

北海道東部のミズナラ造林地における土壌の炭素および窒素の蓄積様式：連続した0～40年生林分を用いた解析

大津，洋暁

九州大学大学院生物資源環境科学府環境農学専攻森林環境科学教育コース

菱，拓雄

九州大学農学部附属演習林

田代，直明

九州大学農学部附属演習林

井上，幸子

九州大学農学部附属演習林

他

<https://doi.org/10.15017/1508415>

出版情報：九州大学農学部演習林報告．96，pp.1-15，2015-03-30．九州大学農学部附属演習林
バージョン：
権利関係：



北海道東部のミズナラ造林地における土壌の炭素および窒素の蓄積様式 —連続した0～40年生林分を用いた解析

大津洋暁¹⁾, 菱拓雄^{*2)}, 田代直明²⁾, 井上幸子²⁾, 長慶一郎²⁾,
緒方健人²⁾, 馬渕哲也²⁾, 榎木勉²⁾

本研究は0年生から40年生のミズナラ造林地において下層種であるミヤコザサを含む植生構造の造林後の林齢によって生じる変化が、土壌の炭素と窒素の蓄積、またC/N比に与える影響を評価した。下層種現存量は造林後7年目に極大値となる一山型分布を示した。一方上層種は調査期間中増加し続け、8年目以降は全ての林分において上層種が下層種を上回っていた。葉面積指数の変化から林冠の閉鎖が造林後12年目に起こっていた。林齢による土壌の炭素と窒素の蓄積は両方とも粗大有機物の集積するO層での変化が最も大きく、表層、深層の鉱質土の順に変化が小さくなった。O層で観察された変化は全て林分発達初期に起こっており、炭素蓄積量は造林後10年、窒素蓄積量は20年目まで増加した。O層の炭素蓄積量、および窒素蓄積量は上層木の着葉量との間に正の相関が見られた。O層の窒素蓄積量とC/N比は、下層種の現存量との間にそれぞれ負の相関、正の相関関係が見られた。一方、鉱質土層の窒素蓄積量はササの細根量と負の相関にあった。これらの結果から、林齢の増加に伴う林冠閉鎖や下層種の増減といった植生構造の変化が土壌の炭素および窒素の蓄積に影響を及ぼしていると考えられた。

キーワード: 土壌炭素, 土壌窒素, 下層植生, ミズナラ, 林齢

This study assessed the effect of the change in forest structure including understory vegetation of *Sasa nipponica* on soil C and N accumulation from 0 to 40-yr Japanese oak (*Quercus crispula*) plantation chronosequence. The peak of understory biomass was at 7 years after afforestation. Biomass of the overstory species linearly increased, and the biomass of overstory species was more than that of understory species after 8-yr. According to leaf mass index change along with stand age, canopy closure was occurred about 12 years after afforestation. The ranges of temporal changes in both soil C and N accumulations increased from surface to deep soil layers. The changes in C and N accumulation of O layer were large during early stage of stand development, and C and N accumulations increased until 10 years and 20 years after afforestation, respectively. Overstory leaf mass positively correlated with C and N accumulations in O layer. Understory biomass negatively correlated with N accumulation in O layer and positively correlated with C/N ratio. The N accumulations both in mineral soil 0-4 and 4-8cm in depth were negatively correlated with fine root mass of *S. nipponica*. The results suggested that change in vegetation structure such as canopy closure by overstory and dynamics of understory biomass affected soil C and N accumulations.

Keywords: soil carbon, soil nitrogen, understory vegetation, Japanese oak (*Quercus crispula*), stand age

1. はじめに

人為活動による地球規模での炭素や窒素循環の急速な変化が気候の調節や水の浄化といった生態系サービスに大きな影響を及ぼしている (Millennium Ecosystem Assessment 2005) 中で、森林の炭素固定機能や水質浄化機能の基盤となる炭素、窒素の動態や貯蔵の時空間的な変化を明らかにすることは重要である。森林土壌における炭素と窒素の動態には気候 (Barnes et al. 2008; 稲垣ら 2002; 稲垣・深田 2003), 地形 (片桐 1996; Enoki et al. 1996), 攪乱履歴 (Goodale & Aber 2001), 過去の土地利用様式 (Li et al. 2012; Guo &

Gifford 2002), 樹種 (Finzi et al. 1998; Vesterdal et al. 2008) によって影響を受ける。また、遷移段階や伐採後の経過時間といった時間の効果も森林土壌における炭素・窒素循環に重要である (Gower et al. 1996; Yang et al. 2011)。

これまで林齢の増加に伴う森林生産性の低下の原因となる因子の解明 (Gower et al. 1996) や成熟林における炭素固定機能 (Zhou et al. 2006) の評価を目的として数十年～数百年スケールでの土壌炭素蓄積量および炭素蓄積の動態の制限要素と考えられる窒素の蓄積量の時間的な動態が研究されてきた。これまでに土壌や林床の炭素と窒素蓄積量

Ohtsu, H., Hishi, T., Tashiro, N., Inoue, S., Cho, K., Ogata, T., Mabuchi, T., Enoki, T., Accumulation patterns of soil carbon and nitrogen in a Japanese oak (*Quercus crispula*) plantation in eastern Hokkaido: Analyses using continuous 0-40 years old stands

* 責任著者 (corresponding author) : E-mail: hishi@forest.kyushu-u.ac.jp 〒883-0402 宮崎県椎葉村大河内949

¹⁾ 九州大学大学院生物資源環境科学府環境農学専攻森林環境科学教育コース

Forest Environmental Sciences, Agro-Environmental Sciences, Graduate School of Bioresource and Bioenvironmental Sciences, Kyushu University

²⁾ 九州大学農学部附属演習林

Kyushu University Forests, School of Agriculture, Kyushu University

の両方、または一方が林齢の増加に伴って、増加する傾向 (Brais et al. 1995; Ritter et al. 2003; Sakai et al. 2010; Wang et al. 2011)、減少する傾向 (Alberti et al. 2008; Tremblay et al. 2006)、時間的な変化がほとんど見られない (堤 1964; 市川ら 2006; Bond-Lamberty et al. 2006; Bruckman et al. 2011)、あるいは攪乱後から急速に減少して最少となった後増加に転じて、林齢の増加とともに攪乱前の水準まで戻る傾向 (Yermakov & Rothstein 2006; Diocion et al. 2009) など、様々な傾向が報告されている。Yang et al. (2011) は森林生態系における炭素と窒素の時間的な変化を扱った文献をまとめた結果、林齢の増加に伴って林床の土壌表層に集積する有機物層 (O 層) の炭素と窒素の蓄積量は増加する事例が多い一方、鉈質土 (深さ 0-100cm 換算) ではその傾向がない事例が多いことを報告している。また彼らは、正確な林齢による土壌の炭素蓄積応答モデルを作成するには、より時間解像度の高い観測が必要であることを述べている。

生産、分解過程における窒素量の炭素量に対する相対的な過不足をあらわす重要な指標として、葉や土壌の窒素量に対する炭素量の比 (C/N 比) が使われる (武田 2002)。林齢の増加とともに窒素の不足が生じているかどうかについて検討した研究では、植生の C/N 比が増加するのに対して、土壌のそれは変化せず、植生と土壌の窒素不足が植生の加齢による誘導によって生じることが示されている。日本のスギ林でも Tateno et al. (2009) が植生と土壌の窒素の需要供給バランスのずれが、林齢の増加とともに林分の窒素不足を招き、90 年程度の高齢林において土壌の C/N 比が増加するパターンを示している。

土壌の炭素や窒素の動態はリター供給や養分吸収を介して植生構造と密接な関係がある。林齢に伴う土壌炭素および窒素の蓄積量の増加は、生産者側の要因として、葉量の増加による窒素要求量の増加、林冠閉鎖に伴う木質リターの増加によって分解者のリター分解能が低下することや、このことによって植物の窒素要求量に対する土壌の窒素供給が不足するために植物のリターの養分量がより低下する。養分量の低下によって植物は低養分のリターを生産するようになり、分解速度の低下から、土壌の炭素、窒素を含めた有機物量の蓄積が増加していくプロセスが考えられている (Fukushima et al., 2011)。一方、地上部と同様に地下部の器官も物質動態において重要な構成要素だと考えられる。特に細根は分解が葉に比べて遅いため (Fujii & Takeda, 2010) 蓄積しやすく、土壌の炭素、窒素蓄積に重要な役割を果たしている (McClaugherty et al. 1982; Tateno & Takeda 2010) ことが知られている。地下部と合わせて林齢が炭素、窒素循環に与える影響を調べた研究は少ないが、細根の動態は林分構造の発達に関連しているという報告があり、スギ林では林冠閉鎖直前に (Fujimaki et al., 2007) ダグラスファーでは林冠閉鎖直後に細根量が最大となる (Vogt et al., 1987) ことが示されている。地上部の状態と合わせて細根量の林齢に対する動態を調べることも土壌炭素および窒素蓄積を理解する上で重要だと考えられる。

林分構造の発達に伴うリター供給の質的な変化に関する研究は主に遷移過程での林冠上層を占める上層種の変化に着目している (Hughes & Fahey 1994; Ostertag et al. 2008)。上層種の地上部バイオマスと比較すると下層種の地上部バイオマスは攪乱、または造林開始直後から急速に増加して、およそ 20 年までの遷移初期段階で最大に達した後減少に転じて、遷移後期には安定する傾向を示す (MacLean & Wein 1977; Gholz & Fisher 1982; White et al. 2004; Hart & Chen, 2006)。北日本ではしばしば下層がササで被覆されている森林が見られ、森林の物質循環においてササが大きな役割を果たしていることが報告されている (Watanabe et al. 2013)。このような下層種の特徴から、北日本の森林生態系において、上層種が高木層を形成されるまでの林分発達の初期段階ではササが物質循環の主要な駆動要因となることが予想される。しかし、林分発達の初期段階における、土壌の炭素、窒素蓄積量に与える下層植生の影響を詳細に検討した研究は多くない。

九州大学北海道演習林は林床にササが優占する冷温帯落葉広葉樹林が自然植生である北海道東部に位置する。ここでは 1972 年から現在まで毎年ミズナラ (*Quercus crispula*) を用いた造林が続けられており (Imada, 1996)、2012 年 9 月の時点で 0 ~ 40 年の林齢幅を持ち、上層種が単一の樹種で構成されることを目的とされ、下層がミヤコザサ (*Sasa nipponica*) で被覆された造林地となっている。さらに各林分が比較的地形の変化が少ない尾根に設定されており、それぞれの造林面積も平均 0.6ha ほどではほぼ等しい (今田, 1976)。このような特性から本試験地は、気候、母材、地形の影響を排除した上で、連続した林齢傾度における植生構造と土壌炭素、窒素動態の変化を高い時間的解像度で把握し、それらの関係性について調査することが可能である。

そこで本研究では、九州大学北海道演習林の連続した林齢傾度を持つミズナラ造林地において、(1) 北海道東部の広葉樹造林地における植生構造と土壌の炭素、窒素の蓄積量の林齢による変化を明らかにし、(2) 下層植生を含む植生構造の林齢による変化が土壌炭素、窒素の蓄積量に与える影響を評価することを目的とした。その際に以下のような仮説について検証を行った。林齢と土壌の炭素、窒素蓄積量に関して、(1) 林齢の増加に伴って O 層の炭素、窒素蓄積量は生産、分解速度が釣り合うまで増加した後、一定の値をとる一方、鉈質土は林齢による変化が見られない。また、(2) 林分発達初期において炭素、窒素蓄積量の動態は下層植生の影響を強く受ける。

2. 試験地と調査方法

2.1. 試験地

調査は北海道足寄郡足寄町 (43° 17' N, 143° 30' E) に位置する九州大学北海道演習林 (Ashoro Research Forest: ARF) で行った。足寄町における 2007 年から 2011 年までの過去 5 年間の年平均気温は 6.5° C、年平均降水量は 815.2mm であった (気象庁 <http://www.jma.go.jp/jma/index>).

