富山平野において近接する窒素飽和・非飽和落葉広葉樹林の窒素動態の比較

牧野奏佳香^{*,1}・徳地直子²・福島慶太郎^{2,3}・川上智規⁴

富山平野中央に位置する呉羽丘陵と射水丘陵は近接しており、近年の窒素 (N) 負荷量は同程度であるにもかかわらず、呉羽丘陵内の集水域からの N 流出量が射水丘陵内の約 17 倍多いことが報告されており、呉羽丘陵でのみ窒素飽和が指摘されている。そこで本研究では、呉羽丘陵における窒素飽和現象について、2 丘陵の生態系内の N シンク、すなわち、林分内の植生および土壌への保持、および渓流水への流出を比較し、動的窒素飽和概念モデルを用いて説明を試みた。その結果、土壌への N 蓄積量には 2 丘陵間で差はなかったが、表層 (0–10 cm) の純 N 無機化・純硝化速度は呉羽丘陵で有意に高かった。生葉の N 濃度や植物から林床への N 還元量も呉羽丘陵で多かったことから、植物の N 保持は呉羽丘陵でより多いと考えられた。採取した渓流水中の硝酸態 N 濃度は呉羽丘陵で有意に高く、呉羽丘陵からの N 流出が多い状態は継続していると考えられた。これらのことから、呉羽丘陵では植生の N 保持が多く、これがリター還元を通じて表層土壌の N 無機化・硝化速度を高め、系外への N 流出が増加する、動的な窒素飽和が進行していると考えられた。

キーワード：窒素飽和、N 保持強度、動的窒素飽和

Soyoka Makino,^{*,1} Naoko Tokuchi,² Keitaro Fukushima,^{2,3} Tomonori Kawakami⁴ (2017) Nitrogen Dynamics of Nitrogen-saturated and Unsaturated Deciduous Forest Ecosystems on Toyama Plain, Japan. J Jpn For Soc 99: 120–128 Kureha Hill (KR) and Imizu Hill (IM) are located adjacent to one another in the center of the Toyama Plain. Though the recent nitrogen (N) loadings on them are almost same, N output from KR exceeded about 17 times that from IM. Therefore, a previous study indicated that the forest ecosystem at the KR site was N-saturated. To elucidate the mechanism underlying N-saturation in KR using a kinetic N-saturation model, we examined the N sink components of the ecosystem, i.e., N retention in plants and soil and N leaching into hillside streams. The soil N pools did not differ significantly between the two sites, but the net N mineralization and nitrification rates of surface soils (depth: 0–10 cm) were significantly higher in the KR. Foliar N concentrations and litter N cycling rates from plants to soil were higher on the KR hillside, indicating that plant N retention in this site exceeded retention levels in IM. Stream nitrate concentrations were higher in water samples collected in KR, indicating that outward N leaching rates were higher in this site than in IM. High N retention levels in plants in the KR likely increase the rate of litter N cycling, which may in turn accelerate rates of surface soil N mineralization, nitrification, and N leaching. These mechanisms may explain the kinetic N-saturation levels at the KR.

Key words: N saturation, N sink strength, kinetic N saturation

I. は じ め に

森林の成長は、土壌に存在する窒素 (N) やリンといった主要な養分の可給性によって制限され (Elser *et al.* 2007), これらの養分は森林生態系内において植物と土壌間で効率よく保持されるため、一般的に系外への流出は少ない (Aber *et al.* 1993)。ところが、近年化石燃料の大量消費等により、北アメリカ・ヨーロッパの産業活動が盛んな都市やその周辺、日本では都市圏の風下域である岐阜県や群馬県、大陸起源の汚染物質の影響を受けやすい日本海側で、10 kg N ha⁻¹ yr⁻¹ 以上と大量の N 化合物が大气降下物として負荷されているという報告がある (Galloway *et al.* 2004; 酒井 2012; Mitchell *et al.* 1997)。このような地域では N が森林の成長の制限要因でなくなる可能性がある。そして、N 負荷量が森林生態系の N 要求量 (植生による吸収量と土壌微生物による不動化の合計) を超えて N 過剰状態に至り、ついには河川中に N (主に硝酸態 N; NO₃⁻) が大量に流出する、窒素飽和現象 (Aber *et al.* 1989)

が報告されている。高濃度の N を含む河川水は水道水・農業用水・工業用水・水産用水等に適さないことがあり、環境省は水質汚濁に関わる環境基準の中で、全 N 濃度の最も緩い区分である農業用水・工業用水・水産用水の基準値を 1 mg L⁻¹ 以下と定めている (環境省 2016)。また、窒素飽和がさらに進行すると森林が衰退する場合もある (Aber *et al.* 1989)。

窒素飽和の進行について、従来のモデルでは大気由来の N 負荷量に沿って四つの stage に分けられ (Aber *et al.* 1989), 系外への NO₃⁻ 流出にも stage ごとに変化が現れるとされている (Stoddard 1994)。Aber *et al.* (1989) のモデルでは、stage 0 は N 負荷量が少なく N 制限下にある状態、stage 1 は N 負荷量が増大して N 無機化速度や植生の純一次生産量が増大する状態で、さらに N 負荷量が多い状態が続くと葉の N 濃度や硝化速度、NO₃⁻ 流出が増加、純一次生産量は減少する stage 2 へと移行する。N 負荷量が生態系の保持可能な量を超える stage 3 では NO₃⁻ 流出量が増加し、森林衰退も起こるとされている (Aber *et al.*

*連絡先筆者 (Corresponding author) E-mail: makino@kais.kyoto-u.ac.jp

¹ 京都大学大学院農学研究科 〒606-8502 京都府京都市左京区北白川追分町 (Graduate School of Agriculture, Kyoto University, Kitashirakawa Oiwake-cho, Sakyo-ku, Kyoto, Kyoto 606-8502, Japan)

² 京都大学フィールド科学教育研究センター 〒606-8502 京都府京都市左京区北白川追分町 (Field Science Education and Research Center, Kyoto University, Kitashirakawa Oiwake-cho, Sakyo-ku, Kyoto, Kyoto 606-8502, Japan)

³ 首都大学東京都市環境学部 〒192-0397 東京都八王子市南大沢 1-1 (Faculty of Urban Environmental Sciences, Tokyo Metropolitan University, 1-1 Minami-Osawa, Hachioji, Tokyo 192-0397, Japan)

⁴ 富山県立大学工学部 〒939-0398 富山県射水市黒河 5180 (Faculty of Engineering, Toyama Prefectural University, 5180 Kurokawa, Imizu, Toyama 939-0398, Japan)

