Ｂ－１ 地球温暖化に係る二酸化炭素・炭素循環に関する研究

（７） 土壌生態系における微生物群集をめぐる炭素循環の定量的解析

② 亜寒帯林における土壌圏微生物群集をめぐる炭素循環の定量的解析

研究代表者 広島大学 堀越孝雄

農林水産省 農業環境技術研究所 環境管理部 袴田共之

（委託先）

広島大学 総合科学部 堀越孝雄・中坪孝之

平成5－7年度合計予算額 19,569 千円

（平成7年度合計予算額 5,175 千円）

［要旨］ 亜寒帯林の土壌圏における炭素の動態とそれに及ぼす微生物の影響を明らかにするため、カナダのクロトウヒ林において土壌中の炭素の分布状態、微生物バイオマス、土壌呼吸速度の測定を行なった。調査地の土壌は表面に蘚類が繁茂し、厚い有機物層が認められた。土壌有機炭素の大半はＦＨ層中に存在したが、Ｅ層やＢ層中にもかなりの炭素が分布していた。微生物バイオマスもＦＨ層中がもっとも多かった。二酸化炭素の放出速度は、ＦＨ層が地表面からの全放出量の50％以上を占めていたが、Ｅ層以下の土壌深層からもかなりの二酸化炭素放出が認められた。全土壌呼吸に占める根の呼吸の割合は、約54％と推定された。Ｌ層からＡ層までに存在する微生物の呼吸によって放出される炭素量は、凍結期間を除き年間に283 $gC\ m^{-2}$と推定された。本調査地におけるリター分解速度を他の地域と比較するために、亜寒帯林を中心に広い分布域をもつ蘚類のイワダレゴケを材料とし、年間のリター消失率を推定した。比較のため、富士山の亜高山帯針葉樹林の同じ種類についてもリター消失率を求め、温度環境との関係について検討した。

［キーワード］ 亜寒帯林、土壌、炭素、微生物、蘚類

1．序

亜寒帯林（北方林）は地球の全陸上面積の約8％を占め、面積当りの生産力は中低緯度地域の森林と比較して小さい[1]が、分解が遅いために土壌中に大量の有機炭素が存在し、地球規模の炭素循環に大きな影響を与えていると考えられている[2]。土壌圏の炭素の動態を明らかにするためには土壌微生物の活性や量に関する情報が不可欠であるが、中緯度地域にくらべ亜寒帯林の微生物群集に関する研究は少なく、土壌微生物バイオマス、野外における微生物活性などについては、わずかの測定しか行なわれていない。このため、野外条件における微生物活性の測定を含めた詳細な定量的研究が必要とされている。

2．研究目的

本研究は、１）亜寒帯林土壌における炭素の存在状態とフロー、２）土壌微生物バイオマスと活性、３）環境変動が土壌微生物および炭素フローに与える影響を明らかにすることを目的とし

ている。そこで、カナダの亜寒帯林において、各土壌層に含まれる有機炭素量と微生物バイオマス、各土壌層からの二酸化炭素の放出速度とそれに占める根および微生物呼吸の割合の定量化を試みた。また、長期的な温度条件の違いがリターの分解にどのように影響するかを明らかにするために、亜寒帯林を中心に広い分布域をもつ蘚類のイワダレゴケのリター消失速度を推定し、温度環境の異なる森林の間で比較を行なった。

3. 土壌微生物と炭素フロー

(1)調査地と方法

①調査地

カナダサスカチュワン州のキャンドルレイク（105°30'W, 53°50'N）付近のクロトウヒ（ *Picea mariana* ）林内に調査区を設定した。調査地はほとんどクロトウヒからなっており、樹木の密度は100m^{2}あたり39本、樹高は10mから16mであった。中層木はほとんどなく、地表面はイワダレゴケ（ *Hylocomium splendens* ）を主とする蘚類におおわれていた。調査地の南西約70kmのプリンスアルバートにおける1961年から1990年の年平均気温は0.6℃、年降水量は406mmであった。1991年から1993年は例年より温暖で年平均気温は1.5℃であった。サーミスターセンサー付きのデータロガーを設置して、土壌温度（地表面下15cm）を測定した結果、1994年11月26日から1995年5月22日までは土壌温度はマイナスになり、この間土壌は凍結していたものと推測された（図1）。

②土壌中の炭素の分布

調査地内の3ヶ所に深さ50cm以深の穴を掘った。各土壌層の厚さを測定した後、深さ別に土壌のサンプルを採取した。鉱質土壌の採取には100ccの採土管を用いた。有機質土壌は一定体積のブロックを切り出し、分析用サンプルとした。それぞれの土壌層について密度、最大容水量を求め、CNコーダー（Yanaco, MT-500）で炭素、窒素含有率を測定した。

