

# 土壌呼吸の測定と炭素循環

木部 剛<sup>1</sup>・鞠子 茂<sup>2</sup>

(<sup>1</sup>静岡大学 理学部・<sup>2</sup>筑波大学 生物科学系)

## 摘 要

土壌呼吸の測定手法のうちチャンバーを用いた手法(チャンバー法)に着目し、これまで用いられているさまざまな測定手法を分類、整理した。チャンバー法はその測定原理から閉鎖型(closed)と開放型(open)という分類、あるいは静的(static)、動的(dynamic)という分類がなされた。

チャンバー法のうちこれまで多く用いられている手法として、閉鎖型の静的手法であるアルカリ吸収法(AA法)、密閉法(CC法)、動的手法であるダイナミック・クロズド・チャンバー法(DC法)、開放型の動的手法である通気法(OF法)について、各手法の特性や問題点を整理した。それをもとに各手法における問題点解決の方向性、新たな手法の有効性を検討した結果、近年開発されてきたオープン・トップ・チャンバー法(OTC法)、自動開閉チャンバー法(AOCC法)という二つの手法に着目し、それぞれの有効性を検討した。OTC法では当初横風の影響が指摘されていたが、チャンバー形状の改良によりある程度影響が軽減されることがわかった。この改良により、これまで以上に測定対象が拡大し、機動力のある測定手法として有効であることが示唆された。一方、AOCC法は現段階では理想に近い測定手法であると言えるが、導入コストの高さなどが普及への障壁となっている。

炭素循環研究における土壌呼吸測定の意義についても考察した。土壌呼吸は植物根の呼吸と土壌中の従属栄養生物による有機物の分解という二つのプロセスが総合された結果であり、炭素循環研究においては生態系純生産(NEP)を推定する際、このうち従属栄養生物による有機物分解のプロセスの高精度の推定が不可欠であることから、土壌呼吸におけるこのプロセスの寄与率をいかに推定するか、そのための取り組みについて概説した。

**キーワード：**測定手法、炭素循環、チャンバー法、土壌呼吸、二酸化炭素(CO<sub>2</sub>)

## 1. はじめに

近年、大気中の二酸化炭素(CO<sub>2</sub>)濃度が増加の一途を辿っていることは広く知られているところであるが、土壌中に貯留されている有機炭素は、およそ1,500 Pgであり、大気中の貯留量の約2倍であると考えられている<sup>1),2)</sup>。したがって土壌有機炭素(soil organic carbon, SOC)の動態は、直接大気中のCO<sub>2</sub>濃度の増減にも繋がることになる。このような理由で、地球規模の炭素収支を考える際、SOCの貯留量や分布とともに、土壌からのCO<sub>2</sub>の放出プロセスについても大きな関心が寄せられている<sup>3)</sup>。

土壌表面から大気中にCO<sub>2</sub>が放出される現象は土壌呼吸(soil respiration, SR)と呼ばれ、その速度は土壌表面のある面積から単位時間に放出されるCO<sub>2</sub>量(質量またはモル数)として表される。土壌から大気への気体の放出には、土壌中の空隙と大

気とのCO<sub>2</sub>濃度勾配による拡散と、圧力勾配によるマスフローとがあるが、一般に土壌呼吸のプロセスは拡散によるCO<sub>2</sub>の放出が主体であると考えられている<sup>4),5)</sup>。一概に土壌呼吸といっても、それは土壌表面から放出されるCO<sub>2</sub>すべてを指しており、そのCO<sub>2</sub>の起源としては、植物体の地下部(根、根茎等)による呼吸(root respiration, RR)と、土壌中の従属栄養生物(動物、菌類、細菌類等)による有機物の無機化(heterotrophic respiration, HR)という、大きく二通りのプロセスがある<sup>6)</sup>。また上記のような生物学的なCO<sub>2</sub>の動態以外にも物理化学的な作用による動態も考えられるが、土壌呼吸において考慮に入れられることは少ない。

炭素循環プロセスの中でも、植物体によるCO<sub>2</sub>の固定(光合成)プロセスについてはこれまで多くの研究がなされ、特に人工衛星を利用したりモートセンシング技術により、植生の純一次生産(net primary production, NPP)についての広域推定

が可能になってきている<sup>7)</sup>。この手法では植生表面の放射吸収および反射の特性を利用したNDVI (normalized difference vegetation index) などのインデックスが用いられている。また、NPPの推定と同時に植生表面の温度を観測することも可能であることから、植生によるCO<sub>2</sub>固定のプロセスについては、植物の生理特性も考慮に入れた広域推定が可能になってきている。

一方で、土壌呼吸速度は一般に温度の関数として与えられるが<sup>8),9)</sup>、土壌呼吸におけるCO<sub>2</sub>放出源である植物体地下部や従属栄養生物が活動する場合は土壌表面から土壌中であり、その場所の温度をリモートセンシングによりリアルタイムで観測することは困難である。このような理由で、地球規模の炭素循環研究のなかでも特に土壌呼吸は、人工衛星から見えないインデックスとなっている。現実的には、まず植生レベルのプロセス研究を行い、そこからスケールアップしていくという手法に代わるアプローチがないという現状である。最近では地球表面の植生分類をきめ細かく行い、それぞれの植生を対象にしたプロセス研究が個々に進められている。しかしながら、土壌呼吸の測定にはさまざまな手法があり、どの手法も何らかの問題点を抱えているため、広域推定あるいは生態系間での直接比較などには大きな障壁がある。

そこで本稿では、まず土壌呼吸測定に用いられているさまざまな手法を取り上げ、その特性および問題点を整理し、著者らが行った手法の改良への取り組みについて紹介するとともに、炭素循環研究における土壌呼吸測定の重要性について議論したい。

