

森林の斜面上部と下部における アカマツ針葉の分解様式

加藤 篤, 武田 博清

Decomposition Processes of Pine Needle Litter in the Ridge and Bottom
Parts of a *Pinus-Chamaecyparis* Forest Slope.

Atsushi KATOU, Hiroshi TAKEDA

要 旨

アカマツ落葉の分解過程を21ヶ月間にわたり京都市郊外の京都大学農学部上賀茂試験地のアカマツ・ヒノキ混交林の斜面において調査した。調査地の斜面において尾根部にモダ型¹の厚い土壌堆積腐植。斜面下部に落葉落枝層のみからなるムル型の土壌堆積腐植と異なる2つの土壌堆積腐植の様式の発達が見られた。しかし本調査の期間21ヶ月を通して針葉は斜面の上部と下部において初期重量の46%と42%まで減少したが、針葉の重量減少率には斜面の上部と下部の間に有意な差は認められなかった。

分解にともなう養分元素(窒素, リン, カリウム)の残存量の変化をリターバッグへの養分の収支から検討した。窒素のリターバッグ残存量の変化は、斜面の下部と上部で同じ傾向を示した。窒素の残存量は、調査期間を通じて初期量の90%を中心に変動し、重量減少に較べて窒素量の減少は少なかった。リンの残存量の変化は、分解の初期3ヶ月間の減少期間、3-8ヶ月までの増加期間、8-21ヶ月までの安定期間に区別することができる。リンの残存量は、初期3ヶ月間に減少を示した。その後、4ヶ月間の増加期を通じて、残存量は初期の現存量の約250%に達した。カリウムの残存量変化の様式は、分解の初期3ヶ月間の減少期間、3-8ヶ月までの増加期間、8-12ヶ月までの減少期間、12-21ヶ月までの安定期間にから成り立っていた。いずれの養分についても残存量変化の様式は、斜面の上部と下部で類似していた。

本実験で用いたマツ針葉の炭素に対する養分の比は、分解者微生物の利用可能な比率と較べて著しく低かった。養分収支から分解の初期の過程において、分解者の微生物はリターバッグ外から養分を取り込み落葉の炭素を利用する可能性が示唆された。本調査の21ヶ月では、斜面の上部のモダ型の土壌堆積腐植と下部のムル型の堆積腐植のいずれの立地条件においてもアカマツ針葉は微生物による分解活動により炭素/養分比の減少過程にあったことが、両立地条件でのアカマツ針葉の分解速度に差が認められなかった原因であると示唆された。

はじめに

森林生態系において、落葉落枝による養分の土壌への供給量、養分の土壌や植物体における蓄積量、有機物の分解量などの測定から生態系の養分循環量、速度などの生態系の全体的な特性を推定し、養分循環の様式が記述されてきている(1)。しかし、さまざまな森林生態系での養分循環の様式の相違を説明するには、異なる立地条件にある植生-土壌系における養分の維持や循環の機構を明らかにすることが重要である。

土壌の堆積腐植層は、地上部からのリターの供給とそれらの土壌での分解の上に形成されている。これまで斜面上部と下部における土壌堆積腐植の堆積量は、おもに2つの立地条件での落葉の分解速度の相違により説明されてきている。しかし、斜面の上部と下部では堆積腐植の量的な差だけでなく、立地条件を反映して斜面の尾根部にはモダ-型、下部や谷部にはムル型と異なる土壌堆積腐植層の発達認められる(2, 3)。森林土壌の堆積腐植層の様式は落葉落枝の分解様式を反映している。これら2つの土壌の堆積腐植の様式を説明するには、落葉の分解速度の測定とともに、分解過程における分解者と資源(落葉などの有機物)の相互関係を明らかにすることが重要である。

