日本における森林生態系の物質循環と森林施業との関わり

柴田 英 昭^{*1}・戸田 浩 人²・福島慶太郎^{3,4}・谷 尾 陽 一⁴・高 橋 輝 昌⁵・吉 田 俊 也⁶

日本の森林生態系における物質循環と森林施業の関わりについて、既往研究をレビューした。これまで、森林伐採が物質循環や水質形成に及ぼす影響については、伐採後に樹木の養分吸収が低下することによって、河川へ硝酸態窒素が溶脱することが示されてきた。一方、北海道北部における伐採後の林床植生による窒素養分吸収や、関東北部での火山灰土壌における硝酸吸着、流域水文過程に伴う河川水質変化など、日本における特色あるプロセスについて報告されている。また、急傾斜地における森林施業の結果として斜面崩壊が生じることで、流域生態系の水文・水質形成過程が影響されることも示唆された。さらに、河畔緩衝域での窒素除去、河川流路内での栄養塩スパイラル、里山における森林管理と物質循環変化など、生態系境界域での研究が重要であることが指摘されている。今後は、地域ごとの特性を考慮に入るとともに、施業影響下での物質循環モデルのパラメタリゼーションなどをさらに推し進めることが重要である。

キーワード：河川水質、森林伐採、生物地球化学、窒素循環、土壌養分

Hideaki Shibata,^{*1} Hiroto Toda,² Keitaro Fukushima,^{3,4} Yohichi Tanio,⁴ Terumasa Takahashi,⁵ and Toshiya Yoshida⁶
(2009) Relationship between Biogeochemical Processes and Forest Management in Japanese Forest Ecosystems. *J. Jpn. For. Soc.* 91: 408–420. We reviewed the research articles to understand the current findings and to suggest the future directions on relationship between biogeochemical cycling and forest practices in Japan. The studies on the effect of forest harvest on the biogeochemical cycling in forest has been mainly conducted using the manipulation experiments in forested basin, indicating that the tree cutting caused the significant nitrate leaching to stream due to the absence of nutrient uptake by trees. However, the unique processes in Japanese forest ecosystems has been also reported such as the role of nutrient uptake by understory vegetation after the tree cutting in northern Hokkaido, nitrate absorption in volcanic ash soil in northern Kanto region, and fluctuation of stream chemistry associated with basin hydrological processes during the last decades. In steeper slopes in southern Kinki region, it was suggested that the land slide after the forest practices has strong impact on the following hydrological processes and stream chemistry. The biogeochemical hot spots in the boundary of each ecosystem such as riparian buffer, nutrient spirals in stream channel, nutrient cycling in “SATOYAMA” region would be great concern for further understandings. It would be necessary to promote the studies on the parameterization in the ecosystem process model under the effect of forest practices with attention to their regional differences.

Key words: biogeochemistry, forest harvest, nitrogen cycling, soil nutrient, stream chemistry

I. は じ め に

森林は木材や林産物等の生産のみならず、気候制御や水質形成、土壌保全など、さまざまな公益的機能を有している。これらの機能は生態系における物質循環と密接な関係のもとで形成されているため (Schlesinger, 1997)、何らかの自然的要因や人為的要因によって生態系の物質循環系が攪乱されると、それに伴い生態系機能が変化することが予想されている (Likens *et al.*, 1970; Swank *et al.*, 2001; 山谷, 1993)。人為的要因の中でも森林施業に伴う物質循環

の攪乱や、それに伴う公益的機能の変化については依然として未解明な点が多いため、国内外でさまざまな研究が展開されている (Fukuzawa *et al.*, 2006; Moore and Wondzell, 2005; Feller, 2005; Fahey *et al.*, 2005)。また、森林施業とともに地球温暖化や大気汚染、台風などの気象攪乱といった外部環境変化がもたらす森林への生理・生態的な応答も物質循環に大きな影響を及ぼすことになる (Gundersen *et al.*, 2006)。したがって、森林施業によって木質系資源の供給を確保するとともに、森林の公益的機能を保障するためには環境負荷を考慮した森林施業を科学的データに基づ

* 連絡先著者 (Corresponding author) E-mail: shiba@fsc.hokudai.ac.jp

¹ 北海道大学北方生物圏フィールド科学センター北管理部 〒096-0071 名寄市字徳田250 (Northern Forestry Research and Development Office, Field Science Center for Northern Biosphere, Hokkaido University, 250 Tokuda, Nayoro 096-0071, Japan)

² 東京農工大学大学院農学府自然環境保全学専攻 〒183-8509 府中市幸町3-5-8 (Graduate School of Agriculture, Tokyo University of Agriculture and Technology, 3-5-8 Saiwai-cho, Fuchu 183-8509, Japan)

³ 京都大学フィールド科学教育研究センター 〒606-8502 京都市左京区北白川追分町 (Field Science Education and Research Center, Kyoto University, Oiwake-cho, Kitashirakawa Sakyo, Kyoto 606-8502, Japan)

⁴ 京都大学大学院農学研究科森林科学専攻 〒606-8502 京都市左京区北白川追分町 (Graduate School of Agriculture, Kyoto University, Oiwake-cho, Kitashirakawa Sakyo, Kyoto 606-8502, Japan)

⁵ 千葉大学大学院園芸学研究科緑地環境学コース 〒271-8510 松戸市松戸648 (Graduate School of Horticulture, Chiba University, 648 Matsudo, Matsudo 271-8510, Japan)

⁶ 北海道大学北方生物圏フィールド科学センター雨龍研究林 〒074-0741 北海道雨竜郡幌加内町母子里 (Uryu Experimental Forest, Field Science Center for Northern Biosphere, Hokkaido University, Moshiri, Horokanai, Uryu-gun, Hokkaido 074-0741, Japan)

(2009年5月1日受付; 2009年7月30日受理)

いて展開していくことが重要である。たとえば、物質循環に関する影響要因をモデル化し、環境変動や森林施業による森林生態系からの窒素流出を予測する試みがなされている (Forsius *et al.*, 1997; Aber *et al.*, 2002)。しかし、欧米を中心に構築されたモデルでは、気候・地質・植生などが違うため物質循環特性も異なり、日本もしくは東アジア地域における物質循環モデルへ再構築する必要がある (Ohte *et al.*, 2001)。こうした、予測モデルや科学的な指針を構築するためには、森林施業、物質循環、環境応答それぞれの分野における成果を結集して議論を積み上げていく必要がある。

以上のような背景のもと、日本における現時点での研究の到達点と、今後の方向性を議論するために第 119 回日本森林学会大会 (東京農工大学、府中市) においてテーマ別セッション「環境変動下における物質循環と森林施業の関わり」を開催した (柴田・戸田, 2008)。大会当日は口頭 13 件、ポスター 6 件の研究発表があり活発な意見交換や議論が行われた。本報ではテーマ別セッションでの発表内容や総合討論をもとに国内外での関連研究のレビューと事例研究の紹介を行い、現時点で研究が不足している点や今後の課題について議論する。

以下ではまず森林施業と物質循環の関連性について植生-土壌系の内部循環と水質形成に着目して既往研究をレビューする。その後、北海道北部、関東北部、近畿南部における地域特有の問題点について事例研究を紹介する。また、施業による物質循環の変化に伴う生態系外への養分流や、河川生態系への影響を評価するためには、土壌から河川へ流出した後の成分動態を明らかにすることも重要である。そのため、各地の研究事例紹介に引き続き、河川流路内での水質変化に関するレビューを行う。さらに、人間活動と自然生態系のエコトーンとして「里地里山」の問題を取り上げ、そこでの物質循環と施業影響の特色について議論する。

今後の展開として、地域的な条件の違いを考慮に入れつつ、施業影響下での物質循環研究に求める点を議論し、現時点で研究が不足している点と今後の研究ニーズについて述べることとする。

II. 森林施業に伴う生態系内部循環の変化

森林生態系においては所与の気候、立地条件のもとに形成された植生-土壌-微生物系での物質循環が、森林施業という人為インパクトのもとにどのような変動を生じるのかという点について多くの研究が行われてきた。一般に温帯林では窒素制限にあることから (Vitousek and Howarth, 1991)、未撈乱の森林生態系では樹木と微生物が窒素養分をめぐる競争関係にあるため、伐採によって樹木の養分吸収が停止すると、硝化菌の基質であるアンモニウムイオン (NH_4^+) の有効性が高まると考えられている (Holmes and Zak, 1999)。したがって、伐採によって林冠が開放され、直達日射の増加による地温上昇も硝化など微生物の窒

素代謝を促進することが指摘されている。また、伐採撈乱が土壌の養分動態に与える影響は、およそ 100 年程度続くことも示されている (Goodale *et al.*, 2000)。日本においては、山谷 (1993) によって冷温帯の代表的なブナ林、ヒバ林、スギ林、アカマツ林を対象として森林伐採前および皆伐後 30 年間にわたって土壌の化学性の変化が調査された。その結果、伐採後の土壌養分の動態は堆積腐植層 (O 層) の堆積量や分解速度などの状態や林床植生の繁茂状態に大きく左右されることを示し、伐採後 30 年を経過した土壌においても伐採前のものとは大きく異なっていることを報告している。また、米国北東部に位置するハーバード・フォレスト内の広葉樹二次林における Aber *et al.* の一連の研究 (Aber *et al.*, 1997, 2002 など) では、19 世紀での農業活動の影響が現在での広葉樹二次林での窒素循環に影響している点について生態系プロセスモデルや長期モニタリングから明らかにされている。このことは、現時点では天然林として成立している生態系を評価する際、過去の長期的な生態系履歴を考慮に入れることが重要であることを示唆している。IV.5. で述べる日本における「里山」における物質循環と施業影響を考える上でも参考となる研究事例といえよう。

