

特集：集水域の生物地球化学シミュレーションモデルの有用性と課題

総説 [Review Article]

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

徳地直子¹⁾・館野隆之輔²⁾・福島慶太郎³⁾

Influence of forest disturbance and test application of PnET model for determining long-term impact influences

Naoko TOKUCHI¹⁾, Ryunosuke TATENO²⁾ and Keitaro FUKUSHIMA³⁾

Abstract

The influence of forest disturbance was reviewed and examined applying the PnET model developed in the USA. Forest disturbance has a significant impact on nutrient cycling due to the interruption of plant uptake, which is one of the most important pathways for nutrients. Such an impact on nitrogen cycling is especially evident because the recycling, decomposition and uptake between plants and soil are the major pathways of nitrogen. The excess nitrogen produced by interrupted plant uptake is nitrified by soil microbes and leached out of the forest ecosystem to be carried off downstream. The impact of long-term forest disturbance on each process of nutrient cycling was estimated by applying the PnET-CN model. In the simulation results, the patterns of the biomass increment reaching a plateau and the decrease in leaf nitrogen concentration with forest age seemed to be well simulated. However, individual values of those simulated results varied significantly from those of the observed data in known studies. This finding suggests that the simulated results were false, and that the parameters need to be reconfigured based on soil fertility, soil moisture conditions, and root development processes. It appears to develop the new processes of replacement process of forest development. To apply PnET-CN to topographically heterogeneous Japanese forest ecosystems, it is necessary to first develop a hydrological model that can incorporate such heterogeneity. Furthermore, it is necessary to build long-term monitoring systems to provide the basic database needed for feature model construction in Japan

Key words: forest disturbance, nitrate, stream chemistry, PnET, biomass

摘 要

森林生態系の攪乱に伴う影響について既往の研究をまとめ、その長期影響評価を北米で開発された PnET モデルをわが国にも適用するための検討を行った。

森林生態系の攪乱は、生態系内での主要な物質循環経路である植物による吸収を断つため、物質循環

¹⁾ 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, Kyoto 606-8502, Japan. (E-mail: tokuchi @kais. kyoto-u.ac.jp)

²⁾ 鹿児島大学農学部 〒890-0065, 鹿児島県鹿児島市郡元1丁目21-24 Kagoshima University, Faculty of Agriculture, Kagoshima 890-0065, Japan

³⁾ 京都大学大学院農学研究科 〒606-8502, 京都市左京区北白川追分町 Graduate School of Agriculture, Kyoto University, Kyoto 606-8502, Japan

に大きな影響を及ぼす。特に、窒素は植物 - 土壌系において吸収・分解の再循環を最大の経路とするため、攪乱の影響が顕著に現れる。攪乱により吸収されなくなった余剰の窒素は、硝化過程を経て硝酸に変換され、溪流中へ流亡し下流へも影響を及ぼす。PnET-CN で森林攪乱の長期影響予測をしたところ、林齢に伴う現存量の頭打ちや加齢に伴う葉の窒素濃度の低下といったパターンはほぼ再現された。しかし、個々の数値には既存の研究にみられる実測値と大きな隔たりがあった。これらのことから、諸現象の再現は擬似的なものに過ぎず、今後は水分条件や養分条件、根系の発達過程などに基づいたパラメーターの設定を行うことが必要であることを示した。さらに、精度の向上のために必要な新しいプロセスとして更新プロセスが、わが国への適用のためには地形的異質性を加味した新しい水文プロセスの改良が重要であると考えられた。加えて、わが国で精度の高い長期的な森林攪乱の影響予測を行うためには、長期のモニタリングデータベースの整備を進める必要がある。

キーワード：森林攪乱，硝酸態窒素，河川水質，PnET，現存量

(2005年7月14日受付；2006年4月3日受付)

はじめに

わが国において森林は多くの場合、流域の最上流部に位置して主要な水源を形成し、その下流域に及ぼす影響は大きい。森林の攪乱は、生態系内の物質循環や土壌プロセスを変え、その結果、土壌の硝化速度の上昇やそれに伴うカチオンの流亡などをもたらす (Likens et al., 1970; Dahlgren and Driscoll, 1994)。さらに、生成された硝酸やカチオンは森林生態系から流出し、下流の生態系の物質収支にも影響を及ぼす。攪乱には様々なものがあるが、一般的な施業である伐採や間伐などは、規模の違いは存在するものの森林生態系の攪乱のひとつであり、施業によって渓流水の水質が低下することが知られている (例えば, Swank and Crossley, 1988)。

これらの攪乱の影響は、時間的なスケールにおいて、100年程度にもおよぶことが示唆されている (Goodale et al., 2000)。森林攪乱の影響に、近年顕在化している地球規模での環境変動の影響が加わることによって、森林の攪乱による影響なのか、地球規模での環境変動の影響なのかといった要因の分離が困難になる。これらの問題の解決にはモデル化の手法が欠かせず、北米を中心に様々なモデルが開発されている (例えば PnET モデル, Aber and Driscoll, 1997; Aber et al., 1997 など)。わが国においては森林生態系の物質循環モデルの開発はまだまだこれからであり、長期的な森林生態系の物質循環について考える場合、すでに開発された PnET モデルなどをわが国の森林生態系に適用するのが簡便である (柴田, 2006)。しかし、森林生態系は気象条件や樹種によって大きく異なり、その物質循環機構も異なると考えられる。そのため、わが国に PnET モデルを適用する際には、用

いられている物質循環に関するパラメーターの検討が必要となる。

本論文では、まず森林攪乱の影響について整理し、その一般性について考察する。ついで、森林攪乱の長期的影響について予測するため、PnET モデルのうち PnET-CN モデルを構成する内部循環過程およびそのパラメーターに関して問題点を指摘し、わが国への適用に向けた今後の研究課題を整理する。

内部循環の攪乱が外部循環、水質に及ぼす影響

森林生態系内部の攪乱の影響は森林生態系内部のみにあられるのではなく、森林生態系を経て形成される流出水を通じて下流の河川や海にも及ぶ。そのため、森林生態系の攪乱の影響を把握することは、森林生態系にとって重要なだけでなく、下流に位置するすべての生態系にとって非常に重要なことであるといえる。そこで、まず渓流水の水質を形成する森林生態系内部での過程を概観する。

炭素は光合成を通じて森林生態系のエネルギー源となる最も基礎的な元素であり、光合成による生態系内への取り込みと呼吸による系外への放出といった大気とのやりとりを主な経路とする開放的な循環をしている (Fig.1, 堤, 1987)。それに対して、窒素ではいったん吸収されると樹体を形成した後、落葉落枝として還元され分解過程を経て再吸収されるという、生態系内を閉鎖的に循環する割合が高い。ミネラル類では、基本的には窒素と同じであるが、降水などによる系外からの流入や風化による供給があり、また、溪流からの流出経路の位置づけが高くなり、炭素と窒素の中間的な循環をしていることが知られている。

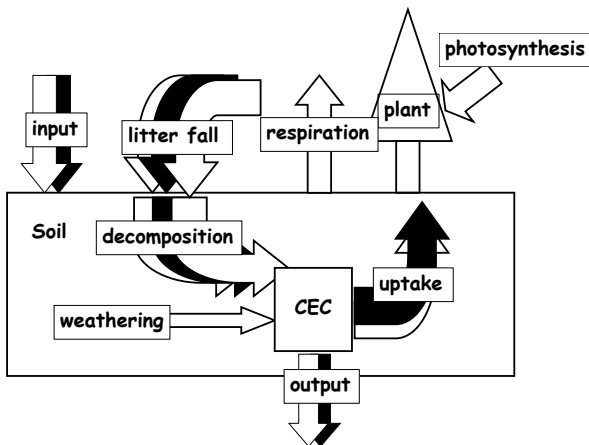


Fig.1. Nutrient cycling in forested ecosystem White arrow indicates carbon cycling, black arrow nitrogen cycling, and lined arrow mineral cycling.

