

陸上生態系における炭素循環 —森林生態系の炭素収支の生態学的な定量化手法に焦点を当てて—

大塚 俊之¹・鞠子 茂²・小泉 博³
(¹茨城大学 理学部生態学研究室・²筑波大学 生物科学系
³岐阜大学 流域圏科学研究センター)

摘 要

地球規模での炭素循環の解明に対して、陸上生態系(特に森林生態系)の炭素収支の観測は大きな役割を持っている。生態系を構成する地上部、地下部の植物体や落葉落枝(リター)、粗大有機物、土壤炭素などの各炭素プールと炭素フラックスを測定する生態学的な研究は、炭素の収支だけでなく陸上生態系のCO₂吸収量の年変動の原因解明や、今後の吸収量変化の予測のためにも重要である。本稿では、陸上生態系(特に森林生態系)の炭素循環についてまず概説し、その結果としての炭素収支を生態学的手法によりどのように定量化するかについて説明する。

陸上生態系の炭素循環は、炭素が貯留しているプールとプール間の流れであるフラックスの組み合わせとしてのコンパートメントモデルで表すことができる。森林生態系の炭素収支は植物群落の純一次生産(NPP)による実質的なCO₂吸収量と、従属栄養生物呼吸によるCO₂放出量のバランスによって決定され、これを生態系純生産量(NEP)と呼ぶ。森林生態系におけるNPPは、一定期間内のバイオマス増加量と枯死・脱落量の和によって求められる。枯死・脱落量はリタートラップ法により測定されるが、枝は枯死してもすぐには落下しないため、林冠からの脱落量と実際の枯死量とは異なり、その正確な推定には長期的な測定が必要である。一方、森林生態系のバイオマス増加量は一定期間での生個体の成長量と枯死量の差であり、森林では立ち枯れなどの粗大有機物の蓄積量とその分解量の測定にも注意する必要がある。また細根の枯死や有機物質の放出などによる地下部での有機物供給はリゾデポジションと呼ばれ、直接的な観察や同位体元素を用いたトレーサーによる推定などが行われているが、その測定手法の標準化が今後必要である。

キーワード：森林生態系、生態系純生産量、炭素循環、炭素フラックス、炭素プール

1. はじめに

地球上に存在する炭素は、大気・海洋・陸上生態系といった様々な地球上の貯蔵庫に分かれて存在しており、これらの貯蔵庫の間を気体・無機炭素(炭酸イオンや炭酸塩など)・有機炭素と形を変えながら循環している。地球上の表面の約7割を占める海洋は、炭酸として大量のCO₂を溶解させ、さらに表層の植物プランクトンによる光合成生産がその取り込みを促進するため、CO₂の大きな吸収源である^{1),2)}。一方で、陸上には森林や草原・農耕地・都市など様々な生態系が存在しており、人間による土地利用の変化も速いことから、そのCO₂収支は複雑である。IPCCの第三次報告書³⁾では、地球規模での炭素収支の最新の推定結果が示された。1990年代には化石燃料などによ

る炭素放出量が 6.3 ± 0.4 (PgCyr⁻¹) に対して大気中の増加量は 3.2 ± 0.1 であり、海洋—大気間の炭素フラックス(移動量)として 1.7 ± 0.5 、陸地—大気間の炭素フラックスとして 1.4 ± 0.7 が吸収されたとしている。しかし陸地—大気間の炭素フラックスは、陸上生態系の土地利用変化(例えば、熱帯での森林伐採)によるCO₂放出量と、植物による実質的なCO₂吸収量(residual terrestrial sinkと呼んでいる)のバランスによって決定しているが、現段階では両者を分離するためのデータが不足している。

そこで、陸上生態系の実質的なCO₂吸収量を把握するために、1990年代からは陸上生態系(特に森林生態系)における、いわゆる「タワーフラックス観測」が世界中に急速に広まった^{4),5)}。森林の上層と大気間のCO₂フラックスを直接観測する

ことによって、森林生態系のCO₂の取り込み量を時々刻々と測定することが出来るようになったのである⁶⁾。現在ではフラックス観測を含む様々なデータの蓄積から、熱帯地域ではなく、むしろ温帯や亜寒帯の森林生態系がCO₂のシンクとして大きな寄与を持っていることが徐々に明らかになってきた^{4),7)-9)}。微気象学的なタワーフラックス観測は森林生態系における炭素収支の解明のために現在欠かせない手法である一方で、タワーフラックス観測だけで森林生態系の炭素の行方がすべて解明されるわけではない。森林生態系には植物体の他に、立ち枯れなどの粗大有機物や土壌炭素など炭素貯蔵庫が複数存在し、長期的に貯蔵される傾向にある。このため、個々の生物プロセスを測定する生態学的な手法によって、炭素の収支だけでなく生態系の「どこ」に「どのように」炭素が貯蔵されていくのか、また「どの」フラックスの「どのような」変化が、生態系全体の炭素収支に影響しているのかを解明する必要がある。陸上生態系の炭素貯留量の5割以上は森林生態系によって占められており、また単位面積あたりの炭素貯留量は森林が圧倒的に高い³⁾ことから、生物地球化学的な炭素循環の解明に対して、森林生態系の炭素収支の観測が持つ大きな役割は現在でも変わっていない。本稿では、陸上生態系(特に森林生態系)の炭素循環についてまず概説し、その結果としての炭素収支を生態学的な手法によって、どのように定量化するかについて説明する。また森林でのタワーフラックス観測との連携を視野に入れて、現在の生態学的な手法の問題点について整理する。