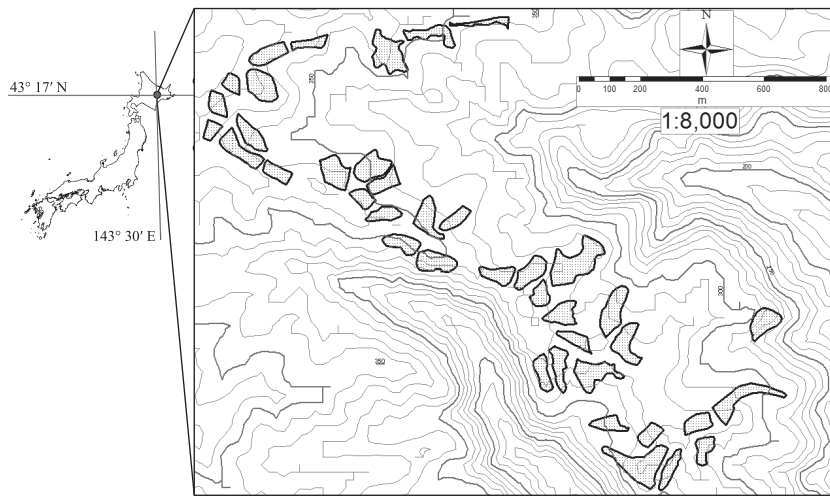


図1 調査地の地形図および位置図.

html)。また冬季の最低気温が -25°C 、夏季の最高気温が 35°C まで達することがあり、調査地の気候は気温の年較差が大きく、降水量・降雪量ともに少ない内陸的な特性を持つ。

調査はARFの8, 9林班にあるミズナラ造林地（細胞式舌状皆伐試験区）の0～40年生林で行われた（図1）。林分の概況を表1に示す。GWI（gravitational water index）は、10mメッシュに区切った地図上で、プロット中央のターゲットセルに対して半径1キロ以内の標高の高いメッシュを傾斜角に応じて重み付けし、足し合わせた集水面積の指数の一つである（Mitsuda et al., 2001）。SRI（Solar radiation index）は、太陽光線の入射角と地面の角度から計算さ

表1. 調査地プロットを設置した林分の概況

林齢 ^a	区画	ミズナラ 本数密度 (n/ha)	ミズナラ 本数 ^b (%)	ミズナラ 現存量 ^c (%)	平均 樹高 (m)	平均 DBH (cm)	傾斜 ^d (°)	斜面 方位	GWI ^{d,e}	SRI ^{d,f}
1	AI12	13000	-	-	-	-	7.25	N	3	1182.55
2	CI10	2500	-	-	-	-	9.57	SE	3.85	1307.49
3	AI9	0	-	-	-	-	13.8	N	5.76	1111.69
4	CI9	0	-	-	-	-	12.79	E	5.92	1216.22
5	AI8	5000	-	-	-	-	7.09	NE	10.58	1187.54
6	FI8	15000	-	-	-	-	2.86	NE	11.91	1228.39
7	CI8	1800	60.0	10.1	-	-	17.68	E	2.11	1207.65
8	AI7	41600	77.2	14.5	1.63	1.56	12.34	N	9.57	1126.09
9	FI7	1000	43.5	2.8	3.36	3.01	16.52	NE	5.65	1131.09
10	CI6	4500	82.0	96.8	4.26	2.52	12.29	SE	2.51	1259.29
11	AI6	34500	91.3	19.1	1.63	1.34	5.21	E	1.66	1246.54
12	FI5	17400	51.3	26.7	2.28	1.78	9.2	NE	10.21	1167.69
13	DI9	15600	66.4	33.6	2.11	1.89	20.56	S	6.17	1321.14
14	CI5	14900	86.6	31.9	2.29	2.08	10.2	SE	4.34	1294.56
15	AI5	8300	90.2	97.2	4.59	3.64	9.45	E	3.24	1232.3
16	FI4	9400	59.9	56.7	4.31	3.02	13.06	N	6.63	1127.76
17	EI9	2500	33.3	77.7	6.05	7.68	16.87	NE	1.98	1108.66
18	DI8	7500	72.8	71.6	NA	3.62	9.54	SE	5.77	1297.42
19	CI4	4100	48.8	88.6	6.77	4.96	5.16	SE	1.84	1283.74
20	AI4	3200	66.7	81.5	6.4	5.44	9.45	E	8.3	1220.54
21	FI3	7000	94.6	92.8	NA	4.98	10.03	NE	10.48	1184.23
22	EI5	6300	60.0	86.9	6.84	5.47	13.32	N	3.24	1108.95
23	DI7	11500	87.8	92.9	6.9	4.11	22.69	SW	4.01	1245.78
24	CI3	1500	34.1	12.3	5.91	4.29	5.16	SE	16.01	1295.97
25	BI5	4300	65.2	72.5	7.56	6.33	10.87	SW	3.84	1304.3
26	AI3	2400	36.9	36.2	10.8	5.33	3.36	E	51.77	1246.18
27	FI2	200	7.7	7.8	11.8	9.17	7.42	E	24.06	1231.38
28	EI2	900	25.0	36.0	9.17	8.31	18.37	SE	2.6	1249.78
29	DI5	5600	85.0	87.5	NA	5.83	18.6	S	6.37	1327.84
30	CI2	3900	66.1	35.0	4.56	4.21	7.88	S	20.75	1295.38
31	BI4	4400	77.2	82.2	9.23	6.60	16.6	SW	4.62	1289.85
32	AI2	4100	66.1	66.6	9.58	5.35	5.2	E	1.17	1228.53
33	FI1	4600	83.6	80.1	15.25	6.55	13.54	NE	4.14	1171.99
34	EI4	3300	71.7	82.8	9.29	8.00	10.83	NE	3.27	1149.22
35	DI4	3400	85.0	97.4	11.59	8.61	21.71	S	3.91	1314.92
36	CI1	2300	95.8	87.3	NA	9.55	14.69	SE	5.01	1252.54
37	BI3	3000	88.2	99.8	12.28	9.83	10.34	W	3.51	1245.44
38	AI1	4000	100.0	100.0	13.85	10.47	8.35	NE	2.63	1203.37

^a 2010年8月現在のデータ^b 上層種の本数に占める割合^c 上層種のバイオマスに占める割合^d Mitsuda et al. (2001) の数値標高モデルから算出^e Gravitational Water Index^f Solar Radiation Index

れ、それぞれの調査プロットが年間に受ける日射の指数である。調査地の標高は350m～400m、傾斜は2.9°～22.7°(平均11.6°±5.1)の緩やかな地形である。各林分は小尾根の稜線に設定され(Imada 1996)、日射量のばらつきはCVで5%程度と小さい。

本調査地の土壌は火山灰性の褐色森林土である。植生は造林樹種であるミズナラの他にシラカンバ(*Betula platyphylla* var. *japonica*)やエゾイタヤ(*Acer pictum* ssp. *mono*)などが見られる。下層は主にミヤコザサによって被覆されているが、若い林分ではシダやキイチゴ属(*Rubus* spp.)の植物が見られる。造林前の植生はミズナラが優占する広葉樹二次林である。以上のように、本調査地は地形や母材、樹種、造林前の森林履歴など時間以外の立地条件が比較的均一(表1)である。調査地では1972年から現在まで、細胞式舌状皆伐施業法と名付けられた方法によって毎年造林が続けられている。育林工程は概ね次のとおりである。8～9月頃に造林対象の区画で下草の刈払と小径木の伐倒を行い、区画外に除去整理する。幅0.5mの更新筋と幅1mの放置筋を交互に設定し、更新筋の鉋質土を耕転機による耕転、もしくは人力による法切りによって裸出させる。9～10月頃上方から落下してきたミズナラの種子を全更新筋の延長1m間に45粒以上定着するよう播種し、覆土する。これらの育林工程はImada(1996)に詳細に記されている。本文ではこれ以降、播種工程を基準として播種以前を0年生林、播種以降を1年生林と定義する。翌年、種子の定着を攪乱しないようにするため更新面上の立木の皆伐(更新伐)を土壌が凍結している3月頃に行う。伐採木を更新面外に運び出し、更新伐により発生した末木枝条は区画外へ除去整理する。翌年(2年生)には放置筋の刈出し、3年生では稚樹の萌芽更新を促すため更新筋を含めて植生全てを地際から刈り払う。以上の行程を1972年から150年毎年行い、2121年に0-150年生の林分が一年ごとに全て揃う計画である。本調査を開始した2010年では0-38年生の林分が、調査の終了した2012年には0-40年生の林分が揃っていた。なお、これ以降本文中で表記される林齢は調査を実施した時点のものを指す。

2010年8月に1～38年生林分に調査プロットを各林分1カ所設置した。1～6年生林分ではミズナラがまだ実生、稚樹の段階であって密度が高いため、プロットの大きさは1～6年生林では2m×2m四方、7～38年生林では10m×10m四方で設定した。

2.4. 植生調査

2010年7月から8月までに調査プロット内に生育する樹木の毎木調査を行った。樹高1.5m以上のすべての個体で樹種と胸高周囲長(GBH)を記録し、3個体以上を無作為に選んで樹高を測定した。樹高1.5m未満の個体についてはすべての個体で樹種と樹高を記録した。ただし1, 2, 5, 6年生林のバイオマス推定については、ミズナラの個体が実生・稚樹の段階にあったため、ミズナラの本数を数え、実生・稚樹5個体を採取した。3, 4年生では下刈りの影響

で実生や稚樹は見られなかった。

林分の地上部バイオマスを上層種と下層種の2つに分けて推定した。上層種は現在林冠を構成する、あるいは将来林冠を構成しうる樹種、下層種は林床に生育するミヤコザサ、草本、およびヤマハギやキイチゴ属の低木類と定義した。上層種に分類される樹種は造林樹種であるミズナラの他に、アオダモ、アズキナシ、エゾイタヤ、イヌエンジュ、ウダイカンバ、オオヤマザクラ、オニグルミ、キハダ、シラカンバ、ハリギリ、ハルニレ、ホオノキ、ミヤマザクラ、ヤエガワカンバ、ヤチダモである。なお、造林樹種であるミズナラが上層種に占める比率の平均は本数ベースで67.5%、バイオマスベースで61.4%である(表1)。

上層種の地上部バイオマスは以下に示す相対成長式から推定した。

$$\ln W = 2.428 \ln(\text{DBH}) - 2.282 \quad (\text{式①})$$

$$\ln W = 2.8325 \ln H - 1.1843 \quad (\text{式②})$$

樹高1.5m以上の個体は式①に胸高直径DBH(cm)を代入することで、樹高1.5m未満の個体は式②に樹高H(m)を代入することで地上部バイオマスW(kg)を推定した。式①は北海道北部の天然林に生育するミズナラから作成された式である(Takagi et al. 2010)。式②は植生調査で採取した実生と稚樹から作成されたものである(p<0.001, R²=0.79, n=20)。1～6年生林分の地上部バイオマスは植生調査で採取した5個体の実生もしくは稚樹の重量と本数から推定した。