日本の森林面積の約 41% を占める人工林では、天然林や二次林と異なり、多くの場合自然植生と異なる樹種を一斉に植栽し、地拵え・施肥・下刈り・枝打ち・間伐など集約的な施業を通して植栽木を生育させていく施業体系をとる。日本の人工林の多くは水源域に分布するため、木材生産の場としてだけではなく水源涵養・水質浄化の場や土壌保全の場としても重要である。同時に昨今の地球温暖化問題を背景に、 CO_2 吸収の場としても期待されており (森林・林業白書, 2008)、人工林施業が物質循環に与える影響を解明することが急務である。たとえば、北関東地方のスギ人工林で行われた研究では、下刈りされた草本類や枝打ちで落とされた枝葉などが土壌分解系を通じて林分の養分動態に影響を与えることが示されている (生原ら, 1983, 1985; 高橋ら, 1995)。また、高知のヒノキ林では 50% 間伐区 (間伐材は搬出) の方が対照区よりも、植物の生葉、リター窒素濃度に加え、土壌の窒素無機化速度が高く、間伐によって植生-土壌間の窒素内部循環速度が早まる可能性が示された (Inagaki *et al.*, 2008)。このように、人工林の育成に係る管理は、単に競争する植生の除去や植栽木の適正な密度管理を果たすだけでなく、植生-土壌間の内部循環系の変化を通して、施業後の林分そのものの発達過程にも影響を与えることになる。また、近年では針葉樹人工林の複層林化や広葉樹の導入なども提案されている。このような施業に伴う林相・樹種変化が物質循環へ与える影響に関してはいまだ研究例が十分でないが、針葉樹人工林と広葉樹二次林や天然林の間で物質循環を比較した例については国内外合わせて多く存在する。たとえば、針葉樹と広葉樹では、降雨が樹幹を通過して形成される林内雨の質 (Shibata and Sakuma, 1996; Kristensen *et al.*, 2004; Levina

and Frost, 2006) や、生葉・リターの養分含有率が異なり (堤ら, 1968; 河原, 1971; Reich *et al.*, 1997; Booth *et al.*, 2005), 土壌での窒素無機化速度や養分蓄積および溪流への窒素流出など, 物質循環にも違いが出るのが指摘されている (Ollinger *et al.*, 2002; 市川ら, 2003a; Lovett *et al.*, 2004)。

森林生態系内部での物質循環変化は, 結果として土壌から河川へと流出する水質成分の濃度形成や流出量にも密接に関係するであろう。そこで次節では, 森林施業に伴う河川水質の変化に焦点をあて, その要因やメカニズムについて既往の研究事例をレビューする。

III. 森林施業が河川水質に及ぼす影響

森林の皆伐は森林生態系の物質循環を改変させ, その結果渓流水質が変化することがこれまでの国内外の多くの研究から明らかにされている (Bormann and Likens, 1979; Swank, 1987; Haibara and Aiba, 1990; Gundersen *et al.*, 2006)。なかでも 1960 年代に行われた米国北東部ニューハンプシャー州のハッパード・ブルック実験林における皆伐実験は広く知られており (Likens *et al.*, 1970), 伐採に伴う樹木の養分吸収停止と土壌微生物の硝化促進によって高濃度の硝酸態窒素 (NO_3^-) が多量に河川へと流出することが明らかとなっている。日本国内でもスギ人工林の皆伐によって渓流水の NO_3^- 濃度が急激に上昇する現象が多数報告されている (Haibara and Aiba, 1990; Kunimatsu *et al.*, 2003; 浦川ら, 2005; 福島・徳地, 2008)。

物質循環が変化した結果として生成される河川水質の伐採影響について北米やカナダでの既往研究をレビューした Feller (2005) は, 影響の違いに及ぼす要因として, 伐採強度, 河畔緩衝帯の有無, 伐採後の地表処理の内容, 植生回復速度, 伐採前の土壌肥沃度や緩衝容量などを挙げている。実際, 皆伐の際に渓畔林や水辺林を残すことによって渓流水質への影響が緩和されることも現地でのさまざまな操作実験などから明らかにされている (Norris, 1993; Lauren *et al.*, 2005; 森林施業研究会, 2007)。また, 北米のテーダマツ人工林では皆伐によって土壌の窒素無機化速度・硝化速度とも上昇し, 窒素流出が増加する要因となることが示された (Vitousek and Matson, 1985)。しかしながら, 林床に落葉よりも炭素/窒素 (C/N) 比の高い伐採枝条が残された場合, 微生物による窒素不動化が促進されるため, 溪流への窒素流出が遅れる可能性が指摘されている (Vitousek and Matson, 1985)。

森林伐採によって硝化が高まると, その反応過程で土壌中にプロトン (H^+) が生成されるため, 土壌からカルシウムなどのアルカリ金属, アルカリ土類金属 (以下では塩基性カチオン) が溶脱される (Likens *et al.*, 1970, 1998)。それによって土壌 pH が低下すると塩基性カチオンのみならず, 生物に有害なアルミニウムの溶解や, 硫酸イオンの交換・吸着反応が変化すると考えられている (Schlesinger, 1997)。日本においては, 火山など比較的若い地質を母材としていることから土壌の酸中和容量が高く (Shibata *et*

al., 2001a; 柴田, 2004), 河川水の pH はほぼ中性に保たれている (戸田ら, 2000; Koshikawa *et al.*, 2007)。したがって, 日本における伐採に伴う pH 変動は米国北東部や北欧のポドゾル地帯とは異なることが予想されるものの, 事例研究は依然として限られている (Fukuzawa *et al.*, 2006; 福島・徳地, 2008)。

伐採後の植生回復に伴い樹木の窒素吸収が増加することで, 河川水中の NO_3^- 濃度が伐採前のレベルまで戻ることが知られている (Pardo *et al.*, 1995; Martin and Hornbeck, 2000)。たとえば, イギリスのベイトウヒ人工林の例では, 皆伐直後から NO_3^- 濃度が上昇し, 植林後 5 年でほぼ皆伐前のレベルに戻った (Reynolds *et al.*, 1995; Neal *et al.*, 2003)。一方で, 塩化物イオン濃度は皆伐直後から低下し, 5 年経過しても非皆伐区よりも低い状態が続いたことから, 皆伐によって蒸発散量が減少し, 渓流水中の溶存物質濃度が希釈されることが示された (Reynolds *et al.*, 1995)。Swank *et al.* (2001) は米国アパラチア山脈南部におけるコウィータ水文試験地での皆伐実験の結果から, 伐採後十数年後に河川水の NO_3^- 濃度が伐採直後のレベルまで再び上昇したことを報告している。その原因としては植生遷移に伴う枯死木の増加や窒素吸収の低下, 伐採時に生じた枯死根の長期的分解の影響について考察している。このことは森林伐採が物質循環に与える影響が, 樹木の養分吸収や硝化基質の有無だけでなく, 攪乱後の植生群集動態の変化や長期的な有機物分解特性の影響に関わっていることを示唆している。また, コウィータ水文試験地では伐採直後の NO_3^- 濃度ピークも比較的低く (十数 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$), 気候や生態系タイプの違いによって伐採影響が異なることを示唆している。

これまで述べてきたように, 森林施業はさまざまなプロセスや要因によって物質循環や河川水質を変化させることが知られてきた。一方で, その変化パターンや変化要因については地域的な立地環境や生物要因などによって異なることも示されてきた。そこで, 以降では日本各地における特徴的な地域研究, 里山里地の問題, 河川内での水質変化研究の動向についてレビューし, 今後の展開へとつなげたい。

IV. 各地における事例研究の紹介

1. 北海道北部の掻き起こしや森林伐採が物質循環に及ぼす影響

北海道北部は冷温帯に属しており, 主要な林相は冷温帯針広混交林である。この地域の特色は気候が多雪寒冷であることと, 林床植生としてチシマザサ (*Sasa kurilensis*) やクマイザサ (*Sasa senanensis*) が密生していることである。したがって, この地域では森林施業を実行する上で, 物質循環の観点からもこれらの特性を考慮に入れることが重要である。

ササが密生すると林床へ到達する光量が減少し, 樹木の発芽や実生の定着を抑制するため, この地域での樹木

の天然更新には倒木の存在やササの一斉枯死などが深く関わっていると考えられている (Kudoh and Ujiie, 1990; Noguchi and Yoshida, 2004)。そのため、ブルドーザーなどの重機を用いてササを根系と表土ごと除去することで、樹木の天然更新や苗木の植栽を補助する施業が実施されてきた (Yoshida *et al.*, 2005; Resco de Dios *et al.*, 2005; 図-1)。この施業法は「掻き起こし」や「地掻き」施業と呼ばれ、とくにササが密生する北海道北部では広く用いられている (梅木, 2003)。しかしながら、掻き起こしに伴う物質循環の変化や、それが土壤養分動態に及ぼす影響についてはあまり調べられていなかった (小澤・柴田, 2004)。そこで、Ozawa *et al.* (2001a) や、柴田ら (2007) は北海道大学雨龍研究林において掻き起こしに伴う土壤溶液組成の変化について研究を行い、掻き起こしによって土壤からの NO_3^- 溶脱ポテンシャルが高まることを明らかにしている。掻き起こしによるササ除去によって植生の窒素吸収が止まり、直射日光によって地温が上昇することから微生物による無機化と硝化が進むため、表層土壤における土壤溶液中の NO_3^- 濃度が $100 \sim 200 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 程度まで上昇した (図-2; Ozawa *et al.*, 2001a)。この NO_3^- 濃度の上昇は、既往の研究における樹木皆伐後の土壤養分、河川水質の変化と同様の傾向であるものの、掻き起こし施業特有の影響としては、微生物のエネルギー源としての有機物が除去されることによる、土壤微生物の窒素有機化の低下も強く関係していることが示されている (柴田ら, 2007)。このように、掻き起こしによる土壤養分動態の変化は、更新稚幼樹や植栽木への窒素養分供給という正の効果のみならず (Yoshida *et al.*, 2005)、地下水や河川水の富栄養化ポテンシャルを増加させるという負の効果をもたらすことが示唆された (小澤・柴田, 2004)。また、これらの地域は多雪地帯であることから、このような施業攪乱による土壤からの河川への物質溶脱については、生物活動が低く、多量の水が移動する融雪時期に集中することが明らかになっている (柴田ら, 2002; Ozawa *et al.*, 2001a, b)。

この地域での森林伐採は冬季の積雪上で実施されることが多い (吉田・野口, 2004)。冬季はササが積雪で覆われることから、重機の移動や伐採木の搬出が容易であり、また伐採作業に伴う地表攪乱が少ないこともメリットとして挙げられている。Fukuzawa *et al.* (2006) は、北海道大学天塩研究林における皆伐実験から、流域内のすべての樹木が伐採された場合でも林床にササが残存することによって土壤窒素が吸収され、河川への NO_3^- 溶脱が抑制されることを明らかにした (図-2)。このことは、北米等で広く知られている流域皆伐後における河川水中の著しい硝酸態窒素濃度の上昇 (Likens *et al.*, 1970 など) とは大きく異なる結果であり、林床植生の量の重要性が示されたといえる。

このように北海道北部における多雪気候やササ林床をもつ生態系という特色は、森林施業に伴う物質循環の変化を考える上で欠かすことのできないファクターである。したがって、森林施業過程におけるササの取り扱い、生態系

