

B-053 ロシア北方林における炭素蓄積量と炭素固定速度推定に関する研究

(1) 凍土地帯の森林生態系における炭素蓄積量と炭素固定速度

京都大学 大学院農学研究科 森林科学専攻

大澤晃

<研究協力者> 龍谷大学理工学部 環境ソリューション工学科
 ロシア科学アカデミー・スカチェフ森林研究所
 ロシア科学アカデミー・スカチェフ森林研究所

宮浦富保

Anatoly P. ABAIMOV

Olga A. ZYRYANOVA

平成17～19年度合計予算額 6, 599千円
 (うち、平成19年度予算額 1, 670千円)
 ※上記の予算額には、間接経費 1, 522千円を含む

[要旨] ロシアの永久凍土地帯を対象に、既存の森林調査データと本研究独自に収集したデータを用いて、広域の凍土地帯森林生態系における炭素蓄積量と炭素固定速度を、高い精度で推定することを試みた。2種のカラマツとも、自己間引きの法則に従った成長を示した。しかし、地位の悪い連続凍土地帯では、地上部現存量が一定となり、自己間引きの法則から外れる林分が多く見られた。凍土地帯の森林生態系における炭素蓄積と炭素固定速度に関連する現象として、樹木の樹冠先端部が徐々に枯れていく現象が観察されている。これはDieback(枯れ下がり)と呼ばれる現象であり、永久凍土の存在と密接に関連していると考えられてきた。Diebackが起こっている個体と、Diebackが起こっていない個体の成長経過を比較したところ、Diebackが起こっている個体の方が初期の成長がよいことがわかった。森林火災がカラマツを更新させる要因となっているが、森林火災が発生すると永久凍土面が下がることが知られている。低下した永久凍土面は森林の成長に伴い徐々に上昇する。成長のよい個体では根も深く、広く伸長させていると考えられるが、このために逆に永久凍土の上昇の影響を受けやすいと考えられる。実証的なデータの蓄積を行う必要があるが、凍土地域の森林の更新過程を明らかにする上で重要な知見である。また、生態系の炭素蓄積量、純一次生産量(NPP)、純生態系生産量(NEP)の値の範囲を把握し、シベリア連続永久凍土地帯の森林の炭素蓄積量と固定量を推定した。

[キーワード] *Larix gmelinii*、シベリア、永久凍土、森林生態系、現存量

1. はじめに

シベリアにはタイガと呼ばれる針葉樹の大森林が広がっている(大沢2003)¹⁾。本サブテーマの対象地域は、経度方向では中央シベリア西部のエニセイ川(東経約90°)から、ロシア極東地方の沿海州を除いた地域(東経約170°)におよび、ほぼ連続して永久凍土が分布している地域である。春になると凍土の表面融解が進行するが、夏に全て融解しきらないうちに次の冬がやってきて凍結が再開する。そのため、大地のどこかの部分は常に凍結状態となる。これが永久凍土である。また緯度方向では、およそ北緯50°から北極海沿岸に近いタイミル半島の北緯約75°までが含まれる。この、永久凍土上の森林に分布する樹種は、圧倒的に*Larix*属のカラマツである。トウヒ、シラカ

ンバ、アカマツも生えているが、量的には無視しても差し支えないほど少数である。Abaimovら(1998)²⁾によれば、ロシアのエニセイ川以东には主に2つの樹種のカラマツが分布している。グメリン・カラマツ(*Larix gmelinii*)はおよそ東経110°-120°以西に分布し、これ以东にはカヤンデリ・カラマツ(*Larix cajanderi*)が生えている。

大森林タイガが成立しているのには、その下にある永久凍土が深く関わっている^{2)、3)}。シベリア地域の年間降水量は200~300mmと少なく、降水量だけで判断すると、中緯度地域では砂漠とステップの境界である。このわずかな降水の下方浸透を永久凍土層が遮る。このため水分は地表層近くにためられ、樹木はこれを有効に利用している。しかし、木の高さのわりに、根を張る深さが浅いため、強風で容易に木が倒れる。エニセイ河の西側の暗いタイガを構成する卓越樹種は、常緑針葉樹のトウヒ属であるシベリアトウヒ(*Picea obovata*)とシベリアモミ(*Abies sibirica*)である。エニセイ川より東側の明るいタイガは、主に落葉針葉樹のグメリン・カラマツ(*Larix gmelinii*)から成り立つ^{1)、4)}。

このグメリン・カラマツは特異な生態をしている。温帯地域に生きるカラマツは枝が下から上へ枯れ上がっていくのが普通である。永久凍土地域に生育するカラマツの場合は先端から枯れ下がるという現象が見られる。これをDiebackと呼ぶ。Diebackが起こることによって、個体の葉量が減少することになり、生産力への影響が大きいと思われる。また、通常の方法では葉量の非破壊的推定の精度が落ちることになり、現存量、生産量を把握する上で大きな障害となっている。したがって、Dieback現象は森林生態系における炭素蓄積と炭素固定速度に密接に関連していることがわかる。

北方林には、陸上生態系に蓄積される炭素の約4分の1の炭素が蓄積されている。さらに、北方林の多くはロシアに分布しており、この生態系の炭素収支は地球規模の炭素循環に影響を与えると考えられる。しかしながら、生態系レベルでの炭素収支の推定は難しく、北方林が二酸化炭素の吸収あるいは発生に対してどれほど寄与しているのかといった定量的な議論が出来ていないのが現状である。

2. 研究目的

本サブテーマの目的は、ロシアの永久凍土地帯を対象に、既存の森林調査データと本研究独自に収集したデータを用いて、広域の凍土地帯森林生態系における炭素蓄積量と炭素固定速度を、高い精度で推定することにある。本研究の他のサブテーマと同様、これまで推定値がほとんどなかったか、系統的に報告されてこなかった、地下部の炭素蓄積量を高精度で推定し、または既往データでロシア国外には知られていなかったものを掘り起こし、整理することによって、これらの情報を系統的、また総括的に理解することも、本研究の重要な目的である。

本研究では森林の炭素蓄積と炭素固定速度に影響を及ぼしていると考えられるDiebackを起こしているカラマツ個体の葉量を精度よく推定する方法を検討した。また、年輪を解析することにより、個体の成長過程を吟味し、Diebackの発生時期とメカニズムを検討した。葉は光合成を行い樹木が生きるために欠かせないエネルギーを作り出す。よって葉量が分かればその樹木の光合成量や有機物生産量を推定できる。一般に葉量は生枝下高直径(D_B 、樹冠直下での幹の直径)と相関があることが知られている。しかしDieback個体についてはあてはまらない。そこで、様々な変数を用いることでDieback個体の効率的な葉量推定法を検討する。

年輪は樹幹の細胞が肥大する際、夏季と冬季では肥大の程度が違うことで形成される。夏季より気温光量ともに小さい秋季は樹木の成長が悪く、細胞が詰まり1年に1本の年輪が作られる。そのため年輪はその樹木の過去の成長の歴史を記録している。年輪の幅を測ることでその樹木の成長の歴史を紐解きDieback過程を解析する。