(2016 年 10 月 18 日受付, 2017 年 4 月 11 日受理)

1989)。Stoddard (1994) のモデルでは渓流水中の NO_3^- 濃度やその季節性の観点から、次のように示されている。stage 0 では NO_3^- 濃度は年間を通して低い。stage 1 では、生育期に植物が N を吸収することによって渓流水中の NO_3^- 濃度が休眠期に比べて低く、春の融雪出水時に高いという季節変動が顕著である。stage 2 では渓流水の NO_3^- 濃度に季節変動がみられるものの、生育期にも高く休眠期はさらに高いという、年間を通じて高い状態になる。stage 3 では生育期の NO_3^- 濃度が stage 2 のときよりも高く、季節変動は小さくなり、生態系が N のシンクではなくソースになる (Stoddard 1994)。

しかし実際には、N 施肥後に河川への N 流出が N 無機化速度や葉の N 濃度の上昇よりも先にみられる事例 (Emmett 2007) や、N 負荷量に沿って葉の N 濃度が上昇しない事例 (Aber *et al.* 2003)、あるいは N 負荷量に沿って N 無機化速度や硝化速度が上昇しない (Lovett and Rueth 1999) 等、従来のモデルでは説明できない事例がある。窒素飽和の進行や森林生態系からの N 流出は、N 負荷量以外に攪乱履歴、林齢、樹種構成等の要因の影響も受けて決定され (Goodale *et al.* 2000; Lovett *et al.* 2002)、それぞれの寄与率は森林生態系ごとに異なると考えられる (徳地ら 2011; 福島 2012)。

Lovett and Goodale (2011) は独自に行った N 施肥実験の結果より、新しい窒素飽和概念モデルを示した。新しいモデルの特徴は、生態系に負荷された N に対し、林床や土壌への保持、植物体の保持、渓流水による系外への流出、ガス態での放出、の各プロセスが同時に応答することを指摘したことにある (図-1)。各プロセスの応答の強弱は、林齢や樹種構成、土壌 C 蓄積量等によって規定され、各調節 (規定) 要因の大小が生態系によって異なるために、N 負荷に対する生態系の応答も様々に異なる可能性があると説明されている。例えば、負荷された N が林床や土壌、植物体に保持される生態系では、渓流水による系外への流出が少ない場合があると考えられる。一方、負荷された N が植物体や土壌にはあまり保持されない生態系では、植物

の生産性 (純一次生産量) や生葉 N 濃度の上昇、植物から林床への N 還元量の増加がみられず、N 流出が増加すると考えられる。つまり、従来のモデルでは N 負荷量が生態系の保持可能な量を超えると窒素飽和に至り、 NO_3^- が流出するとされていたが (Aber *et al.* 1989), Lovett and Goodale (2011) の示した新しいモデルに従えば、N 負荷量が生態系 (土壌や植物) の N 保持可能な量を超えていない場合でも、土壌や植物による N 保持が弱い場合には河川からの NO_3^- の流出が生じることがあると考えられる。この状態を Lovett and Goodale (2011) は動的窒素飽和 (kinetic N saturation) と呼んでいる。

本研究の対象とする富山平野中央に位置する呉羽丘陵 (以下、KR) と射水丘陵 (以下、IM) の N 動態においても、以下のように従来のモデル (Aber *et al.* 1989; Stoddard 1994) で説明できない点がある。KR と IM は丘陵間の距離が約 5 km と近接しており (図-2)、植生や土地利用履歴に大きな違いはみられない。そして N 負荷量は 2 丘陵間でほぼ等しく、約 $16 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ (1998 年 9 月から 2001 年 8 月) (Honoki *et al.* 2001) と国内中央値の 2 倍弱の高い水準である (酒井 2012)。しかし、渓流水中の NO_3^- 濃度は KR では丘陵内のほとんどの渓流水中の NO_3^- 濃度が年間を通して $90 \mu\text{eq L}^{-1}$ 以上で、季節変化がみられなかったのに対し、IM では年間を通して $15 \mu\text{eq L}^{-1}$ 以下と低かった (Honoki *et al.* 2001)。そして N 流出量は、KR 内の集水域では $23.4 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ と IM 内の集水域における $1.4 \text{ kg N ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ より約 17 倍多く、stage 3 の窒素飽和が指摘されている (Honoki *et al.* 2001)。

KR と IM は林齢や土地利用履歴、樹種構成に違いがなく、近年の N 負荷量がほぼ等しいにもかかわらず、KR のみで N の流出がみられたのは、Lovett and Goodale (2011) の提唱した動的窒素飽和状態にあるためではないかと考えられる。そこで本研究では、KR と IM における窒素飽和の進行状況を従来のモデル (Aber *et al.* 1989; Stoddard 1994) では説明できないことを明らかにし、生態系内の N シンクに着目した動的窒素飽和概念モデル (Lovett and Goodale 2011) に沿って、KR における窒素飽和の説明を行った。

図-1. N 配分に焦点を当てた動的窒素飽和の概念モデル (Lovett and Goodale 2011)

負荷された N がどのように配分されるかは各調節要因によって異なり、生態系の応答にも影響する。

図-2. 呉羽丘陵 (a) と射水丘陵 (b) の位置
富山平野広域地図。

II. 方 法

1. 試験地の概要

本研究の試験地は、富山平野中央に位置するKR (KR内のプロットKR_aが36°41'N 137°09'E, 図-3(a))とIM (IM内のプロットIM_aが36°39'N 137°06'E, 図-3(b))である。丘陵間の距離は約5kmと近接しており(図-2), 丘陵内の最大標高もKRは145m, IMは約150mと2丘陵間で大きな違いはない(図-3)。2丘陵内には面積が10ha以下の小集水域が多く分布する(Honoki *et al.* 2001)。KRは新第三紀の砂泥堆積互層と第四紀の砂泥堆積互層, 呉羽山層(砂質凝灰岩互層)から成り, IMは新第三紀の

砂泥堆積互層から成る(Fujii and Yamamoto 1979)。土壌はいずれの丘陵も褐色森林土に分類される(Fujii and Yamamoto 1979)。植生は2丘陵のいずれでも, 約50年生のコナラ(*Quercus serrata*)を主とする広葉樹二次林と約60年生のスギ(*Cryptomeria japonica*)人工林から構成されている。その面積割合はKRでは広葉樹二次林が約5割, モウソウチク(*Phyllostachys pubescens*)が約3割, 残りがスギ人工林である(環境省自然環境局生物多様性センター 2010; Honoki *et al.* 2001)。IMでは広葉樹二次林が約7割, 残りがスギ人工林である(環境省自然環境局生物多様性センター 2013; Honoki *et al.* 2001)。また, 国土地理院の地形図によると全ての調査プロットは1910年,