2. 陸上生態系の炭素循環

2.1 炭素循環から見た生態系の構造と機能

生態系は生物群集と物理的環境で構成され、相互に作用を及ぼしあいながら一つのまとまりをもったシステムを形成している。大気や生態系内の植物体、立ち枯れなどの粗大有機物、土壌炭素のように炭素が貯留しているところをプール、またはリザーバーといい、これらのプール間の炭素の流れをフラックスという。炭素循環はこのプールとフラックスの組み合わせで表現され、それを模式化したものをコンパートメントモデルという(図1)。コンパートメントモデルでは、生態系の構造がプールの大きさ(単位面積あたりの炭素量)に対応し、生態系の機能はフラックスの向きと大きさ(単位面積・単位時間あたりの炭素の流れ)に対応すると言えることが出来る。

炭素循環の重要なプロセスを担っているのは第一に生態系の生産者である植物群落である。植物は光合成によって大気中のCO₂を吸収するとともに、地上部(Ra)と地下部(Rr)の呼吸によりその一部を再び大気へ戻す双方向の炭素フラックスを生み出す。植物が光合成によってCO₂を吸収して生産する有機物総量は総一次生産量(gross primary production, GPP)と呼ばれ、そこから植物の呼吸による有機物消費を差し引いたものが純一次生産量(net primary production, NPP)である。すなわち、

$$NPP = GPP - (R_a + R_r) \quad (1)$$

このNPPが生産者による実質的な炭素固定量ということになるが、そのすべてが植物バイオマスの増加として生態系内に蓄積されるわけではない。例えば、落葉樹ではすべての葉は毎年作り変えられるので、その年に生産された葉(NPPの一部)はリターフォール(litter fall, LF)として脱落し、土壌表面に落葉落枝(リター)として蓄積される。さらに地下部からも、根の枯死(特に細根)や比較的低分子の有機物質の放出などがあり、この有機物供給をリゾデポジション(rhizodeposition, RD)という¹⁰⁾。さらに森林生態系では、立ち枯れのような粗大有機物(coarse woody debris, CWD)として、NPPの一部は長期的に枯死植物体内に蓄積される。

生態系内に固定された有機物は、腐食連鎖と生食連鎖を通じて従属栄養生物の呼吸(heterotrophic respiration, HR)により分解され、CO₂として放出される。腐食連鎖とは、主にリターフォールやリゾデポジションにより土壌へ供給された有機物(soil organic carbon, SOC)を、土壌中の微生物(細菌類や菌類)や小動物が取り込んで分解するプロセスである。また生食連鎖とは、昆虫や草食動物により生きた植物体が被食されて分解されるプロセスである。一般的に、生食連鎖による有機物分解量は通常の森林生態系においてはわずかであり¹¹⁾、無視できるレベルとして扱う場合が多い(図1では生食連鎖によるフラックスを省いて単純化している)。

2.2 生態系純生産量

森林生態系全体での炭素収支は、植物群落による実質的なCO₂吸収量(NPP)と、従属栄養生物の呼吸によるCO₂排出量(HR)との差によって決定し、これを生態系純生産量(net ecosystem production, NEP)と呼ぶ。一般的に生物の呼吸作用によって土壌表面から放出されるCO₂フラック

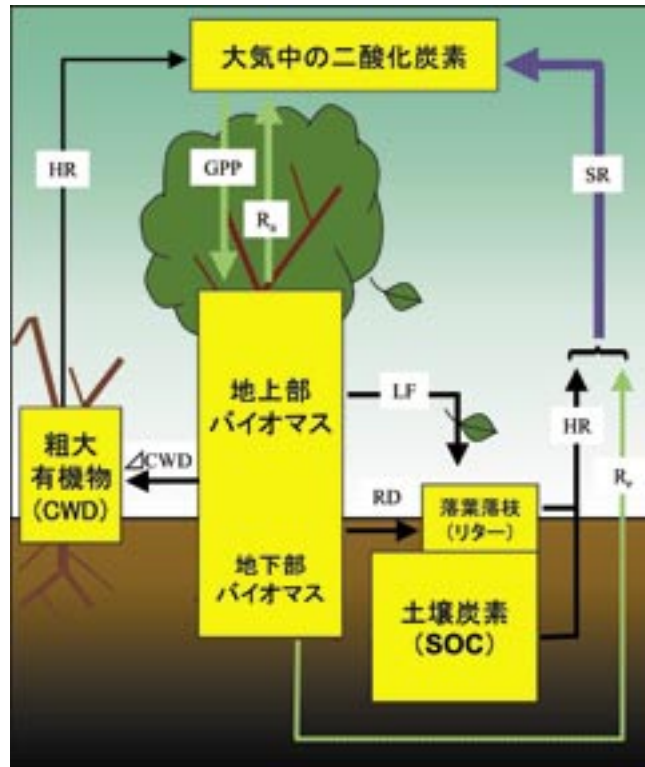


図1 森林生態系における炭素循環のコンパートメントモデル。
 □は炭素プールを示し、矢印は炭素フラックスを意味している。HR, Heterotrophic respiration (従属栄養生物呼吸): GPP, Gross primary production (総一次生産量): Ra, Aboveground respiration (植物体の地上部呼吸): LF, Litter fall (リターフォール): RD, Rhizodeposition (リゾデポジション): Rr, Root respiration (根の呼吸): SR, Soil respiration (土壌呼吸)。この図では草食動物による被食(生食連鎖)を省略して単純化している。

スを土壌呼吸 (Soil respiration, SR) と呼び (図 1)、これは主として土壌中の従属栄養生物の呼吸 (HR) と植物根の呼吸 (R_r) に由来すると考えられている。もし、生食連鎖によるフラックスが無視できるレベルであれば、土壌中の従属栄養生物呼吸が生態系全体のHRのほとんどを占めるので、SRと R_r の差をHRとみなすことが出来る。結果的に、生態学的手法によるNEPの推定には次式が通常用いられる。

$$NEP = NPP - (SR - R_r) \quad (2)$$

この値がプラスであれば、その生態系は炭素のシンクとして、マイナスであれば炭素のソースとして機能していることになる。このように生態学的手法に基づく炭素収支の定量化のためには、各プールの炭素量とともに、NPPやSR、 R_r といった炭素フラックスの速度を測定する必要がある。