中央シベリア高原のほぼ中央に位置するトゥラでは、ロシアと日本の共同プロジェクトによりフラックス観測や、生態学的な調査が行われ、多くの研究成果が報告されてきた。最近の報告により、林床の植生や木本層の地下部の純生産量が生態系レベルでの炭素収支に大きく影響を与える要素であることが予測されている。また、同緯度のシベリアで行われた研究によると、林床の植生の純生産量は木本の純生産量を上回るとされている。しかし、シベリアで林床の植生の純生産量を信頼できる方法で測った研究はきわめて限られている。そこで、北方林の炭素収支の詳細を知るために、中央シベリアのカラマツ天然林における林床植物の生態系炭素動態への寄与を推定し、生態系の炭素蓄積量、純一次生産量（NPP）、純生態系生産量（NEP）の値の範囲を把握すること、また、シベリア連続永久凍土地帯の森林の炭素蓄積量と固定量を推定することも目的とした。

3. 研究方法

(1) 現存量パターン

当年度は、ロシア領域内の森林現存量と成長量をまとめたUsoltsev(2001)⁵⁾のデータベースをもとに、その中に収録されているデータを吟味・解析した。また、ロシアの森林現存量に関する最新の情報を得るため、スベルドロフスク州エカテリンブルグ市のロシア科学アカデミー・ウラル植物園と国立ウラル森林工科大学においてV.A. Usoltsev博士に面会し、情報交換およびデータに関する議論を行った。さらに、中央シベリアのトゥラ地域において集中的に野外調査を行い、凍土地帯に分布するカラマツ林の地上部および地下部現存量を測定した。

中央および東シベリアに生育するカラマツ2種の落葉針葉樹林を対象に、上記の既存データベースおよび今回収集した森林現存量データを統合し、解析用のデータセットをそれぞれの樹種に対して作成した。林分数は、グメリン・カラマツが合計329林分、カヤンデリ・カラマツが合計77林分だった。これらのうち、地下部現存量と地上部現存量のデータがともにそろっている林分は、グメリン・カラマツが24林分、カヤンデリ・カラマツが18林分だった。永久凍土上のカラマツは、すべて極めて厳しい環境下に生育しており、また、経度方向で変化する降水量の変化（シベリア東部が西部より降水量が少ない）に対応して2種のカラマツがすみ分けていると考えられるので、これ以上の地域区分は行わなかった。緯度方向および局所的な土地条件の違いにしたがって、凍土深または凍土の有無が異なっているが、これはそれぞれの林分の地位(Site index)にあらわれている。Usoltsev(2001)⁵⁾のデータセットにはそれぞれの林分の地位が示されており、また、今回野外調査を行ったトゥラ周辺は、連続分布する永久凍土のため、地位がすべて悪く、Vaまたはそれ以下の地位であることが明らかなので、これらの地位の情報を組み入れて、データを解析した。

(2) 葉量と成長過程

試料を採集したのは東経100°11'北緯64°17'ロシア連邦シベリア連邦管区クラスノヤルスク地方のトゥラから北へ数キロ行ったカラマツ天然林である。そこからDiebackを起こしている個体5本、

起こしていない個体1本の計6本を試料木として選んだ。試料木のサイズとして次の諸量を測定した。

H [m] : 樹高

H_B [m] : 生枝下高 (地際から樹冠最下部の枝までの高さ。)

H_A [m] : 樹冠高 (地際から樹冠最上部の枝までの高さ。Diebackが起こっていない場合は定義されないが、便宜上H_A=Hとする。)

D_B [cm] : 生枝下高直径 (樹冠最下部の枝の直下での幹の直径。)

D_A [cm] : 上部直径 (樹冠最上部の枝の直上での幹の直径。Diebackが起こっていない場合は定義されないが、便宜上D_A=0とする。)

DBH [cm] : 胸高直径 (地際から1.3mの高さでの幹の直径)

試料木のサイズを表1に示す。

表1 試料木のサイズ

No.	1	2	3	4	5	6
H [m]	6.33	5.9	5.27	5.8	5.11	4.61
H _B [m]	2.75	3.86	1.8	3.88	1.9	2.08
D _B [cm]	4.22	3.18	4.21	3.1	5.01	3.05
H _A [m]	4.55	4.98	—	4.62	2.73	2.84
D _A [cm]	2.52	1.6	—	2.2	3.1	2.5
DBH [cm]	5.28	4.78	4.7	4.89	4.19	3.4
測定日	Sep. 3	Sep. 3	Sep. 4	Sep. 4	Sep. 5	Sep. 5

No.3はDiebackを起こしていない個体であるためH_A、D_Aの値がない。

1) 葉量

6本の試料木を伐倒し、生きている枝を剪定鋏で切り取り持ち帰った。枝から葉を全てむしり取り、個体ごとにその生重量を測った。そのうちの一部をサンプルとし、生重量を測った。その後このサンプルを85℃で24時間以上乾燥させ、乾燥重量を量った。サンプルの乾燥後と乾燥前の重量比を個体の葉の生重量にかけることにより個体の葉の乾燥重量を求めた。葉量 (乾燥重量) と相関があると思われる変数H, H_A, H_B, D_B, D_Aを用いて精度の高い葉量の推定式を探索した。

2) 年輪

伐倒した6本の個体の幹から、年輪解析用の円板試料を採取した。それぞれの幹の地際から0m, 0.3m, 1.3m, 2.3m, 3.3m, 4.3m, 5.3m, ...の高さで、厚さ約2cmの円板を採取した。また、H_Bの高さの円板も採取した。それぞれの円板試料には、伐倒前に北側に向いていた位置をマークした。円板試料の切断面を紙ヤスリで磨き年輪を見やすくした。実体顕微鏡にデジタルカメラをセットし円板にシートゲージを載せて撮影した。シートゲージは0.05mm間隔に目盛が印刷された透明のシートであり、年輪幅を読み取る際の長さの基準とした。撮影した画像をコンピューターに取り込み、画像解析ソフト (Scion Image) を用いて、年輪の中心から外側へ東西南北4方向の年輪幅を計測した。

年輪データから幹材積および樹高を計算するために、石塚森吉氏が作成し、宮浦富保氏が改変した、表計算ソフト（Microsoft Excel）のマクロプログラム（stem4r.xls）を使用した。

（3）林床植物と生態系の炭素循環

中央シベリアのエベンキ州トゥラ近郊にある、カラマツ同齢一斉林で採取された林床植生のサンプルを用いて以下の測定と分析を行った。全ての植生を種ごとに分け、乾燥質量を測定し、現存量を推定した。蘚苔類・地衣類については全てのシュートの長さを測定し、代表的な種についてアロメトリー式（シュート長さとのシュート乾燥質量の関係式）を決定し、一年当たり成長する長さを仮定することで、当年成長量を推定した。さらに、リター量は無視できるとして純生産量を決定した。灌木については当年成長部分とリターの乾燥質量をそれぞれ測定し、純生産量を決定した。

