

特集 ニホンジカの森林生態系へのインパクト—芦生研究林

論 文

シカの食害が森林生態系の物質循環に与える影響：溪流水質の予備調査から

福島慶太郎*・徳地 直子**

The influences of deer overbrowsing on nutrient cycling in forest ecosystems:
Preliminary study of streamwater chemistry

Keitaro FUKUSHIMA* and Naoko TOKUCHI**

シカによる森林下層植生の喪失が森林生態系の物質循環に与える影響を明らかにするため、京都大学芦生研究林内で防鹿柵を設置したU谷と設置しなかったK谷の各集水域末端と各集水域内の支流から5ヶ所ずつ溪流水を採取し、水質を測定した。集水域面積が3ha未満の小集水域間では溪流水質が有意に異なったことから、水質形成要因が空間的に不均一であることが示唆された。一方、10ha以上の面積を持つ集水域末端では水質に差が認められず、集水域全体での水質形成機構はおおむね等しいものと考えられた。また、柵設置後1年では溪流水質に変化が見られなかった。防鹿柵設置後の下層植生の回復は時空間的に不均一かつ漸次的であることが推測され、集水域末端だけでなく水質形成要因の空間的不均一性を考慮できる小集水域も対象とした観測が望まれる。本調査地において小集水域を含んだ継続調査を行うことにより、シカの食害が生態系機能全体に及ぼす影響を解明できることが期待される。

キーワード：溪流水質、下層植生、植生回復、窒素飽和、シカ

Currently, the decrease of forest understorey by Japanese deer overbrowsing is widely reported in Japan. In order to clarify the influences of the understorey disturbances by deer on nutrient cycling in forest ecosystem, we examined streamwater chemistry in the U watershed, where deer exclusion fence was installed over all, and in the unfenced K watershed. One outlet and four sub-catchments within each watershed were used. The wide variability of streamwater chemistry was observed among sub-catchments of both watersheds, while no significant difference was detected between both outlets. This indicates that by using not only outlets, but also the small sub-catchments within the watersheds in our study sites, we can evaluate the spatial heterogeneity of streamwater chemistry, so the effects of spatio-temporally heterogeneous and gradual recovery of understorey vegetations after deer exclusion can be expectedly comprehended in more details. The results also indicate that throughout one year since the fence installation, there has been no effect of deer exclusion on streamwater chemistry yet. Continuous observation is needed to clarify the effects of deer overbrowsing on forest ecosystem functioning and the definite impacts of atmospheric depositions to nutrient cycling in our study sites, where the watershed design is convenient for clearly demonstrating them.

Key words: streamwater chemistry, understorey vegetation; vegetation recovery; nitrogen saturation; Japanese deer (*Cervus nippon centralis*)

1. はじめに

森林生態系において窒素は植物にとって不可欠の養分であるが、植物が利用できる形態の窒素（主に硝酸態やアンモニア態といった無機態窒素）は少なく、しばしば植物の成長の制限要因となる（堤, 1987; VITOUSEK and HOWARTH, 1991）。そのため、森林生態系外への窒素流出量は主に植物による吸収によって規定され、生態系の窒素収支は主に流入量と吸収量のバランスによって決ま

る（VITOUSEK and HOWARTH, 1991）。

近年、窒素流入量に対して系外への窒素流出量が同等かそれを上回る事例が欧米を中心に報告された（ÅGREN and BOSSATA, 1988; OHRUI and MITCHELL, 1997; ABER et al., 1998; MATSON et al., 2002）。この現象は窒素飽和と呼ばれる（ABER et al., 1998; MATSON et al., 2002）。窒素飽和現象の主な要因は、工業化にともなって大気中に窒素酸化物が大量に放出され、植物の吸収や土壌での吸着などによる森林生態系の窒素保持能力を上回る窒素が系内に

* 京都大学大学院農学研究科森林科学専攻

** 京都大学フィールド科学教育研究センター

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

** Field Science Education and Research Center, Kyoto University

流入するためであるとされている (ABER et al., 2003). あるいは, 人為的な影響の少ない状態での窒素飽和の原因として, 窒素降下量が少ない地域でも極相林のような植物の成長がほとんど停滞した森林では窒素保持能力が低くなり, 成長中の森林よりも窒素流出が多くなる可能性も指摘されている (VITOUSEK and REINERS, 1975; HEDIN et al., 1995; GOODALE et al., 2000). 窒素飽和現象の原因が人為によるものか否かに関わらず, 窒素飽和が生じると下流への窒素負荷が増大し, 下流域生態系への影響が懸念される.

日本においても窒素飽和と考えられる様々な現象が報告されている. たとえば, 森林生態系外からの影響として都市から離れた森林の渓流水でも窒素降下物の影響が観測され始めている (OHRUI and MITCHELL, 1997; SHIBATA et al., 2001; 木平ら, 2006). 一方, 森林生態系内の窒素収支に影響する要因として, 2000 年頃からのニホンジカ (*Cervus nippon centralis*, 以下シカ) の急速な増加が挙げられる. 大型草食動物であるシカの増加に伴う食害によって森林の下層植生が壊滅状態となり (梶ら 2006; 湯本・松田 2006), 下層植生が吸収・保持する窒素などの養分元素が, 土壌から系外へ流出する可能性が考えられる (FURUSAWA et al., 2005). アラスカではムース (*Alces alces*) がヤナギ (*Salix planifolia pulchra*) を摂食し, 食べこぼした植物体や糞尿が土壌に投入されると養分可給性が向上することが示されており (MOLVAR et al., 1993; WARDLE 2002), さらに野生生物の個体数が増加して被食が過度になると植生の変化や喪失を伴い, 物質循環に深刻な影響が及ぶ可能性が指摘されている (ROONEY 2001; CÔTÉ et al., 2004; MCGRAW and FUREDI, 2005). しかしながら, 人為攪乱のほとんど無い森林での窒素収支の変化の原因が, 窒素流入量の増加か, 植物の成長速度の低下か, 大型動物の被食の影響かを特定あるいは各要因の窒素流出への寄与を推定することは, 森林生態系における窒素飽和機構を解明し, 下流域への影響を予測する上で非常に重要であるにもかかわらず, その検証は容易でない. 実際, シカやムースなどの大型動物による森林下層植生の壊滅が世界的にも問題視され始めているが, 物質循環まで視野に入れた森林生態系レベルでの影響についてはほとんど明らかにされていない.

本研究の調査地である京都府南丹市の京都大学フィールド科学教育研究センター芦生研究林は都市から遠隔地に位置し, 過去 80 年以上人為的に攪乱されていない森林が存在する. 2006 年より芦生研究林内の U 谷集水域全体に防鹿柵を設置し, 防鹿柵を設置しなかった隣接する K 谷集水域と比較してシカの食害の影響を把握する研究が開始された. 仮に渓流水質が主に下層植生による

養分吸収量に規定されるのであれば, U 谷と K 谷で渓流水質を比較することで, シカによる下層植生の喪失が天然林における窒素流出にどの程度寄与しているかを明らかにできると考えられる. 本研究ではまず, 防鹿柵を設置した U 谷と設置しなかった K 谷で, 設置後から 1 年間採取した渓流水の水質を把握した. また, 渓流水質は植物の吸収量のみでは決まらないため, 防鹿柵の影響を明らかにするには各集水域での他の水質形成要因の寄与について検討する必要がある. そこで次に, 各集水域内に分布する小集水域の水質を比較して各集水域の主たる水質形成要因を推察し, 水質形成メカニズムについて考察した. 最後に芦生におけるシカの食害が渓流水質に与える影響を解明するために, これらの 2 集水域の比較が有効であるかを考察した.