3. 森林生態系の炭素収支の生態学的定量化手法

ここでは、森林生態系において炭素のプールとフラックスをどのように測定するかについて、具体的な測定結果も交えながら紹介する。

3.1 炭素プール

3.1.1 植物バイオマス(現存量)

森林のバイオマスの測定手法は木村¹²⁾に詳しいが、その基本的なプロセスは次の3段階からなっており、胸の高さ(1.3 m)での幹の直径(胸高直径)に基づいてバイオマスを推定する。

- 1) 一定面積の調査枠を設定し、枠内のすべての樹木について胸高直径の調査を行なう。
- 2) 試料木を選び、切り倒して(可能であれば根を掘り出し)、各器官の重量の測定を行なう。
- 3) 試料木の胸高直径と各器官の乾燥重量と間の相対成長関係(アロメトリー)を解析し、その関係とすべての樹木の胸高直径に基づいて単位土地面積あたりの現存量を求める。

岐阜大学流域圏科学研究センター高山試験地にある落葉広葉樹林では、1993年からタワーフラックス観測が続けられており⁵⁾、森林生態系の炭素収支研究の日本における先駆けである。ここでは、このサイトでの実際の森林バイオマスの測定例^{13),14)}を紹介しながら、具体的な方法を概説しよう。このサイトではタワーフラックスを含む1 haの永久コドラートを設置して、樹高1.3 m以上の全樹木の幹にナンバーを打ち、位置座標と胸高直径(樹高1.3 mでの幹の直径)を測定した。また永久コドラート周辺の均質な森林において15本の試料木を選び、さらにその中の7本については根掘調査を行なって、各試料木の地上部(葉は除く)と太根の乾燥重量をそれぞれ測定した。一般的に樹木の胸高直径(D)と各器官の乾燥重量(W)の間には、 $W = aD^b$ という関係があることが知られている(a, bは林分固有の定数)。これは相対成長(アロメトリー)式と呼ばれ、両対数グラフでは直線関係で表すことが出来る($\log W = \log a + b \log D$)。高山サイトでは地上部重(W_a , kg)及び太根重(W_r , kg)と樹木直径(D cm)との関係は次式のようにになった。

$$\log W_a = -0.95 + 2.32 \log (D) \quad (n=15) \quad (3)$$

$$\log W_r = -1.10 + 1.98 \log (D) \quad (n=7) \quad (4)$$

この相対成長式を用いて、各樹木の胸高直径から樹木バイオマスを推定することが可能となる。ただし、この式は樹木の乾燥重量ベースであり、炭素プールとして炭素量ベースで算出する場合には、各器官の炭素含有量をNC分析計などにより測定しておく¹⁵⁾必要がある。高山サイトでは、永久コドラート内の直径調査の結果と式(3)、式(4)から、樹木バイオマスは地上部(葉を除く幹と枝)が 71.4 t C ha^{-1} 、地下部が 22.9 t C ha^{-1} と推定した。ただし、相対成長式における定数値は、同一林分に生育する同じ生活形をもった樹木であれば、異種間にも成立することがいろいろな森林で確かめられているが¹²⁾、別の林分で推定する場合には各調査サイトで試料木を選んで相対成長式を算出することが必要である。

3.1.2 地上部リター

森林生態系では、リターフォールとして植物遺体由来する新しい有機物が土壌に常に供給されている。このため、森林土壌では植物の形がはっきりと残っている地表面の有機物層から、鉍質土壌へと有機物の分解プロセスが層状に積み重なっているのが通常である。この地表面の有機物層は

土壌学的にはO層、あるいは A_0 層と呼ばれ、分解の程度によってL・F・H層に細分して呼ぶことが多い¹⁶⁾。森林のO層の炭素プールを推定するためには、一定面積の方形枠内においてO層のリターをすべて採取して、乾燥重量を測定した後、NC分析計で炭素含量を測定する。賈ら¹⁴⁾は高山サイトの永久コドラート内において $20 \text{ cm} \times 20 \text{ cm}$ の面積で32箇所のサンプリングを行い、落葉落枝の炭素プール量を 15.3 t C ha^{-1} と推定した。

一方で、粗大有機物量は空間的にまばらに分布しているために、その存在量の推定には大面積の測定が必要となる。また大型枯死材では直接の秤量が難しいので、体積推定のためにその場で長さと同端の直径を測定し、さらに腐朽段階評価を行なう必要がある¹⁷⁾。賈ら¹⁴⁾は高山サイトにおいて、永久コドラート内のすべての立ち枯れ残存幹について、円錐または円錐台近似により体積を求め、立ち枯れ木の密度をかけることによってその炭素プール量を推定した。また倒木については、腐朽段階を3段階に分けて容積比重を測定して、直径5 cm以上のすべての倒木量を測定した。これらの結果から、高山サイトの粗大有機物量を 4.6 t C ha^{-1} と推定した。