図-1. 北海道北部の森林地域で実施されているブルドーザーを用いた掻き起こし施業の一例 (撮影：吉田俊也)

図-2. 北海道北部の天然林施業におけるササの取り扱いが土壤溶液や河川水の硝酸濃度に及ぼす影響

上図は掻き起こし処理区と対照区 (林地・ササ地) における土壤溶液 (上図左: 10 cm 深, 上図右: 40 cm) の硝酸濃度比較 (異なるアルファベットは有意差 ($p < 0.01$) を示す。Ozawa *et al.* (2001a) より)。下図は流域全体の樹木皆伐とササ筋刈り (流域の 50%) 前後における河川水の硝酸濃度変化 (Fukuzawa *et al.* (2006) を一部改変)。

の物質循環変動や水質変化を予測する上で特に重要である。しかしながら、ササが生態系の物質循環に果たす役割については、リター分解特性や養分吸収・炭素固定の観点など、依然として不明な点も残されている (Tripathi *et al.*, 2005, 2006)。

北海道北部は多雪寒冷な天然林における施業を中心としており、その特徴は本州以南におけるスギ・ヒノキ人工林施業とは大きく異なるものであろう。そこで以下では、日本での典型的な人工林施業と物質循環の関係を理解するために、関東北部と近畿南部の人工林生態系における研究事例についてレビューする。

2. 関東北部の物質循環における大気汚染や森林施業の関わり

関東地方は、関東平野を中心として北と西に高峻な山地が連なり、東北および中部地方に形成された自然の壁に挟まれている。関東北部の山地は、古生代から中生代に形成された古期岩類や、新第三紀後期から新四紀初期の諸火山から成っている。山地の大部分は褐色森林土に覆われ、土地生産力が高く、スギ・ヒノキの人工造林が広く行われている。特に、山地の斜面下部や谷筋に分布する弱湿性褐色森林土は、スギ人工造林の最適地である。首都圏に比較的近いこれらの地域には、山地に森林資源、足尾銅山などには地下資源、利根川水系をはじめとした水資源など、豊富な天然資源が存在している。一方、近年では、首都圏からの大気汚染物質が季節風によって関東北部に流れ込み、スギ衰退地域における大気汚染との関係を示唆した報告がされている (Takamatsu *et al.*, 2001; Sase *et al.*, 1998; Sekiguchi *et al.*, 1986; 関口, 1987; 堀田, 1991)。

足尾山地の南、赤城山の東に位置する群馬県みどり市にある東京農工大学フィールドミュージアム (FM) 大谷山および草木では、さまざまな森林施業が物質循環に及ぼす影響について調査されている (生原ら, 2008)。特に、FM 大谷山では対照流域法を用いた小流域試験地が設けられて以降 30 年間、スギ・ヒノキ人工林小流域への降水・渓流水による物質の流入・流出が調査されるとともに、森林施業と物質循環に関する研究がなされてきた (たとえば、Haibara and Aiba, 1990)。小流域試験地では樹木伐採、植栽、下刈り、枝打ち、間伐、施肥などの各種施業が実施されてきた (各流域での施業履歴の詳細等は戸田ら (1991)、生原ら (2008) 等を参照されたい)。

人工林を皆伐・再造林することで、林木による養水分吸収量が減少するとともに、土壌の攪乱や有機物の分解促進が生じることによって、渓流への物質流出量が増加することが示された (相場ら, 1981)。とりわけ流出量変化が大きい物質は NO_3^- であり、皆伐による土壌窒素の無機化および硝化の促進が著しく、硝化に伴う H^+ 生成でカルシウムイオンやマグネシウムイオンの流出が促された (生原, 1994)。伐採・植栽後は下刈りや施肥などの施業が連年行われてきたが、造林木の成長にともなって対照流域に対する過剰な養水分の流出が減少し、10 年生では若干多い程度まで低下し、15 年生では影響がほとんどなくなった (生原ら, 2008)。

関東北部の山地では、皆伐直後の下層植生量は少ないものの 2 年目から増加し (杉浦, 1977)、養分量として 50 kg ha^{-1} もの窒素やカリウムが下層植生に含まれている (相場ら, 1981; 高橋ら, 1995)。この下層植生の養分量は造林木と競合するとも考えられるが、新植木の養分吸収量の少ない期間において、下層植生による養分吸収は流亡を抑制しながら、適度な下刈りで林地に養分を還元する効果があるといえる。

また、枝打ちによって多量に緑葉が林床へ供給されると、

地表面では窒素の有機化が盛んとなり、一時的に表層土壌の無機態窒素が減少する (生原・相場, 1984)。したがって、枝打ち後、O 層の乾物量は直線的に減少するが、微生物による窒素やリンの有機化によって O 層に含まれる全窒素と全リンの量は 1 年後には一時的に約 30% 増加した。しかしながら、それ以降は有機物分解と無機化が進むことにより、4 年後には枝打ち前の水準に戻った (生原ら, 1985)。小流域レベルの流出では、11 年生時の枝打ちによって蒸散が減少し流出水量が増加する。そのため、渓流への流出養分量も枝打ち 1 年目に増えるものの、2 年目には施肥をしているにもかかわらず流出養分量は枝打ち前の水準となった (生原ら, 2008)。これは、枝打ち後に一時的に表層土壌で有機化した窒素やリンが再び無機化されて植物に利用されることで、植物の葉量および蒸発散量の早期回復を促し、枝打ちによる流出水量および流出養分量の増加を短期間で抑制したものと考えられる。

間伐では全木集材することはあまりなく林内に枝葉が残されるため、枝打ちと同様に緑葉が林床に供給される。また、着葉量の変化は間伐方法によって異なり、それによって物質循環や水質変化への影響も異なるであろう。実際、本小流域における間伐率 (本数で 38%) では、間伐によって林床に供給された葉量が 4.5 Mg ha^{-1} (呉, 未発表) と枝打ち施業での葉量 (11 年生時で 10 Mg ha^{-1}) よりも少なかった。その結果として、通常の間伐による水量や養分の流出量増加は、枝打ち施業と比べて小さかったものと考察されている (生原ら, 2008)。

一方、対照流域としたスギ・ヒノキ人工林では流域への窒素流入量よりも流出量が上回る、いわゆる「窒素飽和現象 (Aber *et al.*, 1997 など)」が報告され (Ohnui and Mitchell, 1997)、その後、同様の報告が関東北部の他の森林流域でもみられるようになった (戸田ら, 2000; Shibata *et al.*, 2001b; 伊藤ら, 2004; 長谷川・小葉竹, 2006)。この原因の一つとして、夏季における首都圏からの大気汚染物質の移送があげられる。また、本対照流域は高齢林であるため、植物の要求する養分吸収量に対して土壌窒素の無機化・硝化速度が大きいことも指摘される (Vitousek and Reiners, 1975; Ohnui and Mitchell, 1997)。特に、斜面下部のスギ人工林の最適地では窒素の無機化が著しいため、高齢林化によって NO_3^- が流出しやすくなっている可能性があり、人工林長伐期化への移行は渓流水質への影響に留意する必要がある (小柳ら, 2004, 2007)。また、斜面下部であっても植栽樹種が異なれば、渓流への窒素流出に違いが生じることも考えられる。たとえば、隣接する落葉広葉樹林とスギ・ヒノキ林、隣接するスギ林とヒノキ林の物質循環を比べた例では、養分吸収量はスギ > 落葉広葉樹 > ヒノキ、有機物分解速度は落葉広葉樹 > ヒノキ > スギとなるため、斜面下部に植栽されたスギ林は生態系外への窒素流出が比較的抑制されるのに対し、斜面下部に植栽されたヒノキ林では窒素流出が大きくなった (市川ら, 2003a, b, c)。人工造林の適地適木は最大成長量のみな

図-3. 関東北部のスギ・ヒノキ人工林における土壌の全炭素濃度と NO_3^- 吸着量の関係 (120 mgN L^{-1} KNO_3 溶液添加時; 浦川ら (2007) を一部改変)

黒丸はA層土壌、灰色丸はAB層土壌、白丸はB層土壌をそれぞれ示す。

らず、必要な養分を生態系内に保持し、河川水質の劣化を緩和するためにも重要であろう。

斜面下部や谷筋の伐採は、渓流水質へ流域の影響が大きいと予測される。本対照流域の斜面下部スギ林を伐採・再造林すると、伐採後1・2年は土壌水の NO_3^- 濃度が著しく上昇した。同時に、面積比(18%)以上に渓流水量が増加するとともに、渓流水の夏季の NO_3^- 濃度も上昇したため NO_3^- の年間流出量が増加した(浦川ら, 2005)。その後、土壌水(深さ80 cmまで)の NO_3^- 濃度は著しく低下し、伐採後6年目にはほぼゼロとなったにもかかわらず、渓流水の NO_3^- 濃度は伐採前よりも高い濃度を維持していた(浦川ら, 2009)。これは、火山灰を含む下層土には陰イオン濃度によって変異する正荷電があり、 NO_3^- が吸着されて流出の遅延が生じていると考えられる(図-3; 浦川ら, 2007)。この NO_3^- 流出経過を、土中の垂直方向の水分・溶質移動予測モデルHYDRUS-1D (Simunek *et al.*, 2005)を用いて解析したところ、下層土の NO_3^- の吸脱着が影響していることが明らかとなった(浦川ら, 2009)。

関東北部の森林は土壌がもともと比較的肥沃であるのに加えて、首都圏からの大気汚染物質が栄養塩として付加される。本地域は首都圏の水源として重要であるため、木質資源の供給のみならず、これらの大気汚染物質を森林生態系内に保持し、水質を浄化する機能が求められている。本節で述べたように、人工林の保育作業による物質循環への影響や水質変化は一時的であることが多いため、健全で成長のよい森林を維持するために枝打ちや間伐などの保育施業を積極的に実施すべきである。また、伐採も適正な場所と規模で実施し、公益的機能が発揮される森林へ更新がなされるべきである。特に、斜面下部や谷筋では、大面積皆伐をせず土層の攪乱を避けて地力を維持し、養分吸収の旺盛な森林を維持することで渓流水質保全に留意することが重要であろう。

次の節では、日本における林業が盛んな代表的な地域の一つである近畿地域での事例研究を紹介し、ここで述べた

図-4. 近畿南部に位置するスギ一斉人工林集水域からの渓流水 NO_3^- 濃度とスギの林齢との関係

白丸と黒丸は、それぞれ1998年と2002年に採取した渓流水 NO_3^- 濃度の年間平均値および標準偏差。福島・徳地(2008)およびTokuchi and Fukushima (2009)を一部改変。

