



Title	洪水影響下の尾瀬ヶ原湿原生態系の窒素・リン動態
Author(s)	坂本, 充; 犬伏, 和之; 重田, 遥 他
Citation	低温科学, 80, 577-590
Issue Date	2022-03-31
DOI	https://doi.org/10.14943/lowtemsci.80.577
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/84891
Type	departmental bulletin paper
File Information	44_p577-590_LT80.pdf



洪水影響下の尾瀬ヶ原湿原生態系の 窒素・リン動態

坂本 充¹⁾, 犬伏 和之²⁾, 重田 遥²⁾, 中山 絹子²⁾

2022 年 3 月 5 日受付 2022 年 3 月 10 日受理

第 4 次尾瀬総合学術調査の一環として、尾瀬ヶ原泥炭土壌の物理化学的性状と植生土壌生態系の窒素・リン動態の調査が尾瀬湿原 39 地点で行われた（2017 年 7 月～2018 年 8 月）。泥炭土壌は水飽和状態に近く、弱酸性で、河川流路に近いヤチヤナギが高密度に分布するバンクホロー複合体の湿原凹地では、土壌の可給態リン量が多く、 NO_3^- 量、窒素代謝活性と酸化還元電位、および可給態リン量が水位変化と密に関連していた。下田代の湿原凹地のヤチヤナギ窒素固定活性の調査から、ヤチヤナギの窒素固定量と樹高の間に有意な相関関係が見出された。土壌の窒素・リン量とヤチヤナギの分布パターンとの関係の検討により、河川洪水氾濫水により湿原に運ばれたリンの湿原凹地への沈積が、ヤチヤナギ増殖活発化を招いたと推論された。葉生産から出発し、落葉の分解無機化、土壌中の微生物活動による窒素固定と脱窒、ヤチヤナギの根粒微生物による窒素固定を経て、植物体再生産に至る窒素循環の量的検討により、尾瀬ヶ原の植物土壌システムの窒素収支は、降水に伴う窒素供給を含めると、ほぼ植物葉の生産を賄うことが示された。この窒素収支の検討から、洪水に伴う外部からの窒素負荷増加は、植物生産増加をまねく可能性が示された。今後、河川洪水に伴う窒素・リンの尾瀬ヶ原湿原への供給と流出を含めた尾瀬ヶ原の土壌・植生システムの窒素・リン動態のさらなる詳細な量的調査が必要とされる。

Nitrogen and phosphorus dynamics at plant soil ecosystems of Ozegahara mire under impacts of floodings

Mitsuru Sakamoto¹, Kazuyuki Inubushi², Haruka Shigeta², Kinuko Nakayama²

As a part of the 4th Scientific Research the Oze mire, nitrogen and phosphorus dynamics of the soil-plants systems were studied at a number of selected survey sites of Ozegahara (July 2017-August 2019). Wet hollow mire and fen ditch under the impacts of flooding were characterized by abundant occurrence of *Myrica gale* var. *tomentosa* in association with plentiful available phosphorous in the soils. Transect survey through many mire sites at the bank-hollow complex indicated significant correlations among NO_3^- concentration, denitrification activity, redox-potential, and water level in the soil. We also found a significant correlation between nitrogen fixation activity and stem height of the *Myrica* at Shimotashiro mire. Abundant occurrence of phosphorus in the soils at mire hollows closing to the rivers was regarded to be caused by flood associated external supply of phosphorus. Analysis of nitrogen transfer through plants and soil ecosystems at 12 survey sites indicated almost balanced nitrogen cycles through soil-plant ecosystem started by leaf production followed by mineralization of

責任著者

坂本 充

連絡先

千葉県柏市

e-mail : 95sak97lg@gmail.com

1) 名古屋大学・滋賀県立大学, 名誉教授

2) 千葉大学大学院園芸学研究院

1 Nagoya University and University of Shiga Prefecture
;Emeritus Professor

2 Chiba University, Graduate School of Horticulture

fallen leaves, microbial nitrogen fixation and denitrification at soil system, nitrogen fixation at root nodules of the *Myrica* and nitrogen returning to leaf production at respective ecosystem under external input of nitrogen by falling rain. Further detailed studies are needed on the effects of external supply of nitrogen by flooding on production of *Myrica gale* and other plants as well as nitrogen cycle through plants soil ecosystem at Ozegahara.

キーワード：尾瀬ヶ原，ヤチヤナギ，窒素固定，洪水，窒素循環
flooding, *Myrica gale*, nitrogen fixation, nitrogen cycle, Ozegahara

1. はじめに

群馬，福島，新潟 3 県の海拔約 1,400 m の尾瀬盆地に発達した尾瀬ヶ原では，多雨豪雪地帯特有の低温過湿環境の下，数千年かけて堆積してきた厚さ 2～5 m の泥炭層上に，多様な湿原生態系が成立している（阪口，1989）。この尾瀬ヶ原の自然については，第 1 次尾瀬ヶ原総合学術調査（尾瀬ヶ原総合学術調査団，1954）を出発点に，3 度にわたる詳細な総合学術調査が行われ，尾瀬ヶ原は，湿原植物の多様性ととともに，高位泥炭地特有の凹凸微地形と多様な池塘が発達した貴重な高位泥炭湿原であることが明らかにされてきた（阪口，1989; Sakaguchi, 2005）。景観的にも優れていることから，1953 年に尾瀬ヶ原は日光国立公園特別保護地区に指定されるとともに，観光客による湿原破壊を防ぐため，湿原に木道を敷設するとともに下水整備を進め，尾瀬ヶ原生態系の保全が図られてきた。

しかし，近年，尾瀬ヶ原では，豪雨時に大量の濁水が流域から湿原に流れ込み，湿原低地が冠水するなど，湿原生態系に負荷を与えるようになっていく。1996 年夏の尾瀬現地調査時には，大雨により，龍宮小屋，山の鼻小屋は床上 30 cm も浸水し（阪口・相馬，1998），2011 年 7 月 27～30 日の新潟福島豪雨時には，氾濫濁流が湿原に流れ込み，湿原と河が一体となる洪水状態になった（吉井ほか，2014）。気象庁（2017）によると，近年，日本では日降水量 100 mm 以上の豪雨日が増加傾向にあり，豪雨時に発生する洪水の尾瀬湿原に与える影響が懸念されている。この洪水影響とあわせ，尾瀬生態系に悪影響を与えているのは，ニホンジカによる湿原植生採食攪乱である。ニホンジカは，1995 年ごろから湿原への侵入が記録され，ミズバショウやミツガシワ群生湿地等を掘削採食し，湿原裸地化や窒素循環へも影響をもたらしている（内藤ほか，2007; Shigeta et al., 2022）。

このような外力の尾瀬生態系に与える悪影響を懸念し，公益財団法人尾瀬保護財団では 1 年に亘る検討の結

果，外力影響下の尾瀬の現状を調査し，尾瀬ヶ原保全策の強化が急務であるとして，複数分野の研究者 63 名からなる第 4 次尾瀬総合学術調査団を組織し，2017 年 6 月から 3 年間現地調査を進めた。本報告では，この学術調査団調査成果から，土壌植生システム調査班が行った現地調査成果を総論的に取りまとめた。

尾瀬ヶ原では，尾瀬独特の環境の下，湿原の土壌と植生の働きあいにより，尾瀬独特の土壌植生相互作用システムが作り上げられている。この理解から，第 4 次尾瀬総合学術調査の土壌植生相互作用システム調査では，土壌研究者と植物生態研究者が協力して，土壌過程と植物生態過程の調査を行い，両調査結果の総合的検討により，尾瀬ヶ原土壌植生相互作用システムの維持機構と洪水影響を明らかにすることを旨とした。この理解で進めた現地調査と試料分析による土壌調査成果は，重田ほか（2021）により論文としてまとめられている。本論文では，この重田ほか（2021）の土壌調査の成果を要約するとともに，土壌・植生相互作用システムを通じた窒素動態の検討結果とあわせ，洪水の尾瀬植生への影響評価に必要な課題を論じた。

2. 調査方法

2.1 調査地域と調査内容

尾瀬ヶ原では，流入河川のヨッピー川，下ノ大堀川，沼尻川の流れに囲まれるように，湿原西に上田代，その東に中田代と下田代の湿原が分布している。植生分布とそれへの洪水影響も，この地形と泥炭状況で大きく左右され，それぞれの田代に特有の植生分布が見られる。この判断から，土壌・植生システム調査グループでは，植生分布パターンと湿原地形を指標に，調査地点を，河川影響の強い上田代に 19 地点，洪水影響が中程度の中田代に 11 地点，中間湿原と高層湿原が混在する下田代に 9 地点の合計 39 地点を設定し，それぞれの地点で，地域特性に応じた泥炭土壌採取と植生坪刈採取を行い，採取試