4. 結果・考察

（1）現存量パターン

1）林齢と現存量関係

図1にグメリン・カラマツにおける地上部現存量と林齢との関係を示した。林分は地位によってグループ分けした上で関係を吟味した。地位がV、Vaおよびそれ以下（Vb, Vc, Vdなど）の林分は連続した凍土上に成立していると考えてよい。凍土上のグメリン・カラマツでは（地位がV以下）、地上部現存量の最大値がおおよそ80-100 Mg/haである。例外的なものを除いて、これ以上の地上部現存量を持った森林はない。ヨーロッパ・ロシアのアカマツ林の約300 Mg/haの現存量に比べると非常に値が小さい。同じグメリン・カラマツ林でも、凍土の影響のない地域に成立していると考えられる、地位がIからIVの成長の良い林分では、地上部現存量は最大で370 Mg/haを示している。このカラマツでも、条件の良い場所に生えている場合は、ヨーロッパ・アカマツあるいはそれ以上の地上部現存量を示す。地下部現存量は、ほとんどの林分で、林齢100年以降約20 Mg/haあるいはそれ以下の、小さく安定した値を示している（図2）。図3にカヤンデリ・カラマツにおける地上部現存量と林齢との関係を示した。凍土上に広がる地位V以下の林分では、林齢約150～200年の時に地上部現存量が最大になる傾向が見られるが、その値は約120 Mg/haで、グメリン・カラマツの場合より幾分大きな値を示す。地下部現存量はばらつきが大きい。概ねほとんどの林分が40 Mg/haの地下部現存量になっている（図4）。この値は、グメリン・カラマツの地下部現存量の約2倍である。

2）自己間引きの法則

2種のカラマツとも、自己間引きの法則に従った成長を示した（図5と図6）。しかし、地位の悪い連続凍土地帯では、地上部現存量が一定となり、自己間引きの法則から外れる林分が多く見られる。

