

森林生態系の物質循環にあたる水文過程の影響： 窒素流出に着目して

大手信人¹・徳地直子²

Hydrologic controls on biogeochemical cycles in the forested ecosystem:
Focusing on nitrogen export

Nobuhito OHTE¹ and Naoko TOKUCHI²

1. はじめに

一般に森林生態系には、植物と土壌の間に養分の内部循環系 (intrasystem cycle) が成り立っていて、窒素やリンなどの不足しがちな養分を再利用している (Vitousek, 2004)。しかしながら、森林生態系における物質の動きは、「循環」ばかりではない。生態系という、ある限られた空間における物質の貯留は、流入と流出によって変化し、これらの流れはその生態系の外側で、より大きな循環 (外部循環) に含まれていることもある。Fig. 1 は Likens et al. (1977) が描いた森林生態系における養分循環に関するコンパートメントモデルである。Likens らは、北東アメリカのある落葉広葉樹林 (northern hardwood forest) の流域を対象にして、水と化学物質の出入りと中での循環を「定量化」することを目的としてこれを作成した。エネルギー、水、養分、ミネラルなどの流れは、生態系のなかでコンパートメントからコンパートメントへ、あるいは生態系境界 (ecosystem boundary) を越えて流入・流出し、隣の生態系とそれらの受け渡しをしている。その運び手となっているのは大気の流れであったり、地下水や地表水の流れであったり、時には動物の移動であったりする。このモデルの概念そのものは概ね普遍的で、気候や地質などの条件がことなる我が国の森林にも当てはまる。

つまり、森林生態系は一般に開放系であり、外部からの物質の流入や、外部への流出が常に生じている。本稿では、森林生態系における養分循環の根幹をなす、窒素循環に焦点を絞り、有機態窒素の無機化、硝化、脱窒等の諸現象に及ぼす水文条件の影響や、土壌中・地下水中の窒素の流出に水文過程が及ぼす影響についての、日本の暖温帯森林流域における観測事例を示す。またその特

徴を明らかにするために、北東アメリカにおける渓流水の NO_3^- 濃度の季節変動に関する既存の研究と比較し、季節変動に水文過程が及ぼす影響の現れ方の違いを示す。この作業をとおして、森林における物質循環に水文過程が及ぼす影響について重要なポイントをまとめたい。

2. 窒素循環を考える上での水文条件の重要性

他の養分物質と同様、窒素も系内の内部循環と系外との相互作用が生態系内のその貯留量や形態、移動量などをコントロールしている。従来、森林の窒素循環は、多くの場合内部循環系で循環している窒素量の方が流入・流出のフラックスよりも大きいことが示されてきている (例えば、Bormann et al., 1977; 堤, 1987)。しかしながら、あえて、系外との窒素出入りの重要性を強調しなければならないこと背景には、今日的な環境問題の中の一つが関わっている。化石燃料の消費や化学肥料の生産は、反応性の窒素 (reactive nitrogen の訳語として、種々の窒素酸化物、 NH_3 、エアロゾル中の NH_4^+ 、各種の有機態窒素など) を大気圏、生物圏、土壌圏に過剰に供給することになった。

Galloway and Cowling (2002) は、人為的な窒素の生態系への流入がない場合、生物による窒素固定が第一次的な反応性の窒素のソースとなるが、これは年間 100 Tg ($\text{Tg} = 10^{12} \text{ g}$) の窒素を陸域で供給する。これに対し、人間の活動はこれに加えて、年間およそ 150 Tg の窒素を反応性の窒素として作り出していると試算している。こうした人為的に供給された、過剰な反応性の窒素の降下物に多くの生態系がさらされていることは間違いない。

一面からみると、反応性の窒素の増加は通常 N 制限になりがちな森林生態系の生産を促進する効果があるはずである。しかしながら、1980 年代の後半から、北東アメリカや北ヨーロッパでは次第に森林生態系の窒素飽和現象がクローズアップされるようになった (Skeffington, 1990; Stoddard, 1994)。窒素飽和現象の多くの事例で示されていることとしては、生態系から水とともに流出する窒素の濃度が異常に高くなることや、それらの事例が反応性窒素の降水量が多い地域で多いことが挙げられる (Mitchell et al., 1997; Ohri and Mitchell, 1997)。こ