2010年の7月から8月の間に下層種の地上部バイオマスを測定するため刈り取り調査を行った。調査プロット内で最近人為的に攪乱された跡が見られない地点に1m×1m四方の枠を設置した。枠内にある下層種を全て刈り取り、70℃で24時間乾燥させた後重量を測定した。本調査地ではササの地上部が約1年で入れ替わるため、バイオマスを下層からのリター供給量とみなすことができる。

DBHと樹高から幹材積を計算した。始めに樹高とDBHとの関係を逆数式(式③)で回帰し、35年生林より古い林分に生育する全てのミズナラについてDBHから樹高を計算した。

$$\frac{1}{H} = \frac{0.61}{\text{DBH}} + 0.038 \quad (\text{式③})$$

2.5. 上層種の着葉量の推定

林冠の発達を着葉量から評価するために葉面積指数(Leaf Mass Index; LAI)から上層種の着葉量(以下着葉量)を推定した。2010年の7月末から8月上旬にかけて、魚眼レンズ(FC-E8, Nikon, Japan)を装着したデジタルカメラ(COOLPIX 5000, Nikon, Japan)で全天空写真を撮影した。撮影は調査プロット中央付近で林床から100cmの高さで行った。撮影した全天空写真からGap Light Analyser version 2.0(Simon Fraser University, Canada Institute of Ecosystem Studies, USA)を用いてLAIを算出した。

単位面積あたりの葉重量 (LMA) を算出するために、2010 年 7 月から 8 月に施業の影響で実生が見られなかった 3 年生林を除く 1 ~ 38 年生林において高枝切り鋏を用いてミズナラ樹冠上部の披陰されていない生葉を 5 個体から採取した。4 年生林では萌芽枝から生葉を採取した。但しミズナラのサイズが小さいなどの理由で他の植物に被陰されている場合はこの限りではない。二次展葉した葉は基本的に採取の対象としていないが、実生の中には二次展葉した葉しかないものもあるため、その場合に限り採取の対象とした。採取した生葉は 70℃、48 時間で乾燥させて重量を測定した後、葉面積を Image J (National Institutes of Health, USA) で測定して LMA を計算した。LAI と LMA の積から上層種の着葉量 (Mg/ha) を推定した。本調査地では上層種が落葉樹からなるため、着葉量を上層種からのリター供給量とみなすことができる。

2.6. 土壌、細根、ササの稈、葉の採取と分析

土壌試料は O 層および深さ 0-5cm と 5-10cm の鉈質土の計 3 層に分けて採取した。O 層の採取は 2010 年 7 月 ~ 8 月に 1 ~ 38 年生林の各林分のプロット内で最近人為的に地面が攪乱された跡が見られない地点 1 ヶ所で行った (1 林分あたり 1 サンプル)。採取地点で 20cm × 20cm 四方の枠を地面にあてて、枠内にある O 層を採取した。鉈質土の採取は 2012 年 9 月に 0 ~ 40 年生林分のプロットの四隅、計 4 点で行い、1 林分あたり 4 サンプルとした。なお、0、1、2 年生の 3 林分については 2010 年 8 月の時点で調査プロットを設置していないため、新たに 2m × 2m 四方のプロットを設置した。O 層を採取した後に露出した部分から 100ml 採土円筒を用いて深さ 0cm-5cm の鉈質土を採取し、その直近から深さ 5cm-10cm の鉈質土を採取した。採取した土壌試料は 70℃、72 時間で乾燥させた。O 層の試料はミキサーで粉碎した。鉈質土の試料は 2mm のメッシュのふるいにかけた後、細根 (直径 2mm 以下) や礫を手作業で取り除いて細土を得た。取り除いた細根は深さ 0-5cm、5-10cm のサンプルを 1 つにまとめ、1 林分あたり 1 サンプルとし、ササとササ以外 (樹木、草本植物など) の 2 つに分類して乾燥重を測定した。

2011 年 8 月に 1 ~ 38 年生林分でミヤコザサの個体を各林分無作為に 10 本ずつ地際から刈り取った。刈り取ったミヤコザサは 60℃、72 時間で乾燥させた後、稈と葉に分けて乾燥重を測定した。そして、1 個体の乾燥重に占める稈と葉の重量の比率を林分ごとに算出し、下層種の地上部バイオマスとの積をそれぞれ林分あたりの稈、および葉の重量とした。

落葉の完了した 2010 年 11 月下旬に 6、11、16、21、26、31、36、38 年生林の計 8 林分でミズナラとミヤコザサの落葉を採取した。ミズナラの落葉は各調査プロットの四隅を中心に 2010 年 10 ~ 11 月に落ちたと考えられるものを採取した。ミヤコザサは脱落寸前で緑色が失われ、簡単に稈から採取できるものを落葉として採取した。採取した落葉は 70℃、48 時間で乾燥させ、ミキサーで粉碎した。

粉碎した O 層、生葉、落葉および鉈質土から得た細土の炭素と窒素の濃度 (%) を CN コーダー (Yanaco CN coder MT-700, Yanaco Co., Japan) を用いて測定した。炭素蓄積量、窒素蓄積量は O 層では濃度と乾燥重の積から、鉈質土では濃度と細土重の積から計算し、ヘクタールあたりの量に変換した。

2.7. 統計解析

林齢に対する植生、土壌の変化は様々であり、モデル比較の手法が用いられている (Yang et al., 2011)。本研究では林齢による変化を明らかにするため、植生の要素 (上層種と下層種の地上部バイオマス、着葉量、細根量、生葉の炭素濃度、窒素濃度、C/N 比)、および土壌の要素 (炭素および窒素の量と濃度、C/N 比) を応答変数、林齢を説明変数として最小二乗法で回帰分析を行った。3 年生林における刈出の影響で 3、4 年生林において上層種の地上部バイオマスがゼロだったため、上層種の地上部バイオマスの解析の際はこれらの林分のデータを分析から外した。分析にはロジスティックモデル (式④)、線形モデル (式⑤)、maxima function (式⑥)、Null モデル (式⑦) の 4 つのモデルを使用した (図 2)。

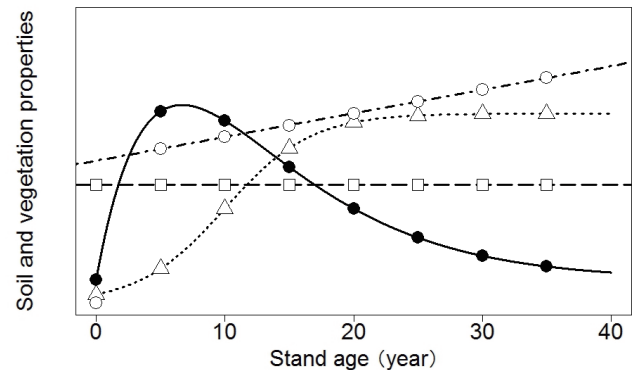


図 2 本研究で使用したモデルの模式図。ロジスティック式(三角)、線形式(白丸)、maxima 式(黒丸)、Null モデル(四角)の 4 つのモデルを使用し、モデル選択を行った。

$$y = \frac{a}{1 + \exp(b-ct)} \quad (\text{式④})$$

$$y = at + b \quad (\text{式⑤})$$

$$y = at * \exp^{bt} + c \quad (\text{式⑥})$$

$$y = a \quad (\text{式⑦})$$

ただし t は林齢、 a 、 b 、 c は回帰係数である。

maxima function は下層植生の林齢による変化を表すのに用いられてきた関数である (Lewis 1989; White et al. 2004)。本調査地では林齢が増加しても下層種の現存量が 0 にはならないので、解析に使用する式には定数項を加えた (式⑥)。また、maxima function は極大値、あるいは極小値をもつ曲線を描くモデルである。Null モデルは説明変数

では応答変数を説明できないモデルであり切片のみの式となる。モデルの選択は赤池情報量基準 (AIC) を基準として、値が最小となるものを最適モデルとして選択した。また、各モデル間の AIC の差は δAIC で表される。本研究では、Burnham & Anderson (2002) に従い、二つのモデル間の δAIC が 2 より小さいとき、モデル間には違いはないと判断した。Null モデルと選択された最適モデルとの違いは δAIC_{Null} とした。

落葉の質に影響を与える因子を評価するため、林齢、種 (ミズナラとミヤコザサ) を説明変数、炭素濃度、窒素濃度、C/N 比を応答変数して重回帰分析を行った。落葉の種は因子型の説明変数とし、ミズナラの落葉を 0、ミヤコザサの落葉を 1 とした。説明変数の選択は AIC を用いたステップワイズ法によって行った。

植生と土壌の炭素、窒素蓄積量との関係を調べるために植生構造の要素として、上層種の着葉量と下層種の地上部バイオマス、ササの稈と葉のバイオマス、ササの細根量、ササ以外の細根量、これらに対する土壌炭素蓄積量、窒素蓄積量、C/N 比との関係を Pearson の相関係数によって解析した。

全ての統計解析には R 2.15.0 (R Development Core Team 2012) を使用した。

3. 結果

3.1. 林齢と林分構造

林齢と各パラメータのモデル選択の結果を表 2 に示す。上層種の地上部バイオマスは林齢に対し線形的に増加するモデルが選択された (表 2, 図 3, $\delta AIC_{Null}=63.4$)。下層種の地上部バイオマスは maxima function が選択され ($\delta AIC_{Null}=16.8$)、造林開始から 7 年生前後に極大値をもち、20 年生以降は 2.02 ± 0.8 (Mg/ha) で安定する傾向が見られた。上層種と下層種の地上部バイオマスを比較すると、造林

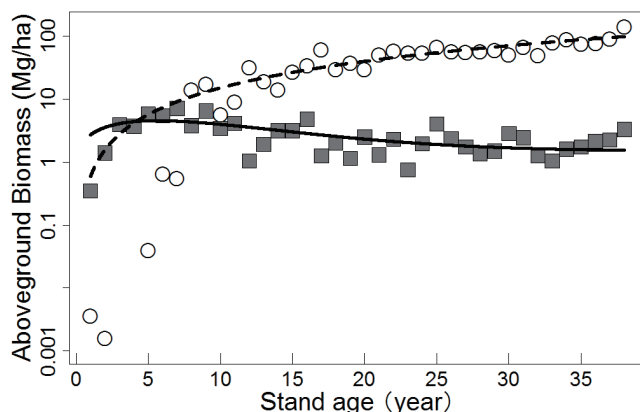


図3 林齢と地上部バイオマスとの関係、丸は上層種、四角は下層種のバイオマスを表す。

表 2. 林齢に対する林分バイオマス、器官バイオマス、土壌の炭素、窒素に関するモデルごとの AIC および最小 AIC となった最適モデル式。太字は最適モデル (最小 AIC) および最適モデルとの違いが小さいモデル ($\delta AIC < 2$) を表す。