## 2. 土壌呼吸の測定手法

### 2.1 土壌呼吸測定手法の分類

土壌呼吸を測定するための手法はさまざまあるが、大別すると二つに分けられる。一つは微気象学的な手法、もう一つはチャンバーを使用した手法(チャンバー法)である。微気象学的な手法としては、渦相関法(乱流変動法)、空気力学的手法(傾度法)などが代表的である。これらの手法のメリットとしては、広域観測が可能であり、数ヘクタール規模の植生における代表値を推定可能なことが挙げられる。デメリットとしては、地表付近の地形と植生構造に大きく影響を受ける点が挙げられる。一方、一般にチャンバー法と呼ばれる測定手法は、土壌表面に金属あるいは樹脂製のチャンバーを設置し、そのチャンバー内で起こる土

壌表面から大気への拡散によるCO<sub>2</sub>放出速度を検出し、土壌呼吸速度を算出する手法である。この手法のメリットとしては、微細な植生の変化に対応した測定が可能である点が挙げられる。しかしながら、微気象学的手法とは対照的に、空間的不均一性が大きい場合には広域推定が困難であり、スケールアップした場合、常に大きな誤差を含んだ値を扱う可能性がある。また、チャンバーを地表面に被せた瞬間から、自然状態とは異なる環境条件がチャンバー内に生じることも考慮しなければならない。このようにそれぞれのアプローチには得手不得手があるが、ひとつの精査領域において両者の手法を用いた観測を行うなどの方法により、相互に補完し合う試みもなされている。

### 2.2 チャンバー法の概要

チャンバーを用いた測定手法は大きく二つのタイプに分類される。一つは閉鎖型チャンバーによる測定法(closed chamber technique)であり、もう一つは開放型チャンバーによる測定法(open chamber technique)である<sup>4)</sup>(表1、表2)。両者の違いはチャンバー内の空気が外気と通じているかどうかであり、必ずしもチャンバー自体の形状が「閉じている」、「開いている」ということではない。閉鎖型ではチャンバー内の空気をいったん外界から隔離し、その時点からのチャンバー内CO<sub>2</sub>濃度の時間変化を計測するのに対し、開放型では地表面を覆ったチャンバー内に一定流量で外気を導入し、その入口と出口のCO<sub>2</sub>濃度の差異を計測する。

閉鎖型チャンバーによる手法は、さらに二つのタイプに分類される。一つは静的な(static)、もう一つは動的な(dynamic)手法である(表1、表2)。両者の違いは、チャンバー内の空気に強制的な流動を発生させるかどうかにある。静的な手法としては、アルカリ吸収(alkali absorption, AA)法、密閉(closed chamber, CC)法の二つがよく用いられているが、両者ともチャンバー内のCO<sub>2</sub>濃度の時間変化を計測し、その増加速度を導き出す手法である(表1、表2)。AA法には、チャンバー内のトレイに一定量のソーダライム(soda lime)を一定時間置き、その前後でのソーダライムの重量増加を求め、ソーダライムが吸収したCO<sub>2</sub>量を推定する手法(ソーダライム法)や、水酸化ナトリウム(NaOH)、水酸化カリウム(KOH)などのアルカリ性試薬を染み込ませたスポンジをチャンバー内に固定し、一定時間経過後に塩酸(HCl)等の酸性試薬を用いて滴定し、CO<sub>2</sub>の吸収量を算出する手法(スポンジ法)<sup>10)</sup>がある。一方、CC法では、チャンバー内の空気を一定時間ごとに真空バ

イアル瓶等で採取し、その空気中のCO<sub>2</sub>濃度を、赤外線ガス分析計(infrared gas analyzer, IRGA)<sup>11)</sup>やガスクロマトグラフ<sup>12)</sup>を用いて分析し、濃度の時間変化から土壤呼吸速度を求める。したがって、AA法は時間的には2点間の、CC法では多点(通常5点程度)の勾配を計算に用いることになる。AA法は古くから土壤呼吸測定に用いられ、草地や森林生態系について幅広く研究がなされている<sup>13),14)</sup>。CC法はガスサンプリングに薬品や動力を使用しないため、野外での操作が簡便であり、森林、農耕地など、多くの測定で採用されている<sup>15)</sup>。同じく閉鎖型チャンバーを用いた動的な測定法は、ダイナミック・クローズド・チャンバー(dynamic closed-chamber, DC)法と呼ばれ(表1、表2)、IRGAと測定チャンバーとの間を閉鎖系の流路で結び、一定流量の空気を流路内に循環させ、その空気中のCO<sub>2</sub>濃度の時間変化を計測するものである。この手法に用いる機器には、植物体の光合成測定装置のオプションとして市販されているものがいくつかある(CIRAS-1 with SRC-1, PP systems, Hitchin, UK., LI-6200 with LI-6000-09, LI-COR, Inc., Lincoln, Nebraska, U.S.A.)。

一方、開放型チャンバーを用いた代表的な手法は通気(open flow, OF)法と呼ばれている(表1、表2)。この手法では、土壤表面に被せたチャ

ンバー内に一方から外気を送り込み、もう一方から同じ流量でチャンバー内の空気を吸引し(図1(a))、チャンバーに入る前の空気とチャンバー内を通過した空気に含まれるCO<sub>2</sub>の濃度差を計測することにより土壤呼吸速度を求める<sup>4),10),16)</sup>。この測定原理はいわゆる「同化箱法」として光合成測定に広く用いられており、DC法と同様、光合成測定装置にアタッチメントを取り付ける形で測定装置も市販されている。OF法はIRGAなど機器の性能向上により最近では広く普及しているが、これは植物体の光合成測定装置の普及、および性能向上と同調したものである。OF法の導入例はさまざまであり、畑地<sup>16)</sup>や果樹園<sup>17)-19)</sup>などの農耕地、森林<sup>20),21)</sup>などの多くの生態系で土壤呼吸測定に用いられている。またOF法は土壤呼吸のみならず、さまざまな用途で利用されている。たとえば、きわめて群落高の低い北極のツンドラ植生では、透明な素材のチャンバーを用いることにより、OF法により生態系純生産(net ecosystem production, NEP)が直接測定されている<sup>22)</sup>。またOF法は、水田生態系の炭素収支の測定にも利用されている<sup>23)</sup>。この場合は透明なチャンバーを田面水表面に固定し、水面におけるCO<sub>2</sub>フラックス(土壤呼吸だけでなく、水面に生育するウキクサ類や水中の緑藻類の光合成によるCO<sub>2</sub>固定量、および呼吸量も総合したCO<sub>2</sub>放出量)を測定する。さらにOF法は冬期の積雪表面におけるCO<sub>2</sub>フラックスの測定にも用いられている<sup>24),25)</sup>。

2.3 チャンバー法の機能比較と問題点

チャンバー法に関しては、その有効性や問題点についてさまざまな議論がなされている<sup>10),26)</sup>。閉鎖型の静的チャンバー法であるアルカリ吸収

表1 チャンバー法の分類.