図1. 森林生態系における物質循環の主要な経路。白矢印は炭素の主要な循環経路、黒矢印は窒素の主要な循環経路、斜線の矢印はミネラルの循環経路を示す。

窒素が閉鎖的な循環経路をとる理由として、森林生態系にとって不可欠な物質であるにも関わらずその量が少ないため、植物体が枯死・脱落した際、分解と不動化あるいは植物による吸収がほぼ同時に起こり、それらが主要な循環経路になっていることが挙げられる。すなわち、窒素の循環は森林生態系内部のプロセスが鍵になっており、攪乱により森林生態系内部の循環に変化が生じれば、それまでみられなかった窒素の流出が生じるであろうことは容易に推察される。

攪乱は火災によって樹木が燃えてなくなる、病虫害によって樹勢が衰えるあるいは枯死する、土砂崩れによって土壌ごと樹木がなくなる、などの現象であり、森林生態系内部の循環の主要な経路を変えることであるといえる。樹木は森林生態系において最大のバイオマスを占め、吸収量も多く循環の主要な経路のひとつであるため、伐採など樹木の吸収をなくす攪乱は特にその影響が大きい。

これまでに森林生態系の攪乱とその影響を明らかにするため、さまざまな伐採実験が行われている。例えば、1960年代には北米において河川水の水量・水質の変化に関する研究がはじめられた。ニューハンプシャー州の Hubbard Brook 森林試験流域では、陸水学者の Likens と植物学者の Bormann らによって、森林の伐採が河川水質に与える影響や、伐採攪乱からの森林生態系の回復過程が詳細に調査された (<http://www.hubbardbrook.org/>)。事前に綿密に調査され、比較可能とみなされた複数の小

集水域 (small watershed) を用いて、伐採区と対照区を設ける、いわゆる“対照流域法”がとられた (Likens et al., 1977; Bormann and Likens, 1979)。皆伐区では流域全域が伐採され、さらに除草剤がまかれた。伐採前には年平均 0.3 mgN L^{-1} 前後であった渓流水中の硝酸態窒素濃度が、伐採後2年目には 12 mg N L^{-1} にまで上昇し、それと共に K^+ 濃度が16倍、 Al 濃度が9倍、 Ca^{2+} 濃度が4倍上昇し、水質の総合的な指標である pH は0.8程度低下した (Table 1, Likens et al. 1970)。

ノースカロライナ州 Coweeta 水文試験地では、1970年代から皆伐実験を含むさまざまな伐採シナリオに沿った実験が行われた (Swank and Crossley, 1988)。林道の敷設を伴う伐採、伴わない場合、伐採された材の搬出を行う場合や行わない場合、樹種の転換など様々な施業に対する渓流水量や水質の応答に対する研究が続けられている (<http://coweeta.ecology.uga.edu/>)。皆伐実験では、広葉樹を皆伐したのち除草剤は用いられず、森林の回復を自然に任せた場合、渓流水の硝酸態窒素濃度の上昇は伐採後2年目に最高となったが、除草剤を用いた Hubbard Brook 森林試験流域のような大きな変化はみられなかった (Table 1, Swank and Crossley, 1988)。それでも、硝酸態窒素濃度は伐採前の30倍程度上昇し、 Ca^{2+} 濃度は1.5倍程度の上昇がみられた。

このほかにも、多くの場所で伐採試験が行われている。英国では1930年代に湿地や草地に外来樹種である常緑針葉樹 (sitka spruce) が導入された。森林化により、草地などであったところに比べて蒸散が増加して降水成分の濃縮が生じる (Reynolds et al., 1988)、樹冠により海塩由来のイオン (Cl^- , Na^+ , Mg^{2+} , SO_4^{2-} など) の捕捉率が高まり (Fowler et al., 1989)、その結果渓流水中の主要な溶存イオンの濃度が上昇したことが報告されている。現在、これらの人工林は成熟して伐期に達しているが、伐採による下流への影響が懸念されている。さらに近年では、画一的な針葉樹の造林による森林の諸問題が指摘され、樹種の変換などを含めた森林の取り扱いが議論されており、さまざまな施業試験が行われている。例えば、人工林の伐採率を変えた場合 (Reynolds et al., 1995) や植栽が行われた場合 (Neal et al., 2003) が報告されている。Reynolds et al. (1995, Table1) によれば、伐採率68%の場合、渓流水の硝酸態窒素濃度は上昇するものの飲用基準 (11.3 mgN/L) 以下でしかも短期間で回復すると報告されている。

攪乱からの回復過程においては、樹木の成長に伴う窒素の吸収 (Bormann and Likens, 1979) が重要であるこ

表 1. アメリカ、イギリス、日本の森林伐採による渓流水質の変化の比較。
Table 1. Comparative effects of forest clearcut on streamwater chemistry in USA, UK and Japan.

Site area (ha)	location	MAT (°C) MAP (mm)	bedrock	vegetation before/after	treatment	NO ₃	Ca ²⁺	K ⁺	Cl ⁻	Al	pH	reference
Hubbard Brook #2 15.6	NH, USA	-9 (Jan.), 19 (Jul.) *	metasedimentary, igneous rock	hardwood/none	clearcut, herbicide	56 a	4.2 a	16 a	1.6 a	9.1 a	-0.8 a	1, 2
Coweeta #7 59.5	NC, USA	12.6 1890	metasandstone, schist	hardwood/none	clearcut	30 a	1.5 a	no change	N.A.	N.A.	N.A.	3, 4
Afon Hore, Plymlimon 6.0	Wales, UK	1.8 (Feb.), 12.1 (Aug.) *	mudstone, shale	Sitka spruce/Sitka spruce	clearcut	4.9 b	no change	11 b	no change	no change	no change	5
Kutsuki-L 1.09	Shiga, Jpn	12.2 2265	sandstone	chestnut, white oak, Japanese red pine/Japanese cedar, cypress	clearcut	15 c	no change	no change	decrease	N.A.	no change	6
Gomadanzan S18 9.5	Nara, Jpn	12.3 2650	sandstone, shale	Japanese cedar, cypress/Japanese cedar, cypress	clearcut	18 c	no change	1.6 c	1.3 c	no change	no change	7
Fukuroyama 1.09	Chiba, Jpn	14.2 2012	sandstone, shale	Japanese cedar, cypress/Japanese cedar, cypress	clearcut	5.6 b	no change	no change	decrease	N.A.	no change	8

* , minimum and maximum mean monthly temperature; a, ratio of post-cut mean annual flow-weighted concentrations to pre-cut; b, ratio of post-cut mean arithmetic annual concentrations to pre-cut; c, ratio of mean annual arithmetic concentrations in the clearcut site to ones in the control site; N.A., no available data published. Reference: 1, Bormann and Likens (1995); 2, Likens et al. (1970); 3, Swank and Crossley (1988); 4, Swank et al. (2001); 5, Reynolds et al. (1995); 6, Kumimatsu et al. (2003); 7, 福島ら (未発表); 8, 松田ら (2002).

