text{pAR}^{\text{Na}}$  は極めて安定していた。

### スギ苗木の成長

スギ植栽後はじめの 3 年間の苗木の成長は枝条散布区で樹高成長、直径成長ともやや悪い傾向がみられたが、統計的に有意な差とはならなかった (Kruskal - Wallis,  $p=0.05$ , 図 4.2.14)。しかし枝条散布区斜面下部 (SL) でスギの成長が悪い傾向は 1992 年までには回復したが、依然、枝条散布区斜

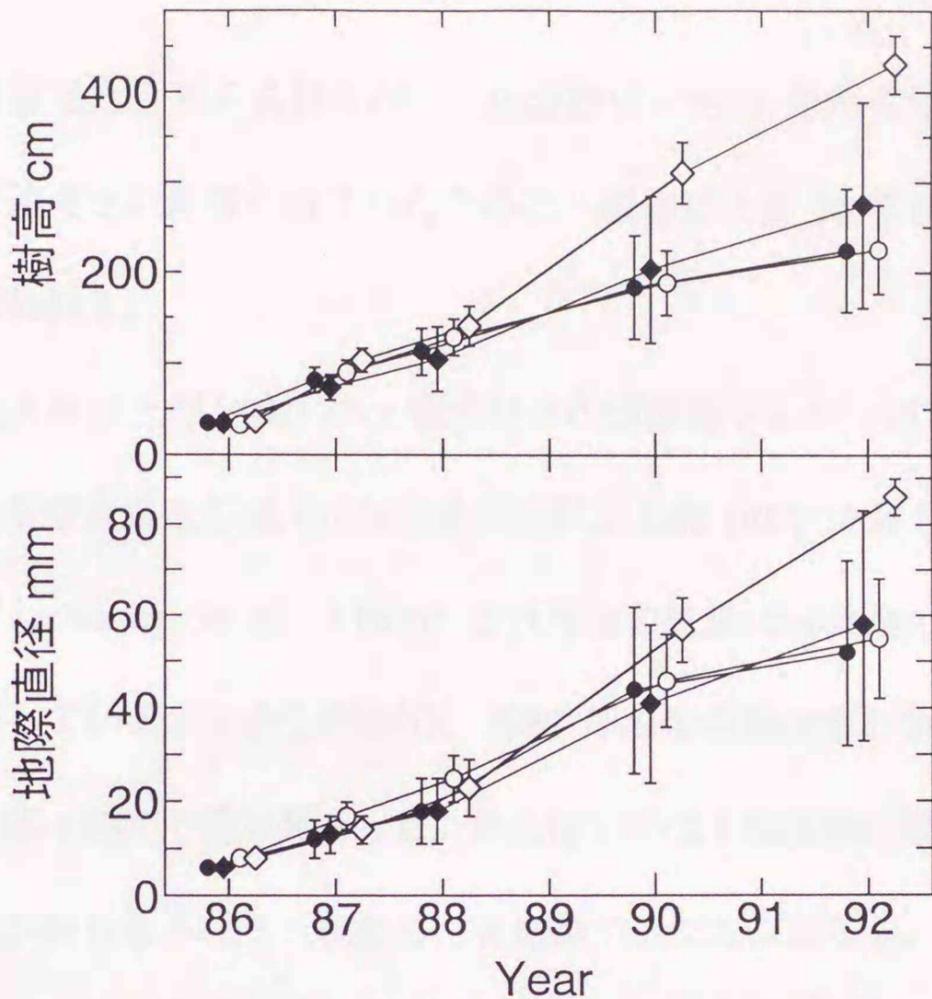


図 4.2.14 スギ植栽苗木の成長, 平均値±S. D.

- 枝条散布区斜面上部(SU) ; ◆ 枝条散布区斜面下部(SL)
- 枝条除去区斜面上部(RU) ; ◇ 枝条除去区斜面下部(RL)

面下部 (SL) より枝条除去区斜面下部 (RL) の方が成長が良かった。枝条除去区斜面下部 (RL) の苗木の樹高は処理間で有意に高かった。

### 考察

土壌温度と水分は窒素の無機化に対して最も重要な環境調整要因である。枝条除去区の斜面中部, 深さ 5 cm の月平均最高地温と最低地温は 1985 年 8 月には 32.9 °C と 25.4 °C であった。枝条散布区のそれは 25.9 °C と 24.7 °C であった。雑草木類が再生し, 地表を覆った後は, 枝条除去区の地温は低下し, 月平均最高地温は 1986 年 8 月には 27.8 °C になった。1985 年に枝条除去区で地温が高かったために, 土壌窒素の無機化が促進され, 無機

態窒素が蓄積したと考えられるが、この影響は、1986年から植生が回復して地表面が遮光され地温が低下したためと、植物によるN吸収のために低下したと思われる。

枝条除去区斜面上部 (RU) の土壤水分は伐採後低下した (図 4.2.6)。表層土壤の炭素窒素濃度の減少は枝条除去区斜面上部 (RU) で最も少なかった (表 4.2.1)。Nakane *et al.* (1986) は伐採後の乾燥は有機物の分解を遅らせると報告している。しかしながら、1985年の無機態窒素の集積は枝条除去区斜面上部 (RU) で最も高かった。枝条除去区は土壤表層が露出するので、乾燥と湿潤が繰り返される。乾燥した有機物がふたたび湿ると、いわゆる乾土効果が起き、窒素の無機化率が上昇する (Cooke and Cunningham 1958)。さらに、土壤水分の動きが停止し、乾燥すると無機態窒素が濃縮される (Viousek and Melillo 1979)。そのため枝条除去区斜面上部 (RU) においては土壤有機物の分解はわずかであったが、1984年の乾燥期に見られるように、無機態窒素濃度は上昇したと思われる。

Rosén and Lundmark-Thelin (1987) は棚積みした枝条から、大量の無機態および有機態窒素が流出することを報告している。彼らの試験地では枝条は窒素のソースとして作用していた。しかしスギ林の試験地は1985年には枝条散布区の方が除去区より平均窒素含量は低かった。常緑樹種であるスギの枝条は緑葉を含んでいる。スギ緑葉の分解は速く、窒素を有機化するために土壤中の無機態窒素濃度は低下する (生原・相場 1984)。枝条散布は窒素のシンクとして働き、過剰の窒素の無機化と生態系からの急激な窒素の流亡

を抑制する機能があると考えられる。

生態系に窒素を固定するもう一つの重要な要因は急速な植生の回復である。Stevens と Hornung (1990) は枝条の散布は植生の回復を少なくとも4年間抑制できたと報告しているが、スギの試験地では初めの1年しか効果がなく、雑草木類の繁茂が激しかった。1987年の植生のバイオマス炭素量は、スギ閉鎖林の平均年間リターフォール量である  $515 \text{ gm}^2\text{y}^{-1}$  すなわち炭素量で約  $250 \text{ gCm}^2\text{y}^{-1}$  (齊藤 1981) を上回っている。またスギ林の  $710 \text{ gm}^2$  のリターフォールによる年窒素流入量は  $6.2 \text{ gm}^2$  (生原・相場 1982) と報告されており、このようなリターフォールによる炭素と窒素の還元量は、1987年の植生バイオマス量よりも少ない。また、伐採後、パイオニア植物や植生遷移途上の萌芽の葉には高濃度の窒素が含まれることがある (Boring *et al.* 1981; 加藤 1982)。植生によって吸収された窒素は下刈りによって毎年地表へ戻されるので、植栽後のスギ人工林では窒素の循環が雑草木類と下刈りによって制御されていることを意味している。

土壌溶液の総イオン量はしばしば陰イオン量によって決定される (岡島ら 1974)。スギ林土壌は硝化が活発なため (Ohta and Kumada 1978; 沓名ら 1988)、特に  $\text{NO}_3$  が土壌に蓄積した 1984年の乾燥時と 1985年には、 $\text{NO}_3$  が総イオン量の決定要因であったと考えられる。

この時期、陽イオン濃度は土壌溶液中のイオンバランスを維持するために上昇するはずである。斜面上部では  $\text{K}^+$  が主要な陽イオンであり、その枝条量は斜面下部より約2倍多く散布されていた。 $\text{K}^+$  は植物組織から速やかに

溶脱するので、大量の  $K^+$  が枝条から供給されたといえる。一方、そのほかのプロットでは  $Ca^{2+}$  濃度が上昇した。スギ林土壌は交換性  $Ca^{2+}$  に富み、特に斜面下部で多いため（澤田・加藤 1993）、 $Ca^{2+}$  が水素イオンと交換し、 $NO_3^-$  の対イオンとして土壌溶液に放出されるのに十分な量が存在していたと考えられる。

1986 年から雑草木類の植生が急速に回復したため、低濃度の  $NO_3^-$  濃度は植生によって吸収されたと考えられる。調査地の土壌 pH が上昇していることは、植物根の  $NO_3^-$  吸収時に放出される重炭酸の影響（Middleton and Smith 1979, Nye 1981）とも考えられる。 $NO_3^-$  減少の結果、 $Cl^-$  と  $SO_4^{2-}$  が主要な陰イオンとなり、陰イオン組成は伐採前と比べ完全に变化した。

総陽イオン量は2つのピーク、すなわち伐採前の乾燥時期と伐採後1年目をもつが、 $pAR^K$  は異なった経過を示した。乾燥時期には  $pAR^K$  は比較的安定しており、このことは  $K^+$  と  $Ca^{2+} + Mg^{2+}$  との交換平衡が成り立つような土壌溶液の単なる濃縮によって陽イオン濃度が上昇したことを示唆している（小田原・和田, 1992）。一方、伐採枝条処理後は、枝条から多量の  $K^+$  が供給されるとともに  $Ca^{2+}$ 、 $Mg^{2+}$  が  $NO_3^-$  とともに洗脱され、交換平衡が变化したため、 $pAR^K$  の低下したと思われる。この過程は枝条の多い斜面上部で典型的に起こった。枝条散布区斜面下部 (SL) では散布した枝条の量が半分しかなかったため、 $K^+$  放出も少なかったであろう。さらに斜面下部では一般に分解速度が速く、枝条から  $Ca^{2+}$  と  $Mg^{2+}$  が放出されやすかったとも考えられ、 $pAR^K$  が低下したと推察できる。枝条散布区では、乾土当たりの総イオン濃

度の上昇は小さく、土壌溶液の濃縮が起こったと思われ、このため、1985年の  $pAR^K$  の変化は乾燥期のように小さかったと考えられる。

1986年からの枝条散布区の  $pAR^K$  の上昇の原因としては、表層土壌からの K の溶脱、植生による K の吸収、枝条からの Ca と Mg の放出などが考えられる。一方、枝条除去区の  $pAR^K$  は枝条処理直後にやや大きく低下した後、小さな変動を繰り返している。これは表土が露出しているので、乾燥と湿潤の繰り返しにより養分の放出が間欠的に起こったためとも考えられる。

