

森林生態系の物質循環および渓流水質からみた攪乱影響評価の可能性

誌名	森林立地
ISSN	03888673
著者名	福島,慶太郎
発行元	森林立地懇話会
巻/号	54巻2号
巻号補足	
掲載ページ	p. 51-62
発行年月	2012年12月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



森林生態系の物質循環および渓流水質からみた攪乱影響評価の可能性

福島慶太郎^{1,*}

¹京都大学フィールド科学教育研究センター

現在、日本の森林生態系は、人工林施業、食植生昆虫やシカによる植生の衰退、窒素飽和など、様々な攪乱にさらされつつある。これらの攪乱は多くの場合、渓流への硝酸態窒素の流出を招き、下流域生態系への影響が懸念される。すなわち、攪乱を受ける森林の管理と流域管理を一体で考える必要があり、攪乱に対する物質循環や渓流水質への影響評価が不可欠であるが、そのことが十分認識されているとは言えない。本稿では、森林生態系に加わる攪乱が物質循環・渓流水質に与える影響について、攪乱の種類ごとに、研究が先行している欧米の例と日本の現状についてレビューした。その結果、日本の場合施業の影響がより長期に及ぶこと、食植生昆虫による植生衰退は伐採よりも影響が低いとされるが、日本で集団枯死を招いているマツ枯れやナラ枯れは、伐採に匹敵する影響を及ぼす場合もあること、高木層よりもバイオマスが小さい下層植生であってもシカの過剰採食を受けることで硝酸態窒素の流出が増加する可能性があること、が示された。また、これらの攪乱に加え、大気窒素降下物量の増加にともなう窒素飽和現象も顕在化しつつあり、複数の攪乱が重複して発生し要因分離が困難になるケースも予測される。攪乱影響評価の上で最低限必要な指標として、渓流水中の硝酸態窒素濃度の季節変化や、集水域の窒素保持能力が挙げられる。硝酸態窒素流出の規定要因の解明のためには、植物の成長量や土壌での窒素無機化速度、土壌有機物の炭素・窒素比にも着目する必要がある。欧米とは気象条件や攪乱の頻度・規模が異なるため、日本の森林で大気-植物-土壌-渓流水一連の物質循環過程を対象として大規模操作実験および長期観測のデータを広域的にそろえ、知見を集約することのできる体制を整えることが喫緊の課題といえる。

キーワード：森林攪乱、森林施業、昆虫やシカによる採食、窒素飽和、硝酸態窒素

Keitaro Fukushima : Applicability of nutrient cycling and streamwater chemistry in forested ecosystems as an index of forest disturbance 54:51-62, 2012.

Recently, Japanese forests face various risks of disturbances, such as forest cutting for sustainable forest management, vegetation decline by herbaceous insects or deer, nitrogen saturation caused by increasing nitrogen deposition. These disturbances mostly induce hydrological loss of nitrate, which result in eutrophication in aquatic ecosystem downstream. Therefore forest managements to fulfill highly ecosystem functions should be considered along with watershed managements, and investigations into nutrient cycling and streamwater chemistry in forested ecosystems are necessary, but these are not recognized well in Japan. I reviewed the changes in nutrient cycling and streamwater chemistry caused by some forest disturbances and compared the northern American and European cases with Japanese cases. In Japanese forests, duration of forest cutting effect is longer, and the effect of insect herbivory is greater than overseas forests. Nitrate loss by deer overgrazing of understory vegetation may not be negligible regardless of much smaller biomass rather than that of canopy trees. In addition, nitrogen saturation grows increasingly apparent in some forests, which will make situations more complex. There are differences in climatic conditions, and frequency and magnitude of disturbance between Japan and northern America and Europe. To comprehend complicated disturbance effects on nutrient cycling and streamwater chemistry in Japanese forests, large-scale field experiment elucidating the effects of particular disturbance as well as long-term observations including not only streamwater but also air-plant-soil continuum are necessary. The seasonality and annual means of streamwater nitrate concentration and nitrogen retention rate in the watershed are prime indicators for evaluating forest disturbances and forest ecosystem functions.

Key word : forest disturbance, forest management, insect or deer herbivory, nitrogen saturation, nitrate

1. はじめに

森林生態系には、絶えず攪乱が加わり続ける。その規模は、樹木1本から数~数百haの広範囲まで様々であり、また自然枯死、自然火災や斜面崩壊、虫害などの自然攪乱に加えて、伐採や火入れといった人為攪乱など、攪乱の種類も様々である。攪乱が発生すると、そこにはこれまでの状態とは異なる空間が創出され、種々の木本実生や草本類など、先駆種が一時的に優占する。時折発生するこうした適度な攪乱が、森林の生物多様性を高く維持する重要な過程であることが指摘さ

れている(中規模攪乱仮説; Grime, 1973; Connell, 1978)。しかしながら、森林生態系における攪乱の役割は、単に森林の動態や更新、多様性の維持だけでなく、森林の生産性や土壌養分動態、渓流水質など、物質循環過程にも大きな影響を与える。Gorham *et al.* (1979)は、森林の成立過程における物質の移出入の変化について、1次遷移と2次遷移を比較した(図-1)。彼らの仮説によると、攪乱の発生によって一時的に生態系からの養分流出が増大するが、2次遷移の進行、すなわち森林植生の純生産量が回復するにしたがって流出量が減少し、純生産量がピークに達する時に流出量が最も少な

* 連絡・別刷請求先 (Corresponding Author) : 〒606-8502 京都市左京区北白川追分町 : Kitashirakawa-oiwake cho, Sakyo, Kyoto, 606-8502, Japan
E-mail : fmkitaro@kais.kyoto-u.ac.jp

¹ Field Science Education and Research Center, Kyoto University

(2012年9月6日受付, 2012年10月12日受理)

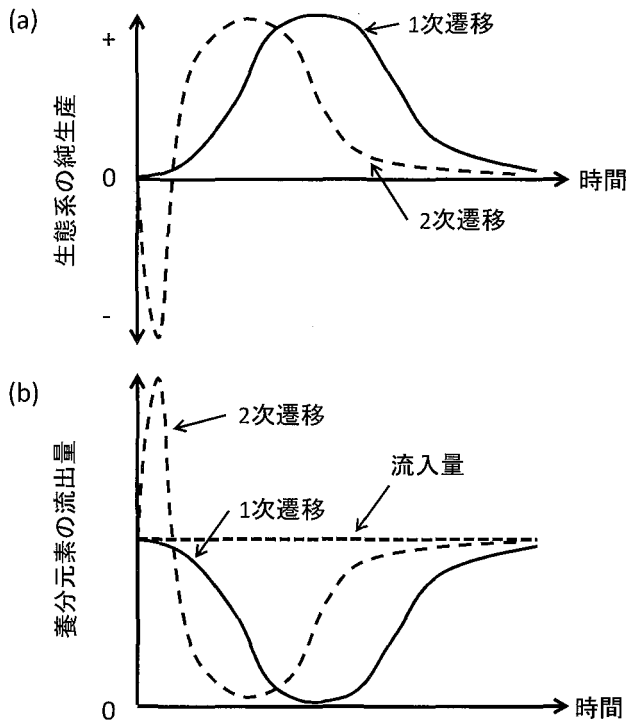


図1. 森林の1次遷移及び2次遷移における生態系の純生産(a), および養分流出量(b)の変化の模式図。Gorham *et al.* (1979)を改変。

くなる。その後、森林の成熟化によって一次生産が低下し、養分流出量が流入量と等しくなる、というものである。この仮説では、攪乱のインパクトとその後の2次遷移過程での物質循環の改変は、1次遷移に比べて大規模かつ短期間であることが明示されており、攪乱が物質循環研究においても極めて重要であるといえる (Odum, 1969; Bormann and Likens, 1979)。

一般に窒素が植物の一次生産の制限要因とされている多くの森林生態系では、植物と土壌間の内部循環系が創出する生態系の窒素保持能力に着目した研究が数多く行われている。窒素制限状態では、系外への窒素流出が低く抑えられるが、森林に攪乱が加わると、窒素の中でも特に硝酸態窒素 (NO_3^- -N) が流出することが広く知られている。攪乱による一時的な NO_3^- の流出は、森林生態系における窒素制限状態を維持する上で重要なプロセスであると考えられている (Aber *et al.*, 1998; Houlton *et al.*, 2003; McNeil *et al.*, 2007)。しかしその一方で、水中の植物プランクトンの資源でもある NO_3^- が河川に多量に流出すると水域生態系の富栄養化を招き、止水域におけるアオコの発生や沿岸域における赤潮の発生など、水資源の悪化や水産資源の損失に直結する。そのため、環境省では生活環境の保全に関する環境基準として、湖沼などの止水域では全窒素濃度 (NO_3^- -N, アンモニア態窒素 (NH_4^+ -N), 有機態窒素すべてを含んだもの) で 1.0 mgN/L と定められている。また、人間が多量の NO_3^- を摂取すると健康被害を招くことが知られており、特に乳幼児はメトヘモグロビン血症を発症して、最悪の場合死に至る。そのため

WHOや日本の飲用水質基準では、 NO_3^- の濃度上限値が 50 ppm (NO_3^- -Nで 10 mgN/L) と決まっており、水源から取水した溪流・河川水質の管理・処理が行われている (藪崎, 2010)。