とが指摘されており、萌芽更新する樹種がある場合に回復がはやいことが知られている (Dalgren, 1998)。長期的には天然林の回復過程においていったん低下した渓流水の硝酸態窒素濃度が、遷移による樹種の変化に伴って再度上昇する可能性が示されており (Swank et al., 2001)、樹木の存在だけではなく樹種についても考慮する必要があることがわかる。

森林の攪乱に伴う養分流出メカニズム

多くの集水域を単位とした伐採試験により、森林の伐採が渓流水中の硝酸態窒素濃度の上昇をもたらすことが示された。そのメカニズムについてまとめると、伐採あるいは攪乱によって植物による窒素の吸収量が低下する (Marks and Bormann, 1972; Boring et al., 1981; Vitousek and Andariese, 1986; Smethurst and Nambiar, 1990a)。結果として、植物が利用していた可給態窒素が土壤中で余剰となり、土壤中の無機態窒素濃度が高まる (Krause, 1982; Matson and Vitousek, 1981)。余剰となった無機態窒素 (多くの場合、アンモニア態窒素) はそれまで窒素を十分に得ることができなかった硝化細菌にも利用される。そのため、余剰となったアンモニア態窒素の多くが硝化細菌によって硝酸に変換される (Vitousek and Mellilo, 1979; Smethurst and Nambiar, 1990b)。硝酸態窒素は負に帯電しており土壌への保持力において正に帯電したアンモニア態窒素より小さいので、生成された硝酸態窒素は土壌溶液に溶け込み渓流水へ流亡する (Vitousek et al., 1979)。あるいは硝酸態に変換された窒素は、脱窒によっても森林生態系から失われる (Bowden and Bormann, 1986; Robertson et al., 1987)。渓流水で伐採の影響が顕在化するのは伐採後 1~2 年であることが多く、これは土壌の肥沃度に依存した無機態窒素の不動化 (Vitousek et al., 1982; 1985) や硝酸生成が活性化するのに必要な時間や、アンモニアの粘土への固定、無機態窒素の土壌コロイドへの吸着、土壌溶液が渓流水に到達するまでの降水量などによる (Vitousek et al., 1979)。近年の研究では伐採、あるいは病虫害などの攪乱によって土壌

中の無機態窒素濃度が高まってから渓流水でその影響が現れるまでには、土壌溶液が飽和地下水帯の水とある程度置き換わるための時間がかかることが示されている (Eshleman et al., 1998; Hobara et al. 2001)。

森林攪乱の影響は窒素循環にとどまらず、アンモニア態窒素が硝酸態窒素に硝化される際には、プロトン (H^+) を同時に生成し (Ruess and Johnson, 1986)、土壌中の吸着態のカチオンがプロトンと置換して硝酸態窒素とともに渓流水へ流出する (Likens et al., 1969; Johnson et al., 1982; 1987; Webb et al., 1995)。これらの攪乱の影響は、窒素同様長期にわたることが指摘されている (Tokuchi et al., 2004)。

攪乱影響の一般化と PnET-CN モデル

森林が攪乱を受けると、土壌を覆っていた植被がなくなる。それにより、地表面へ日光が入り込み、地温が上昇して (Edmonds and McColl, 1989) 乾燥する、あるいは樹木による土壌中の水分の蒸散がなくなるので湿潤になることが報告されている (Edmonds and McColl, 1989)。地温や湿度の変化は、土壌の窒素無機化に関わる微生物活動や微生物相を変える (Stevens and Hornung, 1990; Duggin et al., 1991)。その結果、微生物活性が変化するのであるが、その影響は樹種 (Edmonds, 1990)、斜面の位置 (Binkley et al., 1984) によって様々である。

Neal et al. (1998) は、イギリスの Wales 地方の 67 集水域において、伐採による渓流水への影響をまとめた。その結果、伐採によって生じる水質変化は伐採後 4 年間に硝酸態窒素濃度でもっとも顕著に現れ、酸性化が進行する場合があるもののその影響は地点間で様々であり、一般化が難しいことを示している。彼らの研究では、渓流水質は地点の地質の影響を大きく受けており、伐採前の水質は少なくとも 3 つに類型化された。すなわち、 HCO_3^- を主体とし Ca^{2+} がその主要なカウンターパートである ANC (Anion Neutralization Capacity) の高い渓流水、 Cl^- が主体で Na^+ と対になっている ANC が中庸な渓流水、 NO_3^- が高く AI の重要性が高い渓流水の 3 タイプである。伐採に対する反応はこれらの地質間で大きく異なり、ANC の高い渓流水では硝酸濃度の上昇に伴って ANC も上昇するが、ANC の低い渓流水では硝酸の上昇に対して ANC が低下することを示している。

わが国における森林伐採が渓流水に与える影響の研究として、Haibara and Aiba (1990)、Kunimatsu et al. (2003, Table1) などが挙げられる。Kunimatsu et al. (2003) によ

る調査は滋賀県で行われ、スギを含む二次林が皆伐された。彼らは伐採後の硝酸態窒素濃度が伐採前の 15 倍程度上昇したことを示しているが、 Ca^{2+} 濃度の上昇はほとんどみられなかった。松田ら (2002) は千葉県においてスギ・ヒノキ林を皆伐して渓流水質を調査し、やはり伐採後の硝酸態窒素濃度が伐採前の 5.6 倍程度上昇したのに対し、 Ca^{2+} 濃度の上昇はほとんどみられなかったことを報告している。わが国においては研究例が多くはないので一般化するのはさらに困難であるが、伐採によって渓流水中の硝酸態窒素濃度の上昇はみられるものの、pH の変化などはみられないことが多い。このことは、わが国の地質的特徴に起因すると考えられる。すなわち、わが国では土壌の古い欧米に比較して酸の緩衝力が大きいことが示唆されている (Ohte et al., 1999)。

このように伐採などの攪乱の渓流水への影響には気象条件・地域・樹種・地形・伐採方法などによって大きな違いがみられる (Vitousek et al., 1985; 1992; Stevens and Hornung, 1990)。伐採による影響に共通する現象として、伐採により系外からのインプットが減少する、森林生態系内で生じた余剰のアンモニア態窒素により土壌中での硝化作用が高まり渓流水へと硝酸態窒素が流亡する、という点が抽出されるだろう。流亡する硝酸態窒素が生成されたのは、土壌中に余剰のアンモニア態窒素が存在したからであり、植物が存在した場合には吸収されて植物体の形成に用いられアンモニア態窒素は余剰に土壌中に存在しなかったであろう。また、土壌中に余剰のアンモニア態窒素があったとしても、それが硝化されるのはアンモニア態窒素が独立栄養性硝化細菌によって利用される必要があり、もし、独立栄養性の微生物が活発に活動できる状態、言い換えれば、窒素に対して炭素が不足した状態が生じなければ硝化作用は生じなかったと考えられる。すなわち、森林生態系の内部の攪乱の影響を考える際には、森林生態系内部の炭素と窒素の相互作用が鍵となる。本特集で、柴田 (2006) が紹介した PnET-CN モデルは、植物、土壌、有機物層のコンパートメントからなる森林生態系内における炭素と窒素のバランスを中心に、森林生態系内部の炭素と窒素の動態をモデル化している。これらをわが国の森林生態系に適用するために、PnET-CN の骨格となる内部循環プロセスのパラメーターおよび新たに必要のプロセスについて検討する。

