

竜王山森林試験地の斜面上の異なる 位置における窒素循環機構

徳地 直子

Nitrogen cycling along a slope in Ryuoh Experimental Forest

Naoko TOKUCHI

要 旨

斜面上の異なる位置における窒素循環機構を明らかにするため、滋賀県蒲生郡竜王山の南向き斜面に沿って、土壌の無機態窒素の現存形態、土壌の純窒素無機化・硝化速度と総窒素無機化・硝化速度、土壌中の可水溶性有機炭素量、土壌微生物バイオマス量、土壌溶液の組成などを調査した。土壌の純窒素無機化速度は斜面に沿って一定の傾向をもたなかったが、硝化速度は標高800 mより斜面の下方で高く、結果として土壌中の無機態窒素は斜面の下部ではおもに NO_3^- -N、上部では NH_4^+ -Nとして存在した。土壌溶液の無機態窒素組成は、土壌の窒素無機化特性を反映していた。総速度にみられた傾向は必ずしも純速度と整合しなかったが、培養期間に伴う可水溶性有機炭素濃度と生成される無機態窒素の形態にみられた変化から、総速度が経時的に変化する可能性が示唆された。土壌微生物バイオマスは斜面の上部でやや大きく、以上の結果から斜面上の異なる位置で可給態窒素のプール、フラックスの異なる循環機構が存在することが推察された。

はじめに

森林生態系における物質収支は、森林生態系内部の平衡を仮定し、集水域への水に伴うインプットとアウトプットを測定することによって推定される¹⁾。このことはすなわち、森林生態系を均質なブラックボックスとして仮定していることを意味し、地形の影響などは考慮されてはいない。近年、森林生態系内部の不均質性が注目され、森林生態系をいくつかのまとまりをもった生物-土壌系に分けて捉える試みがなされている²⁾。特に、我が国のように森林が複雑な地形のうえに形成されている場合、特に重要になるのが地形を単位としたまとまり (landscape) である。実際の集水域はいくつかの異なる地形を含んで成り立っており、これらが水によって相互に連結しているものと考えることができる (図1)。

地形の基本的な単位のひとつである斜面に関しては多くの研究がなされ、一般に斜面の上部と下部では、土壌の厚さや有機物の堆積様式が異なることが知られている³⁾。すなわち、斜面の上部では土壌層は薄く、有機物は厚くmor型と呼ばれるF・H層を伴った堆積様式を示し、一方、斜面の下部では上部から供給された土壌が厚く堆積し、有機物はmull型と呼ばれるF・H層を伴わない薄い堆積様式を示す。このような土壌の厚さや有機物の堆積様式は、一次生産量や分解速度の違い、養分プールやフラックスの違いを示し、物質循環様式が地形によって異なることを示唆している^{5, 6)}。

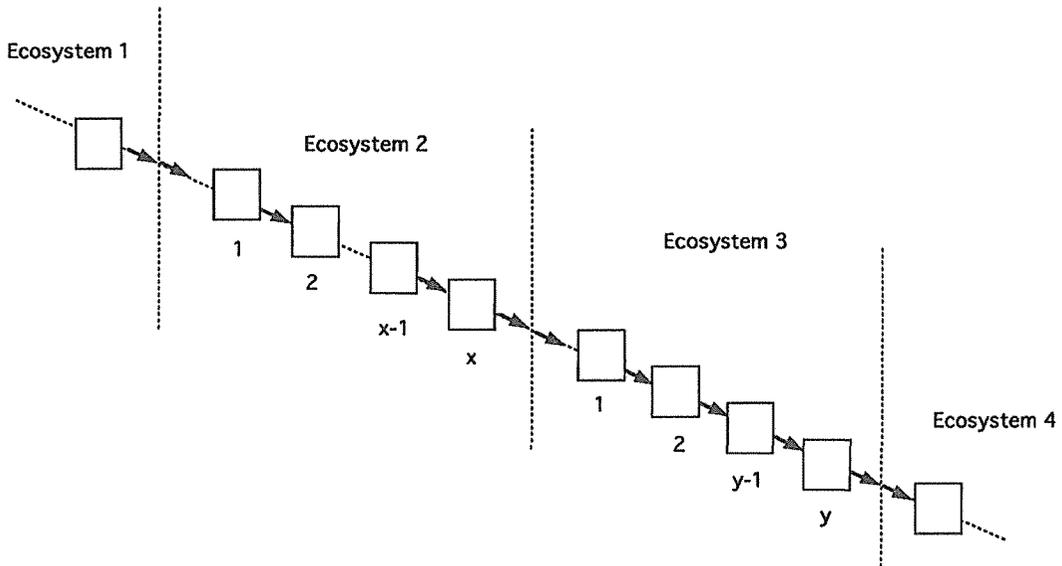


図1 地形に沿った物質循環機構の水による連結を示す概念図
Shaverら³⁾より引用。

本研究では、地形の物質循環機構への影響を明らかにすることを目的とし、森林生態系の物質循環の場のひとつである土壌における水移動に伴う循環機構を研究している。土壌における物質移動のおもな営力は水であり、水は微生物や植物にとって可給である水溶性の有機物とイオンの移動の主体となり、地形間の連結の媒体となる。また、注目する養分物質の窒素は植物にとって成長の制限要因になるだけでなく、水に伴う循環において、無機化された際にアンモニア態 ($\text{NH}_4^+\text{-N}$) となるか硝酸態 ($\text{NO}_3^-\text{-N}$) となるかで荷電特性が異なり、他の養分物質イオンにも影響を与える点で重要である⁷⁾。そこで、本論文は、まず、地形の基本単位である斜面に注目し、斜面上の異なる位置での土壌の窒素無機化特性の分布を把握する。ついで、土壌の窒素無機化特性を規定する要因として考えられる、土壌微生物相、窒素形態変化過程への炭素源の影響について明らかにする。最後に、地形に対応した植物-土壌系における物質循環機構について考察する。

試験地の概要

試験地は、琵琶湖の南東部に位置する鈴鹿山系の竜王山森林流域試験地の南向き斜面に設けた。斜面最下端部の標高は750m、最上部は860mで、斜面長は約150m、平均斜度は38.5度である。この斜面に沿って、長さ140mのトランセクトを設けた(図2)。このトランセクトに斜距離で15m間隔に10プロットを設置した。さらに、斜面の基本区分である脚部、斜面中部、尾根部に相当すると考えられる750m地点、830m地点、860m地点にもそれぞれプロットを設けた。以下、斜面脚部をFS (Footslope)、斜面中部をBS (Backslope)、斜面尾根部をSU (Summit) と記す。植生は斜面下端から850mまで45年生のスギ人工林であり、850mより上部は植栽除地でアカマツが優占していた。1986~1991年の4年間の平均気温は約10℃、平均降水量は約2050mmであった⁸⁾。