3.1.3 土壌炭素

土壌中には炭酸塩として無機炭素が含まれている場合もあるが、日本のような酸性になりがちな土壌では、含まれている炭素のほとんどは植物遺体由来する有機炭素(腐植)である。リターフォールによって供給された有機物は徐々に分解されていくので、土壌表面のO層が最も炭素含量が大きく、鉍質土壌においても、深くなるほど土壌中の炭素量は減少していくのが普通である。したがって、鉍質土壌中の炭素量を正確に推定するためには、深さ別に土壌をサンプリングする必要がある。一般的には、土壌断面を作成して土壌の色や構造などから土壌学的な層位区分を行なって、各層ごとに土壌をサンプリングするのが好ましい。土壌学的にはO層の下の鉍質土壌はA・B・Cの三層に区分される¹⁶⁾。ほとんど風化していない母岩からなるC層には、ほとんど炭素は含まれていないのでA・Bの各層位において、いくつかのサンプルを取れば土壌中の炭素量の推定には十分である。ただし土壌断面の作製はかなりの労力を要するので、検土壌などを用いて土壌層位と土壌深度を簡易的に調査して、その後、採土器(ハンドオーガーやエンジン式オーガー)を用いて、鉍質土壌表面から順番に土壌をサンプリングする方法もとられる。土壌は採土管と呼ばれる一定容積(100 mlの物が良く用いられる)の管を用い

てサンプリングされる。A層とB層の深度がかなり深い場合には、どこまでサンプリングすれば良いか明確な基準は無いが、実際には1 m程度の深さまでサンプリングすれば土壤中の積算炭素量のほとんどを推定できる¹⁷⁾。

サンプリングした土壌は根やレキを除いて風乾した後、NC分析計を用いて炭素含有率を測定する¹⁸⁾。これにより土壌中の炭素の重量比が計算されるが、土壌は固体部分だけでなく水分と空気を含んでおり、その密度は深さや場所によって異なっている。このため、単位容積あたりの炭素量を推定するには、分析用とは別の採土管で土壌をサンプリングして105°Cで乾燥させ、土壌の密度(g cm^{-3})を測定する必要がある。こうして得られた各土層の炭素濃度と密度と層の厚さを乗じて、各土層における単位容積あたりの炭素量が求められる。これを積算することによって、その地点における単位面積当りの土壌炭素量を推定することが可能になる。また場所によってはA層やB層に礫が多く存在する場合もあり、この場合には土壌断面調査から礫率(%)を求め、勘案する必要がある。さらに通常の森林生態系では、地形などによる土壌炭素の面的なばらつきの影響も無視できない。

賈ら¹⁴⁾は、高山サイトの永久コドラートを9つの地形単位に区分し、土壌断面調査と土壌サンプリングによる土壌深度調査を併用して土壌中の炭素貯留量を推定した。彼らの推定によると、地形単位によって2倍以上の炭素量のばらつきが見られ、コドラート全体では土壌のA層とB層に $318.3 \text{ t C ha}^{-1}$ の土壌が蓄積していることが明らかになった。

3.2 炭素フラックス

3.2.1 森林生態系の純一次生産量(NPP)

生態系のNPPは、単位時間・面積あたりに生産される有機物量(乾物重や炭素量)やエネルギー量で表される。式(1)で示したように、NPPはGPPから呼吸量を差し引いた値であるから、理論的な数理モデルにより植物群落の光合成量と呼吸量を推定したり、植物群落に同化箱を直接かぶせる大型同化箱法などの方法でもNPPを測定できるが、現在のところ森林生態系においてはあまり現実的な方法ではない。森林生態系においては、一定期間の光合成と呼吸の結果として生態系内に実際に蓄積した炭素量を測定する積み上げ法と呼ばれる方法が一般的に用いられる¹⁹⁾。

積み上げ法の概略を図2に示す。森林バイオマス(B_{t1})を測定したサイトにおいて、ある時間間隔(例えば一年)において再度そのバイオマス

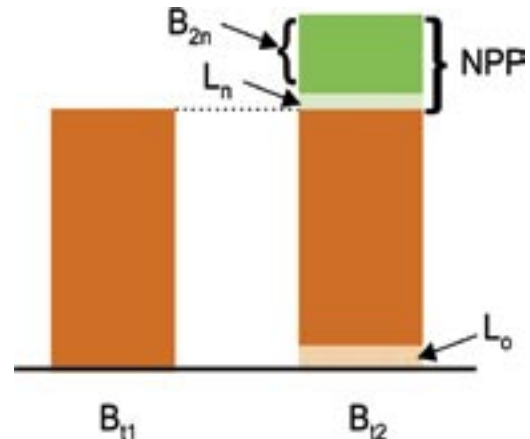


図2 積み上げ法による純一次生産量(NPP)の推定方法の概略図。

ある森林生態系におけるバイオマス(B_{t1})と一定期間後の同じ森林生態系のバイオマス(B_{t2})の変化を模式的に表している。 B_{2n} 、新しく蓄積したバイオマス(植物体の成長量): L_n 、新しく蓄積したバイオマス部分の枯死量: L_0 、古いバイオマス部分の枯死量。

(B_{t2})を測定したとすると、新しく蓄積された有機物量(緑色の部分)がNPPであり、その一部はその期間内に枯死(L_n)する。また古いバイオマス(オレンジ色の部分)の一部も落枝や立ち枯れとして枯死(L_0)していく。生食連鎖による被食量が無視できるレベルであるとすれば、一定期間後のバイオマスである B_{t2} は以下の式(5)で表されることになる。

$$B_{t2} = (B_{t1} - L_0) + (NPP - L_n) \quad (5)$$

式(5)から、 $NPP = (B_{t2} - B_{t1}) + (L_0 + L_n)$ となり、($B_{t2} - B_{t1}$)はバイオマスの増加量(ΔB)であるので、積み上げ法では森林生態系のNPPは次式で表される。

$$NPP = \Delta B + L (+G) \quad (6)$$

- ΔB : ある時間間隔における森林現存量の増加
- L : ある時間間隔における枯死・脱落量
- G : ある時間間隔における被食量(一般的には無視できるレベル)

