

論文

温帯針葉樹林の土壤中の窒素動態 上賀茂試験地ヒノキ林における事例

徳地直子*・藤巻玲路**・寺井雅一**・城下幸彦***・黒木宏二***

Soil nitrogen dynamics of temperate conifer forest in central Japan

The case study of Japanese cypress forest at Kamigamo Experimental Forest

Naoko TOKUCHI,* Reiji FUJIMAKI**, Masakazu TERAJ**, Yukihiro SHIROSHITA*** and Koji KUROKI***

ヒノキ林における土壤中の窒素動態を定量的に解明する目的で、京都大学大学院農学部附属演習林上賀茂試験地において、土壤中の無機態窒素現存量、実験室培養による純窒素無機化速度、イオン交換樹脂を用いた土壤中での無機態窒素移動量、現地での窒素無機化速度を測定した。土壤の無機態窒素現存量は年間を通じて $20\sim 24\text{ kg N ha}^{-1} 50\text{ cm}^{-1}$ で推移し、71%以上をアンモニウム態窒素が占めた。実験室における培養では、窒素無機化速度は $39\sim 74\text{ kg N ha}^{-1} 28\text{ days}^{-1}$ 、現地培養による窒素無機化速度は $0\sim 13.5\text{ kg N ha}^{-1} 28\text{ days}^{-1}$ で、どちらも春～夏にかけてやや窒素無機化速度は高まった。土壤深度50cmからの無機態窒素流出量は $0.2\sim 2.1\text{ kg N ha}^{-1} 28\text{ days}^{-1}$ であった。これらの結果から、上賀茂ヒノキ林では可給態無機態窒素は年間を通じて供給されていること、可給態無機態窒素は約 $75\text{ kg N ha}^{-1} 50\text{ cm}^{-1}\text{ year}^{-1}$ 生成されることがわかった。また、N budget法により地下部には地上部とほぼ同程度の約 $33\text{ kg N ha}^{-1} 50\text{ cm}^{-1}\text{ year}^{-1}$ が投下され、細根の生産量は $1.49\sim 2.67\text{ ton ha}^{-1} 50\text{ cm}^{-1}\text{ year}^{-1}$ と推定された。

キーワード：温帯針葉樹、森林土壌、窒素動態、窒素無機化、細根生産量

Qualitative analysis of soil N dynamics was done at Kamigamo Experimental Forest of Kyoto University. Soil inorganic N pool size, net soil N mineralization rate, N leaching loss and *in-situ* net soil N mineralization rate were determined. Soil inorganic N pool size ranged from 20 to 24 kg N ha⁻¹ 50cm⁻¹, ammonium - N dominated over 71%. Net N mineralization rate was higher during spring to summer, it ranged from 39 to 74 kg N ha⁻¹ 28days⁻¹. *In-situ* net N mineralization rate was also high during spring to summer and it fluctuated from 0 to 13.5 kg N ha⁻¹ 28days⁻¹. Leaching loss from 50 cm soil depth varied from 0.2 to 2.0 kg N ha⁻¹ 28days⁻¹. From these results, N was mineralized throughout the year and available N in this ecosystem was estimated about 75 kg N ha⁻¹ 50 cm⁻¹ year⁻¹. Using N budget method, it was suggested that 33 kg N ha⁻¹ 50 cm⁻¹ year⁻¹ is used below ground and fine root production is estimated from 1.49 to 2.67 ton ha⁻¹ 50 cm⁻¹ year⁻¹.

Key words: Temperate conifer forest, Forest soil, Nitrogen dynamics, Mineralization, Fine root production

1. はじめに

多くの温帯森林生態系において、窒素は成長の制限要因であるといわれている。そのため、生態系内に窒素を維持する機構が発達する、窒素をめぐる競争が種間で生じて種の多様性に関連するなど、窒素はさまざまな生態系の機能と強く関連があることが指摘されている^{8), 15)}。しかしながら、生態系内での窒素の定量的な研究は、リターフォール量や樹木の成長量といった樹木主体の測定が主流となっており、土壌側からの動態の記述や植物との関連などが十分なされているとはいえない。そのた