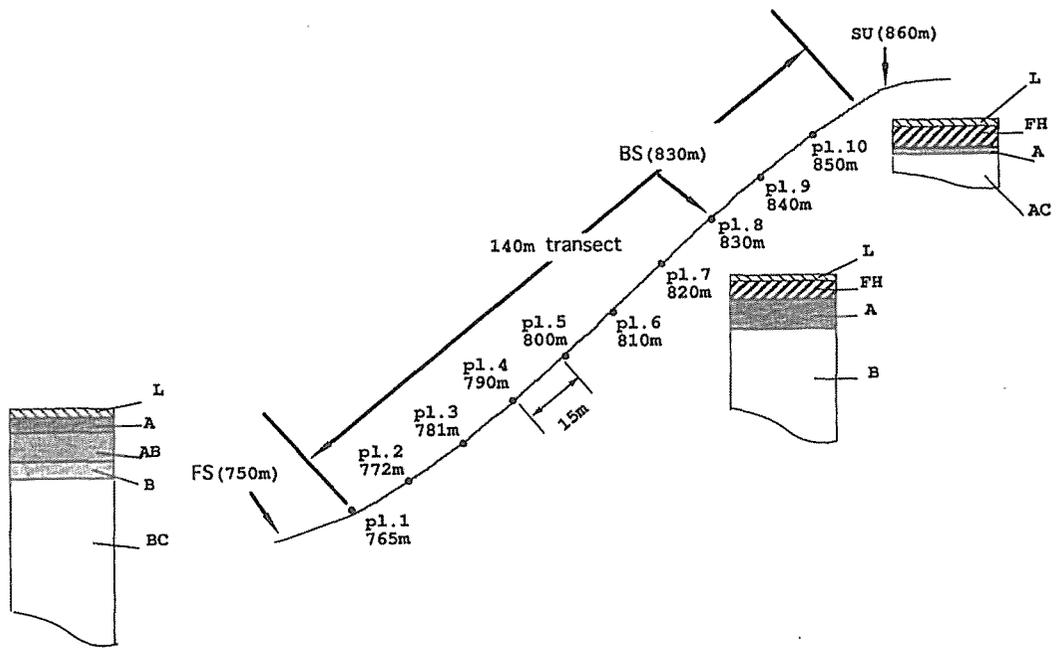


図2 試験地の概念図と代表的な土壌断面形態・斜面の形態は測量に基づいている。

実験方法

1. 土壌の採取方法

プロット1～10, およびFS・BS・SUのプロットにおいて, 有機物層を除く表層5cmの鉱質土壌を, 各地点で4箇所採取した。うち一つは細土円筒を用いて採取した。採取された土壌は実験室に持ち帰った。細土円筒により採取された土壌を用いて圃場要水量を測定し, その後一部を105℃で絶乾した。残りの土は2mmの篩で細土に分け, 一部は生土のまま純窒素無機化・硝化速度および総窒素無機化・硝化速度の測定・長期培養・バイオマス測定に供した。また, 一部は40℃で風乾して粉碎し, 総窒素・総炭素をCNコーダーによって分析した。

2. 土壌の窒素無機化速度・硝化速度の測定

プロット1～10, およびFS・BS・SUで採取された生土を用いて純無機化速度, 純硝化速度の測定を行った。ここでいう純速度とは, 培養前後の無機態窒素プールサイズの変化から求めた‘みかけ’の窒素形態変化速度である。培養条件は, 含水率を圃場要水量の60%に調整し, 30℃で4週間である。培養期間中, 毎週1回, 蒸留水を用いて含水率を調整した。培養前後の土壌は2MKClで抽出し, 濾過後, 抽出液中の $\text{NH}_4^+\text{-N}$ と $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 濃度を測定した。 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 濃度の測定はインドフェノールブルー法で, $\text{NO}_3^-\text{-N}$ の測定は NO_3^- を亜鉛で還元した後, スルファニルアミド・ α -ナフチルアミン法で行った⁹⁾。純窒素無機化速度は培養前後の($\text{NH}_4^+\text{-N} + \text{NO}_3^-\text{-N}$)プールサイズの差から, 純硝化速度は培養期間中の $\text{NO}_3^-\text{-N}$ プールサイズの差から求めた。

3. 土壌の微生物バイオマス測定法

土壌微生物バイオマス量の測定にはクロロホルムくん蒸-抽出法を用いた^{10, 11)}。プロット1~10の土壌をクロロホルムでくん蒸し、25℃で24時間静置後、0.5MK₂SO₄で抽出した。可水溶性有機炭素は、抽出液中の不揮発性有機炭素とし、HCl酸性条件下で重炭酸イオンを除去した後、燃焼-赤外線吸収法で分析した。有機態窒素濃度は有機態窒素をNH₄⁺-Nに還元後比色法で測定した。有機態炭素のバイオマス量への換算には、換算係数0.41を用い、有機態窒素の換算はBrukeら¹²⁾に従った。また、非くん蒸処理の土壌を20日間25℃で培養し、培養中のCO₂放出量をアルカリ吸収法で測定した¹¹⁾。くん蒸・非くん蒸処理はそれぞれ2連で行った。

4. 土壌の長期培養に伴う可水溶性有機炭素量の変化

土壌窒素の無機化過程において、エネルギー源となると考えられる可水溶性有機炭素量の培養に伴う変化を調べた。プロット1~10の土壌を上述の純無機化速度の測定と同じ条件で土壌を長期(20週間)培養し、その間の純窒素無機化速度、純硝化速度および可水溶性有機炭素濃度の変化を調べた。純速度および可水溶性有機炭素の測定は、それぞれ前述と同様である。

5. 同位体希釈法による総窒素無機化速度・総硝化速度の測定

プロット1~10で採取された土壌を用い、¹⁵N同位体希釈法により総無機化速度、総硝化速度を測定した。総速度とは、窒素の安定同位体である¹⁵Nをそれぞれ¹⁵NH₄⁺-N・¹⁵NO₃⁻-Nの形で添加した際の形態変化速度をいう。純速度においてはいったん無機化された窒素が再有機化(不動化)された場合、有機化された量は考慮されずにその差を純速度とするが、総速度の場合再有機化される前の速度となる。土壌の無機態窒素現存量を前述と同じ方法で測定した後、無機態窒素プールにはほぼ100%の¹⁵NH₄⁺-Nあるいは¹⁵NO₃⁻-Nを、現存量の20%以下になるように添加した。ただし、プロット3より斜面の上部ではNO₃⁻-Nの現存量が小さく、添加量が現存量の200%になった。添加直後(15分以内)と25℃24時間培養後に1MK₂SO₄で抽出した。抽出液中のNH₄⁺-N・NO₃⁻-N濃度および¹⁵NH₄⁺-N・¹⁵NO₃⁻-N量を測定した。NH₄⁺-N・NO₃⁻-N濃度の測定方法は上述と同様である。抽出液中の無機態窒素の収集にはConway法を用い、NH₄⁺-Nはアルカリ条件下でH₂SO₄を染み込ませた濾紙に捕集し、NO₃⁻-NはNH₄⁺-N捕集後、デバルダ合金で還元した後、同じくH₂SO₄を染み込ませた濾紙に捕集した¹³⁾。濾紙はデシケーター内で乾燥させた後、Tracer Matで¹⁵Nの測定に用いた。総速度の測定はそれぞれのプロットについて3連で行った。

6. 林外雨・林内雨・土壌溶液の採取と分析

FS・BS・SUのそれぞれのプロットで、森林を通過する過程に応じ、斜面に近接する林外で林外雨、各プロットで林内雨と土壌溶液を採水した。採水は、林外雨は10cm × 100cmの角形雨樋、林内雨は直径19.5cmのろうと、土壌溶液は非攪乱の土壌を充填したテンションフリーライシメーターで行った(図3)。ライシメーターは、FSには5, 10, 20, 30, 50, 70cmのものを、SUとBSには10cmと50cmを設置した。FSの20cmと50cmのライシメーターは2繰り返しを設置した。これらの濃度の間には有意な違いがみられなかった(p<0.001)。採水期間はFSで1986年6月~1991年5月、SU・BSで1989年6月~1991年5月、採水間隔は4~12月は毎週、積雪期の1~3月は2週間に1度である。

採取された林外雨・林内雨・土壌溶液は、貯留量を測定した後、実験室に持ち帰り化学分析に供した。分析項目は、NH₄⁺-N, Ca²⁺, Mg²⁺, Na⁺, K⁺, Cl⁻, SO₄²⁻, NO₃⁻-N, NO₂⁻-N, pHである。分析は、pHを除いて濾過後、イオンクロマトグラフィーを用いて行った。pHはpH電極