2. 試料と方法

調査地は京都府北部に位置する京都大学フィールド科学教育研究センター芦生研究林内の U 谷, K 谷集水域である. 両集水域ともスギと落葉広葉樹からなる冷温帯針広混交林であり, 植生に関する詳細は阪口ら (2008a) を参照されたい. U 谷では 2006 年 7 月から集水域全体を防鹿柵で囲み, シカによる下層植生の食害を防止している. 渓流水の採取地点は, U 谷, K 谷各集水域の末端 (U1, K1) と, 集水域内の支流を 4ヶ所ずつ (U2~5, K2~5), 計 10ヶ所に設定した (図 1). 渓流水は 2006 年 8 月から月に 1 度の間隔で, 孔径 0.45 μm のセルロースアセテート製シリンジフィルター (ADVANTEC, CS045) を用いて濾過したものを 50 mL ポリボトルに採取し, 分析までの間 4°C で冷蔵保存した.

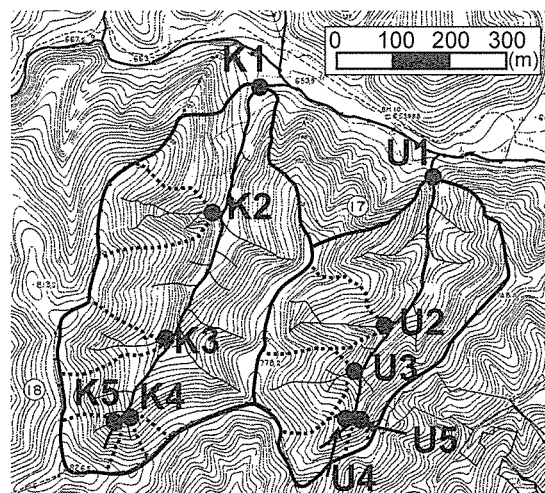


図 1. U 谷・K 谷集水域における渓流水の採取地点.

Fig. 1. Study site and streamwater sampling points in U and K watersheds in Ashi Forest Research Station, Kyoto University.

表 1. 集水域の概況.
Table 1. Details of observed watersheds.

	Area (ha)	Elevation (m)	Aspect
U1	13.4	654- 787	NEN
U2	2.3	682- 778	E
U3	2.1	692- 787	ENE
U4	0.9	718- 787	NE
U5	0.2	718- 763	NWN
K1	19.1	655- 828	NEN
K2	2.3	670- 800	E
K3	1.4	698- 813	ESE
K4	0.3	750- 800	NEN
K5	1.0	760- 828	N

U1とK1はそれぞれU谷, K谷の集水域末端, U2-5, K2-5は集水域内の小集水域. 標高と方位は1:5000地形図および測量データ(阪口ら, 未発表データ)を参照して算出した. 面積は1:5000地形図を読み込み, 画像計測処理ソフト(守屋, 2007)を用いて算出した.

U1 and K1 are the outlets of the fenced U and unfenced K watersheds, respectively, and U2-5 and K2-5 are sub-catchments within the watersheds. Elevation and aspect were derived from 1:5000 geological map and location survey data (Sakaguchi et al., unpublished). Watershed area was computed by Image Analysis software developed by Moriya (2007).

U 谷, K 谷内の小集水域の位置, 面積, 標高, 斜面方位は図 1 および表 1 に示したとおりである. 地質は中古生層の丹波帯に属し, 母岩は砂岩・泥岩からなる堆積岩である. 1976 ~ 2005 年までの年平均気温と年平均降水量は, 芦生研究林事務所で 11.9 °C, 2298mm である (京都大学フィールド科学教育研究センター, 2007).

水質測定にあたっては, 採水時に pH をガラス電極法 (TOA-DKK 社製, HM-20P) で, EC を交流 2 電極法 (TOA-DKK 社製, CM-21P) で測定した. 実験室に持ち帰ったサンプルについて Na^+ , NH_4^+ , K^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+} , Cl^- , NO_3^- , SO_4^{2-} , PO_4^{3-} 濃度をイオンクロマトグラフ法 (Dionex 社製, ICS-90) で, Si 濃度を ICP プラズマ発光分光法 (Seiko 社製, SPS1500VR) で, 溶存有機態炭素 (Dissolved Organic Carbon; 以下 DOC) 濃度を燃焼酸化-赤外線ガス分析法 (島津製作所製, TOC-V) で, 全窒素 (Total Nitrogen; 以下 TN) 濃度を燃焼酸化-化学発光法 (NO 検出) (島津製作所製, TNM-1) で測定した. HCO_3^- 濃度については, カチオン濃度の総和からアニオン濃度の総和を差し引いた値とした. 溶存有機態窒素 (Dissolved Organic Nitrogen; 以下 DON) 濃度は, TN 濃度から無機態窒素 ($\text{NH}_4^+ + \text{NO}_3^-$) 濃度を差し引いて求めた. 本稿では降雨中の試料 (2006 年 10 月 2 日採水) を含めた全試料を対象として解析を行った.

3. 結果及び考察

3. 1. U 谷, K 谷集水域間および集水域内での水質比較

U1, K1 および U2-5, K2-5 の渓流水の pH, EC, 溶存態物質濃度の期間中の算術平均値を表 2 および表 3 に示す. 以下では水質形成要因のうち, 岩石鉱物の風化反応, イオン交換反応, 植物の蒸発散, 養分吸収, 地下水の寄与率, 酸緩衝能に着目して溶存物質ごとに濃度の算術平均と季節パターンを示し, 各集水域における渓流水の水質形成について考察する.

(1) pH, EC, Na^+ , Cl^-

渓流水の pH と EC は, U1 と K1 では有意な違いは無く (表 2), 小集水域でも値がそれぞれ 6.5 から 7.0, 3.5 mS/m から 5.0 mS/m であったが, U4 では pH が約 6.0, EC が約 3.0 mS/m と他の小集水域よりも有意に低かった ($P < 0.01$, 表 3). Na^+ と Cl^- の濃度も集水域末端では有意な違いは認められなかったが, 小集水域間を比較すると K4 で他よりも有意に高かった ($P < 0.01$, 表 2, 3). 渓流水中の Na^+ , Cl^- はおもに降水由来で, 渓流水までの流出過程で生物学的・物理的な影響がほとんど無く, 蒸発散による濃縮や降雨イベントによる希釈によって濃度変動する. K4 集水域の大部分はブナの枯死に伴ったギャップに占められており, 溪流沿いに直射日光が当たる環境となっていた. 皆伐後に Na^+ , Cl^- 濃度の上昇が見られた KAUFFMAN et al. (2003) や NEAL et al. (2003) の研究例での説明のように, K4 では他に比べて蒸発による濃縮作用が他の小集水域よりも強く働いたこと, 倒

表 2. U1, K1 における渓流水質.
Table 2. Comparison of streamwater chemistry between U1 and K1.

	U1		K1	
pH	6.87	(0.13)	6.91	(0.14)
EC (mS/m)	4.46	(0.29)	4.44	(0.29)
Na^+ (meq/L)	0.183	(0.011)	0.186	(0.010)
NH_4^+ (meq/L)	0.002	(0.002)	0.002	(0.003)
K^+ (meq/L)	0.010	(0.002)	0.010	(0.001)
Mg^{2+} (meq/L)	0.140	(0.013)	0.131	(0.013)
Ca^{2+} (meq/L)	0.165	(0.013)	0.164	(0.015)
Cl^- (meq/L)	0.159	(0.016)	0.162	(0.013)
NO_3^- (meq/L)	0.021	(0.011)	0.024	(0.009)
SO_4^{2-} (meq/L)	0.040	(0.003)	0.037	(0.003)
HCO_3^- (meq/L)	0.280	(0.038)	0.270	(0.036)
Si (mg/L)	2.96	(0.38)	3.02	(0.34)
DOC (mgC/L)	0.948	(0.347)	0.830	(0.296)
DON (mgN/L)	0.060	(0.054)	0.052	(0.080)

算術平均(標準偏差)を示す. すべての水質項目についてU1とK1の間に有意な差は認められなかった(SchefféのF検定, $P > 0.01$). Arithmetic means (S.D.) are shown. No significance were found between watershed by one-way ANOVA with Scheffé's post hoc test ($P > 0.01$).