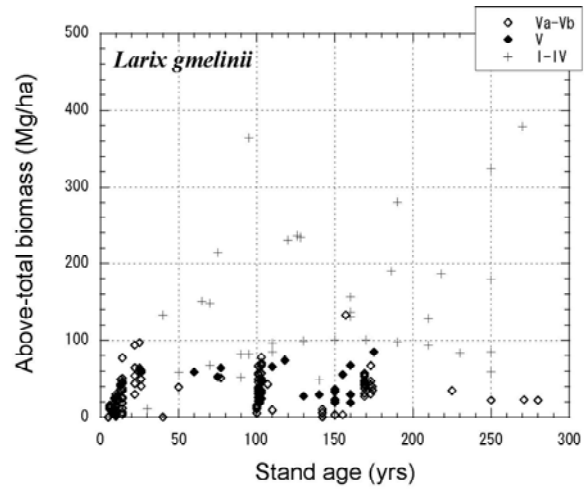


図1. グメリン・カラマツの林齢と地上部現存量の関係

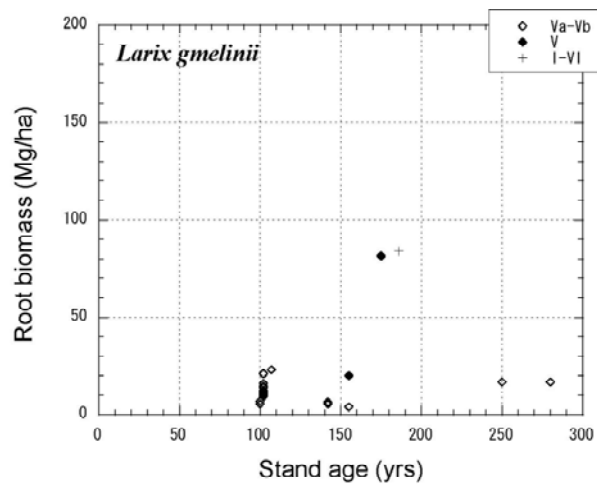


図2. グメリン・カラマツの林齢と根の現存量の関係

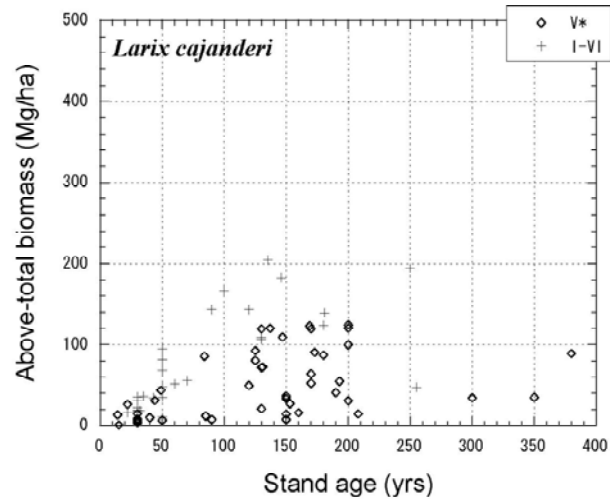


図 3. カタンデリ・カラマツの林齢と地上部現存量の関係

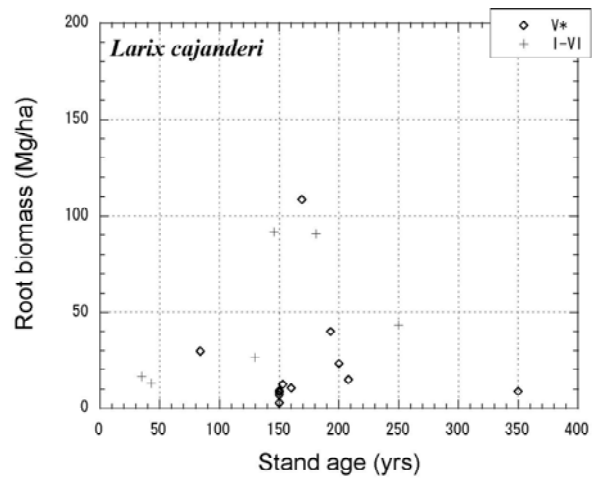


図 4. カヤンデリ・カラマツの林齢と根の現存量の関係

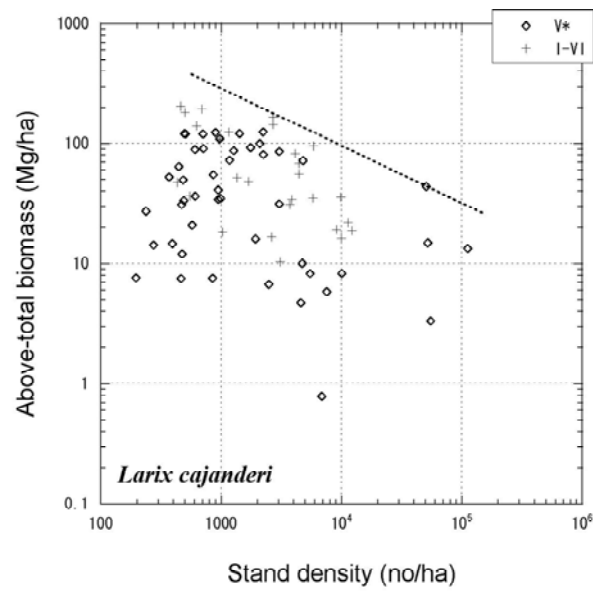


図5. カヤンデリ・カラマツの林分密度と地上部現存量の関係

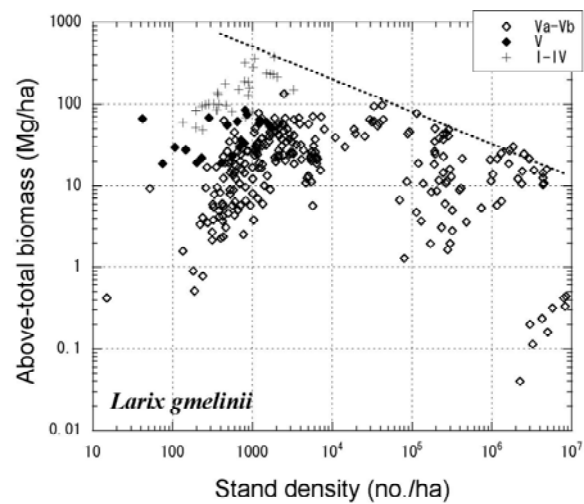


図6. グメリン・カラマツの林分密度と地上部現存量との関係

3) 地上部・地下部現存量比

地上部と地下部の現存量比 (T/R) の値は、グメリン・カラマツでおよそ 1～2、カヤンデリ・カラマツで概ね 1～3 になっている (図7、図8)。林齢が増すにしたがって T/R 比の値が 1 に近づいていく傾向が見られ、特にグメリン・カラマツで顕著に見られる。同じロシア国内でも、凍土の影響がほとんどない地域に生えているヨーロッパ・アカマツやトウヒの T/R 比が 3～5 と大きな値を示すのと対照的である。この違いは、広域の現存量を推定する際に考慮しなければならない特徴である。

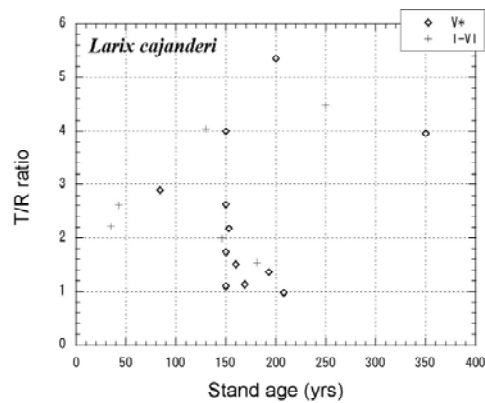


図7. カヤンデリ・カラマツの林齢と T/R 比の関係

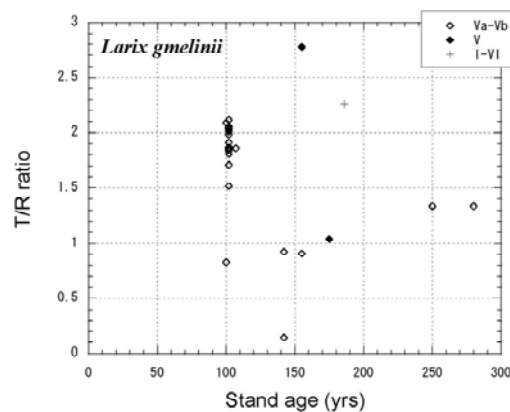


図8. グメリン・カラマツの林齢と T/R 比の関係

(2) 葉量と成長過程

1) 葉量

表2に葉の生重、サンプル生重、サンプル乾燥重量、乾燥重量率、葉の乾燥重量 (w_L) を示す。

表2 試料木について測定された葉量 (w_L) のまとめ

No.	1	2	3	4	5	6
Fresh weight of leaves [g]	315.0	183.0	610.0	64.0	83.9	25.9
Sample(fresh weight) [g]	9.2	5.5	7.6	5.9	6.5	4.7
Sample(dry weight) [g]	4.00	2.55	3.20	2.58	2.84	1.99
Dry weight ratio	0.43	0.46	0.42	0.44	0.44	0.42
Dry weight of leaves [g]	137.0	84.8	256.8	28.0	36.7	11.0

ここで得られた葉の乾燥重量 (w_L) と相関のある変数を探した。一般に葉量と相関があるとされる D_B との近似線は、 $r^2=0.219$ と極めて低い値となった。 r^2 とは決定係数と呼ばれ、従属変数の変動のうち何%が独立変数の変動で説明されるのかを示している。たとえば $r^2=0.6$ だとすると従属変数の変動の60%が独立変数の変動で説明できるということである。

表3に、試みた変数ごとの近似曲線式と決定係数を示す。

表3 葉量 (w_L) の推定に用いた変数と近似曲線式およびその決定係数

	変数 (x)	近似曲線式	決定係数 (r^2)
①	D_B	$w_L=1.91 x^{2.58}$	0.218
②	H_A-H_B	$w_L=40.6 x^{1.70}$	0.820
③	D_B-D_A	$w_L=31.5 x^{1.49}$	0.811
④	$D_B(H_A-H_B)$	$w_L=6.51 x^{1.43}$	0.812
⑤	$D_B^2-D_A^2$	$w_L=3.41 x^{1.32}$	0.631
⑥	$(D_B-D_A)(H_A-H_B)$	$w_L=34.0 x^{0.869}$	0.891
⑦	DBH	$w_L=0.0155 x^{5.46}$	0.548
⑧	DBH(H_A-H_B)	$w_L=3.87 x^{1.58}$	0.920
⑨	$(DBH-D_A)(H_A-H_B)$	$w_L=23.1 x^{0.921}$	0.880

これらの結果から⑧の変数DBH(H_A-H_B)が決定係数0.920であり、葉量 (w_L) との相関が最も高いことがわかった。

さらに変数DBHと変数 H_A-H_B を分け、統計解析ソフトR (バージョン2.4.1) による非線形回帰の分析を行った。これによって求められた式 $w_L=3.14DBH^{1.85}(H_A-H_B)^{1.24}$ から推定された w_L * 値と実際の w_L 値をプロットしたのが図9である。

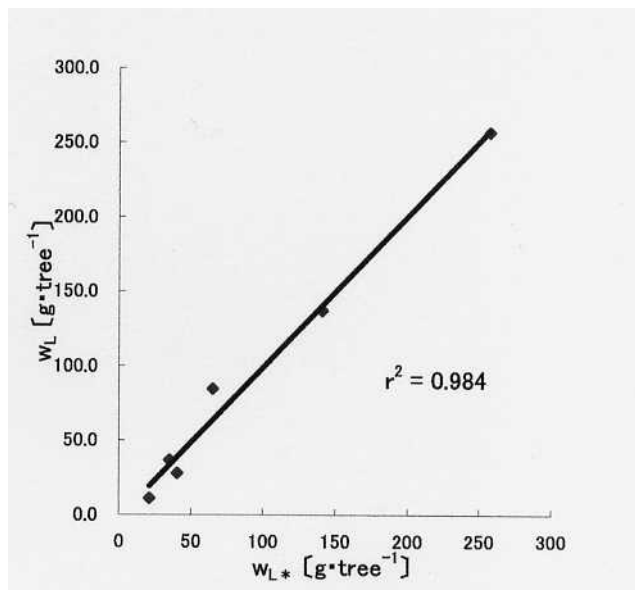


図9. 葉量(w_L)と推定葉量(w_{L*})の関係($w_{L*} = 3.14DBH^{1.85}(H_A - H_B)^{1.24}$)

図中の直線は($w_L = w_{L*}$)を表す。

この結果から式 $w_L = 3.14DBH^{1.85}(H_A - H_B)^{1.24}$ が $r^2 = 0.984$ とDieback個体の葉量 (w_L) を推定する最も精度の高い式であることがわかった。この式の利点はDBH以外のサイズとして、 H_A , H_B という高さの値だけを測定することで葉量 (w_L) を算出できるところにある。