本調査地は硝化が活発なため、無機化によって生成された  $NH_4^+$  は、速やかに  $NO_3^-$  に変換される。岡島ら (1974) は畑地土壌で硝化が進むと  $pAR^{NH_4}$  が増加することを報告している。しかし、今回の結果では  $NO_3^-$  が主要な陰イオンとなってもそのような増加は認められなかった。 $pAR^{NH_4}$  は環境変化に対し不安定のようなようである。1987年から  $pAR^{NH_4}$  の変動は小さくなった。これは雑草木の回復により土壌表層が安定な状態になったことを示すのかもしれない。これに対し、 $pAR^{Na}$  は環境変化に極めて安定である。土壌溶液中の主要イオンではなく、植物の必須元素でもないため、積極的に吸収されず、土壌コロイドとの交換平衡が変化しないのであろう。

1987年には交換性陽イオンが減少したが、土壌溶液の陽イオン組成はほぼ回復しつつあるが、活動度比も安定となった。これは雑草木植生の下で交換平衡が新たな段階に達したためと思われる。伐採後3年目までに陽イオン組成はほとんど回復したが、陰イオン組成は変化したままだった。植栽したスギの林冠が閉鎖し、スギが養分吸収の中心になると、陰イオン組成は回復

するかもしれない。土壌溶液の組成に対する伐採と枝条の影響は、伐採後3年目まで認められたが、今後長期的な観測が必要である。

眞田ら(1977)の報告では、粗粒火山パミスに由来する未熟土で全木集材した場合、4年目にトドマツの苗木は枝条を残した場所の63%しか成長しなかった。今回の試験では苗木の成長の調査本数が少なく、また枝条散布区斜面下部(SL)の苗木成長にばらつきが大きかったために、枝条処理と苗木の成長の間に明瞭な関係がみられなかった。しかし、スギ苗木の成長はプロット間で差がなく、むしろ、枝条除去区の方が成長がよさそうであった。枝条散布区斜面下部(SL)では苗木だけでなく、植生のバイオマスも最小である。これは枝条散布区斜面下部(SL)では植物の成長に十分な窒素が不足していたことによる可能性がある。枝条の散布は、窒素の有機化、または、枝条が地表を被うことによる地温の低下のために、有効態窒素が少ないのかもしれない。枝条の散布は窒素の流亡を抑える効果があると考えられるが、スギの初期成長には直接の効果は認められなかった。しかし1992年までに枝条除去区斜面下部(RL)以外成長差がなくなってきたことから、枝条の養分がソースへと変換しつつある可能性があり、その場合伐採後の養分流亡を補償することが期待できる。

以上の結果から、スギ林における散布枝条の効果をまとめると、伐採後、散布した新鮮な枝条から短期間に養分の溶脱が起きるが、一方で新鮮有機物の分解により無機態窒素の有機化も起こる。枝条による地表面の被陰により地温上昇が抑制され、無機化量は低い。枝条除去区では地温が上昇し、無機

化が促進されるが、地表面は過度に乾燥し、無機化が停止する場合と、降雨による乾土効果により無機化が促進される場合とが繰り返される。枝条を散布すると、無機化を抑えるために、伐採初期の植生回復前に起こりやすい養分流亡も抑えることが期待できるが、植林した苗木の成長も同時に抑制する可能性がある。

## 要旨

スギ林の表層土壌の無機態窒素および土壌溶液のイオン濃度を伐採の前後で比較した。伐採後、枝条を散布した区と除去した処理区を設け、それぞれの斜面上部と下部で調査した。

1. 伐採前の極端な乾燥期間および伐採後1年目には硝酸態窒素が増加し、土壌 pH は低下した。この時無機態窒素の70%以上は硝酸態窒素であった。
2. 土壌溶液のイオン濃度も同様に増加し、乾燥時には  $\text{Ca}^{2+}$  と  $\text{Mg}^{2+}$ 、 $\text{NO}_3^-$  が上昇した。伐採後には枝条散布区の斜面上部では  $\text{K}^+$  と  $\text{NO}_3^-$  が、その他の区では  $\text{Ca}^{2+}$  と  $\text{NO}_3^-$  が上昇した。枝条散布区は短期間に高濃度を記録したが、枝条除去区の方が無機態窒素および土壌溶液濃度が高い時期が長く続いた。これは枝条散布区は枝条からの初期の洗脱により一時的に高濃度となり、枝条除去区では地温の上昇のため無機化が促進されたためと推察した。
3. 伐採後2年目からは無機態窒素および土壌溶液濃度は低いままで推移し、土壌 pH は徐々に上昇した。 $\text{NO}_3\text{-N}$  が減少し、土壌溶液も  $\text{SO}_4^{2-}$  と  $\text{Cl}^-$

の割合が増加した。雑草木類は伐採2年目から繁茂し、これによる窒素の吸収のために、無機態窒素および土壌溶液濃度が低下したと判断した。

4. 苗木の成長は枝条除去区の方が良い傾向が見られたが、有意な差ではなかった。しかし5年目からは枝条散布区の成長も回復してきた。

## 5 森林土壌における堆積有機物の養分環境形成における役割

### 森林生態系の有機物量

森林生態系の地上部と地下部の全有機物量は気候帯による違いが少なく、寒冷な気候ほど土壌有機物の割合が増加するという (Kira and shidei 1967) 。また Anderson and Swift (1983) の集計によると、土壌有機物の蓄積は気候帯による違いが少ないので、土壌有機物の増加のかなりの部分が堆積有機物の増加に依存していることになる。本論文のはじめに行った堆積有機物の蓄積要因の解析によると、閉鎖林では暖かさの指数との単相関が最も高かった。植生の分布や生物活動を制限する温度というマクロな環境因子が最も影響することを示している。世界的に見た堆積有機物量と環境要因の関係では、実蒸発散量 AET との関係が強いことが指摘されている (Meentemeyer 1977) 。しかし日本のような湿潤な気候では森林の AET の変動は小さく、生物の活動期間の積算温度である暖かさの指数が最も影響ある因子として抽出されたと考えられる。また土壌型や樹種の偏相関係数が高いことは、リターフォール量が樹種により異なると同時に、リターの質が樹種によって異なり分解率に大きく影響すること、また分解者である土壌動物や微生物の生息環境に土壌条件が大きく影響することを物語っている。

さらに多くの要因が堆積量の変動に関係するが、今回考慮した因子をすべて使用しても決定係数はあまり良くならず、予測誤差も大きかった。その他の要因が影響をおよぼしていることも考えられるが、実際には同一林分で

も堆積有機物はかなり不均一に分布しているのが現実である。そのため、測定サイズが小さく反復数が少ないと測定値の変動係数が100%を超えることがあり、林分の立地環境要因からだけでは、これ以上精度が上がらないと思われる。個別の要因を積み重ねても、それほど実用的でなく、林分レベルの研究目的にはこれでも十分であると考えられる。

### 堆積有機物中の養分プール

リターの分解にともない堆積有機物中の N, P 濃度は上昇するが、無機塩類濃度は低下する傾向にあった。そのため、H 層が発達した Moder や Mor 型の有機物層の N, P 蓄積量は多くなるが、その他の無機養分については Mull 型との差はそれほど大きくなる。Mull 型では鉍質土壤に有機物と養分が蓄積し、根系も発達しているため、堆積有機物層の養分プールとしての役割は小さい。Mor や Moder 型では養分プールとして機能しているが、H 層中に蓄積した養分が有効化されないために樹木の成育が悪いことは古くから知られた問題である。リターフォールにより還元された元素が堆積有機物中に滞留する時間が長く、循環速度が遅いことの反映であり、プールサイズが大きくととも養分供給速度は遅い。また亜寒帯林より熱帯林が、尾根より谷部の方がリターフォール量が多く、生産力の高い方が養分の還元量も多いので、プールサイズが小さいことは急速に循環速度が速くなることを示し、土壤肥沃度発現のうえからはプールサイズが小さい程良い。堆積有機物量は森林生態系全体の物質循環の指標といえる。

Mull や Mor 型のように H 層が発達する場合、H 層を耕耘などで攪拌し、

固定されている養分利用度を高める方法がスウェーデンなどヨーロッパで行われている (Johansson 1994)。これは初期成長を高めるためには有効と考えられるが、植栽木の根系が広がるまでに養分の流亡が大きいと思われる。また機械化が必要であるが、北海道の一部を除けば急峻な日本の地形で機械化は進んでいない。

一方、北海道の場合、ササの被圧をなくし、暗色雪腐病による枯死を予防するため、堆積有機物層や A 層を除去し、天然更新を促進することも行われ、カンバやエゾマツ、カラマツなどの更新に好成績をあげている (滝川 1975; 五十嵐ら 1987; 高橋 1991)。天然更新の最も初期段階である種子のうちから罹病する暗色雪腐病は、養分濃度が高い堆積有機物層や A 層に多く、倒木や B 層土壌には少ない (遠藤ほか 1984; Cheng and Igarashi 1987; Igarashi and Cheng 1988)。そのため A 層を含め表土を除去することで更新が格段によくなるという。しかし、未熟土で枝条を除去すると植栽木の初期成長が顕著に低下したという報告もある (真田ら 1977)。土壌有機物中の養分プールの保全と病原性の除去とが背反する問題となっている。天然更新に好適な条件とその後の成長に好適な条件は異なるので、発芽初期に耐病性のある発芽環境を整え、その後養分プールを利用できるよう、土壌条件、地形などを考慮して慎重に行う必要がある。

以上のような養分の無機化促進や、病原性除去といった表層土壌の攪乱の長期的な影響については、それらの試行の歴史が短く、明らかとはいえない。長期的な物質収支をモニタリングして、正確な影響評価を行うことが将来の

森林の安定性を予測するうえで欠かせない。

### 分解者の多様性

一見微細な要因も分解過程を支配する重要な役割をもっていることが、ここで示した落葉分解菌の例からもうかがえる。森林全体から見ると面積的に小さなスポットであるが、養分の無機化からは大きな役割を果たしている。この菌が生息する場所は、比較的落葉が厚く堆積する場所のようであるが、落葉の堆積様態も微地形や林床植生の状態によって、先ほど論じたようになり不均一である。広葉樹の落葉などは風により落下方向が異なり (Welbourn and Stone 1981), さらに落葉後の移動・再堆積も起こりやすい。地表面の凹凸に応じ、凹地形に堆積しやすく、林床植生や倒木などが障害物となりリターを固定する様子もしばしば観察できる。また、不均一に散乱する倒木も、林床の異質性 (heterogeneity) を大きくしている。天然林で顕著であるこのような林床の物理的環境の異質性は、森林生態系内の分解系を担う土壌生物にも多様な生息環境を提供しているのではないかと考えられる。

土壌生物の生息環境としての粗大有機物が機能することは、伐採後にも顕著であった。スギ林の枝条散布区は伐採後にもある程度土壌動物が生息するが、除去区にはほとんど見られなくなる。天然林における倒木や伐採後の枝条のような粗大有機物は、養分的な役割はもとより、土壌生物群集の多様性を形成する意義が大きいと考えられる。