め、森林生態系を構成する植物—土壌系での統合的な窒素循環機構に関する考察や、窒素を含む酸性雨に対する応答の予測が困難となっているのが現状である。そこで本研究では、わが国における土壌の窒素動態に関するデータの蓄積をすすめる、森林生態系における植物-土壌系での窒素の循環機構を総合的に理解するための第一段階として、土壌系における窒素動態の季節的かつ定量的な把握を行った。

* 京都大学大学院農学研究科森林科学専攻

** 京都大学大学院農学研究科地域環境専攻

*** 近畿大学農学部国際資源管理学科

* Division of Forest Science, Graduate School of Agriculture, Kyoto University

** Division of Environmental Science and Technology, Graduate School of Agriculture, Kyoto University

*** Division of International Resource Management, Faculty of Agriculture, Kinki University

2. 試験地概要

調査地は、京都市内京都大学農学部附属上賀茂試験地（北緯35°04′，東経135°46′，標高約200m）とした。上賀茂試験地はかつてアカマツが優占していたが、マツ枯れによってその大半が失われ、現在ヒノキが優占する二次林である。調査地付近の植生は、上層がヒノキ（*Chamaecyparis obtusa*）で、下層にはアセビ（*Pieris japonica*）のような常緑広葉樹とヒノキの稚樹がまばらに存在する。DBH 5 cm以上を対象とした毎木調査によるヒノキのDBHは15.8cmであった。1966年から1995年における30年間の平均降水量は1584mm，平均気温は15℃である¹²⁾。冬期には約20cm前後の積雪がみられる。林床は落葉・落枝が厚く堆積し、有機物層（以下、A₀層）が約5 cmに発達したモダー型、土壌型は乾性褐色森林土B₀型であった。

2. 1. 実験方法

調査は2001年5月～2002年5月のほぼ1年にわたって行われた。土壌中の窒素の動態を調査するために調査地のヒノキ林内に、2001年5月1日に2つの土壌断面を作成し、その後7月10日，9月26日，11月21日，翌2002年5月2日に調査を行った。土壌断面は幅約2 mで、C層までを対象とした。その結果，1箇所は約70cmまで、他方は土層が浅かったため約40cmとなった。対象とする土壌深度は、A₀層，0-10cm層，10-30cm層，30-50cm層の4深度（浅い土壌断面では30cmまでの3層）とし、これらの層位での窒素の動態を追跡した。

2. 2. 単位面積当りの細土量・有機物含有量の算出

土壌の0-5cm，5-10cm，以下50cmまでの5 cm毎に100ccの採土円筒を用いて土壌を採取した。また，A₀層は20cm x 20cmをはぎとった。採取した有機物層および土壌サンプルは、実験室に持ち帰り風乾させた後、粗大有機物と根はハンドソーティングにより取り除いた。A₀層は4 mmのふるいで、土壌は2 mmのふるいで篩別し、単位面積当りの細土率および有機物量を求めた。

2. 3. 土壌サンプルの採取と試料の調整

上記の土壌深度から各調査日に土壌サンプルを採取した。土壌サンプルの繰り返し数はA₀層は8，土壌層は6（ただし30-50cm層は3）である。採取された土壌サンプルは実験室に持ち帰り，24時間以内に粗大有機物と根はハンドソーティングにより取り除き，その後2 mmの篩で篩い，生土の細土を得た。生土の細土は2MKClを約1：10（w/w）になるように加えて，1時間浸透

後，No.6（Advantec社製）のろ紙でろ過し，ろ液を得た。また，生土細土数gを105℃で24時間乾燥させ，乾燥前後の重量変化から含水率を求めた。

2. 4. 土壌の炭素・窒素蓄積量の推定

細土および有機物を粉碎し，鉍質土壌は約100mg，有機物は約50mgを秤量し，830℃の高温下で燃焼させ，窒素はさらに還元させ，炭素・窒素をそれぞれ二酸化炭素・窒素ガスとしてガスクロマトグラフで濃度を測定し，有機物・土壌の炭素・窒素含有率を求めた（住化分析センター製，NC-900）。

2. 5. 無機態窒素現存量の推定

2MKCl抽出液について，アンモニア態窒素はインドフェノール法，硝酸態窒素はスルファニルアミド・α-ナフチルエーミン法の比色法でそれぞれの濃度を測定した¹¹⁾。また，2001年9月以降のサンプルについては，オートアナライザー3を用いて測定した（ブランルーベ社製，Auto Analyzer 3）。