図-3. (a) 呉羽丘陵における生葉・リター・土壌の採取地点 (KR_a′, KR_a~d)と採水地点 (KR1~8)の位置と, (b) 射水丘陵における生葉・リター・土壌の採取地点 (IM_a′, IM_a~d)と渓流水採水地点 (IM1~3)の位置

1948 年, 1968 年のいずれも森林によって構成され (国土地理院 1910 a, b, 1948 a, b, 1968 a, b), 土地利用履歴に大きな違いはみられない。

富山市の 2012 年から 2015 年までの年平均気温および年平均降水量は, それぞれ 14.5℃, 2,465.1 mm である (気象庁 2012, 2013, 2014, 2015)。

2. 渓流水の採取・分析

KR と IM の丘陵内の渓流水質の空間分布を把握するために, 丘陵内の小集水域から流出する渓流水を KR では 8 カ所 (KR1~8), IM では 3 カ所 (IM1~3) で採水した (図-3)。これらの渓流水採水地点は, 上流に人家や工場, 農業地等が存在していないことを基準に選定した。渓流水は生育期である 2013 年 9 月と休眠期である 2013 年 12 月に採取した。9 月の KR7, 8 のみ増水時 (採水前 24 時間の積算降水量が 20.5 mm) で, 他は全て平水時 (採水前 24 時間の積算降水量が約 1 mm 以下) に採水した。採取した渓流水は 0.45 μm の親水性 PTFE 製のシリンジフィルター (25HP045AN, ADVANTEC 社製) でろ過して分析まで 4℃ 以下で保存し, イオンクロマトグラフ (ICS-90, ダイオネクス社製) を用いて NO_3^- 濃度を測定した。

3. 純一次生産量の推定

KR と IM で斜面下部に, 20 m $\times$ 20 m の方形プロット KRa, IMa を設定した (図-3)。渓流水を採取した KR1 と KR2 は KRa 含む集水域, IM1 は IMa を含む集水域である (図-3)。2011 年 11 月と 2013 年 12 月に, 各プロットで DBH (胸高直径) が 5 cm 以上の全木を対象として, 樹種識別と DBH の測定を行った。得られた DBH を後藤ら (2003) のアロメトリー式に代入し, 地上部現存量を算出した。

次に, 毎木調査を行ったプロット (KRa と IMa) において, リター量を得るために高さ 1.3 m, 面積 0.25 m² のリタートラップをそれぞれ五つ設置し, 2011 年 12 月から 2013 年 12 月に積雪期を除いて 1~3 カ月に 1 回の頻度でリターを回収した。2011 年 12 月から 2013 年 12 月の地上部現存量の増加量 (木部生産量) と葉リター量の和によって地上部純一次生産量を推定した。

4. 各丘陵内における土壌と植生の N 空間分布の把握

KRa と IMa に加えてさらに 20 m $\times$ 20 m の方形プロットを四つずつ設定した (KRa', KRb, KRc, KRd, IMa', IMb, IMc, IMd, 図-3)。なお, KRa' と IMa' はそれぞれ KRa と IMa と同じ集水域内の斜面上部に位置する。

各丘陵内の植生の N 動態の空間分布を把握するために, 2013 年 12 月に全てのプロット (KRa', KRa~d, IMa', IMa~d) において, 各プロット内の 4 カ所から 50 cm $\times$ 50 cm で新鮮なリターを採取し, それぞれを樹種ごとに分けた。コナラの生葉は, 2013 年 9 月に全てのプロットにおいて, 1 プロットにつき 4 個体から日当たりの良い箇所を採取した。全ての植物試料の N・炭素 (C) 分析は, 試料を乾燥・粉碎後, NC アナライザー (SUMIGRAPH NC-22A, 住化分析センター社製) を用いて測定した。生葉の N 濃度とリターの N 濃度の差を生葉の N 濃度で割ることで, 葉の N 引き戻し率を求めた。

また, 毎木調査やリター量の測定を行ったプロット (KRa と IMa) において, 各樹種についてリター N 濃度とリター量を求め, 全樹種の N 量を積算することで植物から林床への N 還元量を求めた。C 還元量も同様に求めた。

各丘陵内の土壌の N 動態の空間分布を把握するために, 2013 年 9 月に KRa~d と IMa~d のプロット内で表層土壌 (0~10 cm) を 1 プロットにつき 4 カ所から採取した。加えて 2015 年 7 月に C, N 蓄積量を求めるために, 各丘陵 3 プロットずつにおいて 100 cc 採土円筒を用いて表層土壌を 1 プロットにつき 4 カ所から採取した。さらに, 2015 年 7 月に 100 cc 採土円筒を用いて深層土壌 (10~100 cm) を層別に, KRa, KRb, KRd, IMa, IMb, IMd で 1 プロットにつき 1 カ所から採取した。

持ち帰った土壌は 2 mm メッシュで篩分後, 細土を土壌分析に供した。未乾燥の土壌を 28 日間 25℃ で含水率を一定に保ちながら暗所で培養し, 培養前後の土壌 5 g に 2M の KCl 溶液を 50 mL 加えた後 1 時間振盪し, No 6 濾紙 (ADVANTEC 社製) を用いて抽出液を得た。その後, 比色法を測定原理とするオートアナライザー (AutoAnalyzer III, BLTEC 社製) を用いて抽出液のアンモニウム (NH_4^+) 濃度と NO_3^- 濃度を測定し, NH_4^+ 濃度と NO_3^- 濃度の培養前後の差を培養日数で割ることで純 N 無機化速度と純硝化速度を求めた。

次に, 土壌約 5 g を 105℃ で 24 時間乾燥させ, 乾燥前後の重量の差から含水率を求めた。また, 乾燥後の土壌を粉碎し, NC アナライザーを用いて C, N 濃度を測定した。土壌の密度と C, N 濃度から各プロットでの C, N 蓄積量を求めた。土壌 pH は, 乾燥土壌 6 g に 1M の KCl 溶液を 15 mL 加えて振盪し, 懸濁液の pH をポータブル pH 計 (HM-30 P, TOA-DKK 社製) で測定した (石沢 1971)。