本報告ではアカマツ-ヒノキの優占する森林の斜面の上部のモダ-型の堆積腐植と下部のムル型の堆積腐植を示す2つの調査地におけるアカマツ針葉の分解様式についての調査結果を報告する。本研究は科学研究費(研究課題番号 01560165:代表者 武田博清)の助成を受けて行われた。研究での便宜をはかっていただいた岩坪五郎教授ならびに結果を討議していただいた森林生態学研究室の諸氏に謝意を表します。

調査地の概要

本調査は京都市の北方約12kmに位置する京都大学農学部附属上賀茂試験地において行われた。調査地を斜面長80mの北向き斜面の上部(尾根部)と下部(谷部)に設定した。斜面の尾根部から下部にかけて天然生のアカマツ(*Pinus densiflora*)-ヒノキ(*Chamaecyparis obtusa*)が上層を優占している。斜面下部の平らな部分にはコナラ(*Quercus serrata*)がアカマツと混交していた。斜面の下層植生としてヒノキ、ヒサカキ(*Eurya japonica*)、サカキ(*Cleyera japonica*)、アセビ(*Pieris japonica*)、ヤネジキ(*Lyonia ovalifolia*)が優占している。

本調査地の降水量は年間1650mm、平均気温は15℃である。土壌は古生層を起源とする砂岩、粘板岩を母材としており、斜面の下部では適潤性褐色森林土B_D型、斜面の上部では乾性の褐色森林土B_B型を示している。斜面の下部での土壌堆積腐植はムル型を示し、鉱物質土壌A層の上にL層の発達がみられる。斜面の上部では、土壌堆積腐植層はモダ-型を示し、L、F、H層から成り立つ(3)。このように斜面の上部と下部において土壌堆積腐植層の様式は明瞭に異なる。

調査方法

斜面の上部と下部にそれぞれ4×10mの調査区を設定し、さらにそれを2×4mの5小区画に分けた。1988年12月に調査地において新鮮なアカマツの落葉を採集し落葉分解の材料とした。アカマツ落葉の分解様式をリターバッグ法を用いて調べた。リターバッグのサイズは10×10cmで、網の目が2mmメッシュの寒冷紗を用いた。リターバッグに封入するアカマツ針葉量は現地での毎

年の落葉量を考慮して風乾重で3gとした(3)。1989年3月10日に斜面上部と下部の調査区の小区画にそれぞれ40個のリターバッグ(合計200個)を設置した。リターバッグは林床から新鮮なし層を除去し、自然状態に模して設置した。設置の後、第1年目は1ヶ月おきに、2年目は3ヶ月おきにリターバッグの回収を行った。一回の回収において各々の小区画から2個、合計10個のリターバッグを調査区から回収した。回収したリターバッグは土壌動物の抽出後、風乾し針葉の重量の測定を行った。

分解にともなうアカマツ針葉の養分元素量の変化を調べた。新鮮落葉、回収した分解葉について炭素、窒素、リン、カリの含有量を測定しリターバッグ内の養分現存量を測定した。針葉は風乾した後、コーヒミルを用いて粉碎し、分析の試料とした。同時に試料を105℃の条件で乾燥させ、絶乾重量を求めた。炭素、窒素は(株)柳本製作所のC/Nコーダーを用いて分析した。リン、カリウムの濃度は分析試料を、硝酸と過塩素酸で分解後リンはモリブデン法による比色、カリウムは蛍光分析により測定した。

結 果

1. アカマツ針葉の重量変化

図1. にアカマツ針葉の分解にともなう重量の変化を示す。斜面上部と下部で重量減少の比較のために、重量減少速度を $W = W_0 \exp(-rt)$ で表されるオルソンの指数減少式の分解係数により示した(4)。ここで、 W : 時間 t 後の重量, W_0 : 初期重量, r : 分解係数(月当り), t : 分解開始からの時間を示している。表1. に分解1年目と全期間について推定した分解係数の値と