表 3. U2-5, K2-5 における渓流水質.
Table 3. Comparison of streamwater chemistry among U2-5 and K2-5.

	U2	U3	U4	U5	K2	K3	K4	K5
pH	6.95 (0.10) <i>a</i>	6.88 (0.11) <i>a</i>	6.00 (0.20) <i>c</i>	6.84 (0.14) <i>a</i>	6.81 (0.08) <i>a</i>	6.58 (0.10) <i>b</i>	6.55 (0.14) <i>b</i>	6.78 (0.13) <i>ab</i>
EC (mS/m)	3.97 (0.45) <i>bc</i>	3.95 (0.24) <i>bc</i>	3.04 (0.16) <i>d</i>	4.75 (0.64) <i>a</i>	4.04 (0.42) <i>bc</i>	3.47 (0.19) <i>cd</i>	3.58 (0.16) <i>cd</i>	4.43 (0.41) <i>ab</i>
Na ⁺ (meq/L)	0.163 (0.013) <i>d</i>	0.170 (0.008) <i>cd</i>	0.158 (0.011) <i>d</i>	0.179 (0.011) <i>bc</i>	0.167 (0.012) <i>cd</i>	0.173 (0.005) <i>cd</i>	0.206 (0.004) <i>a</i>	0.191 (0.005) <i>ab</i>
NH ₄ ⁺ (meq/L)	0.004 (0.005)	0.002 (0.002)	0.002 (0.002)	0.002 (0.002)	0.002 (0.001)	0.002 (0.002)	0.002 (0.003)	0.002 (0.003)
K ⁺ (meq/L)	0.010 (0.003)	0.010 (0.001)	0.011 (0.004)	0.010 (0.002)	0.009 (0.002)	0.008 (0.002)	0.009 (0.001)	0.007 (0.001)
Mg ²⁺ (meq/L)	0.127 (0.020) <i>abc</i>	0.111 (0.010) <i>bcd</i>	0.069 (0.008) <i>e</i>	0.158 (0.032) <i>a</i>	0.132 (0.019) <i>ab</i>	0.095 (0.025) <i>cde</i>	0.091 (0.005) <i>de</i>	0.132 (0.018) <i>ab</i>
Ca ²⁺ (meq/L)	0.146 (0.021) <i>abc</i>	0.150 (0.016) <i>ab</i>	0.081 (0.010) <i>de</i>	0.174 (0.029) <i>a</i>	0.149 (0.018) <i>ab</i>	0.113 (0.023) <i>cd</i>	0.077 (0.006) <i>e</i>	0.155 (0.026) <i>ab</i>
Cl ⁻ (meq/L)	0.138 (0.018) <i>b</i>	0.143 (0.012) <i>b</i>	0.150 (0.016) <i>b</i>	0.161 (0.016) <i>b</i>	0.145 (0.015) <i>b</i>	0.153 (0.009) <i>b</i>	0.186 (0.009) <i>a</i>	0.156 (0.006) <i>b</i>
NO ₃ ⁻ (meq/L)	0.011 (0.007) <i>b</i>	0.031 (0.010) <i>ab</i>	0.041 (0.023) <i>a</i>	0.021 (0.012) <i>ab</i>	0.013 (0.008) <i>b</i>	0.030 (0.013) <i>ab</i>	0.033 (0.016) <i>ab</i>	0.042 (0.010) <i>a</i>
SO ₄ ²⁻ (meq/L)	0.033 (0.004) <i>c</i>	0.031 (0.002) <i>cd</i>	0.024 (0.003) <i>f</i>	0.048 (0.005) <i>a</i>	0.039 (0.004) <i>b</i>	0.025 (0.002) <i>ef</i>	0.027 (0.001) <i>def</i>	0.029 (0.002) <i>cde</i>
HCO ₃ ⁻ (meq/L)	0.267 (0.047) <i>a</i>	0.237 (0.034) <i>ab</i>	0.106 (0.013) <i>c</i>	0.294 (0.067) <i>a</i>	0.261 (0.048) <i>ab</i>	0.183 (0.058) <i>bc</i>	0.139 (0.014) <i>c</i>	0.259 (0.051) <i>ab</i>
Si (mg/L)	3.06 (0.40) <i>ab</i>	3.07 (0.35) <i>ab</i>	2.10 (0.23) <i>c</i>	2.84 (0.32) <i>b</i>	2.86 (0.39) <i>b</i>	2.93 (0.24) <i>b</i>	3.16 (0.28) <i>ab</i>	3.53 (0.30) <i>a</i>
DOC (mgC/L)	1.44 (0.61) <i>a</i>	0.784 (0.350) <i>ab</i>	1.34 (0.71) <i>ab</i>	1.32 (1.01) <i>ab</i>	1.54 (0.65) <i>a</i>	0.770 (0.661) <i>ab</i>	0.326 (0.207) <i>b</i>	0.297 (0.194) <i>b</i>
DON (mgN/L)	0.073 (0.062)	0.054 (0.058)	0.085 (0.094)	0.042 (0.040)	0.067 (0.044)	0.060 (0.072)	0.038 (0.049)	0.053 (0.082)

算術平均 (標準偏差) を示す。異なるアルファベットは小集水域間で有意な違いがあることを示す (Scheffé の F 検定, $P<0.01$)。
Arithmetic means (S.D.) are shown. Chemical data were analyzed by one-way ANOVA with Scheffé's post hoc test among small watersheds.
Different alphabets indicate statistical significance ($P<0.01$).

木の樹体表面に乾性沈着した塩類の洗脱成分が溪流に直接流入したこと、枯死・分解した枝条や根からの溶脱などの可能性も考えられる (KAUFFMAN et al., 2003). しかしながら、皆伐によって植物の蒸散が無くなり、皆伐前よりも河川流量が増加した研究例も多く報告されており (たとえば BORMANN and LIKENS, 1979), K4 で Na^+ , Cl^- 濃度が高い原因についてはさらなる調査が必要である. 一方、2006 年 10 月 2 日の降雨時には全集水域において Na^+ , Cl^- 濃度が低下し、降雨によって希釈されたものと考えられる (図 2c, d).

(2) Mg^{2+} , Ca^{2+} , HCO_3^- , SO_4^{2-} , Si

大気降下物として流入した酸や土壤中で生成された酸などは、土壤水の浸透に伴って鉱物の風化やカチオン交換によって中和されるため、集水域内での水質と酸緩衝能は密接に関係しているといえる (REUSS and JOHNSON, 1986). Mg^{2+} や Ca^{2+} は主に土壤でのイオン交換反応で、Si は主に岩石風化で土壤溶液中に溶出し、土壤での水の滞留時間 (反応時間) が渓流水中のこれらの溶存物質の濃度形成に影響を与える (REUSS and JOHNSON, 1986; LIKENS 1986; DRISCOLL et al., 2001). したがって、表層土壤水の寄与が大きいほど渓流水の pH や Mg^{2+} , Ca^{2+} , Si 濃度が低く、酸との中和反応が十分に行われた地下水の寄与が大きいほど Mg^{2+} , Ca^{2+} , Si 濃度が高く、pH が 7 付近となる (OHTÉ et al., 1995; SOULSBY et al., 1998). また、土壤水中の Si 濃度は深層の地下水ほど高く、渓流水の Si 濃度には表層と深層の土壤水・地下水の混合率が反映され、水質形成メカニズムを把握する際の重要な指標として用いられる (HOOPER et al., 1990; ASANO et al., 2003).