表 1：第 4 次尾瀬総合学術調査の土壤植生班の調査地点と調査土壌の性状。

田代地番は金井 (1996) による。地点名付記の h,b はバンクホロー複合体 (BHC) 凸地 (b), 凹地 (h), fl,nfl は洪水時の冠水 (fl), 非冠水 (nfl)。() 内英字は優占植物学名頭文字: (My) ヤチヤナギ (*Myrica gale* var. *tomentosa*), (Os) ヤマドリゼンマイ (*Osmunda cinnamomea*), (Mo) ヌマガヤ (*Moliniopsis japonica*), (Ca) ホロムイスゲ (*Carex middendorffii*), (Rh) ミカズキグサ (*Rhynchospora alba*), (Ph) ヨシ (*Phragmites communis*), (Sc) アブラガヤ (*Scripus wichurii*), (Sa) ササ (*Sasa* sp.), (Sp) アオモリミズゴケ, (grs) イネ科とカヤツリグサ科草原 (非優占種共存)。LTS (-m) はライントランセクト調査地点間隔。MS (土壌含水率), pH (土壌水素イオン濃度), $\text{NH}_4\text{-N}$, $\text{NO}_3\text{-N}$ と可給態リン (avail-P) 濃度は, 調査点 0-5,5-10,10-20 cm の 3 層湿泥平均値 (mg 湿泥 kg^{-1})。可給態リン量は, 原報の乾泥あたり分析値を $\text{NH}_4\text{-N}$, $\text{NO}_3\text{-N}$ と同じ湿泥あたりに換算。DIN/avail-P は, DIN ($\text{NH}_4 + \text{NO}_3$) N 量と可給態 (avail) P 量の重量比 (mg mg^{-1})。全炭素 (TC), 全窒素 (TN) 量は, 上述 3 層風乾土壌の平均値 (mg g^{-1}), C/N 比は TC/TN 重量比。優占植生種は坪刈植生量から判定。数値は重田ほか (2021) からの読み取り値, および湿泥あたり換算値。

調査 年月日	田代地番	調査地点	地点特色, 採取, 室内化学分析	調査土壌性状 (0-5,5-10,10-20cm層土壌の平均値),									優占植生	海拔 m	経度	緯度
				MS %	pH	$\text{NH}_4\text{-N}$ mg/kg	$\text{NO}_3\text{-N}$ mg/kg	avail-P mg/kg	DIN/ avail-P	TC mg/g	TN mg/g	C/N				
2017.7.31	上田代KA4	A1:nfl(Os)	凸地。土壌と植生採取, 化学分析	76.6	4.7	10.5	21.5	5.4	5.4	228	13.4	17.2	(Os)	1,402	36.55.23.05	139.12.41.76
-8.2	上田代KA4	A2: fl(My)	凹地A1,A2水位変動長期自記録	91.6	4.8	13.7	2.4	3.6	4.5	276	12.2	20.9	(My)	1,402	36.55.22.87	139.12.42.48
	上田代KA2	B1: fl(My)	BHC凹地。(My)N固定活性測定。 LTS(1mx15点)調査にて水位変化に伴うEh変化に共役し脱窒・窒素定活性, NO_3 , Fe^{2+} , 可利用P濃度変化	88.1	5.6	15.4	2.5	3.3	5.4	245	15.5	18.5	(My,Mo)	1,405	36.55.10.41	139.12.12.41
	中田代NA3	C: fl(Mo)	試料採取, 坪刈秤量, 化学分析	90.9	5.7	9.5	5	1.5	9.7	276	15.5	17.8	(Mo)	1,397	36.56.18.41	139.13.42.48
	中田代NA5	D: fl(Mo)	試料採取, 坪刈秤量, 化学分析	95.3	4.4	7.1	2.1	1.4	7	436	12.2	35.7	(Ca)	1,400	36.56.07.52	139.13.54.40
2018.7.21-	中田代NA7	N: fl(My)	湿漕。N固定活性測定, 土植生採取	87	4.3	9.5	3.1	2.6	4.8	421	19.1	22	(My,Ca)	1,409	36.55.55.85	139.14.12.07
-22	下田代MS4	T1:b,nfl(grs)	LTS(200mx8地点)土壌採取, 坪刈 BHC:凸地:	89.6	4.8	9.4	11.3	8.9	11.9	421	20.4	20.6	(Mo,Ca)	1,416	36.14.43.37	139.14.43.37
	下田代MS4	T1:h,nfl(grs)	BHC:凹地:土壌採取, 坪刈	92.2	5.2	9.5	0.3	0.2	49	421	18.3	23	(grs)	1,416	36.56.01.03	139.14.43.37
	下田代MS2	T2:b,nfl(My)	BHC:凸地:N固定活性測定	92.2	4.6	7.2	4.3	3	4	443	18.7	23.7	(My,Ca)	1,407	36.56.01.03	139.14.43.37
	下田代MS2	T2:h,nfl(grs)	BHC:凹地:土壌採取, 坪刈	92.2	5	17.3	1.4	0.5	35.4	406	19.1	21.3	(grs)	1,407	36.56.03.20	139.14.37.40
	下田代MS1	T3:fl(Sa)	湿漕:土壌採取, 坪刈,化学分析	84.5	4.3	12.3	0.6	0.3	35.8	428	16.9	25.3	(Sa,Ca,An)	1,405	36.56.03.20	139.14.37.40
	下田代MS1	S: fl(My)	湿漕,(My)高密度, N固定活性測定	83.2	4.5	22.6	78.1	110.3	1	363	22.2	16.4	(My,Ca)	1,401	36.56.06.36	139.14.30.47
	下田代MS1	T4: fl(Os)	崖淵:土壌採取, 坪刈, 化学分析	67.8	4	8.7	4.5	5.9	1.2	428	23.9	17.9	(Os,Ca,Sa)	1,400	36.56.06.41	139.14.26.41
	下田代MS1	T5: nfl(Ph)	ヨシ原:土壌採取, 坪刈	87	4.4	8.8	3.1	5.3	2.2	409	17.8	22.9	(Ph,Ca)	1,400	36.56.09.14	139.14.22.90
	下田代KS6	O: nfl(grs)	草原:土壌採取・試料化学分析	87	4.7	6.5	2.8	4.7	2.2	399	18.7	21.3	(Ca,Ph)	1,400	36.56.11.85	139.14.15.88
	中田代NA1	U1: fl(grs)	抛水林脇(Sc)草原:LTS(200mx5)	83.8	5.1	6.4	6.4	0.3	42	225	12.5	18	(Mo,grs,Sc)	1,396	36.56.34.80	139.14.56.70
2018.8.3	中田代NA1	U2: fl(My)	湿原漕,(My)90%, Sc:土壌分析	78.3	5.1	14	16.9	6.7	4.6	192	14.6	13.1	(My,Ca,Sc)	1,397	36.56.02.50	139.13.20.46
	中田代NA1	U3: fl(grs)	湿原漕,(My)1%,土壌採取分析	86.1	4.6	7	7.6	0.3	48.7	333	18.8	17.7	(grs, My)	1,396	36.56.02.62	139.13.24.62
	中田代NA1	U4: fl(My)	凸地,(My)10%, 草原: “	96.4	4.4	8.2	8.8	0.9	18.9	392	15.4	25.5	(grs,My)	1,397	36.56.02.63	139.13.24.86
	中田代NA1	U5: fl(Os)	(Os)草原,(Sc)混在: “	78.3	4.6	8.2	8.8	0.8	21.5	358	20	17.9	(Os,Sc)	1,396	36.56.02.53	139.13.27.12
	中田代KA2	B2:fl(Be)(Sa)	抛水林 “	79.9	5.7	5.1	5.1	1.1	9.3	119	8.4	14.2	(grs)	1,405	36.56.02.97	139.13.28.68
2018.8.26	中田代KA2	B3:fl(grs)	(grs) (Sa), 草原, “	83.8	5.6	3.4	3.1	0.7	9.3	163	8.6	19	(grs,Sa)	1,405	36.55.11.64	139.12.10.79
2019.8.27	中田代NN1	Ec:fl(Rh)	水溜り多い湿地草原, “	87	5.2	3.9	0.6	2.1	2.1	390	17.9	22.2	(Rh,My,So)	1,402	-	-

料の分析結果から, 湿原土壌の特性と植生との関係を明らかにした。土壌・植物システムは, 多様な湿原環境を反映していることから, 洪水影響を理解するため, 調査地点名には, 地点番号を示すナンバーリング付きアルファベット大文字を付すとともに, 洪水時の環境状態を示す冠水 (flooded) か非冠水 (not-flooded) を示す記号 (fl, nfl), 湿原面に緩やかな凹凸があるバンクホロー複合体では, 凸部 (bank) か凹部 (hollow) かを示す記号 (b, h), 更に優占植物種名を示す記号 (括弧内に学名頭文字 2 字) を付し, 関連情報を共有出来る地点表示を採用し, 表 1 に, 調査内容と土壌調査結果とともに

示した。なお, この表 1 には, スマートフォン GPS にて読み取った調査地点の海拔高度, 緯度経度を国土地理院 (2021) を参照して併せ示した。

調査対象域の上田代 B1:fl (My) 地点周辺と, 下田代の T1:b,nfl (grs) 地点の北側には, バンクホロー複合体 (ケルミシュレンケ複合体; 阪口, 1989, 2007) の指紋状構造が多数分布し, 湿原面の水の動きと密接な関係があると判断された。この判断から, 上田代の B1:fl (My) 地点では, バンクホロー複合体を横切る 1 m 間隔 15 地点のライントランセクト調査を行うとともに, 下田代では, T1:b,nfl (grs) 地点からバンクホロー複合体と等高線を

横切る 200 m 間隔 8 地点のライントランセクト調査を行った。洪水の湿原影響をさらに詳しく調べるため、中田代の U1.fl (grs) においても、100 m 間隔 5 地点のライントランセクト調査を行なった。ライントランセクト調査における地点設定には、大型巻き尺を、灌木高測定には小型巻き尺を使用し測定を行うとともに、0～50 cm 層の土壌試料を移植ごてにて採取した。地下水位は、土壌採取によってできた穴内部に滲出した水の高さにて測定した。