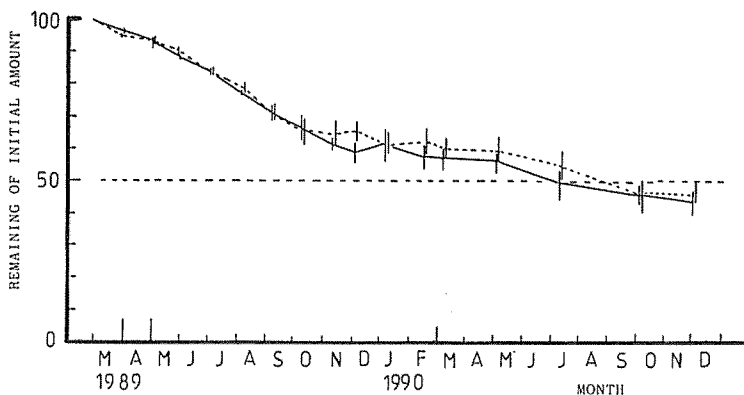


図1. リターバッグに封入したアカマツ針葉の分解にともなう重量の変化

初期の重量を100%として表されている。点線は斜面上部、実線は斜面下部での結果を表している。縦棒は標準偏差を示している。

表1. アカマツ針葉の分解速度

	分解初期1年間		分解の全期間(21ヶ月間)	
	分解係数	回帰係数	分解係数	回帰係数
斜面の上部	0.048	0.971	0.038	0.971
斜面の下部	0.054	0.980	0.040	0.968

回帰係数を示す。斜面の上部と下部のいずれの場合にも、重量と経過時間には高い相関性が認められた。さらに分解係数には期間、場所による有意な差は認められなかった。

斜面上部,下部の各調査区においてアカマツ針葉の重量は1年目で初期重量のそれぞれ60,55%に減少した。21ヶ月の分解期間に斜面上部で46%,斜面下部で42%まで減少した。一年目の分解では、重量減少量は春から夏に高く、秋から冬に向かい低下する傾向を示し、重量減少と温度の間に有意な相関性が認められた ($P < 0.05$)。斜面上部と下部では土壌含水量や土壌堆積腐植の様式が異なっていたが、2つの調査地での重量減少には有意な差は認められなかった。

2. アカマツ針葉の養分変化

図2. に分解にともなう養分元素(窒素,リン,カリウム)の残存量の変化をリターバッグへの養分の収支とともに示す。各養分の残存量は、(残存針葉の重量)×(養分含量)により計算した。

窒素の残存量の変化は、斜面の下部と上部で同じ傾向を示した。窒素の残存量は、調査期間を通じて初期量の90%を中心に変動し、重量減少に較べて窒素量の減少は少なかった。

リンの残存量の変化は、分解の初期3ヶ月間の減少期間、3-8ヶ月までの増加期間、8-21ヶ月までの安定期間に区別することができる。リンの残存量は、初期3ヶ月間に減少を示した。その後、4ヶ月間の増加期を通じて、残存量は初期の現存量の約250%に達した。分解の2年目では残存量は約250%を平均として変動を示した。こうしたリンの残存量の変化の様式は斜面の上部と下部において類似していた。

カリウムの残存量変化の様式は、分解の初期3ヶ月間の減少期間、3-8ヶ月までの増加期間、8-12ヶ月までの減少期間、12-21ヶ月までの安定期間から成り立っていた。残存量変化の様式は、斜面の上部と下部で類似していた。分解の初期3ヶ月間に、初期量の約40%のカリウムの減少が認められた。その後、増加期を通じてカリウムの残存量は、斜面の上部と下部でともに増加の傾向を示し、斜面上部での増加率は斜面下部に較べて緩やかであった。1年目の冬期間を通じて、カリウムの残存量は急激に減少し、2年目の春から安定した。