日本の場合、森林が国土の7割を占め、なおかつほとんどの水源域が森林で覆われているため、森林溪流の水質形成、特に NO_3^- の流出に関する情報は極めて重要であるといえる。最近日本の森林では、森林・林業再生プランで推奨されている木材資源利用の促進に向けた伐採の他、マツ枯れ・ナラ枯れといった虫害、シカによる植生衰退、窒素降下物量の増加にともなう窒素飽和問題が急浮上している。これらの森林攪乱に起因する景観の変化はいずれも各地域で広域に渡り、短期間のうちに拡大していることが共通している。多地点で NO_3^- 流出が増加することにより、森林溪流の水質への影響はおろか流域全体へ影響が及び、河川水質の悪化や湖沼・沿岸域の富栄養化が懸念される。下流では、農耕地や市街地から高濃度の NO_3^- が排出される可能性が高いため、それらを希釈する役割を果たす森林溪流中の NO_3^- 濃度は、生活環境基準の 1.0 mgN/L を大きく下回ることが望ましい。したがって、渓流水質形成を含む森林生態系機能の保全に向けた森林管理方法の策定と普及が急務であるといえる。ところが、実際の森林生態系の管理においては、天然林では森林の動態や生物多様性が、人工林では加えて施業の作業効率が議論の中心であって、森林攪乱に対する物質循環や渓流水質にまでその関心が及んでいるとは言い難い (長池, 2002)。森林の生態系機能、公益的で多面的な機能の保全が叫ばれている一方で、限定的な指標でしか日本の森林生態系が評価されていないのは、物質循環や渓流水質形成に対する認識が十分でないからかもしれない。本稿では、まず、森林生態系に加わる攪乱が物質循環や渓流水質に与える影響について、世界で行われてきた研究例と日本での現状を、攪乱の種類ごとに整理する。そして、日本の森林生態系に加わる攪乱の影響評価の指標として物質循環や渓流水質を用いていくための、今後の課題と展望を議論する。

2. 森林施業による攪乱

木材は、古くから資源として非常に重要であり、赤道直下の熱帯雨林から亜寒帯の針葉樹林に至るまで、世界的に大多数の森林が伐採の経験を経ている。日本もまた同様であり、針葉樹人工林では植林や間伐といった育林のための施業や主伐など、広葉樹林では薪炭利用といったように、かなりの面積にわたって長期に攪乱を受けてきた。

森林の皆伐による渓流水質の変化に関しては、1967年に北米のHubbard Brook実験林で行われた皆伐試験を端緒に、世界各地で実験・検証されてきた。その多くの研究例から、皆伐によって渓流水への硝酸態窒素の流出が増加することが報告されている (Bormann and Likens, 1979; Feller, 2005; Gundersen *et al.*, 2006)。この理由として、地上部植生が伐採されて窒素の吸収がなくなるだけでなく、土壌中での窒素の動態が変化することも挙げられる。つまり、伐採前から土壌に存在する有機物や、伐採によって大量に供給される枝条が、

直達日射の増加による土壌温度や水分条件の変化を受けて、分解が進む。その過程で有機態窒素が分解されて $\text{NH}_4^+\text{-N}$ が生成され、さらに $\text{NO}_3^-\text{-N}$ まで硝化作用が進行して余剰の NO_3^- が土壌から溪流へと流出する。また、風化の進んだ地域では、硝化が進行する際に放出されるプロトン(H^+)が、土壌で十分中和されずに土壌および溪流の酸性化を招く。このような地域での皆伐は、酸性化によって生物に有害な Al^{3+} の流出が起こり、河川水中のサケ科魚類の死亡率が上昇することも報告されている(Baldigo *et al.*, 2005)。

伐採後の土壌での硝化プロセスは、土壌タイプや植生、斜面位置、水文条件や伐採後の気象パターンなどによって左右される(Vitousek *et al.*, 1982; Kreuzweiser *et al.*, 2008など)。そのため、皆伐後に渓流水へ流出する NO_3^- の量やタイミング、及び植生回復にともなう NO_3^- の逓減パターンは、場所による違いが大きい。図-2に、福島(2012)をもとに各地での皆伐後の NO_3^- 流出パターンの比較を示した。これによると、皆伐から NO_3^- 濃度がピークに達するまで時間と回復にかかる時間との間には明瞭な関係は認められず(図-2a)、また回復時間はピーク時の NO_3^- 濃度の高低や皆伐前の濃度にも無関係であるといえる(図-2b)。ただ、日本では、欧米の結果に比べて皆伐後の NO_3^- 濃度上昇幅が小さいものの、皆伐の影響が継続する時間が長い傾向が認められ(図-2a)、皆伐後の渓流水 NO_3^- 濃度の変化パターンには地域性が強く見られるものと考えられる。Ohte *et al.* (2010)は、欧米と日本における森林溪流の NO_3^- 濃度形成要因を比較検討した。その中で、夏季に降水量の多い気象や急峻な地形が特徴的な日

本では、渓流水の NO_3^- 濃度形成において、植物と土壌間の内部循環系での生物的要因だけでなく、土壌中に存在する NO_3^- がいかんして溪流に至るのか、すなわち水文過程も制御要因として重要であることが指摘されている。このことから、皆伐後の NO_3^- 濃度の変化には、植生の吸収や土壌での窒素形態変化といった生物的要因に加えて、土壌中に存在する NO_3^- の降雨流出応答(Oda *et al.*, 2011)や滞留時間(大手, 2006; Katsuyama *et al.*, 2008)などの物理環境要因を考慮する必要があり、欧米の伐採試験結果を日本にそのまま適用して解釈できない。

むしろ、皆伐後にピークに達した NO_3^- 濃度が、その後次第に低下していく過程には、植物による窒素吸収の回復が重要であることは言うまでもない。これまでの研究から、若齢林よりも極相に近い高齢林・成熟林で NO_3^- の流出が多くなる現象が報告され、高齢化による植生の窒素吸収量の減少が原因であることが指摘されている(Vitousek and Reiners, 1975; Goodale *et al.*, 2000; Latty *et al.*, 2004)。ただ、森林の成立過程において、植生の窒素吸収量が集水域の窒素保持能力と常に正の相関関係であるとは限らない。なぜなら、森林生態系における窒素保持には、植物による吸収だけではなく、粘土鉱物への保持や土壌微生物への保持など、土壌中の複雑なプロセスも含まれるからである(Perakis *et al.*, 2005; Castellano *et al.*, 2012; Templer *et al.*, 2012)。奈良県に位置する、皆伐直後から90年生まで林齢の異なるスギ人工林集水域が隣接して存在する試験地において、集水域に植栽されたスギの林齢と NO_3^- の流出量、及び植物-土壌間の窒素内部循環量

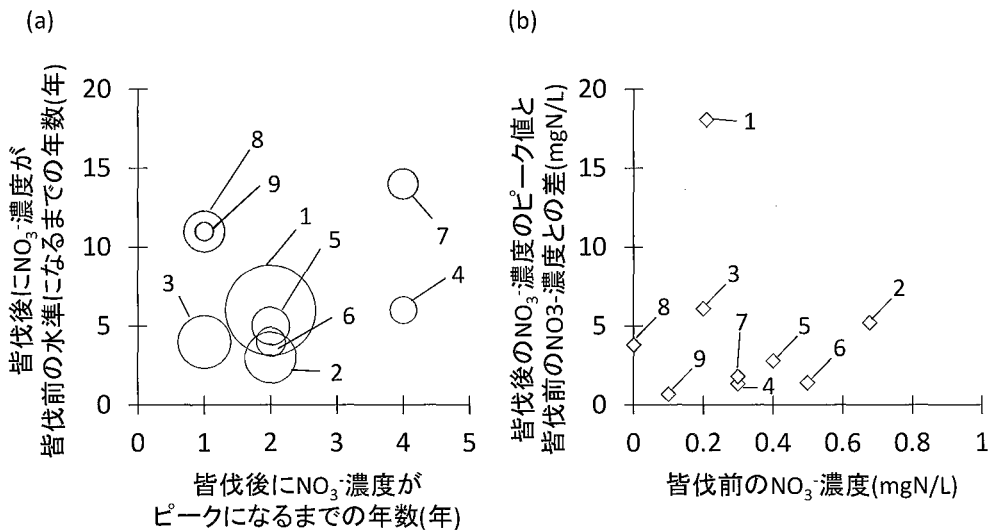


図-2. (a) 森林の皆伐によって、渓流水の NO_3^- 濃度がピークになるまでに経過した年数と、皆伐後に NO_3^- 濃度が皆伐前の水準に回復するまでに経過した年数との関係

円の大きさは、ピーク時の NO_3^- 濃度の相対値を示す。

(b) 森林の皆伐前の NO_3^- 濃度と、皆伐後の NO_3^- 濃度のピーク値と皆伐前の NO_3^- 濃度との差

数字は調査地点を示しており、1:北米Hubbard Brook実験林#2 (Bormann and Likens, 1979), 2:同実験林#101 (Hornbeck *et al.*, 1987), 3:同実験林#5 (Dahlgren and Driscoll, 1994), 4:北米Narrows Mountain Brook実験林(Jewett *et al.*, 1995), 5:イギリスPlynlimon A4 (Reynolds *et al.*, 1995), 6:同south2Hore (Neal *et al.*, 2003), 7:奈良県護摩壇山試験地(福島・徳地, 2008a), 8:千葉県袋山沢(Oda *et al.*, 2011), 9:滋賀県高島市(Kunimatsu *et al.*, 2003; 國松ら, 私信)の結果。福島(2012)をもとに作成。灰色は日本の結果(7, 8, 9)を示す。

との関係を解析した(Fukushima *et al.*, 2009; Tateno *et al.*, 2009; Fukushima *et al.*, 2011)。その結果、皆伐直後からスギの1次生産が最大となる30年生までは、NO₃⁻流出とスギの成長が負の相関を示し、スギの窒素吸収の回復が集水域の窒素保持に最も重要な要因であることが示された。その後、スギの一次生産量が林齢とともに減少傾向を示し、森林からのNO₃⁻流出が増加すると予想されたが、実際はほぼ変わらず推移した。このとき、スギの窒素吸収量が年々減少したのに対して、土壌有機物層及び表層の鉱質層への窒素蓄積が増加傾向を示した。すなわち、若齢のスギ人工林では植生の吸収が集水域の窒素保持に重要な要因であるのに対し、高齢林では土壌への窒素保持がより重要となることが示唆される。また、このことは同時に、90年を経過したスギ人工林でもなお窒素保持能力が高く維持されることも意味する。

Templer *et al.* (2012)は、土壌への窒素保持を決定づける最も重要な要因は土壌有機物の炭素：窒素比(C:N比)であり、従属栄養の土壌微生物のエネルギー源となる“labile”なCを多く含む土壌ほど、土壌への窒素保持が高まることを示した。また、森林の成熟化にともない、土壌有機物に占める難分解性画分の比率が次第に高まり、この画分に含まれる窒素が土壌中に長く保持される可能性も指摘されている(Hättenschwiler and Vitousek, 2000)。すなわち、土壌の窒素保持容量は、炭素の量や質と密接に関係するものであり(Currie, 1999)、labile Cや難分解性Cの供給・生成と分解・流亡の速度が、土壌の窒素保持容量を規定するものと考えられる。土壌の窒素保持におけるこうした生物的要因と非生物的要因の相対的な重要性については未解明な部分が多く残されている(Lovett and Goodale, 2011; Castellano *et al.*, 2012)。攪乱やその後の森林の成立過程における窒素循環や窒素流出の変化を明らかにしていくうえで、土壌の炭素動態と合わせて検討していく必要があるといえる。

