

土と基礎の生態学

3. 土壤栄養塩と陸上生態系の関係

北山 兼弘 (きたやま かねひろ)

京都大学教授 生態学研究センター

3.1 はじめに

複数の植物個体や種の集合体は、植生あるいは植物群落と呼ばれる。植物群落は、外観、構成種の組み合わせ、構成種の数（多様性）、1種当たりの個体数密度、種の優占度（個体数などに基づく種間の量的な相対関係）、面積当たりの現存量など、様々な属性を持つ（表—3.1）。私たちの生活空間を取り巻く物理環境には、土壌、気候や人為の組み合わせによって様々な環境がみられ、それらの環境に対応した異なる植物群落が存在する。一定の環境条件にはたいていの場合、一定の属性の組み合わせを持った植物群落が成立する。ススキ草原、耕作地の雑草群落、雑木林あるいは照葉樹林などがその例である。これらの属性は固定されたものではなく、時空間的に変動する。植物群落の時間的な変化を遷移と呼び、遷移に伴い構成種が変化すると、他の属性も変わってしまう。

かつて私たち日本人は身近な植物群落から落ち葉、薪、ホダ木などを採集して、植物が生産した有機物を直接的に生活に利用してきた。そのような利用が珍しくなった現在でも、植物群落が人間の生活圏と重なる場合には、防火など防災上重要な役割や、局地的な気候調節や利水の役目を果たしている。また、休日には近隣の公園や遠くの国立公園にでかけ、自然性の高い植物群落に接することで日ごろのストレスから開放されたりする。このように、私たちは植物群落から様々な便益を得ているので、植物群落の空間配置や時間変化についてその成因を知り、うまく管理する必要がある。時には、開発によって失われた植物群落をかつての姿に復元することも必要であろう。この小論では、植物群落の属性を決定する土壌要因、

特に土壤栄養について、植物が主に土壌から吸収する栄養塩に焦点を絞り、自然状態で栄養差が生じる原因や陸上生態系の中で栄養塩の量が持続的に維持されるメカニズムを解説する。

3.2 表層土壌と植物群落

土壌の成り立っていく過程をみると、母材の一次鉱物が徐々に風化されていくとともに、繁茂し始めた植物が枯死し植物遺体として土壌に還り、これら二つの過程により土壌形成が進むことがわかる。植物遺体をリターと呼び、土壌中に存在する有機物（土壌有機物）がこれに由来する。例えば、日本の暖温帯では、溶岩が流れて固まった後に徐々に植物が侵入し、数百年もすると森林が出来上がる。この植生の発達を一次遷移というが、これは土壌からみると、岩石が機械的・化学的に風化する一方で、有機物が混入する過程ともいうことができる。土壌に加入する有機物（植物起源のリター）の過半は地上から枯れた葉や茎として土壌表層に加入する。また、地下では根が枯死することによって、リターが加入する。リターは土壌の表層に集中するので、土壌深度に対する有機物の濃度分布は指数関数的な減少曲線を描く。図—3.1には、熱帯土壌における土壌有機物の深度分布の例を示した。

土壌学や生態学の調査では、土壌に垂直な穴を掘ってその断面がどのような形態を持っているのか記載する。この土壌の垂直面を土壌断面と呼ぶ（図—3.1）。深く形成された土壌の断面では、表層から下に向かって層状の構造が認められ、これらの層の分化を層位分化という。森林土壌では、最も表層に分解の進んでいない落葉層があり、その下には分解の進んだ有機物の集積層がある（図—3.1 下段右の写真で黒く見える層）。さらにその下に向かって、黒褐色から黄土色に移り変わる。落葉層の下にみられる、有機物と鉱物の混じりあった黒色の層をA層という。有機物がほとんど混じっていない、最下部の風化生成物の層をC層という。その中間がB層である。層位分化はその土地の過去や現在の環境と生物の相互作用を色濃く反映したものであるため、適切に記載された土壌断面の情報は土壌や生態系管理にとって貴重な情報となる。このため、各層の色をできるだけ客観的に記載するための基準となるマンセル・カラーチャートがあり、土壌断面の記載方法も定められている。これらは成書に詳しく記載されている（例えば、森林土壌研究会編

表—3.1 土壤栄養と関係する植物群落の属性

相観属性
樹型, 生活形, 葉面積指数, 被度, 季節性
種組成属性
相対優占度, 空間分布
種多様性属性
多様度, 均等度
栄養動態の属性
栄養要求度, 貯留量, 回帰速度
遷移に関する属性
遷移速度, 安定性, 地球変動への応答
生態系の属性
現存量, 純一次生産, 資源配分

講座

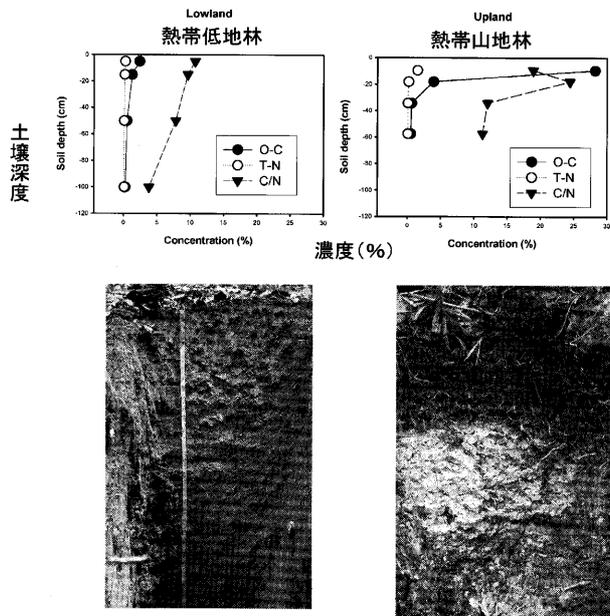


図-3.1 土壌断面と有機物の深度分布 (北山 未発表)
 下段の写真は上段のデータが採られた土壌断面に対応。上段は全有機態炭素濃度 (O-C) と全窒素濃度 (T-N) およびそれらの比 (C/N) の深度分布を示す