尾瀬ヶ原の植物は、5 月下旬の雪解け時に出芽・展開した葉部の成長と光合成が 7～8 月にピークに達し、10 月初旬に落葉することを踏まえ、現地調査は、2017 年と 2018 年の 7 月下旬～8 月初旬に絞り、植物生産活動ピーク時の植物と土壌の状態把握に努めた。長期間の環境変動把握が必要な湿原水位については、上ノ大堀川がヨッピー川に流入する地点脇の A1.fl (Os) と A2.fl (My) 地点に自記水位記録計を設置し、2017 年 10 月から 10 か月にわたる長期自記水位記録を行った。尾瀬ヶ原は、植物生産活動に必要な窒素、リンが泥炭土壌中に乏しい貧栄養の湿原（宝月ほか, 1954; Hogetsu et al., 1982）であり、湿原の植生生産と土壌代謝は、湿原の地下水位、酸化還元環境、窒素とリンの循環状態で大きく左右される。この湿原土壌特性をふまえ、今回の土壌植生システム調査では、この相互作用システムの窒素動態にかかわる科学情報を得るための現地調査と試料採取分析を進めた。

酸化還元電位 (Eh) は地下水位測定後の穴に比較電極を、白金電極を深さ約 5 cm の土層まで差し込み、ポータブル土壌 pH/NO₃/Eh 計（藤原製作所, PRN-41）にて測定した。湿原水位連続記録は、上田代の A1.fl (Os), A2.fl (My) 地点に差し込んだ側面に穴のある塩ビ製パイプ内に水位データロガー（Onset 社, CO-U20L-04）を挿入し行った。

2.2 試料採取と室内分析

土壌試料採取には、側面に根切り歯のある移植ごてを使用し、2017 年度は 0～5 cm, 5～10 cm, 10～20 cm 層から、2018 年度は 0～15 cm 層から 3 反復で試料を採取し、根、葉を目視で除去後、土壌分析に供した（土壌環境分析法編集委員会, 1997）。坪刈による植物試料採取は、調査地点を代表する植生構成の区画を設定し、その区画枠内の全植生を根元から剪定鋏にて切りとり、種別に葉部、茎部、根部の生重量を測定後、ポリ袋に分け実験室に持ち帰った。

土壌含水量は、土壌試料を乾燥機にて 105 °C, 24 時

間乾燥前後の重量変化から求めた。pH (H₂O) は、湿潤土壌 5 g を 50 mL コニカルチューブに充填し、25 mL の超純水を加え振り混ぜ 30 分静置後、ガラス電極式水素イオン濃度計（堀場, D-52）にて測定した。電気伝導度 (EC) は、pH 測定後のコニカルチューブに純水 25 mL を加え振り混ぜ、EC メーター（東亜 DKK, CM-14P）にて測定した。アンモニア態窒素、硝酸態窒素量は、湿潤土 5 g を 100 mL 振盪瓶に充填し、25 mL の 1M KCl 溶液を加え、30 分振盪後の濾液について、ニトロプロシッド法、ヒドラジン還元、ナフチルエチレンジアミン法にて発色後、分光光度計（島津, UV-1300V）にて吸光度を測定した。土壌の可給態リン酸量は、トルオーグ法を用い、乾燥土 0.2 g を 50 mL のポリ瓶に入れ、pH3 の硫酸アンモニウム溶液 40 mL を加え、30 分間振盪後、抽出液にモリブデン青色法の発色試薬を加え、分光光度計にて吸光度を測定した。2 価鉄は土壌環境分析法編集委員会（1997）を参考に酢酸緩衝液抽出法とフェナントロリン吸光光度法に沿って定量した。土壌の全炭素量と全窒素量は、3 週間以上風乾させた土壌について、粗大有機物を除去し、乳鉢で粉碎後、0.5 mm のふるいを通した風乾細土について、CN コーダー（ヤナコ機器, MT-700）にて測定した。植物試料も、土壌試料と同じく乾燥機にて 105 °C, 24 時間乾燥前後の重量変化から、乾燥重量を求めるとともに、細粉化試料について、CN コーダー（ヤナコ機器, MT-700）にて、炭素量、窒素量を測定した。

窒素固定活性指標とした土壌のアセチレン還元活性は、広口バイアル瓶に入れた湿潤土 5 g を 15 °C の培養器に 24 時間静置し、気相の 10% をアセチレンで置換後、25 °C の培養器に 48 時間静置したガスについて、水素炎イオン化付きガスクロマトグラフ（島津, GC-FID, GC-14B）にてエチレン濃度を測定した（Inubushi and Watanabe, 1987）。好気的アセチレン還元活性測定には、15 °C の培養器静置後、瓶の蓋を 1 時間解放した。嫌氣的還元活性測定には、15 °C の培養の前後の計 2 回、窒素ガスでバイアル瓶内を満たした。土壌を入れない広口バイアル瓶に同様にアセチレンを添加して、25 °C の培養器に 48 時間静置後のガスについて、嫌気、好気ともに 3 反復の測定を行い、ブランクとした。

土壌の脱窒活性は、同上操作で採取したガスの N₂O 濃度を ECD 検出器付きガスクロマトグラフで測定し、脱窒活性とした（Inubushi et al., 1996）。ブランク試料は、大気 of N₂O 濃度と同程度の試料も存在したことから、ブランク値を差し引いて脱窒活性とした。

ヤチヤナギ根粒の窒素固定活性指標とした根粒アセチ

レン還元活性測定には、広口バイアル瓶に根粒または地下根部を入れ、気相の10%をアセチレンで置換後、25℃の培養器に24時間静置後、バイアル瓶内のガスを採取し、エチレン濃度を測定し、アセチレン還元活性とした。2017年度調査では、ヤチヤナギ地下部からとった根粒を1ずつバイアル瓶に入れて測定を行ったが、2018年度は、ヤチヤナギ地下根部を10 cm以下の複数に切り分け、そのすべての地下部についてアセチレン還元活性測定を行い、ヤチヤナギ個体の窒素固定量とした。

調査地点における年間土壌固定量の算出には、楊・鶴田(1998)を参考に、窒素アセチレン変換係数を4、期間を半年(雪に覆われる11月から4月までの半年は、植物代謝活動は休眠状態であることを考慮)、活性を0.5倍として、アセチレン還元活性測定値から求めた。土壌の年間脱窒量も、窒素固定量と同じように、期間を半年、活性を0.5倍して、アセチレン還元活性化から算出した。単位面積当たりの現地根圏土壌(0~20 cm x 1 m²)の窒素量算出には、上田代 A1:nfl (Os) 調査点においてコア採土器にて採取した湿潤土壌の平均容積重量値(163 kg 0.23 m³)を用いた。ヤチヤナギの根粒、及び地下部の窒素固定量は、前田ほか(1998)を参考に、窒素アセチレン変換係数を2/3、期間を半年、速度を0.5倍として、アセチレン還元活性測定値から算出した。

統計処理は統計解析用ソフトウェア IBM SPSS Statistics 24(IBM社)を用いて検定、多重比較検定(Tukey HSD 検定)および相関分析を行った。

3. 結果と考察

3.1 上田代, 中田代, 下田代湿原土壌調査結果

第4次総合学術調査初年度の2017年7月31日~8月2日の現地調査では、上田代東北部の3地点と中田代2地点を主調査地点として選び、土壌の物理化学特性と、植生現存量を調べた。①湿原への河川影響が強いと判断される上ノ大堀川のヨッピー川流れ込み地点に隣接する湿原域のヤマドリゼンマイ(*Osmunda cinnamomea*)群生地 A1:fl (Os)、②やや低地のヤチヤナギ(*Myrica gale* var. *tomentosa*)が多い A2:fl (My)、③上田代中央のヤチヤナギが一面に群生する B1:fl (My)にて調査を行った。表1、表2-1、表3に取りまとめたように、ヤマドリゼンマイが分布する A1 地点はヤチヤナギの分布する B 地点より土壌水分と pH が低く、NO₃⁻ 量が多く、脱窒活性が高い特色がある。NH₄⁺ 量は上田代調査4地点で地点間の大きな差異がない(表1)ことから、ヤマドリゼンマイの根圏環境は、乾き気味で酸化的環境にあり、

有機物分解で生成されたアンモニウムが次々と硝化され、深さ5 cm以下のやや還元的部位で脱窒化され窒素ガスとして大気に放出されていると判断した。TC と TN 量、C/N 比は、ヤチヤナギが生育する B1:fl (My)、C:fl (My) と顕著な差が無いことから、A1:fl (Os) 地点では、他の因子がヤマドリゼンマイの生育を制限している可能性があり、再調査による詳細な検討が必要と判断された。

中田代東北部一面に分布するヌマガヤ(*Molinia japonica*)の生育する中間湿原 D 地点は、ヤチヤナギ生育地と類似の酸性環境にあるが、TC 量が多く、TN 量が少ない特異環境であった。非洪水域でもあり追加調査は行わなかった。

3.2 上田代調査地点における追加調査と湿原水位連続記録

2017年7月31日~8月2日の現地調査に見いだされた泥炭土壌特性の理解を深めるため、植生の年代代謝活動が終わりに近い上田代東北部のヤマドリゼンマイ優占域 A1:fl (Os) とヤチヤナギ優占域 A2:fl (My) に、10月8日に水位計を設置し、約10ヶ月の湿原水位の長期変記録を開始した。両地点は、全炭素、全窒素量に差がないが、A1:nfl (Os) 地点は土壌の脱窒素活性が大きく(表3)、土壌植生生態系の窒素代謝に影響があると考えられる。

約10ヶ月に亘る湿原水位の変動状況を自動記録から、ヤチヤナギの生育する A2:fl (My) の湿原水位は概ね湿原面より高いが、ヤマドリゼンマイの生育する A1:fl (Os) の水位は年間を通じて湿原面より低く、ヤマドリゼンマイは低水位環境を好むと考えられた。気象条件による水位変動が大きく年間の変動幅40 cm、3ヶ月の変動幅20~30 cm、3時間レベルの短時間内でも10~20 cmの変動が見られた(重田ほか, 2021)。ヤチヤナギもヤマドリゼンマイも、根圏は0~20 cmに広がっていることから、この水位変動から、根圏の水環境は変動性に富み、水位が高い時期には、根圏が還元傾向になる可能性が考えられる。尾瀬ヶ原における湿原植生の分布に及ぼす湿原水位の影響については、これまでに宝月ほか(1954)、岩熊ほか(1998)により詳細な調査が行われてきたが、今回の長期間記録で見いだされた同一地点における40 cmにも及ぶ水位変動幅は、今後の植生に及ぼす水位影響評価に大きな影響を与えると判断される。

表 2-1: 尾瀬ヶ原上田代, 中田代調査点の植生坪刈結果.