それでは、地上部全てを伐採する皆伐ではなく、間伐の場合はどうであろうか。間伐によって渓流水のNO₃⁻濃度の上昇がみられたとする先行研究が多く存在するが、間伐の方法や強度によってインパクトが大きく異なっていた。“selective cutting”や“thinning”という、いわゆる抜き切りで行われる間伐では、本数で40%伐採の場合(Bäumler and Zech, 1999)や胸高断面積合計で30%伐採の場合(Weis *et al.*, 2001; 福島・徳地, 2008a)、幹材積で33%の場合(Rahman *et al.*, 2006)であっても、渓流水のNO₃⁻濃度上昇は未伐採区と比べてほとんど変わらないことが示されている。間伐後、残存木の成長量や養分状態が向上することで渓流へのNO₃⁻流出を免れているのだろう(Carlyle, 1995; Thibodeau *et al.*, 2000; Gundersen *et al.*, 2006; Inagaki *et al.*, 2008)。一方、“partial clearcut”, すなわち部分皆伐の場合、抜き切りに比べて渓流水への影響が大きい。世界各地で行われた面積率18~75%の部分皆伐の結果をレビューした福島(2012)によると、いずれも伐採前に比べて伐採後1~3年でNO₃⁻濃度が2倍以上上昇した。北米のCatskill MountainにおいてSiemion *et al.* (2011)は、皆伐面積率と渓流水のNO₃⁻濃度上昇とは正の相

関関係を示すが、ある一定面積以上皆伐すると急激にNO₃⁻濃度が上昇することを指摘した。Siemion *et al.* (2011)の場合、40~68%以上皆伐を行うと飲用水の基準を超えるNO₃⁻濃度が検出されたとしている。

また、伐採時に地上にたまる枝条をそのまま残すか、持ち出すか、という点も、伐採攪乱後の物質循環の変化に重要な影響を与える。木材資源のエネルギー利用を急速に進めている北欧では、伐採枝条などもすべて収穫してチップなどに加工される。その際、枝条に含まれていた養分が持ち出されることで、残存木の成長が悪くなることが報告されている(Helmisaari *et al.*, 2011)。オーストラリアでの研究例では、伐採枝条を残しても伐採時の窒素流出は免れないが、伐採後の植生回復のための養分として枝条が重要な役割を果たすことが指摘されている(O'Connell *et al.*, 2004)。そのほかにも、伐採による渓流水質への影響を抑制する方法として、河畔部の植生を保全してバッファゾーンを設定することも知られており(Norris, 1993)、最適なバッファゾーンの設定に向けた研究が海外で多数行われている(Polyakov *et al.*, 2005; Gundersen *et al.*, 2006)。林内の道路敷設による養分や土砂の流出に関する研究も海外で先行しており、渓流を林道が横断することによって渓流水質の悪化や土砂災害の発生を招く危険性が指摘されている(Webster *et al.*, 1992; Grayson *et al.*, 1993; Sidle and Ziegler, 2012)。このように、欧米では、伐採を含む種々の森林管理方法が物質循環や渓流水質に与える影響を丁寧に調べ、その要因を明らかにするとともに、影響をより低くするための施業方法を模索し続けている(Aust and Blinn, 2004; Gundersen *et al.*, 2006; Tremblay *et al.*, 2009; Siemion *et al.*, 2011; Wall *et al.*, 2012)。

一方、日本では2010年に森林・林業再生プランがスタートし、主に人工林を対象として森林施業の仕組みや方法が抜本的に見直された(林野庁, 2011)。その中では、間伐の推進と間伐材の利用促進、及び施業効率化を図るための高密度路網整備が新たな取り組みとして掲げられ、想定される成果として、低炭素社会の創出や山村活性化に加えて、森林の多面的機能の発揮も挙げられている。森林の多面的機能の中には、土壌養分保持や渓流水質形成・浄化の機能も含まれる(津脇・高山, 2006)。適正な森林管理の実施を目的として、1990年代に日本でも森林認証制度が導入され、その管理基準の中に、生物多様性と渓流水質の保全を図るために溪流沿いにバッファゾーンを設置することが挙げられている。施業の際に渓流水質にも意識を向けられることは非常に重要であるが、バッファゾーンと渓流水質に関する定量的な研究成果が十分でなく、目的に適う数値が具体的に決められているわけではない(徳地ら, 2011)。群馬県で行われた浦川ら(2005)の研究では、集水域内のスギ・ヒノキの18%を皆伐し、渓流水のNO₃⁻濃度が2倍以上上昇した。ここでは、溪流沿いの斜面下部を伐採しており、斜面上部で伐採すればその影響はより小さかったものと考えられる。

河畔林の保全に加えて、溪流を横断する林道の敷設や、溪流への伐採残渣の投下といった伐採以外の種々の森林管理過

程に関しても、物質循環や渓流水質に与える影響を示した研究例が無く、影響の程度や継続時間など不明な点が数多く残されている(柴田ら, 2009; 徳地ら, 2011)。既に実際の現場では、高密度な路網が敷設され始め、高度な林業機械が入って皆伐や搬出間伐が行われている。また、間伐といっても群状間伐や機械的な列状・帯状間伐等、事実上部分的に皆伐を行っている森林もしばしば見受けられる(作田ら, 2009; 林野庁, 2011)。特に斜面下部や溪流をまたぐような範囲で部分皆伐が行われた場合、渓流水質への影響が強く懸念される。

森林の生態系サービスの中で“供給サービス”にあたる森林資源の利用は、物質循環や渓流水質をはじめとする一部の“基盤サービス、調整サービス”とトレードオフの関係にある。生態系サービス間のバランスポイントを探し、強く望まれている森林の生態系サービスを重視した森林施業を実現していくために、森林施業と物質循環・渓流水質に関する知見の収集が喫緊の課題であり、現在すでに人工林で広く行われている施業に反映させていかななくてはならない。

3. 自然発生による攪乱

3.1 食植生昆虫による森林の衰退

通常森林では、植食性昆虫や動物による植生の採食量はわずかであり、物質循環においてその量は無視される場合が多い。しかし、時折食植生昆虫や病原菌を媒介する昆虫が大発生し、森林植生が衰退することがある。一度このような植生衰退が起こると、物質循環の変化を介して渓流水に NO_3^- が流出する可能性が考えられる。北米アパラチア山脈に位置するCoweeta水文試験地におけるシヤクガ科の幼虫(Swank *et al.*, 1981)や、シェナンドー国立公園におけるマイマイガ(Webb *et al.*, 1995)の大発生の際には、渓流水中の NO_3^- 濃度の上昇が見られた。このような虫害による攪乱は、渓流水中の NO_3^- 濃度に森林伐採と同様な変化を与える。しかしながら、攪乱によって変化する物質循環過程を丁寧にみると、虫害の方が伐採よりも渓流水に与える影響がより小さいものと考えられる。たとえば、虫害発生時には食べ残しや糞などが混在するフラスが土壤に添加され、窒素循環に影響を与える。Frost and Hunter (2005)は、虫害によって植物の窒素吸収が低下する一方で、食植生昆虫によって排出されたフラス中の窒素の一部が、土壤で無機化された後、植物が再吸収して樹体内に保持されたことを示した。また、残りの大部分は土壤に有機態として蓄積され、フラスの効果によって系外に流亡する窒素はわずかであったとした(Frost and Hunter, 2005)。虫害にも発生頻度や規模において様々なパターンがあるが、一般的に昆虫の生活環は森林生態系内で閉じており、バイオマスの収奪や土壤の物理的攪乱をともなう伐採とは窒素循環系への影響が大きく異なる。Lovett *et al.* (2002)も指摘するように、虫害は生態系内での窒素の“再分配”であり、生態系内に窒素が保持され続ける傾向が、伐採時に比べて強い。また、食植生昆虫による採食によって枯死に至ることは少なく、被害木であっても再び展葉することができることも伐採よりも影響が低い要因の一つである。

日本では、1970年代後半にマツがマツノマダラカミキリの媒介するマツノサイセンチュウによって次々に枯死する現象が見られ、現在北海道を除いたほぼ全国で発生している。また、カシノナガキクイムシによるナラ類の集団枯死も1980年代から始まり、現在、中国・関西・東海地方や北陸・東北地方で急速に拡大している。ここに挙げたマツ枯れやナラ枯れは、森林に優占する特定の樹種(アカマツやコナラ、ミズナラ)が枯死する現象であり、先に見た食植生昆虫による虫害とは、比較的短期間のうちにまとまった範囲で枯死に至る点で異なる。Ohte *et al.* (2003)は、滋賀県で発生したマツ枯れによって渓流水中の NO_3^- 濃度が上昇したことを示し、その要因として、マツ枯れによる植生の養分吸収が減少したことに加えて、土壤に供給された枯死リターが夏季に分解・無機化されて、土壤に残った余剰の NO_3^- -Nが溪流に流出したことを挙げた(Ohte *et al.*, 2003; Tokuchi *et al.*, 2004)。そして、その後の継続的な観測の結果、10年以上もマツ枯れの影響が続いた(Tokuchi *et al.*, 2012)。また、滋賀県高島市におけるコナラ二次林で発生したナラ枯れでは、流域の約30%のバイオマスが数年の間に枯死し、渓流水中の NO_3^- 濃度上昇が5年以上にわたって見られた。 NO_3^- 濃度の上昇レベルは、隣接するコナラ二次林の集水域を皆伐した際とほぼ同等であり、ナラ枯れによる水質悪化が懸念される(國松ら, 私信)。