森林生態系の成立に伴う内部循環パラメーターの検討 純一次生産量と現存量の変化

森林の成立に伴い、幹など非同化器官の蓄積量が増大

し、巨大な現存量を持つようになるが、現存量の増加は一般には頭打ちになる。このような現存量増加が頭打ちになる現象は、林学的にも生態学的にも良く知られた現象である (Kira and Shidei, 1967; Odum, 1969; Gower et al., 1996; Ryan et al., 1997)。頭打ちになる時期や頭打ちの高さは、立地条件・樹種・気候条件などにより様々である。

Fig.2 は、生物地球化学モデルである PnET-CN モデルを用いた現存量変化のシミュレーション結果である。植生のパラメーターについては、PnET モデルの開発グループがデフォルトで用意してある、北アメリカで得られた針葉樹 (モミ・トウヒ) と落葉広葉樹の値を用いた。PnET-CN モデルにおいて、針葉樹林・落葉広葉樹林ともに、現存量増加が頭打ちになることが再現されている。

現存量増加の頭打ちの原因としては、光合成による炭素の固定量が林冠閉鎖により一定となる一方で、材など非同化器官の呼吸量が增大するため、炭素の収支が悪化するためと説明されてきた (Kira and Shidei, 1967)。しかし、材の呼吸量は、現存量ではなく表面積に比例するため、呼吸量の増加は現存量の増加ほどには見られないということが観測やモデルを用いた解析により明らかになりつつあるため (Ryan et al., 1996; Magnani et al., 2000)、必ずしも炭素収支の悪化が原因ではないとの見解が認められつつある (Gower et al., 1996; Ryan et al., 1997)。最近ではこの仮説に代わって、加齢により養分制限になることや水分制限になることなどの仮説が示されている (Gower et al., 1996; Ryan et al., 1997; Magnani et al., 2000)。

植物は、養分や水分などの制限を受けた場合、地下部の細根への投資量を増やすことが知られている (Keyes and Grier, 1981; Gower et al., 1992; Tateno et al., 2004)。したがって、高齢林では、水や養分の制限を受けているならば、細根量が多くなることが期待されるが、実際の林齢の増加に伴う、細根生産量を明らかにした研究例は少ない。数少ない研究例からは、高齢林では細根生産量がむしろ少なくなっていると報告があるが、細根生産に関してはまだ不明な点が多い (例えば Vanninen et al., 1996; 1999; Makkonen, 2001; Helmisaari et al., 2002)。細根の枯死などによる地下部の炭素や養分の循環は重要であるにも関わらず不明な点も多く (Edwards and Harris, 1977; McClaugherty et al., 1982; Vogt et al., 1986; 1996; Steele et al., 1997)、細根の生産や枯死などの動態を把握していくことが必要である。

現存量変化の頭打ちを針葉樹と落葉広葉樹で比較した場合、伐採後に広葉樹では純一次生産量の最大値に達する期間が早く、最大値も大きい、針葉樹では遅くて小

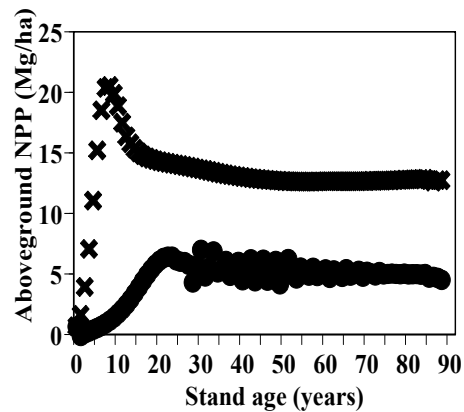


Fig. 2. Biomass increment with forest development simulated with PnET-CN. Cross was simulated by default parameter of hardwood and black dot was calculated by spruce-fir.

図2. PnET-CN による地上部生産量の推定値. ×は落葉広葉樹, ●は PnET-CN モデル中で使われているデフォルトの植生パラメーター (spruce-fir) を用いた。

さい傾向が見られた (Fig.2)。一般に広葉樹の方が、針葉樹よりも葉の窒素濃度が高く、最大光合成量も大きいため (Field and Mooney, 1987; Reich et al., 1992)、林分レベルでの生産量も大きい。Fig.2 で示されるように PnET-CN モデルでは、このような樹種による違いを植生パラメーターの違いとして計算に組み込むことが出来る。

天然林では現存量は数十年から百年程度では、一定にならず増加し続けることが多い (White et al., 2004 など)。例えば、White et al. (2004) は、87 年の二次遷移系列において、現存量が直線的に増加することを示している。下刈りや間伐などで遷移の進行をコントロールしている人工林とは異なり、天然林では種の遷移があるため、森林の成立に伴う環境変化に対して、適した種が次々に優占していくからと考えられている。また一般に遷移系列に沿って、出現樹種間では、光合成特性などが変化することが知られている。つまり、遷移初期種は、葉の窒素濃度が高く、光合成速度も高く、成長が早いのに対して、後期種では葉の窒素濃度も低い。現状の PnET-CN モデルでは、実際には多種からなる森林においても、森林を代表するような植生の生理的なパラメーターを定数として与えるだけで、齢に応じての変化を与えられない。PnET-CN モデルでは、生産量に影響を及ぼす光合成速度に関しては、窒素濃度と最大光合成速度が正の相関を持つという一般的に良く知られた関係を用いている (Field and Mooney, 1987)。これにより林齢の増加に伴う

窒素濃度の減少を、樹種の変化として擬似的に捉えることが出来るが、実際には窒素濃度と光合成の関係も樹種や気候帯によって異なることが知られており (Reich et al., 1992; 1999), 遷移に伴う樹種の変化を考慮に入れることが出来るように改良することが望ましい。このように天然林では、遷移や更新動態に関して個々の樹種の成長特性などを考慮して考える必要がある。

また、人工林などでの実測値と比較すると初期の生産量の立ち上がりモデルで小さい傾向が見られた (Tateno et al., unpublished data)。さらに、成熟した森林での成長量は、小さくなるのが一般的だが、モデルでの予測では大きくなり過ぎる傾向が見られた。

林学においては地位指数と呼ばれる、林齢 (40 年) における林分の平均樹高が立地条件を表す指標として用いられている。一般に樹高成長は、密度の影響を受けないため、40 年間の成長量を土壌等の立地条件の指標とする考え方である。経験的には、地位指数と樹高成長曲線との関係、あるいは密度管理曲線を用いて、それぞれの地位における森林の収穫量予測モデルが作られ、現場においてモデルを用いた収穫量の予測がなされている。しかしながら、地位を決定するメカニズムについては、様々な土壌の物理的・化学的な性質と成長の関係などから、いくつかの項目が関係することが考えられているが、気候や森林タイプによっても、その関係は異なるため詳細は明らかではない。

純一次生産量を決定する要因に関しても、同様に様々な土壌の物理的・化学的な性質が関係すると考えられる。例えば Reich et al. (1997) は、北アメリカの落葉広葉樹林や針葉樹林を含む 50 の林分について、地上部純一次生産量と窒素無機化速度との間に正の相関があることを示しているが、その関係性は土壌タイプや人工林か天然林かといった林分の成立要因などによっても変化することを示している。また地上部純一次生産量と窒素無機化速度との間に相関関係は見られないとする報告もある (例えば Grigal and Homann, 1994)。PnET モデルなどの物質循環のプロセスモデルを構築する際には、どのような土壌プロセスが現存量の増加パターンや純一次生産量を決定するのかを明らかにした上で、モデルにそのメカニズムを組み込んでいくのが望まれるだろう。

土壌プロセスにおいては、地下部の一次生産の主要な部位である細根についても検討する必要がある。PnET-CN モデルでは、土壌条件に限らず、葉により固定された炭素を葉や幹の成長に配分した残りを細根生産に使うという仮定をおいている。また細根への配分が増大した