	最適モデル	Logistic	Liner	Maxima	Null
上層種バイオマス	Li: $y = -12.54 + 2.79t$	297.2	292.9	NC	356.3
下層バイオマス	M: $y = 1.49t * e^{-0.18t} + 1.47$	NC	142.5	131.2	148.0
上層種着葉量	Lg: $y = 2.67 / (1 + e^{(6.82 - 0.58t)})$	82.1	93.0	NC	129.2
生葉 C 濃度	Li: $y = 44.84$	NC	111.7	NC	111.4
生葉 N 濃度	Li: $y = 2.14 - 0.0051t$	NC	-15.1	-12.7	-13.8
生葉 C/N 比	Li: $y = 20.9 + 0.065t$	160.8	159.7	160.5	162.3
細根量 (総量)	N: $y = 343$	NC	555.5	NC	555.2
細根量 (ササ)	M: $y = 48.0t * \exp(-0.16t) + 73.4$	NC	459.4	453.6	464.8
細根量 (ササ以外)	Li: $y = 82.85 + 1.52t$	424.2	423.7	NC	425.2
O 層重量	M: $y = -9.07t * e^{-0.40t} + 14.5$	221.3	225.3	216.5	226.8
O 層炭素濃度	Lg: $y = 38.39 / (1 + e^{1.40 - 1.02t})$	221.5	240.6	NC	246.1
O 層窒素濃度	M: $y = 0.064t * e^{-0.030t} + 0.98$	22.2	23.6	22.1	34.7
O 層炭素蓄積量	M: $y = -6.46t * e^{-0.54t} + 5.44$	141.1	151.8	139.3	157.1
O 層窒素蓄積量	M: $y = 0.026t * e^{-0.042t} + 0.022$	-83.5	-76.9	-84.0	-70.2
O 層 C/N 比	M: $y = 3.23t * \exp^{0.15t} + 21.32$	244.4	244.3	239.5	244.2
0-5cm 細土容積重	Li: $y = 419.39 - 1.28t$	NC	449.6	NC	450.8
0-5cm 炭素濃度	M: $y = -2.55t * e^{-0.41t} + 9.95$	168.1	166.8	165.4	167.6
0-5cm 窒素濃度	M: $y = -0.17t * e^{-0.38t} + 0.63$	-49.0	-50.1	-52.2	-49.5
0-5cm 炭素蓄積量	M: $y = -4.53t * e^{-0.56t} + 18.11$	185.2	183.3	181.4	183.0
0-5cm 窒素蓄積量	M: $y = -0.33t * e^{-0.49t} + 1.15$	-16.0	-17.8	-20.1	-18.3
0-5cm C/N 比	N: $y = 16.06$	NC	151.3	152.0	149.4
5-10cm 細土容積重	N: $y = 492.92$	NC	451.7	NC	449.9
5-10cm 炭素濃度	N: $y = 6.14$	170.1	168.8	171.6	167.7
5-10cm 窒素濃度	N: $y = 0.39$	-40.4	-41.8	NC	-43.5
5-10cm 炭素蓄積量	N: $y = 14.32$	NC	215.1	217.3	213.4
5-10cm 窒素蓄積量	N: $y = 0.91$	NC	11.8	13.1	9.8
5-10cm C/N 比	N: $y = 16.08$	NC	163.5	164.3	161.6

Lg: logistic model, Li: liner model, Maxima: maxim function, N: Null model, y: それぞれの応答変数, t: 林齢, NC: 収束しなかったモデル

開始から7年目までは下層種の方が多かったが、8年目以降は全ての林分において上層種が下層種を上回っていた。

3.2. 林齢と各器官の変化

上層種の着葉量はロジスティック式が選択された（図4, 表2: $\delta AIC_{Null}=47.1$ ）。モデル曲線において20年以降の定常状態を示す着葉量 2.74 Mg/ha に対し、それぞれの林齢の上層種着葉量の割合を閉鎖率とすると、11年生林までは0.15未満で推移したが、12年生林で1.31となり、それ以降も

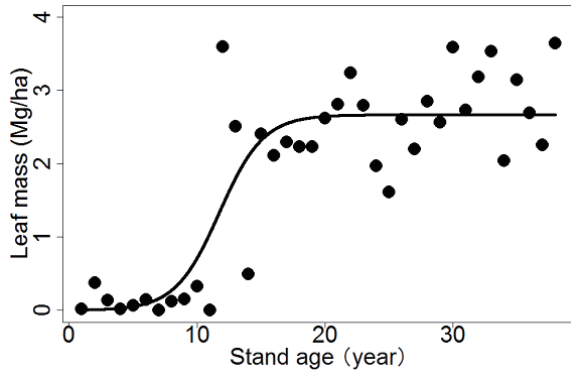


図4 林齢と上層種の着葉量の変化。

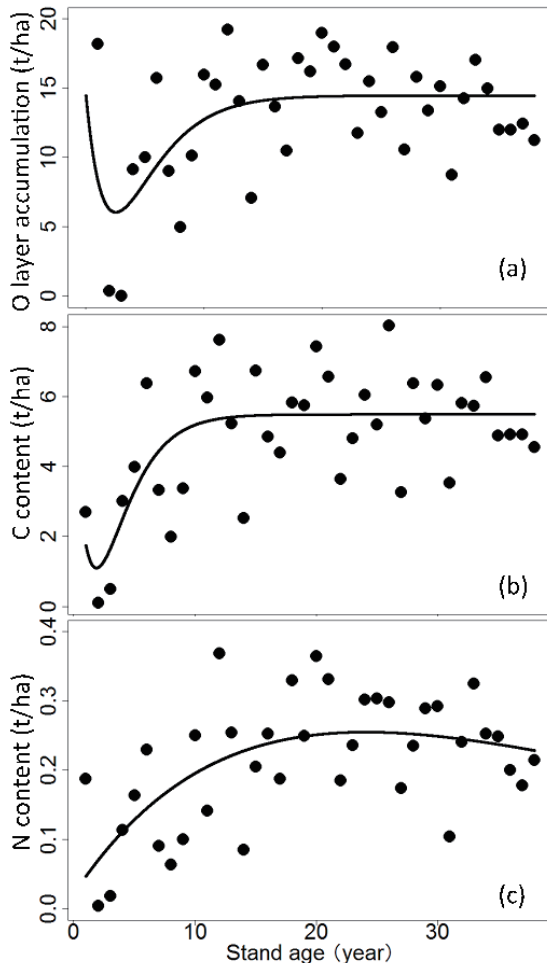


表3. 落葉の C, N 濃度および C/N 比に対する林齢、落葉の種の最適モデルの回帰係数および AIC の結果。数字がないものは変数として選択されなかったことを示す。

応答変数	説明変数の係数		切片	AIC
	林齢	種		
C (%)	—	-7.03	45.05	68.56
N (%)	—	—	1.12	-3.92
C/N	—	-6.01	41.44	113.82

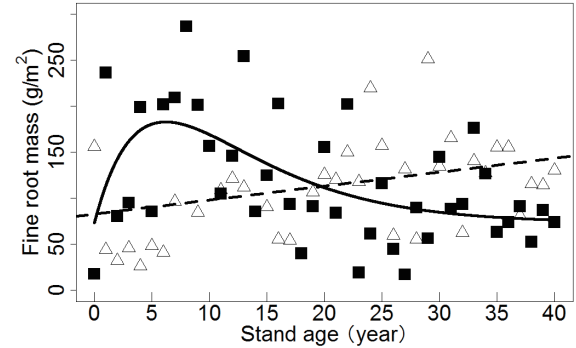


図5 林齢と深さ 0-10cm における細根量との関係。丸はササ以外の細根、四角はササの細根量を表す。実線は選択されたモデルを示す。

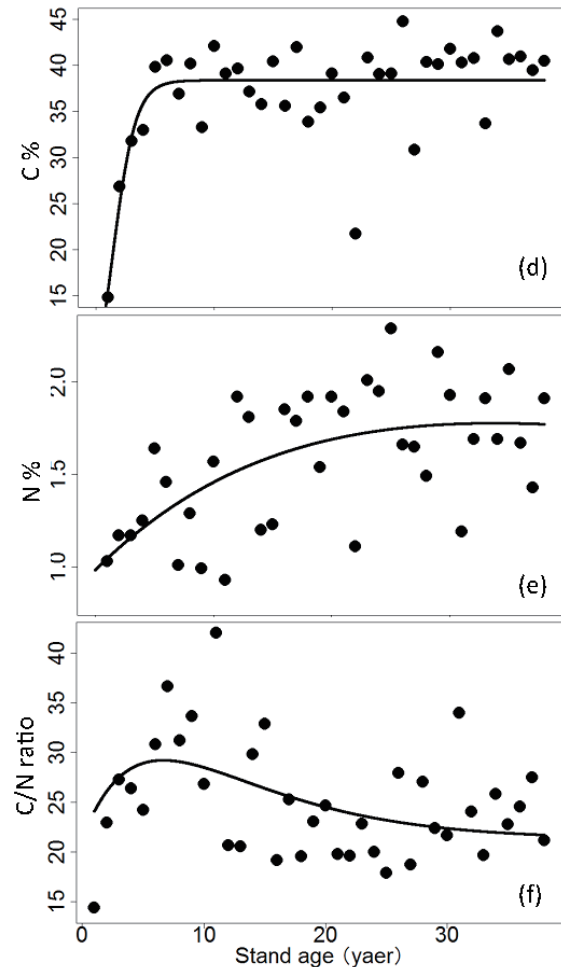


図6 林齢とO層の a) 有機物堆積量, b) 炭素蓄積量, c) 窒素蓄積量, d) 炭素濃度, e) 窒素濃度, f) C/N 比を示す。実線は選択されたモデルを示す。