で測定した。pHは H^+ 濃度に変換し、土壤溶液中のイオンバランスを考慮し、(カチオン総和-アニオン総和)が正の場合には未同定アニオンが、負の場合には未同定カチオンが存在するとした。

結 果

1. 土壤の無機態窒素現存形態の異質性

図4に表層5cmの土壤のC/N比と、斜面に沿った10地点での土壤中の無機態窒素の濃度と現存形態を示す。土壤のC/N比は、プロット4を除いて標高800mより下部のプロット5まではほぼ20以下であったが、800mのプロット6より上部では20を上回った。850m地点のプロット10のアカマツ林分でのC/N比は27と高く、樹種の違いによると考えられた。

無機態窒素の現存濃度は、 $3.3\sim 19.9\mu\text{g/g dry soil}$ の範囲にあり、斜面最上部のプロット10を除いて斜面方向での一定の傾向がみられなかった。プロット10では、無機態窒素量が他のプロットの1/3以下であった。無機態窒素の形態はプロット5の800mより下部では NO_3^- -Nを数十%含んでいるのに対し、斜面の上方に向かってその割合が減少し、800mより上部では存在する無機態窒素の形態はほぼすべて NH_4^+ -Nであった。

2. 土壤の窒素無機化特性

図5に斜面に沿った10地点の4週間培養による窒素無機化特性を示す。培養による無機態窒素生成速度は $6.0\sim 171.2\mu\text{g-N/g dry soil}$ の範囲にあり、斜面方向での一定の傾向はみられなかった。窒素無機化速度は、斜面最上部のアカマツのプロットで他のプロットの1/3と最も低かった。純硝化速度は800mのプロット5より下部では $77.4\sim 138.7\mu\text{g-N/g dry soil}$ の範囲にあり、それより上部では $9.3\mu\text{g-N/g dry soil}$ 以下であった。純硝化速度において800mより上部と下部で見られた違いは有意であった($p < 0.02$)。生成される無機態窒素の形態の斜面に沿った違いは、培養後に一層顕著になった。すなわち、800mより下のプロット5以下では生成される無機態窒素のうち90%以上が NO_3^- -Nであったのに対し、810mより上のプロット6以上では NO_3^- -Nはほとんどみられず、 NH_4^+ -N主体であった。

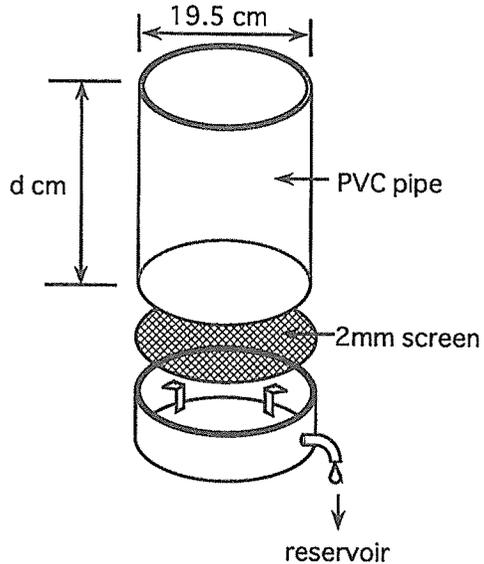


図3 テンションフリーライシメーター

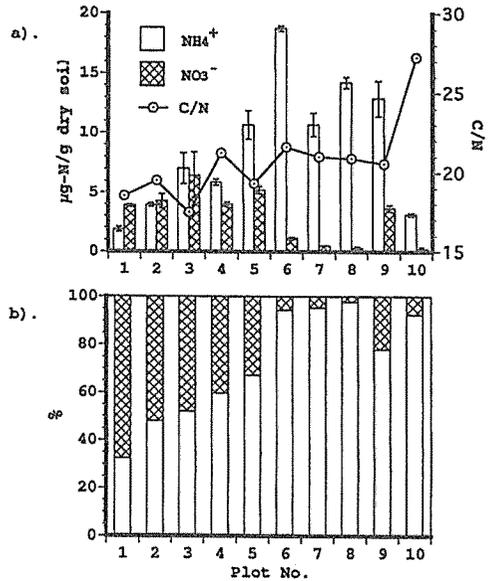


図4 斜面に沿った土壤の窒素現存形態
棒グラフの縦線は、標準誤差を示す。

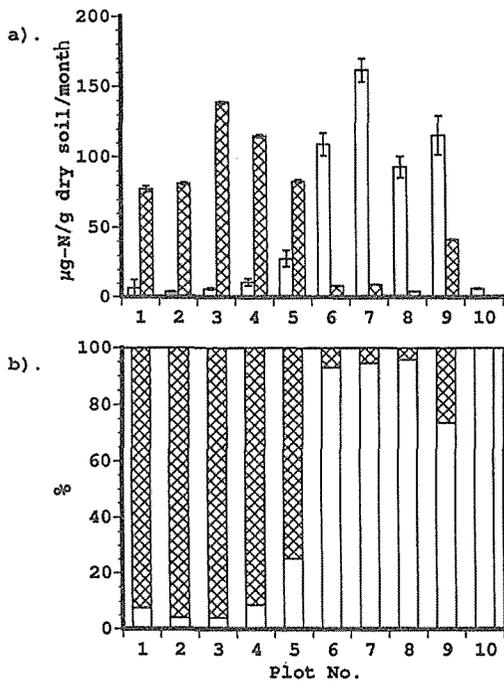


図5 斜面に沿った土壌の窒素無機化特性
凡例は図4に同じ。

表1には、斜面上の異なる位置に設けたFS・BS・SUにおける無機態窒素現存量とその形態、および、培養によって得られた純窒素無機化・硝化速度を示す。FS・BS・SUにおける無機態窒素濃度は、9.2~100.8 $\mu\text{g-N/g dry soil}$ でプロット1~10の無機態窒素濃度の範囲内にあった。無機態窒素の現存形態は、それぞれのプロットで異なり、FSでは $\text{NO}_3^-\text{-N}$ を20%前後含んだが、BS・SUでは $\text{NH}_4^+\text{-N}$ がほぼ100%を占めた。斜面上の異なる位置における培養による土壌の窒素無機化特性も、斜面に沿った10地点での結果と同様に、生成される無機態窒素の形態は現存する無機態窒素の形態の違いをより顕著に示すものとなった。すなわち、斜面上の異なる位置において土壌の無機態窒素現存形態および窒素無機化特性にみられた傾向は、斜面に沿った10地点で得られた傾向と一致し、斜面上の位置によって無機態窒素の形態および窒素無機化特性が推察できることがわかった。

3. 斜面に沿った土壌微生物相の変化

図6にクロロホルムくん蒸一抽出法により得られた土壌微生物バイオマス炭素・窒素濃度とバイオマスC/Nを示す。土壌バイオマス炭素量は993

表1 斜面上の異なる位置における土壌の特性と窒素無機化特性

	Slope position		
	SU Plot	BS Plot	FS Plot
Mineral soil (<70cm)			
C/N	19.1 ± 0.8 ^a	18.4 ± 0.6 ^a	11.8 ± 0.5 ^b
total N (%)	0.69 ± 0.07 ^a	0.60 ± 0.04 ^a	0.65 ± 0.11 ^a
Mineral soil (<5 cm)			
Extractable soil $\text{NH}_4^+\text{-N}$ ($\mu\text{g g}^{-1}$ dry soil)	7.76 ± 0.14 ^a	12.17 ± 0.81 ^b	1.87 ± 0.01 ^c
Extractable soil $\text{NO}_3^-\text{-N}$ ($\mu\text{g g}^{-1}$ dry soil)	0.0 ± 0.0 ^a	0.0 ± 0.0 ^a	6.55 ± 0.83 ^b
Net N mineralization rate ($\mu\text{g g}^{-1}$ dry soil month ⁻¹)	6.37 ± 1.14 ^a	11.16 ± 0.91 ^b	108.76 ± 1.57 ^c
Net nitrification rate ($\mu\text{g g}^{-1}$ dry soil month ⁻¹)	0.0 ± 0.0 ^a	2.53 ± 1.01 ^b	98.33 ± 2.51 ^c
Nitrification rate (%)	0.0	22.7	90.4