### 有機物分解にともなう養分濃縮と微細有機物

新鮮落葉が土壌生物により分解される過程で、新鮮落葉のもつ化学的特性

は分解者の特性を反映してくる。すなわち、リターの分解経路は分解基質としてのリターを利用して増殖した分解者が死亡すると、今度は他の分解者によって利用されるため、分解基質としてフィードバックする。分解とともに分解者の活動が蓄積し、またしだいに腐植物質が増加する。N や P 濃度が分解とともに増加するだけでなく、一般に落葉分解初期に溶脱し易い成分といわれる K や Mg も F 層から H 層にかけてほとんど減少せず、むしろ微細画分ではそれらの養分が濃縮していることは、これらの元素も菌体成分として有機化される量が少なくないと考えられる。微生物バイオマスの測定が近年盛んに行われているが (Ross and Sparling 1993; Sugai and Schimel 1993), 死んだ菌体の消長も重要である。またこの養分に富んだ水懸濁性の微細な有機物は、堆積有機物層から鉍質土壌への養分移動形態の面からも注目してよい。この有機物は分解または洗脱が速いため堆積有機物層中の存在量が少ないのかも知れず、落葉の消長経過の一断面と思われる。

### 森林施業における取り扱い

近年、酸性降下物による森林生態系外からの養分流入も問題となっているが、大部分が生態系内部で物質循環が成り立っている。そのため森林のリターフォールをすべて回収し続けると、鉍質土壌の有機物量も減少することが炭素循環モデルの解析から指摘されている (Nakane and Yamamoto 1983)。また全木集材を繰り返す、伐採後林地に枝条などの残存有機物を残さないと土壌肥沃度の低下が起こるといわれる (Kimmins 1977)。このような物質循環を断つような森林施業を行うと、地表面の堆積有機物だけでなく、鉍質土

壤の有機物や養分量も減少することは容易に予想される。日本で一般に行われているように、森林伐採後、枝条を林地に残すと一時的に巨大な養分プールが出現する。伐採により物質循環が断ち切られているので、流亡などによる無駄をできるだけ少ないようにして、次に再生する森林に、この物質プールを継承させ早期に独自の物質循環を再開させることが重要である。森林伐採直後が最も養分流亡が大きいので、この時期の適切な管理は土壤肥沃度を低下させないだけでなく、環境保全上からも重要となる。

今回実験的に行ったスギ林の枝条散布は、一時的に高濃度の養分が鉍質土壤に蓄積するものの、その期間は短く、枝条除去区より土壤中の養分レベルが低く、流亡も少ないことが予想された。枝条などの木質粗大有機物は、分解が遅いため養分的意義は低いかも知れないが、N や P を有機化し林地に固定する。さらに、養分的効果より、地表面の急激な環境変化を抑える働きが大きく、これが堆積有機物層からだけでなく、無機化促進と植生による養分吸収が停止した鉍質土壤からの養分流亡を抑える働きをしたと考えられる。また、コナラやクヌギのような萌芽による森林再生は、伐採後の植生回復にともなう堆積有機物の回復が速く、伐採の影響は少ないと考えられる。萌芽は初期成長が速く、薪炭やパルプ、きのこ栽培原木など短伐期で経営されることが多く、森林生態系からの物質の持ち出しが多いので、土壤肥沃度の低下が懸念される。無施肥で短伐期による収奪を繰り返すと、確実に萌芽も成長も悪くなる（樋渡 1984）。

森林土壤は一般に肥沃である。しかし人間が農地として利用すると肥沃度

は低下する。焼畑では肥沃度回復のために10年から数10年の休閑期間をおく必要がある(Kunstadter *et al.* 1978)。常畑化には堆肥の投入や施肥などの適切な管理が肥沃度維持のために重要となる。森林の堆積有機物は優れた堆肥として利用され、また落枝や下枝を木質燃料として今でも日常的に利用している国は多い。人類は森林から木材だけでなく、その副産物を含め多大な恩恵に浴してきた。しかし、人口の急増により、森林からの収奪が過度になると、森林植生の破壊だけでなく、土壌の劣化、砂漠化などの問題に直面するようになった。ひとたび劣悪化した土壌に森林植生を回復させることがいかに困難で、多大な労力と時間がかかるかは、熱帯地域はもとより、日本でも足尾銅山周辺や瀬戸内の未熟土地域の例からも明らかである。

森林資源の持続的利用は土壌管理にある。自然の物質循環に依存する森林土壌では、土壌有機物の状態が直接養分環境に反映するので堆積有機物のもつ意義は大きい。さらに現代は環境に影響の少ない施業が期待されている。それは森林生態系の分解系への攪乱が少ない森林管理でもある。そのためには堆積有機物の性質と分解過程を理解する必要がある。堆積有機物の動態と機能は、土壌条件のほか、針葉樹人工林、短伐期の広葉樹林、天然更新による長伐期林業といった経営方針によっても異なる。森林計画に応じた、適切な堆積有機物管理を組み込むことにより、森林資源を長期間持続的に利用し、森林の各種機能を発揮させることが可能となる。

## 6. 結論

森林生態系の林床を覆う堆積有機物層は、リターの分解の主要な場であり、そこでの養分動態は、森林土壌の肥沃度や生態系の物質動態に密接に関わっている (Dickinson and Pugh 1974)。本研究は、安定した森林植生におけるリターの分解にともなう養分濃度の変化、集積量と植生、土壌などの立地環境との関係を解析した。このような堆積有機物の量や養分蓄積はリターの分解過程によって決定される。そこで生態系の分解者である土壌動物による物理的碎片化の意義を、微細な有機物の養分特性の面から明らかにした。またもう一つの分解者である土壌微生物については、森林を構成する有機物の特徴であるリグニン濃度の高い有機物を分解する落葉分解菌がもつ養分無機化能を評価した。最後に人間による伐採という林床環境を激変する行為が、堆積有機物の養分環境へおよぼす影響を、コナラ、クヌギ林とその萌芽更新過程で調査し、さらにスギ林では表層土壌の無機態窒素や土壌溶液組成も含めて研究した。ここでは特に、伐採にともない林地に残される枝条の機能を明らかにした。以下、本研究で得た成果を概説する。

堆積有機物層の各層毎の養分濃度は、森林植生によって決まる。広葉樹の方が針葉樹より新鮮落葉の養分濃度が高く、分解が進み H 層となっても Ca, Na, N, C 以外の養分元素濃度には有意な差があり、分解の最終段階まで影響していた。日本の森林の堆積有機物量の中央値は  $13.1 \text{ Mgha}^{-1}$  であったが、暖かさの指数、土壌型、樹種が堆積有機物量を決定する重要な要因であ

った。また北海道の針葉樹天然林では、倒木に由来する有機物量が堆積有機物より多く、重要な炭素蓄積形態となっていた。

リターは分解にともないサイズが小さくなるが、堆積有機物の各層位には特徴的なサイズがあった。落葉の碎片化にともない、Ca 以外の養分は濃縮され、水懸濁画分の養分濃度が最も高くなった。そのため、この画分は鉍質土壤への養分移動形態として重要であると考えられた。F 層の粗大有機物画分および最も微細な画分の  $\text{CO}_2$  発生量が多く、発生量は水溶性養分、特に P 濃度と相関が高かった。H 層の分画有機物の形態や養分の全濃度は F 層とほぼ同じであったが、 $\text{CO}_2$  発生量は少なく、分解しにくかった。

落葉広葉樹林で、*Collybia* 属は強いリグニン分解力で落葉を白色化し、白色腐朽コロニーを作る。*Collybia peronata* のコロニー中心部は周囲の褐色落葉より 10 倍以上の無機陽イオン、特に  $\text{NH}_4^+$   $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{Mg}^{2+}$  を多く含み、強酸性を呈した。また水溶性有機物も多く蓄積し、その量は陽イオンの総量に比例した。水溶性成分濃度はコロニーの中心を外れると低くなり、また菌の活動にともなう季節変動が認められた。調査林分の落葉の分解と養分の放出は、主に落葉分解菌によって行われていた。

森林伐採による枝条の分解とそれにともなう養分動態を調べた。コナラ・クヌギ林では、伐採後、萌芽更新により落葉量の回復は速く、堆積有機物量の回復は速かった。また萌芽枝の整理枝条も有機物として意義がある。スギ林は、伐採後 1 年目には土壤養分濃度が上昇し、養分流亡が起きるが、伐採後 2 年目から雑草木が繁茂し、生態系に養分を固定していた。枝条は養分を

土壌へ供給するとともに、植生回復前の土壌の過度の無機化を抑える働きがあると判断した。

本研究によって日本における堆積有機物の量やその機能を概観できた。しかしそれを決定する要因の解明、すなわちリターの分解過程については、その一端を明らかにしたのみで、ほかにもさまざまな物質変換の経路がある。また伐採についての短期的影響は明らかにできたが、長期の養分動態はほとんどわかっていない。人類が森林の造成技術を研究し始めてから百年ほどしか経っていない。技術的に確立したと思われていたヨーロッパの森林も酸性雨などの環境変動が生態系を狂わせ、技術体系も見直されている。地球規模の環境変動にはさまざまな予測がなされているが、未知の因子が多く確実な推定にはほど遠い。一方、森林生態系における土壌肥沃度の維持は環境だけでなく、地域全体の土壌肥沃度を向上させ、食料生産の増大にも貢献すると期待されている。熱帯・亜熱帯地域では林業と農業の組み合わせによるアグロフォレストリーによって土壌肥沃度を維持するシステムをめざす地域が多い。これらの環境や食料問題を解決するためには、森林生態系の有機物と養分動態についての理解に基づいた新たな技術体系を開発する必要がある。本研究が森林土壌の分解系を解明する一助となり、研究と技術の発展につながれば幸いである。

## 謝辞

本研究をとりまとめるにあたり、北海道大学農学部佐久間敏雄教授、但野利秋教授、五十嵐恒夫教授には適切なお教示と多大なお指導を賜り、深く感謝申し上げます。堆積有機物に関する研究の端緒は岐阜大学農学部脇孝介元教授（林業試験場土壌第2研究室長当時）のお教示にある。その後、本研究を進めるにあたり、森林総合研究所森林環境部の前立地環境科長の佐藤俊博士、同土壌化学研究室長の石塚和裕博士には、日頃から現地調査、結果の取りまとめに多くのお助言、ご協力をいただいた。森林総合研究所企画調整部海外研究情報室長の太田誠一博士には微細有機物に関する研究に適切なお助言をいただいた。また森林総合研究所立地環境科の各位、同北海道支所土壌研究室の各位には現地調査等に多大な協力をいただいた。さらに森林総合研究所千代田試験地ならびに高萩試験地には調査地の維持管理に尽力していただいた。本研究は多くの方のお指導とお協力のもとに遂行できたものであり、心からお礼申し上げます。