2) 年輪

Tree No.3 (Diebackを起こしていない個体): No.3の年輪幅を読み取ったところ樹齢は106年であった。この年輪幅データについて、エクセルマクロプログラム (stem4r.xls) による樹幹解析を行い、樹高 (H)、幹材積 (V_s) の変化を求めた。樹高がロジスティック的に増加していることがわかる。さらに、樹齢0~約42年まで成長の仕方が何度か変化している。この間、成長が著しく悪い年が何度か見て取れ、この個体の成育環境が悪化したことを示していると考えられる。幹材積の成長を見ても樹齢約40年の頃から特徴的に成長の仕方が変化している。樹齢約42~48年の時の成長の悪化は特に顕著であり幹材積成長速度の低下は樹齢48年まで続いている。この個体は樹齢42年の時に生育環境が悪化し樹齢48年まで苦しい期間を生き抜き、その後、生育環境が改善されたと考えられる。

Tree No.6 (Diebackを起こしている個体): Diebackを起こしている個体では、成長後期に形成された年輪の幅が狭く、春材と秋材の区別が不明瞭なため、年輪幅を正確に測定することができなかった。それぞれの年輪の形成された年を知るためには、円板試料の外側から年輪数を数える必要があるが、Diebackを起こしている個体については、これが不可能である。

No.6の年輪幅データをグラフにしたところ、隣り合う円板で年輪幅のパターンの類似する部分を見つけることができた。これらの年輪幅の類似する部分が、隣り合う円板で同時に形成された

と仮定してクロスデーティングを行い、それぞれの円板の年輪の形成年を推定した。なお、地上高0mの円板の最初の年輪（一番内側の年輪）が形成されたのは、No.3と同じで、1900年であると仮定した。

4方向すべてで形成年を決定できた年輪データのみを、以後の解析に使用することとした。この基準によると、No.6については、0～64年までの年輪の形成年を決定することができた。No.3の年齢が106年であるので、最近42年分の年輪については正確なデータを得ることができなかった。形成年を推定した年輪データを用い、stem4r.xlsにより、No.6の幹材積（Vs）と樹高（H）の計算を行った。このデータから取り出した、樹幹解析のための信頼度の高いデータとは、年輪の縦方向への繋がりが確認でき、年輪数も全ての方向で一致するデータである。よって年輪が明確に見えにくく信頼度に劣るDieback部分のデータはあまり含まれていない。樹高の成長の仕方が樹齢50歳まで不安定に変化していることがわかった。幹材積の成長の仕方は樹齢47歳まで激しく変化している。樹高、幹材積ともにその後成長速度は低いままで推移している。

No.3(Die backを起こしていない個体)とNo.6（Diebackを起こしている個体）の比較: No.3とNo.6の樹幹解析の結果を比較検討した。図10は樹高成長の比較、図11は幹材積成長の比較である。図中の直線は原点を通る傾き1の直線である。

凍土地帯のカラマツは森林火災によって更新することがわかっている。ほぼ同時に発芽し、成長をはじめると、一定地域の各個体に樹齢差は殆どないと考えられる。よって、No.3とNo.6の樹齢は同じであると仮定した。図10、図11を見ると、Dieback個体であるNo.6のほうが初期の成長がいいことがわかる。この初期の良好な成長によって発達した根に、森林発達に伴う地下凍土の上昇の影響を受けたのではないかと考えられる。

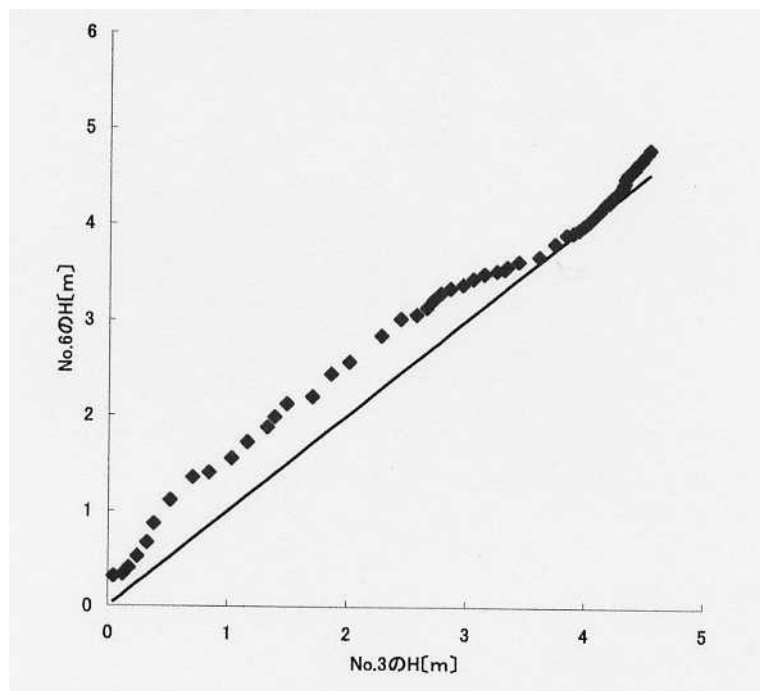


図 1 0 . No.3とNo.6の樹高（H）の成長の比較

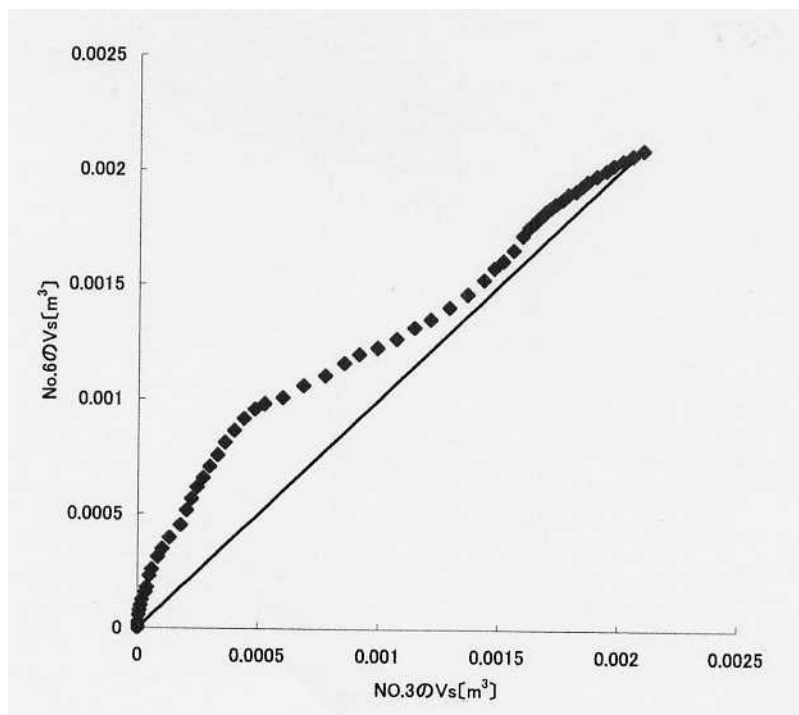


図 1 1 . No.3とNo.6の幹材積 (Vs) の成長の比較

この結果からDiebackのメカニズムを考察する。まず山火事によって、カラマツ、地衣類が燃え尽き、地表に太陽光が届くことで、地表が温められ、永久凍土が下降する。やがてカラマツ林が一斉に更新し、地衣類も成長してくる。この時、成長のよい個体は根を深くまで伸ばしているであろう。カラマツや地衣類によって太陽光が届かなくなることで、地表の温度が下がり、再び永久凍土が上昇してくることで、初期の成長が良かった個体の深くまで伸びた根が枯れ、Diebackが起こると考えられる。