関東北部での事例研究群とは少し異なる時空間スケールやアプローチを用いた研究成果を紹介する。

3. 近畿南部におけるスギ人工林皆伐施業が物質循環に与える影響

近畿南部に位置する紀伊半島は古くから林業の盛んな地域であり、急峻な地形の上にスギやヒノキの人工林が広く分布する。また、東は伊勢湾、西は紀伊水道、南は黒潮が流れる太平洋と資源豊かな海に囲まれている。したがって陸域からの渓流水は沿岸域の生態系と密接な関わりがあると考えられる。奈良県十津川村に位置する護摩壇山試験地(GEF)は紀伊半島中央部に位置し、戦前から経営されているスギ・ヒノキ人工林である。GEF内には数haから数十haに及ぶ集水域が50以上隣接して存在し、毎年集水域を単位として皆伐・植栽を行うため、集水域間で林齢の異なる法正林が成立している(福島・徳地, 2008)。これらの集水域の違いが林齢のみであると仮定できれば、本来長期的観測が必要な皆伐・植栽後の人工林成立過程を、集水域間の比較によって短期的に把握することが可能である。

福島・徳地(2008)はGEF内の林齢の異なる33集水域で渓流水質を比較し、87年生のスギ林を皆伐・植栽した直後から渓流水の NO_3^- 濃度が上昇し始め、3年生のスギ林で濃度がピークに達した後、15年生のスギ林でほぼ皆伐前の濃度レベルに戻ることを示した。また、調査年の異なる1998年時と2002年時とで渓流水の NO_3^- 濃度を比較しても、林齢に対する NO_3^- 濃度のパターンがほぼ変わらなかった(図-4; Tokuchi and Fukushima, 2009)。このことは、渓流水の NO_3^- 濃度が皆伐・植栽後の年数に規定され、集水域に植栽されたスギの成長速度と密接に関係することを示唆する。約15年生から90年生のスギ人工林集水域における窒素循環を比較すると、スギの高齢化に伴って、渓流水への窒素流出はほとんど変化しない一方で、植物の窒素吸収量や土壌での窒素無機化速度など、植生-土

壤間の窒素内部循環系が変化し続けることが報告されている (Fukushima, 2009)。

急峻な地形に人工林が成立している地域では、施業による土壌崩壊の危険性も指摘されている。Imaizumi *et al.* (2008) は、GEF で 1964 年から 2003 年までに撮影された 9 枚の空中写真を用いて、皆伐・植栽後の経過年数と斜面崩壊や土石流発生頻度との関係を調べた。その結果、皆伐・植栽後 1 年から 10 年で斜面崩壊や土石流発生頻度が最大となることが示され、植栽木の根による斜面の安定性に起因すると説明した。すなわち、皆伐後 1 年から 10 年の若齢林では植栽木の根系が未発達であることに加え (Fujimaki *et al.*, 2007), 伐採された木の切り株や根が土壌中で分解されるため、土壌緊縛力が最も低い時期であり、斜面崩壊が起こりやすい (Imaizumi *et al.*, 2008)。一方、Katsuyama *et al.* (2008) は、GEF 内にある林齢の異なる 6 集水域から得られたハイドログラフの解析から、若齢林ほど降雨時のピーク流量が多いことを示した。各集水域で調べた渓流水の平均滞留時間は林齢との間に明瞭な関係がみられなかったことから (Katsuyama *et al.*, 2009a), 若齢林では、降雨時の出水も斜面崩壊や土壌流出を引き起こす重要な要因の一つであると考えられる。このような皆伐による土壌流出や大規模な土石流は、林地の養分流亡を招くとともに、下流域生態系に養分や土砂を大量に供給することから、物質循環に与える影響が非常に大きいといえよう。

また、GEF における渓流水の主要カチオン濃度 (Na^+ , K^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+}) と主要アニオン濃度 (Cl^- , NO_3^- , SO_4^{2-}) の差で定義される酸緩衝能 (Acid Neutralizing Capacity; ANC) は、林齢よりも採水地点の標高との間に負の相関が認められた (Fukushima and Tokuchi, 2009)。すなわち、渓流水の酸性化の危険性が高いとされる $\text{ANC} < 50 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ の集水域が標高の高い地域に存在し、それらの集水域では施業等の攪乱によって渓流水の酸性化が生じる可能性が相対的に高いものと考えられる。したがって、施業攪乱による渓流水への影響を検討するために、林分情報だけでなく土壌や地質、地形などの立地情報と水質との関係を把握することが重要であろう。

ここまで、土壌から河川にかけての物質循環や河川水質を中心にレビューを行ってきた。河川に流出した水質成分は流域生態系における物質循環や水移動の結果を反映したものである。しかしながら、河川へ一度流出した水質成分、特に栄養塩成分については、流路内での物質循環過程の影響を受けて変化しうることが知られている。そこで、次節では河川流路内での水質変化に関わるこれまでの研究事例についてレビューすることとする。

4. 森林生態系から流出した栄養塩の河川内動態の研究事例

森林内を通る山地河川は、水を介してさまざまな物質を森林から集積し下流の湖沼・海へと運んでいる。湖沼・海の生態系は外部から供給される栄養塩類に強く依存していることから、これらの生態系に栄養塩類を運び込む河川は、

下流域の生態系に対して非常に重要な役割を担っている。しかし、河川の役割は物質の運搬だけではなく、集水域から下流域へと運ばれる栄養塩量や濃度のコントロールもしている。北米で行われた研究によれば、集水域に自然および人為的に負荷された窒素は河川を通じて下流へと運ばれる間に、生物による取り込みや脱窒により貯蓄・除去されて、負荷された量の約 20% しか大西洋に運ばれていないことがわかっている (Howarth *et al.*, 1996)。また、前節でも述べているように伐採などにより森林が攪乱を受けると、斜面からの NO_3^- 流出が増大する (Likens *et al.*, 1970) ことが知られているが、斜面から大量に流出した NO_3^- の半分以上が下流へと運ばれる間に河川内で貯蔵・除去されるという報告もなされている (Bernhardt *et al.*, 2003)。このように、山地河川が栄養塩の活発な吸収の場として、森林流域から下流の生態系への栄養塩の流出をコントロールしていることが、近年の多くの研究により示されている (Alexander *et al.*, 2000; Mulholland, 2004)。

河川内の栄養塩動態を明らかにするために、これまでは河床堆積物を採取し、実験室で培養実験し堆積物のもつ栄養塩取り込み活性を調べる方法が用いられてきた。しかし、河川では水が上流から下流へと移動するだけではなく、河川沿いの斜面から流入してくるなど、河川特有の水文過程が存在し、それらが与える影響についても考える必要がある。また培養実験それ自体では、河川内で起こる長期的な変動や上流から下流へと連なるヘテロな河川内構造の影響を評価することができない。そこで原位置における栄養塩の取り込み活性を評価する手法が求められるようになった。こうした流れの中、河川特有の水文過程とヘテロな河川内構造を考慮した栄養塩スパイラル (Nutrient Spiral) の概念が Newbold *et al.* (1982) により提唱された。この概念により、河川は瀬と淵など物理特性の異なる物質循環系の連続帯を水が上流から下流へと流れていくことで、河川内における栄養塩の同化・異化サイクルがスパイラルを描くように行われる系であることが認識されるようになった。その後、この概念を基に原位置の栄養塩の取り込み活性を評価する原位置添加実験の手法が確立された (Stream Solute Workshop, 1990)。原位置添加実験とは、原位置に栄養塩とともに塩素・臭素などの保存性のあるトレーサーを添加し、流下に伴う変化を観察することで、河川内の栄養塩取り込み活性の指標である栄養塩取り込み速度や移流の影響、水理構造などの評価を行う分析手法である。

この分析手法の確立により、欧米では活発に河川内の栄養塩取り込み活性が調べられ、河川内での栄養塩の貯蓄・除去には河川内の水の動きや物理構造が重要であることがわかってきた (Harvey and Wagner, 2000; Mulholland and DeAngelis, 2000)。たとえば、ハイポレイック・ゾーン (Hyporheic zone; 河床および流路周囲で、河川水と地下水が交流する部位) などの水の流れが一時的に停滞する (あるいは河川内の水体に比べ遅くなる) エリアが大きいほど、河川内での栄養塩取り込み活性が高くなること

図-5. 滋賀県南部と北米の森林流域における山地河川の流路内における NO_3^- 取り込み活性と流量との関係

黒丸は滋賀県南部、白丸は北米の山地河川をそれぞれ示す。Tanio *et al.* (2009) および Lautz and Siegel (2007) を一部改変。

が多くの研究により示されている (Mulholland *et al.*, 1997; Valett *et al.*, 1997)。また、河川内の生物相と栄養塩取り込み活性との関係について言及した研究もいくつかなされている。Munn and Meyer (1990) は河川水中の窒素：リン比が低く河川内の生物層が窒素制限を受けていると示唆される河川では、 NO_3^- 取り込み活性が窒素：リン比の高い河川に比べ高くなったことを報告している。また、生物相の純一次生産が大きいほど窒素の取り込みが大きくなる (Hall and Tank, 2003; Webster *et al.*, 2003) など、河川内の生物相の状態や生育環境の違いが、河川内の栄養塩取り込み活性に影響を与えることが報告されている。

こうした河川内の生物・物理的な要因の他に、河川沿いの植生や降水量などの外部環境の違いが河川内の栄養塩取り込み活性に影響を与えることもわかってきている。Warren *et al.* (2007) は、ハッパードブルック実験林において、高齢の森林流域の河川ほどリンの取り込み活性が大きくなることを示した。これは高齢林ほど、河川に大径木やリターが供給されやすく、リンを吸着しやすい有機堆積物が河川内で増加したためだとしている。この他にもリンの取り込み速度の季節変動が、河川内の有機堆積物の季節変動と高い相関を示すといった報告もある (Mulholland *et al.*, 1985)。また、大雨による大出水を受けて河川内が激しく攪乱されると、河川内生態系が回復するまでの間、栄養塩がほとんど取り込まれなくなることも報告されている (Marti *et al.*, 1997)。

山地河川内の栄養塩動態については北米を中心に研究が発展してきており、日本における研究は非常に少ない (Shibata *et al.*, 2004; Tanio *et al.*, 2009)。これまで注目されてこなかった大きな理由として、日本の山地河川の多くが急斜面で水の流れが速いために、河川内に栄養塩が取り込まれる前に流亡するとの憶測が強くあるように思われる。しかしながら、日本においても、欧米で活発な栄養塩の吸収の場として注目される山地上流部の河川の水の流れは、下流に比べるとそれほど速いものではない。Tanio *et al.* (2009) が滋賀県南部の山地河川で行った原位置添加実験において、流量が非常に少ない条件下において NO_3^- の