## 引用文献

- Adams, F. (1971) Ionic concentrations and activities in soil solutions. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, **35**, 420 -426.
- Anderson, J. M. and Swift, M. J. (1983) Decomposition in tropical forests. *In*: S. L. Sutton, T. C. Whitemore, and A. C. Chadwick (eds.), *Tropical rainforests: ecology and management*. Special Publication 2, British Ecological Society. Blackwell Scientific, Oxford, England. 287 -309.
- 青木淳一 (1973) 土壤動物学 分類・生態・環境との関係を中心に, 北隆館, 814pp.
- Aoyama, M. (1985) Properties of fine and water-soluble fractions of several composts I. Micromorphology, elemental composition and nitrogen mineralization of fractions., *Soil Sci. Plant Nutr.*, **31**, 189 -198.
- 浅見輝男・竹内 宏・金沢晋二郎・高井康雄 (1977) 亜高山針葉樹林下の土壤有機物の性状と分解過程 第4報 土壤へテロトローフによる土壤有機物の分解. *日土肥誌*, **48**, 348 -351.
- Babel, U. (1975) Micromorphology of soil organic matter., *In* *Soil components Vol. 1 Organic components*. Ed. Giesecking, J. E., Springer-Verlag. 369 -473.
- Bal. L. (1982) Zoological ripening of soils. *Agricultural Research Reports 850*, Centre for agricultural publishing documentation. 土壤動物による土壤の熟成 (博友社: 訳監修 新島溪子・八木久義 1992) 365pp.
- Blair, J. M., Crossley, Jr. D. A. (1988) Litter decomposition, nitrogen dynamics and litter microarthropods in a southern Appalachian hardwood forest 8 years following clearcutting. *Journal of Applied Ecology*, **25**, 683 -698.
- Blair J. M., Crossley Jr., D. A. and Callahan, L. C. (1991) A litterbasket technique for measurement of nutrient dynamics in forest floors. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, **34**, 465 -471.
- Bolt, G. H. and Bruggenwert, M. G. M. (1980) *Soil chemistry; A. Basic Elements*. (土壤の化学, 学会出版センター, 309pp.)
- Boring, L. R., Monk, C. D., Swank, W. T. (1981) Early regeneration of a clear-cut southern Appalachian forest, *Ecology* **62**, 1244 -1253.
- Bormann, F. H. and Likens G. E. (1979) *Pattern and process in a forested ecosystem*. Springer-Verlag, 253pp.
- Bormann, F. H., Likens, G. E., Fisher, D. W., R. S. Pierce (1968) Nutrient loss accelerated by clear-cutting of a forest ecosystem. *Science* **159**, 882 -884
- Breemen, N. V. and Feijtel, T. C. J. (1990) Soil processes and properties involved in production of greenhouse gases, with special relevance to soil taxonomic systems. *In* Bouwman, A. F. (ed) *Soils and the greenhouse effect*. John Wiley & sons. 195 -223
- Bremner, J. M. (1965) Organic forms of nitrogen. *In* *Methods of soil analysis. part 2 Chemical and microbiological properties*. American society of agronomy, Inc., Madison, Wisconsin, USA, 1238 -1255

- Cheng, D. and Igarashi, T. (1987) Fungi associated with natural regeneration of *Picea jezoensis* Carr. in seed stage - Their distribution on forest floors and pathogenicity to the seeds -, Res. Bull. Exp. For. Hokkaido Univ., **44**, 175 -188.
- 千葉喬三 (1975) 森林土壌有機物の無機化速度ならびに森林の土壌呼吸速度の推定に関する研究 高知大学農学部紀要, **27**, 1 -108.
- Convington, W. W. (1981) Changes in forest floor organic matter and nutrient content following clear cutting in northern hardwoods. Ecology, **62**, 41 -48.
- Cooke, G. W. and Cunningham, R. K., (1958) Soil nitrogen III. Mineralizable nitrogen determined by an incubation technique. J. Sci. Food Agr., **6**, 324 -330.
- Cowling, E. B. and Merrill, W. (1966) Nitrogen in wood and its role in wood deterioration. Can. J. Bot., **44**, 1539 -1554.
- Darwin, C. R. (1881) The formation of vegetable mould through the action of worms. London, 326pp. (土壌動物による土壌の熟成 訳監修 新島溪子・八木久義 博友社 1992 より引用)
- Díaz-Raviña, M., Acea, M. J., and Carballas, T. (1993) Microbial biomass and its contribution to nutrient concentrations in forest soils. Soil Biol. Biochem. **25**, 25 -31.
- Dichinkon C. H., and Pugh, G. J. F. (1974) Biology of plant litter decomposition Volume 1 and 2., Academic press. London and New York. 681pp.
- Dunger, W. (1963) Leistungsspezifität bei streuzersterben. In Doeksen and van der Drift, eds., Soil Organisms. Proc. Coll. Soil Fauna, Soil Microflora and their relationship, Oosterbeek. Amsterdam: North Holland Publication Company. In Ed. by Winterhoff, 1992, Fungi in vegetation science. Handbook for vegetation science, Kluwer Academic Publishers, p404
- 土じょう部 (1976) 林野土壌の分類(1975), 林試研報, **280**, 1 -28.
- 遠藤克昭・真田 勝・岸田昭雄 (1984) 広葉樹樹冠下土壌におけるトドマツの発生と菌害. 北方林業, **36**, 11 -14.
- FAO (1990) Guidelines for soil description. 3rd ed. Soil Resources, Management and conservation Service, Land and Water Development Division. Rome. 70pp.
- Gieseking, J. E. (1975) Soil components. Volume 1 Organic components. Springer-Verlag. 534pp
- Gosz, J. R., Likens, G. E. and Bormann, F.H. (1973) Nutrient release from decomposing leaf and branch litter in the Hubbard Brook forest, New Hampshire. Ecological Monographs, **43**, 173 -191.
- Green, R.N., Trowbridge, R.L. and Klinka, K. (1993) Toward a taxonomic classification of humus forms. Forest Science, Monograph **29**, 1 -49.
- Griffin, D. H. (1994) Fungal Physiology. 2nd ed., Wiley-Liss.
- 生原喜久雄・相場芳憲 (1984) 有機物の混和による森林土壌中の無機態Nの動態およびCO<sub>2</sub>放出. 日林誌, **66**, 36 -39.
- Handley, W. R. C. (1954) Mull and Mor formation in relation to forest soils. Forest commission bulletin, **23**, 115pp

- Harmon, M. E., Francklin, J. F., Swanson, F. J., Sollins, P., Gregory, S. V., Lattin, J. D., Anderson, N. H., Cline, S. P., Aumen, N. G., Sedell, J. R., Lienkaemper, G. W., Cromack, Jr. K., and Cummins, K. W. (1986) Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in ecological research*, **15**, 133 - 302.
- Harmon, M. E. and Franklin, J. F. (1989) Tree seedlings on logs in *Picea* - *Tsuga* forests of Oregon and Washington. *Ecology*, **70**, 48 - 59.
- Hintikka, V. (1970) Studies on white - rot humus formed by higher fungi in forest soils. *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae*. **67**, 1 - 68.
- 広瀬春朗・熊田恭一 (1972) 物理的に分画した稲わら堆肥の性状 (その1) 植物遺体の腐朽化過程に関する化学的研究 (第2報) *日土肥誌*, **72**, 21 - 24.
- 樋渡ミヨ子 (1984) クヌギ萌芽林の施肥試験の結果について, *日林関東支論*, **36**, 23 - 26
- Igarashi, T. and Cheng, D. (1988) Fungal damage caused by *Racodium therryanum* to regeneration of Japanese Larch by natural seeding. *Res. Bull. Exp. For. Hokkaido Univ.*, **45**, 213 - 219.
- 五十嵐恒夫・矢島 崇・松田 彊・夏目俊二・滝川貞夫 (1987) カラマツ人工林の天然下種更新 北海道大学農学部演習林研究報告, **44**, 1019 - 1040.
- 岩坪五郎 (1989) 物質の動きと環境要因, 堤 利夫編, *森林生態学*, p124-148, 朝倉書店
- Jahn, H., Nespiak., A. and Tüxen. R. (1967) Pilzsoziologische untersuchungen in buchenwäldern des wesergebirges. *Mitt. Flor. - soz. Arbeitsgem. N. F.* **11/12**, 159 - 197., *In Allelopathy - An update*. Rice, E. L. (1979) *The Botanical Review* **45**, p72.
- Jenny H. (1941) Factor of soil formation. A system of quantitative pedology. McGraw-Hill. 281pp
- Johansson M.-B. (1994) The influence of soil scarification on the turn-over rate of slash needles and nutrient release. *Scand. J. For. Res.*, **9**, 170 - 179.
- 池田重人・高橋正通・小林繁男 (1988) スギ林皆伐後の枝条除去および散布の効果 (1) - 試験地の概況と植物の生長 -, *日林論*, **99**, 207 - 208.
- 今関六也・青島清雄 (1955) 菌害, 石狩川源流原生林総合調査報告, 石狩川源流原生林総合調査団, 旭川営林局, 239 - 271.
- 石塚和裕 (1980) 落葉分解と土壌, *ペドロジスト*, **24**, 29 - 40.
- 亀谷行雄・戸塚 誠 (1980) 植栽されたコナラの生長経過と現存量について, **91** 回日林論, 329 - 330.
- 金沢晋二郎・和田秀徳・竹島征二・高井康雄 (1977a) 森林土壌における有機物の存在状態とその分解過程 (第1報) 有機物層を構成する各画分の炭素・窒素量および形態的特徴, *日土肥誌*, **48**, 181 - 186.
- 金沢晋二郎・竹島征二・和田秀徳・高井康雄 (1977b) 森林土壌における有機物の存在状態とその分解過程 (第2報) 有機物を構成する各画分の有機物の近似組成成分について, *日土肥誌*, **48**, 187 - 192.

- 金沢晋二郎・和田秀徳・高井康雄 (1977c) 森林土壌における有機物の存在状態とその分解過程 (第3報) 有機物層を構成する各画分の生物的特徴, 日土肥誌, **48**, 266-271.
- 金沢晋二郎 (1979) 亜高山針葉樹林下の土壌有機物の性状と分解過程 第6報 本地域の土壌中のアミノ糖の蓄積量とその分解に關与する $\beta$ -アセチルグルコサミニダーゼ活性について. 日土肥誌, **50**, 297-303.
- 金沢晋二郎・高井康雄・竹島征二・和田秀徳 (1976) 亜高山針葉樹林下の土壌有機物の性状と分解過程 第2報 本地帯の土壌有機物の近似組成成分とその存在量について. 日土肥誌, **47**, 307-313.
- 片桐成夫 (1989) 物質の集積・分解の場としての土壌, 堤 利夫編, 森林生態学, p99, 朝倉書店
- 片桐成夫 (1986) 落葉広葉樹の萌芽更新に関する研究 (1) 伐採後5年間の萌芽枝の生長について, 山陰地域研究 (農林資源), **2**, 27-36.
- 片桐成夫・堤 利夫 (1978) 森林の物質循環と地位との關係について(II) 斜面丈夫と株の林分における物質循環の相違. 日林誌, **60**, 195-202.
- 片桐成夫・中尾道広 (1985) 皆伐跡地における植生回復にともなう地上部現存量の変化, 島根大農研報, **19**, 39-44.
- 加藤邦彦・鈴木達彦 (1977) 各種土壌の B/F 値 (細菌数/糸状菌数) について. 土と微生物, **19**, 1-4.
- 加藤正樹 (1982) 森林土壌および水分動態と林床植物(III) 植物体の主要元素 (N, P, K, Ca, Mg) 含有率の季節変化と立地環境との關係. 日林誌, **64**, 291-300.
- 河田 弘 (1961) 落葉の有機物組成と分解にともなう変化について. 林試研報, **128**, 115-144.
- Kawaguchi, H. and Yoda, K. (1986) Carbon-cycling changes during regeneration of a deciduous broadleaf forest after clear-cutting I. Changes in organic matter and carbon storage. 日生態会誌, **35**, 551-563.
- Kimmins, J.P. (1977) Evaluation of the consequences for future tree productivity of the loss of nutrients in whole-tree harvesting. For. Ecol. Manage. **1**, 169-183.
- Kira, T. and Shidei, T. (1967) Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of the Western Pacific. Jap. J. Ecol., **17**, 70-87.
- 北沢右三 (1973) 土壌動物生態学. 生態学講座 **14**, 共立出版 156pp.
- Kitazawa, Y. (1977) Ecosystem metabolism of the subalpine coniferous forest of the Shigayama IBP area. JIPBP **15**, p180-188, Univ. Tokyo Press., Tokyo.
- Klinka, K., Green, R. N., R. L. Trowbridge and L.E. Lowe (1981) Taxonomic classification of humus forms in ecosystems of British Columbia. First approximation. Land management report, No.8, 1-54.
- 小林繁男 (1982) 森林の皆伐に伴う土壌の変化. ペドロジスト **26**, 150-163.
- 小林忠一・岸岡孝・阿部敏夫・藤枝基久 (1979) 植被・地被物 (A0層) の侵食防止効果について, 日林関西支講, **30**, 198-200.