1982¹⁾など)。

土壌の形成や層位分化を決定する要因として、植物相 (あるいは生物相)、気候、地質、地形、時間が挙げられる。植物相とは、ある地域に潜在的に生育できる植物のリスト、つまり植物目録のことである。これら五つの要因は、互いに影響を及ぼさない独立した要因なので、定常因子とも呼ばれる。後で述べるように、地質と地形が生物や気候との相互作用を通じて時間とともに土壌を形成する。過去の植物の生育が土壌形成に大きな影響を与える一方で、形成された土壌断面は現在の植物群落に大きな影響を与える。

土壌の物理化学性や栄養状態は植物群落に決定的な影響を与える。植物は根を通じて水や栄養を土壌から吸収しているため、根圏と呼ばれる、根が集中している表層土壌の物理化学性が土壌栄養塩摂取の場となる。ここで、植物群落の対応と表層土壌の対応例を見てみよう。

図-3.2は、福島県駒止湿原周辺の耕作跡地の植物群落と表層土壌の対応を図示したものである。ここは、もともとブナ林に被われていた土地が、戦後の緊急開拓事業によって開墾され、耕作地に転換されたものである。その後、湿原の保護のために耕作跡地が公有化されたが、耕作地を造成する際に表層土壌をはぎ取ったため、現在の表層土の堆積状況に応じて異なる植物群落が成立している。現在成立している植物群落を現存植生という。この例では、現存植生は人為によって形成され、維持されつつあるので、代償植生と呼んで自然植生とは区別している。代償植生が成立する直前の自然植生を原植生というが、この例ではブナ林が原植生になる。

図-3.2の例では、原植生は均質に広がっていたと推察されるが、現存植生は異なるタイプの群落が入り組ん

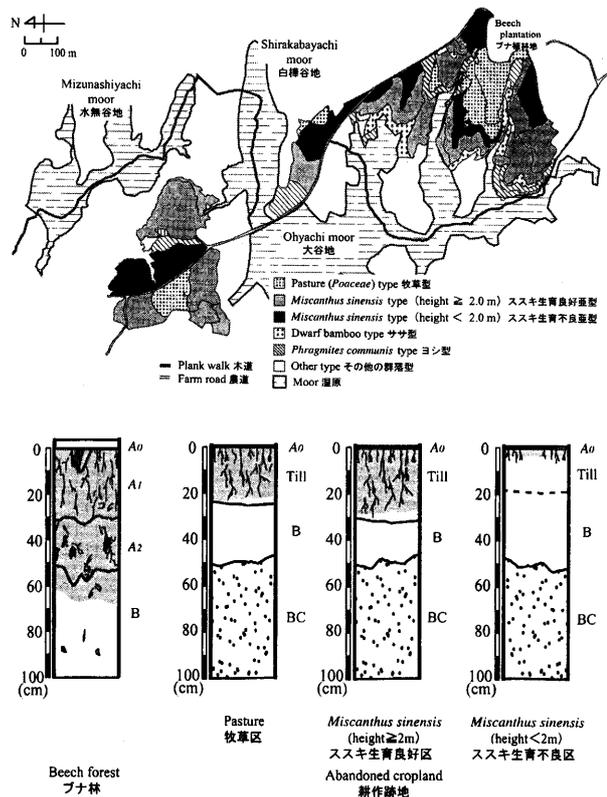


図-3.2 福島県駒止湿原周辺の耕作跡地の植物群落と表層土壌の対応²⁾

上段の植生図の凡例と下段の土壌断面には対応関係が見られる

で分布している。現存植生の分布は、腐植と呼ばれる土壌有機物が堆積する、表層の土層の厚さと対応しているようだ。植物が根を張り水や栄養塩を得やすい物理化学特性の土壌では、植物の種類組成も特有で、一般に植物群落は大きなサイズになる。ここでは人為影響による事例を示したが、表層土壌と植物群落の対応例は自然植生でも幅広く見られる。

表層土壌の物理化学性 (硬さや気相・固相・液相の混合比など) は、植物への栄養塩と水の供給に密接に関わっている。表層土壌における物理化学性を決定している最も重要な要因は有機物である。有機物がなければ、後述するように、栄養塩が保持されなくなったり、根や微生物の活動しやすい土壌構造が保てなくなる。一方で、有機物は栄養塩自体の量もコントロールしている。このように、土壌表層では、栄養塩と土壌の物理化学特性は有機物を通して不可分な関係にある。有機物が十分に混入した、発達した土壌上では、これらが総体となって植物群落の分布や属性を決めているのが実体なので、土壌栄養の効果だけを単独で取り出すのが難しい。しかし、有機物があまり混入していない未発達の土壌上で植物群落の発達速度 (遷移速度) を比較研究した例から、気候条件などが似ていても、植物の生産を往々にして制限する窒素が多い場所では遷移速度が速いことが知られている。

図-3.3は、伊豆諸島三宅島の溶岩上に発達した125年生のタブ林の写真である。ここでは裸地から常緑樹が



図—3.3 三宅島の溶岩上に発達した125年生タブ林
未熟土壌にもかかわらず、窒素固定能力のあるオオバヤシャブシが生育するため、土壌窒素が豊富になり、遷移は速く進む。写真は筑波大学の上條隆志博士から提供いただいた

優占する森林に遷移する速度が、同じ気候条件の他の地方と比べて極めて速い。三宅島では窒素を固定する能力があるオオバヤシャブシ（亜高木）が生育し、これが遷移の初期段階で溶岩上に生育することによって植物にとって必須栄養塩である窒素を風化の進んでいない未熟土壌に付加し、栄養状態を改善しているからである。このような窒素固定植物が少ない桜島の溶岩では、常緑広葉樹林が発達するのに最低700年かかるといわれている。この他にも、自然の陸上生態系において、土壌栄養塩の量が植物群落の分布と属性を決めている例は多い。