平均値と標準誤差を示し、同じ行中の異なる添字は違いが有意であることを示す ($p < 0.05$)。

~2061 $\mu\text{g-C/g dry soil}$, バイオマス窒素量は 183~354 $\mu\text{g-N/g dry soil}$ の範囲にあり, どの地点でも大きな違いはみられなかったが, プロット 5~9 の斜面の上部でプロット 1~4 の下部よりやや大きかった。バイオマスC/Nは5.4~5.7で斜面上の位置による違いはみられなかった。また, 非くん蒸処理による CO_2 放出量は約14 $\mu\text{g-C/g dry soil/day}$ であったプロット 9, 10を除いて, すべてのプロットで30~60 $\mu\text{g-C/g dry soil/day}$ の範囲にあり大きな違いはみられなかった。

4. 長期培養に伴う可溶性有機炭素・無機態窒素濃度の変化

図7に20週間の長期培養に伴う無機態窒素・可溶性有機炭素濃度の変化を示す。20週間におよぶ長期培養においても, 斜面最上部のアカマツのプロット10では生成される無機態窒素量が他のプロットの1/10以下に過ぎず, プロット10の異質性が示された。20週間の培養による無機態窒素の

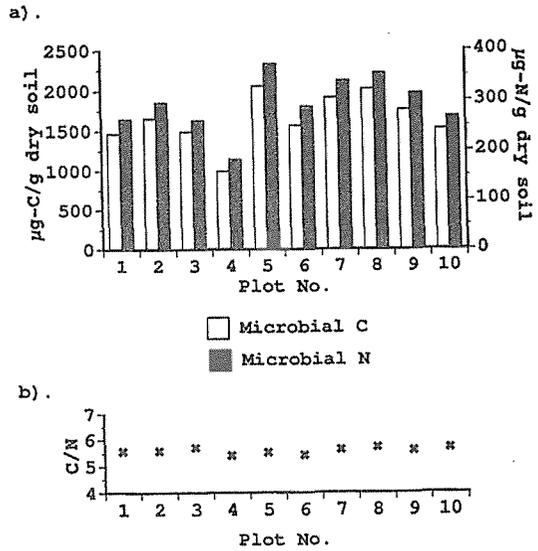


図6 斜面に沿った土壤微生物バイオマス炭素・窒素濃度とC/N

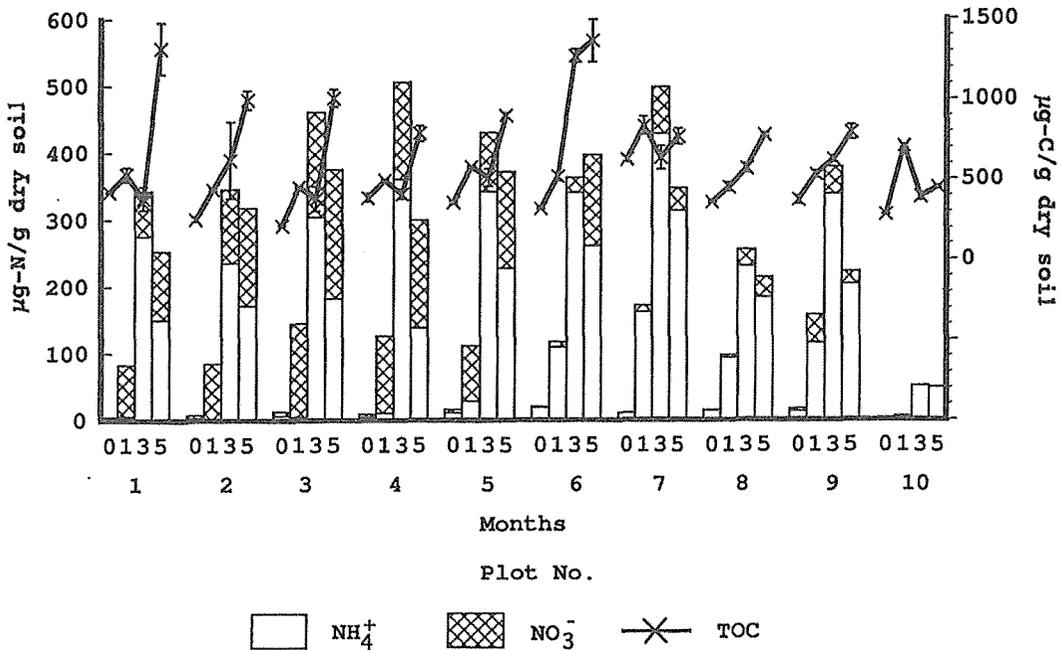


図7 長期培養に伴う水溶性有機炭素・無機態窒素濃度の変化
横軸の上段の数字は培養期間を, 下段はプロット番号を示す。
折れ線グラフの縦線は標準誤差を示す。

生成量は、プロット6の12週目をのぞきほぼ200~600 $\mu\text{g-N/g dry soil}$ の範囲にあり、4週間の培養の2~3倍であり、プロット間で大きな違いはみられなかった。無機態窒素生成量の経時的な傾向としては、プロット6を除いて、すべてのプロットにおいて12週まで培養期間に伴って増加し、20週目でやや低下する傾向がみられた。一方、水溶性有機炭素濃度は、初期にはすべてのプロットで300 $\mu\text{g-C/g dry soil}$ 前後で違いはなかったが、500 $\mu\text{g-C/g dry soil}$ を上回るのに要する時間が斜面上の位置によって異なり、プロット5より下部では20週間目にみられ、プロット6より上部では4週間目でみられた。水溶性有機炭素濃度は、経時的にはプロット2を除いてプロット5より下部では12週目で低下し、その後再び上昇する傾向を、プロット7を除いてプロット6より上部では培養期間に伴って上昇する傾向を示した。生成される無機態窒素の形態は、4