このように、昆虫を介した植生の集団枯死は、単なる虫害による植生衰退と比べて攪乱後の物質循環への影響の度合いが大きいといえる。しかしながら、日本ではマツ枯れやナラ枯れの発生メカニズムに関する研究が先行しているものの(二井ら, 2012)、物質循環や渓流水への影響を明らかにした研究は極めて限定的である(Tokuchi *et al.*, 2012)。マツ枯れやナラ枯れは、今なお拡大傾向を示しており、それらの防除を進める一方で、物質循環への影響も早急に把握しなくてはならない。その際、マツ枯れやナラ枯れによるインパクトは、マツやナラ類の地上部バイオマス全体に占める割合や、サイズや樹齢の構成など、森林によって様々であると考えられる。特にナラ枯れのケースでは、胸高直径の大きいものがカシノナガキクイムシの攻撃を受けやすいことが報告されている(Yamasaki and Futai, 2008)。したがって、マツ枯れやナラ枯れによる物質循環や渓流水質の影響を把握するためには、単に発生情報だけでなく、植生情報も合わせたデータ収集が必要である。

3.2 大型草食動物、とくにシカによる植生衰退

大型の草食哺乳類が個体数を増やし、森林の下層植生を過剰に採食する現象が、世界各地で報告されている(Rooney, 2001; Côté *et al.*, 2004; Bardgett and Wardle, 2010)。採食圧の高まりにともなって、森林林床が裸地化したり、草食動物の不嗜好性種が優占して植生が単純化したりするなど、不可逆的な生物多様性の損失を引き起こすことが懸念されている(Rooney, 2001; Suzuki *et al.*, 2008; Randall and Walters, 2011)。そして、単に生物多様性の減少にとどまらず、生食・腐食連鎖や生物間相互作用を通じて、森林の物質循環や

渓流水質にも影響が及ぶものと考えられる (Rooney, 2001; Côté *et al.*, 2004; McGraw and Furedi, 2005; Bardgett and Wardle, 2010)。また、草食動物の場合、嗜好性種を継続的に採食するため、一時的な食植生昆虫の大発生とは異なり、植生の衰退や多様性の低下が起こりやすいだろう。

Ritchie *et al.* (1998) は、植物が採食された際、生態系内の窒素循環の変化に二つのパターンが存在することを示した。一つは、リターよりも養分含有量の高い食べこぼした緑葉や糞尿が土壌に加わることで、土壌の養分可給性が上がり、採食に耐えて残った植物の生産性が向上するものである。もう一つは、養分含有量の高い植物が食べ尽くされ、養分が少なく被食防御物質を保有する植物が残り、そのリターの分解性が低いことから土壌への養分可給性が低くなって植物の生産性が下がるものである。採食を受けた生態系の物質循環がどちらのパターンに向かっていくかは、採食の程度だけで決定されず、土壌の養分可給性の規定要因、すなわち土壌に供給される有機物(緑葉、リター、糞尿など)の量や質に強く依存するといえる。そして、それらは、被食防御に対する応答や再生能力といった植物の種特性と、歩行による土壌の踏み固めの程度や排出される糞尿の分布様式などに関わる動物の生活・行動様式の双方によって特徴づけられる (Bardgett and Wardle, 2010)。加えて、下層植生に対する上層木のバイオマスや生産性の比率が高ければ採食の影響が緩和され、また、高温多雨な気候条件であるほど有機物の分解速度が高く、系外への養分流出を招く可能性が高まるなど、森林タイプによっても影響の度合いが大きく異なることが予想される。したがって、大型動物による下層植生の採食が物質循環に与える影響を一般化していくためには、森林のタイプと構成種、及び草食動物の構成種ごとに、採食圧と土壌可給態養分の動態との関係を整理していくことが望まれる。

また、生物多様性と物質循環の関係にも注意しなくてはならない。植物種ごとに光や水、養分などの資源利用効率が異なることで多種共存を可能にしている。すなわち、生物多様性が高いほど、生態系の生産性の向上すなわち養分の保持効率の上昇につながるということが指摘されている (van Ruijven and Berendse, 2005; Isbell *et al.*, 2011)。下層植生の採食によって、不嗜好性種のみが優占する生物多様性の乏しい状態に陥ると、たとえ植生衰退前の状態とバイオマスが等しくても、養分保持能力が劣り、 NO_3^- -Nなどの養分物質の流出の増加を招くことが考えられる。

日本では、20世紀後半になって各地の森林でニホンジカの個体数の増加、生息地域の拡大とともに下層植生の過剰な採食が問題視されてきた (Suzuki *et al.*, 2008; Takatsuki, 2009; 田村, 2010; Fujiki *et al.*, 2010)。そこで森林生態系を保全するために、様々なシカの管理対策が立てられているが、いずれも植物の種多様性や被度といった直接的な指標を保全基準としており、相互作用系を介した生態系機能全体までを十分に評価できていないのが現状である (梶ら, 2006; 湯本・松田, 2006)。

そもそも森林生態系において下層植生は、林冠を形成する

木本植物と比べてバイオマスが少なく、物質循環に果たす役割としてはあまり着目されてこなかった。しかし、下層植生の特徴として、ギャップ下にいち早く高密度に存在でき、また木本植物が生息できないような溪流沿いや湿地・土砂堆積地等にも生息できる点が挙げられる。また、クローナル植物であるササが、地下茎ネットワークを介して林床一面を広く高密度に覆っている地域もある。Gilliam (2007) は、下層植生が土壌形成や養分保持など、生態系機能の発現に重要な役割を担う可能性を指摘している。下層植生のバイオマスは高木層に比べて小さいものの、下層植生がそっくり無くなってしまった時、下層植生が循環・保持していた窒素が木本植物に吸収されずに、一部系外へと流出するものと考えられる。

Furusawa *et al.* (2011) は、大台ヶ原に設定されたシカ排除区内外で土壌の窒素動態を調べた。シカ排除によって下層植生であるササのバイオマスが回復し、回復したササのリターによる土壌への窒素還元量が、非排除区におけるリター及び糞尿による窒素還元量の2倍となったことを示した。ただし土壌の窒素無機化速度への影響は検出されず、高木層のリターの影響やリターと糞尿の分解のしやすさの違いがその原因であるとしている。ここでは、下層植生による窒素吸収量や土壌根圏外への窒素溶脱量など、窒素動態について明らかにされていない点が多い。しかしながら、ササが回復途上であることや、土壌に供給されたリターの分解初期には窒素の取り込み(不動化)が起こり、その後に窒素の無機化に至ることを考えると、窒素無機化速度や溶脱量が今後変化していくことが示唆される。京都府芦生では、ススキ草原とコナラ林下にシカ排除柵を設置し、5年経過後に柵内外の土壌窒素動態を調べた。その結果、ススキ草原でもコナラ林でも土壌無機化・硝化速度に大きな違いはないものの、 NO_3^- の現存量が柵外で有意に高い結果となり、下層植生による NO_3^- 吸収が生態系の窒素保持に重要であることが示唆された(石井・福島, 私信)。また、同じ京都府芦生の冷温帯針広混交林において、集水域全体をシカ排除柵で囲んだ試験区と、シカによる採食が続く対照集水域とで渓流水質を比較した結果からは、柵設置後、下層植生の回復にともなう窒素吸収量の増加によって、渓流水中の NO_3^- 濃度が徐々に低下することが示されている(福島・徳地, 2008b; 岩井・福島, 私信)。このように、日本各地で深刻化しているシカによる下層植生の量的・質的改変は、物質循環や渓流水質に少なからず影響を与える可能性がある。シカ排除柵を用いた植生回復試験は全国各地で行われているので、植生調査と合わせて物質循環調査も行い、シカによる下層植生の変化と物質循環に関するデータを蓄積していくことが急務である。そして、森林生態系の保全に向けて、物質循環や渓流水質の視点からシカの適正管理を検討していく必要がある。

4. 窒素降下物の影響下での複合的な攪乱影響

ここまで、森林施業、食植生昆虫や大型草食動物による植生衰退が、森林生態系の物質循環を変化させ、多くの場合に渓流水の NO_3^- 濃度が上昇することを示した。このような一

時的な森林攪乱に加え、近年の地球温暖化や大気窒素降下物量の増加といった、中長期的な事象も森林の物質循環や渓流水質に大きな影響を与える (Vitousek *et al.*, 1997)。窒素降下物量の増加は、化石燃料の使用や化学肥料の施用による反応性の高い窒素が大気に供給されることでもたらされる。生態系の窒素保持能力を上回る窒素が降下すると、本来窒素制限状態である森林生態系が“窒素飽和”状態に変わり、渓流水の NO_3^- 濃度が上昇する (Aber *et al.*, 1998, Stoddard, 1994)。人為的な要因が加わって森林から窒素が流出するという点で、窒素飽和も森林生態系に加わる人為的攪乱であるといえよう。これからさらに地球規模で人口が増加し、食料・エネルギーが大量に生産・消費される過程で、大気からの窒素降下量が増え、窒素飽和に至る森林が今後ますます増えていくことが予想されており、日本も例外でない (Ohri and Mitchell, 1997; Galloway *et al.*, 2004)。窒素飽和の拡大を新たな森林生態系の攪乱として位置付け、今後の森林生態系管理の中で解決していく必要がある (徳地ら, 2011)。

これまで示した森林生態系の攪乱が個々に起こる例は僅少であり、多くの場合、複合的・併発的に発生する。ここに、攪乱と物質循環や渓流水質との関係解釈の難しさがある。たとえば、地球温暖化や気候変動にともなって物質生産や物質循環が変化すると同時に、新たな虫害の発生や、積雪深減少によるシカの増加が原因で植生の衰退が拡大するなど、異なる攪乱が同期的に発生するとともに、自然攪乱の頻度や強度が変化する可能性がある。また、森林伐採跡地で回復する植生をシカが採食する例も見られる。奈良県のスギ人工林皆伐後の渓流水 NO_3^- 濃度の回復過程を見ると、1999年に皆伐した集水域と2001年以降に皆伐した集水域とで大きく異なっていた (図-3)。前者の集水域では植栽されたスギが順調に成長し、ススキなどの下層植生も多く生えていたことで3年生以降 NO_3^- 濃度が低下した。それに対し、2001年以降に皆伐した集水域では、シカの個体数密度が増加したことによって、スギや下層植生がシカに採食され、初期成長が著しく悪かった。すなわち、 NO_3^- 流出をもたらす皆伐が行われた後、窒素保持を担う植栽樹種や下層植生の成長をシカが阻害することで、渓流水の NO_3^- 濃度が皆伐9年を経てもなお高い状態が続いたものと考えられる (図-3)。現在、日本の人工林で推奨されている効率重視の間伐は、部分皆伐に近い帯状・群状間伐に陥りやすく、光環境の増加とともに下層植生が急速に回復する (作田ら, 2009)。シカの繁殖している地域では、伐採跡地に回復する下層植生をいかにシカから守るかが窒素保持能・水質浄化機能の発現に重要であることが分かる。シカの採食圧が高い森林では、伐採後のシカ防除も合わせて行うことが肝要である。