¹Graduate School of Agricultural and Life Sciences, The University of Tokyo, 1-1-1 Yayoi, Bunkyo-ku, Tokyo, 113-8657, Japan. Corresponding author: 大手信人, 東京大学大学院農学生命科学研究科

²Field Science Education and Research Center, Kyoto University, Oiwake-cho, Kitashirakawa, Sakyo-ku, Kyoto 606-8502, Japan. 2010年2月2日受稿 2010年2月5日受理 土壌の物理性 114号, 43-47 (2010)

の現象の定義は多くの研究者によってなされ(例えば, Agren and Bosatta, 1988; Aber et al., 1989), 原因やメカニズムに関する議論は現在でも続いている(Aber et al., 1998).

こうした過剰な窒素流入といった外部循環系からの攪乱に対して, 生態系がどう応答するかは, 植物-土壌系における生物学的なステータスの変容ばかりでなく, その集水域における地下水や渓流水中の窒素濃度の上昇として現れたり, ひいては塩基性陽イオンの溶脱量の増加

として現れたりする. こうした現象は, 植生の遷移や土壌生成などと比べると, 短い時間スケールで起こり得るし, そのときの生態系における物質の出入りや, 貯留量は非定常であるとみて解釈する必要が出てくる. このことを考えると, 水や空気と共に窒素化合物が流域内を移動することやそれに要する時間, 窒素の形態変化に関わる微生物活動が水分条件に左右されることなど, 流域内で不均質に分布する種々の水文条件が窒素循環に及ぼす影響を考えることが非常に重要になるといえる.

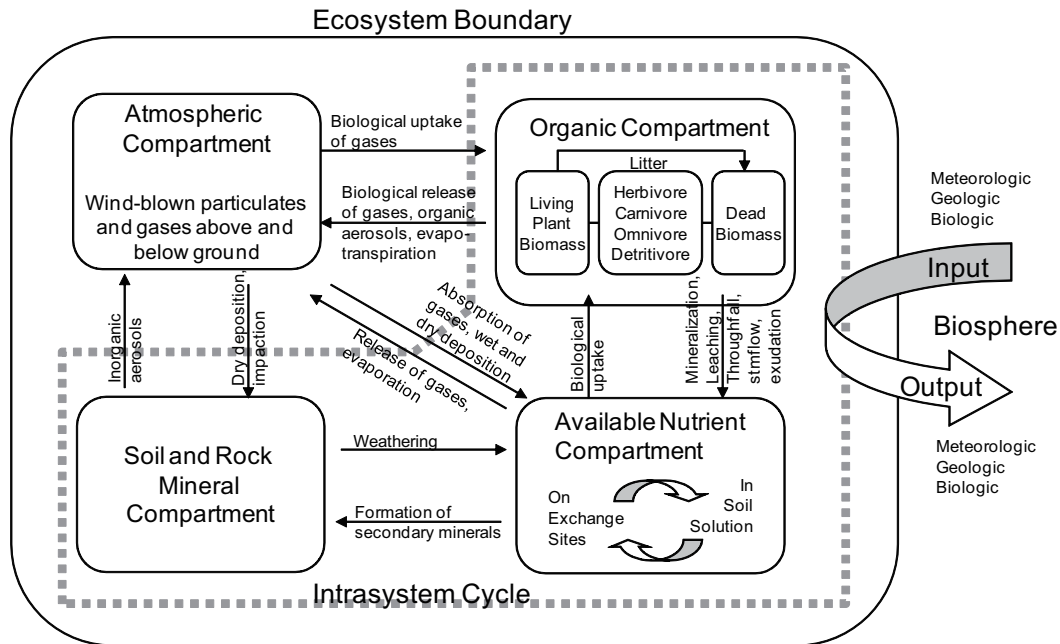


Fig. 1 陸上生態系の養分循環に関するモデル. 養分物質は気象学的, 地学的, あるいは生物学的な輸送によって生態系への流入したり生態系から流出したりする (Likens et al., 1977 を一部改変).