ことによる、水分や養分の吸収量の増加が考慮されていない。水分は、一部水分ストレスとして生育の制限を与えるようにパラメーターが設定されているものの、基本的には、葉での樹木の光合成や蒸散に必要な量を吸収するものとして計算されている。また養分に関しては、樹木の要求度を示す仮想的な変数で吸収する量を変化させているが、こちらに関しても樹体に必要な量が、根からの吸収量として計算されている。現在、著者らは水分や養分制限に対して、どのようにアロケーションを変化させるかということモデルに組み込むことで改善出来ないかを検討中である。また、現状のモデルでは、器官ごとの呼吸活性の違いなどを十分に考慮出来ていないため、より正確なモデリングのためには、アロケーションや呼吸活性の違いを盛り込んだモデルの開発が望まれるだろう。しかしながら、森林の成立に伴う細根生産量の変化だけでなく、アロケーションや呼吸活性がどのように森林の成立に沿って変化するかという実測データは少なく、パラメーターの決定のためにも、更なるフィールド調査が必要となるであろう。

還元プロセスの規定要因

森林の成立に伴い、森林を構成する樹木のサイズが大きくなり、結果として林分全体での植生による養分吸収量は大きくなる。また、リターフォールによる林地への還元量も同様に多くなる。従って森林の成立に伴い内部循環系は発達していく。森林の現存量が十分に大きくなると、生産量のピーク時に吸収量もピークを迎え、その後は、ほぼ一定の値をとるか、徐々に減少していくことが多い。

内部循環の速度には、気候的な要因として温度が、分解速度や窒素無機化などを決定する要因の一つとして重要であるが、同じ気候条件下では、リターフォールの量と質がどのように変化するかということが大きく関係する。一般に分解速度は、有機物の C/N 比と関係があることが知られている (Hobbie, 1992; Berendse, 1994)。窒素濃度の高い C/N 比の低い葉の分解速度は速い。一方で、材などの有機物は、C/N 比も高く分解速度は遅い。材などの有機物は、窒素を不動化することにより窒素を土壌有機物中に保持する作用がある。葉などは毎年生産され枯死してリターフォールとして土壌に供給されるが、材などは大きな個体の枯死や伐採など、ごく稀に起こる現象で供給される。従って、内部循環を考える上では、どの器官へどれだけの有機物を配分するかというアロケーションが非常に重要である。PnET-CN モデルでは、土

壤における有機物の分解速度は、温度とともに C/N 比によって規定されている。またリターフォールや材による不動化のプロセスも考慮されている。

一般に窒素不足な環境では、葉やリターフォールの窒素濃度が低下することが知られている (Chapin, 1980; Vitousek, 1982; 1984; Aerts and Chapin, 2000)。このような樹木の貧栄養な環境への適応は、土壌 - 植物の相互作用系においてフィードバック効果を生み出し、内部循環がゆっくりとタイトに進行する (Pastor, 1984; Hobbie, 1992; Enoki and Kawaguchi, 1999)。反対に富栄養な環境では、葉の窒素濃度も高く、分解速度も速く、内部循環が速く進行する。このような土壌の環境傾度に沿った土壌 - 植物の相互作用系の変化は、林齢の軸に沿った環境の変化においても起こることが期待される。

Fig.3 は、デフォルトデータを用いて PnET-CN モデルで予測した針葉樹林における葉の窒素濃度の変化である。PnET-CN においても、葉やリターの窒素濃度などが林齢に応じて変化し、葉の窒素濃度は林齢の増加に伴って減少することが再現されている。林齢の増加に伴い葉の窒素濃度が減少することは、実測での例とも矛盾しない (Tateno et al., unpublished data)。リターの窒素濃度を決定するには、生葉の窒素濃度に対して、どの程度が樹体に引き戻されるかを示す、引き戻し率が関係する。引き戻し率は、樹種や立地条件などによって大きく変化することが知られる (Aerts and Chapin, 2000)。樹体からの損失を減らすため、貧栄養な環境への適応だと考えられるが、実際には土壌条件に応じて高まったり、低まったりあるいは変らなかつたりと反応は様々である (Lajtha, 1987; Aerts, 1996; Flanagan and Van Cleve, 1983; Enoki and Kawaguchi 1999)。しかし、PnET-CN モデルでは、樹種や林齢などに関係なく、引き戻し率が 50% に固定されている。生葉の窒素濃度の半分が、樹体内に転流され翌年の生産に使われ、半分が落葉として林地に供給されるという仮定である。細かいパラメーター設定については、検討の余地があるものの、引き戻し率が一定という仮定により、加齢に伴い生葉の窒素濃度は減少しリターフォール量は増加するが、葉の窒素濃度が大きく低下するため落葉による窒素の循環量も減少するという現象は再現されている。このことは、成熟林では難分解な C/N 比の高い葉が、土壌に供給されるため、植物 - 土壌系でフィードバックが働き、内部循環系が閉じていくことをモデルは予測する。

前述の植物の吸収プロセスだけでなく、このような土壌 - 植物の相互作用系、特に内部循環系がどの程度タイ

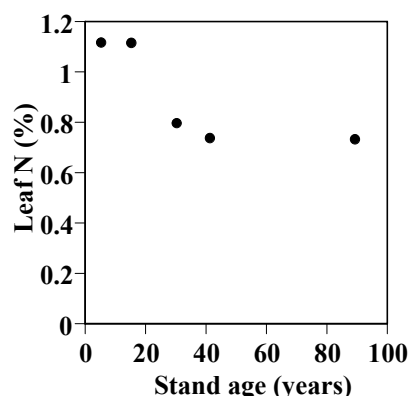


Fig. 3. Leaf N concentration with forest development simulated with PnET-CN. Vegetation parameter was used for spruce-fir.

図 3. PnET-CN による加齢に伴う葉の窒素濃度の変化。植生データは PnET-CN モデル中で使われているデフォルトの spruce-fir を用いた。

トで養分を如何に外部に流出しないかということは、渓流水などを介した外部循環系にも影響を及ぼし、その結果として下流域の生態系にも影響する項目であるため、流域環境を予測する上でも、詳細なメカニズムを反映させていく工夫が必要だと考えられる。

長期予測のための新たなプロセスの検討 森林の成立における更新プロセス

PnET-CN において森林は林分単位で定常状態を仮定して扱われ、物質の循環は土壌や植物体のそれぞれの器官といったコンパートメントの量の変化や枯死や分解過程などを通して、コンパートメント間で考えられている。一般にコンパートメントモデルでは、定常状態を仮定することにより、現存量の増加などを見かけ上の増減なしという仮定を置き、観測項目も少なくすることが出来る。そのため、森林に限らず、様々な生態系における物質循環の研究において、非常に有効な手段であるといえる。しかし実際には、定常状態の森林においても、攪乱などが入り、ギャップ相や定常相などの様々なステージをパッチ上に含んだ動的な平衡状態にあると考える方が自然である (Borman and Likens, 1979)。

種の置き換わりや樹木個体の生死を扱うモデルでは、Horn の単木置き換えモデルと言われる確率論的な遷移行列モデルが知られる (Horn, 1974)。このモデルでは、ある種のある個体が成育する場所を同種あるいは他種に置き換わる確率がどの程度かを定めることが出来れば、現在の種構成から未来の種構成を予測することが可能で

ある。このような更新動態のモデルは、確率論的な定着や成長を仮定しており、環境条件の経時変化などを考慮していなかったり、樹木の生理的なメカニズムなどが十分反映されていなかったりする。