日本ではないが、東南アジア熱帯のヒース林と呼ばれる森林では、溶脱によって土壌栄養塩が欠乏し、その周囲の相対的に栄養塩が多い土壌上の森林と比べて樹種組成が異なる。また、これは現存量（バイオマス）の貧弱な森林である。それでは、土壌栄養塩は何に由来し、表層においてどのような存在形態をもっているのだろうか。

3.3 植物必須栄養元素と表層土壌における形態

陸上植物の体に含まれる平均的な元素濃度には、緩やかな一定の比が存在する。幅はあるにしろ、植物の種類やサイズに関係なく、ほぼ一定の比を保っているわけであるが、これを裏返せばある元素が欠乏するとこの比は達成されなくなって、その結果、植物体や植物の集合である森林群落などの現存量の大きさがその比に近づくまで小さくなることを意味する。植物の生育にとって不可欠で、かつ別の元素によって代替できない元素を必須元素といい、16の元素が知られている。炭素、酸素、水素以外の13の元素は栄養塩として土壌から吸収される。このため、土壌の栄養状態は植物群落の現存量を決定する要因となる。また、植物の側から見ると、種によって栄養塩への欠乏に対する耐性差があるので、生育する種の組み合わせ（組成）や分布も決定される。表—3.2には、土壌から吸収される必須元素の植物体と土壌中の平均的な濃度を示した。

植物の要求量が多く、比較的高濃度で含まれる元素を

表—3.2 植物体と土壌の平均的な必須元素濃度³⁾
濃度を (mg/g) で表した

元素名	土壌中の平均濃度	植物体の平均濃度
多量元素		
N	2	12-75
P	0.8	0.1-10
K	14	1-70
Ca	15	0.4-15
Mg	5	0.7-9
S	0.7	0.6-9
微量元素		
Fe	40	0.002-0.7
Mn	1	0.003-1
Zn	0.09	0.001-0.4
Cu	0.03	0.004-0.02
B	0.02	0.008-0.2
Mo	0.003	-0.001
Cl	<0.1	0.2-10

多量養分元素といい、それには窒素、リン、カルシウム、カリウム、マグネシウム、イオウが含まれる。微量にしかな含まれない元素を、微量養分元素といい、これは鉄、マンガン、亜鉛、銅、ホウ素 (B)、モリブデン、塩素である。これら必須養分元素の中には土壌中での全量濃度は決して低くないものもあるが、植物によって吸収されにくい存在形態のものが過半をしめる（例えばリン）。

植物によって吸収されやすい栄養塩は、土壌の水分に陽イオンや陰イオンとして存在するもので、植物が水を吸収する際に一緒に根に取り込まれる。あるいは、根の吸収が原因で、根からその周辺の土壌（正確には土壌水）に濃度勾配が形成され、勾配上を拡散することによって根の表面に移動する。これら吸収されやすい栄養塩を速効性栄養塩という。土壌水に溶け込んでいないイオン以外は、土壌鉱物の粒子や有機物と結合している。土壌鉱物のうち、粒径が2 μm以下の粘土は負に帯電し、これに陽イオンがイオン交換的に結合し、保持されている。土壌有機物にはカルボキシル基などが多く含まれ、酸性条件ではこれもまた負に帯電しているため、陽イオンの保持に効いている。このため、イオン交換的に保持される栄養塩は陽イオンがほとんどである。リンは植物や他の生物の遺伝をつかさどる核酸や生化学的反応に使われる極めて重要な栄養塩であるが、植物はこれをリン酸として吸収する。リン酸は陰イオンであるが、日本に広く分布する火山灰土壌では、その構成鉱物であるアロフェンが正に荷電しているため、これに強く吸着される。

イオン交換的に保持されている栄養塩は、土壌水中での濃度が植物の吸収により低くなると、やがては土壌水に移行するので、これを遅効性栄養塩と呼ぶ。栄養元素には、この他に強い結合力で鉱物に保持されているものがあり、これらを植物が利用することはできない。

イオン交換的に保持されている遅効性陽イオンは、酢酸アンモニウムや塩化カリウムの高濃度溶液を土壌に加えて振とうし、抽出液の陽イオンと交換させることによって抽出し、定量することができる。土壌水に溶けている陽イオン、および強く保持されていない陰イオンは同

講座

表—3.3 関東と近畿におけるスギ林の表層土壌の化学特性^{4),5)}

サイト	有機態炭素	全窒素	NH ₄ -N	NO ₃ -N
	%	%	μg/g	μg/g
赤城	10.01	0.60	7	4
玉造	17.04	1.07	3	77
館林	13.08	0.88	3	35
竜王	11.46	0.60	7.76	0.0
竜王	12.70	0.69	12.17	0.0
竜王	7.67	0.65	1.87	6.55

じ溶液で抽出される。このようにして定量したイオンは交換性イオンと定義され、植物が利用することができる栄養塩の目安となる。分析例を表—3.3に示す。表層土壌中の有機態窒素と無機態窒素を合計した全窒素量は1%程度であるが、植物に有効な無機態窒素はアンモニウムイオン(NH₄⁺)と硝酸イオン(NO₃⁻)であり、それらの濃度は極めて低い。リン酸の場合、抽出液は0.002N硫酸に硫酸アンモニウムを加えたもの、あるいはその他アルカリ性抽出液が用いられる。