取り込み活性が北米等の山地河川と同程度の値であったことを報告している (図-5)。また、リン酸イオン (PO_4^{3-}) については一年を通じて明瞭な取り込みが示され、その活性の違いは河川流量や、水温、河川水中 PO_4^{3-} 濃度と関係があることが示唆された。このように、日本の急峻な山地河川においても栄養塩の河川内動態の重要性が確認され、北米に遅れを取りつつも栄養塩の河川内動態研究についての機運が高まりつつある。また、日本は欧米とは異なり夏の動植物の成長期に降水量が多い特徴をもつアジアモンスーンの温帯地域に属するため、欧米とは森林内部（土壌層や地下部）における水文条件も異なり、流域間の流量や NO_3^- 濃度の季節変動の差異を引き起こすと推測されている (Ohte *et al.*, 2001; 大手ら, 2002)。このような地形条件や気候条件の違いによる影響は森林斜面プロセスに限らず、溪流内プロセスにも現れることは十分推測できるであろう。

ここまで、各地における森林施業と物質循環・河川水質の関わりや、河川生態系内での水質変化について既往研究のレビューを行った。特に本節では、河川近傍地域や流路内が森林や河川、下流域生態系とのエコトーンとして水質変化を生じるホットスポットの一つであることを示した。一方で、陸上生態系においても自然生態系と人間圏との移行帯に相当する地域として、里地里山の存在が挙げられる。そこで次節では、里地里山での物質循環の特徴と森林施業との関わりについて既往の研究事例をレビューすることとする。

5. 里地里山における森林施業と物質循環

里地や里山という用語に統一した定義はないが、自然生態系と人間生活圏との移行帯に位置しており、地域住民が日常生活や農業・産業の資源獲得のために利用することで維持されてきた景観といえる。したがって、奥山の人工林に比べて、人の入り込みが多い、管理作業の頻度が高い森林であり、物質循環への影響も多様と考えられる。里山は1950年代までは薪炭材や落葉の堆肥利用が盛んであったが、1960年代になるとエネルギー革命と化学肥料の普及が始まり、資源獲得の場として利用されない里山地域が増大した (犬井, 1996)。コナラやクヌギに代表される里山二次林は、薪炭林やシイタケ原木を得るため20年程度で伐採・萌芽更新され (橋詰, 1994)、林分が10年弱で閉鎖すると下草刈りや落葉採取などの管理作業が行われてきた (飯山, 2001)。近年では、有機質肥料を利用した循環型農業への関心もあり、伐採されずに落葉採取のみ行われている事例も報告されている (島田ら, 2008)。このような里山での管理作業が、植物種の多様性に及ぼす影響に着目した研究は比較的多く行われている (一ノ瀬, 2008) もの、生態系の物質循環へ及ぼす影響に関する知見は限られている。

里山二次林においては資源獲得の場として利用され、管理されてきた時期と比べて、近年の利用低下に伴う土壌環境変化に着目した研究がいくつか行われてきた。そこでは、

里山での伐採、下草刈り、落葉採取といった管理作業停止あるいは放棄の頻度や期間によって、表層土壌の理化学性が変化することが報告されている。たとえば、東京都から埼玉県に広がる武蔵野台地のコナラ二次林における管理作業の停止で、表層土壌の硬度低下、全炭素、全窒素、交換性塩基濃度の上昇がみられ（辻・星野，1992）、東京都三鷹市のコナラ二次林においても同様の傾向（久野・新井，2002）が報告されている。また、栃木県芳賀郡の落葉広葉樹二次林においては、管理作業の停止によって物質循環が変化し、その結果として表層土壌に含まれる NO_3^- 濃度が上昇したと報告されている（加藤・谷地，2003）。これらの研究は、里山二次林における管理施策が放棄されることによって生態系の物質循環が変化し、その結果として土壌内の有機物や栄養塩プールが増えることを示唆している。つまり、かつての里山利用により減少した有機物・栄養塩循環が、管理放棄によって回復する傾向にあることが伺える。一方で、管理作業の停止は下層植生の繁茂などを引き起こし、それが樹木の生育や物質循環、さらにはその後の里山管理にも影響することも懸念されている。たとえば、東京都と埼玉県にまたがる狭山丘陵の二次林においては、里山の更新作業がなされずに林分成長と養分吸収速度が低下してくると、下層植生であるアズマネザサなどが繁茂することにより、その後の里山の管理を困難にすることが示唆されている（東・小林，2003）。また、里山の生態系は、管理作業という直接的な影響を受けなくても、都市化などの間接的な影響を受けて変化する可能性も指摘されている。たとえば、都市域においては大気汚染の増加に対して樹木が大気中の粉塵を捕捉し、生態系内に取り込むことが知られている（三沢ら，1993）。また、嶋ら（1993）は都市近郊林の樹木葉に人為由来の重金属が捕捉されていることを報告している。

里山は本来、人の入り込みが多く、管理作業を継続することで維持されてきた生態系である。したがって、下刈りや落ち葉かきなどの管理作業が十分に行われるのであれば、短伐期で落葉採取も行われるなど系外への養分の持ち出しが非常に多い。このことは生態系の物質循環の観点からは、里山利用による有機物・栄養塩の存在量や循環量の減少を意味している。一方で、その結果として里山生態系の植生や微生物の栄養不足状態が維持されることになり、系外から供給される大気沈着などの栄養塩流入に対して、それらを植生や微生物が積極的に養分吸収することが予想される。逆に、里山での管理が停止あるいは放棄されることで、栄養塩をはじめとした生態系内物質循環プロセスも変化するであろう。これらのことから、里山地域特有の過去の施策履歴や現在の管理状態は、さまざまな形で現在の里山生態系の物質循環プロセスに影響しているものと考えられる。

V. 今後の展開

一般に、森林施策は、収穫対象とする樹種や材質・立木

サイズに応じた施策計画に基づいて実施されるため、地域によって林分の生育過程や構造が大きく異なる点に特徴がある。このような地域間差は林分の材積成長に現れ、従来の森林施策でも森林保全と収穫の保続を保障する法正林分配置の概念が存在する。しかし、近年日本では国産材価格の低迷や林業就労に対する意欲の低下などから森林の管理が放棄され、人工林の齢級構成の不整化や、手入れ不足に起因する林地の荒廃などが問題となっている。従来の森林施策の体系は、基本的には木材収穫の効率化を重視したものであったが、公益的機能との整合性を考える今後の体系では、生産される光合成産物を、収穫対象の樹木だけに集中させるのではなく、収穫対象外の樹木や下層植生、倒木や枯死木などさまざまな形で林内に残すことが重要になる（Kohm and Franklin, 1997）。そこで、造林学的な研究としては、樹齢やサイズ構成、種組成、蓄積、階層構造などの林分構造を、公益的機能の発揮に見合った形に誘導するための試験が各地で実施されてきた。具体的には、針葉樹人工林の長伐期化・複層林化・択伐林型の導入、あるいは針広混交林化・広葉樹林化など、多様な森林管理方法がさまざまな空間スケールで検討されている（森林施策研究会，2007）。しかし、地域性や施策体系を考慮して森林施策が物質循環に与える影響を一般化するための知見は限られており、構造と機能との関係、すなわち「どのような林分構造が物質生産と公益的機能のバランスの上に望ましいか」についての理解・合意は、その空間スケールおよび空間配置も含め未だ十分とはいえない。今後、林分構造の転換を確実に行うための技術開発を進めると同時に、その変化に対応する物質循環機能の変化を検証する試みをさらに行わなくてはならない。施策によって伐採・除去される植生が生態系全体のバイオマスや純一次成長量に対してどのくらいであるか、それによってどの程度窒素が流出するかといった解析や、代替的な施策方法（伐採枝条の処理や広葉樹の混交、複層林化など）が物質循環速度に与える影響に注目した解析が、これからの施策林における物質循環研究に必要な視点であろう。一方、生物多様性の保全を重視する立場からは、地域に特有な自然攪乱（台風や山火事）の際に生じる枯死木の量や空間分布パターンを、施策のテンプレートとして用いるアイデアが広く提案されており（Kohm and Franklin, 1997）、枯死木・倒木の影響を含め、自然攪乱が物質循環速度の変化に果たす役割についても知見を深めておくことが望まれる。またこれに関連して、まれに生じる大規模攪乱時の森林施策のあり方についての議論も必要である。たとえば、大型台風などの強風によって風倒が生じた後、いわゆる「風倒木処理」として大規模な木材収穫（それに引き続く造林）がしばしば行われてきた（Lindenmayer *et al.*, 2008）。このような施策の影響は、自然攪乱そのものの影響のかげで見過ごされがちなかもしれないが、その後の回復過程を含めて非常に大きいことが予想される。

これまで述べてきたように、森林施策に伴う物質循環や

渓流水質の応答を地域間で比較すると、森林生態系の攪乱に対する脆弱性あるいは回復能力に地域性が存在することがわかる。この地域間の応答の違いは、気候や外部環境要因のみならず、生態系を構成するコンパートメント（たとえば植生、土壌、微生物、岩石など）間で、物質循環や水質形成における相対的な重要性が異なることに起因しているであろう。

そのような地域間差を含めて、森林施業が物質循環や水質形成に及ぼす影響を予測するために、各種施業に対する物質循環の応答をシミュレートできる生態系プロセスモデルの適用が有効である（徳地ら, 2006; Fukushima *et al.*, 2009）。現在広く知られているプロセスモデルとして、皆伐後の森林の成立に伴う植物のバイオマスや純一次生産量の変化、土壌有機物量や窒素無機化速度の変化、渓流水の NO_3^- 濃度や水収支・窒素収支の年変動や季節変化をシミュレートできるモデルが用いられている（柴田ら, 2006; Aber *et al.*, 1997 など）。しかしながら、日本における気候条件や樹種などを考慮に入れたモデルバリデーションやパラメーターの検討は依然として不十分であり、各地の物質循環データを利用することによって、さまざまな気象条件、樹種、土壌、水文条件などを考慮した、より汎用性の高いモデルに改良していく必要がある（徳地ら, 2006; Fukushima *et al.*, 2009; 柴田ら, 2006; 大手, 2006; Katsuyama *et al.*, 2009b）。生態系モデルをベースとした日本にも適用可能なプロセスモデルが活用されれば、人工林や天然林を問わず多くの施業地で応用することができ、物質循環を考慮した施業を行うための一助になるだろう。