しかし近年、計算機の処理能力が格段に上がってきた為、複雑な生理生態的なプロセスや細かな環境条件を含むモデルが開発され始めている。例えば、地球フロンティアで開発中の SEIB-DGVM (<http://sato.jfast1.net/seib/index.html>) では、単木レベルでの様々な生理生態学的なプロセスや森林の3次元構造を考慮に入れた林内の光環境を反映させたモデルの開発が行われており、プログラムコードもウェブページで公開されている。

様々な攪乱にたいする森林環境の応答

攪乱の影響は、攪乱規模の違いによっても、大きく変化することが考えられる。人為攪乱では、間伐や、天然林での択伐など比較的小規模な攪乱、自然攪乱では、台風などによる林冠ギャップなど小さな規模の攪乱からの回復過程などが考えられる。

人工林では、森林を管理する上で、個体密度や平均体積などから、収穫量を推定する密度管理モデルなどが多数存在する。このような経験的なモデルは、間伐の強度と収穫量の関係などを予測することが出来るため、実際の林業の現場において用いられてきた。今後は、様々な物質循環プロセスを記述するようなモデルの構築が今後の課題となるだろう。そのためにも、攪乱の規模を物質質量として定量的に組み込む一方で、細かいプロセスを反映させる工夫が必要となる。

また伐採後の施業をどのように行うかによっても、植生の回復過程は変化する。例えば、林庄植生にササなどが存在する場合、ササの掻き起こしなどの施業が不可欠となる。掻き起こしをしない場合、ササ原のまま植生の遷移が長期間に渡って起こらない場合がある。実際北海道などの森林では、択伐の強度や掻き起こしの有無などの施業履歴が、更新過程に影響を及ぼすことも報告されている (Noguchi and Yoshida, 2004; Yoshida et al., 2005)。このように施業と更新プロセスの関係についても、様々な動態研究が進められており、モデルの開発が行われている。人為影響にたいする、実際の森林の変化を予測するためにも、施業の影響を単に物質の動きではなく、更新のプロセスを反映させた上で、どのように物質循環モデルに組み込んでいくのかということも重要な課題である。

わが国への適用にむけた今後の研究課題

森林生態系の攪乱、特に伐採による渓流水への影響は、植物の吸収の停止による土壌中での余剰の窒素の生成と、その硝化作用によるものであることを示した。このような森林の攪乱影響をモデルで予測する試みが各地でなされており、本稿で扱った PnET モデルのひとつ (PnET-BGC/CHESS) はチェコなどでも用いられている (Kram et al., 1999)。しかし、わが国においてその適用例はなく、気候や構成樹種の大きく異なるわが国での適用のためには攪乱の影響を生じる各過程を改良する必要があると考えられた。すなわち、PnET-CN モデルは植物・土壌を主要なコンパートメントとするため、葉の加齢に伴う窒素濃度変化においては引き戻しなど、樹種や土壌条件によって規定されていると考えられているプロセスの再検討が必要であることが示された。

加えて、現存量増加の頭打ちについては樹種・林齢などのさらに詳細なパラメーターなどの調整が重要である。特にわが国への適用のためには、常緑広葉樹など PnET モデルで想定されていない樹種や広い造林面積を占めるスギ・ヒノキなどの固有の種に関して、根や葉の最低窒素濃度、光合成の最適温度、最大光合成に対する呼吸の割合や葉の呼吸における Q_{10} などが必要である (Aber et al., 1997)。主要な造林樹種であるスギやヒノキでは、葉の窒素濃度、呼吸速度や Q_{10} が既に調査されているので (河田, 1989; Ninomiya and Hozumi, 1983)、まずこれらの既存の値を用いて PnET-CN の適用を行うことができるであろう。

モデルの構造については、今回検討した PnET-CN モデルでは土壌層に関して1層のみで、深度方向の異質性については考慮されていない。PnET モデルの開発された北米に対して、わが国では急な斜面上に森林が成立していることが多いため斜面上での物質循環の異質性が高く、この点について特に考慮する必要がある (Tokuchi et al., 1999; Tateno et al., 2004)。これらの地形的な異質性の高さは、水文過程においても現在の1層モデルでは再現できない違いを生じさせていると考えられる (大手, 2006)。今後は、水平かつ鉛直方向での異質性を加味していくとともに、水文過程も含めた詳細なプロセス研究を進めることによって PnET-CN モデルの汎用性が高まるものと考えられる。

加えて森林生態系の物質循環研究に関してわが国のデータは多いとはいえず、より長期かつ組織的なデータの収集を行うことが必要であると考えられる。たとえば、北

米ですでに 50 年におよぶモニタリングを行っている生態学長期研究 (Long Term Ecological Research) などに相当する研究を行うことによって, 予測モデルの精度の向上が期待できる。これらの研究には多大な労力と研究費が必要となるが, それによって得られるデータベースは今後の地球規模の環境変動に対する長期予測には欠かせないものとなるであろう。環境省が行っている重要生態系監視地域モニタリング推進事業 (モニタリングサイト 1000), 各大学研究林が行っているモニタリング研究などが継続して行われることが望まれる。

謝 辞

本研究の一部は, 科学研究費補助金 (課題番号 15310029 および 15380105) の補助を受けて実施されました。また, 本本研究を進めるに当たって, 総合地球環境学研究所吉岡崇仁博士に 5-2IDEA プロジェクトを通じて多大なご支援をいただきました。ここに記して感謝いたします。

文 献

- Aber, J. D. and C. T. Driscoll (1997): Effects of land use, climate variation and N deposition on N cycling and C storage in northern hardwood forests. *Global Biogeochemical Cycles*, 11: 639-48.
- Aber, J. D., Ollinger, S. V. and Driscoll, C. T. (1997): Modeling nitrogen saturation in forest ecosystems in response of land use and atmospheric deposition. *Ecological Modelling*, 101: 61-78.
- Aerts, R. (1996): Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns? *Journal of Ecology*, 84: 597-608.
- Aerts R. and F. S. III, Chapin (2000): The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, 30: 1-67.
- Berendse, F. (1994): Litter decomposability - a neglected component of plant fitness. *Journal of Ecology*, 82: 187-190.
- Binkley, D. (1984): Does forest removal increase rates of decomposition and nitrogen release? *Forest Ecology and Management*, 8:229-233.
- Boring, L. R., C. D. Monk and W. T. Swank (1981): Early regeneration of a clearcut Appalachian forest. *Ecology*, 62: 1244-1253.
- Bormann, F. H. and G. E. Likens (1979): Pattern and process in a forested ecosystem. Springer-Verlag, New York.
- Bowden, W. B. and F. H. Bormann (1986): Transport and loss of nitrous oxide in soil water following forest clearcutting. *Science*, 223: 867-869.
- Chapin, F. S. III (1980): The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11: 233-260.
- Dahlgren, R. A. and C. T. Driscoll (1994): The effects of whole-tree clearcutting on soil processes at the Hubbard Brook Experimental Forest, New Hampshire. *Plant and Soil*, 158: 239-62.
- Dahlgren, R. A. (1998): Effects of forest harvest on stream-water quality and nitrogen cycling in the Caspar Creek Watershed. USDA Forest Service Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-168. 45-53.
- Duggin, J. A., G. K. Vogt, F. H. Bormann (1991): Autotrophic nitrification in response to clearcutting northern hardwood forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 23: 779-787.
- Edmonds, R. L. and J. McColl (1989): Effects of forest management on soil nitrogen in Pinus radiata stands in the Australian capital territory. *Forest Ecology and Management*, 29: 199-212.
- Edmonds, R. L. (1990): Organic matter decomposition in western United States forests. USDA General Technical Report, INT-280: 118-128.
- Edwards, N. T., W. F., Harris, (1977): Carbon cycling in a mixed deciduous forest floor. *Ecology* 58, 431-437.
- Enoki, T. and H. Kawaguchi (1999): Nitrogen resorption from needles of Pinus thunbergii Parl. growing along a topographic gradient of soil nutrient availability. *Ecological Research*, 14: 1-8.
- Eshleman, K. N., R. P. Morgan II, J. R. Webb, F. A. Deviney and J. N. Galloway (1998): Temporal patterns of nitrogen leakage from mid-Appalachian forested watersheds: Role of insect defoliation. *Water Resources Research*, 34: 2005-2116.
- Field, C. and H. A. Mooney (1987): The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. In *On the economy of plant form and function*, T.J. Givnish (ed). 25-55. Cambridge University Press, Cambridge.
- Flanagan, P. W. and K. Van Cleve (1983): Nutrient cycling in relation to decomposition and organic-matter quality in taiga ecosystems. *Canadian Journal of Forest Research*, 13: 795-817.
- Fowler, D., J. N. Cape and M. H. Unsworth (1989): Deposition of atmospheric pollutants on forest. *Phil. Trans.*