3. 分解の初期1年間での養分の収支

各養分の分解にともなう変化を、リターバッグへの養分の収支から検討した。養分の収支は、毎月の養分残存量の差から求めた。表2. に分解の初期1年間での養分の収入と支出を示す。斜面の下部において、分解の一年目での窒素の加入はリターバッグあたり6.1mgであり、支出は14.7mgとなり、収支として8.6mgの窒素がリターバッグから失われた。窒素の支出量は斜面上部において下部より高く、斜面上部での支出量は下部でのそれを4.1mgほど上回った。斜面の上部において、分解の1年間を通じリンの加入と支出は各々0.59mg, 0.35mgとなり、0.24mgのリンがリターバッグに加入した。斜面下部において、リンの加入と支出は、各々0.96mg, 0.19mgとなり、1年間でリターバッグに0.77mgのリンが加入した。リンの加入量は、斜面の下部と斜面の上部における加入量の差は0.53mgとなり、斜面下部においてより多くのリンがリターバッグに加入した。斜面の上部において、分解の1年間を通じカリウムの加入と支出は各々0.78mg, 1.04mgとなり、0.26mgのカリウムがリターバッグから失われた。斜面下部において、カリウムの加入と支出は、各々1.10mg, 1.49mgとなり、1年間でリターバッグに0.39mgのカリウムが失われた。カリウムの斜面の下部と斜面の上部における支出量の差は0.13mgとなり、斜面下部においてより多くのカリウムがリターバッグから失われた。