	閉鎖型(closed)	開放型(open)
静的 (static)	アルカリ吸収法 密閉法	/
動的 (dynamic)	ダイナミック・クローズド・チャンバー法 自動開閉チャンバー法	

表2 チャンバー法の特性.

表中のシンボル(◎, ○, △, ×)は項目ごとの各種法の特性を相対的に示したものである。◎は好適, ×は不適であることを示す。

手法名	閉鎖型(closed)			開放型(open)		
	静的(static)		ダイナミック・クローズド・チャンバー法	動的(dynamic)		
	アルカリ吸収法	密閉法		自動開閉チャンバー法	通気法	オープン・トップ・チャンバー法
手法略称(*)	AA法	CC法	DC法	AOCC法	OF法	OTC法
連続測定	×	×	△	◎	○	◎
多点測定	◎	◎	×	×	△	○
測定時の電源	不要	不要	交流・直流	交流	交流・直流	交流・直流
装置の可搬性	◎	◎	○	×	○	○
導入コスト	低	高	高	高	高	高
他に指摘されている問題点	チャンバー内CO <sub>2</sub> 濃度低下		チャンバー内の風速の影響	蓋開閉時の物理的トラブル	チャンバー内外気圧差	横風の影響

(\*) AA: alkali absorption, CC: closed chamber, DC: dynamic closed chamber, AOCC: automatic open/close chamber, OF: open flow and OTC: open-top chamber.

(AA)法、密閉(CC)法は、野外での操作の簡便さからこれまで広く用いられてきたが、土壤呼吸速度1点を測定するのに人員1人を拘束するため、長期の連続測定には不向きであると言える(表2)。しかしながらチャンバーを同時に多数設置することが可能なため、これらの静的手法は、土壤呼吸の空間的変異の把握には有効な手法であると言える。AA法は化学的な手法であることから大規模なCO<sub>2</sub>濃度測定装置を必要としないが、CC法では空気内のCO<sub>2</sub>濃度を直接測定するためのIRGAまたはガスクロマトグラフを必要とする。そのためチャンバーによるガスサンプリングまでのコストは低く抑えられるが、CO<sub>2</sub>濃度測定段階では多大な初期導入コストがかかる。この点がCC法の抱える問題点である。一方、動的チャンバー法であるDC法については、機器そのものが高額であるために測定点数をなかなか増やせないという問題点や、測定点を増やしたとしても、その分ポンプや流量計を増やさなければならず、システムが大型化してしまうという問題点がある。またチャンバー内の設定流量によっては、正確な測定が難しいことも指摘されている<sup>27)</sup>。

さまざまな手法の問題点が指摘される中、各チャンバー法により得られた土壤呼吸測定値の互換性を評価する目的で、Bekku *et al.*<sup>10)</sup>は4種類の測定手法を取り上げ、その有効性を検討している。それによると、閉鎖型チャンバー法であるAA法、CC法、DC法と、開放型チャンバー法であるOF法を比較した結果、AA法については他の3種類の手法に比べて、測定値が過大評価される傾向にあることが明らかになった(表2)。この傾向についてはNakadai *et al.*<sup>26)</sup>、Nay *et al.*<sup>28)</sup>、Grogan<sup>29)</sup>も指摘している。この原因としては、アルカリ性試薬によるCO<sub>2</sub>吸収の結果、チャンバー内のCO<sub>2</sub>濃度が常に低い状態になり、それにより土壤中の空隙とのCO<sub>2</sub>濃度勾配が大きくなることが挙げられている。またAA法ではアルカリ性試薬を用いるため、チャンバー内の生物相への影響も少なからず考慮する必要がある。

一方、開放型チャンバー法であるOF法は、外気が常にチャンバー内に送り込まれるため、チャンバー内の環境が改変されにくく、ある程度の期間(数日程度)の連続測定が可能であるという前提のもと、広く用いられている。しかしこの手法についても、チャンバー内外の気圧差の影響という問題点が指摘されている<sup>30)</sup>。OF法ではチャンバー内に一定流量で外気を送り込み、同流量でチャンバー外に吸引しているが、その際、送り込む流量と吸い出す流量に差が生じると、チャン

バー内外に気圧差が生じてしまう。チャンバー内が陽圧になれば、土壤空隙からのCO<sub>2</sub>の放出が抑えられ、反対にチャンバー内が陰圧になると、通常の大気圧では放出されないCO<sub>2</sub>が放出され、過大評価になってしまう。このような問題は、ポンプからチャンバーまでの距離が長い場合、その間を繋ぐチューブを空気が流れる際の物理的な抵抗によっても生じるため、設置時には注意が必要である。

## 2.4 手法の改良に向けて

それぞれのチャンバー法の特性を整理すると(表2)、チャンバー法の目指す方向性がいくつか見いだせる。まず(1)並行して多点の測定が可能であること、次に(2)長期の連続測定が可能であること、さらに(3)測定精度が高いこと。これら三つを同時に満たすことができる手法が、ある意味理想の土壤呼吸測定手法であると言える。その理想に近づくために近年開発されてきた手法がふたつある。ひとつはオープン・トップ・チャンバー(OTC)を用いた手法(OTC法)、もうひとつは自動開閉式のチャンバー(automatic open/closechamber, AOCC)を用いた手法(AOCC法)である。OTC法、AOCC法のどちらも、近年のCO<sub>2</sub>濃度測定機器(IRGAやガスクロマトグラフ)の精度の向上や小型軽量化等により可能となってきた手法である。