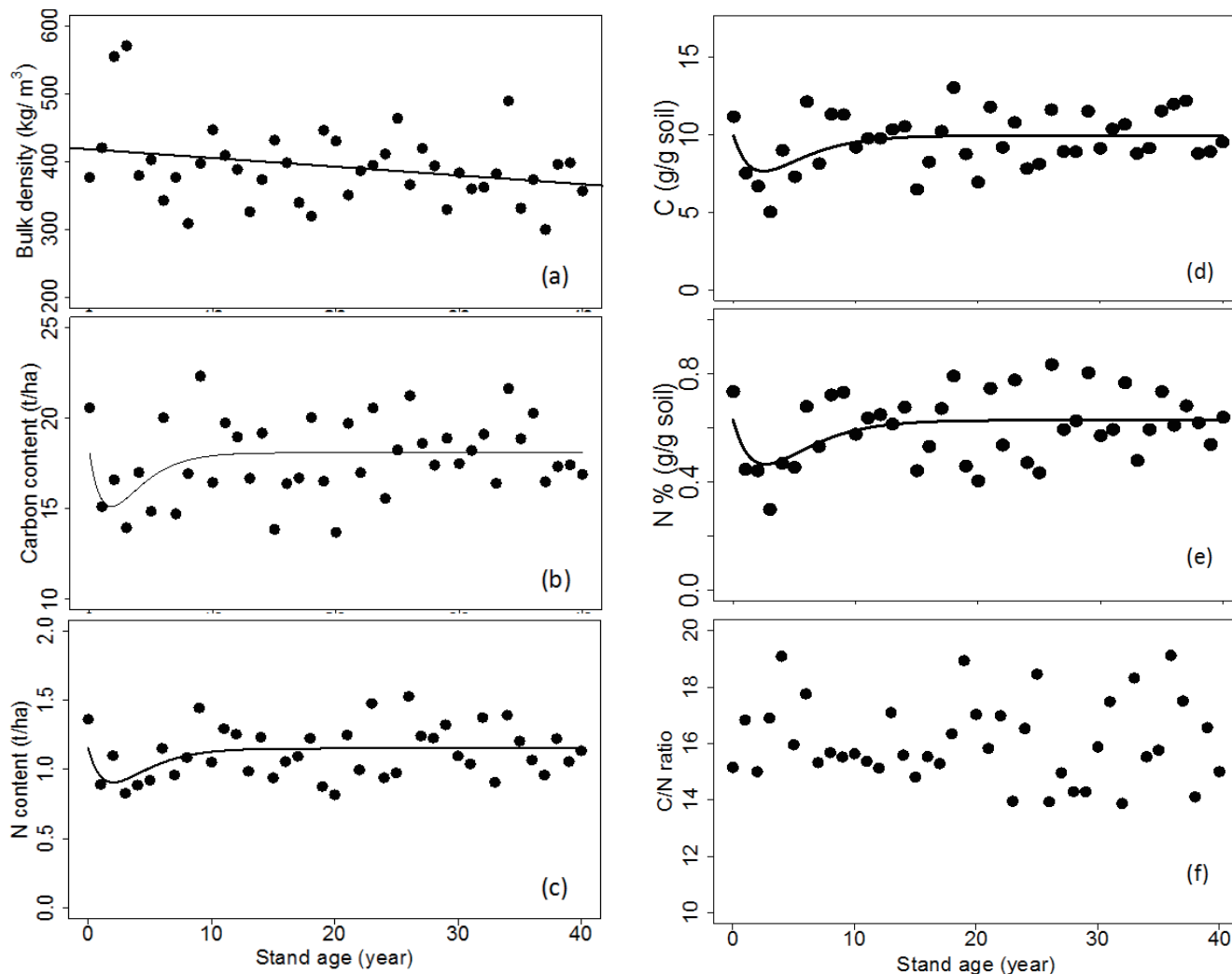


図7 林齢と鉍質土壌（0-5cm）の a) 乾燥重密度, b) 炭素蓄積量, c) 窒素蓄積量, d) 炭素濃度, e) 窒素濃度, f) C/N 比を示す。実線は選択されたモデルを示す。

14年生林を除くと 1.0 ± 0.2 で推移した。従って造林後12年目から林冠閉鎖が始まっていた。

林齢の増加に対するミズナラ生葉の炭素濃度はNullモデルが選択され、林齢によって変化が説明されなかった（表2）。林齢に対する窒素濃度においては単調減少の線形式が選択されたが、Nullモデルとの違いはなかった（ $\delta AIC_{Null}=1.3$ ）。C/N比は林齢の増加に伴う単調増加の線形式が選択された（ $\delta AIC_{Null}=2.6$ ）。

落葉の炭素濃度、窒素濃度およびC/N比を林齢と落葉の種で回帰してステップワイズ法による変数選択を行ったところ、落葉の炭素濃度とC/N比では種の違いによる有意な影響が見られ、ミズナラの落葉はササのそれより炭素濃度、C/N比が高かった（表3）。一方、窒素濃度では林齢、種は有効な説明変数として選ばれなかった。

細根量合計は、林齢に対してNullモデルが選択された。ササとその他の細根量と林齢との関係を図5に示す。ササの細根量はmaxima functionが選択され（表2, $\delta AIC_{Null}=11.2$ ）、造林後およそ8年目で最大値となり、下

層種地上部のバイオマスと似た傾向を示した。ササ以外の細根量については、8、14、18年生林においてシダの根が多く見られ、値が突出して大きかったため除外して解析を行ったところ、林齢に対し単調増加する線形式が選択されたが、この選択式とNullモデルの違いはみられなかった（表2, $\delta AIC_{Null}=1.6$ ）。ササの細根バイオマスは、およそ20年ほどでササ以外の細根量を下回った。

3.3 土壌の変化

O層の蓄積量はmaxima functionが選択された（表2, $\delta AIC_{Null}=10.3$, 図6(a)）。造林後1～2年目では減少したが、それから増加に転じて10年目では安定した。炭素濃度はロジスティック式が選択され（ $\delta AIC_{Null}=24.6$ ）、1～3年生林で低かったが、おおむね造林後5年目以降は安定した。窒素濃度はmaxima functionが選択された（ $\delta AIC_{Null}=12.6$, 図6(e)）が、maxima functionとロジスティック式との違いはなかった（ $\delta AIC=0.1$ ）。いずれの場合にも窒素濃度は、造林後30年目までは増加し続けていたが、それ以降はほぼ

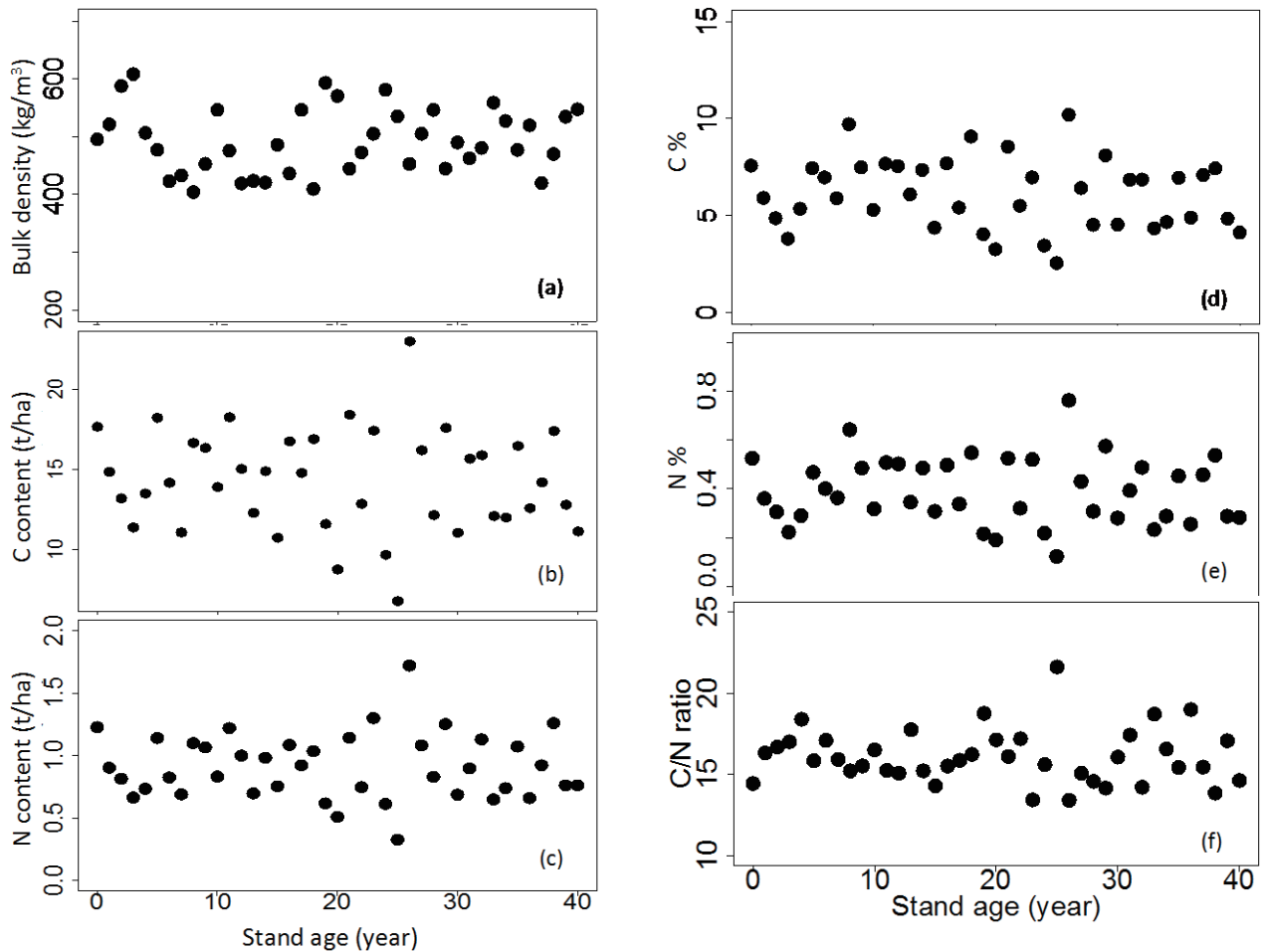


図8 林齢と鉈質土壌(5-10cm)のa)乾燥重密度, b)炭素蓄積量, c)窒素蓄積量, d)炭素濃度, e)窒素濃度, f) C/N比を示す。実線は選択されたモデルを示す。

安定する傾向を示した。炭素蓄積量, 窒素蓄積量はともに maxima function が選択された(炭素蓄積量: $\delta AIC_{Null}=17.8$; 窒素蓄積量: $\delta AIC_{Null}=13.8$)。炭素蓄積量で選択された maxima function はロジスティック式との違いは小さかった($\delta AIC=1.8$)。いずれのモデルの場合でも, 炭素蓄積量は造林直後の初期3年目までの低い値から増加して, 造林後およそ10年目以降は安定する傾向を示した(図6(b))。窒素蓄積量でも maxima function とロジスティック式との間の違いは小さいが($\delta AIC=0.5$), 何れのモデルも造林後20年まで増加し続け, それ以降は増加傾向を示さなかった(図6(c))。C/N比は maxima function が選択された($\delta AIC_{Null}=4.7$, 図6(f))。造林後5~10年目でピークに達した後減少に転じ30年目以降は安定する傾向を示した。

深さ0-5cmの鉈質土における土壌特性と林齢との関係を図7に示す。細土量は線形式が選択され, 38年間でわずかに減少していたが, Nullモデルとの違いはみられなかった(表2, $\delta AIC_{Null}=1.2$, 図7(a))。炭素濃度($\delta AIC_{Null}=2.2$, 図7(d)), 窒素濃度($\delta AIC_{Null}=2.7$, 図7(e))は, ともに maxima function が選択され(表2), 造林後数年間はやや減少したが, それから増加して10年生林では皆伐前の水

準まで戻り安定した。炭素蓄積量($\delta AIC_{Null}=1.6$, 図7(b)), 窒素蓄積量($\delta AIC_{Null}=1.8$, 図7(c))は, maxima function が選択され, 傾向は炭素濃度, 窒素濃度の場合と同じだが, Nullモデルとの違いはほとんどなかった(表2)。C/N比はNullモデルが選択され($y=16.06$, $AIC=149.4$, 図7(f)), 林齢によって変化が説明されなかった(表2)。

深さ5-10cmの鉈質土における細土量, 炭素濃度, 窒素濃度, 炭素蓄積量, 窒素蓄積量, およびC/N比と林齢の関係はいずれもNullモデルで表され, 林齢によって変化が説明されなかった(図8, 表2)。

3.4. 植生構造が土壌の炭素, 窒素に与える影響

上層種の着葉量とO層の炭素蓄積量, 窒素蓄積量との間に正の有意な相関が見られた(表4)。下層種の地上部バイオマスはO層の窒素蓄積量との間に負の, C/N比との間に正の有意な相関関係が見られた。O層の炭素蓄積量の上層種着葉量に対する回帰直線は $R^2=0.278$ であるのに対し, 下層種バイオマスに対しては $R^2=0.043$ であり, 上層種着葉量の方が下層種バイオマスよりも寄与が大きかった。O層の窒素蓄積量でも上層種着葉量に対して $R^2=0.425$, 下層バイ

表 4. 植生の变量と O 層の炭素蓄積量 (Cm), 窒素蓄積量 (Nm), C/N 比との相関係数 (n=38). 太字は $P<0.05$ で有意な関係にあることを示す.