2. 6. 実験室培養による純無機化速度・純硝化速度の測定

採取され，篩別された生土は，最大容水量の60%になるように水分を調整し，25℃の暗条件下で28日間培養した。培養期間中はほぼ1週間に1度，水分を調整した。培養後は上記と同様に2MKCl溶液で抽出し，抽出液を得た。抽出液中のアンモニア態窒素および硝酸態窒素を分析し，初期の値を引いて，培養期間中の無機態窒素の生成速度とした。

2. 7. 現地培養による純無機化速度・純硝化速度の測定

現地の温度条件を反映した純無機化速度・純硝化速度の測定のため，採取された生土の一部は，ビニール袋につめ，採取された深度に埋め戻した（以下，BB（Buried Bag）と呼ぶ³⁾。土壌のサンプリングの度ごとにBBを交換した。BBの繰り返し数は，各断面のすべての層位で4とした。従って，2断面をあわせ各層位は8繰り返しとなった。回収されたBBは実験室に持ち帰り，冷蔵庫に保管し，24時間以内にA₀層および土壌をそれぞれ4 mm，2 mmメッシュで篩別した。得られた4 mm以下のA₀層ならびに細土は2MKCl溶液で抽出し，抽出液を得た。抽出液中のアンモニア態窒素および硝酸態窒素を分析した。この値から初期の値を引いて，培養期間中の無機態窒素の生成速度とした。

2. 8. イオン交換樹脂による土壌中の無機態窒素移動量の推定

内径5 cm, 高さ1 cmの塩化ビニール製の枠に, ナイロン製のメッシュの底を付け, その中にイオン交換樹脂をつめ, 全体をナイロンストッキングで包んだ (以下, IERバッグと呼ぶ^{2, 5)}). イオン交換樹脂はアニオン交換樹脂, カチオン交換樹脂をそれぞれ7.5gずつ詰めた (IRA-400 and IR-120B, Organo 社製). この量は年間の推定窒素移動量が吸着されるのに十分であると考えられる⁷⁾. IERバッグは, 土壌断面の対象とする深度に横穴を掘り, 上下の土層の攪乱をなるべく抑えて挿入した. IERバッグは8繰り返しとした. 埋設されたIERバッグは, 土壌サンプリングの度ごとに交換した. 回収されたIERバッグは, 風乾し, ナイロンストッキング内の樹脂の総重量を測定した. そこから約3 gをとり, 2MKClで無機態窒素を抽出した. 同じイオン交換樹脂に対し, 2度抽出を行うことにより, 無機態窒素の回収率をあげた. 抽出液中のアンモニア態窒素は前述の方法で, 硝酸態窒素はケルダール法でそれぞれ濃度を求めた. 既知面積に対するイオン交換樹脂量と抽出された無機態窒素濃度から, 一定面積を通過した無機態窒素の移動量を推定した.

2. 9. 土壌中の可給態無機態窒素の動態の推定

土壌の無機態窒素濃度は, 細土率を用いて一定面積に換算した. 無機態窒素生成量はBB法から, 土壌層からの無機態窒素流出量はIERバッグによる吸着量から算出し, また降水による流入量は中西ら¹⁵⁾ による値を用い,

可給態無機態窒素量を以下のように推定した¹³⁾.

$$\begin{aligned} \text{Available N} = & N_{\text{Input}} (\text{production} + \text{rainfall or leachate from upper horizon}) \\ & + N_{\text{Pool size change}} (\text{inorganic N pool at the previous} \\ & \text{sampling} - \text{inorganic N pool at the sampling}) \\ & - N_{\text{Output}} (\text{leachate to the lower soil horizon}) \end{aligned}$$

3. 結果

3. 1. 土壌中の炭素・窒素蓄積量

土壌中の炭素は表層に集中して蓄積する様子がみられ, 下層に向かって急激に減少した (図-1). 一方, 窒素は表層のA₀層への蓄積は顕著であったものの, 土壌中では大きな違いはみられなかった. その結果, C/N比は表層の29から30-50cm層の6.9に明瞭に低下した.