OTC法は開放型チャンバー法であるOF法の流れを汲む手法であるが、OF法におけるチャンバー内外気圧差の問題の指摘<sup>30)</sup>を受けて、チャンバー形状の改良とともに通気経路を見直すことによって考案された<sup>31)</sup>。OF法では通常コンテナ、あるいはバッグ内でCO<sub>2</sub>濃度を安定させてから外気をチャンバー内へ送り込むところを、OTC法ではチャンバー周囲の外気が直接OTC内に吸引される(図1)。それによりチャンバーに外気を送り込む経路が不要になるため、機器の小型化が可能になり、その結果、同時に測定可能なチャンバー数も増加した(図2)。しかしながら、OTC法は考案された段階で測定時の横風の影響が懸念されており、著者らが冬期の強風時に四基のチャンバーを設置して土壤呼吸測定を行ったところ、実際にその影響が認められた。OTC周囲に風防を設けたプロット2と4では、風速の影響を受けなかったのに対し、風防を設けないプロット1と3では、強風時に土壤呼吸速度が大きくばらついた(図3)。このように顕在化した問題点<sup>32)</sup>を解決するために、著者らは風洞実験や数値シミュレーションを行い、OTC法への横風の影響を評価した。その結果に基づき、OTCの形状を改良して頂部に風防

を設けることで、風速 2 m以下の範囲であれば横風の影響を受けずに測定することが可能になった(木部, 未発表データ)。図4は実際に風防を取り付けた状態のOTCによる測定風景である。OF法をベースにした測定精度の高さや、比較的安価でチャンバー数を増やすことができる点、可搬性が高いことなどがこの手法の利点であり、風力発電、太陽光発電などにより電源が確保できれば連続測定も可能であることから、これまで連続測定を行うことが困難であった地域なども対象にした、機動力の高い測定手法であると言える(図5)。

一方AOCC法は、DC法の問題点を克服し、長期の測定を可能にした手法である<sup>33),34)</sup>。通常のDC法では、チャンバーを土壌表面に設置し長時間が経過するとチャンバー内外で大きな環境の違いが生じてしまうため、DC法は長期の測定には

向かない。AOCC法では、測定に要する時間(数分程度)はチャンバーの蓋が閉じ、一時的に閉鎖系になるが、測定時以外は蓋が開いているため、チャンバー内への環境変化の影響はごく小さいと考えられる。また、最近ではOF法をベースにした開放型のAOCC法も測定現場に導入され始めている。測定精度、連続測定が(コストを度外視すれば多点測定も)可能である点を考慮すると、このAOCC法が現在使用されている土壌呼吸測定手法のなかでは最良の方法であると言っても過言ではないが、蓋の開閉に伴うメカニカルなトラブルへの対応などのメンテナンスが必要なことや、初期導入およびランニングコストが高いことが障壁となり、現段階ではまだそれほど普及してはいない。しかし、今後の土壌呼吸測定において中心的な手法になっていくことは確かだろう。

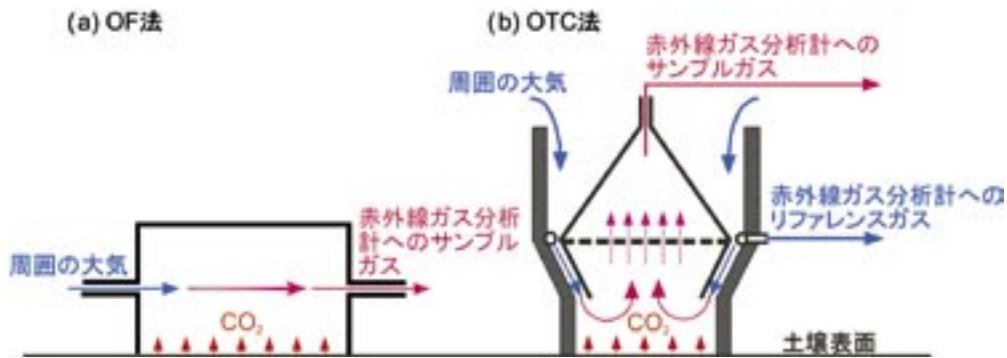


図1 OF法とOTC法におけるチャンバー内の空気の流路比較。(a)はOF法、(b)はOTC法のチャンバーの縦断面。チャンバー内外の空気の流路を矢印で示す。地表面から放出されるCO<sub>2</sub>は拡散によるものである。

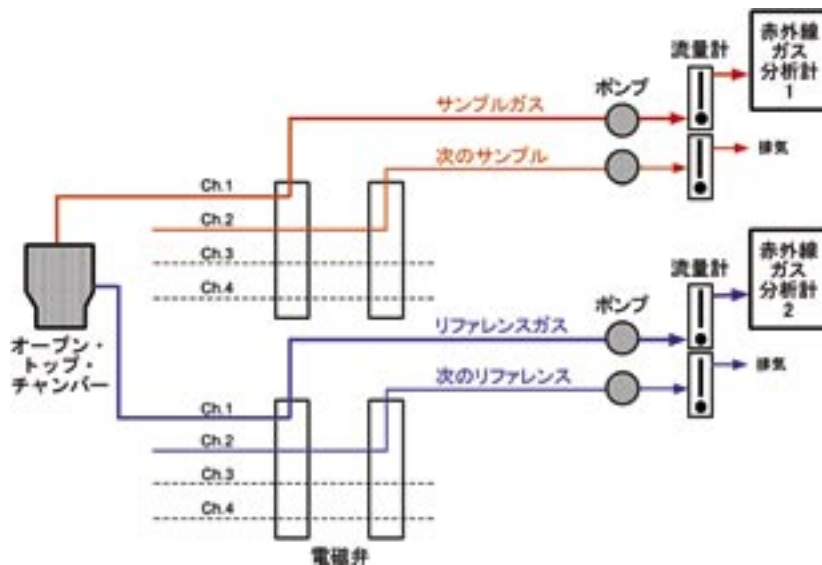


図2 OTC法による4チャンネル測定システムの概要。IRGAは赤外線ガス分析計、FMは流量計を示す。サンプルガスとリファレンスガスの2系統があり、両者のCO<sub>2</sub>濃度の差から土壌呼吸速度を算出する。Ch.1~4は4つのチャンパー(OTC)からIRGAに至るまでの経路の番号を示す。Ch.1の測定が行われている際、Ch.2の流路内にはCh.1と等しい流量で空気が流れている。