過去の平均的なNPPを求める場合には樹幹解析などのように、樹木の年輪成長から ΔB を求める場合もある。しかしフラックス観測と連携して森林のNPPを推定するためには、永久コドラートにおいて、ある時間間隔(通常1年間)で森林の胸高直径を再測して、相対成長式を用いて森林の現存量の変化を推定する方法が最も良い。図3に高山サイトの永久コドラート内における全樹木(胸高直径5 cm以上)の、一年間の直径成長を測定し

た結果を示す(大塚, 未発表データ)。一年間に枯死した個体を除いて、各樹木の直径変化から、式(3)と式(4)を用いて森林生態系の地上部と地下部の一年間の ΔB を推定することが可能となる。

ただしこの場合、式(3)と式(4)で示される相対成長関係が森林の成長に伴って変化しないことを仮定している点に問題がある。また直径が小さい個体(主に被陰されて樹勢の弱った個体)では、枯死していなくても直径成長がマイナスになる場合もある(図3)。このように温帯の天然林では年間の直径成長量はわずかであり、その正確な測定のためには測定部位をペンキ等で丁寧にマーキングした上で、適切な測定時期を選定したり(例えば春の開葉前は変動が大きい)、金属製のなるべく幅の狭いメジャーを使うなどの細心の注意が必要である。

3.2.2 森林生態系の枯死・脱落量

何百年と生きる樹木であっても、体の一部は毎年作り変えられ、枯死したり脱落した部分は土壤有機物として供給される。土壤への有機物供給と腐食連鎖を通じた土壤からの CO_2 フラックスは、生態系の炭素循環において極めて重要な意味を持っており、そのフラックス量を正確に推定することが必要である。一般的に林冠の樹木からの枯死・脱落量を推定するためには、落葉・落枝を直接採取するリタートラップ法が用いられる。これはリタートラップと呼ばれるリターを集める装置

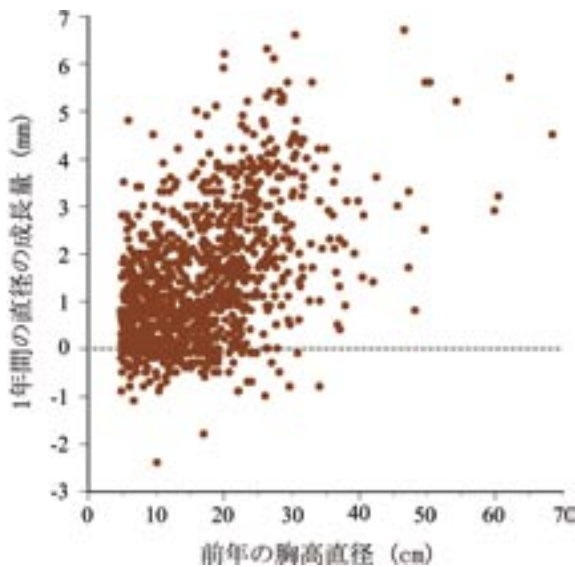


図3 岐阜県高山市のタワーフラックス観測サイトである落葉樹二次林に設置された永久コードラット内での全樹木(胸高直径5 cm以上)の2003年の1年間の直径成長量。2002年11月の各個体の胸高直径(cm)と、2003年11月に再測した際の1年間の直径成長量(mm)との関係を示す(大塚, 未発表データ)。

を林内に設置して(図4)、その量を推定する方法である。現在のところ最も簡便かつ効率よく測定できるので、森林生態系の枯死・脱落量の推定のために広く用いられている。詳しい解説書も多いので、ここでは概略を説明する。

リタートラップとは一定面積の受け口をもった袋状のネットを張った枠である。枠の形状は捕捉量には有意な影響を与えないことが知られているが、正方形や円形のものが普通である(図4)。受け口の大きさは 1 m^2 以上であれば葉のサイズに左右されず落葉量が測定できるとされる。トラップを設置する高さは地上1 mぐらいが適当で、ネットを筒状にして底が地面に触れないように紐で縛っておくと回収が楽である。トラップの数は林分によって異なるが、閉鎖した林分内では6~7個以上あれば十分という意見もある¹⁷⁾。トラップ内のリターは多少の溶脱や分解を受けるので、回収間隔は1ヵ月以内が望ましい。回収したリターは樹種や器官(葉や小枝・花・果実など)に分けた後、乾燥重量を測定する。また炭素ベースで推定するためには試料の一部を粉碎してNC分析計で炭素含量を測定する必要がある。

リタートラップに入らないような大枝の落枝量については、リタートラップ法だけでは精度良い推定は難しい。大枝の落下は空間的に非常に不均一であるからである。そこで林床に数m四方程度の面積をいくつか作り、そこに新しく落ちてきた枝をきれいに回収する方法が取られる。この小区画の合計面積は、少なくとも調査林分の面積の10%を超えることが望ましい。

90年生のアカマツ二次林における1年間の枯死・脱落量の測定例を図5に示す(杉田・横澤,



図4 山梨県富士吉田市のタワーフラックス観測サイトであるアカマツ二次林内に設置されたリタートラップ。受け口の面積は 1 m^2 であり、筒状のネットの底部を地面に触れないように紐で縛ってある。周辺の樹木には直径の測定位置をペンキでマーキングしてある。

未発表)。CO₂フラックス観測用のタワーに隣接する林分²⁰⁾の永久コドラート(0.89 ha)内に面積1 m²のリタートラップを20個設置して毎月回収した(図5(A))。さらに永久コドラート内の10 m×10 mのサブコドラートを9箇所選択して、落ちている枝をいったんすべてきれいに取り払い、その後落ちてくる直径2 cm以上の枝を毎月回収して落枝量を推定した(図5(B))。アカマツの落葉季は秋で、ミズナラなどの落葉樹も混じっているの葉のリターは秋に集中している。一方で、この年は特に冬から春に枝のリター量が多くなる現象が見られた。