5. 統計解析

地上部現存量と木部生産量, 地上部純一次生産量は各丘陵 1 プロットずつで調査を行ったため, 統計解析を行っていない。その他の項目 (生葉の N 濃度, リターの N 濃度, リターの C/N 比, N 引き戻し率, 土壌の C, N, NH_4^+ , NO_3^- 濃度, C/N 比, 純 N 無機化速度, 純硝化速度, N 蓄積量, C 蓄積量, pH) については 2 丘陵間で *t* 検定を用いて比較した。リター量は KRa, IMa においてのみ得られたので, これに伴うリターの量, N 濃度, N 還元量, C 濃度, C 還元量, C/N 比については KRa, IMa 間で *t* 検定を行った。以上の解析には, いずれも R version 3.1.0 (R Development Core Team 2014) を使用し, 有意水準を 0.05 として *t* 検定を行った。

III. 結 果

1. 渓流水中の NO_3^- 濃度

渓流水中の NO_3^- 濃度は, KR では 9 月には 4 カ所, 12 月は 7 カ所で 80 μeqL^{-1} 以上の高い値を示した。KR 最北端に位置する KR8 は他の KR の地点よりも濃度が低かったが, 12 月は 40.1 μeqL^{-1} であった。それに対し, IM においては 9 月にも 12 月にも 15 μeqL^{-1} 以下と低濃度であった (図-4)。渓流水中の NO_3^- 濃度の季節変化は IM で

は明らかでなかったが、KR では生育期より休眠期の方が高かった。

2. 地上部現存量と純一次生産量

2013 年の樹種別の胸高断面積割合、本数によると、KRa と IMa いずれでもコナラが優占した (表-1)。また、DBH は KRa と IMa のいずれでも 10 cm 未満の本数が最も多く、45% 以上を占めていた。KRa では DBH が 10~25 cm 未満の本数より 25~40 cm 未満の方が多かったのに対し、IMa では DBH が大きくなるにつれて本数が少なくなった (図-5)。立木密度は IMa で $1,100 \text{ 本 ha}^{-1}$ 、KRa で $1,000 \text{ 本 ha}^{-1}$ と IMa の方がやや高かった。地上部現存量と木部生産量は KRa の方が IMa より多い傾向があったが、地上部純一次生産量は 2 丘陵間でほぼ等しかった (表-2)。

3. 生葉とリターの N 濃度と N 引き戻し率、N 還元量

優占樹種であるコナラについて、全てのプロットにおける生葉の N 濃度には、いずれの丘陵でも丘陵内のプロット間では有意な差はなかったが、丘陵間では KR の方が有意に高かった (表-2)。

全てのプロットにおけるコナラの N 引き戻し率は、KR

図-4. 呉羽丘陵と射水丘陵における渓流水中の NO_3^- 濃度 (2013 年 9 月と 12 月)

IM1~3 は射水丘陵内の、KR1~8 は KR 呉羽丘陵内の渓流水採水地点を示す。

表-1 (a). 呉羽丘陵における樹種別の胸高断面積割合と本数

	胸高断面積割合 (%)	本数 (本)
コナラ (<i>Quercus serrata</i>)	85.2	17
ソヨゴ (<i>Ilex pedunculosa</i>)	8.2	3
ムクノキ (<i>Aphananthe aspera</i>)	2.2	7
シロダモ (<i>Neolitsea sericea</i>)	1.9	3
アオハダ (<i>Ilex macropoda</i>)	1.1	6
マルバアオダモ (<i>Fraxinus sieboldiana</i>)	0.8	1
ヒサカキ (<i>Eurya japonica</i>)	0.2	1
ウワミズザクラ (<i>Padus grayana</i>)	0.2	1
トチノキ (<i>Aesculus turbinata</i>)	0.1	1

$n=1$ 。

表-1 (b). 射水丘陵における樹種別の胸高断面積割合と本数

	胸高断面積割合 (%)	本数 (本)
コナラ (<i>Quercus serrata</i>)	74.5	14
ソヨゴ (<i>Ilex pedunculosa</i>)	12.4	9
ヤマボウシ (<i>Benthamidia japonica</i>)	5.0	8
ヒサカキ (<i>Eurya japonica</i>)	3.9	3
ウリカエデ (<i>Acer crataegifolium</i>)	2.3	5
ネジギ (<i>Lyonia ovalifolia</i> ssp. <i>neziki</i>)	1.6	4
アズキナシ (<i>Aria alnifolia</i>)	0.3	1

$n=1$ 。

の方が IM より有意に大きく、リターの C/N 比は KR より IM の方が有意に小さかった。

2011 年 12 月~2013 年 12 月の 2 年間の全リター量は、KRa と IMa 間で有意な違いはみられなかったが、葉リター量は KRa の方が IMa より有意に多かった。全樹種のリター N 濃度とリター量から求めた N 還元量は、KR の方が IM より有意に多かった (表 2)。C 還元量には丘陵間で有意差はなかった。

図-5. (a) 呉羽丘陵における樹木の DBH 頻度分布と (b) 射水丘陵における樹木の DBH 頻度分布

DBH が 5 cm 以上の全木を対象としている。

表-2. 呉羽丘陵と射水丘陵における地上部現存量、木部生産量、純一次生産量、生葉 N 濃度、リター N 濃度、N 引き戻し率、リター C/N 比、葉リター量、全リター量、N 還元量、C 還元量の平均値

	呉羽丘陵	射水丘陵	t 検定
地上部現存量 (kg ha^{-1})	232.9×10^3	167.7×10^3	—
木部生産量 (kg ha^{-1})	6.61×10^3	7.32×10^3	—
純一次生産量 ($\text{kg ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$)	10.9×10^3	10.7×10^3	—
生葉 N 濃度 (%)	2.43 (0.04)	1.97 (0.03)	*
リター N 濃度 (%)	1.18 (0.02)	1.02 (0.02)	*
N 引き戻し率	51.0 (1.5)	48.0 (1.9)	*
リター C/N 比	44.5 (0.8)	50.6 (0.9)	*
葉リター量 ($\text{kg ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$)	4.25×10^3 (132)	3.38×10^3 (159)	*
全リター量 ($\text{kg ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$)	6.20×10^3 (475)	5.12×10^3 (647)	n.s.
N 還元量 ($\text{kg N ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$)	70.3 (3.2)	49.3 (3.1)	*
C 還元量 ($\text{kg C ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$)	2.92×10^3 (199)	2.39×10^3 (303)	n.s.