	O 層		
	Cm	Nm	C/N
上層種の着葉量	0.527	0.652	-0.445
下層種の地上部バイオマス	-0.209	-0.400	0.549
ササの稈バイオマス	-0.169	-0.355	0.521
ササの葉バイオマス	-0.247	-0.440	0.570
総細根量	-0.127	-0.063	0.081
ササ細根量	-0.146	0.155	0.116
ササ以外の細根量	-0.080	-0.004	0.042

表 5. 植生の变量と表層土壌 0-5cm の炭素蓄積量 (Cm), 窒素蓄積量 (Nm), C/N 比との相関係数 (n=38). 太字は $P<0.05$ で有意な関係にあることを示す.

	鉾質土 0-5cm		
	Cm	Nm	C/N
高木層の着葉量	0.157	0.208	-0.139
下層種の地上部バイオマス	-0.098	0.132	0.063
ササの稈バイオマス	-0.092	-0.129	0.065
ササの葉バイオマス	-0.103	-0.133	0.059
総細根量	0.117	0.159	-0.131
ササ細根量	-0.278	-0.379	0.307
ササ以外の細根量	0.120	0.082	-0.029

表 6. 植生の变量と表層土壌 5-10cm の炭素蓄積量 (Cm), 窒素蓄積量 (Nm), C/N 比との相関係数 (n=38). 太字は $P<0.05$ で有意な関係にあることを示す.

	鉾質土 5-10cm		
	Cm	Nm	C/N
高木層の着葉量	-0.002	-0.069	-0.135
下層種の地上部バイオマス	-0.020	-0.046	-0.071
ササの稈バイオマス	-0.041	-0.059	-0.074
ササの葉バイオマス	0.002	-0.032	0.067
総細根量	0.001	-0.063	-0.118
ササ細根量	-0.263	-0.333	0.299
ササ以外の細根量	0.114	0.091	0.056

オマスに対して $R^2=0.160$ と炭素蓄積量と同様の傾向が見られた。一方, C/N 比では上層種着葉量に対し $R^2=0.198$, 下層バイオマスに対し $R^2=0.301$ と, 下層バイオマスの寄与の方が大きかった。下層バイオマスササの稈, および葉のバイオマスは両方とも O 層の窒素蓄積量との間に負の, C/N 比との間に正の相関が見られた。また, 深さ 0-5cm, 5-10cm の鉾質土における窒素蓄積量とササの細根量との間に有意な負の相関が見られた (表 5, 6)。その他, 鉾質土層の炭素蓄積量, 窒素蓄積量, C/N 比と上層種落葉量や下層種地上部バイオマスとの間に有意な相関関係は見られなかった。樹木などササ以外の細根量は O 層, 鉾質土層の炭素, 窒素蓄積量, C/N 比いずれとも有意な相関関係は見られなかった。

4. 考 察

本調査地の 40 年間の地上部からみた林分発達は, 上層種の単調な増加と, 初期の下層種の発達から林冠閉鎖に伴って減少するという一般的な推移を辿った (図 3, 4)。これに対し, O 層における炭素, 窒素の蓄積量は, 初期 (10 ~ 20 年まで) 増加した後に安定し, ある時点で定常値を持つという仮説と合致した (図 6)。C/N 比は炭素, 窒素の安定に至る時間の違いから極大値をとるパターンが見いだされたが, 20 年ほどで安定した。O 層から鉾質土の深い方にくほど林齢による土壌への影響の度合いが小さくなるという仮説通り, 炭素, 窒素蓄積量, C/N 比への林齢の影響は林床面において大きかったが, 鉾質土の 0-5cm, 5-10cm ではその影響は小さかった (図 6, 7, 8)。植物側の特性との相関解析から, O 層の主な変化は C, N の蓄積量には上層種の着葉量の正の影響が大きかったが, C/N 比にみられる質に対しては下層種のバイオマスの負の影響が大きかった (表 4)。土壌の炭素, 窒素の蓄積量の変化を林分の構造発達とあわせて考えると, 造林後 10 年目あたりでは, バイオマスにおいて上層種が下層種を上回る時期にあたり, 20 年目で林冠の閉鎖が完了する時期に当たるため, 本調査地における林齢の初期変化に伴う炭素, 窒素の蓄積様式には下層種の繁茂と衰退, 林冠の発達といった林分構造の変化が重要であると考えられる。

4.1. 地上部の林分構造の発達

本調査地における林分構造は造林直後には下層種のバイオマスが上回っていたが, 7 年目以降は上層種のバイオマスが上回った (図 3)。森林生態系における単位面積あたりの植物バイオマスは林分成立後から林齢の経過に伴い増加するがいずれ頭打ちになることが知られている (Barnes et al. 1998)。日本のスギ人工林で行われた研究ではスギの地上部バイオマスは造林後約 30 年 ~ 60 年の間で頭打ちになる (Shutou & Nakane 2004; Tatenno et al. 2009)。一方, 落葉広葉樹であるブナの二次林では 75 年間を通して樹木の地上部バイオマスは増加し続けていたことが報告されている (Kawaguchi & Yoda 1986)。本調査地では上層種のバイオマスは 38 年間増加し続けていた。本試験林の計画における目標個体サイズは, 150 年生の時点で DBH55cm を予定しており, 40 年時点での予定 DBH は 14.5cm となっている (Imada, 1996)。本研究における 38 年生林分の DBH は, 劣位個体含めて平均 10cm, 最大で 18.8cm であり, 伐採予定木に関しては概ね計画サイズに近い。立木密度はミズナラの二次林を模倣して本数管理を定めた本試験地の当初計画である 35 年における 1321 本を 30 年生以上の林分で 2300 本から 4600 本と大幅に上回っている (表 1; 菱, 2013) ものの, 優位個体の成長は大きく制限を受けていないものと考えられる。従って計画の通りに造林木のミズナラが成長すれば, 今後も増加し続けることが予想される。本研究で扱った 0-40 年生林分は, 150 年伐期を予定する長期計画からすればまだ若齢段階にあり, 高齢段階において非同化器官の増大による炭素不足 (Gower et al., 1996) や

長期的な窒素不足 (Yang et al., 2011) には至っていない。林齢に対する林分構造と物質循環について理解を深めるためには、引き続き長期計画に沿った造林の継続とモニタリングが重要であると考えられる。

下層種のバイオマスが林分発達過程の初期に最大となり、その後減少に転じて一定の範囲内で安定する傾向は、林齢と下層植生のバイオマスとの関係を扱った既往の研究結果と一致する (MacLean & Wein 1977; White et al. 2004)。造林後 11 年～12 年目を境に上層種による林冠の閉鎖が生じる (図 4) ことから、下層種の現存量の時間的な変化は林冠の発達過程を反映しているものと考えられる。

4.2. 葉, 細根

本調査地におけるミズナラの着葉量は、造林後 10 年あまりの短い期間で安定した (図 4)。このことは、葉のバイオマスは他の器官と比較して林分発達の早い時期に最大値に達した後一定の値を取る (Barnes et al. 1998)、ブナ二次林において 12 年生林の LAI が高い値を示して 75 年林まで一定の値を取り、皆伐後 12 年での林冠閉鎖を示した研究 (Kawaguchi & Yoda, 1986) と合致している。

本調査地のミズナラ生葉の窒素濃度は、林齢の増加に対して減少傾向を示したが、Null モデルとの違いは小さかった (表 2)。ミズナラの養分要求の大半を占めると考えられる葉量は、林冠閉鎖時に急激に増加し、その後一定となるため、窒素養分の要求量は 10 年目まで非常に小さく、林冠閉鎖で急激に窒素吸収量を増加させた後、林冠閉鎖以後に微減、あるいは一定で推移する傾向があることを示している。表層土壌の C/N 比は土壌の窒素無機化速度を支配する主要な指標である (Hishi et al., 2014)。従って、鉈質土の C/N 比は林齢による変化が小さいため (図 7 (f), 図 8 (f)), 土壌からの養分供給が林齢によって変化していないと仮定すると、本調査地における生葉の林齢に伴う窒素濃度の変化はミズナラの窒素吸収の変化に起因することが考えられる。ただしこの葉の窒素濃度の減少は Null モデルとほとんど変わらなかった (表 2) ことを考えると、本試験地では 10 年あたりの林冠閉鎖の時点で植生の窒素要求と土壌の窒素供給が釣り合っているのかもしれない。世界的に多くの老齢林では、長期的な窒素不足の傾向 (Yang et al., 2011) が観測されている。日本においても、土壌の養分供給が限られている状態で、林齢の増加によって林分の成長量と窒素要求量の増加が生じ、これに伴い窒素制限を受けた林冠木のリター C/N 比の低下が起こることが示されている (Fukushima et al., 2011)。Tateno et al. (2009) のスギ林の例によれば、土壌の窒素供給と葉の窒素要求のタイミングは林齢間でずれており、このずれが樹冠の窒素制限を強める要因となるとされている。こうしたリターの養分量低下は、長期的に土壌の窒素供給の低下に繋がり、さらにリター生産量および養分量の低下を招くフィードバックがあるとされている。しかし本研究ではこうした植生の窒素低下は軽微なものであり、40 年の時点で土壌の炭素と窒素の蓄積バランスに大きな変化は見られなかった。あるいは

多くの林齢を扱った二次林の研究では、高齢林からパイオニア種、天然の広葉樹林から針葉の造林木へと樹種転換が伴う例が多いのに対し、本件調査地ではミズナラ二次林からミズナラ造林地へと、樹種転換が生じていないことも土壌への影響が小さい原因として考えられる。いずれにせよ、窒素循環量の低下は、一般に長期二次林に観測されるものであること、40 年という時間がミズナラ林にとって変化に十分な時間ではないかもしれないことを考えると、今後窒素制限が生じるかどうか、長期的な観測が待たれる。

落葉の炭素濃度と C/N 比は種による有意な違いを示した (表 3)。本研究ではミズナラよりミヤコザサの葉の C/N 比が低かったが、これは Kaneko & Salamanca (1999) が示した葉リターの炭素濃度がコナラ (*Quercus serrata*) よりクマイザサ (*Sasa veitchii*) の方が低いという結果と共通する。この違いは窒素濃度の違いよりも、主としてササ属の炭素濃度の低さによるものと考えられる (Watanabe et al. 2013)。

ササの細根量は地上部バイオマスと同様に造林後急速に増加し、その後徐々に減少した (図 5)。このことは皆伐後にササの細根が増加するという既往の研究 (Fukuzawa et al. 2006) と一致する。細根の総量は林齢に対して一定の値をとっており (表 2)、樹木を主体とするササ以外の細根量は、林齢に対して微増もしくは一定であり、0 年目を除けば林齢が若い段階では低い値であった (表 2, 図 5)。これらは初期段階でのササ細根量の急激な増加が林分の細根量の維持に重要であることを示していると考えられる。