- Royal Soc., London, B324: 247-265.
- Goodale, C. L., J. D. Aber and W. H. McDowell (2000): Long-term effects of disturbance on organic and inorganic nitrogen export in the White Mountains, New Hampshire. *Ecosystems*, 3: 433-450.
- Gower, S. T., K. A. Vogt, C. C. Grier (1992): Carbon dynamics of Rocky mountain Douglas-fir: influence of water and nutrient availability. *Ecological Monograph*, 62: 43-65.
- Gower S. T., R. E. McMurtri, D. Murty (1996): Aboveground net primary production decline with stand age: potential causes. *Trends in Ecology and Evolution*, 11: 378-382.
- Grigal, D. F. and P. S. Homann (1994): Nitrogen mineralization, groundwater dynamics, and forest growth on a Minnesota outwash landscape. *Biogeochemistry*, 27:171-185.
- Haibara, K. and Aiba, Y. (1990) Effects of tending practices on nutrient dynamics in a young stand of Sugi (*Cryptomeria japonica*) and Hinoki (*Chamaecyparis obtuse*). *Forest Ecology and Management*, 30: 233-246.
- Helmisaari, H. S., K. Makkonen, S. Kellomaki, E. Valtonen, E. Malkonen (2002): Below- and above-ground biomass, production and nitrogen use in Scots pine stands in eastern Finland. *Forest Ecology and Management*, 165: 317-326.
- Hobara, S., N. Tokuchi, N. Ohte, K. Koba, M. Katsuyama, S. Kim, A. Nakanishi (2001): Mechanism of nitrate loss from a forested catchment following a small-scale, natural disturbance. *Canadian Journal of Forest Research*, 31: 1326-1335.
- Hobbie, S. E. (1992): Effects of plant species on nutrient cycling. *Trends in Ecology and Evolution*, 7: 336-339.
- Horn, H. S. (1974): *The Ecology of Secondary Succession*. *Annual Review of Ecology and Systematics*, Vol. 5: 25-37
- Johnson, D. W., D. C. West, D. E. Todd and L. K. Mann (1982): Effects of sawlog vs whole-tree harvesting on the nitrogen, phosphorous, potassium, and calcium budgets of an upland mixed oak forest. *Soil Science Society of American Journal*, 46: 1304-1309.
- Johnson, D. W. and D. E. Toss (1987): Nutrient export by leaching and whole-tree harvesting in a loblolly pine and mixed oak forest. *Plant and Soil*, 102: 99-109.
- 河田弘 (1989) 森林土壌学概論. 博友社. 東京.
- Kram, P., Santore, R. C, Driscoll, C. T., Aber, J. D. and Hruska, J. (1999) Application of the forest-soil-water model (PnET-BGC/CHESS) to the Lysina catchment, Czech Republic. *Ecological Modelling*, 120: 9-30.
- Keyes M. R., C. C. Grier (1981): Above- and below-ground net production in 40-year-old Douglas-fir stands on low and high productivity sites. *Canadian Journal of Forest Research*, 11: 599-605.
- Krause, H. H. (1982): Nitrate formation before and after clearcutting of a monitored watershed in central New Brunswick. *Canadian Journal of Forest Research*, 12: 922-930.
- Kira, T. and T. Shidei (1967): Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of the western pacific. *Japanese Journal of Ecology*, 17: 70-87.
- Kunimatsu, T., Y. Hida, E. Hamabata and M. Sudo (2003): Changes of nutrient loading caused by clear-cutting of a deciduous broadleaf forest and planting of Japanese cedar. *Proceedings of 7th International Conference on Diffuse Pollution and Watershed Management*, 17-24.
- Lajtha, K. (1987): Nutrient reabsorption efficiency and the response to phosphorus fertilization in the desert shrub *Larrea tridentata* (DC.) Cov. *Biogeochemistry*, 4: 265-276.
- Likens, G. E., F. H. Bormann and N. M. Johnson (1969): Nitrification: Importance to nutrient losses from a cutover forested ecosystem. *Science*, 163: 1205-1206.
- Likens, G. E., F. H. Bormann, N. M. Johnson, D. W. Fisher and R. S. Pierce (1970): Effects of forest cutting and herbicide treatment on nutrient budgets in the Hubbard Brook watershed-ecosystem. *Ecological Monograph*, 40: 23-47.
- Likens, G. E., F. H., Bormann, R. S. Pierce, J. S. Eaton and N. M. Johnson (1977): *Biogeochemistry of a forested ecosystem*. Springer-Verlag, New York.
- Magnani, F., M. Mencuccini, J. Grace (2000): Age-related decline in stand productivity: the role of structural acclimation under hydraulic constraints. *Plant, Cell and Environment*, 23: 251-263.
- Makkonen, K. and H. S. Helmisaari (2001): Fine-root biomass and production in Scots pine stands in relation to stand age. *Tree Physiology*, 21: 193-198.
- Marks, P. L. and F. H. Bormann (1972): Revegetation following forest cutting: mechanisms for return to steady state nutrients cycling. *Science*, 176: 914-915.
- Matson, P. A. and P. M. Vitousek (1981): Nitrogen mineralization and nitrification potentials following