3. 2. 無機態窒素現存量の季節変化

土壌中に存在する無機態窒素は, 林床のA₀層から土壌の50cmまでで年間を通じて19.6~24.3kg N ha⁻¹ 50cm⁻¹を推移し, 季節的な違いは有意でなかった (図-2, p>0.05). 存在する無機態窒素の形態は, 72~100%がアンモニア態窒素であった.

3. 3. 実験室培養および現地培養による純窒素無機化速度の季節変化

実験室培養による純窒素無機化速度は, 39~73kg N ha⁻¹ 50cm⁻¹ 28day⁻¹の範囲を推移し, 春先から初夏にかけて純無機化速度はやや高かったものの, 季節による違いは有意でなかった (図-3, p>0.05). 生成された

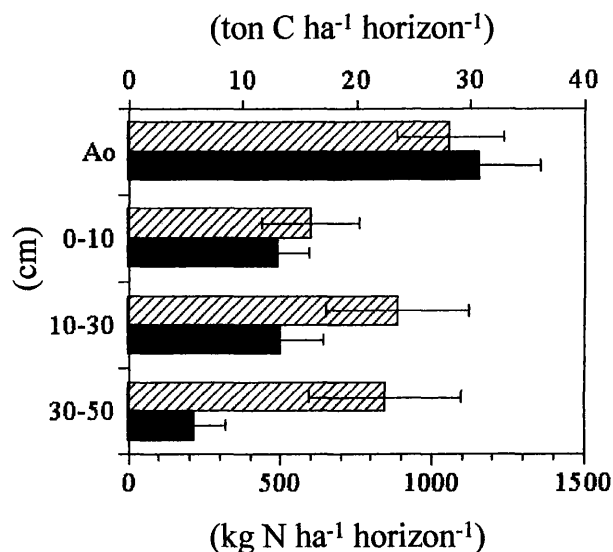


図-1 土壌中の炭素・窒素蓄積量の深度方向の変化

Fig. 1 Vertical changes of soil C and N contents
 平均値と標準偏差を示す. 黒塗りが炭素, 斜線が窒素である.
 Average $\pm$ s. d. was shown. Black indicated carbon and dashed line indicated nitrogen.

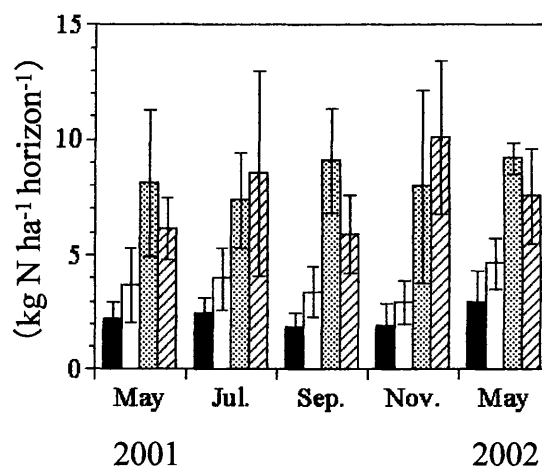


図-2 土壌中の無機態窒素現存量

Fig. 2 Inorganic N pool in soil
 平均値と標準偏差を示す. 黒塗りがA₀層, 白抜きが0-10 cm, グレイが10-30 cm, 斜線が30-50 cmである.
 Average $\pm$ s. d. was shown. Black indicated A₀ horizon; white, 0-10 cm; gray, 10-30 cm; hatched, 30-50 cm

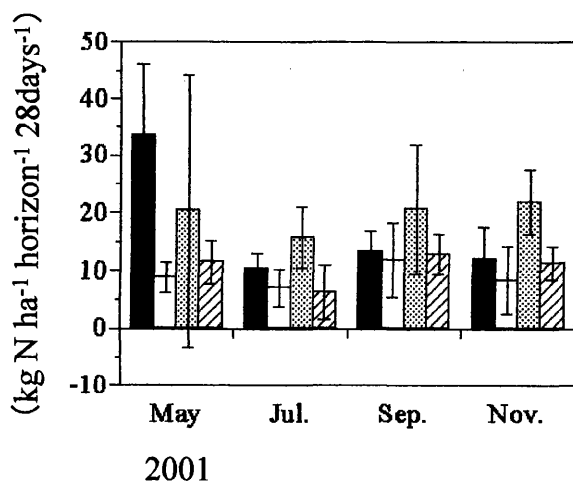


図-3 実験室培養による純窒素無機化速度の季節変化
Fig. 3 Seasonal changes of net mineralization rate
Legends are the same as Fig. 2.