加えて、物質循環や渓流水質の攪乱応答は時空間的に非常に不均一であることに注意が必要である。たとえば図-2にあるように、皆伐による渓流水の NO_3^- 濃度の応答が時空間的に多様であることがわかる。図-4に、これまでの議論をまとめ、全体に占める伐採や枯死・衰退した植生のバイオマスの割合と、渓流水中の NO_3^- 濃度の上昇割合との関係を模式的

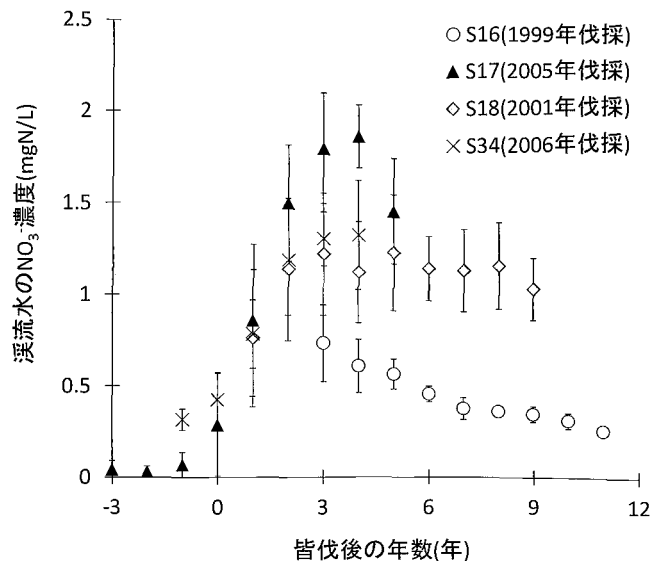


図-3. 奈良県護摩壇山試験地におけるスギ人工林の皆伐後の年数と渓流水の NO_3^- 濃度の関係

S16, S17, S18は2002年から2010年までの、S34は2005年から2010年までの毎年の年平均値および標準偏差を示す。各サイトとも1年経過することに皆伐後の経過年数が1年増え、皆伐前はマイナス値として表した。データの一部は福島・徳地 (2008a), Fukushima and Tokuchi (2009)による。

に示した。この中で、渓流水質に影響を与える要因として、バイオマスの損失分だけではなく、間伐の方法、林道敷設、バッファゾーン設定に見られるような森林内で攪乱を受ける位置や、窒素保持能力を高める多様性の喪失や初期成長を見込める新規植栽といった植生の養分保持に関わる項目を挙げた (図-4)。これらのプロセスは、いずれもバイオマスの変化としてはわずかであるが、攪乱応答の時空間的な不均一性にかかわり、物質循環や渓流水質に影響を与える要因として重要であると考えられる。

このように、現在日本の森林には、規模や時空間スケールの異なる様々な攪乱が同時に進行しており、森林から NO_3^- が高い濃度で流出する危険性が高まっている。そして、森林溪流の NO_3^- 濃度が上昇した時、その原因が1つであるとは限らないことを理解しておかななくてはならない。たとえば、Zhang *et al.* (2008)は、日本各地のスギ・ヒノキ人工林の渓流水 NO_3^- 濃度とその季節変化を比較し、 NO_3^- 濃度が年間を通じて高く、なおかつ植物の成長期よりも休眠期で高い地域を窒素飽和としたが、窒素飽和に至った経緯について明らかにされていない。窒素飽和の指標の一つに渓流水の NO_3^- 濃度の季節性が挙げられている (Stoddard, 1994)。欧米の研究結果から、窒素制限状態ならば渓流水の NO_3^- 濃度は植物成長期に低く休眠期に高い季節性を示すが、窒素飽和になると生物活性にかかわらず NO_3^- が流出するためと説明される。しかしながら、日本では多くの地域で生物活性の高い夏季に降水量が多く、渓流水の NO_3^- 濃度には降雨の影響も強く反映されるため、季節性の有無だけでは窒素飽和を議論することができない (Mitchell *et al.*, 1997; Ohte *et al.*, 2010)。また、

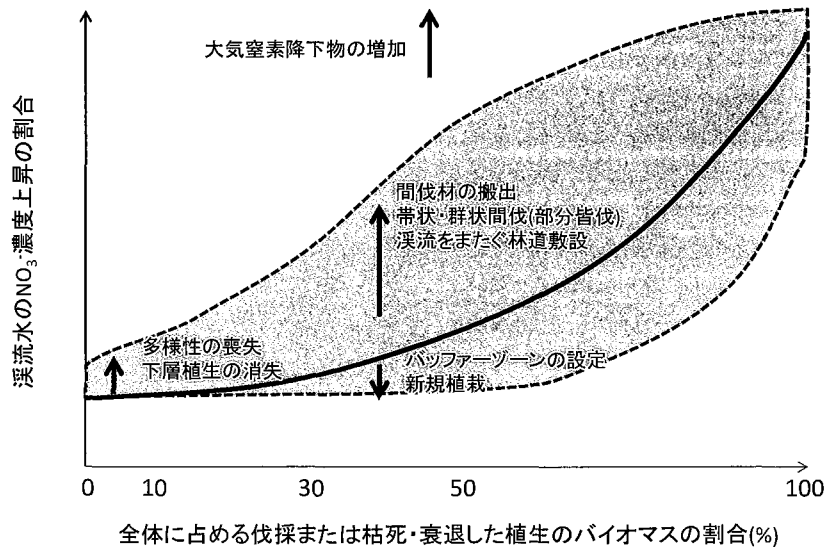


図-4. 対象の森林集水域において、植生全体における伐採または枯死・衰退した植生のバイオマスの割合と、渓流水のNO₃⁻濃度上昇の割合の関係についての模式図

図中の黒線は、部分皆伐の面積率とNO₃⁻濃度の上昇を示したWang *et al.* (2006)およびSiemion *et al.* (2011)を参考にした。濃度上昇はピーク時をもとに作成されており、ピークに達する時間は植生や気象条件等によってさまざまであることに注意が必要である(図-2(a))。また、灰色で示した範囲は、黒線からの変動幅を示し、変動要因のうち、NO₃⁻濃度の上昇に寄与するものを上向き矢印に、濃度低下に寄与するものを下向き矢印にそれぞれ記した。たとえば、皆伐(100%伐採)の場合、シカ等によって下層植生が消失したり、林道が溪流を横断したりすればさらにNO₃⁻濃度上昇割合が増し、速やかに新規植栽をすれば減ずることを意味する。なお、矢印の基点は横軸におおよそ対応するが、大気降下物の増加に関しては横軸とは無関係である。

渓流水NO₃⁻濃度の広域分布も各地域で調べられ、一部地域にNO₃⁻濃度の高い溪流が見られることが報告されている(Shibata *et al.*, 2001; 木平ら, 2006; Fujimaki *et al.*, 2009; 古米ら, 2012)。それらの研究では窒素飽和の懸念を指摘しているが、対象集水域の森林の状態や、別の攪乱の影響など、NO₃⁻濃度が上昇する他の要因について十分に検討しなくてはならない。すなわち、大気からの窒素流入量(吉永ら, 2012)や、植物-土壌系における窒素動態(Goodale *et al.*, 2000; 2009; Shibata *et al.*, 2011)、水文過程(Goodale *et al.*, 2009; Ohte *et al.*, 2010; 高津ら, 2012)に関する評価が不可欠である(大類, 1997)。伐採跡地での再造林放棄やシカによる植生衰退等、不十分な森林管理によって森林生態系の窒素保持能力の低い状態が続くと、窒素飽和に至る大気窒素降下量の臨界値が減少し、高NO₃⁻濃度をもつ山地溪流が今後増加することが懸念される。森林の窒素保持能力を十分に発揮させ、水質浄化機能を低下させないこれからの森林管理に向けて、渓流水のNO₃⁻濃度が上昇する複数の攪乱要因を分離して評価することが課題であるといえる。

5. 攪乱影響評価軸としての物質循環・渓流水質

それでは、重複した攪乱の影響を分離するためにはどのような研究のアプローチが必要だろうか。実際には虫害やシカの過剰採食等、動物に起因する攪乱は予測が難しく、気が付いたら被害に遭っていた、というケースが少なくない。知ら

ず知らずのうちに大気からの窒素降下物量が増加する可能性もある。したがって、攪乱の偶発性や同時性をコントロールできる大規模な操作実験が有効であると考えられる。たとえば、伐採試験(浦川ら, 2005; Fukuzawa *et al.*, 2006; 福島・徳地, 2008a; Fukushima and Tokuchi, 2009; Oda *et al.*, 2011)や、虫害やシカによる採食を模した摘葉試験(Niwa *et al.*, 2011)、温暖化試験(中村ら, 2008)、シカ防除柵設置による植生回復試験(梶ら, 2006; 湯本・松田, 2006; 福島・徳地, 2008b; 田村, 2010)など、現在いくつかの研究例が存在している。しかしながら、これらの操作実験系は、その制御や設備といった物理的な制約から集水域スケールで行った研究は少なく、渓流水質への影響評価にはまだ十分とは言えない。

また、様々な攪乱の影響を分離して評価する際に、各攪乱後の回復や、攪乱の継続にとまなう物質循環や渓流水質の変化に関する情報も必要である。これらの過程の把握には長期間を要するため、攪乱発生から長期観測を継続している研究例は非常に限られており、十分な知見が得られているとはいえない。渓流水質の長期変化を観測しているサイトも存在するが、観測対象が渓流水のみの場合、たとえばNO₃⁻濃度が変化した時に原因の特定に至らないケースが多く(Rogora, 2007)、大気降下物量や、植生-土壌間の窒素内部循環系の観測も同時に行われなくてはならない(Bormann and Likens, 1979; Swank *et al.*, 2001; Tokuchi *et al.*, 2004; 2012)。