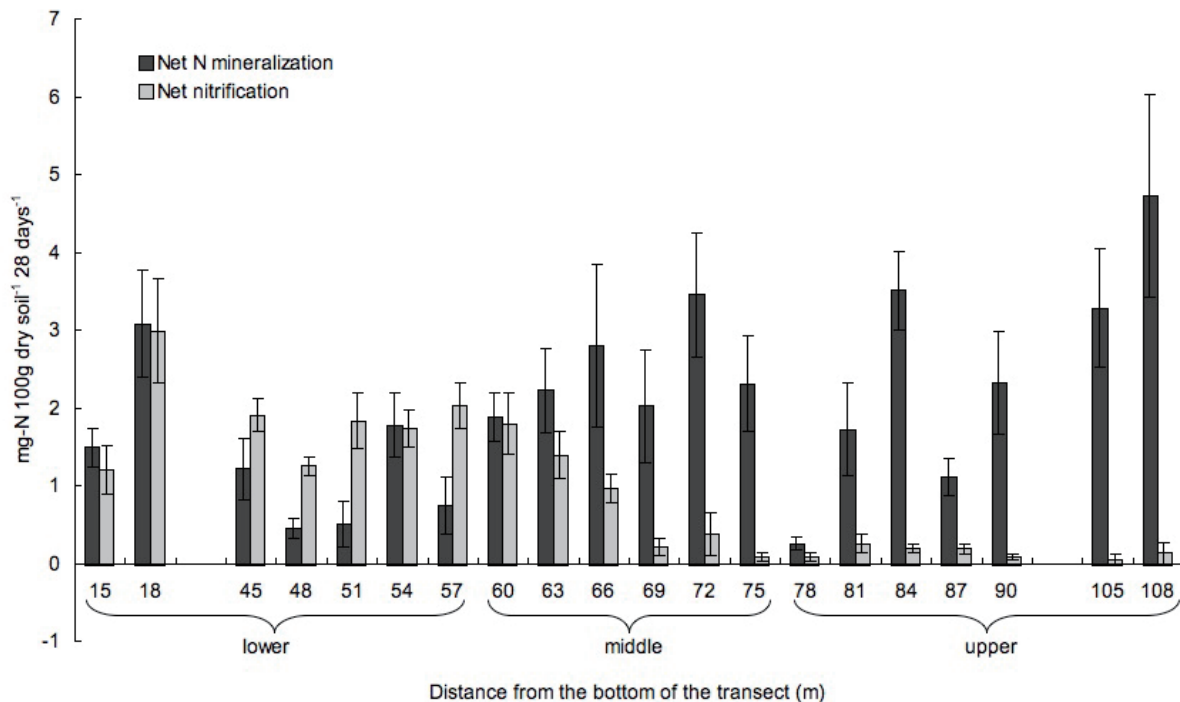


Fig. 2 森林斜面における純無機化速度・純硝化速度. 斜面上部では下部では無機化は進むが硝化が進まない. 下部では無機化された窒素のほとんどが硝化される (Hirobe et al., 1998 を一部改変).