本調査地の Mg^{2+} , Ca^{2+} 濃度は、U1, K1 間では有意な違いが見られなかったが (表 2), 小集水域間では U4 と K3, K4 で他よりも有意に低かった ($P<0.01$, 表 3). Mg^{2+} や Ca^{2+} の主なカウンターアニオンである SO_4^{2-} や HCO_3^- 濃度も、 Mg^{2+} , Ca^{2+} とほぼ同様の傾向を示した (表 2, 3). 一方、Si 濃度は U4 で有意に低く、K5 で有意に高かった ($P<0.01$, 表 3). また、前述のとおり U4 の pH が他の渓流水と比べて 0.5 から 1 程度低かった. U4 から流出する渓流水では、表層土壤水成分が他の小集水域よりも卓越し、渓流水にいたるまでに酸の中和が十分に行われていない可能性が考えられる. K3, K4 では Ca^{2+} , Mg^{2+} , SO_4^{2-} , HCO_3^- 濃度が他の流域よりも低かったが、Si 濃度に有意な違いは認められなかったことから、これらの小集水域では他の小集水域よりも土壤での酸中和にイオン交換反応の寄与が低いことが示唆される. K5 では Ca^{2+} , Mg^{2+} , HCO_3^- , Si 濃度が高く、イオン交換や岩石風化によって酸が十分に中和された地下水成分

の寄与が大きいと考えられる.

また、降雨時にはすべての集水域で HCO_3^- , Si 濃度が低下し、降雨による希釈が原因と考えられる (図 2h, i). EC, Mg^{2+} , Ca^{2+} , SO_4^{2-} 濃度の低かった U4, K3, K4 では、降雨によってそれらの濃度が上昇したか、ほとんど変化が見られず、他の小集水域とは降雨による応答が異なった (図 2b, e, f, g). これらの小集水域では、測定期間における平均値の比較から基底流出時にも表層土壤水成分の寄与が高い可能性が示され、降雨による水質変化の結果もそれを支持するものであるといえる. 以上のように渓流水における岩石圏由来の物質の濃度結果から、U 谷, K 谷集水域内では表層土壤水と深層の地下水の混合率や、土壤での酸中和様式の空間的異質性が高い可能性が考えられる.

(3) K^+ , NH_4^+ , NO_3^-

N, P, K は植物の成長に不可欠な養分であり、植物の成長過程や栄養状態が生態系からの流出を規定する要因であると考えられる. 本調査地の渓流水に含まれる N, P, K のうち、 NH_4^+ 濃度は他のイオンに比べて低く (表 2, 3), PO_4^{3-} 濃度はほとんど検出されなかった (データ省略). これは NH_4^+ や PO_4^{3-} が土壤に強く吸着することが一因であるものと考えられる. U1, K1 間では K^+ , NO_3^- 濃度に有意な違いは認められなかった (表 2). 小集水域間の比較からは K^+ 濃度に有意な違いが無かったのに対し、 NO_3^- 濃度には有意な違いが認められ、U4, K5 で高く U2, K2 で低かった ($P<0.01$, 表 3). また NO_3^- , K^+ 濃度は降雨時に上昇する傾向を示した (図 2j, l). これは、降雨によって基底流出時よりも表層土壤水の寄与が増加したことが原因と考えられ、本調査地では NO_3^- や K^+ が深層の地下水よりも表層土壤水中の濃度が高いことが示唆される. このことから採水期間中の平均 NO_3^- 濃度が U4 で最も高かったのは、表層土壤水の寄与が高いことが原因であると考えられる. しかしながら、Si 濃度が高く地下水の寄与が大きいと考えられる K5 でも NO_3^- 濃度が高かったことから、K5 では植物の吸収量が他よりも少なく、地下水中の NO_3^- 濃度が他の集水域よりも高いことが推察される.

K^+ , NO_3^- は植物の成長期・休眠期に対応して濃度変化することが報告されている (VITOUSEK 1977; DAHLGREN and DRISCOLL, 1994). そこで、降雨による一時的な濃度変化を除いたときの季節パターンについて考察する. U 谷, K 谷の集水域末端および小集水域では K^+ 濃度の季節パターンは不明瞭であったが、 NO_3^- 濃度は植物の成長が停止する冬季から春季にかけて高くなる傾向が見られ、植物による窒素吸収が NO_3^- 濃度を規定している可能性が示された (図 2j, l). しかしながら、今回の報告

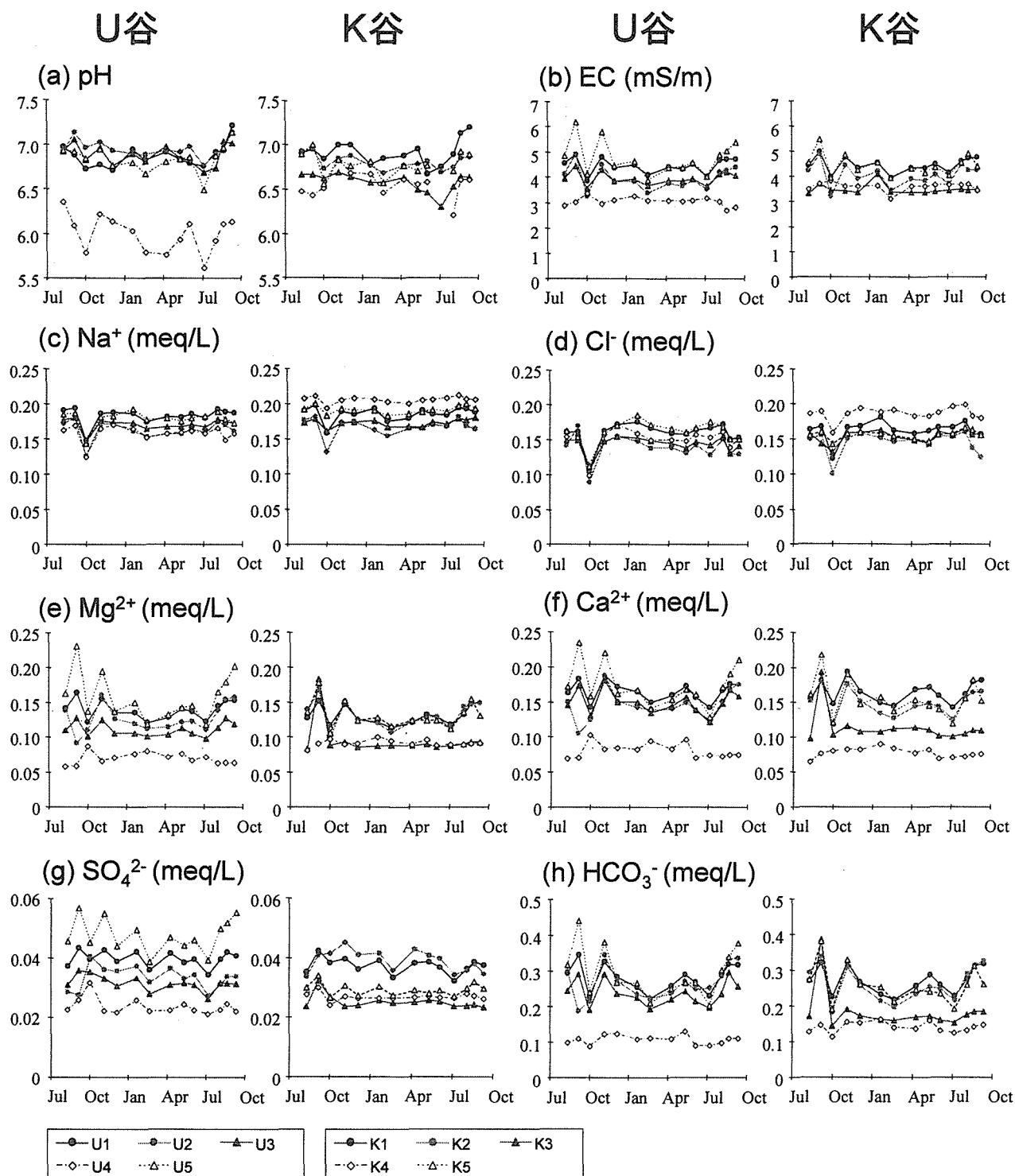


図 2. U 谷, K 谷集水域の渓流水質の季節変動.