植生, リターの C/N 量, 鮮葉/リター量比, 落葉分解率/年, 根圏土壌 (0.2 m³) の可給態窒素 (NO₃ + NH₄) 量, 可給態 P 量と可給態 N/P 重量比を示す. 落葉直後の鮮葉と, 落葉後時間が経ったリターでは分解率が異なることから, 攪乱影響の少なかった B1.fl (My) 地点の表層リターと下層リターの実測分解率が, 全地点の新鮮リター, 下層リターの分解率評価に用いるとして, 各地点の鮮葉および採取リターに実測の分解率を乗じ得た分解率合計値を, 各地点年間リター分解率とした. (重田 (2019) 報告値から作製).

年月日 田代	調査地点	植物 & リター	植物C mgCm ⁻²	植物N mgNm ⁻²	C/N比	葉量(F)/リター(L)比 F,L無機化率(mgN.m ⁻²)	土壌(NO ₃ +NH ₄)N gN 0.2m ⁻³	土壌可給態P gP 0.2m ⁻³	土壌可給態N/P比 (重量比)
2017 7.31-8.2 上田代	A1:nfl(Os)	ヤチヤナギ(葉)	7.3	0.2	36.5	$4.1 / 4.7 = 0.87$	5.22	0.93	5.6
		ヤチヤナギ(茎)	31.5	0.5	63.0	$4.1e^{-0.47} + 4.7e^{-0.921} = 4.44$			
		ヤマドリゼンマイ	84.1	2.8	30.1				
		ホロムイヌグ等	1.8	0.1	18.0				
		ササ*(葉)	18.8	1.0	18.8				
		ササ*(茎)	61.6	0.8	77.0				
		リター	157.1	4.7	33.4				
	A2:fl(My)	ヤチヤナギ(葉)	30.0	1.5	20.0	$2.4 / 0.3 = 8.0$	2.15	0.51	4.2
		ヤチヤナギ(茎)	28.1	0.6	46.8	$2.4e^{-0.47} + 0.3e^{-0.91} = 1.62$			
		ホロムイヌグ等	14.5	0.6	24.2				
		カキツバタ	6.0	0.3	20.0				
	B1:fl(My)	ヤチヤナギ(葉)	242.1	12.5	19.4	$15.5 / 1.6 = 9.7$	2.62	0.60	4.4
		ヤチヤナギ(茎)	274.5	6.7	41.0	$15.5e^{-0.47} + 1.6e^{-0.91} = 10.33$			
		ヌマガヤ等	44.2	3.0	14.7				
		リター(第3層)	30.9	0.4	77.3	リターN 分解率測定値			
		リター(第2層)	59.0	1.0	59.0	第2-3層 $0.4/1 = e^{-0.91}$			
		リター(第1層)	98.2	1.6	19.3	第1-2層 $0.4/1 = e^{-0.47}$			
中田代	C:fl(Mo)	ヌマガヤ	81.4	3.2	25.4		2.36	0.54	4.4
		ホロムイヌグ等	48.4	1.6	30.3	$4.8e^{-0.47} = 3.0$			
	D:nfl(Mo)	ホロムイヌグ等	48.9	1.5	32.6	$2.9 / 1.0 = 2.9$	1.50	0.21	7.0
		ヌマガヤ	20.0	0.7	28.6	$2.9e^{-0.47} + 1.0e^{-0.91} = 2.21$			
		その他	3.3	0.7	4.7				
2019 8.27 中田代	C:fl(Rh)	リター	25.9	1.0	25.9		0.52	0.34	1.7
		ヌマガヤ	0.64	0.023	27.8	$0.48 / 0.23 = 2.1$			
		ミカヅキグサ	6.43	0.306	21.0	$0.48e^{-0.47} + 0.23e^{-0.91} = 0.39$			
		ヤチカワズグ	0.73	0.023	31.7				
		ヤチヤナギ(葉)	2.37	0.100	23.7				
		ヤチヤナギ(茎)	7.88	0.225	35.0				
		ツルコケモモ(葉)	0.99	0.029	34.1				
		ツルコケモモ(茎)	0.83	0.019	43.7				
		イボミズゴケ	1.41	0.050	88.2				
		アオモリミズゴケ	1.35	0.039	34.6				
		リター	6.12	0.230	26.6				

表 2-2: 尾瀬ヶ原中田代, 下田代調査点における坪刈調査結果.

植生とリターの C,N 量, 鮮葉/リター量比, 落葉リター分解率/年, 根圏土壌層 (0.2 m³) 可利用態 (NO₃ + NH₄) N 量, 可給態 P 量と可利用態 N/P 重量比, 落葉分解率 年⁻¹ は, 鮮葉リターと古いリターの分解率合計値. 表 2-1 説明参照. (重田 (2019) 報告値から作製).

年月日 (田代)	調査地点 海拔高度	植物 & リター	TC mgCm ⁻²	TN mgNm ⁻²	C/N比	葉(F)N/リター(L)N 比 F,LのN無機化(Nm ⁻² y ⁻¹)	土壌NO ₃ +NH ₄ gN 0.2m ⁻³ 湿泥	土壌可給態P gP 0.2m ⁻³ 湿泥	可給態N/P比 (重量比)
2018/ 7/20-22 (中田代)	N.fl(My) 1,409m	ヤチヤナギ(葉)	475	23.0	20.7	F 38.3 : L 6.1 = 6.28 38.3e ^{-0.47} +6.1e ^{-0.91} =25.3	2.1	0.42	5.0
		ヤチヤナギ(茎)	455	8.6	52.9				
		ヤチヤナギ(根)	449	5.2	86.3				
		ホロムイスゲ等	422	15.3	27.6				
		リター	430	6.1	70.4				
2018/ 7/20-22 (下田代)	T1.b.nfl(g) 1,416m	ホロムイスゲ等	427	15.3	27.9		3.4	1.50	2.3
		リター	437	8.4	52.0				
	T2.h.nfl(g) 1,416m	ヤチヤナギ(葉)	480	19.7	24.4	F 37.0 : L 8.4 =4.4 37.0e ^{-0.47} +8.4e ^{-0.91} =26.5	1.9	0.49	3.9
		ヤチヤナギ(茎)	458	11.3	40.5				
		ヤチヤナギ(根)	445	8.7	51.2				
		ホロムイスゲ等	425	17.3	24.6				
		リター	437	8.4	52.0				
	T3: fl(Sa) 1,405m	ササ*	407	7.6	53.6	F 53.1 : L 6.5 = 8.2 53.1 e ^{-0.47} +6.5 e ^{-0.91} =35.8	2.5	0.07	35.7
		ホロムイスゲ等	423	14.1	30.0				
		ヒメシャクナゲ(葉)	455	21.3	21.4				
		ヒメシャクナゲ(茎)	447	4.4	101.5				
		ツルコケモモ(葉)	478	10.1	47.3				
		ツルコケモモ(茎)	455	3.9	116.6				
		リター	63.8	64	63.8				
	S:fl(My) 1,401m	ヤチヤナギ(葉)	481	24.6	19.6	F 40.4 : L 6.0 = 6.7 40.4 e ^{-0.47} +6.0 e ^{-0.91} =27.7	16.4	17.90	0.9
		ヤチヤナギ(茎)	462	10.6	43.6				
		ヤチヤナギ(根)	462	13.4	34.4				
		ホロムイスゲ等	436	15.8	27.6				
		その他	464	14.0	33.2				
		リター	430	6.0	71.6				
	T4:fl(Os) 1,400m	ヤマドリゼンマイ(葉)	426	23.7	18.0	F 46.6 : L 11.5 = 6.3 46.6 e ^{-0.47} +11.5e ^{-0.91} =33.7	2.2	0.96	2.3
		ヤマドリゼンマイ(茎)	396	20.0	19.8				
		ホロムイスゲ等	426	16.8	25.3				
		ササ*	464	14.0	33.2				
		リター	436	11.5	37.9				
	T5:fl(Os) 1,400m	ヨシ	417	26.0	16.1	F 11.8 : L 4.3 = 2.74 11.8 e ^{-0.47} +4.3 e ^{-0.91} =9.1	1.9	0.86	2.2
		ホロムイスゲ等	437	13.7	31.9				
		ツルコケモモ	480	7.3	65.7				
		ミニシャクナゲ(葉)	469	3.3	142				
		リター	430	4.3	100				
	O:fl(gl) 1,400m	ヨシ	433	9.4	93.4	F 47.8 : L 5.4 = 8.85 47.8 e ^{-0.47} +5.4 e ^{-0.91} =32.1	1.5	0.77	1.3
		ホロムイスゲ等	438	14.8	29.6				
		その他	349	23.6	14.8				
		リター	450	5.4	83.4				

3.3 ライントランセクト調査による泥炭性状の把握と洪水影響評価

尾瀬ヶ原は、基礎地形の凹凸を反映し泥炭堆積が不均一であり、湿原面の凹凸が多い。バンクホロー複合体は、この凹凸地形の代表である。この不均一地形は、洪水時に流域から湿原内に流れ込んだ濁水の不均一分布と流入物の不均一沈積を招き、泥炭土壌の性状と植生に大きく影響する。この判断から、第4次尾瀬総合学術調査における土壌植生システム調査では、この不均一な濁水流入と、流入懸濁物の不均一沈積の泥炭と植生への影響の把握を深めるため、地形的に不均一な凹凸や高度差のある場所を横切るライントランセクト調査を3回行い、得られたデータの量関係解析により、関係要素の相互関係解明を試みた。