本研究の過程において、No.3の年輪ははっきりと読み取れたのに対し、Dieback個体の年輪は繋がっているように見える箇所や判読できない箇所があった。Dieback個体では年輪を形成しなかった年や、細胞の肥大が一部の方向のみで行われた年があったものと推察される。さらにDieback部分は劣化が激しく、年輪読み取りの精度に疑問が残る。このことから、No.3にくらべ、Diebackを起こしていた個体の外側部分の年輪データは信頼性が劣る。

本研究の試料はすべて、更新後約100年のカラマツ林から採取したが、更新時期の違う群落との比較、また、永久凍土の挙動に関するデータとの比較によって、Dieback過程の詳細がわかり、葉量推定式とあわせ、凍土地域における生産やCO₂収支のさらなる解明につながるのではないかと考える。

(3) 林床植物と生態系の炭素循環

この生態系における林床植生の地上部現存量は1.62 t C ha⁻¹と推定された。そのうち、39%が蘚苔類、46%が地衣類、15%が灌木や草本であった。また地上部純生産量は0.12 t C ha⁻¹ yr⁻¹と推定され、

そのうち21%が蘚苔類、16%が地衣類、75%が灌木や草本によるものであった。

既往の研究成果との比較から、この生態系に蓄積される炭素の約1%程度が林床植生に蓄積されていることが示された。また、純生産量は生態系全体の33%程度を占めており、重要な炭素固定源であることが示された。さらに、林床の植生の影響を加味して生態学的積み上げ法により生態系全体の炭素収支を推定した結果、この生態系が微かな炭素排出源であることが示された。しかしながら、この結果は微気象学的方法で求めた結果と異なり、地下部の純生産量を過小評価していることが原因ではないかと考えられた。今後この森林の炭素収支を詳細に知るためには、地下部の純生産量を信頼できる方法で測る必要がある。

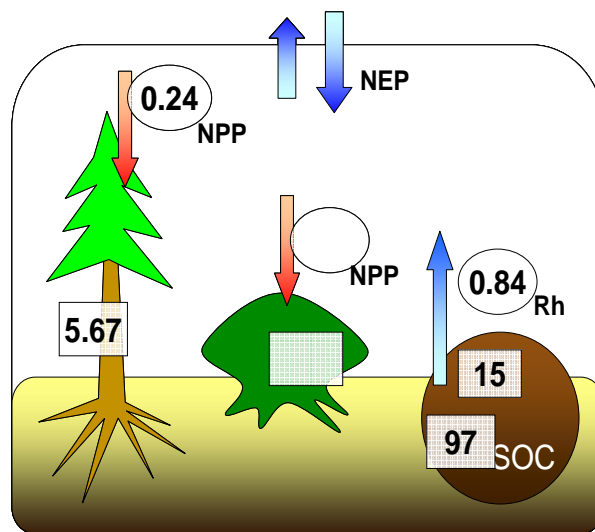


図12. 調査地の炭素循環の模式図；単位は□：ton C ha⁻¹；○：ton C ha⁻¹ yr⁻¹
下層植生のNPPと現存量については未測定のため空白にしてある。

永久凍土地帯に広がるシベリア亜寒帯林における純生産量などの平均値や総量に関する特徴を明らかにするため、上記の「現存量パターン」の分析に用いたデータセットを使って、さらに以下の解析をおこなった。*L. gmelinii*は、地上部現存量の中央値が約15 t/ha、地下部現存量の中央値が10t/haだった。*L. cajanderi*はそれぞれの値が30 t/ha、10 t/haであった（図13と表4）。生態学的積み上げ法によるフィールド観測の結果、*L. gmelinii*林のNPPは林分の葉に含まれる炭素蓄積量と線形関係にあり、NEPも葉の炭素蓄積量と線形関係があると推測された（図14）。上記の線形関係には細根成長量と枯死量が含まれておらず、NPPは過小評価になっている。渦相関法による観測結果が0.86 tC/ha/yrの細根由来のNPPを示唆しているので、この値を加味して、葉の炭素蓄積量からNPPおよびNEPを推定する線形式を修正した（図14）。また、これらの式と葉量データのある林分データベースとから、広域のNPPおよびNEPの中央値を計算した（図15）。さらに対象となる生態系面積を237,000,000 haとし、シベリア連続永久凍土地帯カラマツ林全体のNPPおよびNEPの値を概算した。永久凍土上にありながら、連続永久凍土地帯カラマツ林は炭素を吸収している。NEPの中央値は0.6 tC/ha/yr、生態系全体の総吸収量は0.14 GtC/yrと推定された（表5）。これは全

亜寒帯林の吸収量1.24 GtC/yr (Apps et al. 1993)⁶⁾ の11%を占める。

地上部現存量の範囲

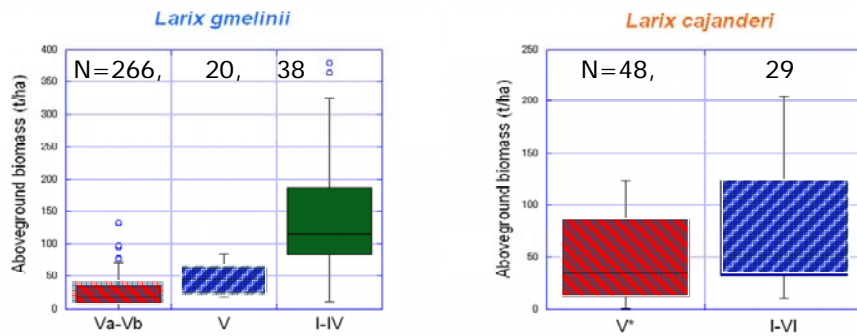


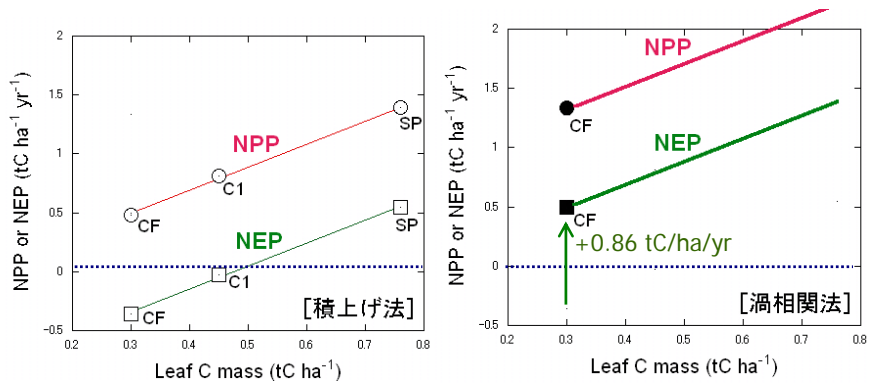
図1 3. シベリア永久凍土地帯カラマツ天然林地上部現存量の値の中央値と分布.

表4. シベリア永久凍土地帯カラマツ天然林地上部現存量、地下部現存量、およびT/R比.