3.4 表層土壌における土壌栄養塩の由来

3.4.1 鉱物の影響

土壌から吸収される13の必須元素のうち、窒素以外の12元素は岩石に由来する。窒素は、もともと大気中にガス態として存在したものが、生物窒素固定という細菌の力を借りてガス態窒素からアミノ酸に変換され、徐々に生物体や土壌に蓄積したものである。一方、その他の元素は主に火成岩に含まれる鉱物として存在していたものが、風化を経て土壌に移行したものである。したがって、岩石の化学組成がそれを母材として形成された土壌の元素量、すなわち栄養塩の量を決定する。マグマが地下や地表で固結した火成岩は、ケイ酸SiO₂の含有量が高い酸性岩と低い塩基性岩、そしてそれらの中間の中性岩、の三つに分類される。酸性岩は相対的に高いカリウム、ナトリウム含量を持つ一方で、マグネシウム、鉄、カルシウムは相対的に低い。その逆に、塩基性岩ではナトリウム、カリウムの含量が相対的に低く、マグネシウム、カルシウム、鉄の含量が高い。これらの一般的な岩石(地質)の他に、ケイ酸の含有量がさらに低い超塩基性岩が知られており、その中ではマグネシウム、鉄の含量が極端に高い。これらの岩石が徐々に化学的風化(鉱物に化学変化が起こり、成分が変化すること)を受けて土壌が形成される。風化が弱かったり、風化の過程が短いほど、その上に形成された土壌栄養塩の量は母材の性質を強く反映する。北海道のアポイ岳、北上山地の早池峰山、北関東の至仏岳などは、地質が超塩基性岩で、それに由来する土壌も母材の影響を強く受けて鉄やマグネシウムの他に幾つかの重金属元素の含量が高く、このために固有植物種が多く、背の低い特有な植生が成立している。これは、分布の限られる特殊な地質の例であるが、分布範囲のより広い地質においても母材の影響が見られ

る。例えば、酸性岩である花崗岩から由来する土壌は、他の地質に由来する土壌と比べて貧栄養になることが多い。

土壌母材である火成岩に含まれていた鉱物を一次鉱物と呼ぶ。一次鉱物に強い風化作用が加わり、遊離した成分は微細な構造を持つ新しい二次鉱物に変化する。遊離した元素のうち二次鉱物に取り込まれないものは、生態系外に流出する。二次鉱物の主体を成すのが、カオリナイト、ハロイサイト、パーミキュライト、モンモリロナイトなどのケイ酸塩鉱物あるいは鉄やアルミニウムの酸化物などで、これらが土壌中の粘土鉱物を成している。土壌中で粒径の比較的大きな砂やシルトは主に一次鉱物であり、粘土の主体は二次鉱物である。これら土壌中の鉱物の元素は、多い順に、酸素、ケイ素、アルミニウム、鉄、カルシウム、ナトリウム、カリウム、マグネシウムであり、火成岩の組成を反映している。土壌が発達するうちに、似たようなサイズのイオンや水素イオンに置換され、鉱物に含まれていた元素は遊離する。二次鉱物は表面の荷電が主に陰性であり、遊離した陽イオンをイオン交換的に保持し、栄養塩を保持している。

土壌母材や土壌の風化は、地質、気候、地形、植生、時間によって決まる。

3.4.2 有機物に由来する栄養塩

土壌表層の有機物には有機態あるいは無機態の栄養塩が含まれているので、有機物自体も必須元素の供給源となる。有機物として供給される元素は、有機物が分解されることによって土壌溶液に溶け込んだり、土壌の固相マトリックスに吸着し、やがて植物に再吸収される。

分解とは、有機物が低分子の化合物に変わることである。落ち葉などの植物遺体が地表に落ちると、後述するように様々な微生物の作用を受けて分解が進み、徐々に重量が減少していく。通常、初期の有機物重量に対する一定時間経過後の残存有機物の重量減少様式は、時間に対して直線的ではなく指数関数的である。分解速度を支配する重要な環境要因は、気温と降水量である。植物遺体の器官毎に分解速度は異なるが、樹木の葉のほとんどが分解されるのに必要な時間は1年～数年である。

分解が進むと、有機物は最終的にCO₂と栄養塩などの無機物になる。最終産物である無機物に分解される過程を無機化という。このようにして、有機物に含まれていた栄養塩は土壌に還元される。炭素、水素、酸素を除いて、必須元素は土壌—植物—土壌をサイクルしていることになる。

植物遺体は、植物の細胞壁を構成する高分子のセルロースやリグニン、細胞質の構成成分であるタンパク質、糖類、アミノ酸、脂質などから成っている。土壌有機物は、主にこれら植物細胞由来の有機物が分解、再編成されてきた腐植と呼ばれる物質から成っている。腐植は繰り返して単位の定まっていない高分子有機化合物で、その本体はカルボキシル基やフェノール性水酸基を多く持つ芳香族重合体と言われる。また、土壌有機物には腐植の前駆段階の、緩やかに分解された植物遺体も含まれる。

植物遺体は主に上から落下するので、落葉落枝などの分解度の低い有機物（粗腐植）は表層に集積し、その下にはより分解度の進んだ腐植が集積する。

土壌断面を観察すると、表層に粗腐植が厚く堆積し、その下に腐植と鉱物が混合したA層と呼ばれる層がある場合がある。これはモル型と呼ばれる土壌である（図—3.1 下段右の土壌断面）。このタイプの土壌は分解があまり進んでいないので、分解が抑えられるような土地条件に見られる。ムル型と呼ばれる土壌では分解が進んでおり、粗腐植は見られず、落葉落枝層からすぐにA層に続く。同じ降水量で比較すると、気温の冷涼な北方にモル型が発達する。同じ降水量や気温を持っていても、尾根地形にはモル型が下斜面にはムル型が発達する。

土壌有機物は栄養塩の供給源となるばかりではなく、その中のカルボキシル基やフェノール性水酸基の水素イオンが遊離し、陰性に帯電するので、陽イオンをイオン交換的に吸着し、これらを保持する。