括弧内は標準誤差 (地上部現存量、木部生産量、純一次生産量は $n=1$ 、生葉 N 濃度、リター N 濃度、N 引き戻し率、リター C/N 比は $n=20$ 、葉リター量、全リター量、N 還元量、C 還元量は $n=5$)。*t 検定 P 値 < 0.05。n.s., t 検定 P 値 ≥ 0.05 で有意差なし。葉リター量、全リター量、N 還元量、C 還元量の測定期間は、2011 年 11 月~2013 年 12 月。

4. 土壌中の養分量および N 形態変化

表層土壌 (0~10 cm) の pH は, KR では 3.3, IM では 3.7 といずれの丘陵でも酸性を示し, KR の方が有意に低かった (表-3)。表層土壌中の N 濃度は KR の方が IM よりも有意に高かったが, N 蓄積量, C 蓄積量, C/N 比には 2 丘陵間で有意差はなかった。また, NH_4^+ 濃度には 2 丘陵間で有意差はなかったが, NO_3^- 濃度は KR の方が IM よりも有意に高かった。純 N 無機化速度と純硝化速度は KR の方が IM よりも有意に大きかった。

深層土壌 (10~100 cm) における pH の層別測定値の平均は, KR では 3.91, IM では 3.83 といずれの丘陵でも酸性を示したが, 2 丘陵間で有意差はなかった。深層土壌の N 濃度や C/N 比の層別測定値の平均, N 蓄積量, C 蓄積量の層別測定値の合計にも 2 丘陵間で有意差はなかった。 NH_4^+ 濃度の層別測定値の平均には 2 丘陵間で有意差はなかったが, NO_3^- 濃度の層別測定値の平均は KR の方が IM よりも有意に高かった。純 N 無機化速度の層別測定値の平均は KR の方が IM よりも有意に大きく, 純硝化速度の層別測定値の平均には 2 丘陵間で有意な差は認められなかった。

IV. 考 察

1. 2 丘陵における窒素飽和ステージの現状

Honoki ら (2001) は, KR と IM の渓流水中の NO_3^- 濃度や季節性, N 流出量と N 負荷量の大小から, Stoddard (1994) の基準に従って KR は窒素飽和の stage 3, IM は stage 0 で N 制限下にあったと指摘している。今回調査したほとんどの渓流水中の NO_3^- 濃度が先行研究と同じ程度の値であったことから (図-4), 現在も KR では全域にわたって窒素飽和状態が継続しており, IM でも同様に stage 0 の N 制限状態が続いていると考えられた。なお, 本研究における渓流水の採水頻度は生育期と休眠期に 1 回ずつであるが, 日本のような気候条件下では, 採水回数が少なくても水質データの安定性は高いという報告がある (楊ら

2004)。

また, コナラ生葉の N 濃度や植生の純一次生産量 (表-2), 土壌の純 N 無機化速度や, 純硝化速度 (表-3) も KR の方が IM より高かった。これら窒素飽和指標の 2 丘陵間における差は, Aber *et al.* (1989) の定義する窒素飽和ステージから KR が stage 3, IM が stage 0 に位置付けられる。これは, 上記で考察した Stoddard (1994) の渓流水中の NO_3^- 濃度や季節性, N 流出量により分類するステージと矛盾しない (Aber *et al.* 1989)。

2. 動的窒素飽和概念モデルの適用

2 丘陵間で, 近年の N 負荷量や土地利用履歴, 林齢, 樹種構成に大きな違いがないにもかかわらず窒素飽和ステージが異なる理由を説明するには, 生態系の N 配分についてより詳細な検討が必要である。そこで, 生態系内の N シンクに着目した動的窒素飽和概念モデル (Lovett and Goodale 2011) に従って, 2 丘陵における N 動態を図-6 に, 生態系に負荷された N の配分先と N 配分に対する生態系の応答 (図-1 参照) の大小を表-4 にまとめ, 以下にその詳細を述べる。

1) 林床・土壌への N 保持

本研究では, 土壌表層から深さ 1 m までの N 蓄積量に 2 丘陵間で有意な差は認められず, 負荷された N の林床や土壌への保持 (蓄積) は 2 丘陵間で差がないものと考えられた。

Lovett and Goodale (2011) によれば, 負荷された N が林床や土壌に保持 (蓄積) されて土壌の N 濃度が高まると, リグニン豊富なリターや古い土壌有機物から成る林床・土壌では, 有機物の分解や無機化に関与する微生物の酵素活性が抑制され (Carreiro *et al.* 2000; DeForest *et al.* 2004; Sinsabaugh *et al.* 2005), 有機物の分解速度が低下に転じ (図-1, Berg 2000; Neff *et al.* 2002; Knorr *et al.* 2005), その結果土壌 C 蓄積量が増加する場合がある (図-1, Hyvonen *et al.* 2008; Pregitzer *et al.* 2008; Nave *et al.* 2009; Liu and Greaver 2010)。本研究では, 表層土壌の N 濃度は

表-3. 呉羽丘陵と射水丘陵における表層土壌 (0~10 cm) と深層土壌 (10~100 cm) の pH, N 蓄積量, C 蓄積量, 土壌 C/N 比, 純 N 無機化速度, 純硝化速度の平均値

		呉 羽 丘 陵	射 水 丘 陵	t 検 定
表層土壌 (0~10 cm)	土壌 pH	3.32 (0.04)	3.68 (0.04)	*
	土壌 N 濃度 (g N kg^{-1})	4.86 (0.18)	3.78 (0.28)	*
	土壌 N 蓄積量 ($\text{kg N ha}^{-1} 10 \text{ cm}^{-1}$)	$2.48 \times 10^3 (172)$	$2.37 \times 10^3 (189)$	n.s.
	土壌 C 蓄積量 ($\text{kg C ha}^{-1} 10 \text{ cm}^{-1}$)	$40.1 \times 10^3 (1919)$	$38.9 \times 10^3 (2905)$	n.s.
	土壌 C/N 比	16.7 (0.59)	16.8 (0.76)	n.s.
	土壌 NH_4^+ 濃度 (mgN/kg)	6.28 (1.44)	6.26 (0.95)	n.s.
	土壌 NO_3^- 濃度 (mgN/kg)	4.37 (0.78)	0.67 (0.25)	*
	純 N 無機化速度 ($\text{mg N kg}^{-1} \text{ day}^{-1}$)	1.19 (0.12)	0.87 (0.06)	*
	純硝化速度 ($\text{mg N kg}^{-1} \text{ day}^{-1}$)	0.78 (0.12)	0.08 (0.03)	*
深層土壌 (10~100 cm)	土壌 pH	3.91 (0.12)	3.83 (0.04)	n.s.
	土壌 N 濃度 (g N kg^{-1})	0.69 (0.20)	0.53 (0.17)	n.s.
	土壌 N 蓄積量 ($\text{kg N ha}^{-1} 90 \text{ cm}^{-1}$)	$4.70 \times 10^3 (1168)$	$3.80 \times 10^3 (1095)$	n.s.
	土壌 C 蓄積量 ($\text{kg C ha}^{-1} 90 \text{ cm}^{-1}$)	$70.6 \times 10^3 (24416)$	$42.5 \times 10^3 (15290)$	n.s.
	土壌 C/N 比	12.2 (1.74)	8.50 (0.94)	n.s.
	土壌 NH_4^+ 濃度 (mgN/kg)	1.59 (1.05)	0.11 (0.04)	n.s.
	土壌 NO_3^- 濃度 (mgN/kg)	1.17 (0.27)	0.17 (0.16)	*
	純 N 無機化速度 ($\text{mg N kg}^{-1} \text{ day}^{-1}$)	0.77 (0.05)	0.40 (0.03)	*
	純硝化速度 ($\text{mg N kg}^{-1} \text{ day}^{-1}$)	0.08 (0.00)	0.04 (0.02)	n.s.