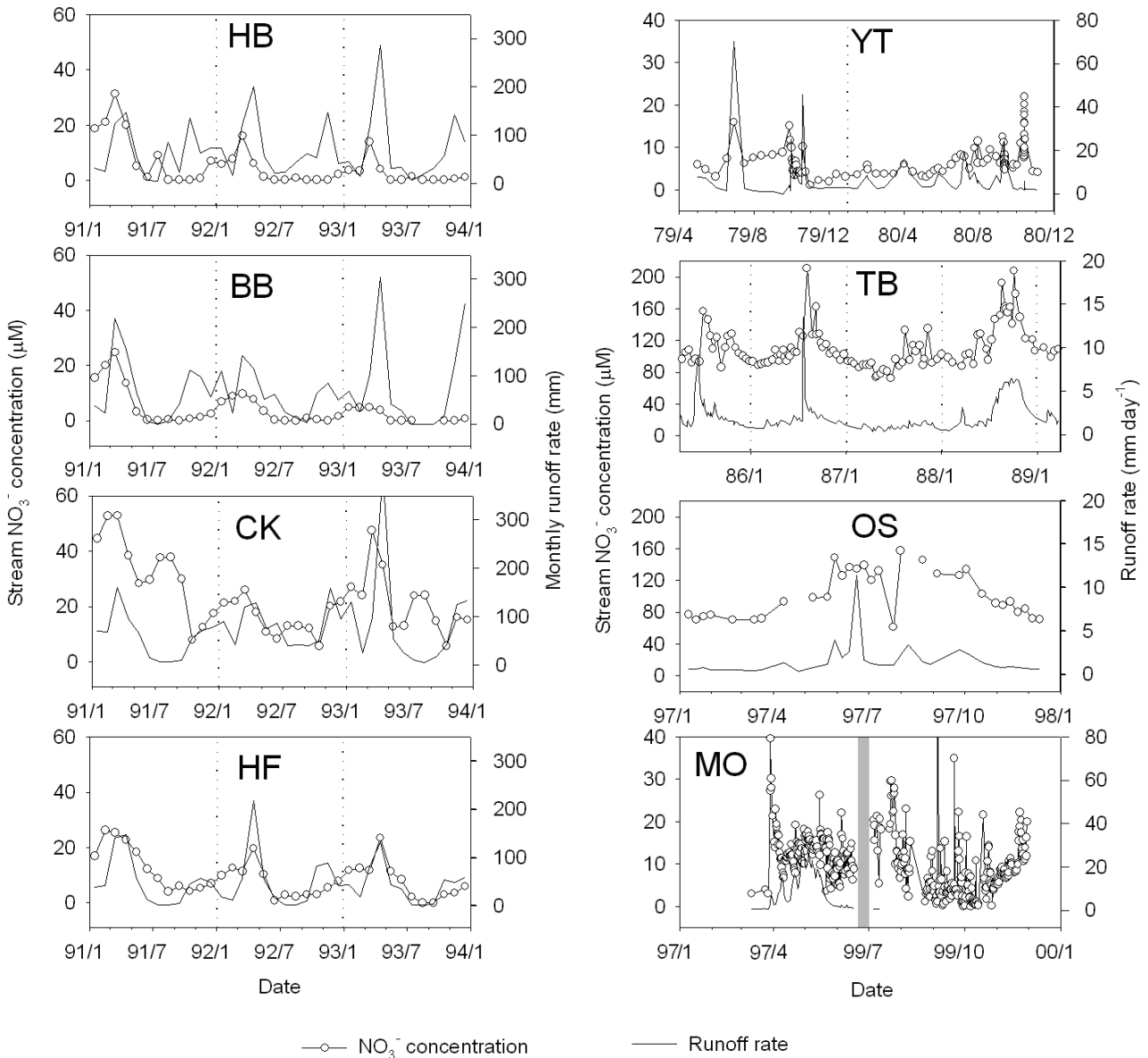


Fig. 3 溪流の NO_3^- 濃度と流量の季節変動．左側は北東アメリカ，右側は日本の森林流域である．北東アメリカの4流域はHB：ハバードブルック，BB：ベアブルック，CK：キャッツキル，HF：ハンティントンフォレストである（Ohte et al., 2001）．日本の4流域はYT：梁ヶ谷，TB：筑波，OS：大谷山，MO：母子里である．流域の諸元については，原典のOhte et al. (2001)に詳述されている．