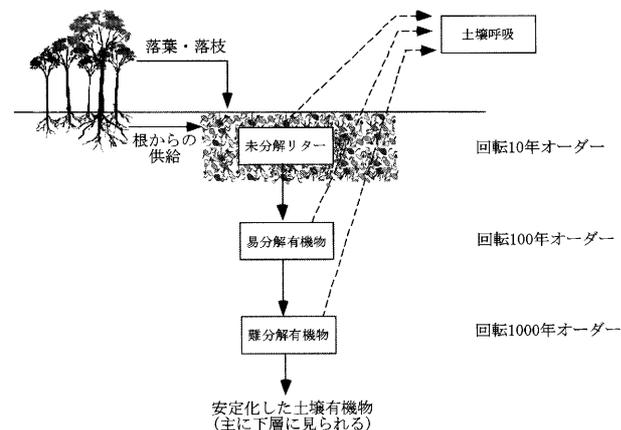
また、土壌有機物は土壌の団粒構造の維持に効いている。団粒構造は鉱物粒子が有機物によって接着されて形成されたもので、適度な気相と水分を保持することによって植物の根の成長や好気的な微生物の活性を高める。微生物の活性化によって、窒素などの有機物起源の栄養塩供給も促進される。団粒構造の糊の役目を果たしているのは、微生物の生産する粘質の有機物といわれる。

土壌有機物は粘土と反応して非常に安定な化合物に変わることがあり、分解を免れて時には土壌中に千年のオーダーで滞留することがある。これが土壌有機物の安定化と呼ばれる現象で、地球温暖化の原因となる大気中の二酸化炭素の濃度上昇を抑える役目を果たしている（図—3.4）。推定では、全球での土壌有機物に含まれる炭素の総量は大気中の炭素の2倍ある。

3.5 土壌栄養塩のリサイクル

3.5.1 土壌栄養塩のリサイクルと無機化

土壌栄養塩の中には、イオン、分子、あるいは有機物として水に溶出したり、固形物として生態系（植物群落）から流れ去るものがある。一方、雨やダストとして生態系に外から加入してくる元素もある。このように、一



図—3.4 土壌有機物の安定化⁶⁾

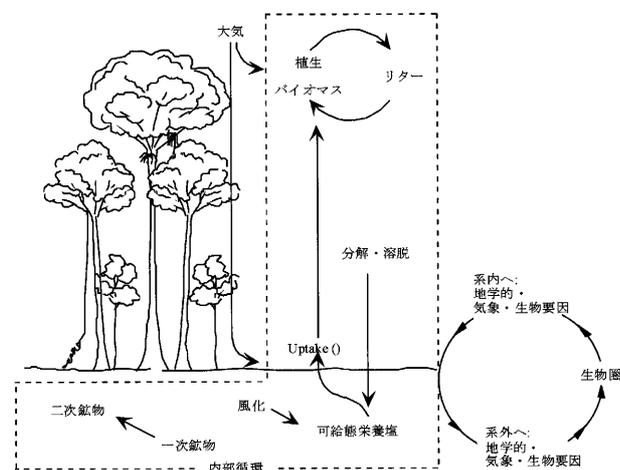
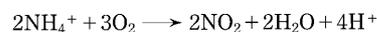
の生態系は他の生態系と物質の流れを通してつながっている。これを栄養塩の外部循環という。これに対して、主にリターの加入と分解を通してのサイクルは内部循環と呼ばれる。外部循環が生態系と生態系の開放的なつながりなのに対して、内部循環は一つの局地的な植物群落内での地上部と土壌の内的なつながりである。内部循環が効率的である程、生態系の外への元素の漏れが無いことになり、栄養塩は生態系に保持され続ける。発達してきた自然植生の現存量は、10年から100年の時間スケールでは、大きく変動しないので土壌や植生に保持されている栄養塩の量も変化がなく、栄養塩の加入と流失は釣り合っていると考えられる（図—3.5）。

内部循環が効率的であるほど、有機物の分解は速く進み、栄養塩は効率よくリサイクルされる。ここで、有機物分解と無機化を通して回る栄養塩循環を、窒素とリンを例に取り詳しくみてみたい。

3.5.2 窒素のサイクル

上述したように窒素は母岩を起源とせず、大気からの加入以外には、有機物分解を通したリサイクルでしか供給されない（図—3.6）。したがって、陸上生態系では分解が抑制されると、窒素のリサイクルが滞り、窒素欠乏が植物の成長不良を度々引き起こす。

窒素は植物の中で光合成を含め様々な代謝に関わる酵素、遺伝に関わる核酸、その他に構造体として重要なタンパク質などの構成要素である。したがって、窒素が不足すると生育不良が生じる。窒素は植物遺体の中では主にタンパク質など高分子の有機態窒素として存在する。植物中の窒素の濃度は部位によって大きく異なるが、葉には最も多く窒素が含まれ、葉の乾燥重量に対する濃度は1~3%程度である。土壌有機物の中にもタンパク質が多く含まれている。これらのタンパク質は微生物により加水分解を受け、低分子のアミノ酸を経て、アンモニウム (NH_4^+) に変わる。植物に吸収されなかったアンモニウムは、今度は別の微生物群（硝化細菌群）によって酸化され、最終的に以下のように硝酸イオン (NO_3^-) に変わる。



図—3.5 栄養塩の内部循環と外部循環⁶⁾

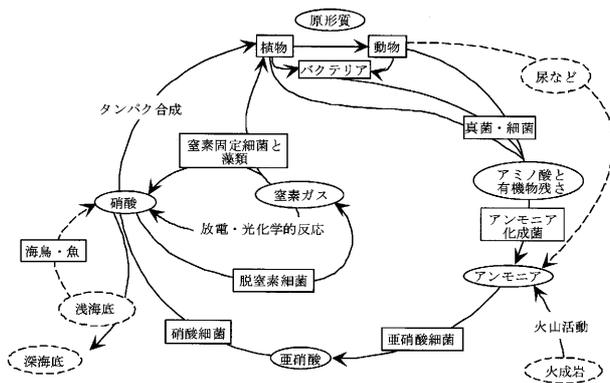
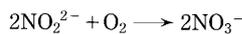