括弧内は標準誤差 (表層土壌では $n=4$, 深層土壌では $n=3$)。* t 検定 P 値 < 0.05 。n.s., t 検定 P 値 ≥ 0.05 で有意差なし。

図-6. 呉羽丘陵と射水丘陵におけるN配分

N配分 (N負荷量, リターによる植物から林床へのN還元量, 土壌N蓄積量, N流出量) と部現存量, 地上部純一次生産量。N負荷量とN流出量は Honoki *et al.* (2001) より, その他の値は表-2, 3 より得られた値である。

表-4. 生態系に負荷されたNの配分先と, N配分に対する生態系の応答, 2丘陵間での応答の大小, 各画分における2丘陵間でのN配分の大小

N配分先	N配分の大小		N配分に 対する応答	応答の大小	
	呉羽丘陵	射水丘陵		呉羽丘陵	射水丘陵
表層土壌のN保持	≐		土壌C蓄積量 純N無機化速度 純硝化速度	n.s. > >	
深層土壌のN保持	≐		土壌C蓄積量 純N無機化速度 純硝化速度	n.s. > n.s.	
植物のN保持	>		純一次生産量 生葉N濃度 N還元量	n.s. > >	
系外へのN流出	>		土壌pH		<
大気へのN放出	>				

N配分先とN配分に対する応答の項目は Lovett and Goodale (2011) の概念モデルに準ずる。N配分や応答の大小は表-2, 3 より抜粋した。大気へのN放出については, 川上 (2012) より引用した。応答の大小における, *t* 検定 *P* 値 < 0.05 で射水丘陵 < 呉羽丘陵; >, *t* 検定 *P* 値 < 0.05 で射水丘陵 > 呉羽丘陵; n.s., *t* 検定 *P* 値 ≥ 0.05 で有意差なし。

KRでIMより高かったが, 表層土壌の純N無機化速度もKRでIMより高く, C蓄積量には表層・深層ともに2丘陵間で有意な差が認められなかった (表-3, 図-6)。土壌のN濃度上昇に対する純N無機化速度や土壌C蓄積量への応答が先行研究と本研究で異なるが, この相違は, 林床にあるリター中のリグニン含有量や土壌有機物の分解段階等の違いによるものと推察される。また, 純N無機化速度は気温だけでなく, 林床有機物のN量やリターC/N比によっても影響を受ける (Reich 1997; Janssen 1996)。そのため, 本研究でリターによるN還元量がKRでIMより多かったことや, リターC/N比がKRでIMより低かったことは, 純N無機化速度がKRでIMより高かったことの要因の一つであると考えられる。

2) 植物へのN保持

負荷されたNが植物に配分されると, 生産性 (純一次生産量) や生葉N濃度が上昇することによって植物へのN保持が増加する他, 植物から林床へのN還元量が増加する場合がある (図-1)。本研究では, 生葉N濃度やN還

元量の結果から (表-2, 4, 図-6), 植物へのN保持はKRの方がIMより多かったと考えられる。

これまでのN施肥実験に関する研究では, 葉のN濃度が100%以上も上昇した事例 (Magill *et al.* 2004; McNulty *et al.* 2005) があるのに対して, Lovett and Goodale (2011) の研究では生葉・リターともにN濃度が対照区より20%程度しか上昇しなかった。このN負荷に対する植物への応答の違いについて, Lovett and Goodale (2011) は, 植物の養分組成比の可塑性や林分の生産性に起因する可能性を指摘している。本研究において, 等しいN負荷のもとで生葉・リターのN濃度がともにKRとIM間で有意な差がみられたことから (表-2), KRとIM間でも植物の生産性が異なる可能性が考えられる。そこで, 木部生産量や地上部現存量当たりの木部生産量を算出すると, KRにおける木部の生産性がIMよりも小さかった (表-2, 図-6)。これは, KRは直径の大きい木の占める割合がIMに比べて高かったことと矛盾しない (図-5)。KRとIMは土地利用履歴や林齢がほぼ等しいため, 林分の生産性に差が生じる要因については本研究結果からは示すことができず, 今後の更なる調査が必要である。

3) 系外へのN流出

溪流への年間N流出量や溪流水中の NO_3^- 濃度についての先行研究 (Honoki *et al.* 2001) と本研究の結果から, 系外への流出はKRの方がIMより多い状態が継続していることがわかった (Honoki *et al.* 2001, 図-4, 表-4)。この要因の一つに土壌の純硝化速度の違いが挙げられる (Lovett and Goodale 2011)。土壌表層の純硝化速度はIMよりもKRの方が有意に高かったが, 下層では2丘陵間で有意な差はなかった (表-3, 4)。先行研究 (Honoki *et al.* 2001) においても, 土壌表層の純硝化速度に関して同様の傾向が報告されている。土壌 NO_3^- 濃度もIMよりKRで有意に高かったことから (表-3), 硝化活性が土壌中の NO_3^- 量や流出に影響していると考えられる。硝化過程については, 土壌有機物のC/N比が低いほど硝化速度が高い傾向を示すことが知られている (Aber *et al.* 2003)。本研究では土壌表層・深層ともに2丘陵間でC/N比に有意な差が認められなかったため (表-3), KRにおいて硝化