4.3. 林齢と土壌の C, N, C/N 比

本調査地では 40 年間の林齢の増加に伴う炭素、窒素の蓄積量の変化は 0 層から鉈質土の表層、深層と深くなるにつれて変化が小さくなった (図 6-8)。過去の研究では本研究の結果と同様に炭素、窒素の蓄積量は鉈質土では変化しない事例が多いと報告されている (Yang et al. 2011) ことと一致する。

0 層の土壌特性は 38 年間増加傾向を示した窒素濃度を除くと概ね造林後 10～20 年目までの変化が顕著だった (図 6)。0 層の有機物量、炭素蓄積量、窒素蓄積量について安定傾向を示した既往の研究結果において、安定までの時間は早くても 12 年、遅い場合は 60 年以上であることを考慮すると、本調査地は炭素蓄積量、窒素蓄積量とも安定状態に至るまでの年数が短かった (表 7)。加えて、炭素と窒素の蓄積量のパターンには違いがあり、特に炭素の蓄積量は窒素の蓄積量よりも安定するまでの時間が短かった。上層種の着葉量と炭素、窒素蓄積量において正の相関 (表 4) が見られたことから、攪乱後の 0 層における有機物蓄積量の増加は、植生地上部の消失で途絶えていた上層木のリター供給が植生の回復に伴い再開されたことによるものと解釈できる。しかし実際の炭素蓄積量の回復は造林後およそ 5 年ほどで回復しており、上層木のリター供給よりもはるかに早かった。このことは、本調査地では皆伐後に下層種であるササが急速に増加し、リター供給が短期間で回復した

表 7. 林齢の増加に伴い、有機物蓄積が安定、または頭打ちになる傾向を示した既往の研究例。

林型	優占樹種	安定または 頭打ちまでの 年数	測定項目	文献
Temperate	<i>Chamaecyparis obtusa</i>	12	C, N	Sakai et al. (2010)
Temperate	<i>Cryptomeria japonica</i>	20	C	Shutou & Nakane (2004)
Temperate	<i>Alnus</i> , <i>Robinia</i> <i>Pinus densiflora</i>	20	Organic matter	堤 (1963)
Boreal	<i>Pinus banksiana</i>	40	C, N	Yermakov & Rothstein (2006)
Boreal -Temperate	<i>Populus grandidentata</i>	40	C	Gough et al. (2007)
Temperate	Sugar maple, pin cherry, beech, birch	60	Organic matter	Covington (1981)
Temperate	<i>Quercus crispula</i>	10 (C), 20(N)	Organic matter, C, N	This study

ことによって O 層の炭素、窒素蓄積量が比較的短い時間で安定状態に至ったと考えられる。C/N 比 (図 6f) は炭素蓄積量 (図 6b) と窒素蓄積量 (図 6c) の安定状態に至るまでの年数の違いを反映して造林後約 10 年付近にピークをもち、徐々に減少した後安定するパターンを示した。過去のスギ林での研究例では、林冠閉鎖前後に植生の窒素要求量の増加がみられ、リターの C/N 比は林冠閉鎖後に高くなり、その後数十年高い状態を保つことが示された (Tateno et al., 2009; Fukushima et al., 2011)。また、このような植生の C/N 比の増加が鉦質土壌の高い C/N 比に反映されるのは造林後 40-90 年ほど経過してからであった。本研究では O 層の C/N 比は、過去の研究に見られるような単調増加や頭打ちのパターンではなく、林分構造の主体が下層種から上層種に変化するごく初期の段階にピークを持っていた (図 3)。つまり、本研究では長期的な植生の窒素不足による C/N 比の変化ではなく、初期段階の上層種、下層種のリターの種類と量の違いに起因した C/N 比の変化を捉えていると考えられる。

深さ 0-5cm の鉦質土において、炭素および窒素は量、濃度ともに造林後の数年間でわずかに減少した後、10 年目までには元の水準に戻るという傾向を示したが、その変化は Null モデルとの違いが判別できない程度であった (表 2, 図 7b, c)。造林後に有機物量が減少して最少となった後に増加に転じて伐採前の水準に戻るという傾向は O 層で見られる事例が多く、鉦質土での事例はほとんどない (e.g. Shutou & Nakane 2004; Diochon et al. 2009)。造林後の林床有機物の減少の要因としては、伐採後の地温の上昇あるいは土壌水分の増加によって分解が促進されるという理由で説明されてきた (Covington 1981; Chapin et al. 2002; Shutou & Nakane 2004)。Yanai et al. (2003) は伐採後の林床有機物の分解に関する既往の研究をまとめる中で、伐採後林床表層 (Oi-Oe 層) では乾燥するためかえって分解が遅くなるが、林床深層 (Oe-Oa 層) では地温の上昇と土壌

水分の増加によって分解が促進される可能性を示唆している。本調査地は造林後の数年間は O 層が少ないため、表層の鉦質土が林床深層に相当する条件を満たした結果、有機物の分解が促進された可能性がある。その後炭素と窒素が伐採前の水準まで戻ったのは植生の回復に伴って O 層に蓄積された有機物の一部が深さ 0-5cm の鉦質土まで移動してきたことで有機物蓄積が生じたと考えられるが、今回の調査では、こうした変化は小さいものであった。

深さ 5-10cm における鉦質土の土壌特性はいずれも林齢によって変化が説明されなかった (図 8)。鉦質土の炭素、窒素の蓄積量は表層から深層までの量を合計して測定した場合、林齢による変化が見られない事例は多い (Yang et al. 2011)。しかし深さ 5-10cm のように比較的表層に近い鉦質土の場合、林齢による変化を示す例は少なくない (堤 1963; 山谷 1964; Gough et al. 2007; Wang et al. 2011; Bruckman et al. 2011)。本調査地は造林前の天然性植生が造林樹種と同じミズナラ二次林だったことや、土壌が凍結している時期に皆伐が行われることによって、造林による樹種転換や施業による攪乱の影響を受けにくかったことも考えられる。

4.4. 植生構造の発達と土壌の炭素、窒素蓄積量のパターンの関係

本研究では植生の階層別 (上層種、下層種)、および器官別 (稈、葉、細根) でリターの供給の面から土壌の炭素、窒素蓄積量に影響を与える因子を解析した。本調査地では、O 層の炭素蓄積量および窒素蓄積量は、上層種の着葉量との間に正の相関が見られた (表 4)。これは着葉量の増加に伴うリター供給の増加によって O 層の炭素、窒素蓄積量が増加することを反映していると考えられる。

一方、ミヤコザサの地上部バイオマスは、O 層の窒素蓄積量との間に負の、C/N 比との間に正の有意な相関が見られた。本研究ではミヤコザサとミズナラの落葉リターの C/N 比を比較した結果、ミヤコザサの葉リターの方がミズナ

ラのものよりも低かった。一方、ミヤコザサの稈バイオマスとO層C/N比の間には、最も高い正の相関がみられた。クマイザサでは稈リターはササの葉リターや樹木の葉リターに比べてC/N比は高く(Watanabeら, 2013)、ミヤコザサでも同様に、生稈のC/N比が生葉よりもはるかに高いことを確認している(葉のC/N比17.5に対し、稈のC/N比66.0。菱未発表)。また、ミヤコザサの葉に対する稈の比率は本調査林分で1.06と量的にはほぼ同じで、葉寿命や稈寿命は一冬までであることを考えると、土壌への有機物供給量は葉と稈でほとんど同じと考えられる。これらのことから、下層種であるミヤコザサは、主に葉リターよりも稈リターの落葉の質の違いによって伐採直後のO層のC/N比の上昇に影響を与えていると考えられる。リターのC/N比が林齢によって変化せず(表2, 表3)、下層種と上層種で異なることは、土壌への落葉供給のC/N比の変化が、下層から上層への優占度の変化で説明できることを示唆する。

地上部の器官バイオマスと強い相関を示したO層の場合と異なり、鈹質土は0-5, 5-10cmともに、窒素蓄積量においてササの細根量との負の相関が観測された。樹木はC/N比が高く、窒素可給性の低い土壌で細根のバイオマスが増加する事例が報告されており(Vogt et al. 1986; Tateno et al. 2004)、本調査地においても、ミヤコザサが土壌の窒素供給不足に対して細根量を増加させている可能性がある。逆に、細根を土壌養分の吸収器官として考えた場合、伐採直後のササの細根による旺盛な窒素吸収が、窒素蓄積量を減少させる要因となっている可能性も考えられる。Tateno & Takeda (2010)は細根バイオマスの増加が腐植蓄積量に寄与している可能性を指摘しているが、本調査結果から本木、ササ細根バイオマスとO層の炭素蓄積量、C/N比との間に正の相関は見られなかった。葉よりも細根の分解速度の方が遅く(Fujii & Takeda, 2010)、腐植形成に根と葉の貢献が異なるであろうことは予測されるが、分解基質としての細根が土壌の有機物蓄積様式に与える影響は、細根が土壌に供給されてからどれくらいの時間を経て顕在化するのかはわかっていないため、細根の供給と土壌の養分蓄積量に関する詳細な研究がのぞまれる。

土壌の有機物蓄積には植生の変化によるリター供給の他に土壌における分解プロセスが関与している。本研究では、リターの種、器官による分解速度の違いは、植生構造の主体がササから上層種へと移行している二次遷移初期の過程において、炭素、窒素蓄積量の変化を説明するのに重要であることを示した。今後、土壌の炭素、窒素蓄積様式をメカニズムの点から明らかにするためには、下層種や落葉リター、細根の生産および分解がどのように炭素、窒素の蓄積に寄与しているのかについて検討する必要があるだろう。

謝 辞

九州大学生物資源環境科学府森林生産制御学研究室のメンバーには、有益な助言を頂き、現地での調査をお手伝い頂いた。本研究の一部は文部科学省科研費25850111の助

成を受けたものです。

引用文献

- Alberti G, Peressotti A, Piusi P, Zerbi G (2008) Forest ecosystem carbon accumulation during a secondary succession in the Eastern Prealps of Italy. *Forestry* 81 (1): 1-11
- Barnes BV, Zak DR, Denton SR, Spurr SH (1998) *Forest Ecology*, 4th Edition. John Wiley & Sons, Inc., New York, pp. 515
- Bond-Lamberty B, Gower ST, Wang C, Cyr P, Veldhuis H (2006) Nitrogen dynamics of a boreal black spruce wildfire chronosequence. *Biogeochemistry* 81 (1): 1-16
- Brais S, Camiré C, Bergeron Y, Paré D (1995) Changes in nutrient availability and forest floor characteristics in relation to stand age and forest composition in the southern part of the boreal forest of northwestern Quebec. *Forest Ecology and Management* 76: 181-189
- Bruckman VJ, Yan S, Hochbichler E, Glatzel G (2011) Carbon pools and temporal dynamics along a rotation period in *Quercus* dominated high forest and coppice with standards stands. *Forest Ecology and Management* 262 (9): 1853-1862
- Burnham KP, Anderson DR (2002) *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. Springer Science+Business Media Inc., New York.
- Chapin III FS, Matson PA, Vitousek PM (2002) *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Springer, New York, pp. 294-295
- Covington WW (1981) Changes in forest floor organic matter and nutrient content following clear cutting in northern hardwoods. *Ecology* 62 (1): 41-48
- Diochon A, Kellman L, Beltrami H (2009) Looking deeper: An investigation of soil carbon losses following harvesting from a managed northeastern red spruce (*Picea rubens* Sarg.) forest chronosequence. *Forest Ecology and Management* 257 (2): 413-420
- Enoki T, Kawaguchi H, Iwatsubo G (1996) Topographic variations of soil properties and stand structure in a *Pinus thunbergii* plantation. *Ecological Research* 11 (3): 299-309
- Finzi AC, Van Breemen N, Canham CD (1998) Canopy tree-soil interactions within temperate forests: species effects on soil carbon and nitrogen. *Ecological applications* 8 (2): 440-446
- Fujii, S., Takeda, H., 2010. Dominant effects of litter substrate quality on the difference between leaf and root decomposition process above- and belowground. *Soil Biology & Biochemistry* 42: 2224-2230.
- Fujimaki R, Tateno R, Tokuchi N (2007) Root development