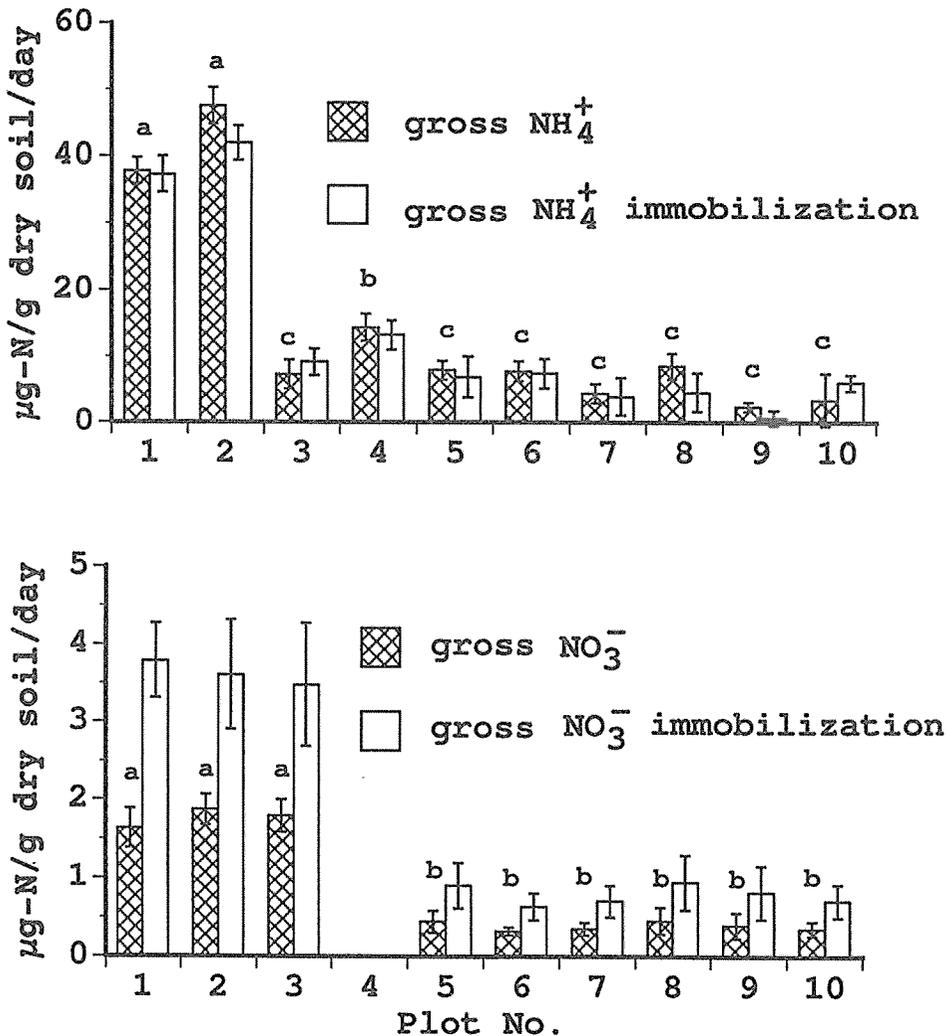


図8 斜面に沿った総窒素無機化・硝化速度

棒グラフの縦線は標準誤差を、添字は総無機化・硝化速度について、異なる文字が有意な違いを持つことを示す ($p < 0.01$)。

週間の培養で NO_3^- -Nを主体としたプロット5より下部では、12週目から NH_4^+ -N濃度が上昇し、 NH_4^+ -N主体の組成に変化した。4週間の培養で NH_4^+ -Nを主体としたプロット6より上部では、培養期間に伴って NO_3^- -N濃度の上昇がみられたが、 NH_4^+ -Nを主体とした組成に変わりはなかった。

5. 同位体希釈法による総窒素無機化速度・総硝化速度

図8に、総速度の測定結果を示す。総無機化速度は斜面の下部のプロット1, 2では約 $40 \mu\text{g-N/g dry soil}$ で、プロット3より上部のプロットにおける $5 \sim 10 \mu\text{g-N/g dry soil}$ の約8倍以上の値を示し、プロット1, 2ではプロット3より上部に較べて総無機化速度は有意に高かった($p < 0.001$)。総硝化速度はプロット1~3より斜面の下部で約 $1.5 \mu\text{g-N/g dry soil}$ と、プロット5より上部の3倍であった($p < 0.001$)。総速度の測定の際に、斜面の上部でアンモニア態窒素プールサイズの増加がみられたことが注目された。

6. 斜面上の異なる位置における土壤溶液の組成

図9に、林外雨と斜面上の異なる位置において採取された林内雨および土壤溶液の年間の加重平均濃度を示す。斜面上の位置に関わらず、降水が樹冠に接して林内雨になると H^+ は Na^+ あるいは Ca^{2+} と置き換わり、アニオンでは Cl^- 濃度が上昇した。林内雨の Na^+ および Cl^- 濃度が冬に上昇する明瞭な季節変動を示したことから、これは樹冠に付着した海塩起源の NaCl を洗脱したためと考えられる。土壤中に入ると斜面上の異なる位置でイオン組成に違いが生じた。すなわち、SUの土壤溶液は NH_4^+ と Cl^- を主体とした組成を示したのに対し、FSでは NO_3^- が主体となった。

調査開始より2年目には、SUで土壤溶液中の NH_4^+ の濃度が $0.3 \text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ から $0.1 \text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ へ低下し、10cm層において NO_3^- -N濃度が $0.03 \text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ から $1.8 \text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ に上昇した。この時、土壤溶液中のCa濃度も $0.1 \text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ から $0.3 \text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ へ上昇し、土壤溶液組成はカチオンは Ca^{2+} 、アニオンは NO_3^- -Nを主体とする組成に変化した。それに対して、FSの土壤溶液濃度は調査開始からの年度間で有意な違いは見られず($p < 0.05$)、BSの土壤溶液濃度はSUとFSの中間程度の変化を示した。また、SUの土壤溶液中で、1年目に未同定のアニオン濃度が最も優占した Cl^- 濃度に次ぐ $0.3 \text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ を示し、2年目には逆に未同定のカチオン濃度が上昇した NO_3^- -N濃度とほぼ同じ $1.5 \text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ を示したのが注目された。BSでも、2年目の NO_3^- -N濃度の高まりとほぼ当量の未同定カチオンがみられた。

考 察

1. 地形による土壤の窒素無機化特性

土壤の窒素無機化特性は、通常、4週間の培養によって判断される。本研究の場合もそれに準ずると、斜面上の異なる位置によって、土壤の無機態窒素現存形態および窒素無機化特性には大きな違いがみられた。すなわち、プロット5より下部では培養により NO_3^- -Nを主に生成し、プロット6より上部では NH_4^+ -Nを主に生成した。また、標高においてプロット5より下部に位置するFSのプロットでもやはり、 NO_3^- -Nを主体の、プロット6より上部のSU・BSのプロットでは NH_4^+ -Nを主体の生成特性を示し、斜面上の位置によって無機態窒素の生成特性がほぼ推定できることが明らかになった。プロット5と6、すなわち810mという境界は有機物堆積様式もmull型(ないしはmull-like-moder型)からmor型への移行部に相当し、有機物堆積様式からより明瞭に窒素無機化特性が推察される¹⁰⁾。