図-3.6 森林生態系における窒素サイクルの模式図⁶⁾



亜硝酸 NO_2^{2-} はこのプロセスの中間産物であるが、土壌を分析してもほとんど検出されない。

窒素の無機化の速度には、分解される有機物の炭素と窒素の比 (C/N 比、あるいは炭素率と呼ばれる) が深く関わっている。窒素の無機化を担う土壌微生物の C/N 比は 4~9 の範囲にあるが、植物から供給される新鮮なリターのそれは通常 50 以上である。また、分解が進んでいない粗腐植でも 15 程度である。これらの有機物の C/N 比は微生物の C/N 比に比べて大きいので、窒素に比べて炭素が過剰の状態にある。したがって、有機物に含まれる窒素は、微生物によって利用される (同化) だけで、土壌には供給されなくなる。分解される有機物が極めて C/N 比の高い稲わらや樹木の木部のようなものである場合、むしろ土壌の無機態窒素が微生物によって消費され、見かけ上は土壌中の無機態窒素が減少してしまう。これを不動化、あるいは有機化という。土壌に、C/N 比の大きい有機物を堆肥や土壌表層保護のためのマルチとして加えると、不動化が生じ、植物の窒素不足を引き起こすので注意が必要である。

アンモニウムは陽イオンなので、陰性に帯電した粘土や有機物に保持されやすい。一方、陰イオンである硝酸イオンはイオン交換的に保持されにくく、植物に吸収されないものは土壌から土壌水に移行して、河川に流出する。

植物は有機態の窒素を単独では吸収できず、このようにして無機化された窒素養分 (アンモニウムや硝酸のイオン) しか吸収できない。土壌中の様々な形態の窒素を合わせたものを全窒素と呼び、日本の自然林の表層土壌では、乾燥土壌重量当たり 1~数パーセント (10~数十 mg/g) になる。乾燥重量とは、土壌を 105°C で 3 日以上乾燥させ、重量減少が起こらなくなった時の絶対乾燥重量である。全窒素のうち的大部分が有機態窒素であり、表-3.3 に示したように、アンモニウムや硝酸としての窒素は乾燥重量当たりわずかしか存在していない (数~数十 $\mu\text{g/g}$ レベル)。しかし、強い乾燥や低温など微生物の活性を弱める要因が働かない限り、窒素の無機化は常に起こっている。また、植物による吸収も常に起こっている。したがって、土壌中の無機態窒素養分 (アンモ

ニウムや硝酸のイオン) の量は、無機化と植物の吸収のバランスによって生じている。

アンモニウムから硝酸イオンが生じるプロセスは硝化と呼ばれるが、これは酸素が加わる酸化の過程なので好気的環境で進行する。また、硝化にかかわる硝化細菌は酸性の土壌では活性がない。このため、土壌を強く押しつけて酸素の拡散を減少させたり、酸性化を進行させると、硝化速度は低下する。これによって、無機態窒素の形態や濃度が変わり、植物群落に影響を与える。

地形は窒素循環に大きな影響を及ぼす。比高 86 m、斜距離 135 m を持つ谷から尾根に植林されたスギ林 (滋賀県) の研究例では、斜面下部で土壌 1 g 当たり 28 日間に 126 μg の無機態窒素が土壌中に供給されたのに対して、尾根ではわずか 8 μg の無機態窒素しか供給されなかった⁵⁾。斜面下部では無機化された窒素のほとんどが硝酸態窒素であったのに対して、尾根では硝酸態窒素がほとんど検出されなかった。このように、谷に近い斜面の下部では窒素の無機化速度が速く、かつ硝酸態窒素が多い。一方、尾根では硝化細菌の活性が低く、土壌には硝酸態窒素がほとんど存在せず、アンモニウム態窒素が低い濃度で存在する。この傾向は幅広い気候帯で認められる。無機態窒素の量や形態には地形間差があるので、窒素を利用する植物にも窒素代謝に関して違いがあることが知られている。谷に生育する植物は硝酸態窒素を代謝する能力があるのに対して、尾根の植物にはそれがあまり見られない。谷と尾根では、わずかな距離しか離れていなくても、土壌窒素の量や形態に差があるので、植栽する樹木の選択についても注意が必要である。

3.5.3 リンのサイクル

リンは窒素とともに陸上生態系で最も欠乏しやすい栄養塩である。リンも、植物の中で、核酸、リン脂質脂肪酸、ATP (アデノシン三リン酸) など、生化学的に重要な構成要素である。植物体中での濃度は部位によって異なるが、樹木でみると最も濃度が高いのが葉である。生きた葉のリン濃度は、葉の乾燥重量当たり 10~50 mg/g 程度である。土壌中でのリンは窒素と同じように有機態・無機態の二つの形態で存在する。窒素の場合は大部分が有機態だったのに比べて、無機態リンの存在比が大きい場合が多い。

植物はリンをリン酸イオン H_2PO_4^- 、あるいは HPO_4^{2-} の形で吸収する。リンは岩石に由来するので、土壌中での濃度は母材の地質と風化の強さを反映して大きく変化する。一次鉱物にリン酸塩が多いほど、また風化が進行していないほど濃度は高い。土壌中での全リン濃度が高くても、植物が吸収できる土壌溶液中のリン酸の濃度は必ずしも高くない。植物に有効な土壌溶液中のリン酸の濃度は土壌の pH によって大きく変化する。一次鉱物のリンは、植物の根が呼吸によって出す二酸化炭素によって溶け、土壌溶液に移行し、植物に利用される。植物に吸収されたリンはやがて有機態として土壌に還る。土壌中には鉄やアルミニウムが多く含まれているが、土壌に有機物が加わって酸性になるとこれらの鉄やアルミ