上田代 B1:fl (My) 調査地点北側の湿原に広がるバンクホロー複合体を1 m 間隔で横切る15 地点の土壌環境ライントランセクト調査(2017 年9 月14 日)の結果、1 m ステップの地点移動に伴う湿原水位の変化に共役し、湿原の酸化還元電位、窒素固定活性としてのアセチレン還元活性、硝酸イオン濃度、2 価鉄濃度、可給態リン酸濃度が大きく変化し、それら変化の間に密接な関係が見られた。これら変化の相関関係の検討により、水位

変化が酸化還元電位変化をもたらしことを通じて、アセチレン還元活性、硝酸イオン濃度、2 価鉄濃度の変化をもたらしと判断された(重田ほか, 2021)。しかし、可給態リン量増加と2 価鉄量増加間には逆相関関係があることから、可給態リン増加は、還元的底泥における酸化還元反応の結果ではなく、洪水に伴う湿原外からの洪水水流入に伴う懸濁リン流入の影響と判断された。

この湿原特性に及ぼす洪水影響の検討をさらに深く解明するために、洪水頻度の低い下田代において200 間隔8 地点のライントランセクト調査結果を2018 年7 月に行った。このライントランセクト調査地点は、出発点と終点の間に16 m の高度差があり、調査線状にバンクホローシステムの凹凸と複数の湿溝があり、最終点は北下田代の低草原に至る変化に富んだ調査コースで、いずれも土壌は、TC、TN 含量が高い泥炭で構成されていた(表1)。出発点とした中田代の N:fl (M) 地点は、沼尻川の洪水影響を受けヤチヤナギとホロムイスケが繁茂するする湿原溝で、の S:fl (My) 地点以外は、土壌の水分含量、pH、TN 量に地点間の大きな差はない。しかし、ヤチヤナギが生育する湿原凹地の S:fl (My) 地点の土壌は、 NH_4^+ 、 NO_3^- と可給態リンの量が、飛び抜けて高い値を示している。この高い値には、S:fl (My) 地点は、湿原

表3：尾瀬ヶ原植生土壌生態系の窒素動態と降水窒素負荷影響。

植物生産を支える葉部生産と、土壌微生物の窒素固定活動、脱窒活動、ヤチヤナギ根瘤の窒素固定活動、落葉リター分解無機化の諸過程の量的関係を示す。表2-1、表2-2にまとめた各調査地点の植物鮮葉量、リター量、落葉分解無機化率、根圏土壌(0-20 cm 層)可給態窒素量の数値を転記、相互の量関係を計算値で示す、降水窒素負荷量は、山の鼻観測点の過去30年間の降水量測定値、降水負荷量は、尾瀬ヶ原周辺域における降雪降雨水の窒素量分析結果を用い算出。本文説明を参照。

調査地点	優占植生	総葉量	土壌N固定	土壌脱N	リター無機化	根粒N固定	循環N計	循環N計/葉生産	土壌可利用N/葉生産	(降水N+循環N計)/葉生産
		gN m ⁻²	gN 0.2m ⁻² y ⁻¹	gN 0.2m ⁻² y ⁻¹	gN m ⁻² y ⁻¹	gN 0.2m ⁻² y ⁻¹	gN 0.2m ⁻² y ⁻¹	gN 0.2m ⁻² y ⁻¹ /gNm ⁻² y ⁻¹	gNm ⁻² y ⁻¹ /gN m ⁻² y ⁻¹	gNm ⁻² y ⁻¹ /gN 0.2m ⁻² y ⁻¹
A1:n fl(Os)	ヤチヤナギ ヤマドリゼンマイ等	4.1	0.04	-0.36	3.46	—	3.1	0.76	5.2/4.1=1.3	(7.6+3.1)/4.1=2.61
A2:n(My)	ヤチヤナギ ホロムイスケ等	2.1	0.15	-0.05	1.43	—	1.5	0.71	2.6/2.1=1.2	(7.6+1.5)/2.1=4.33
B1:n(My)	ヤチヤナギ スマガヤ等	15.5	0.57	-0.04	10.3	0.08	10.9	0.70	2.9/15.5=0.18	(7.6+10.9)/15.5=1.19
D:nfl(Mo)	ホロムイスケ スマガヤ等	2.4	1.64	-0.06	2.84	—	4.4	1.83	1.5/2.4=0.6	(7.6+4.4)/2.4=5.0
N:n(My)	ヤチヤナギ ホロムイスケ等	24.1	0.26	-0.02	15.9	0.160	23.9	0.99	2.2/24.1=0.09	(7.6+23.9)/24.1=1.30
T1:b,nfl(g rs)	ホロムイスケ等	22.6	0.32	-0.02	15.8	—	21.1	0.93	3.4/22.6=0.15	(7.6+21.1)/22.6=1.27
T2:h,nfl(g rs)	ヤチヤナギ ホロムイスケ等	22.6	2.03	-0.02	9.3	0.06	36.3	1.61	3.1/22.6=0.14	(7.6+36.3)/22.6=1.94
T3:n(Sa)	ササ ホロムイスケ等	20.3	0.52	-0.02	13.1	—	14.2	0.70	3.1/20.3=0.15	(7.6+14.2)/20.3=1.07
S:n(My)	ヤチヤナギ ホロムイスケ等	12.4	0.01	-0.14	3.2	0.101	10.0	0.81	16.4/12.4=1.32	(7.6+10.0)/12.4=1.42
T4:n (Os)	ヤマドリゼンマイ ホロムイスケ等	26.6	0.07	-0.02	24.9	—	17.3	0.65	2.2/26.6=0.08	(7.6+25.0)/26.6=1.20
T5:nfl(Ph)	ヨシ ホロムイスケ等	11.8	0.71	-0.06	8.4	—	9.1	0.77	1.9/11.8=0.16	(7.6+9.1)/11.8=1.33
O:nfl (g rs)	ヨシ ホロムイスケ等	17.8	1.79	-0.02	20.1	—	13.9	0.78	1.5/17.8=0.08	(7.6+13.9)/17.8=1.21

凹地で土壌の TC 量と CN 比が例外的に低いこと、隣接湿原の表土において洪水流入指標である微細破片が見つかっている（阪口・相馬, 1998）こと、S:f1 (My) 地点は、北側を流れる沼尻川より低い位置にあることから判断して、過去の沼尻川の洪水発生時に湿原全体が流入濁水で覆われ、濁水が引いた折に、濁水懸濁物が S:f1 (My) 地点の水の溜まり易い凹地に沈降集積した結果と考えられた。この結果、S:f1 (My) 地点の泥炭は TC 量と CN 比が低く、 NH_4^+ 、 NO_3^- 、可給態リン量が多くなったと推論した。

この推論を踏まえると、調査した下田代泥炭土壌の構成要素は、すべてが湿生植物枯死体の未分解物の泥炭ではなく、過去の洪水発生時に流入した外来性物質が、湿原土壌の物理化学的性状と植生に大きく影響していると理解する必要があると判断した。この湿原への濁水流入影響理解を深めるために、ヨッピー川の流に沿った海拔高度の低い中田代 NA1 の抛水林 U1:f1 (grs) 地点から湿原内に向けて、100 m 刻み 5 地点のライントランセクト調査を 2018 年 8 月 3 日におこなった。表 1 に調査結果を示す。このライントランセクト調査域では、抛水林とその脇の湿地 U3 地点、および最終調査点の湿地溝 U5 地点に、土砂流れ込み地を好む背の高いアブラガヤ（波田, 2020）が、ヤチヤナギとともに生育しており、洪水による湿原への土砂供給影響を植生面から推察できる。抛水林内（U1）と、抛水林脇の草原（U2）地点は、土壌の TC 値が他の調査地点より低く、また U2 において可給態リン量と NO_3^- 、 NH_4^+ 量が抜群に多いことから、このヨッピー川の流に沿った湿原域は土砂流入影響を受けていると判断される。

3. 4 ヤチヤナギ根粒の空中窒素固定とヤチヤナギの生育

尾瀬ヶ原では、第 1 次尾瀬ヶ原総合学術調査時には分布が限られていたヤチヤナギは、第 2 次総合学術調査において湿原内の分布の広がりが見いだされ（Hogetsu et al., 1982）、16 年後の第 3 次調査時、更に大きな分布の拡大が報告され（前田ほか, 1998；Ohmori et al., 2009）、その増加が、窒素量の少ない尾瀬生態系の窒素代謝に与える影響が懸念されている。ヤチヤナギは、窒素固定を行う放線菌 *Frankia* が共生する根粒を根に形成し、空中窒素を固定しながら成長する。ヤチヤナギは、この窒素固定能力とともに貧栄養的な湿原土壌から栄養物質を効率的に吸収するブランチ状のクラスター根（和崎, 2006）と、窒素固定能を有する放線菌の共生する根瘤を形成するなど、栄養分の少ない還元的湿原環境に適した

特性を有している。この機能により、ヤチヤナギは貧栄養的な尾瀬ヶ原湿原土壌において他植生に打ち勝ち、繁茂することができていると考察される。この役割の定量的理解には、ヤチヤナギの根粒の窒素固定能を定量的に把握することが必要である。