このような方法で推定した林冠からの落下量は、森林生態系においては枯死量とは異なる点に注意する必要がある。葉は枯死すると通常はすぐに落下するが、枝は枯れても長い間落ちてこない場合が多いのでリタートラップで測定された値は林冠からの脱流量であり枯死量ではない。例えば、図5において冬季に枝リター量が増加するのは枯死量が多いわけではなく、幹に枯れ残っていた枝が雪によって落ちてきたためである。このため森林生態系の枯死・脱流量の正確な推定には1年間だけでは不十分であり、数年間続けて測定を行なう必要がある。

3.2.3 土壌呼吸と従属栄養生物呼吸

先に述べたように、土壌呼吸とは生物の呼吸

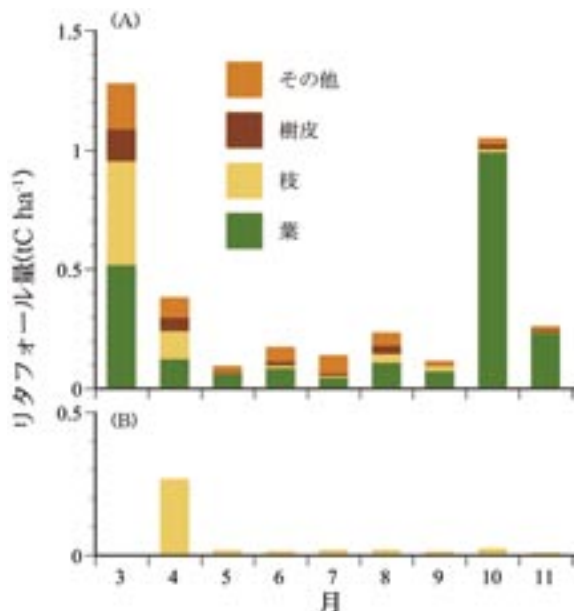


図5 図4のサイトにおけるリタートラップ法による2003年の一年間の枯死・脱流量(A)と、林床に設置したサブコドラートを利用した大枝の枯死・脱流量(B)の季節変化。

基本的に月に一度回収しているが、積雪の影響によりリタートラップでは12月～3月までの4ヵ月分を、大枝では12月～4月までの5ヵ月分をまとめて回収している(杉田・横澤, 未発表データ)。

作用によって土壌から放出されるCO₂のことであり、主として土壌中の従属栄養生物の呼吸(HR)と植物根の呼吸(R_r)に由来する(図1)。森林生態系におけるHRのほとんどは土壌表面からのCO₂フラックスであり、根の呼吸量を含んだ土壌呼吸量はチャンバーなどを用いて測定することが可能である。土壌呼吸量の測定法等の問題については本書の木部・鞠子²¹⁾に詳しいのでそちらを参考にされたい。

4. 生態学的手法による炭素収支測定の問題点

タワーフラックス観測による森林生態系の炭素収支はNEE(net ecosystem exchange)と呼ばれる場合もあるが、NEP=-NEEであり、本質的にはNEPと同じ収支を測定していると考えてよい。一方で微気象学的なNEEと生態学的なNEPは、その測定手法はおたがいに独立であるので、同じサイトで両者の測定を行なって比較することは、観測誤差による炭素収支の不確定性を小さくするような手法の改良のために重要である。タワーフラックス観測との連携を目指して、生態学的手法による炭素収支測定の問題点について最後に整理する。

4.1 NPPにより固定された炭素は生態系のどこに蓄積するのか?

森林生態系においては、積み上げ法によりかなり正確なNPPを推定することが可能である。しかし式(6)では現存量の変化が分かれば、枯死・脱流量(L)を式(5)のL_nとL₀に分けて取り扱う必要が無いという点で、NPPによって固定された炭素が生態系内の「どこ」に蓄積するかについてはあまり注意が払われていない。森林生態系内において、炭素がどこにどのように蓄積していくかを検討する上では、式(6)におけるΔBは森林成長量(各個体の成長量の合計で図2中のB_{2n}に相当する)と同一では無いという点に注意する必要がある。図2より、ΔB(B₂-B₁)=B_{2n}-L₀であるので、L₀(主に図1のΔCWDに相当する)が0であれば森林成長量とΔBは等しい。つまり森林内でのΔBは、生個体の成長量と死亡個体によるCWDへの炭素の移行のバランスによって決定することになる。

Yoneda *et al.*²²⁾はマレーシアのパソ熱帯多雨林において、枯死材の集積(ΔCWD)と分解量を詳細に検討した。ΔCWDは場所によって大きく異なっており、平均では9.3 t C ha⁻¹ y⁻¹であった。またCWDの分解速度は、森林内の土壌呼吸速度の約半分に対応することを明らかにした。このように、天然林におけるCWDは炭素プールとし

でも、また分解によるフラックスとしても無視できない量である場合が多い²³⁾。CWDはリタートラップ法で捉えられた落葉落枝とはその分解プロセスが異なっており、土壌呼吸を測定する現在のチャンバー法ではその分解速度を測定することは出来ない。したがって、生態学的手法による森林生態系の炭素収支の推定においては、個々の樹木の生長と生残を追跡することにより、 ΔB を B^{2n} (森林成長量)と ΔCWD (枯死材の蓄積)に区別するとともに、CWDの分解速度についても測定する必要がある。

4.2 地下部の純生産量とリゾデポジションの推定

積み上げ法においては、試料木の地下部を掘り取って太根の重量と直径との相対成長式(4)を作り、一定期間での太根の成長量をNPPに組み込むことは可能である。しかし、樹木において機能的な働きを持つ多くの部分は細根であり、この細根は太根に比較するとバイオマスは圧倒的に小さいが、成長と枯死の速度(ターンオーバー)が速く、そのバイオマスは絶えず更新されているので、その純一次生産は太根よりも大きくなる。細根のほとんどが枯死としてリゾデポジションとなると考えられ、その純一次生産量を太根のように相対成長関係から求めることは不可能である。一方で、リタートラップのような直接的な測定も極めて困難であるために、植物バイオマスの地上部/地下部の比(T/R比)と地上部枯死量/地下部枯死量比が同じであるとして、便宜的に推定している例も多い。