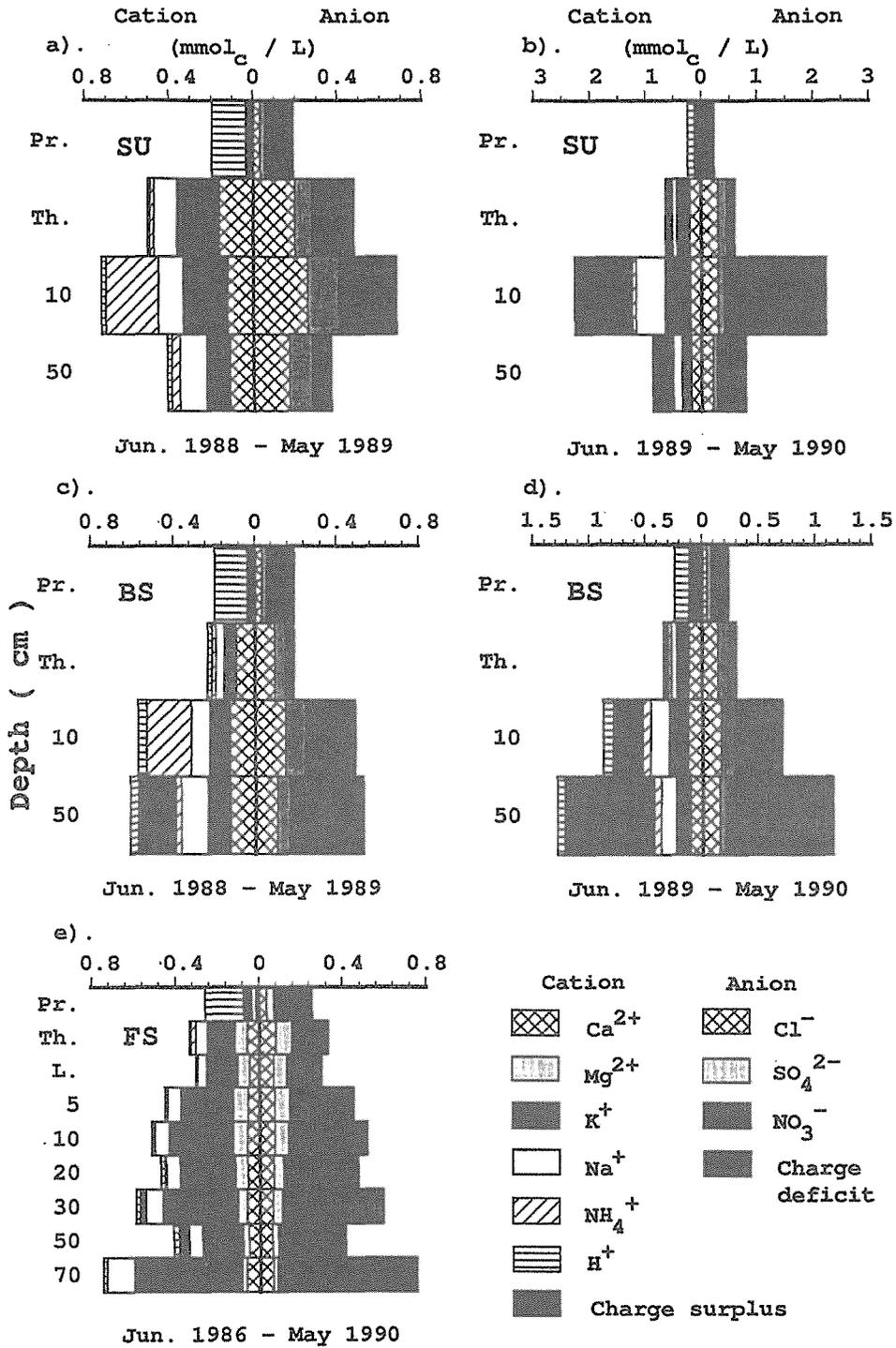


図9 斜面上の異なる位置における年間加重平均濃度による土壤溶液組成
Pr.は林外雨を, Th.は林内雨を示す。

2. 窒素形態変化を規定する要因

純速度において土壤中の ' $\text{NH}_4^+\text{-N}$ のプールサイズが大きくなる' とき、窒素無機化特性が $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 主体といい、 ' $\text{NO}_3^-\text{-N}$ のプールサイズが大きくなる' 時、窒素無機化特性は $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 主体だと判断される。すなわち、土壤の窒素無機化特性とは、土壤中の窒素の形態変化特性に他ならない。従って、土壤の窒素無機化特性を規定する要因とは、窒素形態変化を規定する要因のことを指す。本研究では、土壤微生物バイオマスのC/N比はプロット間で大きな違いはなく5.4~5.7を示したことから、土壤微生物相はどのプロットでもほぼ等しく、土壤中での窒素の形態変化過程として、共通の図10のような過程が考えられる。

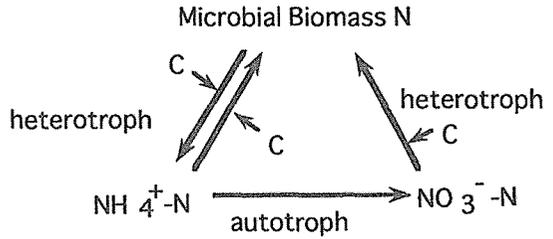


図10 窒素形態変化過程

図から明らかのように、 ' $\text{NH}_4^+\text{-N}$ (あるいは $\text{NO}_3^-\text{-N}$) のプールサイズが大きくなる' のは、無機化による生成 ($\text{NO}_3^-\text{-N}$ の場合硝化) と不動化、 ($\text{NH}_4^+\text{-N}$ の場合) 硝化による消費のバランスで最終的に $\text{NH}_4^+\text{-N}$ (あるいは $\text{NO}_3^-\text{-N}$) のプールが大きくなるのであって、不動化が考慮されていない純速度のみの測定からでは、その規定要因を明らかにすることは不可能である。近年、Davidson¹⁵⁾ は、純硝化速度の低さは、従来より考えられていたように硝化そのものの大きさによるものではなく、 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ の不動化の寄与が大きい場合があることを示し、総速度の測定が重要であることを述べている。そこで、総速度の結果を用い、純速度の結果とあわせた考察を試みる。

総速度と純速度の結果は培養期間が異なることもあり (純速度の測定は4週間培養、総速度の測定は24時間培養)、単純な比較は困難である。特に、プロット1~3の斜面の下部で純速度では硝化速度がアンモニア化速度を大きく上回っていたが、総速度では逆の関係になるという不整合がみられた。Hart et al.¹⁶⁾ は培養の継続に伴って、可給態炭素源が枯渇した場合、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ の不動化が低下し、微生物が好む可給な $\text{NH}_4^+\text{-N}$ が増加することによって総硝化速度が上昇する、あるいは可給態炭素源が枯渇すると独立栄養性微生物である硝化細菌に有利になり硝化速度が上昇するとしている。また、微生物が好む可給な $\text{NH}_4^+\text{-N}$ プールの増加は相対的に $\text{NO}_3^-\text{-N}$ の不動化の低下をもたらす、 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ のプールが増加することを示している。このことは、可給態炭素の増減に伴い総窒素無機化・硝化速度が経時的に変化することを示している。本研究においても長期培養の12週目に可給態炭素と考えられる水溶性有機炭素が減少し、その時生成される無機態窒素の形態に変化がみられたことから、培養期間中に窒素無機化特性に変化が生じ、1日培養による総速度が4週間培養による総速度の場合とは必ずしも一致しないこと、そしてそれは微生物のエネルギー源である可給態炭素と関係があり、窒素のみの考察では説明できないことが示唆される。また、20週目には12週目で低下した水溶性有機炭素濃度が再び上昇するなど、分解過程が進行し、可給態成分の枯渇に伴い非可給態であったものが可給化する段階へ移行したと考えられた。このような経時的な可給態炭素源と窒素源の相対的な変動の結果、28日間の培養後、可給態炭素の枯渇しやすい斜面の下部では総無機化速度の低下と硝化の増大が生じ、硝酸態窒素が優占したのであろう。総窒素無機化速度と CO_2 放出量の関係から、斜面の下部のプロット1, 2では、それより上のプロットに比べ、単位炭素あたりの窒素無機化量が多いことがわかる (図11)。これらのことは、斜面の下部のプロット1, 2で微生物に直接的に利用されていた基質のC/N比の低さを示し、これらのプロットで特に可給態炭素の枯渇が生じやすかったことが示唆される。

一方、斜面の上部では、窒素無機化速度は斜面の下部に比べて小さいが、不動化率が低く、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ プールが増加した。斜面の上部で特徴的であった $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 不動化率の低さの原因として、

$\text{NH}_4^+\text{-N}$ を吸着しやすい負に帯電した土壤有機物が多量に存在したことが挙げられる¹⁷⁾。また、12週間の長期にわたる培養期間中、土壤の可水溶性有機炭素濃度が常に上昇し続けたことから、斜面の上部では可給態炭素の枯渇は生じず、そのような条件下では従来より指摘されているように従属栄養性の微生物が独立栄養性の硝化細菌に較べて有利になり、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ の不動化過程が卓越したと考えられる¹⁸⁾。