Fig. 2. Streamwater chemistry in U and K watersheds in August 2006 to September 2007. (a) pH, (b) EC, (c) Na⁺, (d) Cl⁻, (e) Mg²⁺, (f) Ca²⁺, (g) SO₄²⁻, (h) HCO₃⁻, (i) Si, (j) K⁺, (k) NH₄⁺, (l) NO₃⁻, (m) DOC and (n) DON.

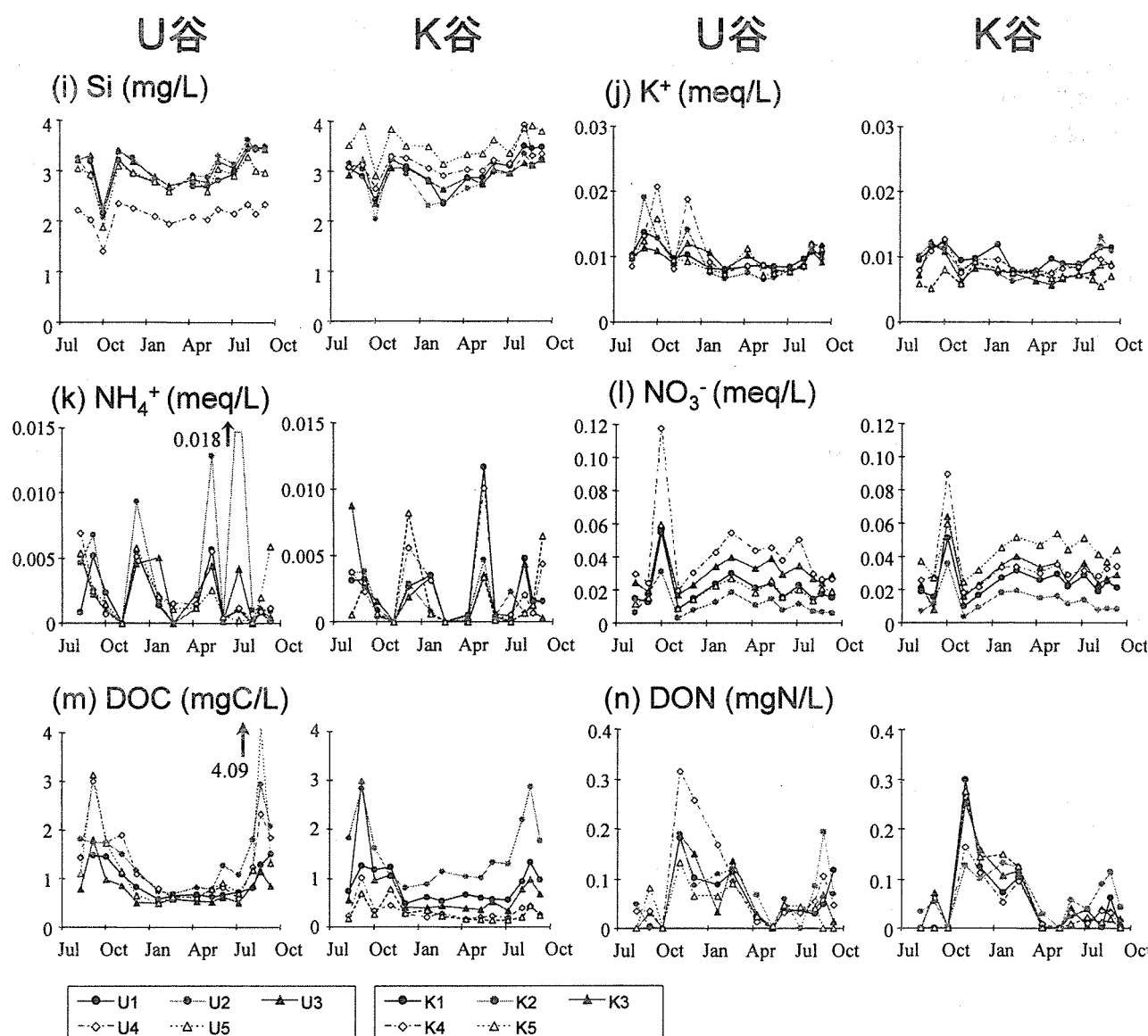


図2. U谷, K谷集水域の渓流水質の季節変動。

Fig. 2. Streamwater chemistry in U and K watersheds in August 2006 to September 2007. (a) pH, (b) EC, (c) Na^+ , (d) Cl^- , (e) Mg^{2+} , (f) Ca^{2+} , (g) SO_4^{2-} , (h) HCO_3^- , (i) Si, (j) K^+ , (k) NH_4^+ , (l) NO_3^- , (m) DOC and (n) DON.

では観測期間が1年程度と短く、季節パターンに強い影響を与える融雪や降雨履歴を考慮するためにはより長期的な観測が必要である (PIATEK et al., 2005; DITTMAN et al., 2007; 福島・徳地, 2008)。

(4) DOC, DON

DOC(溶存有機態炭素)およびDON(溶存有機態窒素)濃度は、U1, K1間では有意な違いは認められなかった。小集水域間ではDON濃度に有意な違いが認められなかった ($P>0.01$, 表2, 3)。DOC濃度はU2, K2で有意に高く、K4, K5で有意に低かった ($P<0.01$, 表3)。一般に温帯域の森林土壌におけるDOCの濃度は表層土壌水で高く、深層地下水ほど低くなり (QUALLS et al.,

2002; KAWASAKI et al., 2005), Siとは逆のパターンを示すと考えられる。本調査地においても8つの小集水域を通じてSi濃度とDOC濃度との間に弱い負の相関が認められ (Pearsonの相関係数 -0.184 , $P=0.053$, $n=112$), 地下水の寄与率が高いほどDOC濃度が低い関係が示唆された。しかしながら、U2ではSi, DOC濃度とも高かった (表3)。DOCの重要な供給源の一つに溪畔部および溪流内でのプロセスが挙げられる。溪畔部に堆積した有機物や溪流内に溜まった有機物が渓流水中のDOC供給源となることが指摘されており (KAWASAKI et al., 2005; CUMBERLAND and BAKER, 2007), 集水域間の渓流水中のDOC濃度の違いを説明するためには地下水の寄与率に

加え、溪畔部・渓流内の調査が必要であるという。また、DOC 濃度は9月から10月に高い傾向が示されたが、DON 濃度は11月から2月に高い傾向があり、溶存有機物の元素間で濃度が最高になる時期が異なった(図2m, n)。DOC と DON の季節パターンの違いは、渓流への落葉の流入や気温の変化による土壌有機物の無機化速度の季節性が関係していると考えられるが、メカニズムの解明のためにはより長期的な水質観測と有機物動態に関する調査が必要である。