最近では土壌中の細根の動態を直接観察することによって、その純生産を推定するミニライゾトロン法が森林生態系の研究にも用いられるようになってきた^{24),25)}。この方法によると、森林生態系における細根の純生産の寄与率はNPPの30%以上に及ぶとの報告²⁶⁾⁻²⁸⁾もあり、これが事実であれば、現在の積み上げ法によるNPPはかなり過小評価になっていると言わざるを得ない。一方で、安定同位体を用いたトレーサー実験から根のターンオーバーを推定しようとする研究もある。例えば、Matamala *et al.*²⁹⁾は植林地のFACE (Free-air CO₂ enrichment) 実験において、植物に¹³Cを与え、細根のターンオーバーを推定した。彼らの研究によれば森林生態系における細根のターンオーバーは1~2年から9年にも及び、現在推定されている細根による炭素のシーケストレーションは、むしろかなり過大評価である可能性を示した。

さらに根からの有機物質の浸出現象や、ガス化した炭素(エチレン)の放出現象も無視できない。

浸出現象の存在は水耕栽培やアイソトープを用いたトレーサー実験で明らかにされつつあり、多くの研究者がその重要性を指摘している^{10),30)}。このように森林生態系の枯死・脱落量の推定には、地下部の枯死量と地下部からの有機物放出量を含めて行なわれる必要があるが、その測定手法の標準化においては、未だ検討の余地がある。

5. まとめ

京都会議以降、陸上生態系(特に森林生態系)の炭素固定機能の定量的評価が最重要課題となり、現在までに日本でも10カ所以上のサイトでタワーフラックス観測が行なわれるようになった⁶⁾。一方で、生態学的手法による測定は物理的な困難さもあって、これに比べるとかなり遅れているのが現状である。高山サイトではタワーフラックス観測は10年を越え、森林のNEPが年によって倍以上変動する³¹⁾ことなど、生態学者があまり予測しなかったような新しい問題が提出されつつある。

ここで述べた積み上げ法によるNPP測定では、森林生態系の年間の枯死量を直接的に調べることが不可能であり、リタートラップ法では平均値しか算出できない。また上記したようにCWDの分解速度やリゾデポジションの推定法などに問題があり、厳密な意味でNEPとNEEの値を直接比較することには現段階では無理がある。しかし生態系内の各炭素プールと炭素フラックスを測定する生態学的な研究は、森林生態系におけるCO₂吸収量の年変動の原因解明や、今後の吸収量変化の予測のためにも、微気象学的なタワーフラックス測定と並んで重要性を増してきている³²⁾⁻³⁴⁾。今後は、光合成や呼吸などの炭素フラックスを野外で精度よく測定する技術だけでなく、リモートセンシング³⁵⁾やトレーサーとしての安定同位元素³⁶⁾を利用して、生態系内の炭素プールの変化量を直接的に測定するような技術の開発とその標準化が必要となってくるだろう。

参考文献

- 1) Broecker, W.S., T. Takahashi, H.J. Simpson and T.H. Peng (1979) Fate of fossil fuel carbon dioxide and the global carbon budget. *Science*, 206, 409-418.
- 2) 野崎義行(1994) 地球温暖化と海. 東京大学出版会, 196p.
- 3) IPCC (2001) Climate Change 2001: The Scientific Basis. Cambridge University Press.