- Kögel, I. (1986) Estimation and decomposition pattern of the lignin component in forest humus layers. *Soil Biol. Biochem.*, **18**, 589 -594.
- Kononova, M. M. (1966) Soil organic matter; its nature, its role in soil formation and in soil fertility. Pregamon Press. 544pp.
- Kunstadter, P., Chapman, E. C. and Sabhasri, S. (1978) *Farmaers in the Forest - Economic development and marginal agriculture in northern Thailand.* East-West Center Book, The Univ. Press Hawaii, 393pp.
- 沓名重明・鈴木道代・仁王以智夫(1988) 同一斜面に植栽されたスギ林の土壌型の相違による無機化と硝化活性 日林誌, **70**, 127 -130.
- Lousier, J. D. and Parkinson, D. (1976) Litter decomposition in a cool temperate deciduous forest. *Can. J. Bot.*, **54**, 419 -436.
- Macfadyen, A (1961) Metabolism of soil invertebrates in relation to soil fertility. *Ann. Appl. Biol.*, **49**, 216 -219.
- Macmillan, P. C. (1988) Decomposition of coarse woody debris in an old -growth Indiana forest. *Can. J. For. Res.*, **18**, 1353 -1362.
- Mann, L.K., Johnson, D.W., West, D.C., Cole, D.W, Hornbeck, J.W., Martin, C.W., Riekerk, H., Smith, C.T., Swank, W.T., Tritton, L.M., and Vanlear, D.H. (1988) Effects of whole-tree and stem - only clearcutting on postharvest hydrologic losses, nutrient capital, and regrowth. *Forest Sci.*, **34**, 412 -428.
- 丸本卓哉・古川謙介・吉田 堯・甲斐秀昭・山田芳雄・原田登五郎 (1974) 土壌の易分解性有機物に対する微生物およびその細胞壁の寄与について (第1報) 日土肥誌, **45**, 23 -28.
- 丸山幸平・内海 規・計良秀実 (1977) 環境傾度による土壌有機物集積量と分解率のちがいについて - ブナ林の生態学的研究(31) -, 新潟大学演習林報告, **10**, 19 -40.
- Mashimo, Y. (1978) Evaluation of forest growth by quantification of environmental factors. *JARQ*, **12**, 232 -237.
- McClaugherty, C. and Berg, B. (1987) Cellulose, lignin and nitrogen concentrations as rate regulating factors in late stages of forest litter decomposition. *Pedobiologia*, **30**, 101 -112.
- Middleton, K. R. and Smith, G. S. (1979) A comparison of ammonical and nitrate nutrition of perennial rygrass through a thermodynamic model. *Plant and Soil*, **53**, 487 -504.
- 三浦 覚・荒木 誠・田中永晴 (1988) スギ林皆伐後の枝条除去および散布の効果 (II) -理化学性-, 日林論, **99**, 209 -210.
- 宮本知子・都築和夫・吉田 実 (1985) クヌギ林のほだ木用原木生産量の予測, 林試研報, **333**, 173 -198.
- 村井 宏・岩崎勇作 (1975) 林地の水および土壌保全機能に関する研究 (第1報) -森林状態の差が地表流下, 浸透および侵食に及ぼす影響-. 林試研報, **274**, 23 -84.
- 森田禧代子 (1972) 本邦主要樹種の落葉の無機組成. 林試研報, **243**, 33 -50.

- Nakane, K and Yamamoto, M. (1983) Simulation model of the cycling of soil organic carbon in forest ecosystems disturbed by human activities. I. Cutting undergrowth or raking litters. *Jap. J. Ecol.*, **33**, 169 -181.
- Nakane, K., Tsubota, H. and Yamamoto, M. (1986) Cycling of soil carbon in a Japanese red pine forest II. Changes occurring in the first year after a clear-felling, *Ecol. Res.*, **1**, 47 -58.
- Nakane, K., Tsubota, H. and Yamamoto, M. (1987) Simulation of soil carbon cycling following clear cutting in Japanese red pine forest. *J. Jpn. For. Soc.*, **69**, 417 -426.
- 新島溪子 (1982) 土壌動物：森林土壌の調べ方とその性質. 森林土壌研究会編, 林野弘済会, p189 -213.
- Nioh, I. and Haruta, Y. (1986) Estimation of the amount of asymbiotically fixed nitrogen in the leaf litter of Japanese cedar (*Cryptomeria japonica*). *J. Jpn. For. Soc.* **68**, 314 -319.
- 農林水産省統計情報部 (1992) 1990 年世界農林業センサス 第 14 卷 林業地域調査報告書, 農林水産統計報告 4-23. (動態 -7)
- Nye, P. H. (1981) Change of pH across the rhizosphere induced by roots. *Plant and Soil*, **61**, 7 -26.
- 小笠原隆三・柴田善一郎 (1983) シイタケ原木林の施業に関する研究 (III) コナラ, クヌギの単木におけるシイタケ柵木直径の度数分布について, 広葉樹研究, **2**, 73 -83.
- 小川 眞 (1975) 倒木の分解段階区分と分布測定法, 日林講, 94 -96.
- 小田原孝治・和田信一郎 (1992) 土壌溶液希釈過程における ARK の不変性の理論的解析, 日土肥誌 **63**, 64 -71.
- Ohta, S. and Kumada, K. (1976) Studies on the humus forms of forest soils. 1. Microscopic Observation and Elementary Analysis of Fractionated Horizons of Higashiyama Soil, *Soil Sci. Plant Nutr.* **22**, 15 -22.
- Ohta, S. and Kumada, K. (1977a) Elementary compositions of fractionated horizons of forest soils. Studies on the humus forms of forest soils. III. *Soil, Soil Sci. Plant Nutr.* **23**, 355 -364.
- Ohta, S. and Kumada, K. (1977b) Humus composition of fractionated horizons of forest soils. Studies on the humus forms of forest soils. IV. *Soil, Soil Sci. Plant Nutr.* **23**, 504 -511.
- Ohta, S. and Kumada, K. (1978a) Mineralization of nitrogen in brown forest soils. Studies on the humus forms of forest soils (VI) *Soil Sci. Plant Nutr.* **24**, 41 -54.
- Ohta, S. and Kumada, K. (1978b) Nitrogen transformation during incubation. Studies on the humus forms of forest soils (VII). *Soil Sci. Plant Nutr.* **24**, 253 -264.
- Ohta, S., Suzuki, A. and Kumada, K. (1986) Experimental studies on the behavior of fine organic particles and water-soluble organic matter in mineral soil horizons. *Soil Sci. Plant Nutr.*, **32**, 15 -26.

- 岡島秀夫・今井弘樹・牧田規子 (1974) 土壤の養分供給能に関する研究 (第3報) 硝酸化成にともなう固相養分の放出について 日土肥誌, **45**, 389-394.
- Olson, J. S. (1963) Energy storage and balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology*, **44**, 322-331.
- Rice, E. L. (1979) Allelopathy - An update. *The Botanical Review* **45**, 1-109.
- 林野庁林業試験場 (1955) 国有林林野土壤調査方法書, 林野弘済会, 47pp.
- Rosen, K. and Lundmark - Thelin, A. (1987) Increased nitrogen leaching under piles of slash - a consequence of modern forest harvesting techniques. *Scand J. For. Res.*, **2**, 21-29.
- Ross, D. J. and Sparling, G. P. (1993) Comparison of methods to estimate microbial C and N in litter and soil under *Pinus radiata* on a coastal sand. *Soil Biol. Biochem.*, **25**, 1591-1599.
- 斉藤秀樹 (1981) 森林におけるリターフォール研究資料 京都府立大学農学部演習林報告, **25**, 78-89.
- Saito, T. (1957) Chemical changes in beech litter under microbiological decomposition. *Ecological review*, **14**, 209-216.
- Saito, T. (1958) The characteristic features of fungi taking part in the decomposition of beech litter. The science reports of the Tohoku university. Forth series. (Biology), Sendai, Japan. 東北大学理科報告, 第4輯, (生物学) **24**, 73-79.
- Saito, T. (1960) An approach to the mechanism of microbial decomposition of beech litter. *Sci., Rep. Tohoku Univ. Ser. IV (Biol.)*, 東北大学理科報告, 第4輯, (生物学) **26**, 125-131.
- Saito, T. (1965) Coactions between litter-decomposing hymenomycetes and their associated microorganisms during decomposition of beech litter. *Sci., Rep. Tohoku Univ. Ser. IV (Biol.)*, 東北大学理科報告, 第4輯, (生物学) **31**, 255-273.
- Saito, T. (1966) Sequential pattern of decomposition of beech litter with special reference to microbial succession. *Ecological review*, **16**, 245-254.
- 酒井正治・井上輝一郎・岩川雄幸 (1987) 粗大有機物の土壤への混入 (III) - 斜面位置の違いによるヒノキ葉混入量 -. 98 回日林論, 193-196.
- 真田 勝・山本 肇・大友玲子・真田悦子 (1977) 未熟土地域における全木集材が地力維持におよぼす影響. 林試研報 **290**, 1-13.
- 澤田智志・加藤秀正 (1991) スギおよびヒノキ林の林齢と土壤中の塩基の蓄積との関係. 日土肥誌, **62**, 49-58.
- 澤田智志, 加藤秀正 (1993) スギおよびヒノキ林下の土壤における塩基の蓄積要因. 日土肥誌, **64**, 296-302.
- Schniter, M. and Skinner, S. I. M. (1963) Organo - metallic interactions in soils : 1. Reactions between a number of metal ions and the organic matter of a podzol Bh - horizon. *Soil Sci.*, **96**, 86-93.