を促進する要因については更なる検討が必要である。

また、溪流へのN流出は同時にカチオンの流出も促進し、土壌が酸性化する場合がある(図-1, Reuss and Johnson 1986)。本研究では表層土壌のpHはKRの方がIMより低かったが、深層土壌のpHは2丘陵間で違いがなかった(表-3, 4)。このことから、KRの表層では硝化活性が高く、それに伴うプロトンの生成が土壌を酸性化するが、土壌深層における鉱物風化によって中和された可能性が考えられた。

4) 大気へのN放出

本研究では大気へのN放出量を測定していないが、先行研究においてKRとIMaで脱窒等による土壌からの亜酸化N(N_2O)放出量の測定が行われた(川上 2012)。これによれば、 N_2O の大気への放出量はKRでは年や季節によって変動しながら約 $1\sim6\mu gN\ m^{-2}\ h^{-1}$ 、IMaでは年間を通して約 $0.5\mu gN\ m^{-2}\ h^{-1}$ 以下と、KRの方がIMaに比べて多かったことが示されており、ガス態での放出量がKRの方がIMより多い可能性が考えられる。

2.1) から2.4) より、KRではIMに比べて負荷されたNが植物への保持や系外への流出、大気への放出に配分されていたと考えられる(表-4)。

3. 呉羽丘陵にみられた動的窒素飽和

Lovett and Goodale (2011) は窒素飽和について次のことを指摘している。従来のモデル(Aber *et al.* 1989; Stoddard 1994) では、森林生態系が窒素飽和状態下にあるときには生態系内にNを保持できず、地上部の植生や土壌へのN保持可能性が0かマイナスになっているはずである。しかし、森林の攪乱によって植生への蓄積速度が低下するか植生がNの供給源にでもならない限り、そのような状況はめったに生じない。本研究でも上述のとおり、地上部の植生へのN保持はKRの方がIMよりも多く、土壌へのN保持に2丘陵間で有意な違いはみられなかったことから、窒素飽和とされるKRでも植生や土壌にNが保持できる状態にあり、従来の窒素飽和モデルの仮定とは必ずしも一致しない(Aber *et al.* 1989; Stoddard 1994)。そこで次に、KRにおける窒素飽和の進行状況を動的窒素飽和概念モデル(Lovett and Goodale 2011)に沿って詳しく検討する。

KRでは負荷されたNがIMと比べて植物への保持や系外への流出、大気への放出に配分されたと考えられる。その際、植物-土壌間のN内部循環系において、KRでは生葉やリターのN濃度が上昇し、土壌へのN還元量が増加したことで(表-3, 図-6)、表層土壌での純N無機化・硝化速度(表-3)がIMよりも高くなったものと考えられる(表-4)。そして、KRにおいて土壌中でより多く生成された NO_3^- が植物への吸収に回る一方、土壌へのN蓄積(保持)にIMと有意な違いがなかったため、より多くのNが系外への流出や大気への放出に配分され、動的な窒素飽和が起こったものと推察される。一方、IMでは負荷されたNがKRよりも多く配分されたプロセスについては本研究で明示することができなかった。土壌へのN蓄積量について深さ100 cm以下は調査しなかったため、より深部への

N保持を考慮する必要がある。以上のように、2丘陵間におけるN負荷に対するN配分の相違によって、KRでのみ動的窒素飽和状態が生じたと考えられる。

Lovett and Goodale (2011) の動的窒素飽和概念モデルは、従来の窒素飽和仮説では説明が困難であった現象を理解する助けとなるものであるが、本研究では各シンクへのN配分の調節(規定)要因、特に土壌や植物の保持を規定する要因を完全には明らかにできず、窒素飽和に至る原因を論じることはできない等、未解決の問題も抱えている。しかしながらこのモデルでは、これまでの窒素飽和の推定に必要なであった生態系のN要求量といった測定がほぼ不可能な項目が不要であるため、より現実的に即して窒素飽和を判断することができる。今後は、我が国でもより多くの事例に対して、各シンクへのN配分についての検討を加え、動的窒素飽和を視野に入れて窒素飽和のメカニズムの解明を進めることが課題である。

本研究は、日本学術振興会科研費15H04515・22780145・26660127の助成を受けて行われました。本研究を行うにあたって、富山県庁および富山市役所には試験地の設定許可を頂きました。京都大学大学院農学研究科森林育成学研究室、森林情報学研究室の学生の皆さまには試験地での植生調査や試料採取にご同行いただき、多大なご協力を賜りました。これらの方々に、厚く御礼申し上げます。

引用文献

- Aber JD, Nadelhoffer KJ, Steudler P, Melillo JM (1989) Nitrogen saturation in northern forest ecosystems. *BioScience* 39: 378-386
- Aber JD, Magill A, Boone R, Melillo JM, Steudler P (1993) Plant and soil responses to chronic nitrogen additions at the Harvard forest, Massachusetts. *Ecol Appl* 3: 156-166
- Aber JD, Goodale CL, Ollinger SV, Smith ML, Magill AH, Martin ME, Hallett RA, Stoddard JL (2003) Is nitrogen deposition altering the nitrogen status of northeastern forests? *Bioscience* 53: 375-389
- Berg B (2000) Litter decomposition and organic matter turnover in northern forest soils. *For Ecol Manage* 133: 13-22
- Carreiro MM, Sinsabaugh RL, Repert DA, Parkhurst DF (2000) Microbial enzyme shifts explain litter decay responses to simulated nitrogen deposition. *Ecology* 81: 2359-2265
- DeForest JL, Zak DR, Pregitzer KS, Burton AJ (2004) Atmospheric nitrate deposition, microbial community composition, and enzyme activity in northern hardwood forests. *Soil Sci Soc Am J* 68: 132-138.
- Emmett BA (2007) Nitrogen saturation of terrestrial ecosystems: some recent findings and their implications for our conceptual framework. *Water Air Soil Pollut Focus* 7: 99-109.
- Elser JJ, Bracken MES, Cleland EE, Gruner DS, Harpole WS, Hillebrand H, Ngai JT, Seabloom EW, Shurin JB, Smith JE (2007) Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecol Lett* 10: 1135-1142
- Fujii S, Yamamoto O (1979) Geology of the Kurehaya hills. *Bull Toyama Sci Museum* 1: 1-14
- 福島慶太郎 (2012) 森林生態系の物質循環および溪流水質からみた攪乱影響評価の可能性. *森林立地* 54: 51-62
- Galloway JN, Dentener FJ, Capone DG, Boyer EW, Howarth RW, Seitzinger SP, Asner GP, Cleveland CC, Green PA, Holland EA, Karl DM, Michaels AF, Porter JH, Townsend AR, Vöosmarty CJ (2004) Nitrogen cycles: past, present, and future. *Biogeochemistry* 70: 153-226
- Goodale CL, Aber JD, McDowell WH (2000) The long-term effects of disturbance on organic and inorganic nitrogen export in the White Mountains, New Hampshire. *Ecosystems* 3: 433-450
- 後藤義明・小南裕志・深山貴文・玉井幸治・金澤洋一 (2003) 京都府南部地方における広葉樹二次林の地上部現存量及び純生産量. *森林総合研究所研究報告* 2: 115-147
- Honoki H, Kawakami T, Yasuda H, Machara I (2001) Nitrate leakage