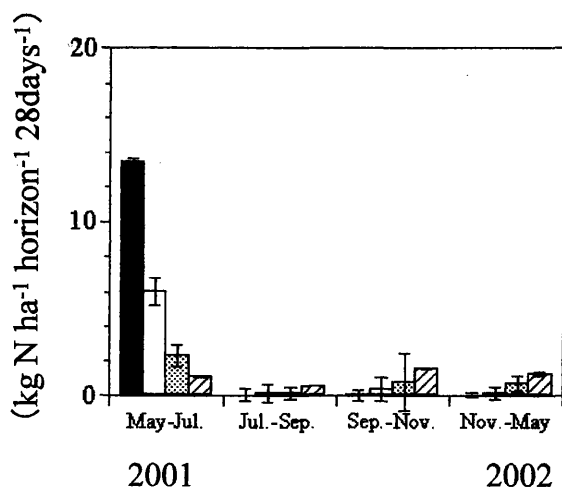


図-4 現地培養による純窒素無機化速度の季節変化
Fig. 4 Seasonal changes of *in-situ* net mineralization rate
Legends are the same as Fig. 2.

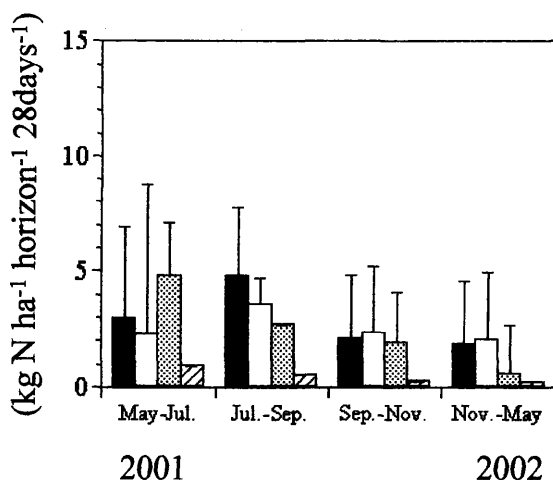


図-5 無機態窒素流出量の季節変化
Fig. 5 Seasonal changes of inorganic N leaching rate
Legends are the same as Fig. 2

無機態窒素の形態は、72～99%をアンモニア態窒素が占め、硝酸態窒素の生成は年間を通じて30%以下に過ぎなかった。

現地培養による純窒素無機化速度は、0～13.5 kg N ha⁻¹ 28day⁻¹の範囲を推移した(図-4)。これは、実験室培養による無機態窒素生成速度の1/4以下であった。培養により生成された無機態窒素の形態は、現地においても実験室培養と同様に70%以上をアンモニア態窒素が占め、土壤中に存在した無機態窒素の主要な形態がアンモニア態窒素であることとも一致した。

3. 4. 土壌中の無機態窒素移動量の季節変化

50 cmの土壌層から流亡する無機態窒素量は13.0kg N ha⁻¹ 50cm⁻¹ year⁻¹であった(図-5)。流亡量は季節的には5月～9月の梅雨・台風期に高く、年間の流亡量の80%がこの時期に生じた。特にA₀からの流亡量はこの時期に有意に高かった(p<0.01)。無機態窒素の移動量は、土壌の深度方向にはほぼA₀層、土壌表層ほど多く、下層に向かうにつれて減少した。