この理解から、本総合学術調査の 2017 年 7～8 月の調査時に、上田代のバンクホロー複合体湿原の B1:f1 (My) においてヤチヤナギの根の根粒を採取し、その窒素固定能の測定により、地上部植物体の生産量との量関係検討を試みた。しかし、ヤチヤナギの根が湿原土壌内に想定以上に広く広がっており、根粒回収率が低かったため、測定した窒素固定量と植物体生産量とのバランスがとれなかった。この経験を踏まえ、2018 年の下田代ライントランセクト調査におけるヤチヤナギ窒素固定活性の実地調査にあっては、できるだけヤチヤナギ根部の回収に努め、根のすべての部分の窒素固定能の測定を行った。

このようにして測定した単位面積当たりの窒素固定量と、樹木の成長指標であるヤチヤナギの樹高との量関係の検討により、ヤチヤナギの根部窒素固定量の増加に伴い、樹高が一次関数的に増加する関係が見いだされた（重田ほか, 2021）。ヤチヤナギは、葉部の光合成と根部における窒素固定活動と無機イオン吸収により維持される植物体生産を、新葉展開から夏の終わりまで続け、秋の落葉後、幹と地下茎のみを残し、すべての生活活動を冬季停止する（Sprent et al., 1978）。翌年、春先に出芽展開する葉における光合成と、根部の窒素固定活動により、植物体の生産・成長が行われる。従って、窒素固定量と樹高の一次関数関係は、春～夏の生育期にヤチヤナギ根部で固定された窒素が地上部に運ばれ、樹高が一次関数的に増加することを示しており、ヤチヤナギ個体生産を支える窒素固定の量的重要性を示しており興味深い。

今回のヤチヤナギ窒素固定活性の野外調査で見いだされたもう一つの重要な事実、窒素固定を支える根の窒素固定活性は、根のすべての部分に及んでいたことである。本学術調査結果が示した様に、根茎全体の窒素固定活性の把握が、今後、ヤチヤナギ個体の窒素代謝の量的理解に不可欠と判断される。第 2 次尾瀬総合学術調査以後、尾瀬ヶ原ではヤチヤナギの分布拡大が顕著である。ヤチヤナギの窒素固定活動の調査を進めるに当たり、今回の窒素固定調査の経験は、非常に役立つ重要知見と判断される。

3.5 尾瀬ヶ原の土壌-植生システムにおける窒素循環と植生生産

地球上の自然生態系では、窒素が植物1次生産の制限因子であり、生態系窒素循環が、植物の生産活動を大きく支配している (Bowden, 1987; Vitousek et al, 1991; Vitousek et al., 2002). とくに、低温過湿環境下、湿原植生枯死体が未分解状態で泥炭として堆積し形成された泥炭湿原では、植物遺体構成元素以外は、降水と地下水により供給される化学元素が主要な栄養元素である。これら元素のうち、窒素が植物要求に比して最も存在量が少なく、植物生産を大きく支配する因子となっている (Bowden, 1987). 植物に摂取され植物体有機物となった窒素は葉の落葉後、土壌中で微生物の働きで分解無機化され、窒素固定細菌の活動でアンモニウムとして固定された窒素とともに、植物の根から吸収され、植物体生産を支える。ヤチヤナギも根粒放線菌の働きにより植物体内に固定された窒素が、植物体生産に利用されていく。このような植物の葉生産とその落葉から出発し、各種土壌微生物の働きで駆動循環する土壌中の窒素が植物の根から植物体内に吸収され、植物体の生産に再利用されていく。湿原土壌は窒素量が乏しいことから、この土壌植生生態系の窒素循環状態は、植物の生産活動維持にきわめて重要である。降水と河川氾濫に伴う湿原外からの外的窒素負荷は、この窒素循環に影響をあたえ、植物生産の変化をもたらし、植生構成や現存量の変動をもたらし、生態系状態を変化させる。

このような湿原植生・土壌生態系の特性をふまえ、第4次尾瀬総合学術調査の土壌・植生システム調査では、現地調査において、植生土壌システムの物質循環把握に必要な複数の代謝過程の定量的把握を進めた。測定を行った項目は、坪刈区画内の植生量、リター量、根圏の可利用窒素量と可給態リン量、リター分解無機化量、土壌細菌活動による窒素の固定量と脱窒量、ヤチヤナギ根粒の窒素固定量の9項目である。これら代謝機能の量関係解析が可能のように、すべての代謝活動量は、単位面積当たりの量としてもとめ、土壌事象は0~20 cm根圏 (0.2 m³) 量として把握するよう努めた。これら複数測定項目の調査結果は、表2-1、表2-2、表3にとりまとめた。これら代謝活動量のうち土壌の窒素固定活性、脱窒活性、根粒窒素固定の活性については、重田ほか(2021)により報告されているが、本論文では、上述の基準で算出した根圏内活動量を表示した。

表2-1、表2-2に示したように、植生の構成と量は調査地点で大きく異なる。植物採取は現場植生の持続的保全のため、多くの場合、根は採取しなかったため、表示

数値は主に地上部の窒素量、炭素量である。植生が有するN量は根圏土壌中の可利用N量の2倍から20倍と大きく、その割合は地点により大きく異なる。植物から土壌への主要N供給過程の量的調査において、測定が難しい重要過程は落葉リター分解無機化量把握である。一般には、リターの分解無機化速度測定には、落葉を入れたリターバッグを現場に置き、その経時変化を調べる方法が一般的である。しかし、尾瀬ヶ原ではニホンジカによる植生攪乱と、洪水氾濫によりリターバッグが攪乱、流出の危険性があることから、現場リターバッグ法は避け、現場で採取したリターの化学分析により把握したリター分解率を、落葉量に乗じて求めることを目指した。しかし、表2-1、表2-2に示したように、各調査地点の坪刈区画内で採取した鮮葉とリターのN量とC/N比は、地点により大きく異なる。この地点による鮮葉とリターの量比変動には、分解度の差異も含まれるが、特に上田代、中田代調査点では、洪水によるリター流出影響が強いと判断された。幸いB1:f1 (My) 地点では、ヤチヤナギ分布密度が高く、洪水による流出影響が少なかったのが原因か、表層のヤチヤナギ枯葉下に分解の進んだ黒褐色の複数のリター層が見いだされたので、表層から丁寧にリターをはぎ取り、3層のリター層が得られた。このリター試料の化学リターにより、表2-1に示したように、表層リターと、下層リターの間に、Aerts (1997) が示すリターと落葉量関係を分解恒数 (k 値) で示す自然関数関係が得られた。表層と下層のリターの分解無機化は並行して進んでいるとの理解と、上述の現場リターの分解恒数は、温帯域湿原について報告されている年間分解恒数 (Aerts, 1997) に近いことから、得られた表層リター分解率を間もなく落葉する鮮葉に、下層リター分解率を、ある程度分解の進んだ現場リターに適用し、求めた無機化量の合算値を、現場の年間無機化量として、表2-1、表2-2に計算結果を示した。

表3には、表2-1と表2-2の12調査地点の植生の葉生産量 (各調査地点の全葉N量) と、土壌微生物の活動による土壌窒素固定量と脱窒量、ヤチヤナギ根粒による窒素固定量、落葉リター無機化量、それらの合計とし土壌圏の窒素再生量をまとめた。再生窒素量で植物生産が維持されるとして算出した循環窒素合計量の葉生産に占める割合は、0.7と循環Nが植物のN要求の7割強を賄っており、他から窒素供給がないと、植生生産は窒素不足で制限される結果となる。そこで、“普通預金量”に相当する土壌根圏の窒素量を見ると、土壌中の可利用窒素の葉生産への関与度は、上田代と下田代 S:f1 (My) 地点以外は、貢献度は非常に少ない。循環窒素は根圏を通じ

て駆動されるので、根圏のN収支は、“銀行預金高”は少なく、“運転資金の出し入れ”が大きい状態にあると判断した。

このような“緊縮財政状態”にある土壌生態系の窒素動態においては、降水による外部からの窒素負荷は、葉生産に大きな影響があると判断される。この降水負荷影響を評価するため、降水窒素負荷量を、山ノ鼻の降水量観測値と、尾瀬ヶ原降水の窒素測定結果を用い評価した。降水量データとしては、日本気象協会の西村・吉弘(2008)がまとめた尾瀬山ノ鼻気象観測点における過去30年間の気象観測記録から、1990～2006年の平均降水量平均2,028 mm 年⁻¹を用いた。降水に含まれるN量のデータとしては、群馬県衛生環境研究所の氏家敦雄らが進めた降雪、降雨のN,P含量測定結果報告書から、尾瀬ヶ原の降雪と降雨水のN含量平均値0.32 mgを用いた。これら報告値をもとにした計算により、尾瀬ヶ原への年間のN供給量は、7.2 gN m²y⁻¹と見積もれる。この降水によるNの外的負荷は植生土壌のN循環に付加されるので、その合計量の植物葉生産への影響を、表3の最右欄に示した。ほとんどの地点において、降水による窒素負荷を加えた循環N量は、上田代、中田代、下田代の植物葉生産を賄っていると判断される。この降水による窒素負荷の植生生産への貢献は、降水による窒素供給は、尾瀬の植生生産維持に不可欠な過程であることを示している。

尾瀬の植生生産に重要な役割を演ずる植生土壌生態システムを通じて起こるN循環に影響するもう一つの重要な外的インパクトは、集中豪雨時の洪水氾濫水による窒素負荷である。今回の学術調査中は、洪水の調査機会はなかったが、湿原洪水は、河川水異常増加による湿原内への氾濫水の侵入であることから、氾濫時河川水の窒素含量増加から、洪水時の湿原への影響を予測できる。牧野ほか(2010)が東京都の水源林で進めた調査結果によると、大雨後の出水時には河川水のNO₃-N濃度が3倍ほど増加するが、出水がやむと短時間で平常値に戻る。尾瀬ヶ原では豪雨後、湿原に流れ込んだ氾濫水で、水位が2 m強になることがあるが、数日で元に戻る。NO₃-N濃度増加の植生促進効果の検証は、今後の実地調査が必要であるが、窒素濃度の増加があるならば、湿原への窒素負荷増をもたらす、湿原植生への影響が強まると考えられる。今後、洪水発生時の湿原窒素収支の定量的調査が不可欠である。