有機物蓄積量 (t/ha)		
	<i>L. gmelinii</i> Va, Vb, ...	<i>L. cajanderi</i> V*
Abovegr.	Max. 80	Max. 130
Biomass (t/ha)	中央値 15	中央値 30
Belowg.	Max. 20	Max. 40
Biomass (t/ha)	中央値 10	中央値 10
T/R ratio	0.8 – 2.1	1.0 – 5.4

(炭素蓄積量は有機物量の約45%)

●細根枯死量の大きさ: カナダjack pine林で、平均1.87 tC/ha/yr. 凍土地帯の0.86 tC/ha/yrは十分有り得る。



- ・NPP = 各サイトで独立に推定
- ・NEP = CFのheterotrophic呼吸値を他でも仮定

図 1 4. シベリア永久凍土地帯カラマツ天然林における葉への炭素蓄積量とNPP,NEPの線形関係.

推定されたNPP, NEPの範囲

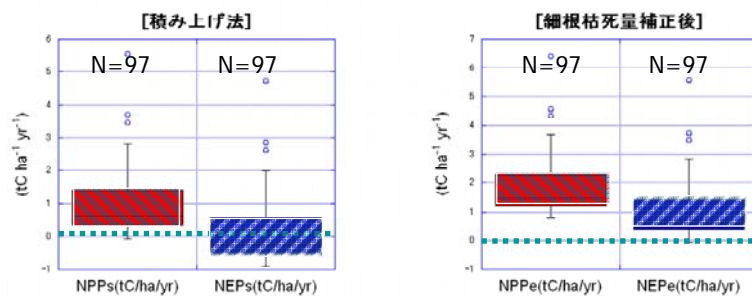


図 1 5. シベリア永久凍土地帯カラマツ天然林のNPPとNEPの中央値と分布.

表5. シベリア永久凍土地帯カラマツ天然林のNPPとNEPの最終的な推定値.

シベリア連続永久凍土地帯 カラマツ林の炭素収支			
	NPP	NEP	単位
林分レベル の中央地	1.4	0.6	(tC/ha/yr)
林分レベル の上限値	3.6	2.8	(tC/ha/yr)
対象面積	237 x 10 ⁶	237 x 10 ⁶	(ha)
生態系の 総量	0.33 0.85	0.14 0.66	(GtC/yr)

5. 本研究により得られた成果

(1) 科学的意義

現存量パターンの解析により、永久凍土地帯のカラマツ天然林では、高密度で生育している若齢期を除いて「自己間引きの法則」が成り立たないことが明らかになった。地上部現存量は密度減少にともなって増加することなく、一定値に収束してしまう。これまで知られていなかった発見といえる。また、本研究によって、これまで適当な推定法が存在しなかったDieback個体の葉量を非破壊的方法によって効率よく推定することが可能になった。他の樹種においてもこのような推定法は例がなく、画期的な成果である。また、永久凍土上に成立する森林を構成する樹木の成長特性が明らかになり、森林成立初期に成長の悪かった個体が後にDiebackを起こすことが少なく、サイズの大きい個体に成長する事実が判明した。これらの成果は、永久凍土上に成立する森林生態系の炭素蓄積過程を理解する上で非常に重要な発見である。本年度中に生態学関係の国際学術誌に投稿・発表を予定している。

永久凍土が連続分布する地域に成立したカラマツ林生態系の炭素収支の特徴として、次の点を上げることができる。まず、永久凍土上にありながら、カラマツ林は炭素の吸収源になっている。NEPの中央値は $0.6 \text{ t C ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ 、生態系の総吸収量は $0.14 \text{ Gt C yr}^{-1}$ と推定される。これは全亜寒帯林の吸収量 $1.24 \text{ Gt C yr}^{-1}$ (Apps et al. 1993)⁶⁾の11%を占める。厳しい環境下にある割には多くの炭素を吸収している。より信頼できるNEP値を推定するには細根枯死量の評価、または渦相関法による多点観測が不可欠である。

(2) 地球環境政策への貢献

永久凍土地帯の森林の炭素蓄積は、京都議定書の対象から外されてはいるものの、地球温暖化の実際の影響評価には欠かすことのできない情報であり、温暖化防止に関する国際的な枠組みに、これらの成果をアピールすることで、より具体的な二酸化炭素排出削減目標の策定に役立つ。今後、本報告書の配布等を通じ、成果の広報や普及に努める。

6. 引用文献

- 1) 大沢晃(2003) 亜寒帯林. 巖佐庸他(編) 生態学事典 共立出版
- 2) Abaimov, A.P., et al. (1998) Variability and ecology of Siberian larch species. Swedish University of Agricultural Sciences, Department of Silviculture Reports 43.
- 3) Kajimoto, T. et al. (1999) Above- and below-ground biomass and net primary productivity of a *Larix gmelinii* stand near Tura, central Siberia. *Tree Physiology* 19:815-822.
- 4) 福田正己(1996) 極北シベリア、岩波書店
- 5) Usoltsev, V.A. (2001) Forest biomass of northern Eurasia: Database and geography.(in Russia) 706 pp, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg.
- 6) Apps, M. J. et al. (1993) Boreal forests and tundra. *Water, Air, and Soil Pollution* 70: 39-53.

7. 国際共同研究等の状況

本研究課題は、これに先立って行われた環境省地球環境研究総合推進費S-1「21世紀の炭素管理に向けたアジア陸域生態系の統合的炭素収支研究」の「亜寒帯森林生態系の炭素収支」および文部科学省科学研究費補助金による「シベリア・タイガにおける森林構造発達と窒素動態様式の相互関係」に引き続き、ロシア科学アカデミー・スカチェフ森林研究所の多くの研究者の協力を得て、国際共同研究として行われた。また、研究成果の最終的総まとめとして出版予定の書籍（Springer-Verlagから2008年出版予定）の編集にあたり、国際的に活躍している数名の専門家の協力を得た。カウンターパート等の氏名、所属、連携状況は以下の通りである。

氏名	所属	連携状況
Abaimov AP	Sukacev Institute of Forest	プログラム全般の運営
Zyryanova OA	Sukacev Institute of Forest	植生解析および事務全般
Sofronov MA	Sukacev Institute of Forest	森林火災の影響に関する解析
Volokitina A	Sukacev Institute of Forest	森林火災の影響に関する解析
Bugaenko T	Sukacev Institute of Forest	植生解析
Masyagina OV	Sukacev Institute of Forest	土壌呼吸測定
Prokushkin AS	Sukacev Institute of Forest	DOC分析
Prokushkin SG	Sukacev Institute of Forest	DOC分析
Vaganov EA	Siberian Federal University	気候要素の樹木成長への影響の解析
Tchebakova NM	Sukacev Institute of Forest	温暖化モデリング分析からの助言
Parfenova YeI	Sukacev Institute of Forest	温暖化モデリング分析からの助言
Kofman G	Sukacev Institute of Forest	測樹学的見地からの助言

Kuzmichov V	Sukacev Institute of Forest	造林学的見地からの助言
Borovikov VM	Evenkia Department of Forestry	現地調査の運営全般
Gordeeva RV	Evenkia Department of Nature Protection	現地調査の運営全般
Sofronova T	Sukacev Institute of Forest	専門的内容の通訳、事務手続きなど
Hinzman L	University of Alaska, Fairbanks	書籍原稿のレビュー・助言
Martinsson O	Swedish University of Agriculture	書籍原稿のレビュー・助言
Lei T	Ryukoku University	書籍原稿のレビュー・助言
Schulze ED	Max Plank Institute of Biogeochemistry	書籍原稿のレビュー・助言