以上のように森林施業に関連する森林生態系・河川における物質循環変化の解明については個々の事例研究の積み上げは比較的進んできているものの、日本では地域ごとの特性やその基礎となる物質循環プロセスを考慮に入れた一般化、普遍化、モデル化については依然として不十分である。現地での長期的な観測研究（たとえば、柴田, 2008 など）や、地域間での比較研究（たとえば、戸田ら, 2000 など）、生態系モデルのパラメタリゼーション（たとえば、Katsuyama *et al.*, 2009b）などを推し進め、それらの知見を統合化することが望まれる。

第 119 回日本森林学会大会（東京農工大学、府中市）テーマ別セッション「環境変動下における物質循環と森林施業の関わり」に口頭・ポスター発表いただき、総合討論にご参加いただいた各位に深く御礼申し上げます。研究の一部は科学研究費補助金（19380078）および総合地球環境学研究所環境意識プロジェクト（5-2）の支援を得て行われた。本稿を取りまとめるにあたり、京都大学の徳地直子准教授、吉岡崇仁教授から有益なご助言をいただいたことに厚く御礼申し上げます。

引用文献

Aber, J.D., Ollinger, S.V., and Driscoll, C.T. (1997) Modeling nitrogen

- saturation in forest ecosystems in response to land use and atmospheric deposition. *Ecol. Model.* 101: 61–78.
- Aber, J.D., Ollinger, S.V., Driscoll, C.T., Likens, G.E., Holmes, R.T., Freuder, R.J., and Goodale, C.L. (2002) Inorganic nitrogen losses from a forested ecosystem in response to physical, chemical, biotic, and climatic perturbations. *Ecosystems* 5: 648–658.
- 相場芳憲・生原喜久雄・木下喜博 (1981) 地力に及ぼす集約的保育作業の影響 (I) 壮齡林と対比した幼齡林での養分状態と流失. *日林誌* 63: 425–434.
- Alexander, R.B., Smith, R.A., and Schwarz, G.E. (2000) Effect of stream channel size on the delivery of nitrogen to the Gulf of Mexico. *Nature* 403: 758–761.
- 東季実子・小林達明 (2003) アズマネザサ (*Pleiblastus chino* Makino) の生育に及ぼす植生・土壌・地形の影響. *日本緑化工学会誌* 29: 131–134.
- Bernhardt, E.S., Likens, G.E., Buso, D.C., and Driscoll, C.T. (2003) In-stream uptake dampens effects of major forest disturbance on watershed nitrogen export. *PNAS* 100: 10304–10308.
- Booth, M.S., Stark, J.M., and Rastetter, E. (2005) Control on nitrogen cycling in terrestrial ecosystems: a synthetic analysis of literature data. *Ecol. Monogr.* 75: 139–157.
- Bormann, F.H. and Likens, G.E. (1979) Pattern and process in a forested ecosystem. Second edition. 253pp, Springer-Verlag.
- Fahey, T., Siccama, T., Driscoll, C., Likens, G., Campbell, J., Johnson, C., Battles, J., Aber, J., Cole, J., Fisk, M., Groffman, P., Hamburg, S., Holmes, R., Schwarz, P., and Yanai, R. (2005) The biogeochemistry of carbon at Hubbard Brook. *Biogeochemistry* 75: 109–176.
- Feller, M.C. (2005) Forest harvesting and streamwater inorganic chemistry in western North America: a Review. *J. Am. Water Res. Assoc.* 41: 785–811.
- Forsius, M., Johansson, M., Posch, M., Holmberg, M., Kamari, J., Lepistö, A., Roos, J., Syri, S., and Starr, M. (1997) Modelling the effects of climate change, acidic deposition and forest harvesting on the biogeochemistry of a boreal forested catchment in Finland. *Boreal Environ. Res.* 2: 129–143.
- Fujimaki, R., Tateno, R., and Tokuchi, N. (2007) Root development across a chronosequence in a Japanese cedar (*Cryptomeria japonica* D. Don) plantation. *J. For. Res.* 12: 96–102.
- 福島慶太郎・徳地直子 (2008) 皆伐・再造林施業が渓流水質に与える影響—集水域単位で林齢の異なるスギ人工林を用いて—. *日林誌* 90: 6–16.
- Fukushima, K. (2009) Process and mechanism of change in nitrogen cycling during a forest development after clear-cut in Japanese cedar plantations. Ph.D. Thesis, Kyoto University, Japan.
- Fukushima, K. and Tokuchi, N. (2009) Factors controlling the acid-neutralizing capacity in Japanese cedar forest watersheds of various stand ages and topographic characteristics. *Hydrol. Process* 23: 259–271.
- Fukushima, K., Tokuchi, N., Tateno, R., and Katsuyama, M. (2009) Water yield and nitrogen loss during regrowth of Japanese cedar forests after clearcutting. In *From headwaters to the ocean: Hydrological change and watershed management*. Taniguchi, M., Fukushima, Y., Burnett, W.C., Haigh, M., and Umezawa, Y. (eds.), Taylor & Francis, 97–104.
- Fukuzawa, K., Shibata, H., Takagi, K., Nomura, M., Kurima, N., Fukazawa, T., Satoh, F., and Sasa, K. (2006) Effects of clear-cutting on nitrogen leaching and fine root dynamics in a cool-temperate forested watershed in northern Japan. *For. Ecol. Manage.* 225: 257–261.
- Goodale, C.L., Aber, J.D., and McDowell, W.J. (2000) The long-term effects of disturbance on organic and inorganic nitrogen export in the White Mountains, New Hampshire. *Ecosystems* 3: 433–450.
- Gundersen, P., Schmidt, I.K., and Raulund-Rasmussen, K. (2006) Leaching of nitrate from temperate forests — effects of air pollution and forest management. *Environ. Rev.* 14: 1–57.
- 生原喜久雄 (1994) 渓流水の水質形成に及ぼすプロトン (H^+) の影響. *水・水会誌* 7: 325–331.

- Haibara, K. and Aiba, S. (1990) Effects of tending practices on nutrient dynamics in a young stand of sugi (*Cryptomeria japonica*) and hinoki (*Chamaecyparis obtusa*). For. Ecol. Manage. 30: 233-246.
- 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 CO₂ 放出. 日林誌 66: 36-39.
- 生原喜久雄・相場芳憲・日高壮一 (1983) スギ幼齢林内での雑草木の葉の分解と養分動態. 日林誌 65: 237-242.
- 生原喜久雄・戸田浩人・浦川梨恵子 (2008) 森林土壌での養分動態特性—東京農工大学フィールドミュージアム (FM) での研究—. 森林立地 50: 97-109.
- 生原喜久雄・相場芳憲・相浦英春・長谷川敬 (1985) スギ枝打ち後の A₀ 層の分解にともなう養分動態. 日林誌 67: 464-467.
- Hall, Jr., R.O. and Tank, J.L. (2003) Ecosystem metabolism controls nitrogen uptake in streams in Grand Teton National Park, Wyoming. Limnol. Oceanogr. 48: 1120-1128.
- Harvey, J.W. and Wagner, B.J. (2000) Quantifying hydrologic interactions between streams and their subsurface hyporheic structure. In Streams and ground waters. Jones, J.B. and Mulholland, P.J. (eds.), Academic Press, 3-44.
- 長谷川香織・小葉竹重機 (2006) 関東平野北西部における森林からの渓流水中の硝酸態窒素濃度の地域分布特性. 日林誌 88: 534-540.
- 橋詰隼人 (1994) 主要広葉樹林の育成. (造林学. 堤 利夫編, 文永堂出版). 103-180.
- Holmes, W.E. and Zak, D.R. (1999) Soil microbial control of nitrogen loss following clear-cut harvest in northern hardwood ecosystems. Ecol. Appl. 9: 202-215.
- 堀田 庸 (1991) 酸性雨と関東地方のスギの衰退. 森林科学 1: 11-18.
- Howarth, R.W., Billen, G., Swaney, D., Townsend, A., Jaworski, N., Lajtha, K., Downing, J.A., Elmgren, R., Caraco, N., Jordan, T., Berendse, F., Freney, J., Kudeyarov, V., Murdoch, P., and Zhao-Liang, Z. (1996) Regional nitrogen budgets and riverine N and P fluxes for the drainages to the North Atlantic Ocean: Natural and human influences. Biogeochemistry 35: 75-139.
- 市川貴大・高橋輝昌・浅野義人 (2003a) 落葉広葉樹天然林のヒノキおよびスギによる人工林化が生態系内の養分動態に及ぼす影響. 森林立地 45: 35-42.
- 市川貴大・高橋輝昌・浅野義人 (2003b) 同一斜面に隣接するスギおよびヒノキ人工林における生態系内の養分動態の比較. 日林誌 85: 222-233.
- 市川貴大・山口倫之・高橋輝昌・浅野義人 (2003c) 落葉広葉樹天然林のヒノキおよびスギによる人工林化が土壌微生物相および有機炭素の無機化特性に及ぼす影響. 森林立地 45: 81-87.
- 一ノ瀬友博 (2008) エコロジカルデザイン, プランニング, マネジメント (特集「ランドスケープ研究の動向」). ランドスケープ研究 72: 78-83.
- 飯山賢治 (2001) 里人の生活を支えた里山の生物資源. (里山の環境学. 武内和彦・鷲谷いずみ・恒川篤史編, 東京大学出版会). 173-182.
- Imaizumi, F., Sidle, R.C., and Kamei, R. (2008) Effects of forest harvesting on the occurrence of landslides and debris flows in steep terrain of central Japan. Earth Surf. Process. Landform. 33: 827-840.
- Inagaki, Y., Kuramoto, S., Torii, A., Shinomiya, Y., and Fukata, H. (2008) Effects of thinning on leaf-fall and leaf-litter nitrogen concentration in hinoki cypress (*Chamaecyparis obtusa* Endlicher) plantation stands in Japan. For. Ecol. Manage. 255: 1859-1867.
- 犬井 正 (1996) 関東平野の平地林の歴史と利用. 森林科学 18: 15-20.
- 伊藤優子・三浦 覚・加藤正樹・吉永秀一郎 (2004) 関東・中部地方の森林流域における計流水中の NO₃⁻ 濃度の分布. 日林誌 86: 275-278.
- 加藤和弘・谷地麻衣子 (2003) 里山林の植生管理と植物の種多様性および土壌の化学性の関係. ランドスケープ研究 66: 521-524.
- Katsuyama, M., Fukushima, K., and Tokuchi, N. (2008) Comparison of rainfall-runoff characteristics in forested catchments underlain by granitic and sedimentary rock with various forest age. Hydrol. Res. Lett. 2: 14-17.
- Katsuyama, M., Fukushima, K., and Tokuchi, N. (2009a) Effects of various rainfall-runoff characteristics on streamwater stable isotope variations in forested headwaters. In From headwaters to the ocean: Hydrological change and watershed management. Taniguchi, M., Fukushima, Y., Burnett, W.C., Haigh, M., and Umezawa, Y. (eds.), Taylor & Francis, 51-56.
- Katsuyama, M., Shibata, H., Yoshioka, T., Yoshida, T., Ogawa, A., and Ohte, N. (2009b) Applications of a hydro-biogeochemical model and long-term simulations of the effects of logging in forested watersheds. Sustainability Science: in press.
- 河原輝彦 (1971) Litter Fall による養分還元量について (II) 有機物量および養分還元量. 日林誌 53: 231-238.
- Kohm, K.A. and Franklin, J.F. (1997) Creating a forestry for the 21st century: the science of ecosystem management. 475 pp, Island Press.
- Koshikawa, K.M., Takamatsu, T., Nohara, S., Shibata, H., Xu, X., Yoh, M., Watanabe, M., and Satake, K. (2007) Speciation of aluminium in circumneutral Japanese stream waters. Applied Geochem. 22: 1209-1216.
- Kristensen, H.L., Gundersen, P., Callesen, I., and Reinds, G.J. (2004) Throughfall nitrogen deposition has different impacts on soil solution nitrate concentration in European coniferous and deciduous forests. Ecosystems 7: 180-192.
- Kudoh, H. and Ujiie, M. (1990) Regeneration of *Sasa kurilensis* and tree invasion after Mass flowering. Bamboo J. 8: 38-49.
- Kunimatsu, T., Hida, Y., Hamabata, E., and Sudo, M. (2003) Changes of nutrient loading caused by clear-cutting of a deciduous broadleaf forest and planting of Japanese cedar. In Proceedings of 7th International Conference on Diffuse Pollution and Watershed Management. Dublin, Ireland on 17-22 Aug 2003, 17-24.
- 久野春子・新井一司 (2002) 都市近郊の林床管理の有無による植生と環境の特徴 その 4 林床の土壌条件について. 東京都林業試験場報告 12: 44-50.
- Lauren, A., Finer, L., Koivusalo, H., Kokkonen, T., Karvonen, T., Kellomaki, S., Mannerkoski, H., and Ahtiainen, M. (2005) Water and nitrogen processes along a typical water flowpath and stream-water exports from a forested catchment and changes after clear-cutting: a modelling study. Hydrol. Earth Sys. Sci. 9: 657-674.
- Levia, D.F., Jr. and Frost, E.E. (2006) Variability of throughfall volume and solute inputs in wooded ecosystems. Prog. Phys. Geogr. 30: 605-632.
- Likens, G.E., Bormann, F.H., Johnson, N.M., Fisher, D.W., and Pierce, R.S. (1970) Effects of forest cutting and herbicide treatment on nutrient budgets in the Hubbard Brook watershed-ecosystem. Ecol. Monogr. 40: 23-47.
- Likens, G.E., Driscoll, C.T., Buso, D.C., Siccama, T.G., Johnson, C.E., Lovett, G.M., Fahey, T.J., Reiners, W.A., Ryan, D.F., Martin, C.W., and Bailey, S.W. (1998) The biogeochemistry of calcium at Hubbard Brook. Biogeochemistry 41: 89-173.
- Lindenmayer, D.B., Burton, P.J., and Franklin, J.F. (2008) Salvage logging and its ecological consequences. 227 pp, Island Press.
- Lovett, G.M., Weathers, K.C., Arthur, M.A., and Schultz, J.C. (2004) Nitrogen cycling in a northern hardwood forest: Do species matter? Biogeochemistry 67: 289-308.
- Lautz, L.K. and Siegel, D.I. (2007) The effect of transient storage on nitrate uptake lengths in streams: an inter-site comparison. Hydrol. Process. 21: 3533-3548.
- Marti, E., Grimm, N.B., and Fisher, S.G. (1997) Pre- and post-flood retention efficiency of nitrogen in a Sonoran Desert stream. J. Nor. Am. Benthol. Soc. 16: 805-819.
- Martin, C.W. and Hornbeck, J.W. (2000) Impacts of intensive harvesting on hydrology and nutrient dynamics of northern hardwood forests. Can. J. Fish. Aqu. Sci. 57: 19-29.
- 三沢 彰・二葉恵美・N. ニザール・立本英機 (1993) 街路樹による NO₂ の吸収と葉からの転流について. 日本緑化工学会誌 19: 133-137.
- Moore, R. and Wondzell, S.M. (2005) Physical hydrology and the effects of forest harvesting in the Pacific Northwest: A review. J. Am.