(5) U 谷, K 谷各集水域における渓流水の水質形成

これまでの結果を総括し、各小集水域間に見られた水質形成要因の相違について表4にまとめた。U 谷と K 谷の集水域末端の水質(U1, K1)を比較するとほぼ等しかったが(表2)、上流の小集水域間では水質形成要因がさまざまであった(表3, 4)。集水域面積の点から考えると、3haに満たない小集水域間は水質形成要因の相対的な重要性が空間的に不均一であり、これらの小集水域が集まって10ha以上の集水域になると渓流水質に差が認められなくなったと考えられる。集水域面積と水質との関係については日本や欧米などでも今回と同様の結果が報告されており、数ha程度の小集水域では近接していても渓流水質は異なり、流下に伴って集水域面積が広がると一定の水質に収束することが指摘されている(WOOD et al., 1988; WOLOCK et al., 1997; UCHIDA et al., 2005)。すなわち集水域全体で見たときの水質形成機構が概ね等しいと考えられても、集水域内の水質形成要因を詳細に把握するためには小集水域での観測が不可欠であるといえる(KIRCHNER, 1992; UCHIDA et al., 2005)。本調査地で各集水域末端と集水域内に設けたそれぞれ4つの小集水域は、U 谷, K 谷内の水質形成の空間的不均一性を評価できる集水域設定であるといえる。

3. 2. 防鹿柵設置後の渓流水質の変化

調査したすべての水質項目においてU1, K1間で有意な違いが認められなかった($P>0.01$, 表2)。また、季節パターンについてもU1, K1間ではほぼ等しかった(図2)。このことから、今後も両集水域の比較によって防鹿柵の設置が渓流水質に与える影響を評価するのに適していることが確かめられた。

一方、上流の小集水域間(U2-5, K2-5)では水質に違いが見られたが、季節パターンの比較から防鹿柵設置に伴う水質の変化は見られなかった(図2)。防鹿柵を設置したU谷で下層植生が回復した際、渓流水質の中でも NO_3^- 濃度の低下が予想されるが、U谷とK谷での水質を比較した結果、現段階で NO_3^- を含むすべての水質項目において防鹿柵の効果が認められなかったといえる。阪口ら(2008b)は、U谷の谷部において、防鹿柵を設置した2006年から2007年にかけて下層植生のバイオマス・種数がともに3倍程度増加し、それらの回復は主に樹冠の開空度や植物の被覆がない空間面積に依存することを示した。U谷の下層植生は今後さらに回復することが予想され、時空間的に不均一かつ漸次的に進行すると考えられる。そのため、多くの水質形成要因の中から下層植生の変化の影響を抽出するためには、空間的な不均一性を考慮に入れることのできる小集水域を含む全集水域で継続的に観測を行うことが望まれる。

3. 3. シカによる下層植生の喪失が渓流水質に与える影響

ササを含む下層植生が生態系の養分循環に重要な役割を果たすことが先行研究から明らかにされている。たとえばFUKUZAWA et al. (2006)は、北海道大学天塩研究林において、上層木(トドマツ, ミズナラ, シラカバ, ダ

表4. 各小集水域の渓流水質形成要因の寄与。
Table 4. Factors regulating streamwater chemistry among U2-5 and K2-5.

		U2	U3	U4	U5	K2	K3	K4	K5
土壌-基岩	soil-bedrock								
イオン交換反応	ion exchange reaction	・	・	-	+	・	-	-	+
風化反応	mineral weathering	・	・	-	・	・	・	・	+
植物	vegetation								
蒸発散	evapotranspiration	・	・	・	・	・	・	+	・
養分吸収	nutrient uptake	・	・	・	・	・	・	・	-
水文プロセス	hydrologic process								
地下水の寄与	groundwater contribution	・	・	-	・	・	・	・	+
酸緩衝能	acid buffering	・	・	-	+	・	-	-	・

+ 相対的に寄与の高い要因、- 相対的に寄与の低い要因

+ a relatively major contributing factor, - a relatively minor contributing factor to streamwater chemistry

ケカンバ等)の皆伐では溪流への NO_3^- 流出は観測されず、林床のクマイザサを筋刈りした際に NO_3^- 濃度の上昇が見られたことを報告した。またTAKAMATSU et al. (1997)は林床が各種のササで覆われた森林を対象とし、ササを通過する林内雨水質や、ササの葉、リターおよび土壌の元素を分析した結果、上層木の有無に関わらずササと土壌の間でK, Mg, Caが強く保持されることを示した。日本をはじめ、世界各地の伐採試験からは皆伐後の裸地に侵入する草本が生態系内の窒素保持に寄与し、窒素の流出を抑制することが示されている(生原ら, 1983; BORMANN and LIKENS, 1979; GHOLZ et al., 1985; ZAK et al., 1990; MOU et al., 1993; SMALL and MCCARTHY, 2005)。芦生研究林における過去の下層植生のバイオマス量や近年のシカの食害に伴うバイオマス変化についての記録はほとんどなく(石川・高柳, 2008)、下層植生が生態系全体のバイオマスや生産性に占める割合については不明な点が多い。シカの食害が甚大になる以前の芦生研究林の天然林や人工林の下層植生には、ササを中心とした多様な草本や木本の稚樹が現在よりも多く存在していたと考えられ、生態系の養分保持に寄与していたことが推察される。

一方、シカの食害が下層植生に与える影響にはバイオマスの減少だけでなく、不嗜好性植物が残されて生物多様性が低下することも挙げられる(ROONEY, 2001; 梶ら, 2006)。一般に同所的に見られる下層植生の多様性は、種間での養分獲得競争の結果、利用する養分の形態や利用期間を変えることで成立する。この概念は、生物多様性が生態系機能へ果たす役割の一つとして認識されており(LOREAU et al., 2001; WARDLE, 2002; LYONS et al., 2005; HOOPER et al., 2005)、生態系の養分保持能力を高く維持する要因のひとつであることが知られている(TheODOSE et al., 1996; MARSH et al., 2000; VAN RUIJVEN and BERENDSE, 2005; AUSTIN et al., 2006)。これらの研究から、林冠を構成する上層木のバイオマスに比べて下層植生はわずかであるが、多様な下層植生による養分吸収や養分利用特性が生態系全体の養分保持に果たす役割は非常に重要であるといえる。したがって、シカの過度な採食によって下層植生が十分成長できなかったり、多様性が維持できなかったりすると、下層植生が吸収・保持していた窒素が余剰となり、土壌から流出する可能性が考えられる(ROONEY, 2001; CÔTÉ et al., 2004; MCGRAW and FUREDI, 2005; FURUSAWA et al., 2005)。

芦生研究林の幽仙谷・上谷・下谷集水域において1990年から1991年に行われた水質調査では、渓流水の NO_3^- 濃度が0.004から0.009 meq L^{-1} であった(徳地ら, 1991; 辻, 1993)。同地点で2002年に採取された渓流水

の NO_3^- 濃度は1990-91年の2倍から3倍に上昇していた。さらに、2002年から2006年にかけては窒素降下物量に有意な変化が見られなかったのに対して、渓流水の NO_3^- 濃度は有意に上昇する傾向が示された(福島・徳地, 未発表)。これらのことから2002年以降何らかの原因によって生態系の窒素保持能力が低下していることが示唆される。U谷では防鹿柵の設置により下層植生のバイオマスや多様性が回復しつつあるため(阪口ら, 2008b)、シカの食害でササなどの下層植生が喪失して渓流水の NO_3^- 濃度が上昇したとするならば、今後U谷から流出する渓流水の NO_3^- 濃度が低下することが予測される。継続的に調査が行われれば、1990年から渓流水の NO_3^- 濃度が上昇した要因のうち、シカの食害による下層植生の消滅と、窒素降下物量の増加とを分離することが可能である。これにより、シカの食害が生態系機能全体に及ぼす影響を解明できるとともに、人為活動の影響が少ないとされる芦生の天然林で、大気降下物量と窒素飽和現象の関係を解くための重要なバックグラウンドデータが得られることが期待される。