前述の有機物の堆積様式の違いは、土壤のC/N比に影響するリターの質および分解速度の違いを示している。土壤中の可給態炭素量が総炭素量を直接的に反映しているかについては不明な点が多いが、C/N比の低かった斜面の下部で可水溶性有機炭素濃度が低下し、その時Hartら¹⁶⁾が指摘したような $\text{NH}_4^+\text{-N}$ プールの増加が見られたことから、土壤のC/N比が窒素形態変化を規定する要因のひとつであることが示唆され、有機物堆積様式によって窒素無機化特性が推察できることが説明可能になる。

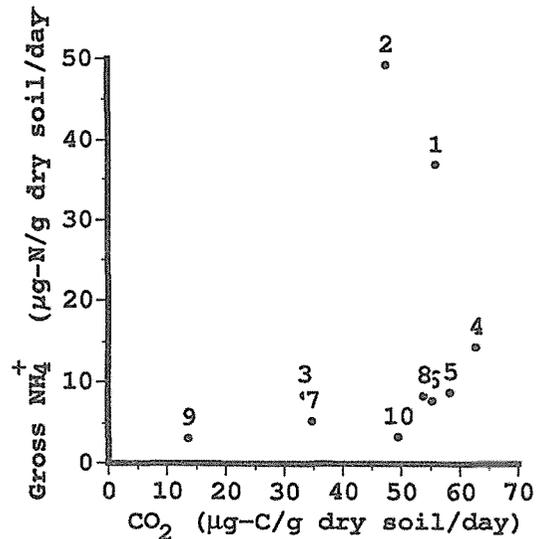


図11 CO₂放出速度と総窒素無機化速度の関係
添字はプロット番号を示す。

3. 土壤溶液による物質循環特性

土壤溶液中の無機態窒素の形態は、実験開始年にはどのプロットにおいても、土壤の窒素無機化特性を反映するものであった。すなわち、土壤溶液の無機態窒素の主要な形態がSUでは $\text{NH}_4^+\text{-N}$ を主体とし、FSでは $\text{NO}_3^-\text{-N}$ を主体とする組成を示し、BSではこれらの中間的な性質を示した。前述のように $\text{NH}_4^+\text{-N}$ と $\text{NO}_3^-\text{-N}$ ではその荷電特性が異なり、土壤中での挙動に違いが生じる⁷⁾。 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ を主体とする場合には窒素は森林土壤に保持されるが、 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ を主体とする場合には窒素のみならず他のイオンの移動性にも影響を与えることが知られている¹⁹⁾。すなわち、硝化作用は移動性の低い $\text{NH}_4^+\text{-N}$ を移動性の高い $\text{NO}_3^-\text{-N}$ に変換し、その際、下のような式に示されるように放出される H^+ が土壤粒子に吸着した交換性カチオンとイオン交換することによって、カチオンの溶脱を促進する。



FSにみられた $\text{NO}_3^-\text{-N}$ と Ca^{2+} の強い相関、および実験開始後2年目にSUでみられた $\text{NO}_3^-\text{-N}$ と未同定カチオンの間の関係はこの機構によるものであろう。SUやBSで実験開始後2年目に、無機態窒素の形態が $\text{NH}_4^+\text{-N}$ から $\text{NO}_3^-\text{-N}$ に変わったのは、前述の可給態炭素の枯渇などが原因と思われる²⁰⁾。

一般に、斜面の下部に位置する生態系は、斜面の上部からのエロージョンや溶脱による養分供給に依存している⁵⁾。例えば、Allanら²¹⁾は、斜面上部が下部に対して、 H^+ 、Al、Fe、Siや他のカチオンの供給源となっていることを示した。同時に窒素の循環についても考察し、窒素は他のカチオンより生態系に強く保持されていることを示している。このことも、本研究にみられたように、斜面上の位置によって主体となっている無機態窒素の形態が異なることによって成り立っていると推察される。

SUの土壤溶液組成で高い割合を示したイオンに、 Cl^- がある。 Cl^- は海塩を起源とし、本試験地

には冬季の北西季節風で日本海から運ばれてくることが指摘されており、森林生態系外部からもたらされるイオンであるといえる²⁰⁾。Cl⁻それ自体は、植物体にとって微量元素に過ぎず、また、アニオンであるため土壌粒子に保持されることも少なく、生物化学的に不活性なイオンであるといえる。しかし、Cl⁻と同時にNa⁺が生態系にもたらされることによって、他の養分カチオンの移動性が高まることが考えられる。つまり、Na⁺と土壌粒子に吸着された養分カチオン（例えば、Ca²⁺やMg²⁺など）との間でイオン交換が生じる。交換されたカチオンはCl⁻をカウンターパートとするため沈殿することもなく、土壌中を土壌溶液と共に移動し、植物に吸収・利用される可能性が生じる。SUの土壌は構造的にFSに較べて粗大な孔隙に富み、土壌溶液の保持能が低いいため、土壌溶液の移動時間はFSより短いものの、土壌溶液中のイオン全体に占めるCl⁻やNa⁺の割合の高さから見て、系外からもたらされたCl⁻やNa⁺による養分利用可能性の増大は注目し得る²⁰⁾。それに対して、FSでは主体となるイオンはあくまでもNO₃⁻-NやCa²⁺といった生態系内部起源のイオンであったことから、Cl⁻への相対的な依存度は低いと考えられる。以上のように窒素に関してのみならず、外部循環系への依存度という点からも、斜面上部と下部での物質循環機構の違いが存在することが示された。

4. 竜王試験地における植物-土壌系の水を介した窒素循環様式

本研究では、竜王山森林試験地において、斜面に沿って2つの異なる窒素循環機構が存在することが示された。同じ試験地で行われた根量の分布・イオン交換樹脂による土壌中の無機態窒素変化量などの結果を含め、図12に斜面の上部と下部で考えられる窒素の循環機構を模式的に示す^{14,17,20)}。斜面の上部では無機態窒素はNH₄⁺-Nで存在し、負に帯電する土壌粒子や土壌有機物に吸