8. 研究成果の発表状況

(1) 誌上発表

<論文（査読あり）>

- 1) Kajimoto T, Matsuura Y, Osawa A, Abaimov AP, Zyryanova OA, Isaev AP, Yefremov DP, Mori S, Koike T: Size-mass allometry and biomass allocation of two larch species growing on the continuous permafrost region in Siberia. *Forest Ecology and Management* 222:314-325 (2006)
- 2) Kajimoto T, Osawa A, Matsuura Y, Abaimov AP, Zyryanova OA, Kondo K, Tokuchi N, Hirobe M: Individual-based measurement and analysis of root system development: case studies for *Larix gmelinii* trees growing on the permafrost region in Siberia. *Journal of Forest Research* 12:103-112 (2007)
- 3) Nakai Y, Matsuura Y, Kajimoto T, Abaimov AP, Yamamoto S, Zyryanova OA: Eddy covariance CO₂ flux above a Gmelin larch forest on continuous permafrost in Central Siberia during a growing season. *Theoretical and Applied Climatology* DOI 10.1007/s00704-007-0337-x (2008)

<その他誌上発表（査読なし）>

- 1) Tokuchi N, Kondo K, Hirobe M, Matsuura Y, Kajimoto T, Abaimov AP, Osawa A: Responses of leaf nitrogen concentration to fertilization by *Larix* and alder in Tura, Central Siberia. *Proceedings of the 6th International Conference on Global Change: Connection to the Arctic*, Tokyo, Japan (2005)
- 2) Kajimoto T, Osawa A, Matsuura Y, Abaimov AP, Zyryanova OA, Kondo K, Hirobe M, Tokuchi N: Stand structure and carbon allocation of *Larix gmelinii* forest ecosystem on continuous permafrost region in Siberia: analysis using indices of above- and below-ground inter-tree competition. *Proceedings of the 6th International Conference on Global Change: Connection to the Arctic*, Tokyo, Japan (2005)
- 3) Kondo K, Tokuchi N, Hirobe M, Matsuura Y, Kajimoto T, Osawa A, Abaimov AP: Impacts of nitrogen fertilization on soil nitrogen dynamics in a larch forest in Tura, central Siberia. *Proceedings of the 6th International Conference on Global Change: Connection to the Arctic*, Tokyo, Japan (2005)
- 4) Daimaru H, Matsuura Y, Kajimoto T, Abaimov AP: Development and effect of landform on the larch forest in Tura, Central Siberia. *Proceedings of the 6th International Conference on Global Change: Connection to the Arctic*, Tokyo, Japan (2005)
- 5) Hirobe M, Tokuchi N, Kondo K, Matsuura Y, Kajimoto T, Abaimov AP, Zyryanova OA, Takenaka A,

- Osawa A: Variations in soil properties along a riverside toposequence in Central Siberia. Proceedings of the 6th International Conference on Global Change: Connection to the Arctic, Tokyo, Japan (2005)
- 6) Osawa A, Kajimoto T, Abaimov AP, Matsuura Y, Kurachi N, Zyryanova OA, Tokuchi N, Kondo K: Forest stand development and carbon accumulation on perennially frozen soils: Observed patterns, mechanisms, and related hypotheses for Siberia and northwestern Canada. Proceedings of the 6th International Conference on Global Change: Connection to the Arctic, Tokyo, Japan (2005)
- 7) Osawa A, Kajimoto T, Matsuura Y, Abaimov AP, Zyryanova OA, Tokuchi N, Hirobe M, Kondo K, Nakai Y, Daimaru H, Prokushkin AS, Volokitina AV, Sofronov MA: Age sequence of stand structure, carbon accumulation and allocation, and net primary production in permafrost larch (*Larix gmelinii*) ecosystems in Siberia: current knowledge and future study. Proceedings of the 7th International Conference on Global Change: Connection to the Arctic, Fairbanks, Alaska (2007)
- 8) Tokuchi N, Hirobe M, Kondo K, Hobara S, Mizumachi E, Matsuura Y, Kajimoto T, Abaimov AP, Zyryanova OA, Osawa A: Nitrogen cycling in larch forests on permafrost in central Siberia. Proceedings of the 7th International Conference on Global Change: Connection to the Arctic, Fairbanks, Alaska (2007)
- 9) Matsuura Y, Kajimoto T, Nakai Y, Osawa A, Morishita T, Zyryanova OA, Abaimov AP: Carbon budget in a larch (*Larix gmelinii*) ecosystem of continuous permafrost region in central Siberia. Proceedings of the 7th International Conference on Global Change: Connection to the Arctic, Fairbanks, Alaska (2007)
- 10) Nakai Y, Matsuura Y, Kajimoto T, Zyryanova OA, Yamamoto S: Water and CO₂ exchange in a *Larix gmelinii* larch forest on continuous permafrost of Central Siberia during growing seasons. Proceedings of the 7th International Conference on Global Change: Connection to the Arctic, Fairbanks, Alaska (2007)

(2) 口頭発表 (学会)

- 1) Osawa A, Kajimoto T, Matsuura Y, Zyryanova OA: Phases of canopy structure in developing stands of *Larix gmelinii* on permafrost. Third Conference of East Asian Federation of Ecological Societies (2007)
- 2) 大澤晃、倉知奈保子: バンクスマツ天然林における3年間の細根枯死量. 第119回日本森林学会大会 (2008)
- 3) 梶本卓也、宮浦富保、大澤晃、松浦陽次郎、瀬尾祐一郎、Zyryanova OA: シベリア永久凍土地帯のカラマツ単純同齡林の発達様式. 第119回日本森林学会大会 (2008)
- 4) 大澤晃、倉知奈保子、宮浦富保: バンクスマツ同齡天然林の炭素動態. 第118回日本森林学会大会 (2007)
- 5) Kajimoto, K., A. Osawa, Y. Matsuura, A.P. Abaimov, O.A. Zyryanova, N. Tokuchi, M. Hirobe, K. Kondo, Y. Nakai, H. Daimaru, A.S. Prokushkin, A.V. Volokitina, and M.A. Sofronov.: Age sequence of stand structure, carbon accumulation and allocation, and net primary production in permafrost larch (*Larix gmelinii*) ecosystems in Siberia: current knowledge and future study. Seventh International Conference on Global Change: Connection to the Arctic (GCCA-7). 19-20 February, 2007. The Fairbanks Princess Riverside Lodge, Fairbanks, Alaska, U.S.A. 2007.

(3) 出願特許

なし。

(4) シンポジウム、セミナーの開催（主催のもの）

- 1) Osawa, A. 2007. Biomass increment of mosses and lichens at the tower site. International Larix Meeting. 6-7 March, 2007. Forestry and Forest Products Research Institute, Tsukuba, Japan
- 2) Miyaura, T. 2007. An analysis of dieback process in *Larix gmelinii* trees of central Siberia. International Larix Meeting. 6-7 March, 2007. Forestry and Forest Products Research Institute, Tsukuba, Japan

(5) マスコミ等への公表・報道等

なし。

(6) その他

なし。