謝辞

本研究を行うにあたり、京都大学大学院農学研究科森林生物学研究室の井上みずき博士、高柳敦講師からのご助言をいただきました。現地調査にあたっては森林育成学研究室の松山周平氏、阿部佑平氏、森林水文学研究室の大塚泉氏、総合人間学部の細川由貴氏、および芦生研究林森林環境研究チームの方々にご協力をいただきました。以上の方々に対し、厚く御礼申し上げます。本研究の一部は、21世紀COE「昆虫科学が拓く未来型食料環境学の創生」の若手研究者研究活動費(受給者 福島慶太郎)の経費を用いて行われた。

引用文献

- 1) 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: hypotheses revisited. *BioScience* 48: 921-934.
- 2) ABER, J. D., GOODALE, C. L., OLLINGER, S. V., SMITH, M.-L., MAGILL, A. H., MARTIN, M. E., HARLETT, R. A. and STODDARD, J. L. (2003) Is nitrogen deposition altering the nitrogen status of northeastern forests? *BioScience* 53: 375-389.
- 3) ÅGREN, G. I. and BOSATTA, E. (1988) Nitrogen saturation of terrestrial ecosystems. *Environ. Pollut.* 54: 185-197.
- 4) ASANO, Y., UCHIDA, T. and OHTE, N. (2003) Hydrologic and geochemical influences on the dissolved silica concentration

- in natural water in a steep headwater catchment. *Geochim. Cosmochim. Acta* 67: 1973-1989.
- 5) AUSTIN, A. T., SALA, O. E. and JACKSON, R. B. (2006) Inhibition of nitrification alters carbon turnover in the Patagonian steppe. *Ecosystems* 9: 1257-1265.
 - 6) BORMANN, F. H. and LIKENS, G. E. (1979) *Pattern and Process in a Forested Ecosystem*. 253pp. Springer-Verlag New York, Inc.
 - 7) CÔTÉ, S. D., ROONEY, T. P., TREMBLAY, J.-P., DUSSAULT, C. and WALLER, D. M. (2004) Ecological impact of deer overabundance. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35: 113-147.
 - 8) CUMBERLAND, S. A. and BAKER, A. (2007) The freshwater dissolved organic matter fluorescence-total organic carbon relationship. *Hydro. Process.* 21: 2093-2099.
 - 9) DAHLGREN, R. A. and DRISCOLL, C. T. (1994) The effects of whole-tree clear-cutting on soil processes at the Hubbard Brook Experimental Forest, New Hampshire, USA. *Plant Soil* 158: 357-374.
 - 10) DRISCOLL, C. T., LAWRENCE, G. B., BULGER, A. J., BUTLER, T. J., CRONAN, C. S., EAGAR, C., LAMBERT, K. F., LIKENS, G. E., STODDARD, J. L. and WEATHERS, K. C. (2001) Acidic deposition in the northeastern United States: sources and inputs, ecosystems effects, and management strategies. *BioScience* 51: 180-198.
 - 11) DITTMAN, J. A., DRISCOLL, C. T., GROFFMAN, P. M. and FAHEY, T. J. (2007) Dynamics of Nitrogen and Dissolved Organic Carbon at the Hubbard Brook Experimental Forest. *Ecology* 88: 1153-1166.
 - 12) 福島慶太郎・徳地直子 (2008) 皆伐・再造林施業が溪流水質に与える影響 —集水域単位で林齢の異なるスギ人工林を用いて—. *日林誌* 90. 6-16.
 - 13) FUKUZAWA, K., SHIBATA, H., TAKAGI, K., NOMURA, M., KURIMA, N., FUKAZAWA, T., SATOH, F. and SASA, K. (2006) Effects of clear-cutting on nitrogen leaching and fine root dynamics in a cool-temperate forested watershed in northern Japan. *For. Ecol. Manage.* 225: 257-261.
 - 14) FURUSAWA, H., HINO, T., KANEKO, S. and ARAKI, M. (2005) Effects of dwarf bamboo (*Sasa nipponica*) and deer (*Cervus Nippon centralis*) on the chemical properties of soil and microbial biomass in a forest at Ohdaigahara, central Japan. *Bull.FFPRI* 4: 157-165.
 - 15) GOHLZ, H. L., HAWK, G. M., CAMPBELL, A., CROMACK, K. Jr. and BROWN, A. T. (1985) Early vegetation recovery and elemental cycles on a clear-cut watershed in western Oregon. *Can. J. For. Res.* 15: 400-409.
 - 16) GOODALE, C. L., ABER, J. D. and McDOWELL, W. H. (2000) The long-term effects of disturbance on organic and inorganic nitrogen export in the White Mountains, New Hampshire. *Ecosystems* 3: 433-450.
 - 17) 生原喜久雄・相場芳憲・日高壮一 (1983) スギ幼齢林内での雑草木の葉の分解と養分動態. *日林誌* 65. 237-242.
 - 18) HEDIN, L. O., ARMESTO, J. J. and JOHNSON, A. H. (1995) Patterns of nutrient loss from unpolluted, old-growth temperate forests: Evaluation of biogeochemical theory. *Ecology* 76: 493-509.
 - 19) HOOPER, D. U., CHAPIN, F. S. III, EWEL, J. J., HECTOR, A., INCHAUSTI, P., LAVOREL, S., LAWTON, J. H., LODGE, D. M., LOREAU, M., NAEEM, S., SCHMID, B., SETAELAE, H., SYMSTAD, A. J., VANDERMEER, J. and WARDLE, D. A. (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecol. Monogr.* 75: 3-35.
 - 20) HOOPER, R. P., CHRISTOPHERSEN, N. and PETERS, N. E. (1990) Modelling streamwater chemistry as a mixture of soilwater end-members - An application to the Panola Mountain catchment, Georgia, U.S.A. *J. Hydrol.* 116: 321-343.
 - 21) 石川麻代・高柳敦 (2008) 異なる光環境下における草本群落に対する防鹿柵の影響. *森林研究* 77. 「ニホンジカの森林生態系へのインパクト—芦生研究林」特集.
 - 22) 梶光一・宮木雅美・宇野裕之 編著 (2006) *エゾシカの保全と管理*. 247pp. 北海道大学出版会, 北海道.
 - 23) KAUFFMAN, S. J., ROYER, D. L., CHANG, S. and BERNER, R. A. (2003) Export of chloride after clear-cutting in the Hubbard Brook sandbox experiment. *Biogeochemistry* 63: 23-33.
 - 24) KAWASAKI, M., OHTE, N. and KATSUYAMA, M. (2005) Biogeochemical and hydrological controls on carbon export from a forested catchment in central Japan. *Ecol. Res.* 20: 347-358.
 - 25) KIRCHNER, J. W. (1992) Heterogeneous geochemistry of catchment acidification. *Geochim. Cosmochim. Acta* 56: 2311-2327.
 - 26) 木平英一・新藤純子・吉岡崇仁・戸田任重 (2006) わが国の溪流水質の広域調査. *水文誌* 36. 145-150.
 - 27) 京都大学フィールド科学教育研究センター (2007) 芦生研究林観測所. (第14回演習林気象報告. 63pp). 17-23.
 - 28) LIKENS, G. E. (1986) Acid rain and its effects on sediments in lakes and streams. *Hydrobiologia* 176-177: 331-348.
 - 29) LOREAU, M., NAEEM, S., INCHAUSTI, P., BENGTTSSON, J., GRIME, J. P., HECTOR, A., HOOPER, D. U., HUSTON, M. A., RAFFAELLI, D., SCHMID, B., TILMAN, D. and WARDLE, D. A. (2001) Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. *Science* 294: 804-804.
 - 30) LYONS, K. G., BRIGHAM, C. A., TRAUT, B. H. and SCHWARTZ, M. W. (2005) Rare species and ecosystem functioning. *Conserv. Biol.* 19: 1019-1024.
 - 31) MARSH, A. S., ARNONE III, J. A., BORMANN, B. T. and GORDON, J. C. (2000) The role of Equisetum in nutrient cycling in an Alaskan shrub wetland. *J. Ecol.* 88: 999-1011.
 - 32) MATSON, P., LOHSE, K. A. and HALL, S. J. (2002) The globalization of nitrogen deposition: Consequences for terrestrial ecosystems. *Ambio* 31: 113-119.
 - 33) MCGRAW, J. B. and FUREDI, M. A. (2005) Deer browsing and population viability of a forest understory plant. *Science* 307: 920-922.
 - 34) MOLVAR, E. M., BOWYER, R. T. and VAN BALLEMBERGHE, V. (1993) Moose herbivory, browse quality, and nutrient cycling in an Alaskan treeline community. *Oecologia* 94: 472-479.
 - 35) 守屋和幸 (2007) 画像計測処理システム, 京都大学情報学研究科.
 - 36) MOU, P., FAHEY, T. J. and HUGHES, J. W. (1993) Effects of soil disturbance on vegetation recovery and nutrient accumulation following whole-tree harvest of a northern hardwood ecosystem. *J. Appl. Ecol.* 30: 661-675.
 - 37) NEAL, C., REYNOLDS, B., NEAL, M., WICKHAM, H., HILL, L. and