- across a chronosequence in a Japanese cedar (*Cryptomeria japonica* D. Don) plantation. *Journal of Forest Research* 12:6-16.
- Fukushima K, Tateno R, Tokuchi N (2011) Soil nitrogen dynamics during stand development after clear-cutting of Japanese cedar (*Cryptomeria japonica*) plantations. *Journal of Forest Research* 16 (5): 394-404
- Fukuzawa K, Shibata H, Takagi K, Nomura M, Kurima N, Fukazawa T, Satoh F, 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 (1): 257-261
- Gholz HL, Fisher RF. (1982) Organic matter production and distribution in slash pine (*Pinus elliottii*) plantations. *Ecology* 63 (2): 1827-1839.
- Goodale CL, Aber JD (2001) The long-term effects of land-use history on nitrogen cycling in northern hardwood forests. *Ecological Applications* 11 (1): 253-267
- Gough CM, Vogel CS, Harrold KH, George K, Curtis PS (2007) The legacy of harvest and fire on ecosystem carbon storage in a north temperate forest. *Global Change Biology* 13: 1935-1949
- Gower ST, McMurtrie RE, Murty D (1996) Aboveground net primary production decline with stand age: potential causes. *Trends in Ecology and Evolution* 11 (9): 378-382
- Guo LB, Gifford RM (2002) Soil carbon stocks and land use change: a meta analysis. *Global Change Biology* 8 (4): 345-360
- Hart SA, Chen HYH (2006) Understory vegetation dynamics of north American boreal forests. *Critical Reviews in Plant Sciences* 25: 381-397
- 菱 拓雄 (2013) 九州大学のミズナラ人工林施業試験地. *北方林業* 65: 39-43.
- Hishi T, Urakawa R, Tashiro N, Maeda Y, Shibata H (2014) Seasonality of factors controlling N mineralization rates among slope positions and aspects in cool-temperate deciduous natural forests and larch plantations. *Biology and Fertility of Soils* 50: 343-356
- Hughes JW, Fahey TJ (1994) Litterfall dynamics and ecosystem recovery during forest development. *Forest Ecology and Management* 63 (2): 181-198
- 市川貴大・高橋輝昌・浅野義人 (2006) スギ人工林とヒノキ人工林での林齢による有機物動態の変化の比較. *日本森林学会誌* 88 (6): 525-533.
- 今田盛生 (1976) 九州大学北海道地方演習林ミズナラ林分収獲予想表の調製. *演習林集報* 26: 31-50
- Imada M (1996) Management System for Japanese Oak on the Kyushu University Forest in Hokkaido: 20-year Report. *Journal of Forest Planning* 2: 43-50
- 稲垣善之・深田英久 (2003) 四国地域において森林土壌の炭素貯留量および養分動態に影響を及ぼす要因: I. 井上・岩川・吉田 (1973) のデータセットを用いた解析. *森林応用研究* 12: 7-14
- 稲垣善之・三浦 覚・山田 毅・小谷英司 (2002) 四国地域において降水量がスギとヒノキ林の窒素動態に及ぼす影響. *森林立地* 44: 9-13
- Kaneko N, Salamanca E (1999) Mixed leaf litter effects on decomposition rates and soil micro-arthropod communities in an oak-pine stand in Japan. *Ecological Research* 14: 131-138
- 片桐成夫 (1996) 異なる立地での物質生産と養分循環. 岩坪 五郎 (編) *森林生態学*. pp. 224-257
- Kawaguchi H, Yoda K (1986) Carbon-cycling changes during regeneration of a deciduous broad-leaf forest after clear-cutting I. Changes in organic matter and carbon storage. *Japanese Journal of Ecology* 35: 551-563
- Lewis CE (1989) Herbage yield response to the maturation of a slash pine plantation. *Journal of Range Management* 42: 191-195
- Li D, Niu S, Luo Y (2012) Global patterns of the dynamics of soil carbon and nitrogen stocks following afforestation: a meta-analysis. *New Phytologist* 195: 172-181
- MacLean D, Wein RW (1977) Changes in understory vegetation with increasing stand age in New Brunswick forests: species composition, cover, biomass, and nutrients. *Canadian Journal of Botany* 55: 2818-2831
- McLaugherty CA, Aber JD, Melillo JM (1982) The role of fine roots in the organic matter and nitrogen budgets of two forested ecosystems. *Ecology* 63 (5): 1481-1490
- Millennium Ecosystem Assessment (2005) *Ecosystem and Human Well-being: Synthesis*, Island Press: 横浜国立大学 21 世紀 COE 翻訳委員会責任翻訳 (2007) 生態系サービスと人類の将来, オーム社
- Mitsuda Y, Yoshida S, Imada M (2001) Use of GIS-derived environmental factors in predicting site indices in Japanese larch plantations in Hokkaido. *Journal of Forest Research* 6: 87-93
- Ostertag R, Marín-Spiotta E, Silver WL, Schulten J (2008) Litterfall and decomposition in relation to soil carbon pools along a secondary forest chronosequence in Puerto Rico. *Ecosystems* 11: 701-714
- R Development Core Team (2012) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>
- Ritter E, Vesterdal L, Gundersen P (2003) Changes in soil properties after afforestation of former intensively managed soils with oak and Norway spruce. *Plant and Soil* 249: 319-330
- Romanya J, Vallejo VR (1996) Nutritional status and deficiency diagnosis of *Pinus radiata* plantations in

- Spain. Forest science 42: 192-197
- Sakai H, Inagaki M, Noguchi K, Sakata T, Yatskov MA, Tanouchi H, Takahashi M (2010) Changes in soil organic carbon and nitrogen in an area of Andisol following afforestation with Japanese cedar and Hinoki cypress. Soil Science and Plant Nutrition 56: 332-343
- 重永英年・高橋正通・長倉淳子・赤間亮夫 (2008) 日本におけるスギ針葉窒素含有量の空間変動. 日本森林学会誌 90: 182-189
- Shutou K, Nakane K (2004) Change in soil carbon cycling for stand development of Japanese cedar (*Cryptomeria japonica*) plantations following clear-cutting. Ecological Research 19: 233-244
- Takagi K, Kotsuka C, Fukuzawa K, Kayama M, Kobayashi M, Watanabe T, Nomura M, Fukazawa T, Takahashi H, Honjo H, Ashiya D, Naniwa A, Sugata S, Kamuiira T, Sugishita Y, Sakai R, Ito K, Kobayashi M, Maebayashi M, Mizuno M, Murayama T, Kinoshita K, Fujiwara D, Hashida S, Shibata H, Yoshida T, Sasa K, Saigusa N, Fujinuma Y, Akiyoshi Y (2010) Allometric relationships and carbon and nitrogen contents for three major tree species (*Quercus crispula*, *Betula ermanii*, and *Abies sachalinensis*) in northern Hokkaido, Japan. Eurasian Journal of Forest Research 13 (1): 1-7
- 武田博清 (2002) トビムシの住む森 ―土壌動物から見た森林生態系―, 京都大学学術出版会, p. 153
- Tateno R, Takeda H (2010) Nitrogen uptake and nitrogen use efficiency above and below ground along a topographic gradient of soil nitrogen availability. Oecologia 163 (3): 793-804
- Tateno R, Hishi T, Takeda H (2004) Above-and belowground biomass and net primary production in a cool-temperate deciduous forest in relation to topographical changes in soil nitrogen. Forest Ecology and Management 193 (3): 297-306
- Tateno R, Fukushima K, Fujimaki R, Shimamura T, Ohgi M, Arai H, Ohte N, Tokuchi N, Yoshioka T (2009) Biomass allocation and nitrogen limitation in a *Cryptomeria japonica* plantation chronosequence. Journal of Forest Research 14 (5): 276-285
- Tremblay S, Périé C, Ouimet R (2006) Changes in organic carbon storage in a 50 year white spruce plantation chronosequence established on fallow land in Quebec. Canadian Journal of Forest Research 36 (11): 2713-2723
- 堤 利夫 (1963) 森林の成立および皆伐が土壌の2・3の性質に及ぼす影響について 第1報 森林の成立にともなう土壌の性質の変化. 京都大学農学部演習林報告 34: 37-64
- 堤 利夫 (1964) 森林の成立および皆伐が土壌の2・3の性質に及ぼす影響について 第2報 皆伐による土壌中諸物質の変化. 京都大学農学部演習林報告 35: 110-126
- Vesterdal L, Schmidt IK, Callesen I, Nilsson LO, Gundersen P (2008) Carbon and nitrogen in forest floor and mineral soil under six common European tree species. Forest Ecology and Management 255 : 35-48
- Vogt KA, Grier CC, Vogt DJ (1986) Production, turnover, and nutrient dynamics of above- and belowground detritus of world forests. Advances in Ecological Research 15: 303-378
- Vogt KA, Vogt DJ, Moore EE, Fatuga BA, Redlin MR, Emonds RL (1987) Conifer and angiosperm fine-root biomass in relation to stand age and site productivity in Douglas-fir forests. Journal of Ecology 75:857-870
- Wang WJ, Qiu L, Zu YG, Su DX, An J, Wang HY, Zheng GY, Sun W, and Chen XQ (2011) Changes in soil organic carbon, nitrogen, pH and bulk density with the development of larch (*Larix gmelinii*) plantations in China. Global Change Biology 17: 2657-2676
- Watanabe T, Fukuzawa K, Shibata H (2013) Temporal changes in litterfall, litter decomposition and their chemical composition in Sasa dwarf bamboo in a natural forest ecosystem of northern Japan. Journal of Forest Research 18:129-138
- White LL, Zak DR, Barnes BV (2004) Biomass accumulation and soil nitrogen availability in an 87-year-old *Populus grandidentata* chronosequence. Forest Ecology and Management 191: 121-127
- 山谷孝一 (1964) 物質循環からみた草灌木について. 森林立地 5 (2): 9-13
- Yanai RD, Currie WS, Goodale CL (2003) Soil carbon dynamics after forest harvest: an ecosystem paradigm re-considered. Ecosystems 6 (3): 197-212
- Yang Y, Luo Y, Finzi AC (2011) Carbon and nitrogen dynamics during forest stand development: a global synthesis. New Phytologist 190 (4): 977-989
- Yermakov Z, Rothstein DE (2006) Changes in soil carbon and nitrogen cycling along a 72-year wildfire chronosequence in Michigan jack pine forests. Oecologia 149 (4): 690-700
- Zhou G, Liu S, Li Z, Zhang D, Tang X, Zhou C, Yan J, Mo J (2006) Old-growth forests can accumulate carbon in soils. Science 314 (5804): 1417-1417

(2014 年 10 月 30 日受付 : 2015 年 1 月 27 日受理)