4. 尾瀬生態系植生への洪水影響と湿原保全に向けての今後の課題。

本論文は、第4次尾瀬総合学術調査の一環として、尾瀬ヶ原にて頻発化する洪水が植生土壌生態系へ与える影響把握のために、土壌植生調査班が尾瀬ヶ原の泥炭土壌植生システムの動態を調査した結果である。重要調査結果は、以下5点にまとめられる。

- (1) ヨッピー川への上ノ大堀川流入点近くの上田代2調査地点において、泥炭水位変動を10か月長期記録調査した結果、40 cmに及ぶ大きな水位変動が観察され、今後の湿原水位評価における大きな水位変動影響評価の必要性が理解された。
- (2) 上田代湿原のバンクホロー凹凸域における1 m刻みのライントランセクト調査により、水位変動に対応した酸化還元電位、NO₃⁻、Fe²⁺イオン量、脱窒活性の変動が見られ、泥炭土壌環境は湿原水位により大きく変動することが示された。
- (3) ヤチヤナギが高密度分布する下田代湿原の湿原凹地は、土壌のリン含量が高くTC値、C/N値が低いことから、過去に洪水により運ばれた土砂とリンが、湿原凹地に沈積した結果と推論された。この推論を確認するため、ヨッピー川沿いの中田代湿原で行った調査により、土砂流入影響指標となるアブラガヤ生育地は、ヤチヤナギ密度が高く、土壌リン含量が高く、TC値とC/N比が小さいことから、洪水発生時に流入土砂とリン沈積がヤチヤナギ生育促進することが確認された。
- (4) 下田代ヤチヤナギ生育地で根粒の窒素固定活性と樹高の関係をしらべ、樹高と窒素固定活性の間に一次関数関係があり、根粒窒素固定活動がヤチヤナギ樹木生産を支えていることが示された。
- (5) 尾瀬ヶ原田代の12調査点における植生土壌システムの物質循環システムにおける葉生産と、落葉リターの分解無機化、土壌の微生物活動によるN固定、脱窒活動と、根粒窒素固定活動により構成される一連のN循環の量的検討により、植生生産の7～9割が循環Nにより賄われ、降水に伴う降下Nが、残りの植物生産に必要な窒素必要量を賄っていることが示された。

尾瀬ヶ原湿原では、従来、ヨッピー川と上ノ大堀川に挟まれた上田代には、河川水や地下水で涵養される富栄養的低層湿原が分布し、海拔高度が少し高い中田代や下田代には、降水涵養の貧栄養的な高層湿原が分布すると理解されてきた。現在でも、この理解で尾瀬の湿原特性と

植生分布特性を説明できる部分が残されている。しかし、今回の調査結果は、集中豪雨による洪水発生時における周辺山地からの尾瀬ヶ原への土砂供給が、湿原凹地の泥炭土壌のリン含量を高め、窒素固定能力をもつヤチヤナギの増加をもたらす可能性を示した。今回の土壌植生調査班が行った土壌調査結果をとりまとめた表1が示すように、洪水頻度の高い上田代湿原は、土壌の可給態リン量が多く、ヤチヤナギが分布している。土壌のTC含量とC/N比が低いことは、上田代は洪水時に多くの土砂が供給された湿原であることを示している。重点研究グループの永坂ほか（2021）が報告した上田代のバンクホロー域隣接の池塘の池底堆積物におけるリン量と灰分量の間の密接な量関係は、上田代泥炭土壌の高いリン含量は、洪水氾濫時の流域からの土砂供給によることを実証している。本調査で見出された洪水に伴う湿原への陸からの物質供給の湿原植生への影響については、今回の第4次尾瀬総合学術調査におけるMurakami and Yoh（2022）の調査においても見出され、尾瀬ヶ原湿原における植生種の分布は、河川水の湿原流入に伴うミネラルの供給状態で大きく支配されることが明らかにされている。

北海道山地河川の河川流量と流下物量の調査を進めた山田ほか（1999）の報告によると、河川流量増加時に流出する物質は懸濁物が主成分である。東京都水源の丹波川で、平水時と出水時の河川水の窒素とリンの移送量とその変動特性を調べた牧野ほか（2010）によると、出水時に流下量が增大する成分は、窒素では硝酸イオン、リンでは微細懸濁物主体の懸濁物質であり、特に80 μ m以下の小粒径の懸濁態リン量が顕著に増加する。懸濁態リンの約50%は鉄と結び付いており、残りはカルシウムなどに結び付き、沈積により湿原土壌のリン含量を高め、植生生育促進に働くと考えられる。

今回の学術調査で測定された泥炭土壌中の可給態リンは、農地の可給態リン量測定に広く使われている弱酸抽出方法で測定されるリンで、カルシウムと結びついた植物可給態リンと理解される（松本ほか，1984）。湿原土壌に沈積している洪水時の供給リンの存在形態と、その湿原植生への影響検討を深めるため、湿原に沈積しているリンの性状と、その植生生産促進効果についての詳細な調査が今後必要であろう。

今回の尾瀬総合学術調査において、土壌・植生システム調査グループが重点を置いた調査項目は、湿原植生生産を支配する湿原土壌の窒素とリンの分布状況と、水位や酸化還元電位変化に伴うそれらの物質量の動きであったが、同時に尾瀬ヶ原で分布が広がりつつあるヤチヤナ

ギの分布と土壌環境の係に併せ注目した。表1にまとめたように、調査地点の根圏（0～20 cm）土壌中の植物可能な（ $\text{NO}_3^- + \text{NH}_4^+$ ）Nと可給態P量は、4.5～100.9 mgN kg⁻¹, 0.3～110.3 mgP kg⁻¹の範囲にあり、可給態N/P重量比は1.0～48.7の範囲にある。ヤチヤナギ生育地に限ると、（ $\text{NO}_3^- + \text{NH}_4^+$ ）Nは11.5～100.7 mgN kg⁻¹、可給態Pは2.6～110.3 gP kg⁻¹、N:P重量比は1.0～5.4の範囲にある。ヤチヤナギ生育地の土壌についてみると、N濃度範囲は、他植生分布域のN濃度範囲と差異がないが、P濃度は、下限濃度がより高く、P/N比は狭い範囲に絞られている。この検討結果から、ヤチヤナギ繁殖地点は、ヤチヤナギ以外の植生生育調査地点に比べ、可給態リン量が高いと判断される。先に論議したように、ヤチヤナギの繁殖地点は湿原凹地であるので、この凹地が洪水時に氾濫水流入により運び込まれた懸濁態リンの湿原沈積を促進し、リン濃度が高くなった湿原土壌がヤチヤナギの繁殖を促進したと判断される。

第1次尾瀬ヶ原総合学術調査において尾瀬ヶ原の植物試料の化学調査を行った山縣（1954）は、尾瀬の採取植物体の化学分析から求めた尾瀬ヶ原植物の窒素とリンの年間必要量を、1.6～8.8 gN m⁻², 0.08～0.45 gP m⁻²と報告している。この報告値をもとに計算すると、尾瀬の植物の窒素とリンの年間要求重量比は19.4～20.4:1となり、本学術調査で測定された湿原土壌の植物可利用の窒素とリンの存在比平均値15.1よりも植物の窒素要求量が多い。今回の学術調査で得られた尾瀬土壌の可利用N:P重量比と、植物の要求N:P重量比の数値比較から判断すると、現在の尾瀬ヶ原の0～20 cm層の土壌は、植物生産に利用可能な窒素が、不足状態にあることになる。

洪水氾濫河川水の湿原内流入に伴う湿原凹地へのリンの沈積が、ヤチヤナギの増殖をもたらす現象には、それなりの原因があると考えられる。先に述べた第1次尾瀬総合学術調査において山縣が行った植物体の化学分析結果を見ると、ヤチヤナギ灰分のリン含量は2.99%と、全植生種の中で最大値を示している。この結果は、ヤチヤナギのP要求が、尾瀬の各種植生種の中できわめて高いことを示しており、リンの外部供給増があるならば、ヤチヤナギの生産活動促進に結び付く可能性が高いことを考えさせてくれる。第1次尾瀬ヶ原総合学術調査時には、分布が広がらなかったヤチヤナギが、第2次尾瀬総合学術調査時にその分布拡大がHogetsu et al.（1982）により報告され、更に第3次尾瀬総合学術調査において、前田ほか（1998）により上田代から、中田代までをカバー

する分布拡大が報告された。先にべたように、尾瀬ヶ原湿原土壌のP量は、上田代と中田代のヨッピー川沿い洪水頻発地帯で高く、ヤチヤナギ粒体の高密度分布域と重なることから、洪水による流域からのリンの流入が、上田代から中田代にわたるヤチヤナギの分布拡大をもたらした要因であるように判断される。

本学術調査が示したように、尾瀬ヶ原は植物生産に必要な窒素とともにリンが土壌に不足状態の生態系であるので、洪水濁水流入に伴うリンの外部供給は、ヤチヤナギの生産活動を活発化させ、その増殖促進をまねいたと判断される。洪水に伴う湿原外からの窒素、リンの供給が土壌環境と植生にもたらす影響のさらなる解明と対策構築には、今後、洪水による湿原への栄養物質の供給、特にリン流入経過と、ヤチヤナギ根粒の窒素固定活動と樹木生産に及ぼすリン負荷影響に関する定量的調査とともに、洪水が尾瀬生態系の窒素循環に及ぼす影響について定量的研究の深化が不可欠である。それら定量的調査の深化により、尾瀬生態系の変化、保全の方向が見えてくると判断する。今後の尾瀬の調査研究進展に大いに期待したい。

謝辞

本稿は、2017年6月から3年に亘り行われた第4次尾瀬総合学術調査の一環として行われた尾瀬ヶ原の土壌植生調査班の調査結果を総説にとりまとめたものである。調査推進に当たり、当調査団の基礎研究部会研究部長鈴木邦雄博士と、重点研究部会の岩熊敏夫博士、および両研究部会の調査員から多くのご助言、ご助力をいただいた。公益財団法人尾瀬保護財団の皆さまには、尾瀬ヶ原の現地調査に必要な国と関係3県、関係市町村への調査許可申請に多大のご尽力をいただいた。千葉大学園芸学部・研究科の学生の皆様には、調査補助者として現地調査推進を支えていただいた。本総論作成にあたっては、編集委員長から絶えざる激励をいただき、調査結果の取りまとめ深化を図ることができた。ここに記して深謝する。本調査は、第4次尾瀬総合学術調査の一環として、環境省の生物多様性保全推進事業費（群馬・福島・新潟3県、東京電力協力）を用いて行われた。

引用文献

Aerts, R. (1997) Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems, A triangle relationship. *Oikos*, **79**, 439-449.