- 4) Wofsy, S.C., M.L. Goulden, J.W. Munger, S.M. Fan, P.S. Bakwin, B.C. Daube, S.L. Bassow and F.A. Bazzaz (1993) Net exchange of CO₂ in a mid-latitude Forest. *Science*, 260, 1314-1317.
- 5) Yamamoto, S., S. Murayama, N. Saigusa and H. Kondo (1999) Seasonal and inter-annual variation of CO₂ flux between a temperate forest and the atmosphere in Japan. *Tellus*, 51B, 402-413.
- 6) 藤沼康実・三枝信子・平野高司 (2003) 温室効果ガスのモニタリングと森林フラックスの測定. 「地球温暖化」生物の科学・遺伝別冊, No.17, 48-57.
- 7) Brown, S.L. and P.E. Schroeder (1999) Spatial patterns of aboveground production and mortality of woody biomass for eastern U.S. forests. *Ecological Application*, 9, 968-980.
- 8) Houghton, R.A., J.L. Hackler and K.T. Lawrence (1999) The U.S. carbon budget: contributions from land-use change. *Science*, 285, 574-578.
- 9) Pacala, S.W., G.C. Hurtt, D. Baker, P. Peylin, R.A. Houghton, R.A. Birdsey, L. Heath, E.T. Sundquist, R.F. Stallard, P. Ciais, P. Moorcroft, J.P. Caspersen, E. Shevliakova, B. Moore, G. Kohlmaier, E. Holland, M. Gloor, M.E. Harmon, S.M. Fan, J.L. Sarmiento, C.L. Goodale, D. Schimel and C.B. Field (2001) Consistent land- and atmosphere-based U.S. carbon sink estimates. *Science*, 292, 2316-2320.
- 10) Chen, W. (1999) Rhizosphere processes under elevated CO₂. In: Y. Luo and H.A. Mooney, *Carbon Dioxide and Environmental Stress*. Academic Press, San Diego.
- 11) Kimura, M., M. Funakoshi, S. Sudo, T. Masuzawa, T. Nakamura and K. Matsuda (1982) Productivity and mineral cycling in an oak coppice forest. 2. Annual net production of the forest. *Bot. Mag. Tokyo*, 95, 359-373.
- 12) 木村 允 (1976) 陸上植物群落の生産量測定法. 共立出版. 112p.
- 13) 賈書 剛・酒井 徹・秋山 侃・小泉 博 (2002) 冷温帯林土壌圏の炭素動態. 1 地形、植生と土壌分布. システム農学会, 18, 26-35.
- 14) 賈書 剛・秋山 侃・小泉 博 (2002) 冷温帯林土壌圏の炭素動態. 2 現地詳細調査に基づく生態系炭素貯留量の推定. システム農学会, 18, 26-35.
- 15) 植物栄養実験法編集委員会編 (1990) 植物栄養実験法. 博友社. 488p.
- 16) 久馬一剛 (1997) 最新土壌学. 朝倉書店. 216p.
- 17) 日本林学会「森林科学」編集委員会編 (2003) 森を測る. 古今書院. 233p.
- 18) 土壌標準分析・測定法委員会編 (1986) 土壌標準分析・測定法. 博友社. 354p.
- 19) Shidei, T. and T. Kira (1977) Primary productivity of Japanese forests -Productivity of terrestrial communities-. *JIBP Synthesis* Vol. 16, University of Tokyo Press, Tokyo.
- 20) 大塚俊之・後藤徹寛・杉田幹夫・中島崇文・池口 仁 (2003) 富士北麓剣丸尾溶岩流上のアカマツ林の起源. 植生学会誌, 20, 43-54.
- 21) 木部 剛・鞠子 茂 (2004) 土壌呼吸の測定と炭素循環. 地球環境, 9(2), 203-212.
- 22) Yoneda, T., K. Yoda and T. Kira (1977) Accumulation and decomposition of big wood litter in Pasoh forest, west Malaysia. *Jap. J. Ecol.*, 27, 53-60.
- 23) 米田 健 (1986) 森林における枯死材の分解. 日本生態学会誌, 36, 117-129.
- 24) Johnson, M.G., D.T. Tingey, D.L. Phillips and M.J. Storm (2001) Advancing fine root research with minirhizotrons. *Environ. Exp. Bot.*, 45, 263-289.
- 25) 里村多香美・中根周歩・堀越孝雄 (2001) ミニライゾトロンによる樹木細根の純生産の解析. 根の研究, 10, 3-12.
- 26) Grier, C.C., K.A. Vogt, M.R. Keyes and R.L. Edmonds (1981) Biomass distribution and above- and below-ground production in young and mature *Abies amabilis* ecosystems of the Washington Cascades. *Can. J. For. Res.*, 11, 155-302.
- 27) Santantonio, D. and J.C. Grace (1987) Estimating fine root production and turnover from biomass and decomposition data: a compartment flow model. *Can. J. For. Res.*, 17, 900-908.
- 28) 里村多香美 (2003) 森林生態系における植物細根と菌根菌のバイオマス. 広島大学大学院博士論文.
- 29) Matamala, R., M.A. Gonzalez-Meler, J.D. Jastrow, R.J. Norby and H. Schlesinger (2003) Impacts of fine root turnover on forest NPP and soil C sequestration potential. *Science*, 302, 1385-1387.
- 30) Koch, G.W. and H.A. Mooney (1996) Response of terrestrial ecosystems to elevated CO₂: A synthesis and summary. In: G.W. Koch and H.A. Mooney, *Carbon Dioxide and Terrestrial Ecosystems*. Academic Press, San Diego, 415-429.
- 31) Saigusa, N., S. Yamamoto, S. Murayama, H. Kondo and N. Nishimura (2002) Gross primary production and net ecosystem production of a cool-temperate deciduous forest estimated by the eddy covariance method. *Agricultural and Forest Meteorology*, 112,

- 203-215.
- 32) Schimel, D.S., J.I. House, K.A. Hibbard, P. Bousquet, P. Ciais, P. Peylin, B.H. Braswell, M.J. Apps, D. Baker, A. Bondeau, J. Canadell, G. Churkina, W. Cramer, A.S. Denning, C.B. Field, P. Friedlingstein, C. Goodale, M. Heimann, R.A. Houghton, J.M. Melillo, B. Moore III, D. Murdiyarso, I. Noble, S.W. Pacala, I.C. Prentice, M.R. Raupach, P.J. Rayner, R.J. Scholes, W.L. Steffen and C. Wirth (2001) Recent patterns and mechanisms of carbon exchange by terrestrial ecosystems. *Nature*, 414, 169-172.
- 33) Barford, C.C., S.C. Wofsy, M.L. Goulden, J.W. Munger, E.H. Pyle, S.P. Urbanski, L. Hutyyra, S.R. Saleska, D. Fitzjarrald and K. Moore (2001) Factors controlling long- and short-term sequestration of atmospheric CO₂ in a mid-latitude forest. *Science*, 294, 1688-1691.
- 34) Curtis, P.S., P.J. Hanson, P. Bolstad, C. Barford, J.C. Randolph, H.P. Schmid and K.B. Wilson (2002) Biometric and eddy-covariance based estimates of annual carbon storage in five eastern North American deciduous forests. *Agricultural and Forest Meteorology*, 113, 3-19.
- 35) 尾西恭亮・六川修一・加藤叔史(2002) 地中レーダー法による土壌分類と地下部炭素固定量推定の試み. 日本リモートセンシング学会誌, 22, 558-569.
- 36) Diels, J., B. Vanlauwe, N. Sanginga, E. Coolen and R. Merckx (2001) Temporal variations in plant $\delta^{13}\text{C}$ values and implications for using ^{13}C technique in long-term soil organic studies. *Soil Biology and Biochemistry*, 33, 1245-1251.

(受付2004年3月25日、受理2004年6月13日)