- Schofield, R. K. (1947) A ratio law governing the equilibrium of cations in the soil solution. *Proc. Intern. Congr. Pure Appl. Chem.*, **3**, 257-261.
- 四手井綱英・堤 利夫 (1962) 林地の有機物集積量とその年分解率と気候との関係. *日林誌*, **44**, 297-303.
- 嶋 一徹・内海健司・千葉喬三 (1993) 広葉樹二次林の林地表層における生物窒素固定ならびに窒素の無機化, および有機化速度. *日林誌*, **75**, 225-230.
- Soil Survey Staff (1992) *Keys to soil taxonomy*. SMSS Technical Monograph No.19 Fifth Edition, Blacksburg, Virginia, 541pp.
- Stevens, P. A. and Hornung, M. (1990) Effect of harvest intensity and ground flora establishment on inorganic-N leaching from a Sitka spruce plantation in north Wales, UK. *Biogeochemistry*, **10**, 53-65.
- Sugai, S. F. and Schimel, J. P. (1993) Decomposition and biomass incorporation of  $^{14}\text{C}$ -labeled glucose and phenolics in Taiga forest floor: effect of substrate quality, successional state, and season. *Soil Biol. Biochem.*, **25**, 1379-1389.
- 鈴木兵二 (1955) 蘚苔類, 石狩川源流原生林総合調査報告, 石狩川源流原生林総合調査団, 旭川営林局, 155-174.
- Swift, M. J., Heal, O.W. and Anderson J. M. (1979) *Decomposition in terrestrial ecosystems*. Blackwell Scientific publications, Oxford. 372pp.
- 高橋郁雄 (1991) エゾマツの生育過程と菌類相の遷移 -特に天然更新に対する菌類の役割-, 東大演習林報, **86**, 201-273.
- 高橋旨象 (1989) きのこと木材, 築地書館, 141pp.
- 高橋正通・新島溪子 (1988) スギ林皆伐後の枝条除去および散布の効果 (Ⅲ) 枝条の分解と土壤動物-, *日林論*, **99**, 211-212.
- 高橋正通・塩崎正雄・真田悦子・大友玲子 (1994) 大雪山針葉樹天然林の倒木量評価と天然更新, 105回日林講演要旨, 367.
- 武田博清 (1994) 森林生態系において植生-土壤系の相互作用が作り出す生物多様性. *日生態誌* **44**, 211-222.
- Takeda, H., Ishida, Y. and Tsutsumi, T. (1987) Decomposition of leaf litter in relation to litter quality and site conditions, *Mem. Coll. Agric, Kyoto Univ.*, **130**, 17-38.
- Tan, K. H. (1993) *Principles of soil chemistry.*, Marcel Dekker, 362pp.
- 堤 利夫・片桐成夫 (1974) 森林の物質循環と地位との関係について(II) 斜面の環境勾配と乾湿度指数. *日林誌*, **56**, 434-440.
- 内田丈夫 (1959) 北海道における針葉樹林の堆積腐植に関する研究. *林試研報*, **114**, 53-205.
- Ugoloni, F. C. and Edmons, R. L. (1983) Soil biology. *In Pedogenesis and soil taxonomy I. concepts and interactions*. Eds., Wilding, L. P. *et al.* Elsevier 193-231.
- Vitousek, P. M. and Melillo, J.M. (1979) Nitrate losses from disturbed forests: Patterns and mechanisms, *Forest Sci.* **25**, 605-619.

- Vogt, K. A., Grier, C. C. and Vogt, D. J. (1986) Production, turnover, and Nutrient dynamics of above - and belowground detritus of world forests. *Advances in ecological research*, **15**, 303 -377.
- 和田秀徳・金沢晋二郎 (1970) 土壤有機物の物理的分画法 (第1報) 日土肥誌 **41**, 273 -280.
- Waksmann, S. A. (1938) Humus - origin, chemical composition, and importance in nature. The williams & wilkins company. 526pp.
- 渡部洋・鈴木規夫・山田文康・大塚雄作 (1985) 探索的データ解析入門 - データの構造を探る -, 朝倉書店, 188pp.
- White, E. H. (1974) Whole-tree harvesting depletes soil nutrients. *Can. J. For. Res.*, **4**, 530 -535.
- Wieder, R. K. and Lang, G.E. (1982) A critique of the analytical methods used in examining decomposition data obtained from litter bags. *Ecology*, **63**, 1636 -1642.
- Wild, S.A. (1971) Forest humus: its classification on genetic basis. *Soil Science* **111**, 1 -12.
- Wolters, V. (1991) Soil Invertebrates - Effects on nutrient turnover and soil sturucture -A review. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.*, **154**, 389 -402.
- 山崎慎一・木下 彰 (1969) 100 ml 容採土管を用いての遠心法による土壤溶液の採取. 日土肥誌, **40**, 301.
- 山谷孝一 (1965) ヒバ林伐採跡地土壤の経年変化について (I) 落葉層の形態変化および土壤有機物の動態 日林誌, **47**, 199 -204.
- 山谷孝一 (1966) ヒバ林伐採跡地土壤の経年変化について (II) 土壤酸性および塩基置換容量の変化. 日林誌, **48**, 394 -400.
- 柳谷新一・安ヶ平静三・木村武松 (1966), 東北地方のクヌギ林の実態と2, 3の考察, 林試研報, **188**, 1 -62.
- Yoneta, T. (1975) Studies on the rate of decay of wood litter on the forest floor 1. Some physical properties of decaying wood. *Jap. J. Ecol.*, **25**, 40 -46.
- 米田 健 (1986) 森林における枯死材の分解. 日生態会誌, **36**, 117 -129.