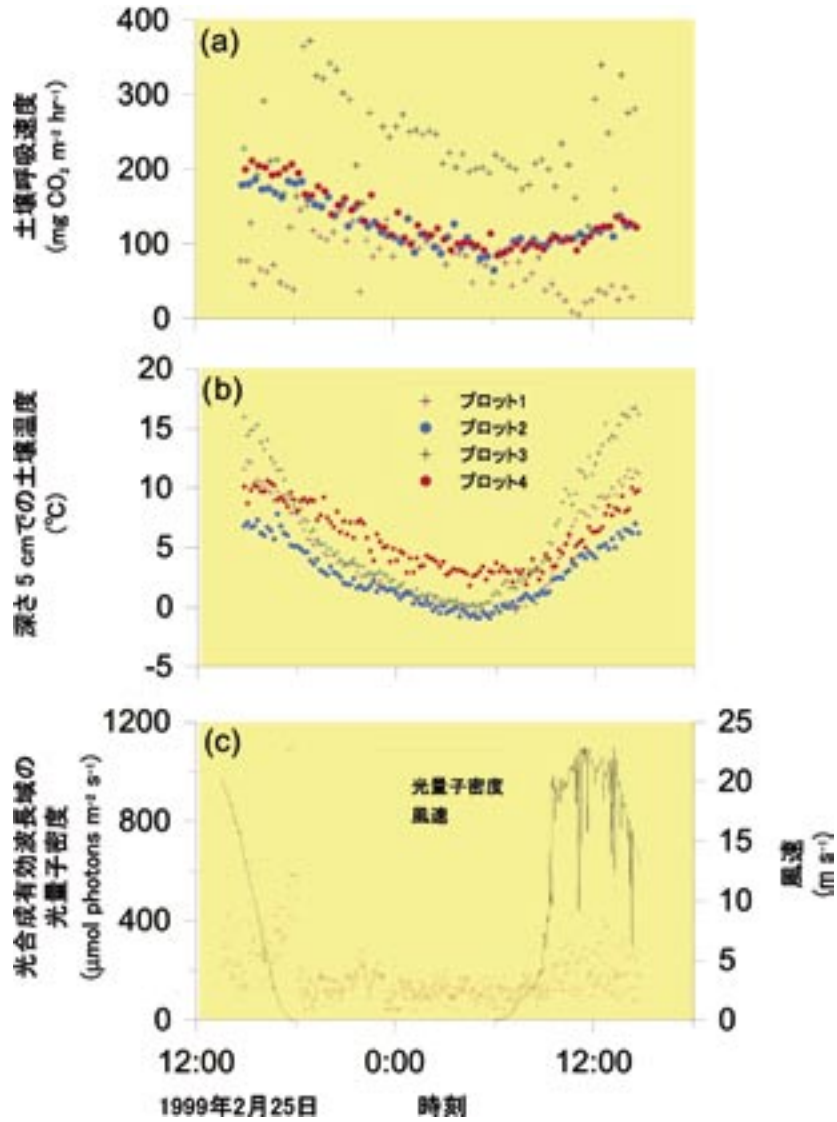


図3 OTC法による土壌呼吸測定結果。  
 (a)は土壌呼吸速度、(b)は土壌温度、(c)は光量子密度(PPFD)と風速をそれぞれ表す。(a)と(b)の各シンボルは対応しており、プロット2と4は周囲に風防を設けたOTCの測定値を、プロット1と3は風防を設けていないOTCの測定値をそれぞれ表す。

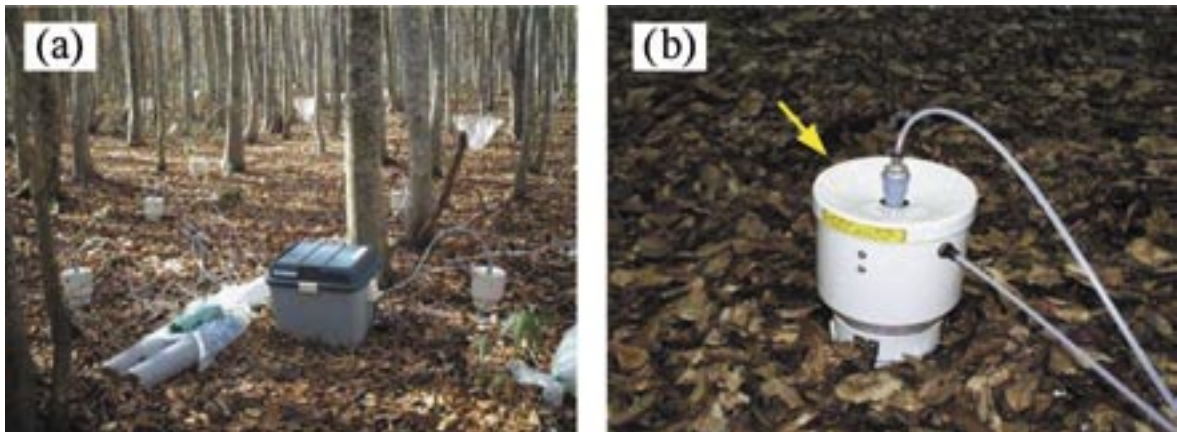


図4 OTC法による土壌呼吸測定風景(安比高原ブナ林, 2002年10月撮影)。  
 (a)は設置された測定システムの遠景、(b)は測定中のOTC周辺の拡大写真。矢印はOTC頂部に取り付けられた蓋状の風防を示す。風防中心部には外気流入のための間隙が確保されている。