4. 考察

4. 1. ヒノキ林における土壌中の無機態窒素の動態

本研究の特徴のひとつとして、年間の窒素動態だけではなく測定期間毎の無機態窒素の動態を考えることができる(図-6)。これによると、無機態窒素の生成は5

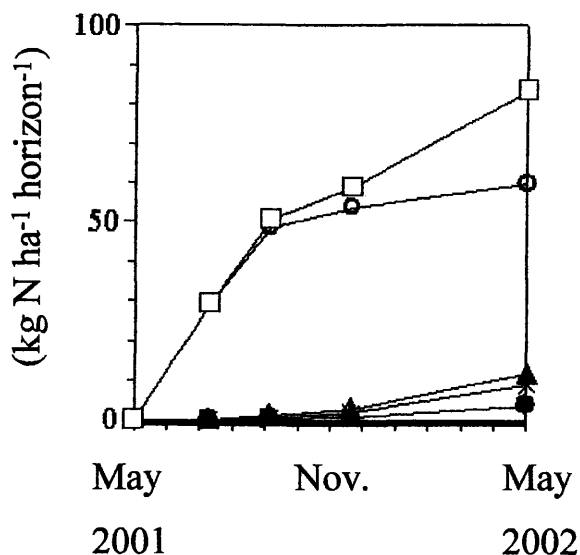


図-6 可給態窒素生成パターン
Fig.6 Accumulative available N in soil
○はA₀層, ●は0-10 cm, ▲は10-30 cm, ×は30-50 cm, □はA₀-50 cm層の合計を示す。
Legend indicates as following, ○; A₀ horizon, ●; 0-10 cm, ▲; 10-30 cm, ×; 30-50 cm, □; Total of A₀-50 cm horizon.

月～9月のヒノキの成長期前半に行われることがわかる。A₀層でその58%が生成しており、蓄積量においてのみならず（図－1）、養分供給源としてのヒノキ林におけるA₀層の重要性が示された。一方、土壌層は、9月以降翌春までの間の無機態窒素供給源となっている。窒素無機化速度は温度の影響を受け、林床では地温の変化が大きく春から夏にかけての地温の上昇が窒素無機化を促進するが、土壌層では林床より温度変化が小さくむしろ冬期にも地温が低下しにくいことが冬期の無機化を支えたのであろう。結果として、年間を通じて可給態窒素が生成されたと考えられた。

4. 2. ヒノキ林における窒素維持機構

無機態窒素現存形態や培養によって生成される無機態窒素の形態は、70%以上をアンモニア態窒素が占めている。アンモニア態窒素は硝酸態窒素と比較して、土壌コロイドに吸着されやすい性質をもち、水により流亡されにくい。そのため、前述のA₀層において集中的に生成されたアンモニア態窒素は下層への流亡が小さく、A₀層での利用を効率的に行っていることにつながっていると考えられる。このような、本森林生態系におけるアンモニア態を主体とした無機態窒素の形態的特徴は、窒素の流亡を抑えて、利用効率を高めている要因のひとつといえるであろう。

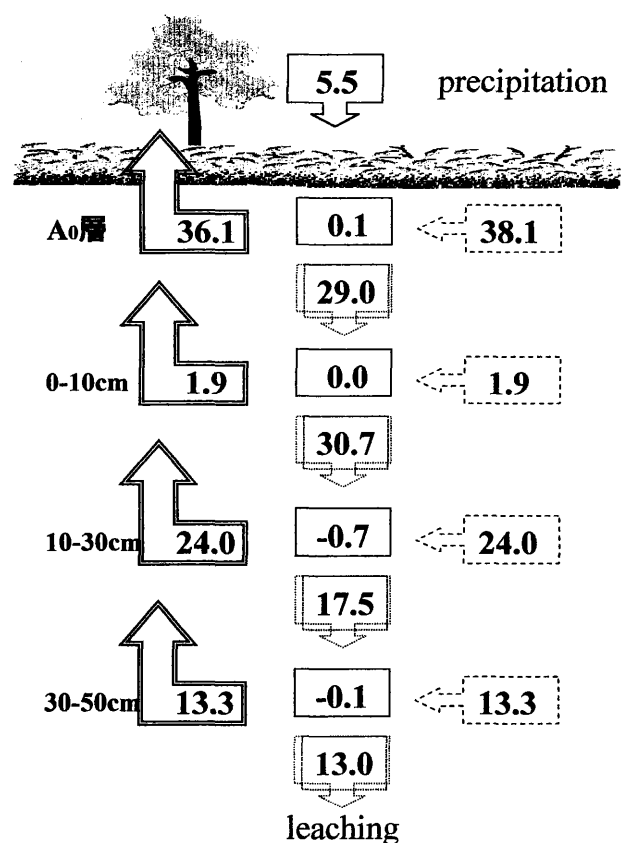
降水による供給量約5.5 kg N ha⁻¹ year⁻¹に対して、50 cmの土壌層から流亡する無機態窒素量12.9 kg N ha⁻¹ 50 cm⁻¹ year⁻¹であった¹⁵⁾（図－5）。ヒノキは根系が浅く、深い土壌層での吸収は期待できない⁴⁾。従って、50 cmまでの土壌層を対象とした場合、本生態系では窒素は失われていることになる。しかし、本試験地は斜面の上部にあり、斜面の下部での吸収が生じていることも考えられる。さらに、流亡は主に梅雨・台風期に生じたことから、この時期は他の植物もさかんに吸収を行うため、斜面下部の他の樹種の吸収による系内への窒素保持が期待される。