3. 窒素ダイナミクスの空間分布に与える水文過程の影響

比較的急峻な斜面をもつ日本の森林集水域では，斜面の位置によって卓越する窒素ダイナミクスが異なることがしばしば指摘されている．例えば，Hirobe et al. (1998) は，本州中央部のスギ人工林内における全長 135 m の斜面で，窒素の無機化様式の分布を調べ，斜面下部では硝化が卓越し，上部では相対的にアンモニア化は進むが硝化が卓越しないことを示した（Fig. 2）．この空間的な変異に土壌水分条件の傾度が影響していることを示している．Osaka et al. (2006) は森林流域の末端部に生じる常に地下水で飽和している部分で，斜面上部から水と共に供給される NO_3^- が少なからず脱窒されていることを

示している．

また，水分条件の変動に対して生じる窒素ダイナミクスのフェイズの変化は比較的短時間で生じることがライシメータを用いた実験で示されている（Ohte et al., 1997）．初期条件として同じ斜面部位から採取した森林土壌で作成したライシメータで，林内雨を入力として内部の水分条件をコントロールしながら流出する溶存窒素の形態を比較している．どのライシメータでも無機化は進むが，乾燥条件では NH_4^+ ，湿潤条件では NO_3^- が主に流出した．過湿条件ではどちらも流出せず，脱窒が生じていた．この3つのパターンは，上で挙げたような，実際の流域の斜面上部，下部，流域末端で生じている現象に対応している．また，この違いが，実験開始から数ヶ月以内に現れたことは，水分条件という外的な刺激に対

する土壌微生物相の反応が半年よりも短い時間スケールで生じることを物語っている。

4. 季節変動の背後にある水文過程

森林集水域からの窒素流出に着目すると、トランスポーターとしての水文過程の重要性も明らかになってくる。既往研究の多い、北東アメリカや、ヨーロッパで多く見られるパターンは、森林植生の成長期（夏季）に濃度減少が見られ、通常、植物による無機態窒素のアップテイクが卓越し、土壌中のプールが小さくなるためであると説明されることが多い（Stoddard, 1994）。しかしながら、これらの事例が報告されている地域の多くは降雨の季節パターンが冬雨型か、降水量に季節変動がないことが多く、夏季、植物の蒸散量増大の結果生じる湧水が生じることが多い。これによって土壌から集水域の排水系への NO_3^- の輸送が減少することも考えなければならない。どちらの条件も夏季に渓流水中の NO_3^- 濃度を減少させるセンスで働くため、植物や微生物のアップテイクによるものなのか、溶質の輸送に関わる水文条件の影響によるものなのかを定量的に評価することは困難である。

これに対し、モンスーンによる夏雨型の気候下の日本では、北東アメリカやヨーロッパと異なり流量は夏季に多い。水文条件は、夏季に土壌から排水系への NO_3^- の輸送を促進するように働くので、渓流水中の NO_3^- 濃度の季節変動パターンから、生物学的な季節変動と水文学的な季節変動の影響のウエイトを見極めることができる。これまでの事例では、多かれ少なかれ、渓流水の NO_3^- 濃度の季節性が、流量の季節パターンに同調していることが多く（Ohte et al., 2001）、その季節性が植物のアップテイクや土壌有機物の分解の季節変動ではなく水文条件により強く制御されていることが示唆される（Fig. 3）。

5. 今後の展望

こうした季節性のメカニズムについての考察は未だ仮説の域をでない。森林からの流出 NO_3^- の季節変動に関する研究は北米を中心にいくつかあり議論が続いている（例えば、Mitchell et al., 1996；Stoddard et al., 2001；Goodale et al., 2009）。本稿で述べたような気候条件のような地理的差異に関する仮説の検証には多くの事例にあたる必要があるが、我が国の研究事例がこれに堪えるほど豊富であるとは言いがたい。また、3章で示した流域内部の窒素ダイナミクスの空間的な配置に関する情報も我が国の例は他にいくつかあるが（例えば、Hobara et al., 2001；Tokuchi et al., 2000）

現状では限られており、今後、さらに情報を蓄積していかなければならない。この為には、流域を単位とした水文観測と、並行して、物質のフローや蓄積を把握する調査を行うことが必要であり、流域内部で生じている生物地球化学的な反応の時間的な変動、空間的な不均質性ができるだけ明らかにする必要がある。