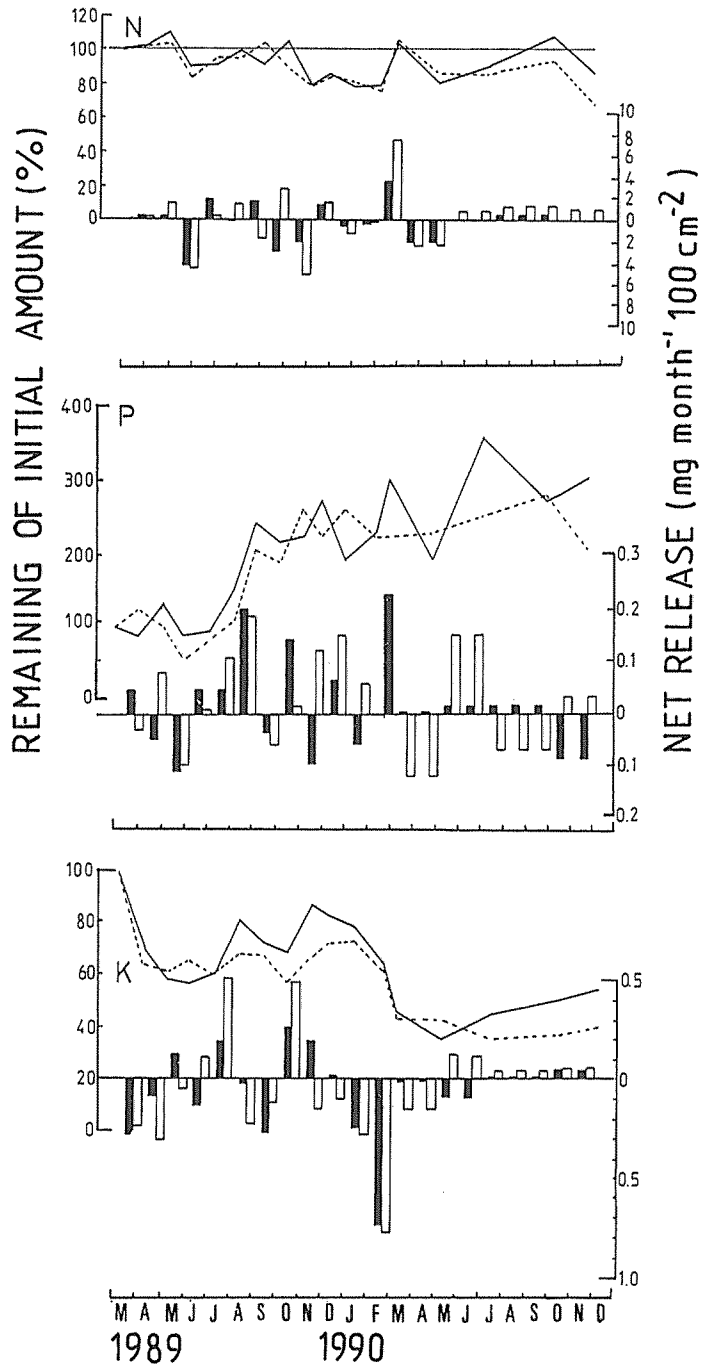


図2. 分解に伴う養分量の変化と養分の取支

分解開始時での養分量を100%として分解の各時点での養分の量が表されている。点線は斜面上部、実線は斜面下部での変化を示す。

分解過程でリターバッグに加入した養分量と支出量 ($\text{mg}/100\text{cm}^2$ のリターバッグ) を棒グラフで示す。黒の棒グラフは斜面上部、白抜きは斜面下部を示している。

表2. 分解1年間の養分の収支 (mg/litter bag 10×10cm²/year)

		窒素	リン	カリウム
斜面上部 (moder 型)	収入量	6.09mg	0.59mg	0.78mg
	支出量	14.66mg	0.35mg	1.04mg
	収支	-8.57mg	+0.24mg	-0.26mg
斜面下部 (mull 型)	収入量	8.48mg	0.96mg	1.10mg
	支出量	12.88mg	0.19mg	1.49mg
	収支	-4.40mg	+0.77mg	-0.39mg

考 察

調査地の斜面において尾根部のモダー型の厚い土壤堆積腐植と斜面下部の落葉落枝層のみからなるムル型の土壤堆積腐植の異なる2つの土壤堆積腐植の様式の発達が見られたが、本調査の期間21ヶ月を通して斜面の上部と下部における針葉の重量減少率には有意な差は認められなかった。

武田らは京都府北部の芦生の冷温帯林の斜面の上部でのモダー型と下部でのムル型の立地条件において、数種の落葉の分解過程を比較し初期1年間の分解の速度の相違は、落葉の構造や化学性などの内的な性質と関連していることを示した(4)。さらに本調査の結果と同様に、ブナ、ミズナラでの2年間での分解を比較した場合、初期1年目での分解の速度は斜面の上部と下部で異なることを示している。その原因として、分解の初期には溶脱などが主要な分解の要因となっていることを示唆した。

一般に針葉樹は落葉の分解速度の遅いことが知られてきている(6)。武田らは、世界各地での針葉樹の分解係数を検討して、針葉樹の分解速度は遅く、かつ種間での分解速度の差がないことを示した。マツ類(Pinus)ではアカマツを含む23の分解実験での分解係数の平均値が0.393と標準偏差0.144であることが報告されている(4)。今回の報告での斜面、上部下部での分解係数は各々0.456, 0.480とこれまでのマツ針葉の分解速度と類似していた。

こうした針葉樹の難分解性は、一般に高い炭素/養分比の特性により説明されてきている。高いC/養分比の落葉は、分解者のエネルギー源である炭素資源に富んでいるが、リン、窒素、カリなどの養分資源の割合が少ない。この調査でのマツ針葉のC/養分比は、C/N, C/P, C/Kについてそれぞれ82, 7322, 576であった。こうした高いC/養分の比率が針葉樹の難分解性と関連している。