4. 3. 土壌の可給態無機態窒素量と地下部窒素投下量、細根生産量

図－7に本研究で行われた無機態窒素生成量、イオン交換樹脂を用いた流亡量、それらから求められた可給態窒素の動態を示した。可給態窒素量は、約75kg N ha⁻¹ 50 cm⁻¹ year⁻¹と推定された。これまでヒノキのリターフォール量および成長量から推定されてきた窒素吸収量48～60kg N ha⁻¹ year⁻¹よりやや多かった^{10), 16)}。一般に、窒素吸収量は地下部生産量の見積もりが困難であることなどから、かなり大きな幅をもつ傾向にある。今回

行った土壌に視点を置いた可給態窒素量の推定では、現地培養で得られた窒素無機化量が0-10cm層で下層より低くなることがみられ方法論の検討も必要であるが、樹木が利用可能な土壌の無機態窒素供給量すべてを推定したことも、従来より高い値になった原因のひとつであろう。

無機態窒素供給量を樹木による窒素吸収量とみなし、地上部における投下量の差を地下部への投下量と考えると、地上部への窒素投下量42 kg N ha⁻¹ year⁻¹を用いることにより、地下部への窒素投下量は33kg N ha⁻¹ year⁻¹と算出され、地下部へも地上部と同じ程度の窒素が投下されていることになる¹⁰⁾。また、相対成長式から推定される地上部および地下部への窒素投下量を48～60 kg N ha⁻¹ year⁻¹とすると、従来の研究では推定困難な細根などへの窒素投下量は15～27 kg N ha⁻¹ year⁻¹となる^{10), 16)}。ここで、本調査区のヒノキ細根の平均窒素濃度1.01%を用いると、地下部細根の年間乾物生産量は1.49～2.67 ton ha⁻¹ year⁻¹となる（藤巻 未発表）。こ



図－7 上賀茂試験地における土壌中の窒素の動態

Fig. 7 Soil N dynamics at Kamigamo Experimental Forest
実線は1年間の現存量の変化、点線は下層への移動量、破線は無機態窒素生成量、二重線は推定された可給態窒素量を示す。
Line shows pool size change, dot line; inorganic N flux, dashed line; inorganic N production, and double line; estimated available nitrogen.

表-1 温帯針葉樹林における細根生産量の比較
Table 1 Comparison of fine root production among the temperate conifer ecosystems

Ecosystem	Location	Fine root production (ton ha ⁻¹ year ⁻¹)	Reference
<i>Pinus resinosa</i>	Massachusetts, USA	4.2	ABER <i>et al.</i> (1985)
<i>Pinus strobus</i>	Wisconsin, USA	2.5-2.57	ABER <i>et al.</i> (1985)
<i>Pinus resinosa</i>	Wisconsin, USA	1.98-2.00	ABER <i>et al.</i> (1985)
<i>Pinus taeda</i>	North Carolina, USA	8.6	JORGENSEN <i>et al.</i> (1980)
<i>Pinus taeda</i>	North Carolina, USA	9.5	HARRIS <i>et al.</i> (1977)
<i>Chamaecyparis obtusa</i>	Kyoto, Japan	2.0	FUJIMAKI (2000)
<i>Chamaecyparis obtusa</i>	Kyoto, Japan	1.49-2.67	This study