ニウムが溶解し、リンと反応してリン酸塩を形成する。酸性条件下では鉄やアルミニウムのリン酸塩の溶解度は低く、植物には利用されにくい。溶解度の低い鉄やアルミニウムのリン酸塩はやがて鉄の酸化物など微細な鉱物に包み込まれて、さらに植物が利用できない形態に変化する。

3.5.4 分解・無機化に関わる分解者群集

有機物の分解に関わっているのが、土壤微生物と土壤動物である。土壤微生物には、藻類、細菌類、放線菌類、菌類が含まれる。藻類は光合成を行い独自に有機物を作り出すので分解には関わっておらず、後者の3グループが分解・無機化に関わっている。分解に関わる土壤微生物は有機物を炭素源（餌）として利用する。これらの土壤微生物は、細胞の外に細胞外酵素と呼ばれるタンパク質を出す。細胞外酵素は、土壤中に存在する様々な有機物（グルコース、デンプン、セルロース、リグニン、タンパク質など）と反応して有機物の加水分解などに関わり、分解を引き起こす。分解される有機物を基質と呼び、酵素には基質特異性がある。すなわち、1種の酵素が一つの基質とだけ反応する。葉や枝などのリターにはこれらの様々な有機物が含まれているので、リターの分解には実際には多くの微生物や細胞外酵素が関わっていることになる。

細菌は微小で、そのサイズは1 μm 程度しかなく、このため、その集合体は体積に比べて表面積が飛躍的に大きくなる。また、菌類は微細な菌糸を土壤に長く伸ばし、その総延長が1g土壤中1kmに達することもあるので、これもまた表面積を大きくする効果がある。このようにして微生物は土壤との接着面積を大きくし、栄養塩の吸収効率を高めている。土壤微生物自体も死亡することによって分解され、体内に保持された栄養塩は無機化され別の微生物に渡る。このため、土壤微生物は栄養塩の一時的なプールとしての役割も担っている。

土壤動物は、サイズに基づいて微小（体長0.2mm以下）、中型（0.2~2mm）、大型土壤動物（2mm以上）に分けられる。一般に馴染みの深いミミズ、シロアリ、ヤスデなどは大型土壤動物であり、土壤表層の落ち葉などを食べることによって有機物の粉碎に寄与している（図-3.7）。シロアリやミミズは土壤も採食する。大型土壤動物の体内には微生物が共生しており、採食されたリターや土壤有機物の無機化を進める。これによって有機物が最終的にCO₂と無機物に変換される。また、土壤は土壤動物の体内を通ることで粘液と攪拌され、土壤に団粒構造が生成される。ミミズの土壤採食は、時には膨大な量になり、年間の土壤耕転量が100トン/haに達する。シロアリは、土壤表層に達しないで傾いたままになっている枯死木の幹や立ち枯れ木の分解にも関わっている。

土壤微生物と土壤動物は互いに補食したり被食されたりの関係、つまり食物連鎖を土壤中で作りに上げている。その出発点が土壤に加入してくる新鮮なりターや土壤有機物として存在している腐植物質である。土壤有機物を



図-3.7 土壤表層における土壤動物の例

小笠原諸島父島の森林で採集した表層土壤100 cm³（20×20 cm×5 cm 深）から、ツルグレンという抽出装置を使って抽出した小型節足土壤動物のすべて（写真提供：独立行政法人森林総合研究所、長谷川元洋博士）

微生物が摂食し、微生物を線虫が、さらに線虫を高次の捕食者が補食する、といった食物連鎖である。出発点が主に腐植なので、これを腐植連鎖と呼び、地上での食物連鎖（生食連鎖という）とは区別している。この連鎖の途上で栄養塩が土壤中に供給されるので、腐植連鎖は陸上生態系（植物群落）の維持にとって重要な役割を担っている。したがって、土壤有機物の分布もまた土壤動物の鉛直分布と密接な関係を持っている。図-3.8に大型土壤動物個体数の深度分布を示したが、大型動物は表層直下の鉱物層に集中しているようである。これらは、下層に向かい急激に減少する。分解者として重要なトビムシを調べた北海道日高の例では、トビムシは暖かい季節には表層に、寒くなると下層に移動する傾向があるようである。

3.5.5 植物の根の影響

植物の根は呼吸によって土壤中にCO₂を出し、これが炭酸として栄養塩の可溶化に効いている。根の表面からは低分子の有機物が盛んに分泌され、これがキレート機能を持つことによってリン酸の獲得に効いている。また根自身からも有機物からリン酸を加水分解するリン酸加水分解酵素を生産していることが知られている。根の表面に近接した土壤圏では、根から分泌される有機物や酵素を求めて微生物が集中し、さらにこれらを捕食するセンチュウ、トビムシなど中型土壤動物による密な食物網が形成されている。様々な植生タイプにおける、根の鉛直分布は図-3.9のようになっている。表層から下方に向けて根の現存量が急激に低下する変曲点が存在している。根の総現存量に対し、表層（0 cm）から土壤深度 d (cm) までの積算根現存量の割合を Y とすると、根の鉛直分布は $Y=1-\beta^d$ で近似できる。 β は根現存量の土壤深度に対する減衰率を表す指数で、 β が小さいほど根は表層に集中する。根の分布も土壤断面における有