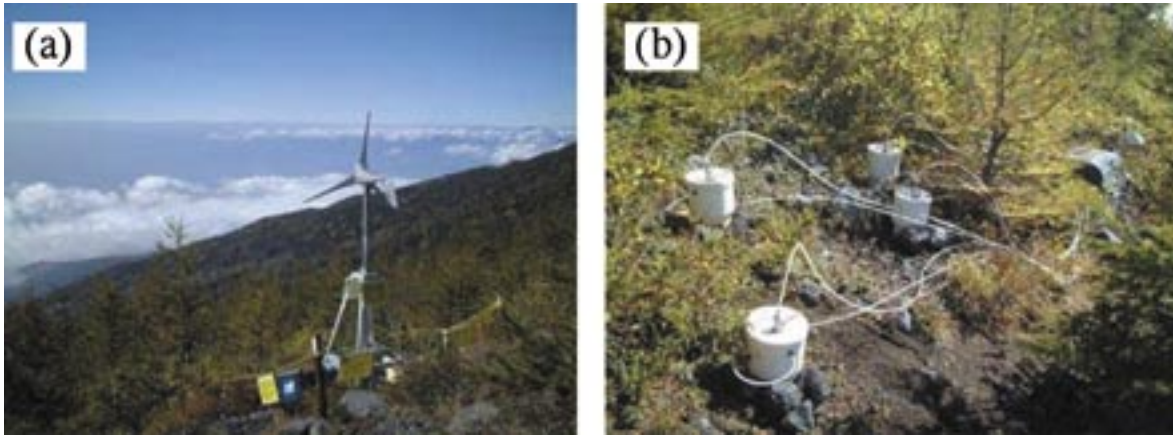


図5 富士山森林限界付近におけるOTC法を用いた土壌呼吸測定風景。  
(a)は測定システムへの電源供給のための風力発電機、(b)はOTC法の測定システム。

### 3. 炭素循環研究における土壌呼吸測定の位置づけ

陸上生態系の炭素循環を考えると、その生態系がどの程度炭素を固定あるいは放出しているかを評価するには、大気-生態系間の炭素収支を高精度で推定する必要がある。そのためには大気から植生へのCO<sub>2</sub>取り込み量としての純一次生産(NPP)の推定だけでは不十分であり、土壌有機炭素由来のCO<sub>2</sub>放出も考慮に入れた生態系純生産(NEP)を明らかにする必要がある<sup>35)</sup>。タワーによるフラックス観測では、まさにこのNEPを観測しているわけであるが、生態系の炭素循環機能を考えるときには、さらに生態系内のCO<sub>2</sub>の動態を追う必要が生じる。NEPはNPPと有機物の無機化(HR)の差として与えられるため、NPPの推定がすでに高精度でなされているような場所では、HRの推定精度がNEP推定の重要な鍵となってくる。

土壌呼吸(SR)は、植物の根の呼吸(RR)と土壌中の従属栄養生物による有機物の無機化(HR)を総合したものと定義されるが(前述)、これらをそれぞれ同時に測定することは技術的に困難である。したがって、土壌呼吸として測定されたCO<sub>2</sub>放出のうち植物根の寄与がどの程度あるかに関しては、さまざまな手法により推定が試みられている。その結果、土壌呼吸における根の呼吸の寄与率はかなりばらつきが大きく、報告により10~90%と実に様々である<sup>36)-38)</sup>。これらは実際にその土壌における根の呼吸の寄与率の違いを表している一方で、測定手法による誤差も大きく含んでいる危険性がある。根の呼吸の土壌呼吸に対する寄与率を推定するにはいくつかの方法があるが、中でももっとも多く用いられている手法は、トレンチ(壕)を用いた手法である<sup>21)</sup>。この手法で

は、まず処理区を設け、その周囲に根の到達深度よりも深く、区を取り囲むように板を土壌中に埋め込む。このとき、区内の植物根はすべて外との接続が断たれることになる。そのまま一定期間放置すると植物根は生理活性を失い、枯死根として土壌有機物に取り込まれる。その後、処理区内外で土壌呼吸を測定し、その差をもって根の呼吸の寄与率を推定するわけである。この手法には処理区内の土壌構造をほとんど破壊しないという利点があるが、根の切断により生じた新たな土壌有機物の分解に関する補正を行う必要がある。このようにして測定した結果、土壌呼吸における根の呼吸の寄与率は、1年の中でも大きく季節変化することが明らかになった<sup>21)</sup>。これはHRの高い温度依存性によるものと考えられている。

一方、トレンチを用いた手法以外では地上部の樹木について環状除皮を行う方法がある<sup>39)</sup>。この手法は光合成産物を地下部に転流させないことにより根の呼吸活性を著しく低下させ、その結果HRの評価を試みようとするものである。この手法を用いた結果から、根の呼吸の寄与率は52~56%と推定された。この場合、菌根については植物体から栄養供給を受けていることから植物根と同様に扱っている。この手法は地下部をまったく攪乱しないという点では優れているが、地上部植生に少なからぬ障害を与えるため、同一箇所での連続した測定は困難であり、伐採を前提とした森林などに対象が限られる。

土壌呼吸における根の呼吸の寄与率の問題と同様に、土壌呼吸の測定は大きな問題を抱えている。それは土壌呼吸速度の空間的(面的)なばらつきである。このばらつきの原因に関して、冷温帯落葉広葉樹林における報告例がある<sup>15)</sup>。この報告では1ヘクタールを10 m×10 mの100区に分け、ほぼ同時に土壌呼吸速度と関連する環境因子を