スイフトらは、落葉のC/養分比が高い場合、分解初期には落葉は炭素過剰で養分不足の状態にあり、分解者の微生物は限られた養分を利用して成長するので分解過程を通じて炭素が余剰となる。分解過程における微生物の活動による落葉の炭素消費や落葉の外からの養分の取り込みによりC/養分比率が低下することで養分の不足による分解活動の制限が緩和され落葉が分解者資源として利用可能になっていくことを示した(7)。さらに、スターフとベルグは、落葉分解において菌類は、成長を通じて炭素の20%を微生物の体に取り込み、残り80%を呼吸として消費すると仮定して、菌類が養分の制限を受けないC/養分比を求めている(8)。分解者の微生物は分解活動により炭素を消費し、 $1.0/0.2=5$ の割合で養分を濃縮していく。スターフとベルグは微生物のC/N比が12の場合、微生物は $C/N=12 \times 5=60$ の比にある落葉を利用できることを示

した。同様に、微生物体の炭素/養分比から分解者が利用可能なC/養分比を他のリン、カリウムについてもとめると320,205となる。もし、落葉の養分比が、この値より高い場合には、炭素が過剰にあり養分が不足の状態にあり落葉は制限養分の不足のために資源として微生物により充分に利用されない。

本調査のアカマツについて分解開始時点での新鮮落葉のC/養分比と利用可能なC/養分比を較べると、Nで82:60、リンで7322:320、カリウムで576:205となり、特に炭素/リンの比の低さがアカマツ分解の制限要因になっていることが示唆される。

落葉分解におけるC/養分比の低下は、微生物による炭素の消費と落葉外からの養分の取り込みの現象により説明される。養分取り込みの現象は、養分の不動化と呼ばれており、分解にともなう窒素、リンの不動化が報告されている。落葉の分解にともなう養分の不動化による養分量の増加が報告されてきている。今回のアカマツの分解の実験において、リンの量は分解にともなう1年間で2.5倍に増加し、リンの不動化が認められた。また、窒素では著しい増加が認められなかったが、呼吸による炭素の消費による減少に較べて、窒素の減少量は少なかった。このことから、窒素についてもリターバッグ外からの窒素の取り込みの現象が示唆された。カリウムは雨水による溶脱性が高く、分解の初期3ヶ月間に著しい溶脱にともなう減少が認められたが、溶脱後に5-11月までカリウム量の増加が認められた。カリウムは11月から翌年の3月まで減少した。カリウムは溶脱を受けやすいが、チッソやリンと同様にリターバッグ外からの養分の加入が示唆される。

こうした、リターバッグ針葉の養分収支の挙動は、分解者である菌類の成長様式とその成長を制御している土壤の小型節足動物と関連している。本調査での分解の初期1年間を通じてリターバッグ加入した土壤動物数には有意な差が認められなかった(9)。従って、土壤動物の分解への影響は2つの立地条件で変わらなかったと仮定できる。今回の調査では、菌類量の推定を行わなかったが、長谷川は同じアカマツ林の斜面上部での分解にともなう菌類の落葉への定着、成長をアカマツ針葉のリターバッグを用いて1年間調査し、アカマツ針葉表面の菌糸長が3ヶ月で165m/g、6ヶ月で877m/g、9ヶ月で2650m/g、12ヶ月で2720m/gと落葉の分解時間とともに春から秋まで増加し安定する傾向を明らかにした(未発表)。分解にともなうリンの増加傾向は、菌類の成長により養分がリターバッグ外から取り込まれる結果を反映していることが示唆される。同様に、窒素の不動化に関して菌によるリターバッグ外からの窒素の取り込みが生じていることが示唆される。溶脱性の強いカリウムでは、初期の溶脱を受けるが、その後のカリウム量の増加が認められ、菌による養分の取り込みが示唆される。しかし、カリウムでは針葉表面の菌類の成長が盛んな夏に増加が認められたが、菌類の成長期の終了した冬には初期の溶脱と同様にカリウム量の減少が認められた。