長期的な変化を短期間で把握するために、攪乱後の経過年数が異なるサイトを比較して、攪乱後の回復過程を模擬的に把握する時系列比較(クロノシーケンス)法を用いる研究も多数みられる。ただし、Johnson and Miyanishi (2008)はクロノシーケンス法を適用しているサイトが必ずしも真の時間変化の結果を表しておらず、誤った結論を導出する危険性を指摘している。その中で、調査地間の攪乱履歴が明示的であること、攪乱後の経過年数以外の他の要因(地質や地形、気候、植生など)が一致あるいは実際の遷移過程を反映していることなどの条件がそろえられれば、クロノシーケンス法が適用可能であるとしている。人間の寿命を超える長期変化を観測するための有用な手段としてクロノシーケンス法を正しく用いることが肝要である(Walker *et al.*, 2010)。

これまで述べてきたように、現在日本の森林生態系は新たな攪乱の時代を迎えている。森林管理や保全において評価すべき生態系機能が、森林資源の利用可能性や炭素固定機能、生物多様性のみには目が向けられないと、水質浄化機能や水源涵養機能などの他の生態系機能が十分に発揮されない恐れがある。したがって、森林の攪乱に対する物質循環や渓流水質の応答を評価軸に加えることが、生態系機能を十分に考慮した森林管理を行う上で必要不可欠であり、そのための調査研究がますます求められる。

これらの研究は欧米が先行しているが、植物の成長期である夏季に降水量の多い日本に特徴的な気候条件下では、欧米の知見の適用には慎重にならなくてはならない(Ohte *et al.*, 2010, 図-2)。問題意識を共有するいくつかの既存報告の中で、散見されることを改めて整理し記述すると、日本の森林生態系における物質循環・渓流水質を扱う研究には、(1) 大気-植物-土壌-溪流-連の総合的な調査、(2) 観測の長期的な継続、(3) 広域に渡る比較可能な調査、がともなわなければならない(岩坪ら, 1997; 柴田, 2008; 柴田ら, 2009; Ohte *et al.*, 2010; 徳地ら, 2011, 徳地・大手, 2012; see Lindenmayer and Likens, 2010)。その調査対象地では、(1) 自然状態での観測、(2) 大規模操作実験前後の比較、(3) クロノシーケンス法による複数調査地間の比較、の組み合わせが有効である。

測定項目として、植生の攪乱をバイオマスの変化量として他地域と比較できる量にしたうえで、(1) 物質循環過程や攪乱に対して鋭敏に反応する渓流水の NO_3^- 濃度の季節的な変化と平均値、が重要な指標となるものと考えられる(Stoddard, 1994; Ohte *et al.*, 2011)。また、(2) 大気からの年間窒素流入量と溪流への年間窒素流出量から算出される窒素保持能力の観測が、大気-植物-土壌-溪流間の窒素循環過程を示唆する指標として挙げられる(Goodale *et al.*, 2000)。これらの2つの指標が、物質循環や渓流水質を攪乱評価軸として最低限押さえるべき数値であり、図-4のような攪乱によるバイオマス変化との関係を各調査地で明らかにすることが、攪乱評価に向けた第一歩である。調査地間の物質循環や渓流水質の攪乱応答を一般化し、規定要因を明らかにするためには、さらに(3) 植生の窒素吸収量(純一次生産量; LeBauer and

Treseder, 2008), (4) 土壌の窒素無機化速度(Schimel and Bennett, 2004), (5) 土壌有機物のC, N含有量や比率(Templer *et al.*, 2012), といった物質循環過程に関わるデータと、調査地の気象条件や地形条件とを合わせた比較解析が必要であろう。

これらはいずれも、調査に赴くのは一人だとしても個人で達成できるものではなく、達成可能な枠組みとそれをコントロールする組織の後ろ盾が必要である。現在、モニタリング1000や日本長期生態学研究(JaLTER)等による調査地のネットワーク化とデータベースの整備が進められており、その活用が望まれる(柴田, 2008)。また、データベースを充実させ、科学的知見を施策に反映させる体制を構築していくためには、森林生態系の保全・管理や公共用水域の水質管理を実際に現場で行い、問題意識を共有する地域社会や行政と協働することが、ますます重要であるといえる。個人ベースではなく、組織だった体制のもと、開かれた調査地を拠点として、物質循環・渓流水質の制御要因解明に向けた科学的知見の収集と、森林生態系管理に向けたそれらの知見の活用が、今後の物質循環研究における喫緊の課題であると言える。

謝 辞

本稿をまとめる機会をいただいた森林総合研究所の三浦覚氏はじめ、森林立地学会関係者及び森林立地編集委員の皆様感謝いたします。京都大学フィールド科学教育研究センターの徳地直子氏からは、原稿に関する大変有意義なコメントを頂きました。また、本稿を査読いただいた2名の方からも、重要なご指摘を頂きました。本稿で紹介されている研究の一部は、科学研究費補助金(22780145)、日本自然保護協会・自然保護助成基金によるPro Natura Fund、河川環境管理財団による河川整備基金、および文部科学省概算要求事業(特別経費)「森里海連環学による地域循環木文化社会創出事業(木文化プロジェクト)」の支援を受けて行われました。最後に、未発表データの紹介を許可していただいた立命館大学・國松孝男氏、九州大学・石井勝之氏に厚く御礼申し上げます。

引用文献

- Aber, J., McDowell, W., Nadelhoffer, K., Magill, A., Bernston, B., Kamakea, M., McNulty, S., Currie, W., Rustad, L. and Fernandez I. (1998) Nitrogen saturation in temperate forest ecosystems — hypotheses revisited. *BioScience* 48:921–34.
- Aust, W.M. and Blinn, C.R. (2004) Forestry best management practices for timber harvesting and site preparation in the eastern United States: An overview of water quality and productivity research during the past 20 years (1982–2002). *Water, Air, and Soil Pollution: Focus* 4:5–36.
- Baldigo, B.P., Murdoch, P.S. and Burns, D.A. (2005) Stream acidification and mortality of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) in response to timber harvest in Catskill Mountain watersheds, New York, USA. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62:1168–1183.
- Bardgett, R.D. and Wardle, D.A. (2010) *Aboveground-Belowground Linkages*. 301pp, Oxford University Press, New York.
- Bäumler, R. and Zech, W. (1999) Effects of forest thinning on the