の値は、温帯における細根生産量2-10 ton ha⁻¹ year⁻¹の範囲にあった¹⁷⁾ (表-1)。細根量の推定には様々な方法があり、本調査区においても藤巻⁴⁾は、ingrowth法により約2 ton ha⁻¹ year⁻¹と推定している。ingrowth法では過小評価される傾向があり、一方、本研究で用いたN budget法は地下部の推定生産量と地上部実測による生産量との間により相関がみられることなどから支持されており、1.49~2.67ton ha⁻¹ year⁻¹は否定されるものではない¹³⁾。しかしながら、今後、他の方法による可給態窒素量、および植物のフェノロジーなども考慮した地下部の年間生産量と窒素量の詳細な推定を行うことが必要であろう。

謝辞

本研究の遂行にあたり近畿大学農学部に向井直子さん、谷優子さん、京都大学農学部森林生態学研究室の皆様には多大なご協力をいただきました。ここに深く感謝いたします。

引用文献

- 1) ABER, J. D., MELLOLO, J. M., NADELHOFFER, K. J., McCLAUGHRTY, C. A. and PASTOR, J. (1985) Fine root turnover in forest ecosystems in relation to quantity and form of nitrogen availability: a comparison of two methods. *Oecologia* 66: 317-321
- 2) BINKLEY, D. and MATSON, P. (1983) Ion exchange resin bag method for assessing forest soil N availability. *Soil Science Society of American Journal* 47: 1050-1052
- 3) ENO, C. (1960) Nitrate production in the field by incubating the soil in polyethylene bags. *Soil Science Society of American Proceeding* 24: 277-279
- 4) 藤巻玲路 (2000) 森林生態系における植物細根の研究. 京都大学大学院農学研究科修士論文.
- 5) GIBLIN, A. E., LAUNDRE, J. A., NADELHOFFER, K. J. and SHAVER, G. R. (1994) Measuring nutrient availability in arctic soils using ion exchange resin: A field test. *Soil Science Society of American Journal* 58: 1154-1162
- 6) HARRIS, W. F., KINERSON, R. S., Jr., and EDWARDS, N. T. (1977) comparison of belowground-biomass of natural deciduous forest and loblolly pine plantations. *Pedobiologia* 17:369-381.
- 7) HIROBE, M., TOKUCHI, N. and IWATSUBO, G. (2001) Spatial and vertical differences in in-situ soil nitrogen availability along a slope in-situ a conifer plantation forest. *Applied Forest Science* 10: 19-25.
- 8) JORDAN, C. F. and MURPHY, P. G. (1978) A latitudinal gradient of wood and litter production and its implication regarding competition and species diversity of trees. *American Midland Naturalist* 99:415-434.
- 9) JORGENSEN, J. R., WELLS, C. G., and METZ, L. J. (1980) Nutrient changes in decomposing loblolly pine forest floors. *Soil Science Society of American Journal* 44: 1307-1314.
- 10) 河原輝彦・堤利夫 (1971) Litter Fallによる養分還元量について(Ⅱ)有機物量および養分還元量. *日本林学会*53: 231-238
- 11) KEENEY, D. R., NELSON, D. W. 1982. Nitrogen - inorganic forms. In *Methods of soil analysis*. Part II. Page, A. L. et al. (eds.) American Society of Agronomy, Inc. Soil Science Society of America, Inc. Madison, USA, 643-698.
- 12) 京都大学農学部附属演習林：気象月報(上賀茂試験地). 1966-2001.
- 13) NADELHOFFER, K. J. ABER, J. D. and MELLOLO, J. M. (1984) Seasonal patterns of ammonium and nitrate uptake in nine temperate forest ecosystems. *Plant and Soil* 80: 321-335
- 14) NADELHOFFER, K. J. and RAICH, J. W. (1992) Fine root production estimations and belowground carbon allocation in forest ecosystems. *Ecology* 73: 1139-1147.
- 15) 中西麻美・平田啓一・中川智之・柴田泰征・大澤直哉・柴田昌三 (2002) 上賀茂試験地における湿性降水と林内雨のイオン濃度および流入量と窒素負荷量. *森林研究*74: 87-97.
- 16) 堤利夫 (1987) 森林の物質循環. 124pp, 東京大学出版会, 東京.
- 17) VOGT, K. A., GRIER, C.C. and VOGT, D. J. (1986) Production, turnover, and nutrient dynamics of above- and belowground detritus of world forests. *Advances in Ecological Research* 15: 303-377.