測定した結果、土壌呼吸の面的な変動について地形による影響が認められた。また土壌含水率が過度に高い状態では地形の影響が遮蔽されて、土壌呼吸速度のばらつきが小さくなることが示唆された。このほかに土壌水分含量と負の相関関係、リター層の厚さと正の相関関係が認められた。

土壌水分含量は土壌温度と並び、土壌呼吸速度に大きく影響する因子であると言われて<sup>40)</sup>。特に乾燥気候下で土壌水分含量の低い地域では顕著である。土壌水分含量が土壌呼吸速度に及ぼす影響については、いくつかの報告があるが<sup>17), 29), 40)</sup>、この影響を考える上では二つの視点がある。一つは土壌の定常的な水分含量、もう一つは降水の影響である。降水の際、一時的に土壌呼吸速度が大きく増すという現象が報告されている<sup>20)</sup>。またこのような一時的な土壌呼吸速度の増大が年間の土壌呼吸量の16~21%に相当し、無視できないことも指摘されている<sup>21)</sup>。

以上をまとめると、ある一点において、ある手法を用いて測定データを蓄積し、その場所の土壌呼吸量(ある期間中の)を推定することに関しては確実に精度が向上してきていると言えるが、広域の炭素循環の解明を目的とした場合、土壌呼吸測定にはまだまだ問題点が山積していると言える。今後は、一方では測定手法の高度化により土壌呼吸(SR)として放出されるCO<sub>2</sub>量の高精度の推定を進めつつ、他方では土壌呼吸の源である植物根呼吸(RR)と従属栄養生物による有機物の分解(HR)をいかに分けるか、あるいは空間的変異をどのように扱うか(データの広域代表性)と言った議論を深めることが必要であり、さらには土壌呼吸測定にチャンバーを用いること自体の限界(たとえば地表面の気流やマス・フローの影響をどう捉えるか)についても検討していく必要があるだろう。

#### 謝辞

本稿は文部科学省科学技術振興調整費総合研究課題「炭素循環に関するグローバルマッピングとその高度化に関する国際共同研究」の一環として行われた研究の一部をもとにまとめたものである。

研究を行うにあたり、独立行政法人森林総合研究所の粟屋善雄博士、岐阜大学流域圏科学研究センターの小泉博教授、玉川大学農学部の関川清広博士、茨城大学理学部の大塚俊之博士、独立行政法人農業環境技術研究所の吉本真由美博士、静岡大学理学部の増沢武弘教授、そのほか多くの方々に助言、ご協力をいただいた。ここに深く感謝の意を表す。

#### 参考文献

- 1) Schlesinger, W.H. and J.A. Andrews (2000) Soil respiration and the global carbon cycle. *Biogeochemistry*, 48, 7-20.
- 2) 伊藤昭彦 (2002) 陸上生態系機能としての土壌有機炭素貯留とグローバル炭素循環. 日本生態学会誌, 52, 189-227.
- 3) Schulze, E.D., R. Valentini and M.J. Sanz (2002) The long way from Kyoto to Marrakesh: Implication of the Kyoto protocol negotiations for global ecology. *Global Change Biology*, 8, 505-518.
- 4) Nakayama, F.S. (1990) Soil respiration. *Remote Sensing Reviews*, 5 (1), 311-321.
- 5) 鶴田治雄 (1994) 二酸化炭素. 土壌圏と大気圏 - 土壌生態系のガス代謝と地球環境(陽捷行編著), 朝倉書店, 39p.
- 6) Raich, J.W. and K.J. Nadelhoffer (1989) Belowground carbon allocation in forest ecosystems: Global trends. *Ecology*, 70 (5), 1346-1354.
- 7) Schlesinger, W.H. (1997) *Biogeochemistry: An analysis of global change (second edition)* Academic Press, 138-146.
- 8) Lloyd, J. and J.A. Taylor (1994) On the temperature dependence of soil respiration. *Functional Ecology*, 8, 315-323.
- 9) Fang, C. and J.B. Moncrieff (2001) The dependence of soil CO<sub>2</sub> efflux on temperature. *Soil Biology and Biochemistry*, 33, 155-165.
- 10) Bekku, Y., H. Koizumi, T. Oikawa and H. Iwaki (1997) Examination of four methods for measuring soil respiration. *Applied Soil Ecology*, 5, 247-254.
- 11) Bekku, Y., H. Koizumi, T. Nakadai and H. Iwaki (1995) Measurement of soil respiration using closed chamber method: An IRGA technique. *Ecological Research*, 10, 369-373.
- 12) Koizumi, H., M. Kontturi, S. Mariko, T. Nakadai, Y. Bekku and T. Mela (1999) Soil respiration in three soil types in agricultural ecosystems in Finland. *Acta Agric. Scand., Sect. B, Soil and Plant Sci.*, 49, 65-74.
- 13) Kirita, H. (1971) Re-examination of the absorption method of measuring soil respiration under field conditions. IV. An improved absorption method using a disc of plastic sponge as absorbent holder. *Japanese Journal of Ecology*, 21, 119-127. (in Japanese with English summary)
- 14) Nakane, K., T. Kohno and T. Horikoshi (1996) Root respiration rate before and just after clear-felling in