これらのことは、冒頭で述べた Likens らの研究スタ

イルにみられるような流域研究が、今後さらに必要であることに他ならないが、特に我が国においてその必要性が高いと考えられることは、次のような理由による。まず、欧米と気候 - 水文条件が異なることによって、どのような物質循環上の差異が現れるかを明らかにする必要があること。データ蓄積の豊富な北東アメリカと対照的な降雨パターンをもつ日本の事例を用いて比較することによって、水文過程の影響に関するより普遍的な知見が導き出せるはずである。第二に、今日的な問題として前述したように人為的で過剰な反応性の窒素の供給が今後 20 ~ 30 年間に顕著に増大する地域としてアジアが注目されていることがあげられる（Legette et al., 1992；Galloway and Cowling, 2002）。このレートは、北米やヨーロッパに比べてはるかに高く、全球レベルの影響評価への取り組みがすでに始められている（Yienger et al., 2000；Holloway et al., 2003）。我が国における酸性降下物に関する研究の流れの中で、大陸起源の硫酸化物の問題は重要な課題として取り上げられてきたが（例えば、藤田ら, 2001）、中国をはじめとする鉱工業が発展途上である地域からの窒素酸化物の供給やこれによる影響が、今後硫酸化物以上に無視できない問題となることは容易に想像される。

引用文献

- Aber, J., McDowell, W., Nadelhoffer, K., Magill, A., Berntson, G., Kamakea, M., McNulty, S., Currie, W., Rustad, L. and Fernandez, I. (1998): Nitrogen saturation in temperate forest ecosystems. *BioScience*, 48: 921-934.
- Aber, J.D., Nadelhoffer, K.J., Steudler, P. and Melillo, J.M. (1989): Nitrogen saturation in northern forest ecosystems. *BioScience*, 39: 378-386.
- Agren, G. and Bosatta, E. (1988): Nitrogen saturation of terrestrial ecosystems. *Environmental Pollution*, 54: 185-197.
- Bormann, F.H., Likens, G.E. and Melillo, J.M. (1977): Nitrogen budget for an aggrading northern hardwood forest ecosystem. *Science*, 196: 981-983.
- 藤田慎一, 市川陽一, 速水洋 (2001): 酸性物質の広域輸送。佐藤一男編, 酸性雨の総合評価, 電中研レビュー, 43: 19-28.
- Galloway, J.N. and Cowling, E.B. (2002): Reactive nitrogen and the world: 200 years of change. *AMBIO*, 31: 64-71.
- Goodale, C., Thomas, S., Fredriksen, G., Elliott, E., Flinn, K., Butler, T. and Walter, M. (2009): Unusual seasonal patterns and inferred processes of nitrogen retention in forested headwaters of the upper Susquehanna river. *Biogeochemistry*, 93: 197-218.
- Hirobe, M., Tokuchi, N. and Iwatsubo, G. (1998): Spatial variability of soil nitrogen transformation patterns along a forest slope in a *Cryptomeria japonica* D. Don plantation. *European Journal of Soil Biology*, 34: 123-131.
- Hobara, S., Tokuchi, N., Ohte, N., Koba, K., Katsuyama, M., Kim, S.-J. and Nakanishi, A. (2001): Mechanism of nitrate