- Water Res. Assoc. 41: 763-784.
- Mulholland, P.J. (2004) The importance of in-stream uptake for regulating stream concentrations and outputs of N and P from a forested watershed: evidence from long-term chemistry records for Walker Branch Watershed. *Biogeochemistry* 70: 403-426.
- Mulholland, P.J. and DeAngelis, D.L. (2000) Surface-subsurface exchange and nutrient spiraling. *In* Streams and ground waters. Jones, J.B. and Mulholland, P.J. (eds.), Academic Press, 149-166.
- Mulholland, P.J., Marzolf, E.R., Webster, J.R., and Hart, D.R. (1997) Evidence that hyporheic zones increase heterotrophic metabolism and phosphorus uptake in forest streams. *Limnol. Oceanogr.* 42: 443-451.
- Mulholland, P.J., Newbold, J.D., Elwood, J.W., Ferren, L.A., and Webster, J.R. (1985) Phosphorus spiraling in a woodland stream: seasonal variation. *Ecology* 66: 1012-1023.
- Munn, N.L. and Meyer, J.L. (1990) Habitat-specific solute retention in two small streams: an intersite comparison. *Ecology* 71: 2069-2082.
- Neal, C., Reynolds, B., Neal, M., Wickham, H., Hill, L., and Pugh, B. (2003) The impact of conifer harvesting on stream water quality: a case study in Mid-Wales. *Water Air Soil Pollut. Focus* 3: 119-138.
- Newbold, J.D., O'Neill, R.V., Elwood, J.W., and Winkle, V.W. (1982) Nutrient spiraling in streams: implications for nutrient limitation and invertebrate activity. *Am. Nat.* 120: 628-652.
- Noguchi, M. and Yoshida, T. (2004) Tree regeneration in partially cut conifer-hardwood mixed forests in northern Japan: roles of establishment substrate and dwarf bamboo. *For. Ecol. Manage.* 190: 335-344.
- Norris, V. (1993) The use of buffer zones to protect water quality: A review. *Water Resour. Manage.* 7: 257-272.
- 大手信人 (2006) 森林流域を対象とする渓流水質予測モデルを構築する際に考慮すべき水文過程の影響について. *陸水学雑誌* 67: 259-266.
- 大手信人・柴田英昭・徳地直子・マイロンJミッチェル・戸田浩人 (2002) 森林流域からのNO₃⁻流出・流出の季節性から読み取れる情報—*水利科学* 268: 40-53.
- Ohte, N., Mitchell, M.J., Shibata, H., Tokuchi, N., Toda, H., and Iwatsubo, G. (2001) Comparative evaluation on nitrogen saturation of forest catchments in Japan and north America. *Water Air Soil Pollut.* 130: 649-654.
- Ohrui, K. and Mitchell, M.J. (1997) Nitrogen saturation in Japanese forested watershed. *Ecol. Appl.* 7: 391-401.
- Ollinger, S.V., Smith, M.L., Martin, M.E., Hallett, R.A., Goodale, C.L., and Aber, J.D. (2002) Regional variation in foliar chemistry and N cycling among forests of diverse history and composition. *Ecology* 83: 339-355.
- 小柳信宏・戸田浩人・久保井喬・生原喜久雄 (2004) 北関東地方の高齢化したスギ・ヒノキ人工林小流域における炭素と窒素の動態特性. *日林誌* 86: 134-143.
- 小柳信宏・久保井喬・戸田浩人・生原喜久雄 (2007) 高齢化したスギ・ヒノキ人工林小流域における斜面位置別土壌中の水溶性イオンの動態. *日林誌* 89: 151-159.
- 小澤 恵・柴田英昭 (2004) 北海道北部における掻き起し施業が土壌養分環境に及ぼす影響. *北方林業* 56: 209-212.
- Ozawa, M., Shibata, H., Satoh, F., and Sasa, K. (2001a) Effect of surface soil removal on dynamics of dissolved inorganic nitrogen in snow-dominated forest soil. *The Scientific World* 1: 527-533.
- Ozawa, M., Shibata, H., Satoh, F., and Sasa, K. (2001b) Annual element budget of soil in snow-dominated forested ecosystem. *Water Air Soil Pollut.* 130: 703-708.
- Pardo, L.H., Driscoll, C.T., and Likens, G.E. (1995) Patterns of nitrate loss from a chronosequence of clear-cut watersheds. *Water Air Soil Pollut.* 85: 1659-1664.
- Reich, P.B., Grigal, D.F., Aber, J.D., and Gower, S.T. (1997) Nitrogen mineralization and productivity in 50 hardwood and conifer stands on diverse soils. *Ecology* 78: 335-347.
- Resco de Dios, V., Yoshida, T., and Iga, Y. (2005) Effects of topsoil removal by soil-scarification on regeneration dynamics of mixed forests in Hokkaido, Northern Japan. *For. Ecol. Manage.* 215: 138-148.
- Reynolds, B., Stevens, P.A., Hughes, S., Parkinson, J.A., and Weatherley, N.S. (1995) Stream chemistry impacts of conifer harvesting in Welsh catchments. *Water Air Soil Pollut.* 79: 147-170.
- Sase, H., Takamatsu, T., Yoshida, T., and Inubushi, K. (1998) Changes in properties of epicuticular wax and the related water loss in Japanese cedar (*Cryptomeria japonica*) affected by anthropogenic environmental factors. *Can. J. For. Res.* 28: 546-556.
- Schlesinger, W.H. (1997) *Biogeochemistry, an analysis of global change*. 588 pp, Academic Press.
- 関口恭一 (1987) 大気中の酸性汚染物質とその環境影響. 群馬県衛生研究所年報 19: 121-172.
- Sekiguchi, K., Hara, Y., and Ujiye, A. (1986) Dieback of *Cryptomeria japonica* and distribution of acid deposition and oxidant in Kanto District of Japan. *Environ. Tech. Lett.* 7: 263-268.
- 柴田英昭 (2004) プロトン収支から森林河川の水質を考える—外部収支と内部循環—. *水環境学会誌* 27: 579-583.
- 柴田英昭 (2008) 日本長期生態学研究ネットワーク (JaLTER) と森林立地研究の関連性と可能性. *森林立地* 50: 111-116.
- 柴田英昭・戸田浩人 (2008) 森林学会テーマ別セッション「環境変動下における物質循環と森林施業の関わり」の紹介. *森林技術* 794: 14-15.
- Shibata, H. and Sakuma, T. (1996) Canopy modification of precipitation chemistry in deciduous and coniferous forests affected by acidic deposition. *Soil Sci. Plant Nutr.* 42: 1-10.
- Shibata, H., Kuraji, K., Toda, H., and Sasa, K. (2001b) Regional comparison of nitrogen export to Japanese forest streams. *The Scientific World* 1: 572-580.
- 柴田英昭・大手信人・佐藤冬樹・吉岡崇仁 (2006) 森林生態系の生物地球化学モデル: PnET モデルの適用と課題. *陸水学雑誌* 67: 235-244.
- 柴田英昭・小澤 恵・佐藤冬樹・笹賀一郎 (2007) 森林施業に伴う地表処理が土壌窒素動態に及ぼす影響とそのメカニズム. *日林誌* 89: 314-320.
- Shibata, H., Satoh, F., Sasa, K., Ozawa, M., Usui, N., Nagata, O., Hayakawa, Y., and Hatano, R. (2001a) Importance of internal proton production for the proton budget in Japanese forested ecosystems. *Water Air Soil Pollut.* 130: 685-690.
- Shibata, H., Sugawara, O., Toyoshima, H., Wondzell, S.M., Nakamura, F., Kasahara, T., Swanson, F.J., and Sasa, K. (2004) Nitrogen dynamics in the hyporheic zone of a forested stream during a small storm, Hokkaido, Japan. *Biogeochemistry* 69: 83-104.
- 柴田英昭・市川 一・野村 睦・佐藤冬樹・笹賀一郎・石井吉之・小林大二 (2002) 積雪寒冷地域の森林流域での融雪期における物質収支. *日本水文学会誌* 32: 49-56.
- 嶋 一徹・松崎由利子・千葉喬三 (1993) 都市近郊林における樹木葉の浮遊重金属捕捉機能に関する研究. *日本緑化工学会誌* 19: 1-10.
- 島田和則・勝本俊雄・岩本宏二郎・斎藤 修 (2008) 東京都多摩地方南西部におけるコナラ・クヌギ二次林の群落構造および種数の管理形態による差異. *植生学会誌* 25: 1-12.
- 日本林業協会 (2008) 平成 20 年版森林・林業白書—林業の新たな挑戦—. (森林・林業白書. 林野庁編).
- 森林施業研究会 (2007) 主張する森林施業論—22 世紀を展望する森林管理—. 395 pp, 日本林業調査会.
- Simunek, J., van Genuchten, M. Th., and Sejna, M. (2005) The HYDRUS-1D software package for simulating the movement of water, heat, and multiple solutes in variably saturated media, Version 3.0. HYDRUS Software Series 1. 270 pp, Department of Environmental Sciences, University of California Riverside.
- Stream Solute Workshop (1990) Concepts and methods for assessing solute dynamics in stream ecosystems. *J. Nor. Am. Benthol. Soc.* 9: 95-119.
- 杉浦孝蔵 (1977) スギ・ヒノキ林における競合植物の化学調節と造林作業体系の研究. 267 pp, 篠原出版.
- Swank, W.T. (1987) Stream chemistry responses to disturbance in for-