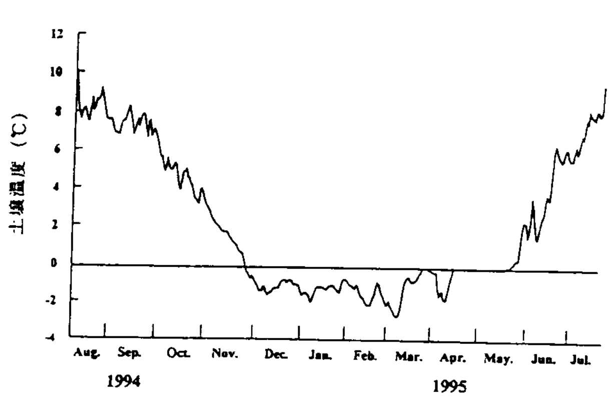

図1. 調査地における地表面下15cmの温度

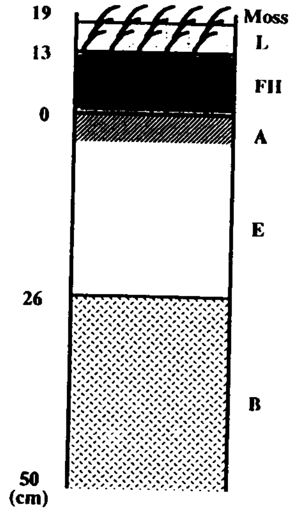

図2. 調査地の土壌断面

③微生物バイオマス

各土壌層のサンプルを乾燥しないようにポリ袋に入れ、冷蔵して日本に持ち帰った。各サンプルについて、土壌水分を最大容水量の100%（有機質土壌）あるいは55%（鉱質土壌）に調整した。5℃で10日間暗所で培養した後、クロホルム燻蒸－抽出法[3]により微生物バイオマス炭素を定量した。

④土壌呼吸速度

調査区内に穴を掘って土壌断面を調べた後、階段状に各土壌表面を露出させた。この土壌表面に土壌呼吸用チャンバー（LI-COR, 6000-09）を置き、二酸化炭素放出速度を携帯用光合成蒸散測定装置（LI-COR, LI-6200）で測定した。同時に気温および土壌層表面下15cmの地温も測定した。測定は1994年の8月3日から8月4日にかけて行なった。

土壌呼吸の温度依存性を調べるため、1995年3月にＬ層、ＦＨ層のサンプルを採取し、凍結状態で日本に持ち帰った。これらのサンプルを100mlの三角フラスコに入れ、二酸化炭素を除去した空気を毎分200ml流し、赤外線ガス分析計で二酸化炭素放出速度を測定した。三角フラスコは恒温箱の中に入れて温度を調節し、温度係数Q_{10}を求めた。

⑤根の呼吸速度

上記の方法で測定した土壌呼吸は、微生物の呼吸の他に植物の根の呼吸も含んでいる。この両者の割合を知るため、以下の方法で根の呼吸速度の推定を行なった。

まず、各土壌層に含まれる根のバイオマスを測定するために、50cm×50cmの範囲を掘り、各土壌層に含まれる根を採取した。根は1mm以下の細根、1mmから5mmの中根、5mm以上の太根に分けて重量を測定した。

呼吸測定の際に根を切断することが、根の呼吸速度にどのように影響するかを調べるため、調査地内に15cm×15cmの方形区を12ヶ所設定し、その半数について深さ20cmまでに存在する根を土壌ナイフで切断した。これらの根切断区と未処理区について、携帯用光合成蒸散測定装置で地表面からの二酸化炭素放出速度を11日間にわたり測定した。

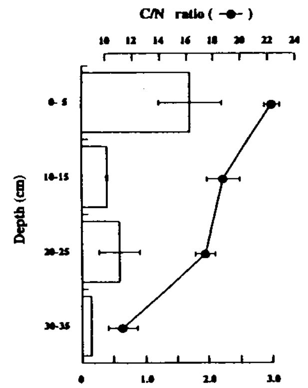

図3. 土壌の炭素含有率およびC/N比の深さによる変化。各値は2～3サンプルの平均±標準誤差。

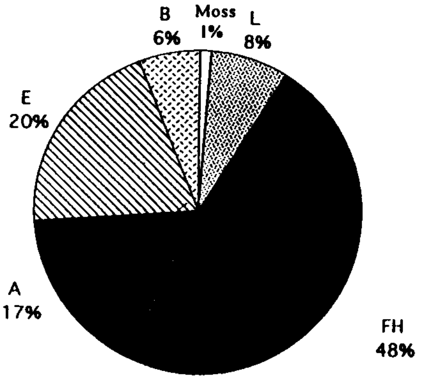

図4. 土壌中の有機炭素の分布。コケ層から鉱質土層50cmまでに存在する全土壌有機炭素に対する割合を示す。

掘り出したクロトウヒ根について、太さ別に呼吸速度の測定を行ない、重量あたりの呼吸速度を求めた。ＦＨ層から掘り出した根を水洗して腐植を取り除き、直径8cm、高さ3.5cmの皿に入れた。この容器に土壌呼吸用チャンバーをかぶせ、空気漏れのないようにシールして、上記と同様に二酸化炭素放出速度を測定した。測定の終わったサンプルは15℃で保存し、ふたたび測定に用いた。測定は掘り出した日から11日めまで行なった後、冷却して日本に持ち帰り、採取後22日めにも測定を行なった。保存の間、乾燥しないように適時脱イオン水を加えた。