- streamwater chemistry of two forest watersheds in the Bavarian Alps. *Forest Ecology and Management* 116:119-128.
- Bormann, F.H. and Likens, G.E. (1979) Pattern and process in a forested ecosystem. Second ed. 253pp, Springer, New York, USA.
- Carlyle, J.C. (1995) Nutrient management in a *Pinus radiata* plantation after thinning: the effect of thinning and residues on nutrient distribution, mineral nitrogen fluxes, and extractable phosphorus. *Canadian Journal of Forest Research* 25:1278-1291.
- Castellano, M.J., Kaye, J.P., Lin, H. and Schmidt, J.P. (2012) Linking carbon saturation concepts to nitrogen saturation and retention. *Ecosystems* 15:175-187.
- Connell, J.H. (1978) Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199:1302-1310.
- Côté, S.D., Rooney, T.P., Tremblay, J.-P., Dussault, C. and Waller, D. M. (2004) Ecological impact of deer overabundance. *Annual Reviews of Ecology, Evolution, and Systematics* 35:113-147.
- Currie, W.S. (1999) The responsive C and N biogeochemistry of the temperate forest floor. *Trends in Ecology and Evolution* 14:316-320.
- 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 and Soil* 158:239-262.
- Feller, M.C. (2005) Forest harvesting and streamwater inorganic chemistry in western North America: A Review. *Journal of the American Water Resources Association* 41:785-811.
- Frost, C.J. and Hunter, M.D. (2007) Recycling of nitrogen in herbivore feces: plant recovery, herbivore assimilation, soil retention, and leaching losses. *Oecologia* 151:42-53.
- Fujiki, D., Kishimoto, Y. and Sakata, H. (2010) Assessing decline in physical structure of deciduous hardwood forest stands under sika deer grazing using shrub-layer vegetation cover. *Journal of Forest Research* 15:140-144.
- Fujimaki, R., Sakai, A. and Kaneko, N. (2009) Ecological risks in anthropogenic disturbance of nitrogen cycles in natural terrestrial ecosystems. *Ecological Research* 24:955-964.
- 福島慶太郎 (2012) 窒素の循環。(森のバランス—植物と土壌の相互作用—, 森林立地学会編, 300pp, 東海大学出版会, 秦野). 227-235.
- 福島慶太郎・徳地直子 (2008a) 皆伐・再造林施業が渓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—。日本森林学会誌90:6-16.
- 福島慶太郎・徳地直子 (2008b) シカの食害が森林生態系の物質循環に与える影響: 渓流水質の予備調査から。森林研究77:77-87.
- Fukushima, K., Tateno, R. and Tokuchi, N. (2011) Soil nitrogen dynamics along stand development after clear-cutting in Japanese cedar (*Cryptomeria japonica*) plantations. *Journal of Forest Research* 16:394-404.
- Fukushima, K., Tokuchi, N. (2009) Factors controlling the acid-neutralizing capacity of Japanese cedar forest watersheds in stands of various ages and topographic characteristics. *Hydrological Processes* 23:259-271.
- Fukushima, K., Tokuchi, N., Tateno, R. and Katsuyama, M. (2009) Water yield and nitrogen loss during regrowth of Japanese cedar forests after clearcutting. In Taniguchi, M., Fukushima, Y., Burnett, W.C., Haigh, M. and Umezawa, Y. (eds.) *From Headwaters to the Ocean: Hydrological Change and Watershed Management*. Taylor & Francis. 97-104.
- 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. *Forest Ecology and Management* 225:257-261.
- Furusawa, H., Hino, T., Kaneko, S. and Araki, M. (2011) The effects of understory grazing by deer on aboveground N input to soil and soil N mineralization in a forest on Mt. Ohdaigahara in Japan. 森林立地 53:1-8.
- 二井一禎・竹内裕子・山崎理正編著 (2012) 微生物生態学への招待—森をめぐるミクロな世界—. 353pp, 京都大学出版会, 京都.
- Galloway, J.N., Dentener, F.J., Capone, D.G., Boyer, E.W., Howarth, R. W., Seitzinger, S.P., Asner, G.P., Cleveland, C.C., Green, P.A., Holland, E.A., Karl, D.M., Michaels, A.F., Porter, J.H., Townsend, A.R. and Vorosmarty, C.J. (2004) Nitrogen cycles: past, present, and future. *Biogeochemistry* 70:153-226.
- Gilliam, F.S. (2007) The ecological significance of the herbaceous layer in temperate forest ecosystems. *BioScience* 57:845-858.
- 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.
- Goodale, C.L., Thomas, S.A., Fredrikson, G., Elliot, E.M., Flinn, K.M., Butler, T.J., and Walter, M.T. (2009) Unusual seasonal patterns and inferred processes of nitrogen retention in forested headwaters of the Upper Susquehanna River. *Biogeochemistry* 93:197-218.
- Gorham, E., Vitousek, P.M. and Reiners, W.A. (1979) The regulation of chemical budgets over the course of terrestrial ecosystem succession. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10:53-84.
- Grayson, R.B., Haydon, S.R., Jayasuriya, M.D.A. and Finlayson, B.L. (1993) Water quality in mountain ash forests—separating the impacts of roads from those of logging operations. *Journal of Hydrology* 150:455-480.
- Grime, J.P. (1973) Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature* 242:344-347.
- Gundersen, P., Schmidt, I.K. and Raulund-Rasmussen, K. (2006) Leaching of nitrate from temperate forests—effects of air pollution and forest management. *Environmental Reviews* 14:1-57.
- Hättenschwiler, S. and Vitousek, P.M. (2000) The role of polyphenols in terrestrial ecosystem nutrient cycling. *Trends in Ecology and Evolution* 15:238-243.
- Hermisaari, H.-S., Hanssen, K.H., Jacobson, S., Kukkola, M., Luiro, J., Saarsalmi, A., Tamminen, P. and Tveite, B. (2011) Logging residue removal after thinning in Nordic boreal forests: Long-term impact on tree growth. *Forest Ecology and Management* 261:1919-1927.
- Hornbeck, J.W., Martin, C.W., Pierce, R.S., Bormann, F.H., Likens, G. E. and Eaton, J.S. (1987) The northern hardwood forest ecosystem: Ten years of recovery from clearcutting. USDA Forest service, Northeastern Forest Experiment Station, NE-RP-596.
- Houlton, B.Z., Driscoll, C.T., Fahey, T.J., Likens, G.E., Groffman, P.M., Bernhardt, E.S. and Buso, D.C. (2003) Nitrogen dynamics in ice storm-damaged forest ecosystems: implications for nitrogen limitation theory. *Ecosystems* 6:431-443.
- Inagaki, Y., Kuramoto, S., Torii, A., Shinomiya, Y. and Fukata, H. (2008) Effects of thinning on leaf-fall and leaf-litter nitrogen concentration in hinoki cypress (*Chamaecyparis obtusa* Endlicher) plantation stands in Japan. *Forest Ecology and Management* 255:1859-1867.
- Isbell, F., Calcagno, V., Hector, A., Connolly, J., Harpole, W.S., Reich, P.B., Scherer-Lorenzen, M., Schmid, B., Tilman, D., van Ruijven, J., Weigelt, A., Wilsey, B.J., Zavaleta, E.S. and Loreau, M. (2011) High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. *Nature* 477:199-202.
- Jewett, K., Daugharty, D., Krause, H.H. and Arp, P.A. (1995) Watershed responses to clear-cutting: effects on soil solutions and stream water discharge in central New Brunswick. *Canadian Journal of Soil Science* 75:475-490.
- Johnson, E.A. and Miyanishi, K. (2008) Testing the assumptions of chronosequences in succession. *Ecology Letters*, 11, 419-431.
- Katsuyama, M., Fukushima, K., Tokuchi, N. (2008) Comparison of rainfall-runoff characteristics in forest catchments underlain by granitic rock and sedimentary rock with various forest age. Hy-

- drological Research Letters 2:14-17.
- 梶 光一・宮木雅美・宇野裕之 (2006) エゾシカの保全と管理. 266pp, 北海道大学出版会, 札幌.
- 古米弘明・川上智規・酒井憲司編著 (2012) 森林の窒素飽和と流域管理. 144pp, 技報堂出版, 東京.
- 木平英一・新藤純子・吉岡崇仁・戸田任重 (2006) わが国の渓流水質の広域調査. 日本水文学会誌 3 : 145-149.
- 高津文人・渡邊未来・林 誠二・今井章雄・中島泰弘・尾坂兼一・三浦真吾 (2012) 筑波山周辺の渓流水中の硝酸イオンの酸素・窒素安定同位体比による硝酸イオンの生成・混合・消費プロセスの解析. 陸水学雑誌 73 : 1-16.
- Kreutzweiser, D.P., Hazlett, P.W. and Gunn, J.M. (2008) Logging impacts on the biogeochemistry of boreal forest soils and nutrient export to aquatic system: A review. *Environmental Reviews* 16: 157-179.
- Kunimatsu, T., Hida, Y., Hamabata, E. and Sudo, M. (2003) Changes of nutrient loading caused by clear-cutting of a deciduous broad-leaf forest and planting of Japanese cedar. *Proceedings of 7th International Conference on Diffuse Pollution and Watershed Management*, 17-24.
- Latty, E.F., Canham, C.D. and Marks, P.L. (2004) The effects of land-use history on soil properties and nutrient dynamics in northern hardwood forests of the Adirondack Mountains. *Ecosystems* 7: 193-207.
- LeBauer, D.S. and Treseder, K.K. (2008) Nitrogen limitation of net primary productivity in terrestrial ecosystems is globally distributed. *Ecology* 89:371-379.
- Lindenmayer, D.B. and Likens, G.E. (2010) *Effective ecological monitoring*. 170pp, Csiro publishing, Australia.
- Lovett, G.M., Christenson, L.M., Groffman, P.M., Jones, C.G., Hart, J.E. and Mitchell, M.J. (2002) Insect defoliation and nitrogen cycling in forests. *BioScience* 52:335-341.
- Lovett, G.M. and Goodale, C.L. (2011) A new conceptual model of nitrogen saturation based on experimental nitrogen addition to an oak forest. *Ecosystems* 14:615-631.
- McGraw, J.B. and Furedi, M.A. (2005) Deer browsing and population viability of a forest understory plant. *Science* 307:920-922.
- McNeil, B.E., de Beurs, K.M., Eshleman, K.N., Foster, J.R. and Townsend, P.A. (2007) Maintenance of ecosystem nitrogen limitation by ephemeral forest disturbance: An assessment using MODIS, Hyperion, and Landsat ETM+. *Geophysical Research Letters* 34, L19406, doi:10.1029/2007GL031387.
- Mitchell, M.J., Twatsubo, G., Ohru, K. and Nakagawa, Y. (1997) Nitrogen saturation in Japanese forests: an evaluation. *Forest Ecology and Management* 97:39-51.
- 長池卓男 (2002) 森林管理が植物種多様性に及ぼす影響. *日本生態学会誌* 52 : 35-54.
- 中村誠宏・奥田篤志・日浦 勉 (2008) 地球温暖化研究における野外操作実験の現状と課題. *日本保全生態学会誌* 13 : 111-120.
- 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, and Soil Pollution Focus* 3:119-138.
- Niwa, S., Mariani, L., Kaneko, N., Okada, H. and Sakamoto, K. (2011) Early-stage impacts of sika deer on structure and function of the soil microbial food webs in a temperate forest: A large-scale experiment. *Forest Ecology and Management* 261:391-399.
- Norris, V. (1993) The use of buffer zones to protect water quality: a review. *Water Resources Management* 7:257-272.
- O'Connell, A.M., Grove, T.S., Mendham, D.S. and Rance, S.J. (2004) Impact of harvest residue management on soil nitrogen dynamics in *Eucalyptus globulus* plantations in south western Australia. *Soil Biology and Biochemistry* 36:39-48.
- Oda, T., Ohte, N. and Suzuki, M. (2011) Importance of frequent storm flow data for evaluating changes in stream water chemistry following clear-cutting in Japanese headwater catchments. *Forest Ecology and Management* 262:1305-1317.
- Odum, E.P. (1969) The strategy of ecosystem development. *Science* 164:262-270.
- 大類清和 (1997) 森林生態系での "Nitrogen Saturation"—日本での現状—. *森林立地* 39 : 1-9.
- Ohru, K., Mitchell, M.J. (1997) Nitrogen saturation in Japanese forested watersheds. *Ecological Applications* 7:391-401.
- 大手信人 (2006) 森林流域を対象とする渓流水質予測モデルを構築する際に考慮すべき水文過程の影響について. *陸水学雑誌* 67 : 259-266.
- Ohte, N., Tokuchi, N. and Fujimoto, M. (2010) Seasonal patterns of nitrate discharge from forested catchments: information derived from Japanese case studies. *Geography compass* 4/9:1358-1376.
- Ohte, N., Tokuchi, N., Katsuyama, M., Hobara, S., Asano, Y. and Koba, K. (2003) Episodic increases in nitrate concentrations in stream-water due to the partial dieback of a pine forest in Japan: runoff generation processes control seasonality. *Hydrological Processes* 17:237-249.
- Perakis, S.S., Compton, J.E. and Hedin, L.O. (2005) Nitrogen retention across a gradient of ¹⁵N additions to an unpolluted temperate forest soil in Chile. *Ecology* 86:96-105.
- Rahman, A.F.M.A., Hiura, H. and Shino, K. (2006) Trends of bulk precipitation and streamwater chemistry in a small mountainous watershed on the Shikoku Island of Japan. *Water, Air, and Soil Pollution* 175:257-273.
- Randall, J.A. and Walters, M.B. (2011) Deer density effects on vegetation in aspen forest understories over site productivity and stand age gradients. *Forest Ecology and Management* 261:408-415.
- Reynolds, B., Stevens, P.A., Hughes, S., Parkinson, J.A. and Weatherley, N.S. (1995) Stream chemistry impacts of conifer harvesting in welsh catchments. *Water, Air, and Soil Pollution* 79:147-170.
- 林野庁 (2011) 平成22年度森林・林業白書. 162 pp, 全国林業改良普及協会, 東京.
- Ritchie, M.E., Tilman, D. and Knops, J.M.H. (1998) Herbivore effects on plant and nitrogen dynamics in oak savanna. *Ecology* 79:165-177.
- Rogora, M. (2007) Synchronous trends in N-NO₃ export from N-saturated river catchments in relation to climate. *Biogeochemistry* 86:251-268.
- Rooney, T.P. (2001) Deer impacts on forest ecosystems: a North American perspective. *Forestry* 74:201-208.
- 作田耕太郎・谷口 奨・井上昭夫・溝上展也 (2009) ヒノキ人工林における帯状伐採が林床の微気象と樹木種の多様性に与える影響. *日本森林学会誌* 91 : 86-93.
- Schimel, J.P. and Bennett, J. (2004) Nitrogen mineralization: challenges of a changing paradigm. *Ecology* 85:591-602.
- 柴田英昭 (2008) 日本長期生態学研究ネットワーク (JaLTER) と森林立地研究の関連性と可能性. *森林立地* 50 : 111-116.
- Shibata, H., Kuraji, K., Toda, H. and Sasa, K. (2001) Regional comparison of nitrogen export to Japanese forest streams. *TheScientificWorld* 1:572-580.
- 柴田英昭・戸田浩人・福島慶太郎・谷尾陽一・高橋輝昌・吉田俊也 (2009) 日本における森林生態系の物質循環と森林施業との関わり. *日本森林学会誌* 91 : 408-420.
- Shibata, H., Urakawa, R., Toda, H., Inagaki, Y., Tateno, R., Koba, K., Nakanishi, A., Fukuzawa, K. and Yamasaki, A. (2011) Changes in nitrogen transformation in forest soil representing the climate gradient of the Japanese archipelago. *Journal of Forest Research* 16:374-385.
- Sidle, R.C. and Ziegler, A.D. (2012) The dilemma of mountain roads. *Nature Geoscience* 5:437-438.
- Siemion, J., Burns, D.A., Murdoch, P.S. and Germain, R.H. (2011) The relation of harvesting intensity to changes in soil, soil water, and stream chemistry in a northern hardwood forest, Catskill Mountains, USA. *Forest Ecology and Management* 261:1510-1519.