- est hydrology and ecology at Coweeta. *In* Forest ecology and hydrology at Coweeta. Ecological studies 66. Swank, W.T. and Crossley, Jr., D.A. (eds.), Springer-Verlag, 339–357.
- Swank, W.T., Vose, J.M., and Elliott, K.J. (2001) Long-term hydrologic and water quality responses following commercial clearcutting of mixed hardwoods on a southern Appalachian catchment. *For. Ecol. Manage.* 143: 163–178.
- 高橋輝昌・生原喜久雄・相場芳憲・戸田浩人・福田 誠 (1995) 幼齢林の養分動態に及ぼす雑草木と下刈りの影響. *森林立地* 37: 67–76.
- Takamatsu, T., Sase, H. and Takada, J. (2001) Some physiological properties of *Cryptomeria japonica* leaves from Kanto, Japan: potential factors causing tree decline. *Can. J. For. Res.* 31: 663–672.
- Tanio, Y., Ohte, N., Fujimoto, M., and Sheibley, R. (2009) Nitrate and phosphate uptake in a temperate forest stream in central Japan. *In* From headwaters to the ocean: Hydrological change and watershed management. Taniguchi, M., Fukushima, Y., Burnett, W.C., Haigh, M., and Umezawa, Y. (eds.), Taylor & Francis. 83–90.
- 戸田浩人・生原喜久雄・新井雅夫 (1991) スギおよびヒノキ壮齢林小流域の養分循環. *東京農工大農学部演習林報告* 28: 1–22.
- 戸田浩人・笹賀一郎・佐藤冬樹・柴田英昭・野村 陸・市川 一・藤戸永志・鷹西俊和・清和研二・塚原初男・飯田俊彰・谷口憲男・中田 誠・桑原 繁・内田武次・春田泰次・井上 淳・八木久義・塚越剛史・蔵治光一郎・二田美穂・小野 裕・鈴木道代・今泉保二・山口法雄・竹中千里・万木 豊・川那辺三郎・安藤 信・中西麻美・西村和雄・山崎理正・長山泰秀・土肥奈都子・片桐成夫・小藤隆一・新村義昭・井上章二・江崎次夫・河野修一・藤久正文・岩松 功・今安清光・中村誠司・塚本次郎・野上寛五郎・榎木 勉 (2000) 全国大学演習林における溪流水質. *日林誌* 82: 308–312.
- Tokuchi, N. and Fukushima, K. (2009) Long-term influence of stream water chemistry in Japanese cedar plantation after clear-cutting using the forest rotation in central Japan. *For. Ecol. Manage.* 257: 1768–1775.
- 徳地直子・館野隆之輔・福島慶太郎 (2006) 森林生態系の攪乱影響とその長期影響評価に向けた PnET-CN モデルの適用の検討. *陸水学雑誌* 67: 245–258.
- Tripathi, S.K., Sumida, A., Shibata, H., Uemura, S., Ono, K., and Hara, T. (2005) Growth and substrate quality of fine root and soil nitrogen availability in a young *Betula ermanii* forest of northern Japan: Effects of the removal of understory dwarf bamboo (*Sasa kurilensis*). *For. Ecol. Manage.* 212: 278–290.
- Tripathi, S.K., Sumida, A., Ono, K., Shibata, H., Uemura, S., Kodama, Y., and Hara, T. (2006) Leaf litterfall and decomposition of different above- and belowground parts of birch (*Betula ermanii*) tree and dwarf bamboo (*Sasa kurilensis*) shrub in a young secondary forest of Northern Japan. *Biol. Fertil. Soils* 43: 237–246.
- 辻 誠治・星野義延 (1992) コナラ二次林の林床管理の変化が種組成と土壤に及ぼす影響. *日本生態学会誌* 42: 125–136.
- 堤 利夫・河原輝彦・四手井綱英 (1968) 森林生態系における養分の循環について (I) 個体および林分の地上部の養分量. *日林誌* 50: 66–74.
- 梅木 清 (2003) 北海道における天然林再生の試み: かき起こし施業の成果と課題. *日林誌* 85: 246–251.
- 浦川梨恵子・戸田浩人・生原喜久雄 (2005) 高齢化したスギ・ヒノキ人工林小流域の斜面下部伐採が土壤および溪流の水質に及ぼす影響. *日林誌* 87: 471–478.
- 浦川梨恵子・戸田浩人・生原喜久雄 (2007) 高齢化したスギ・ヒノキ人工林小流域における下層土の NO_3^- 吸着による窒素流出の遅延効果. *日林誌* 89: 190–199.
- 浦川梨恵子・戸田浩人・生原喜久雄・崔 東寿 (2009) スギ・ヒノキ伐採流域における火山灰土壤の陰イオン吸着特性が NO_3^- の長期流出に及ぼす影響. *日林誌* 91: 184–191.
- Valett, H.M., Dahm, C.N., Campana, M.E., Morrice, J.A., Baker, M.A., and Fellows, C.S. (1997) Hydrologic influences on groundwater-surface water ecotones: heterogeneity in nutrient composition and retention. *J. Nor. Am. Benthol. Soc.* 16: 239–247.
- Vitousek, P.M. and Howarth, R.W. (1991) Nitrogen limitation on land and in the sea — How can it occur? *Biogeochemistry* 13: 87–115.
- Vitousek, P.M. and Matson, P.A. (1985) Disturbance, nitrogen availability, and nitrogen losses in an intensively managed loblolly pine plantation. *Ecology* 66: 1360–1376.
- Vitousek, P.M. and Reiners, W.A. (1975) Ecosystem succession and nutrient retention: a hypothesis. *BioScience* 25: 376–381.
- Warren, D.R., Bernhardt, E.S., Hall, Jr., R.O., and Likens, G.E. (2007) Forest age, wood and nutrient dynamics in headwater streams of the Hubbard Brook Experimental Forest, NH. *Earth Surf. Process. Landform.* 32:1154–1163.
- Webster, J.R., Mulholland, P.J., Tank, J.L., Valett, H.M., Dodds, W.K., Peterson, B.J., Bowden, W.B., Dahm, C.N., Findlay, S., Stanley, V.G., Grimm, N.B., Hamilton, S.K., Johnson, S.L., Marti, E., McDowell, W.H., Meyer, J.L., Morrall, D.D., Thomas, S.A., and Wollheim, W.M. (2003) Factors affecting ammonium uptake in streams — an inter-biome perspective. *Freshwater Biol.* 48: 1329–1352.
- 山谷孝一 (1993) 土壤生態系から森林施業を考える. わかりやすい林業研究解説シリーズ No.101, 93 pp, 林業科学技術振興所.
- Yoshida, T., Iga, Y., Ozawa, M., Noguchi, M., and Shibata, H. (2005) Factors influencing early vegetation establishment following soil scarification in a mixed forest in northern Japan. *Can. J. For. Res.* 35: 175–188.
- 吉田俊也・野口麻穂子 (2004) 針広混交林の択伐施業—新たな森林管理を目指して・北大雨龍研究林での最近の研究から—. *北方林業* 56: 162–165.