落葉分解は、微生物、土壤動物などの分解者により進行していく。同じ地域においても、土壤の環境条件の相違を反映し異なる土壤微生物、動物などの分解者の群集が発達している。落葉がこれらの分解者群集にとって利用可能な場合、異なる立地条件での分解速度の相違が予測される。しかし、落葉が高い炭素/養分比をしめし養分不足の状態にある場合、落葉を資源として利用できない。とくにマツなどのように針葉樹は高い炭素/養分比を示し、分解の初期には落葉を分解者の微生物が充分に利用することができない。その結果として分解者の異なる立地間での分解速度に差が生じないことが示唆される。

本実験で用いたマツ針葉の炭素に対する養分の比は、分解者微生物の利用可能な比率と較べて著しく低く、分解者の微生物は分解の初期の過程において、リターバッグ外から養分を取り込み

落葉の炭素を利用する可能性が、養分の収支から示唆された。養分の濃縮の過程を斜面の上部と下部における養分の収支から比較した。養分の乏しい斜面の上部に比べ、養分に富んだ斜面の下部において、落葉へ窒素、リンの加入量は高い傾向が示された。一方、カリは溶脱性が高く湿った斜面下部において養分の支出量が高かった。養分の収支により示されるように、本調査の21ヶ月では、まだ落葉は炭素/養分比の減少を示したが、21ヶ月後においてもまだ高い炭素/養分比を示した。アカマツ針葉の分解では分解の21ヶ月間では、窒素やリンなどの養分不足が制限要因となり落葉が分解者により充分に利用されない状態であることが示された。したがって、斜面の上部のモダー型の土壤堆積腐植と下部のムル型の堆積腐植のいずれの立地条件においてもアカマツ針葉の分解は微生物による資源の濃縮の過程にあることが示唆される。

引用文献

- 1) 堤利夫：陸上植物の物質生産 I b ——森林の物質循環——，共立出版 東京 62p 1973
- 2) 武田博清，金子信博：森林の微地形と土壤堆積腐植の様式 1. 斜面地形の尾根部と谷部における土壤堆積腐植の様式，京大演習林報告 60, 33-45, 1988
- 3) 武田博清：アカマツ林における落葉の分解と土壤堆積腐植層の形成過程. 京大演習林報告, 59, 23-37, 1987
- 4) Olson, J. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. Ecology, 44, 322-331. 1963.
- 5) Takeda H., Y. Ishida, T. Tsutsumi: Decomposition in relation to litter quality and site conditions. Memoirs of the College of Agriculture, Kyoto University 130, 17-38, 1987.
- 6) Takeda H: A 5year study of pine needle litter decomposition in relation to mass loss and faunal abundances. Pedobiologia, 32, 221-226, 1988.
- 7) Swift M.J., O.W. Heal and J.M. Anderson: Decomposition in terrestrial ecosystems. Studies in ecology Blackwell Scientific publications Oxford, 372, 1979.
- 8) Staaf H and B. Berg: Accumulation and release of plant nutrients in decomposing Scots pine needle litter. Long-term decomposition in a Scot Spine forest II. Canadian Journal of Botany, 60, 1561-1568, 1982
- 9) 加藤篤：森林における微環境と分解について，京都大学農学部修士学位論文，1991.

Résumé

Changes in weight of pine needle litter were studied over a 21month period in a forest slope of *Chamaecyparis obtusa* and *Pinus densiflora*.

Two contrasting sites were selected on the ridge parts and bottom parts of the slope, each showing a moder and mull humus accumulation respectively. Decomposition rates were 0.038, 0.040 in the ridge and bottom parts and were no significant differences in the decomposition rates of pine needle litter between the two sites.

Nutrient (N, P, K) dynamics were studied over a 21month period in the two study sites. During the 21months P showed a net increase of amount by the immobilization. Nitrogen showed an immobilization processes. Potassium showed a net release by the leaching during the initial 3months, then increase during the 3-8months. Thereafter there was a significant net release during the 8-12month, then the amount of remaining showed no changes until the end of this study. These nutrients dynamics were discussed with the nutrients availability of pine needle litter and microbial decomposer in two sites.