- a mature, deciduous, broad-leaved forest. *Ecological Research*, 11, 111-119.
- 15) 賈書 剛・秋山 侃・莫 文紅・稲富素子・小泉 博(2003)冷温帯落葉広葉樹林生態系における土壌呼吸速度の時・空間変動 1. 面的変動の計測と要因解析. 日本生態学会誌, 53, 13-22.
  - 16) Nakadai, T., H. Koizumi, Y. Bekku and T. Totsuka (1996) Carbon dioxide evolution of an upland rice and barley, double cropping field in central Japan. *Ecological Research*, 11, 217-227.
  - 17) Sekikawa, S., H. Koizumi, T. Kibe, M. Yokozawa, T. Nakano and S. Mariko (2002) Diurnal and seasonal changes in soil respiration in a Japanese grapevine orchard and their dependence on temperature and rainfall. *J. JASS*, 18(1), 44-54.
  - 18) Sekikawa, S., T. Kibe, H. Koizumi and S. Mariko (2003) Soil carbon sequestration in grape orchard ecosystem in Japan. *J. JASS*, 19(2), 141-150.
  - 19) Sekikawa, S., T. Kibe, H. Koizumi and S. Mariko (2003) Soil carbon budget in peach orchard ecosystem in Japan. *Environ. Sci.*, 16(2), 97-104.
  - 20) Lee, M., K. Nakane, T. Nakatsubo, W. Mo and H. Koizumi (2002) Effects of rainfall events on soil CO<sub>2</sub> flux in a cool temperate deciduous broad-leaved forest. *Ecological Research*, 17, 401-409.
  - 21) Lee, M., K. Nakane, T. Nakatsubo and H. Koizumi (2003) Seasonal changes in the contribution of root respiration to total soil respiration in a cool-temperate deciduous forest. *Plant and Soil*, 255, 311-318.
  - 22) Muraoka, H., M. Uchida, M. Mishio, T. Nakatsubo, H. Kanda and H. Koizumi (2002) Leaf photosynthetic characteristics and net primary production of polar willow (*Salix polaris*) in a high arctic polar semi-desert, Ny-Ålesund, Svalbard. *Can. J. Bot.*, 80, 1193-1202.
  - 23) Koizumi, H., T. Kibe, S. Mariko, T. Ohtsuka, T. Nakadai, W. Mo, H. Toda, S. Nishimura and K. Kobayashi (2001) Effect of free-air CO<sub>2</sub> enrichment (FACE) on CO<sub>2</sub> exchange at the flood-water surface in a rice paddy field. *New Phytologist*, 150, 231-239.
  - 24) Mariko, S., N. Nishimura, W. Mo, Y. Matsui, T. Kibe and H. Koizumi (2000) Winter CO<sub>2</sub> flux from soil and snow surfaces in a cool temperate deciduous forest, Japan. *Ecological Research*, 15, 363-372.
  - 25) Mariko, S., N. Nishimura, W. Mo, Y. Matsui, M. Yokozawa, S. Sekikawa and H. Koizumi (2000) Measurement of CO<sub>2</sub> fluxes from soil and snow surfaces with open dynamic chamber technique. *Environ. Sci.*, 13(1), 69-74.
  - 26) Nakadai, T., H. Koizumi, Y. Usami, M. Satoh and T. Oikawa (1993) Examination of the method for measuring soil respiration in cultivated land: Effect of carbon dioxide concentration on soil respiration. *Ecological Research*, 8, 65-71.
  - 27) Le Dantec, V., D. Epron and E. Dufrene (1999) Soil CO<sub>2</sub> efflux in a beech forest: comparison of two closed dynamic systems. *Plant and Soil*, 214, 125-132.
  - 28) Nay, S.M., K.G. Mattson and B.T. Bormann (1994) Biases of chamber methods for measuring soil CO<sub>2</sub> efflux demonstrated with a laboratory apparatus. *Ecology*, 75(8), 2460-2463.
  - 29) Grogan, P. (1998) CO<sub>2</sub> flux measurement using soda lime: Correction for water formed during CO<sub>2</sub> adsorption. *Ecology*, 79(4), 1467-1468.
  - 30) Fang, C. and J.B. Moncrieff (1996) An improved dynamic chamber technique for measuring CO<sub>2</sub> efflux from the surface of soil. *Functional Ecology*, 10, 297-305.
  - 31) Fang, C. and J.B. Moncrieff (1998) An open-top chamber for measuring soil respiration and the influence of pressure difference on CO<sub>2</sub> efflux measurement. *Functional Ecology*, 12, 319-325.
  - 32) Mariko, S., T. Kibe, S. Sekikawa, M. Hirota, N. Kinoshita, K. Mochizuki and T. Oikawa (2003) In situ measurement of soil respiration using the open-top chamber technique. *J. JASS*, 19(2), 160-165.
  - 33) 鞠子 茂(2001)地上観測からみた土壌と温室効果ガス. 平成12年度気象環境研究会「陸域生態系における温室効果ガスのモニタリングとモデル」, 59-66.
  - 34) 溝口康子・大谷義一・渡辺 力・安田幸生・岡野通明(2003)自動開閉型チャンバを用いた林床面からのCO<sub>2</sub>放出速度の長期連続測定. 日本生態学会誌, 53, 1-12.
  - 35) 小島 覚(1996)地球規模の炭素循環に関わる陸域植生の役割. 環境科学会誌, 9(4), 539-545.
  - 36) Hanson, P.J., N.T. Edwards, C.T. Garten and J.A. Andrews (2000) Separating root and soil microbial contribution to soil respiration: a review of methods and observations. *Biogeochemistry*, 48(1), 115-146.
  - 37) Epron, D., L. Farque, E. Lucot and P.M. Badot (1999) Soil CO<sub>2</sub> efflux in a beech forest: the contribution of root respiration. *Ann. For. Sci.*, 56, 289-295.
  - 38) Thierron, V. and H. Laudelout (1996) Contribution of root respiration to total CO<sub>2</sub> efflux from the soil of a

- deciduous forest. *Can. J. For. Res.*, 26, 1142-1148.
- 39) Högberg, P., A. Nordgren., N. Buchmann, A.F.S. Taylor, A. Ekblad, M.N. Högberg, G. Nyberg, M. Ottosson-Lofvenius and D.J. Read (2001) Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration. *Nature*, 411, 789-792.
- 40) Epron, D., L. Farque, E. Lucot and P.M. Badot (1999) Soil CO<sub>2</sub> efflux in a beech forest: dependence on soil temperature and soil water content. *Ann. For. Sci.*, 56, 221-226.

(受付2004年 3月25日、受理2004年 6月 4日)