青井 透, 森 邦弘, 平野太郎 (2004) 首都圏から飛来する大気汚染物質（窒素化合物）と越後山脈周辺の雨水及び沢水の窒素濃度との関係. 環境工学研究論文集, **41**, 97-104.

Bowden, W. B. (1987) The biogeochemistry of nitrogen in freshwater wetlands. *Biogeochemistry*, **4**, 313-348.

Crocker, L. J. and C. R. Schwintzer (1993) Factors affecting formation of cluster roots in *Myrica gale* seedlings in water culture. *Plant and Soil*, **152**, 287-298.

土壌養分測定法委員会 (1970) 土壌養分分析法. 養賢堂, 東京.

土壌環境分析法編集委員会 (1997) 土壌環境分析法. 博友社, 東京.

波田善夫 (2020) アブラガヤ

<http://hadO.big.ous.ac.jp/plantsdic/angiospermae/monocotyledoneae/cyperacea/aburagaya/aburagaya.htm> (2020年12月20日時点)

宝月欣二, 市村俊英, 堀 正一, 大島泰行, 笠永博美, 小野 和, 高田和男 (1954) 尾瀬ヶ原. 湿原の植物生態学的研究. 尾瀬ヶ原, (尾瀬ヶ原総合学術調査団編): 313-400. 日本学術振興会, 東京.

Hogetsu, K., Y. Oshima, and M. Sakamoto (1982) Nitrogen metabolism of the vegetation and pool in the Ozegahara Moor. In Hara H. (eds.) *Ozegahara: Scientific Researches of the highmoor in Central Japan*: 263-276. JSPS, Tokyo.

Inubushi, K. and I. Watanabe (1987) Microbial biomass nitrogen in anaerobic soil as affected by N-immobilization and N_2 -fixation. *Soil Science and Plant Nutrition*, **33** (2), 213-224.

Inubushi, K., H. Naganuma, and S. Kitahara (1996) Contribution of denitrification and autotrophic and heterotrophic nitrification to nitrous oxide production in Andosols. *Biology and Fertility of Soils*, **23**, 292-298

岩熊敏夫, 野原精一, 竹原明秀, 安類智仁, 加藤秀男 (1998) 尾瀬ヶ原中田代の土壌環境と植生. 尾瀬ヶ原の総合研究, (尾瀬総合学術調査団編): 258-273. 尾瀬総合調査団, 前橋.

金井弘夫 (1998) 尾瀬ヶ原の池塘成因, 水性植物5種の分布消長. 尾瀬の総合研究, (尾瀬総合学術調査団編): 377-471, 尾瀬総合学術調査団, 前橋.

気象庁 (2017) 気候変動監視レポート 2016. 89pp. <http://www.data.jma.go.jp/cpdinfo/monitor/index.html>. (2021年6月23日時点)

国土地理院 (2021) GSI Maps, <http://maps.gsi.go.jp>. (2021年6月23日時点)

前田 顕, 大森威宏, 山村靖夫, 堀 良雄 (1998) 尾瀬ヶ原におけるヤチヤナギの生態学的研究. 尾瀬の総合研究, (尾瀬ヶ原総合調査団編): 318-375, 尾瀬総合学術調査団, 前橋.

牧野育代, 矢作祐司, 大井周一 (2010) 河川流域における平水時と出水時の流出成分特性に関する分析化学的

- 考察. 水工学論文集, **54**, 1213-1218.
- 松本泰彦, 須永文雄, 山田正幸 (1984) 土壤中の可給態及び水溶性リン酸の測定条件. 群馬県農業研究, A 総合, **1**, 35-40.
- Murakami, H., and M. Yoh (2022) Interstitial water chemistry and soil particles determine vegetation in Ozegahara mire, Japan. *Limnology*, **23**, 195-205.
- 内藤俊彦, 木村吉幸, 浜口絵夢 (2007) ニホンジカによる植生攪乱とその回復. 尾瀬の保護と復元 (特別号) 福島県, 205-233.
- 永坂正夫, 福原晴夫, 高野典礼, 藤原英史 (2021) 尾瀬ヶ原湿原におけるヒツジグサ (*Nymphaea tetragona* Georgi) の特徴的池漕内分布の分析. 陸水学雑誌, **82**, 189-201.
- 西村 満, 吉弘雅士 (2008) 尾瀬山の鼻地区の気象 30 年. 尾瀬の自然保護 (尾瀬国立公園誕生記念号), 187-199. 尾瀬の保護と復元 (特別号) 福島県, 205-233.
- Ohmori, T., Y. Yamamura, and Y. Hori (2009) Distribution patterns of *Myrica gale* var. *tomentosa* admits relationship to microtopography in the Ozegahara Mire, central Japan, *Vegetation Science*, **26**, 1-8
- 尾瀬ヶ原総合学術調査団 (1954) 尾瀬ヶ原. 尾瀬総合学術調査団研究報告. 日本学術振興会, 841pp.
- 阪口 豊 (1989) 尾瀬ヶ原の自然史, 景観の秘密をさぐる. 中央公論社. 東京.
- 阪口 豊, 相馬秀廣 (1998) 尾瀬ヶ原の地学的諸問題. 尾瀬の総合研究, (尾瀬総合学術調査団編): 85-106, 尾瀬総合学術調査団, 前橋.
- Sakaguchi, Y. (2005) *The Ozegahara mire*. The striking features and genesis of a natural historical heritage of Japan. Personal Publication, 90pp.
- 阪口 豊 (2007) 尾瀬ヶ原の水分環境と泥炭環境. ケルミシュレンケ複合体の成因について—特異的な空中写真から読み解けたこと. 尾瀬の自然保護, **30**, 1-24.
- Sakamoto, M. (1982) The chemical composition of pool waters on the Ozegahara Moor and its ecological significance. In Hara, H. (eds.) *Ozegahara. Scientific Researches on the Highmoor in Central Japan*: 243-261, JSPS, Tokyo.
- 重田 遥 (2019) 尾瀬ヶ原における環境変化が窒素動態に及ぼす影響. 千葉大学大学院園芸学研究科修士論文, 平成 31 年 3 月提出. 千葉大学大学院環境園芸学専攻生物生産環境学コース
- 重田 遥, 中山絹子, 八島未和, 犬伏和之, 坂本 充 (2021) 尾瀬ヶ原における泥炭土壌系の物理化学性状. 窒素代謝特性と洪水影響. 陸水学雑誌, **82**, 239-256.
- Shigeta, H., K. Nakayama, K. Inubushi, M. Yashima, and M. Sakamoto (2022) Effects of mire disturbance by Sika deer on nitrogen fixation and denitrification in Ozegahara Mire, Japan. *Soil Science and Plant Nutrition*, **68** (1), 35-40.
- Sprent, J. I., R. Scott, and K. M. Perry (1978) The nitrogen economy of *Myrica gale* in the field. *Journal of Ecology*, **66**, 657-668.
- 氏家敦夫, 矢島久美子, 田中昭雄, 原 義彦 (1984) 尾瀬地区の降雪, 降水の化学成分, 群馬県衛生環境研究所年報, **16**, 116-120.
- Vitousek, P. M., R. W. Howarth (1991) Nitrogen limitation on land and in the sea; How can it occur? *Biogeochemistry* **13**, 87-115.
- Vitousek, P. M., Hättens., O. Lydia and A. Steven (2002) Nitrogen and nature. *Ambio*, **31**, (2), 97-101.
- 和崎 淳 (2006) クラスター根形成による植物の養分獲得戦略. 化学と生物, **44** (6), 420-423.
- 山田敏郎, 清水達雄, 井上隆信, 橘 治国 (1999) 降雨における森林集水域からの水質成分負荷特性. 環境工学研究論文集, **36**, 217-224.
- 山縣 登 (1954) 地球化学から見た尾瀬ヶ原の研究. 尾瀬ヶ原, (尾瀬総合学術調査団): 134-154. 日本学術振興会, 東京.
- 楊 宗興, 鶴田治雄 (1998) 泥炭における嫌氣的窒素固定. 尾瀬の総合研究, (尾瀬総合学術調査団編): 230-243. 尾瀬総合学術調査団, 前橋.
- 吉井広始, 鈴木伸一, 片野光一, 大森威宏 (2014) 2011 年 7 月豪雨とケルミシュレンケ複合体について. 尾瀬の自然保護, **36**, 1-14.