講座

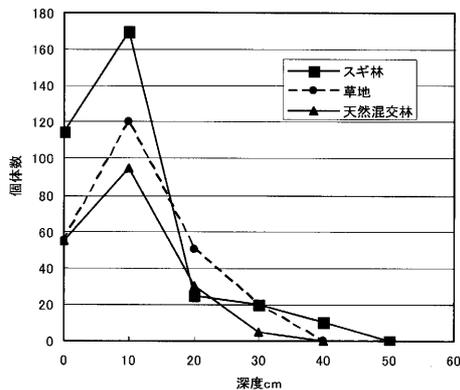


図-3.8 大型土壤動物の個体数深度分布
京都芦生のスギ林, スギ・ブナ混交林, 草地
の3植物群落の例。Watanabe (1969)から引用⁷⁾

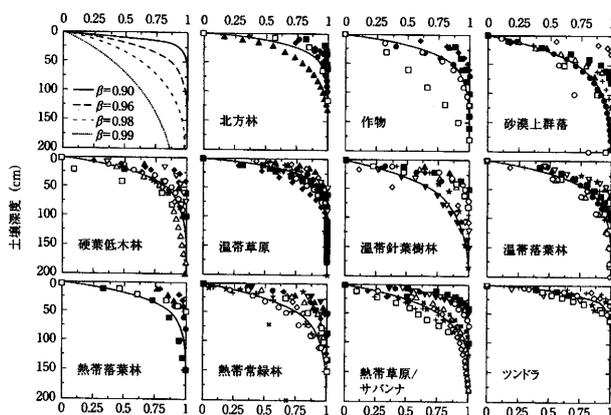


図-3.9 世界の植物群落における根の深度分布, その実測値とモデル⁸⁾

機物や他の生物群集の分布を決定する重要な要因といえる。

3.6 工事と土壤生態

これまで紹介してきたように, 土壤には層位の分化が見られ, この分布様式は植物からの有機物供給と分解のバランスによって主に決まっている。土壤表層は酸素の供給が高いことと有機物が集積していることから, 好気的な有機物分解者の活性中心となっている。ここで有機物が無機化され, 土壤栄養塩が土壤中に盛んに供給される。このため, 生態系管理における表層土壤の重要性は言うまでもない。

土壤層位は, 植物相, 気候, 地質, 地形, 時間によって形成されるもので, その土地や生態系固有のものである。したがって, そこに活性の中心を持つ土壤生物群集とともに, 生態系の保全という観点から十分にその取り扱いに注意しなければならない。土壤生物群集はそれ自身が十分に保護の対象となるが, 機能的には地上の植物群落を栄養塩の無機化によって持続的に支えている。このため, 土壤生物群集の機能を維持し, 地上の植物群落の管理を行う, 生態学的な視点が大事である。

例えば, その土地固有の植物群落を保全する際には, 地下まで含めて管理の対象とする必要がある。土壤の酸性度や酸化還元電位を変えてしまうと, 有機物の分解様

式も変化し, 栄養塩の形態や量が変化してしまう。これは, ひいては, 地上植物群落の組成を変化させることにもつながる。

植物群落を復元する際には, 土壤の層位が攪乱されているかどうか留意する必要がある。もし, 表層が剥離されて欠如しているような場合には, 有機物を他所から持ち込むことも検討する必要がある。農業では堆肥を補って生産性を維持することは普通に行われているが, 植生復元にも同じ考えが適用できるだろう。ただ, 有機質の盛土をすとなれば, 持ち込む盛土は復元する植生とできる限り近接した, 類似植生の土地から採取するよう注意しなければならない。それは, 盛土には土壤微生物や動物が含まれているため, 故意に異なる生物群集を持ち込むことを防ぐためである。

また, 土壤には埋土種子といって, 休眠状態の植物種子がたくさん含まれており, 盛土とともにこれらが運び込まれる。種子には当年性のものも含まれるが, 多くは数年以上にわたって発芽力を維持している。埋土種子はやがて発芽し, 異なる植物群落を形成することにもなるかねないので, 注意する必要がある。

一方, 埋土種子を積極的に自然再生事業などに取り込む動きも見られる。播種によって植物群落の活着を図るのではなく, 自然に存在する種子集団を植生復元の原動力として使うわけである。しかし, どのような組成の埋土種子が表層土壤に存在するのかは, 地上部の植物群落を見ただけでは推定できない。これは, 外から散布されてきた種子を多く含む場合があるからである。自然再生事業に当たっては, 埋土種子集団の事前調査が必要になる。

参考文献

- 1) 森林土壤研究会編：森林土壤の調べ方とその性質, 林野弘済会, p. 328, 1982.
- 2) 伊藤祥子・星 理恵・藤井哲次郎・谷本丈夫：駒止湿原周辺の耕作跡地における植物群落構造と土壤の関係, 森林立地, Vol. 47, No. 2, pp. 65~75, 2005.
- 3) Walter Larcher: Physiological Plant Ecology, Springer, p. 506, 1995.
- 4) 赤間亮夫・西本哲昭・溝口岳男：土壤化学的要因による栄養ストレスとスギの生育, 森林立地, Vol. 38, No. 2, pp. 123~132, 1996.
- 5) Naoko Tokuchi, Hiroshi Takeda, Kazuma Yoshida, Goro Iwatsubo: Topographical variations in a plant-soil system along a slope on Mt Ryuoh, Japan, Ecological Research, Vol. 14, No. 4, pp. 361~369, 1999.
- 6) 北山兼弘：土壤・植生系の発達過程と栄養動態。「植物生態学」(甲山隆司ほか著), 朝倉書店, pp. 323~360, 2004.
- 7) H. Watanabe: A study of the vertical distribution of soil macro-animals in a Cryptomeria plantation, a natural mixed forest Cryptomeria, beech and deciduous oak; and a grassland of different soil type. Jap. J. Ecol. Vol. 19, pp. 56~62, 1969.
- 8) R. B. Jackson, J. Canadell, J. R. Ehleringer, H. A. Mooney, O. E. Sala, E. D. Schulze: A global analysis of root distribution for terrestrial biomes, Oecologia, Vol. 108, pp. 389~411, 1996.