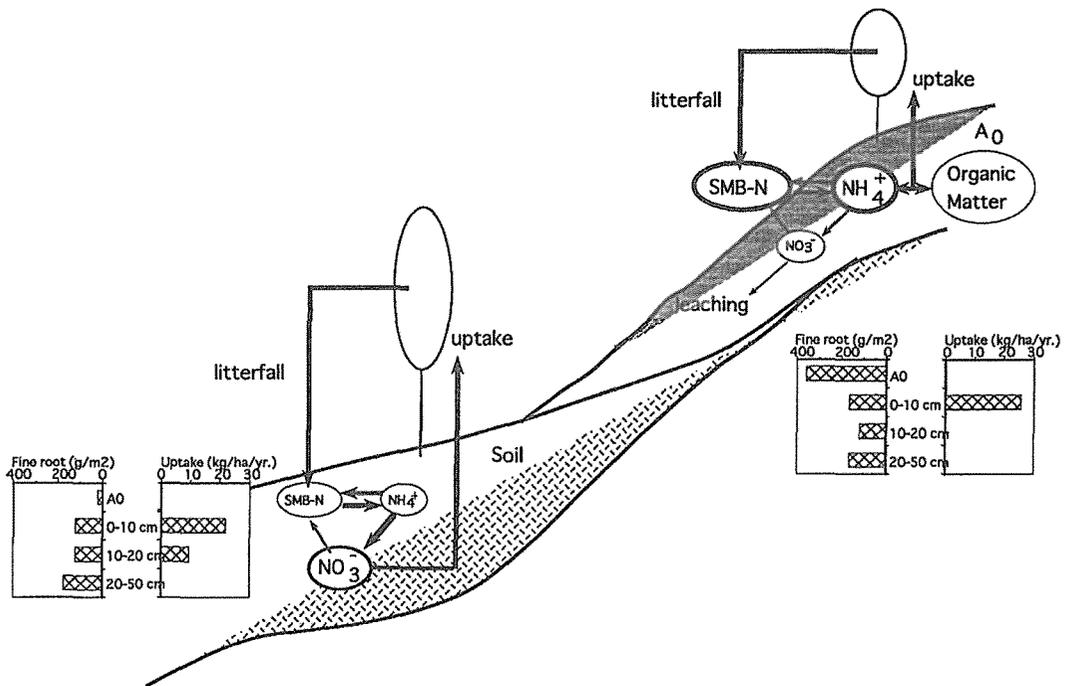


図12 斜面上の異なる位置における物質循環機構の概念図

SMBは土壌微生物バイオマスを指す。

着され斜面下方への流亡が妨げられる。植物も移動しにくい $\text{NH}_4^+\text{-N}$ を効率よく吸収するため、土壌の表層に根を集中して分布させる。表層への根系の集中分布は、表層での単位面積当たりの根系密度を上げ、系外から供給された養分イオンの補足にも有利であると考えられる。また、土壌中での可給態窒素・炭素のプールと考えられる土壌の微生物バイオマスが斜面の上部で下部より大きいことは、土壌をプールとして持たない上部で有効な養分保持機構であるといえる。さらに、微生物バイオマスから可給態養分を放出する総速度は斜面の下部より小さくなっており、溶脱を抑えている様子が示された。斜面の上部では、窒素に関して大きな可給態プールを持った移動性の低い、小さいフラックスの循環を行っていることが推察された。

一方、斜面の下部では窒素の無機化が $\text{NH}_4^+\text{-N}$ を経て硝化まで行われる。 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ は土壌中を移動しやすいが、斜面の下部では上部より崩積してきた厚い土壌層をもつため、植物は根系を深さ方向に分布させ土壌層を移動する $\text{NO}_3^-\text{-N}$ を吸収する。斜面の下部では土壌微生物バイオマスとしての養分保持量は斜面の上部に比べて小さいが、深い土壌層中を移動する養分を下方に溶脱させることなく効率的に保持できる。また、下層まで $\text{NO}_3^-\text{-N}$ が移動することで、土壌粒子に吸着したカチオンが可給化する機会も増加すると考えられる。すなわち、斜面下部では総速度を斜面の上部より高めた、小さい可給態プールを持った、移動性の高い、大きいフラックスによる速い循環を行っていることが示唆された。以上のように、斜面の上部と下部では窒素の内部循環機構が異なり、植物を介してそれぞれの系で効率のよい循環が行われていることが推察された。

引用文献

- 1) Bormann, F.H. and Likens, G.E. (1979) Pattern and process in a forested ecosystem. 253pp. Springer-Verlag. New York.
- 2) Turner, M.G. and Gardner, R.H. (1990) Quantitative methods in landscape ecology. 536 pp. Springer-Verlag. New York.
- 3) Shaver, G.R., Nadelhoffer, K.J. and Giblin, A.E. (1990) Biogeochemical diversity and element transport in a heterogeneous landscape, the north slope of Alaska. 105-126pp. In; Quantitative methods in landscape ecology. Turner, M.G. and Gardner, R.H. (eds.) Springer-Verlag. New York.
- 4) Handley, W.R.C. (1954) Mull and mor formation in relation to forest soil. 115pp. Her Majesty's Stationery Office. London.
- 5) Stone, J.R., Gilliam, J.W., Cassel D.K., Daniels, R.B., Nelson, L.A. and Kleiss, H.J. (1985) Effects of erosion and landscape position on the productivity of Piedmont soils. Soil Sci. Soc. Am. J. 49. 987-991.
- 6) Schimel, D., Stillwell, M.A. and Woodmansee, R.G. 1985 Biogeochemistry of C, N, and P in a soil catena of the shortgrass steppe. Ecology 66: 276-282.
- 7) Killham, K. (1994) Soil ecology. 242pp. Cambridge Univ. Press., Cambridge.
- 8) Tokuchi, N., Takeda, H. and Iwatsubo, G. (1993) Vertical changes in soil solution chemistry in soil profiles under coniferous forest. Geoderma 59. 57-73.
- 9) Page, A.L., Mikler, R.H. and Heenly, D.R. (eds.) Methods of soil analysis part 2. 1159pp. ASA, SSSA, Madison.
- 10) Jenkinson, D.S. and Powlson, D.S. (1976) The effects of biocidal treatment on metabolism in soil - V. Soil Biol. Biochem. 8. 209-213.

- 11) 土壤微生物研究会編(1992) 土壤微生物実験法. 173-190. 養賢堂. 東京
- 12) Bruke, I.C. (1989) Organic matter turnover in a sagebush steppelandscape. *Biogeochemistry*. 7. 11-31.
- 13) Tietema A. and Wessel, W.W. (1992) Gross nitrogen transformations in the organic layer of acid forest ecosystems subjected to increased atmospheric nitrogen input. *Soil Biol. Biochem.* 24. 943-950.
- 14) 吉田和真・徳地直子・岩坪五郎(1993) 森林生態系における斜面系列での窒素無機化特性. 第104回日本林学会大会講演論文集. 104. 361-362.
- 15) Davidson, E.A., Hart, S.C. and Firestone, M.K. (1992) Internal cycling of nitrate in soils of a mature coniferous forest. *Ecology*. 73. 1148-1156.
- 16) Hart, S.C., Nason, G.E., Myrold, D.D. and Perry, D.A. (1994) Dynamics of gross nitrogen transformations in an old-growth forest: the carbon connection. *Ecology* 75. 880-891.
- 17) 廣部宗(1996) 斜面における土壌の特性と土壌中の窒素動態. 京都大学修士論文
- 18) Jones, J.M. and Richards, B.N. 1977 Effects of reforestation on turnover of ^{15}N -labeled nitrate and ammonia in relation to soil microflora. *Soil Biol. Biochem.* 9: 383-392.
- 19) Johnson, D.W. and Cole, D.W. (1980) Anion mobility in soils: Relevance to nutrient transport from forest ecosystems. *Environ. Int.* 3. 79-90.
- 20) Aber, J.D. (1992) Nitrogen cycling and nitrogen saturation in temperate forest ecosystems. *TREE*. 7. 220-224.
- 21) Allan, C.J., Roulet, N.T. and Hill, A.R. 1993 The biogeochemistry of pristine, headwater Precambrian shield watersheds: an analysis of material transport within a heterogeneous landscape. *Biogeochem.* 22. 37-79.
- 22) 徳地直子・黒田幸夫・岩坪五郎(1991) 森林生態系における溶存物質濃度・量の垂直的変化(I) -塩化物イオンとナトリウムイオンと土壌水の垂直的移動-. 日林誌. 73. 135-144.
- 23) 徳地直子・岩坪五郎・徳地直子・岩坪五郎(1996) 斜面上の異なる位置における土壌溶液の移動様式. 第46回日本林学会関西支部大会講演論文集. 5. 39-40.
- 24) 糟谷信彦・島田博匡(1996) スギ細根量の斜面上の位置による変化 京都府立大学農学部演習林報告 40. 1-12.

Résumé

Along a slope in Ryuoh Experimental Forest, several characteristics of nitrogen transformation in soil were measured to analyse the topographical influences on N cycling. There was no significant differences in net ammonification rates along the slope. Net nitrification rates were higher in the lower 800m of the slope than in the upper part of the slope. It resulted that inorganic N in the lower part of the slope was mainly NO_3^- -N, while NH_4^+ -N were main form in the upper part of the slope. Soil solution chemistry was consistent with N mineralization characteristics in soil. Gross rates were not correlated with net rates. Soluble organic C concentrations changed together with the form of inorganic N in the lower part of the slope, it suggests that gross rate changes with time. Soil microbial biomass was larger in the upper part of the slope than in the lower part

of the slope. These results suggests that there are two different N cycling mechanisms with different N pools and fluxes.