- Stoddard, J.L. (1994) Long term change in watershed retention of nitrogen: its causes and aquatic consequences. *In* Baker, L.A. (ed.) *Environmental Chemistry of Lakes and Reservoirs*. American Chemical Society, Washington.
- Suzuki, M., Miyashita, T., Kabaya, H., Ochiai, K., Asada, M. and Tange, T. (2008) Deer density affects ground-layer vegetation differently in conifer plantations and hardwood forests on the Bosu Peninsula, Japan. *Ecological Research* 23:151-158.
- Swank, W.T., Waide, J.B., Crossley Jr., D.A. and Todd, R.L. (1981) Insect defoliation enhances nitrate export from forest ecosystems. *Oecologia* 51:297-299.
- Swank, W.T., Vose, J.M. and Elliott, K.J. (2001) Long-term hydrologic and water quality responses following commercial clearcutting of mixed hardwoods on a southern Appalachian catchment. *Forest Ecology and Management* 143:163-178.
- Takatsuki, S. (2009) Effects of sika deer on vegetation in Japan: A review. *Biological Conservation* 142:1922-1929.
- 田村 淳 (2010) ニホンジカの採食圧を受けてきた冷温帯自然林における採食圧排除後10年間の下層植生の変化. *森林立地* 49: 103-110.
- Tateno, R., Fukushima, K., Fujimaki, R., Shimamura, T., Ohgi, M., Arai, H., Ohte, N., Tokuchi, N. and Yoshioka, T. (2009) Biomass allocation and nitrogen limitation in a *Cryptomeria japonica* plantation chronosequence. *Journal of Forest Research* 14:276-285.
- Templer, P.H., Mack, M.C., Chapin III, F.S., Christensen, L.M., Compton, J.E., Crook, H.D., Currie, W.S., Curtis, C.J., Dail, D.B., D'Antonio, C.M., Emmett, B.A., Epstein, H.E., Goodale, C.E., Gundersen, P., Hobbie, S.E., Holland, K., Hooper, H.U., Hungate, B.A., Lamontagne, S., Nadelhoffer, K.J., Osenberg, C.W., Perakis, S.S., Schleppei, P., Schimel, J., Schmidt, I.K., Sommerkorn, M., Spoelstra, J., Tietema, A., Wessel, W.W. and Zak, D.R. (2012) Sinks for nitrogen inputs in terrestrial ecosystem: a meta-analysis of ¹⁵N tracer field studies. *Ecology* 93:1816-1829.
- Thibodeau, L., Raymond, P., Camire, C. and Munson, A.D. (2000) Impact of precommercial thinning in balsam fir stands on soil nitrogen dynamics, microbial biomass, decomposition, and foliar nutrition. *Canadian Journal of Forest Research* 30:229-238.
- 徳地直子・金子有子・福島慶太郎 (2011) 環境負荷を軽減するための森林施業法の検討. *水利科学* 55: 23-36.
- 徳地直子・大手信人 (2012) 物質循環研究の今後の展開. (森のバランス—植物と土壌の相互作用—, 森林立地学会編, 300pp, 東海大学出版会, 秦野). 283-285.
- Tokuchi, N., Ohte, N., Hobara, S., Kim, S.-J., Katsuyama, M. (2004) Changes in biogeochemical cycling following forest defoliation by pine wilt disease in Kiryu experimental catchment in Japan. *Hydrological Processes* 18:2727-2736.
- Tokuchi, N., Ohte, N., Osaka, K. and Katsuyama, M. (2012) Separate estimation of N export into baseline N leakage without disturbance and N loss due to insect defoliation in a pine forest watershed in central Japan. *Environmental Monitoring and Assessment* (in press)
- 徳地直子・大手信人・白井伸章・福島慶太郎 (2011) 窒素負荷に伴う森林生態系の窒素循環過程の検討, *日本生態学会誌* 61: 275-290.
- Tremblay, Y., Rousseau, A.N., Plamondon, A.P., Lévesque, D. and Prévost, M. (2009) Changes in stream water quality due to logging of the boreal forest in the Montmorency Forest, Québec. *Hydrological Processes* 23:764-776.
- 津脇晋嗣・高山範理 (2006) 既存研究の整理による日本の森林の多面的機能に関する現状と課題—特に地球環境保全機能, 水源かん養機能に着目して—, *森林総合研究所研究報告* 5: 1-19.
- 浦川梨恵子・戸田浩人・生原喜久雄 (2005) 高齢化したスギ・ヒノキ人工林小流域の斜面下部伐採が土壌および溪流の水質に及ぼす影響. *日本森林学会誌* 87: 471-478.
- van Ruijven, J. and Berendse, F. (2005) Diversity-productivity relationships: Initial effects, long-term patterns, and underlying mechanisms. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102:695-700.
- Vitousek, P.M., Aber, J.D., Howarth, R.W., Likens, G.E., Matson, P.A., Schindler, D.W., Schlesinger, W.H. and Tilman, D.G. (1997) Human alteration of the global nitrogen cycle: sources and consequences. *Ecological Applications* 7:737-750.
- Vitousek, P.M., Gosz, J.R., Grier, C.G., Melillo, J.M. and Reiners, W.A. (1982) A comparative analysis of potential nitrification and nitrate mobility in forest ecosystems. *Ecological Monographs* 52: 155-177.
- Vitousek, P.M. and Reiners, W.A. (1975) Ecosystem succession and nutrient retention: a hypothesis. *Bioscience* 25:376-381.
- Walker, L.R., Wardle, D.A., Bardgett, R.D. and Clarkson, B.D. (2010) The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development. *Journal of Ecology* 98:725-736.
- Wall, A. (2012) Risk analysis of effects of whole-tree harvesting on site productivity. *Forest Ecology and Management* 282:175-184.
- Webb, J.R., Cosby, B.J., Deviney Jr., F.A., Eshleman, K.N. and Galloway, J.N. (1995) Change in the acid-base status of an Appalachian mountain catchment following forest defoliation by the gypsy moth. *Water, Air, and Soil Pollution* 85:535-540.
- Webster, J.R., Golladay, S.W., Benfield E.F., Meyer, J.L., Swank, W.T. and Wallace, J.B. (1992) Catchment disturbance and stream response: an overview of stream research at Coweeta Hydrologic Laboratory. *In* *River Conservation and Management*, (eds.) Boon, P.J., Calow, P. and Petts, G.E. 484pp., John Wiley & Sons Ltd., 231-253.
- Weis, W., Huber, C. and Göttlein, A. (2001) Regeneration of mature Norway spruce stands: early effects of selective cutting and clear cutting on seepage water quality and soil fertility. *TheScientificWorld* 1:493-499.
- 藪崎志穂 (2010) 日本の地下水・湧水等の硝酸態窒素濃度とその特徴. *地球環境* 15: 121-131.
- Yamasaki, M. and Futai, K. (2008) Host selection by *Platypus quercivorus* (Murayama) (Coleoptera: Platypodidae) before and after flying to trees. *Applied Entomology and Zoology* 43:249-257.
- 吉永秀一郎・伊藤優子・相澤州平・釣田竜也 (2012) 関東平野北東部の森林流域における渓流水のNO₃⁻濃度分布と東京都心からの距離との関係. *日本森林学会誌* 94: 84-91.
- 湯本貴和・松田裕之 (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.
- Zhang, Z., Fukushima, T., Shi, P., Tao, F., Onda, Y., Gomi, T., Mizugaki, S., Asano, Y., Kosugi, K., Hiramatsu, S., Kitahara, H., Kuraji, K., Terajima, T. and Matsushige, K. (2008) Seasonal changes of nitrate concentrations in baseflow headwaters of coniferous forests in Japan: A significant indicator for N saturation. *Catena* 76:63-69.