- clearcutting in the Hoosier National Forest, India. *Forest Science*, 27: 781-791.
- 松田佳子・尾阪景子・鈴木広子・蔵治光一郎・鈴木雅一 (2002) : 東京大学千葉演習林袋山沢における総合対照流域調査法に関する報告書. 東京大学千葉演習林袋山沢研究グループ. 115-154.
- McClougherty, C. A., J. D., Aber, J. M., Melillo, (1982): The role of fine root in the organic matter and nitrogen budgets of two forested ecosystems. *Ecology* 63, 1481-1490.
- Neal, C., B. Reynolds, J. Wilkinson, T. Hill, M. Neal, S. Hill and M. Harrow (1998): The impacts of conifer harvesting on runoff water quality: a regional survey for Wales. *Hydrology and Earth System Sciences*, 2: 323-344.
- Neal, C., B. Reynolds, M. Neal, H. Wickham, L. Hill and B. Pugh (2003): The impact of conifer harvesting on runoff water quality: a case study in mid-Wales. *Water, Air and Soil Pollution: Focus*, 3: 119-138.
- Ninomiya, I. and Hozumi, K. (1983): Respiration of forest trees (II) Measurement of nighttime respiration in a *Chamaecyparis obtuse* plantation. *Journal of Japanese Forest Society*, 65: 193-200.
- 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. *Forest Ecology and Management*, 190: 335-344.
- Odum, E. P. (1969): The strategy of ecosystem development. *Science*, 164: 262-270
- Ohte, N. and N. Tokuchi (1999): Geographical variation of acid buffering of vegetated catchment: Factors determining the bicarbonate leaching. *Global Biogeochemical Cycles*, 13: 969-996.
- 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.
- Pastor, J., J. D. Aber, C. A. McClougherty (1984): Aboveground production and N and P cycling along a nitrogen mineralization gradient on Blackhawk Island, Wisconsin. *Ecology*, 65: 256-268.
- Reich, P.B., M. B. Walter, D.S. Ellsworth (1992): Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs*, 62: 365-392.
- Reich, P. B., D. F. Grigal, J. D. Aber, S. T. Gower (1997): Nitrogen mineralization and productivity in 50 hardwood and conifer stands on diverse soils. *Ecology*, 78: 335-347.
- Reich, P. B., D. S. Ellsworth, B. Walters, J. M. Vose, C. Gresham, J. C. Volin, W. D. Bowman (1999): Generality of leaf trait relationship: A test across six biomes. *Ecology*, 80: 1955-1969.
- Reynolds, B., C. Neal, M. Hornung and P. A. Stevens (1988): Impact of afforestation on the soil solution chemistry of stagnopodzols in mid-Wales, UK. *Water, Air and Soil Pollution*, 38: 55-70.
- Reynolds, B., P. A. Stevens, S. Hughes, J. A. Parkinson and Weatherley, N. S. (1995): Stream chemistry impacts of conifer harvesting in Welsh catchment. *Water, Air and Soil Pollution*, 79: 147-170.
- Robertson, G. P., P. M. Vitousek, P. A. Matson and J. M. Tiedje (1987): Dinitrification in a clearcut loblolly pine plantation in the Southeastern US. *Plant Soil*, 97: 119-129.
- Ruess, J. O. and Johnson, D. W. (1986): Acid deposition and the acidification of soils and waters. *Ecological Studies*, 59. Springer-Verlag, New York.
- Ryan M. G., R. M. Hubbard, S. Pongracic, R. J. Raison, R. E. McMurtrie (1996): Foliage, fine-root, woody-tissue and stand respiration in *Pinus radiata* in relation to nitrogen status. *Tree Physiology*, 16: 333-343.
- Ryan M. G., D. Binkley, J. H. Fownes (1997): Age-related decline in forest productivity: pattern and process. *Advances in Ecological Research*, 27: 213-262.
- 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.
- Smethurst, P. J. and E. K. S. Nambiar (1990a): Distribution of carbon and nutrients and fluxes of mineral nitrogen after clearcutting in a *Pinus radiata* plantation. *Canadian Journal of Forest Research*, 20: 1490-1497.
- Smethurst, P. J. and E. K. S. Nambiar (1990b): Effects of slash and litter management on fluxes of nitrogen after clearcutting in a *Pinus radiata* plantation. *Canadian Journal of Forest Research*, 20: 1498-1507.
- Steele, S. J., Gower, S. T., Vogel, J. G., Norman, J. M. (1997): Root mass, net primary production and turnover in aspen, jack pine and black spruce forests in Saskatchewan and Manitoba, Canada. *Tree Physiology*, 17: 577-587.
- Stevens, P. A. and M. Hornung (1990): Effects of harvest intensity and ground flora establishment on inorganic-N leaching from a sitka spruce plantation in north Wales, UK.

- Biogeochemistry, 10: 53-65.
- Swank, W. T. and D. A. Crossley (1988): Forest Hydrology and Ecology at Coweeta. Ecological Studies, 66. Springer-Verlag, New York.
- Swank, W. T., J. M. Vose, K. J. Elliott (2001): Long-term hydrologic and water quality responses following commercial clearcutting of mixed hardwoods on a southern Appalachian catchment. Forest Ecology and Management, 143: 163-178.
- Tateno, R., T. Hishi, H. Takeda (2004): Above- and belowground biomass and net primary production in a cool-temperate deciduous forest in relation to topographical changes in soil nitrogen. Forest Ecology and Management, 193: 297-306.
- Tokuchi, N., H. Takeda, K. Yoshida and G. Iwatsubo (1999): Topographical variations in plant-soil system along a slope on Mt. Ryuoh, Japan. Ecological Research, 14: 361-369
- Tokuchi, N., N. Ohte, S. Hobara, S. Kim and M. Katsuyama (2004): Changes in biogeochemical cycling following forest defoliation by pine wilt disease in Kiryu experimental catchment in Japan. Hydrological Processes, 18: 2727-2736.
- 堤利夫 (1987): 森林の物質循環. 東京大学出版会, 東京.
- Vanninen, P., H. Ylitalo, R. Sievanen, A. Makela (1996): Effects of age and site quality on the distribution of biomass in Scot pine (*Pinus sylvestris* L.). Trees, 10: 231-238.
- Vanninen, P. and A. Mäkelä (1999): Fine root biomass of Scots pine stands differing in age and soil fertility in southern Finland. Tree Physiology, 19: 823-830.
- Vitousek, P. M. and J. M. Melillo (1979): Nitrate losses from disturbed ecosystems: patterns and mechanisms. Forest Science, 25: 605-619.
- Vitousek, P. M. (1982): Nutrient cycling and nutrient use efficiency. American Naturalist, 119: 553-572.
- Vitousek, P. M. (1984): Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forests. Ecology, 65: 285-298.
- Vitousek, P. M. and P. A. Matson (1985): Disturbance, nitrogen availability, and nitrogen losses in an intensively managed loblolly pine plantation. Ecology, 66: 1360-1376.
- Vitousek, P. M. and S. W. Andariese (1986): Microbial transformations of labeled nitrogen in a clearcut pine plantation. Oecologia, 68: 601-605.
- Vitousek, P. M., S. W. Andariese, P. A. Matson, L. Morris and R. L. Sanford (1992): Effects of harvest intensity, site preparation, and herbicide use on soil nitrogen transformations in a young loblolly pine plantation. Forest Ecology and Management, 49: 277-292.
- Vogt, K.A., C. C. Grier, D. J. Vogt (1986): Production, turnover, and nutrient dynamics of above- and belowground detritus of world forests. Adv. Ecol. Res. 15, 303-377.
- Vogt, K.A., D. J. Vogt, P. A. Palmiotto, P. Boon, J. O'Hara, H. Asbjornsen (1996): Review of root dynamics in forest ecosystems grouped by climate, climatic forest type and species. Plant and Soil 187, 159-219.
- Webb, J. R., B. J. Cosby, F. A. Deviney Jr., K. N. Eshleman and J. N. Galloway (1995): Changes in the acid-base status of Appalachian Mountain catchment following forest defoliation by the gypsy moth. Water, Air and Soil Pollution, 85: 535-540.
- White, L. L., D. R. Zak, B. V. Barnes (2004): Biomass accumulation and soil nitrogen availability in an 87-year-old *Populus grandidentata* chronosequence. Forest Ecology and Management, 191: 121-127.
- Yoshida, T., Y. Iga, M. Ozawa, M. Noguchi, H. Shibata (2005): Factors influencing early vegetation establishment following soil scarification in a mixed forest in northern Japan Canadian Journal of Forest Research, 35: 175-188