- from deciduous forest soils into streams on Kureha Hill, Japan. The Sci World J 1: 548–555
- Hyvonen R, Persson T, Andersson S, Olsson B, Agren GI, Linder S (2008) Impact of long-term nitrogen addition on carbon stocks in trees and soils in northern Europe. *Biogeochemistry* 89: 121–137
- 石沢修一 (1971) 肥沃度測定のための土壌養分分析. 土壌養分測定法委員会 2: 30–31
- Janssen BH (1996) Nitrogen mineralization in relation to C : N ratio and decomposability of organic materials. *Plant Soil* 181: 39–45
- 川上智規 (2012) 森林の窒素飽和現象. (森林の窒素飽和と流域管理. 古米弘明・川上智規・酒井憲司編, 技法堂). 77–78
- 環境省 (2016) 生活環境の保全に関する環境基準 (湖沼) <http://www.env.go.jp/kijun/wt2-1-2.html> (■イ参照)
- 環境省自然環境局生物多様性センター (2010) 第7回 自然環境保全基礎調査植生調査 富山 <http://gis.biodic.go.jp/webgis/files/vg67/pdf/553701.pdf> (左下部参照)
- 環境省自然環境局生物多様性センター (2013) 第7回 自然環境保全基礎調査植生調査 宮森新 <http://gis.biodic.go.jp/webgis/files/vg67/pdf/543770.pdf> (右上部参照)
- 気象庁 (2012, 2013, 2014, 2015) 気象統計情報 http://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/index.php?prec_no=55&block_no=47607&year=&month=&day=&view= (2012年, 2013年, 2014年, 2015年閲覧)
- Knorr M, Frey SD, Curtis PS (2005) Nitrogen additions and litter decomposition: a meta-analysis. *Ecology* 86: 3252–3257
- 国土地理院 (1910 a) 地形図 呉羽村
- 国土地理院 (1910 b) 地形図 長澤
- 国土地理院 (1948 a) 地形図 富山
- 国土地理院 (1948 b) 地形図 長澤
- 国土地理院 (1968 a) 地形図 富山
- 国土地理院 (1968 b) 地形図 宮森新
- Liu LL, Greaver TL (2010) A global perspective on belowground carbon dynamics under nitrogen enrichment. *Ecol Lett* 13: 819–828.
- Lovett GM, Rueth H. (1999) Soil nitrogen transformations in beech and maple stands along a nitrogen deposition gradient. *Ecol Appl* 9: 1330–1344
- Lovett GM, Weathers KC, Arthur MA (2002) Control of N loss from forested watersheds by soil carbon: nitrogen ratio and tree species composition. *Ecosystems* 5: 712–718
- Lovett GM, Goodale CL (2011) A new conceptual model of nitrogen saturation based on experimental nitrogen addition to an oak forest. *Ecosystems* 14: 615–631
- Magill AH, Aber JD, Currie WS, Nadelhoffer KJ, Martin ME, McDowell WH, Melillo JM, Steudler P (2004) Ecosystem response to 15 years of chronic nitrogen additions at the Harvard Forest LTER, Massachusetts, USA. *For Ecol Manage* 196: 7–28
- McNulty SG, Boggs J, Aber JD, Rustad L, Magill A (2005) Red spruce ecosystem level changes following 14 years of chronic N fertilization. *For Ecol Manage* 219: 279–291
- Mitchell MJ, Iwatsubo G, Ohnishi K, Nakagawa Y (1997) Nitrogen saturation in Japanese forests: an evaluation. *For Ecol Manage* 97: 39–51
- Nave LE, Vance ED, Swanston CW, Curtis PS (2009) Impacts of elevated N inputs on north temperate forest soil C storage, C/N, and net N-mineralization. *Geoderma* 153: 231–240
- Neff JC, Townsend AR, Gleixner G, Lehman SJ, Turnbull J, Bowman WD (2002) Variable effects of nitrogen additions on the stability and turnover of soil carbon. *Nature* 419: 915–917
- Pregitzer KS, Burton AJ, Zak DR, Talhelm AF (2008) Simulated chronic nitrogen deposition increases carbon storage in Northern Temperate forests. *Global Change Biol* 14: 142–153
- R Development Core Team (2014) R version 3.1.0: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, <http://www.R-project.org> (参照 2014年4月10日)
- Reich PB, Grigal DF, Aber JD, Gower ST (1997) Nitrogen mineralization and productivity in 50 hardwood and conifer stands on diverse soils. *Ecology* 78: 335–347
- Reuss JO, Johnson DW (1986) Acid deposition and the acidification of soil and water. *Ecological Studies* Vol. 59, Springer-Verlag
- 酒井憲司 (2012) 窒素の起源と大気からの降下物. (森林の窒素飽和と流域管理. 古米弘明・川上智規・酒井憲司編, 技法堂). 46–47
- Sinsabaugh RL, Gallo ME, Lauber C, Waldrop MP, Zak DR (2005) Extracellular enzyme activities and soil organic matter dynamics for northern hardwood forests receiving simulated nitrogen deposition. *Biogeochemistry* 75: 201–215.
- Stoddard JL (1994) Long-term changes in watershed retention of nitrogen. In: *Environmental Chemistry of Lakes and Reservoirs. Advances in Chemistry*, Vol. 237, Baker LA (ed) American Chemical Society, 223–284
- 徳地直子・大手信人・臼井伸章・福島慶太郎 (2011) 窒素負荷に伴う森林生態系の窒素循環過程の検討. *日生態誌* 61: 275–290
- 楊 宗興・木平英一・武重祐史・杉山浩史・三宅義則 (2004) 渓流水の NO_3^- 濃度と森林の窒素飽和. *地球環境* 9: 29–40