- PUGH, B. (2003) The impact of conifer harvesting on stream water quality: a case study in Mid-Wales. *Water Air Soil Pollut Focus* 3: 119-138.
- 38) OHRUI, K. and MITCHELL, M. J. (1997) Nitrogen saturation in Japanese forested watersheds. *Ecol. Appl.* 7: 391-401.
- 39) OHTE, N., TOKUCHI, N. and SUZUKI, M. (1995) Biogeochemical influences on the determination of water chemistry in a temperate forest basin: Factors determining the pH value. *Water Resour. Res.* 31: 2823-2834.
- 40) PIATEK, K. B., MITCHELL, M. J., SILVA, S. R. and KENDALL, K. (2005) Sources of nitrate in snowmelt discharge: Evidence from water chemistry and stable isotope of nitrate. *Water Air Soil Pollut.* 165: 13-35.
- 41) QUALLS, R. G., HAINES, B. L., SWANK, W. T. and TYLER, S. W. (2002) Retention of soluble organic nutrients by a forested ecosystem. *Biogeochemistry* 61: 135-171.
- 42) REUSS, J. O. and JOHNSON, D. W. (1986) Acid deposition and the acidification of soils and waters. *Ecological studies*, vol 59. 119pp. Springer-Verlag New York, Inc.
- 43) ROONEY, T. P. (2001) Deer impacts on forest ecosystems: a North American perspective. *Forestry* 74: 201-208.
- 44) 阪口翔太・藤木大介・井上みずき・高柳敦 (2008a) 芦生上谷流域の植物多様性と群集構造 - トランセクトネットワークによる植物群集と希少植物の検出 - 森林研究 77. 「ニホンジカの森林生態系へのインパクト - 芦生研究林」特集.
- 45) 阪口翔太・藤木大介・井上みずき・高柳敦・藤崎憲治 (2008b) ニホンジカの過採食圧下で芦生天然林植生はどう変わったか - 大規模防鹿柵実験 1 年の効果とあわせて -. 第 55 回日本生態学会大会講演要旨集. 468.
- 46) SHIBATA, H., KURAJI, K., TODA, H. and SASA, K. (2001) Regional comparison of nitrogen export to Japanese forest streams. *TheScientificWorld* 1 (S2): 572-580.
- 47) SMALL, C. J. and MCCARTHY, B. C. (2005) Relationship of understory diversity to soil nitrogen, topographic variation, and stand age in an eastern oak forest, USA. *For. Ecol. Manage.* 217: 229-243.
- 48) SOULSBY, C., CHEN, M., FERRIER, R. C., HELLIWELL, R. C., JENKINS, A. and HARRIMAN, R. (1998) Hydrogeochemistry of shallow groundwater in an upland Scottish catchment. *Hydrol. Process.* 12: 1111-1127.
- 49) TAKAMATSU, T., KOHNO, T., ISHIDA, K., SASE, H., YOSHIDA, T. and MORISHITA, T. (1997) Role of the dwarf bamboo (*Sasa*) community in retaining basic cations in soil and preventing soil acidification in mountainous areas of Japan. *Plant Soil* 192: 167-179.
- 50) THEODOSE, T. A., JAEGER III, C. H., BOWMAN, W. D. and SCHARDT, J. C. (1996) Uptake and allocation of ^{15}N in alpine plants: implications for the importance of competitive ability in predicting community structure in a stressful environment. *Oikos* 75: 59-66.
- 51) 徳地直子・辻明子・岩坪五郎 (1991) 山地小流域における降水と流出水の水質. 京大演報. 63. 60-67.
- 52) 堤利夫 (1987) 森林の物質循環. 124pp. 東京大学出版会. 東京.
- 53) 辻明子 (1993) 森林生態系における土壌溶液の移動に伴う森林土壌中の物質移動. 京都大学修士論文. 68pp.
- 54) UCHIDA, T., ASANO, Y., ONDA, Y. and MIYATA, S. (2005) Are headwaters just the sum of hillslopes? *Hydrol. Process.* 19: 3251-3261.
- 55) VAN RUIJVEN, J. and BERENDSE, F. (2005) Diversity-productivity relationships: Initial effects, long-term patterns, and underlying mechanisms. *PNAS* 102: 695-700.
- 56) VITOUSEK, P. M. (1977) The regulation of element concentrations in mountain streams in the northeastern United States. *Ecol. Monogr.* 47: 65-87.
- 57) VITOUSEK, P. M. and HOWARTH, R. W. (1991) Nitrogen limitation on land and in the sea: How can it occur? *Biogeochemistry* 13: 87-115.
- 58) VITOUSEK, P. M. and REINERS, W. A. (1975) Ecosystem succession and nutrient retention: a hypothesis. *BioScience* 25: 376-381.
- 59) WARDLE, D. A. (2002) *Communities and Ecosystems: Linking the Aboveground and Belowground Components*. 392pp. Princeton University Press. U.K.
- 60) WOLOCK, D. M., FAN, J. and LAWRENCE, G. B. (1997) Effects of basin size on low-flow stream chemistry and subsurface contact time in the Neversink River watershed, New York. *Hydrol. Process.* 11: 1273-1286.
- 61) WOOD, E. F., SIVAPALAN, M., BEVEN, K. and BAND, L. (1988) Effects of stream variability and scale with implications to hydrologic modeling. *J. Hydrol.* 102: 29-47.
- 62) 湯本貴和・松田裕之 編 (2006) 世界遺産をシカが喰うシカと森の生態学. 212pp. 文一総合出版. 東京.
- 63) ZAK, D. R., GROFFMAN, P. M., PREGITZER, K. S., CHRISTENSEN, S. and TIEDJE, J. M. (1990) The vernal dam: plant-microbe competition for nitrogen in Northern hardwood forests. *Ecology* 71: 651-656.

(2008 年 3 月 26 日受理)