- loss from a forested catchment following a small-scale, natural disturbance. *Can. J. For. Res.*, 31: 1326–1335.
- Holloway, T., Fiore, A. and Hastings, M.G. (2003): Intercontinental transport of air pollution: Will emerging science lead to a new Hemispheric treaty?. *Environmental Science & Technology*, 37: 4535–4542.
- Leggett, J., Pepper, W.J. and Swart, R.J. (1992): Emissions scenarios for the IPCC: An update. In: Houghton, J.T., et al., (eds) *Climate Change 1992*. pp. 69–95, Cambridge University Press, New York.
- Likens, G.E., Bormann, F.H., Pierce, R.S., Eaton, J.S. and Johnson, N.M. (1977): *Biogeochemistry of a Forested Ecosystem*. p. 146, Springer-Verlag, New York.
- Mitchell, M.J., Driscoll, C.T., Kahl, J.S., Murdoch, P.S., and Pardo, L.H. (1996): Climatic control of nitrate loss from forested watersheds in the northeast United States. *Environmental Science & Technology*, 30: 2609–2612.
- Mitchell, M.J., Iwatsubo, G., Ohrui, K. and Nakagawa, Y. (1997). Nitrogen saturation in Japanese forests: An evaluation. *Forest Ecology and Management*, 97: 39–51.
- Ohrui, K., and Mitchell, M.J. (1997): Nitrogen saturation in Japanese forested watersheds. *Ecological Applications*, 7: 391–401.
- Ohte, N., Mitchell, M., Shibata, H., Tokuchi, N., Toda, H. and Iwatsubo, G. (2001): Comparative evaluation on nitrogen saturation of forest catchments in Japan and northeastern United States. *Water, Air, & Soil Pollution*, 130: 649–654.
- Ohte, N., Tokuchi, N. and Suzuki, M. (1997): An in situ lysimeter experiment on soil moisture influence on inorganic nitrogen discharge from forest soil. *Journal of Hydrology*, 195: 78–98.
- Osaka, K., Ohte, N., Koba, K., Katsuyama, M. and Nakajima, T. (2006): Hydrologic controls on nitrous oxide production and consumption in a forested headwater catchment in central Japan. *Journal of Geophysical Research*, 111: pp. G01013, doi:01010.01029/02005 JG000026.
- Skeffington, R.A. (1990): Accelerated nitrogen input — A new problem or new perspective? *Plant and Soil*, 128: 1–11, doi: 10.1007/BF00009391
- Stoddard, J.L. (1994): Long-term changes in watershed retention of nitrogen. In: Baker, L. A., (eds) *Environmental chemistry of lakes and reservoirs, advances in chemistry series*. pp. 223–284, American Chemical Society, Washington.
- Stoddard, J., Traaen, T. and Skjelkvale, B. (2001): Assessment of nitrogen leaching at ICP-waters sites (Europe and North America). *Water, Air, & Soil Pollution*, 130: 781–786.
- Tokuchi, N., Hirobe, M. and Koba, K. (2000): Topographical differences in soil N transformation using ^{15}N dilution method along a slope in a conifer plantation forest in Japan. *Journal of Forest Research*, 5: 13–19.
- 堤利夫 (1987): *森林の物質循環*, p. 124, 東京大学出版会, 東京.
- Vitousek, P. (2004): *Nutrient cycling and limitation: Hawai'i as a model system*, p. 223, Princeton University Press, Princeton.
- Yienger, J.J., Galanter, M., Holloway, T.A., Phadnis, M.J., Guttikunda, S.K., Carmichael, G.R., Moxim, W.J. and Levy, H.II (2000): The episodic nature of air pollution transport from Asia to North America. *J. Geophys. Res.*, 105(D22): 26931–26945.

要 旨

森林の CO_2 吸収源としての機能評価に関わる問題や、森林と陸水の生態系をつなぐ水系の窒素汚染の問題など、最近の環境問題の多くについて、生態系が人為的、外的刺激に対してどのように反応するかについての予測が求められることが多い。こうした問題を解くためには、森林生態系が物質の流れという視点で見たときに、決して閉じた空間ではなくて、つねに生態系外部からの物質の流入に曝され、外部への物質を流出させる系である認識が必要である。また、そうであるがゆえに生態系内での物質の形態や分布は、空間的に非均質であり、その蓄積は常に変動しているという捉え方、またその結果、森林生態系という、ある広さを持った空間を物質が移動しているという捉え方が必要となってくる。少なくとも年周期より短い時間スケールで変動するような現象を理解するためには、森林生態系では物質を輸送する媒体として水や空気の動態を把握する必要がある。水文過程が森林生態系の物質循環に及ぼす影響に関して、特に窒素循環に焦点を当てて解説する。

キーワード：森林生態系，物質循環，水文過程，季節性