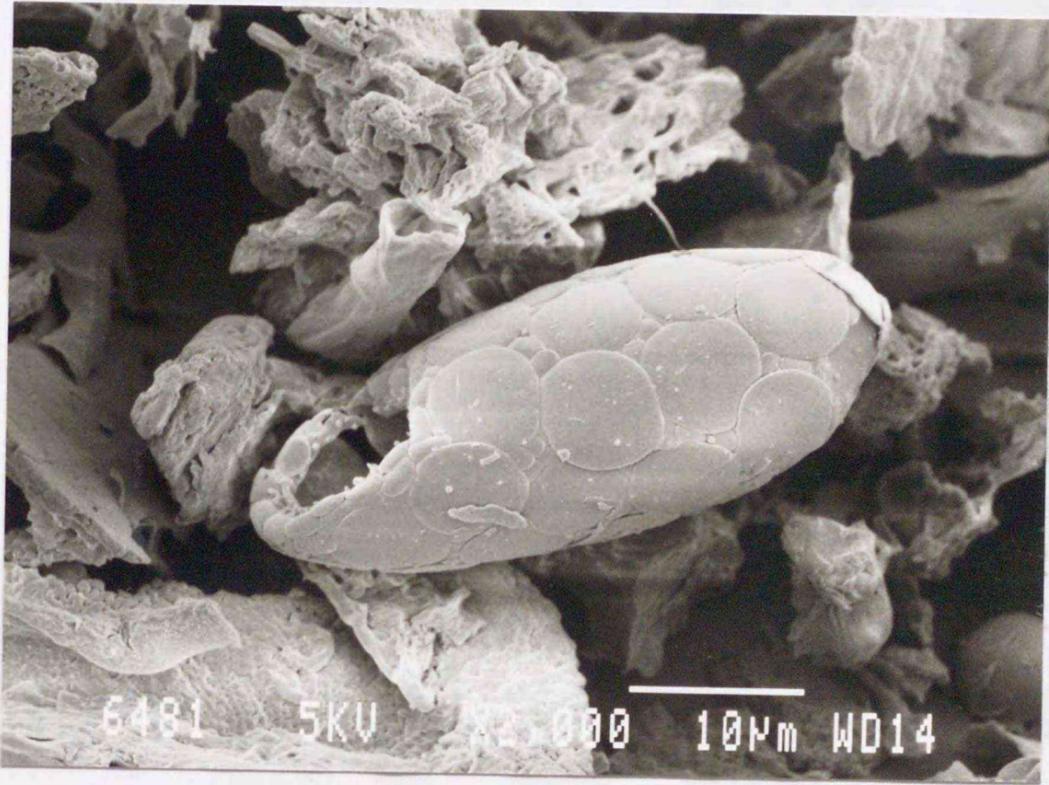


写真1 : Moder -F -f3

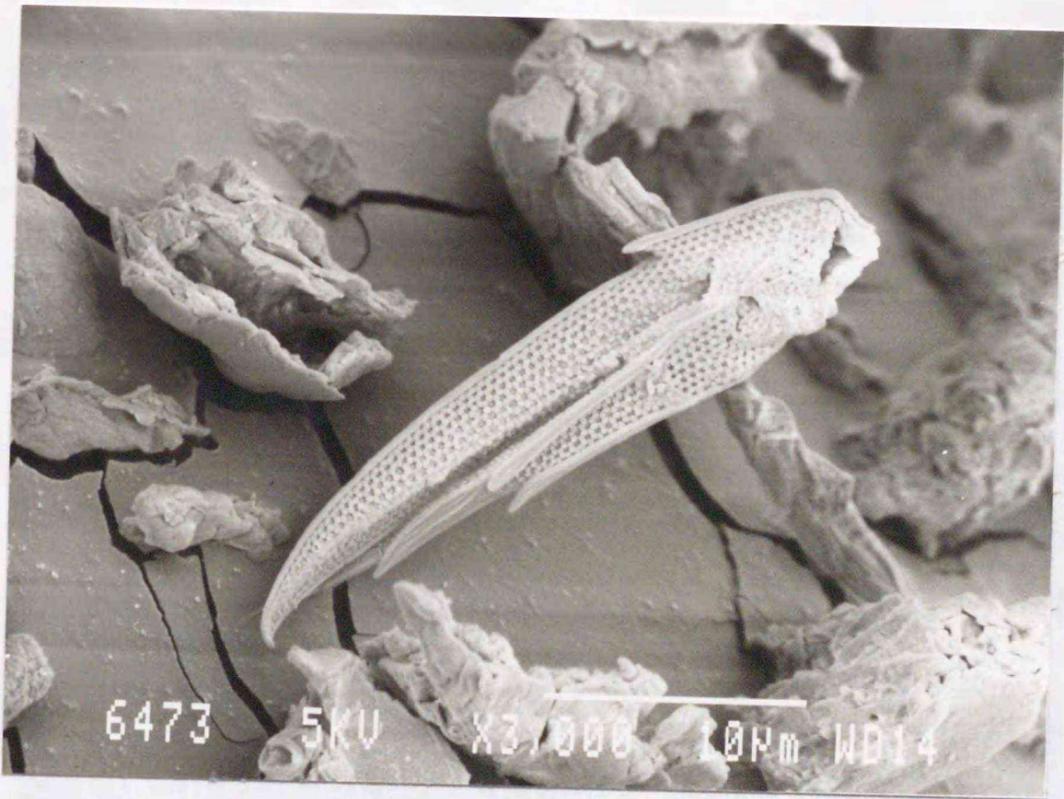


写真2 : Moder -F -f3

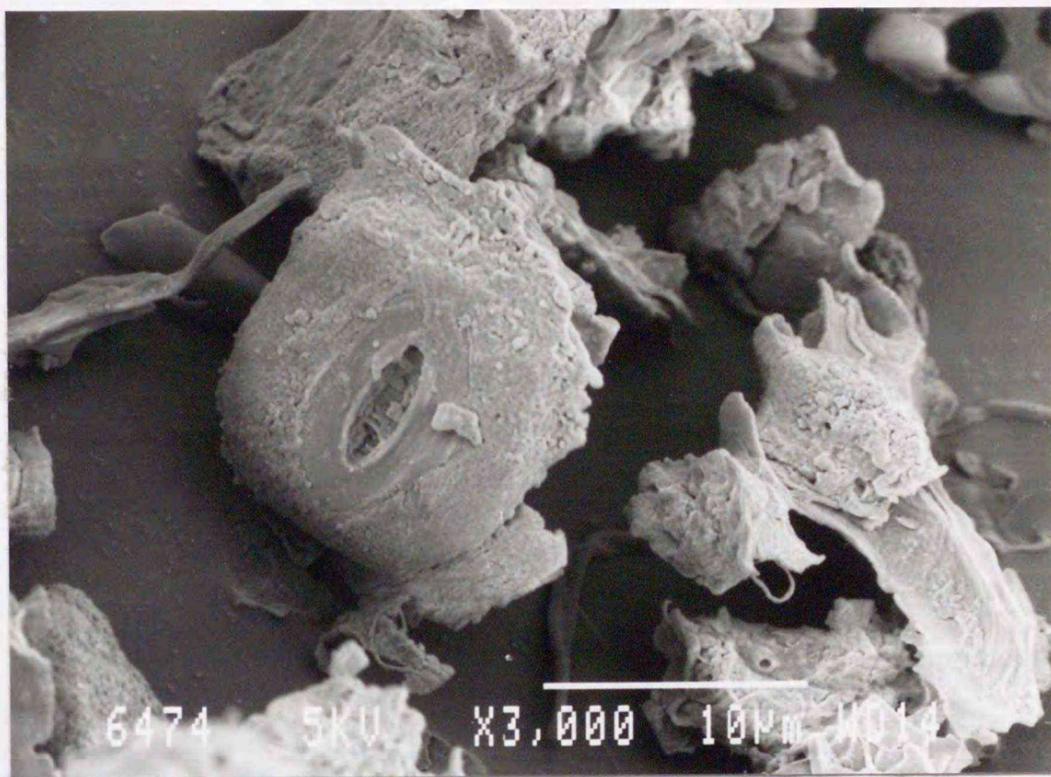


写真3 : Moder -F -f3

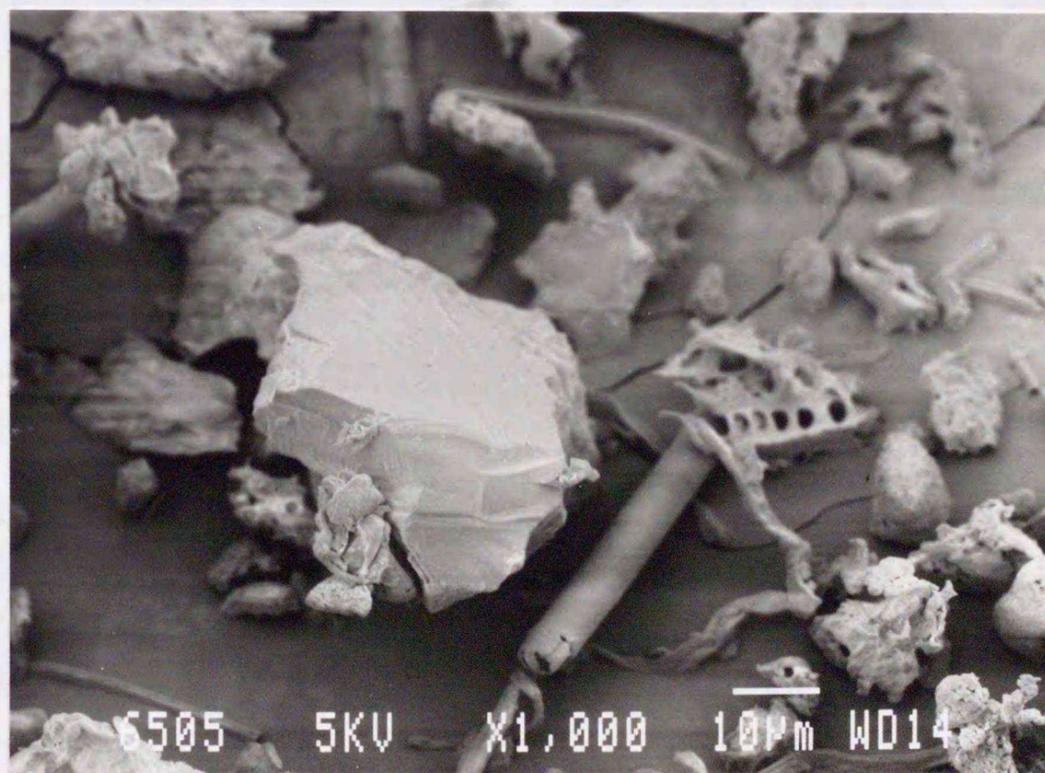


写真4 : Moder -H -f4

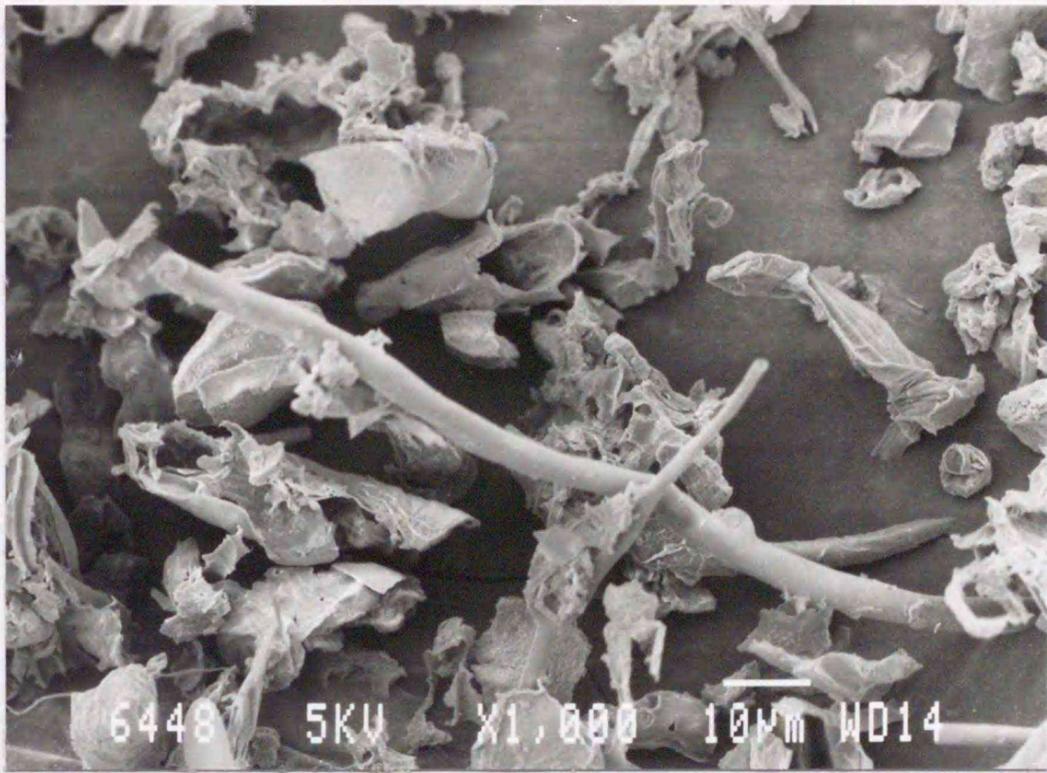


写真5 : Mull -F -f3

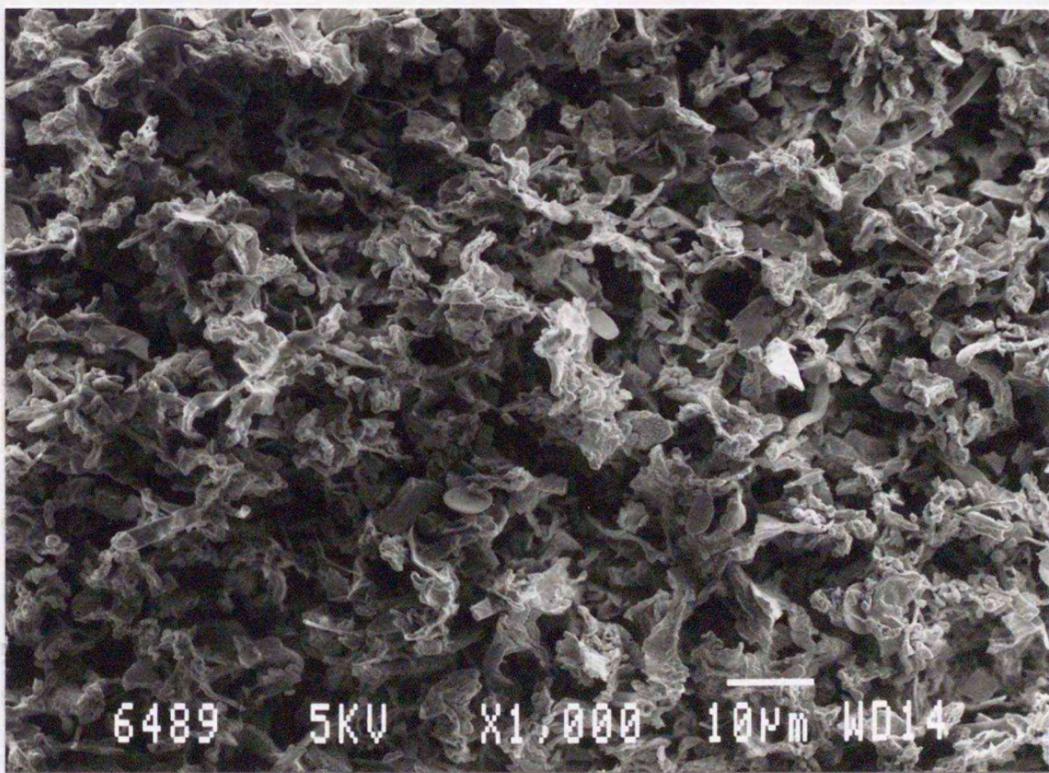


写真6 : Moder -F -f4

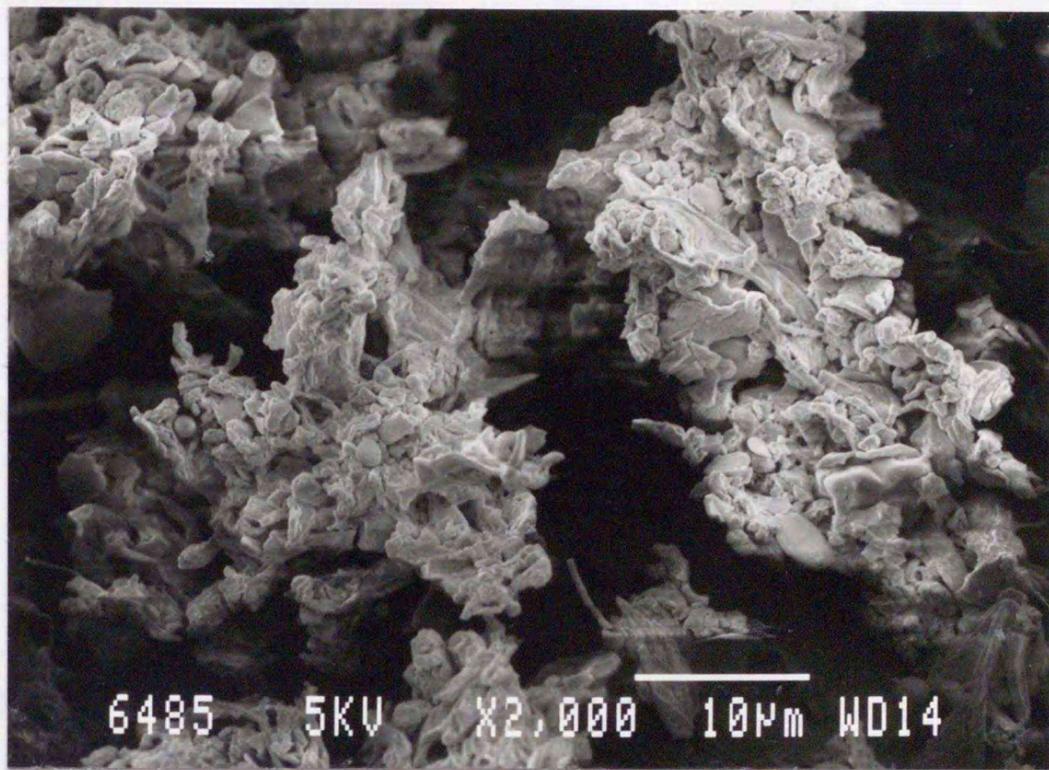


写真7 : Moder -F -f4

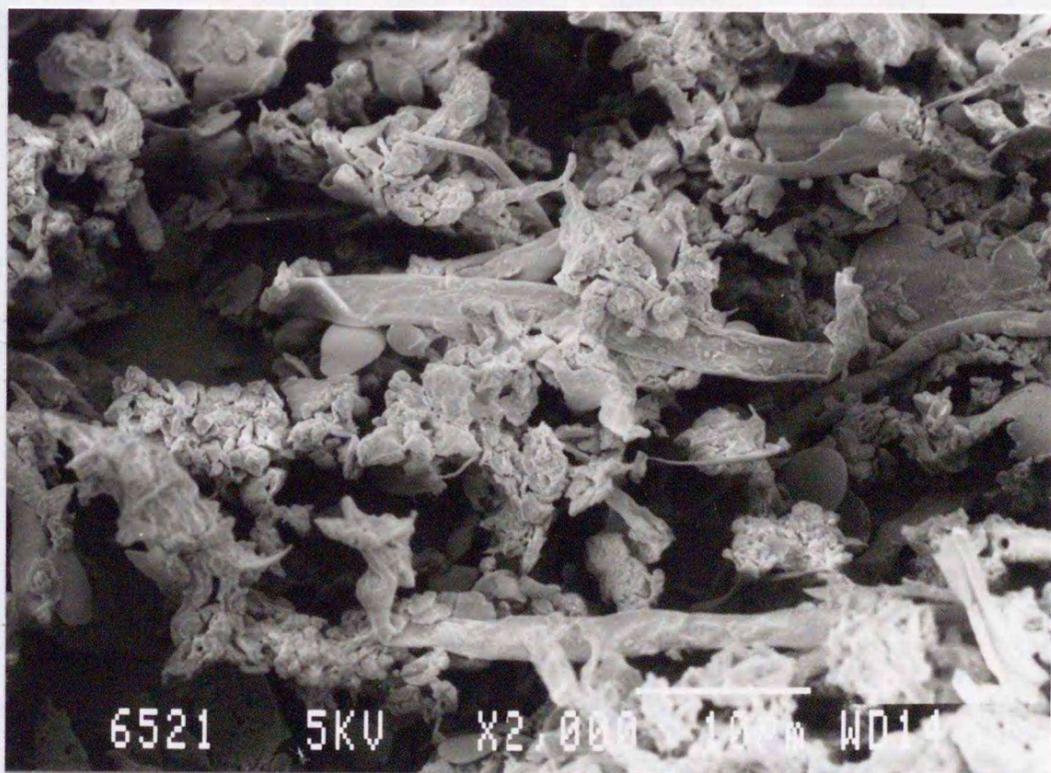


写真8 : Moder -F -f4



写真9 : Mull -F -f4

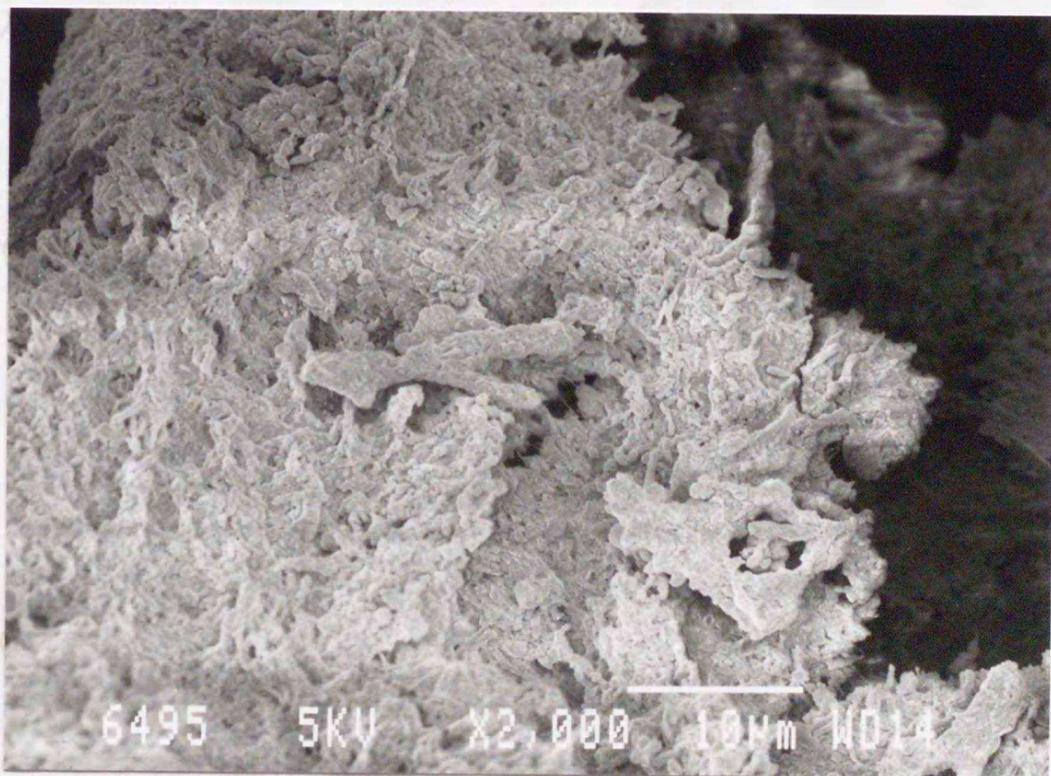
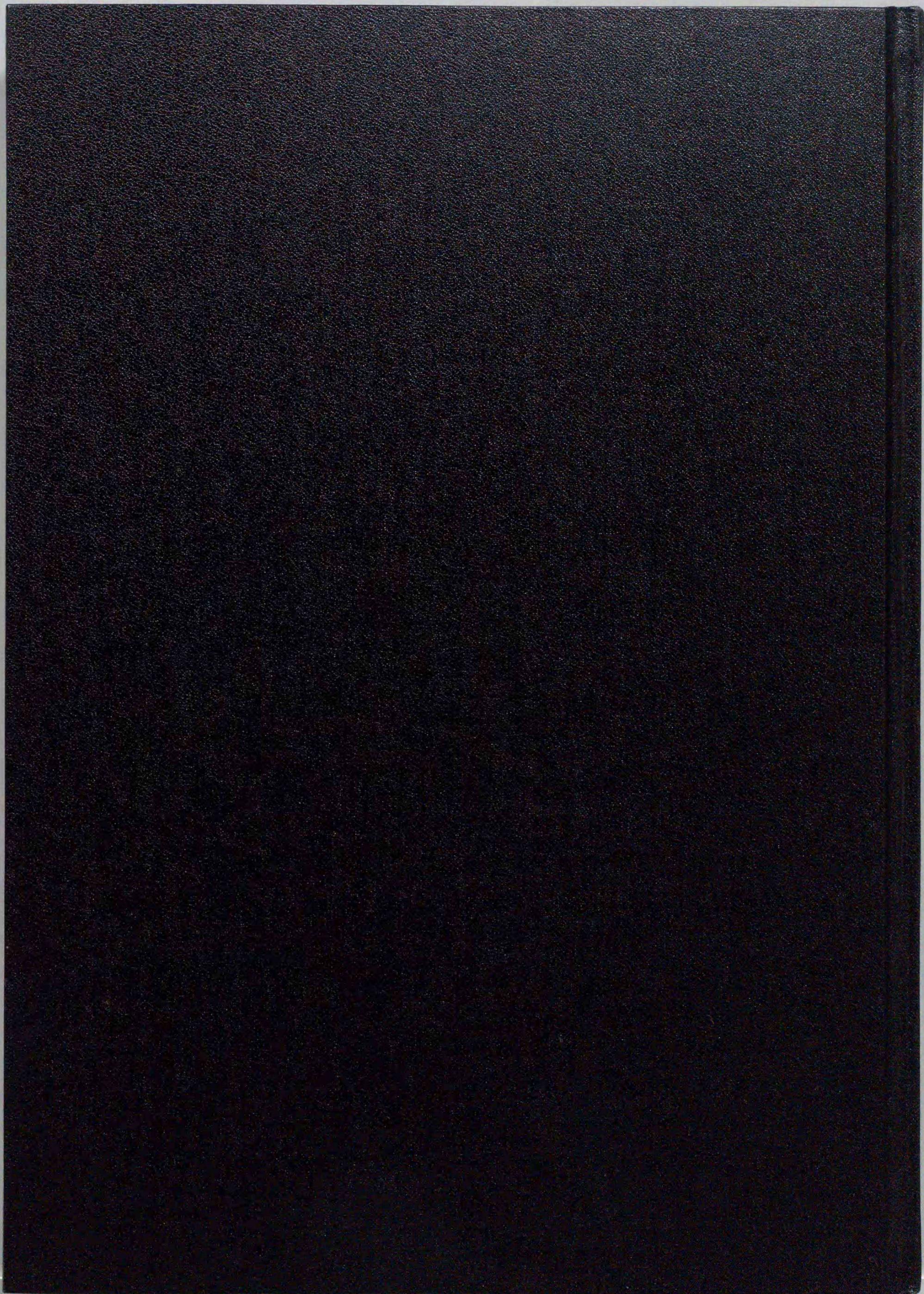


写真10 : Moder -F -f5

- 写真1 : Moder-F-f3, 有核アメーバー
- 写真2 : Moder-F-f3, 動物組織の一部
- 写真3 : Moder-F-f3, 気孔
- 写真4 : Moder-H-f4, 鉍物粒子
- 写真5 : Mull-F-f3, 菌糸破片
- 写真6 : Moder-F-f4, 不定形物質, 菌糸破片, 鉍物粒子
- 写真7 : Moder-F-f4, 不定形物質, 細菌, 菌糸破片
- 写真8 : Moder-F-f4, 菌糸破片, 不定形物質
- 写真9 : Mull-F-f4, 不定形物質, 細菌, 菌糸破片
- 写真10 : Moder-F-f5, 不定形物質, 細菌



inches 1 2 3 4 5 6 7 8  
cm 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19

# Kodak Color Control Patches

© Kodak, 2007 TM: Kodak



# Kodak Gray Scale



© Kodak, 2007 TM: Kodak

**A** 1 2 3 4 5 6 **M** 8 9 10 11 12 13 14 15 **B** 17 18 19