(2)結果

①土壌中の炭素の分布

土壌断面を図2に示す。地表面はほとんどコケに被われており、コケ層の下部は分解が進み、分解したコケと樹木のリターが混ざったＬ層を形成していた。鉱質土壌は、有機物を多く含む薄いＡ層、灰白色の洗脱層（Ｅ）とその下の橙赤色の集積層（Ｂ）が認められた。鉱質土層50cmまでの間には地下水面は認められなかった。

深さによる土壌の炭素含有率、C/N比の変化を図3に示す。深さ0-5cmの層はＡ層、10-15cmと20-25cmの層はＥ層に、30-35cmの層はＢ層に対応している。炭素含有率は有機物層直下のＡ層が最も高く、Ｂ層では著しく低かった。また、C/N比は深くなるにつれ低下する傾向が認められ、Ｂ層のC/N比はＥ層より有意に低かった。

コケ層から鉱質土層50cmまでに存在する有機炭素は1平方メートルあたり平均6.4kgで、そのうちの48%をＦＨ層が占めていた（図4）。コケの緑色部に存在する炭素は全体の約1%にすぎなかったが、Ｌ層中には相当量のコケのリターが含まれており、Ｌ層の重量の1/5以上を占めていた。コケ層とＬ層にはおよそ9%の炭素が分布していた。Ａ層は薄いが、鉱質土層としては炭素含有率が高く、またＦＨ層より密度が高いため、17%もの炭素を含んでいた。Ｅ層の炭素含有率は低いが、層が厚く密度が大きいため、そこに含まれる炭素は全体の20%に達した。また、50cmより浅いＢ層にも約6%の炭素が分布していた。

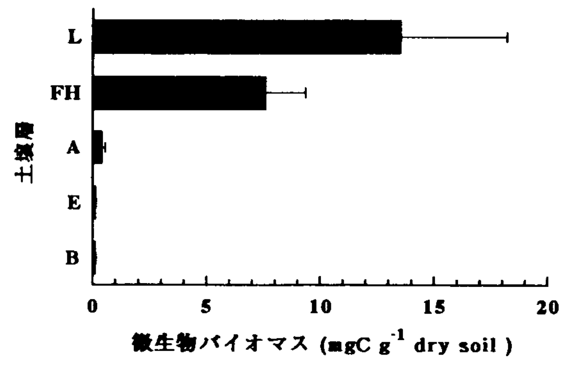

図5. 各土壌層における土壌重量あたりの微生物バイオマス 。各値は3～6サンプルの平均±標準誤差。

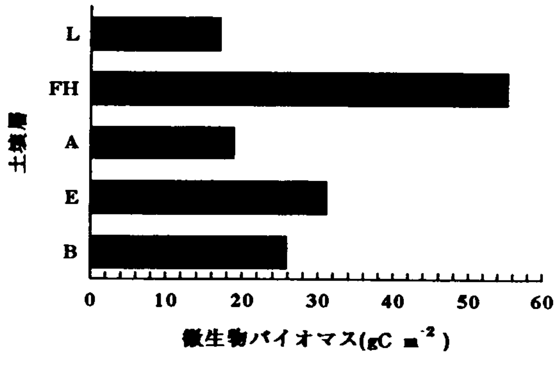

図6. 各土壌層における面積あたりの微生物バイオマス。

②微生物バイオマス

各土壌層における重量あたりの微生物バイオマスはＬ層が最も大きく、Ｅ層やＢ層では非常に小さかった（図5）。一方、単位面積あたりの微生物バイオマスはＦＨ層が最も大きくなった（図6）。また、Ｅ層やＢ層（26－50cm）の微生物バイオマスはＬ層より大きいという結果になった。これは、これらの層が厚く、密度が高いためである。Ｌ、ＦＨ、Ａ、Ｅ、および50cmより浅いＢ層における全炭素に占める微生物炭素の割合はそれぞれ、3.3、1.8、1.7、2.5、6.3%であった。

③土壌呼吸

Ｌ層表面からの二酸化炭素放出速度は3.2～7.7μ molCO_2m^{-2}s^{-1}で、この時の気温は15～21℃であったが、地表面下15cmの温度は8～12℃と非常に低かった。土壌層別では、ＦＨ層からの二酸化炭素放出が最も多く、地表面からの全二酸化炭素放出量の50%以上を占めていた（図7）。Ｅ層表面からの放出量は全体の1割程度であったが、その下のＢ層表面でそれ以上の放出量が認められる場合があった。

日本に持ち帰ったＬ層、ＦＨ層のサンプルについて求めた5～15℃における温度係数Q_{10}は約2.3で、層による差は認められなかった。

④根の呼吸

根のバイオマスは、その92%がＦＨ層中に存在しており、Ａ層にも6.9%の根が存在していたが、Ｌ層やＥ層にはそれぞれ1%、0.1%ときわめてわずかの根しか含まれていなかった。

根の切断区と未処理区における地表面からの二酸化炭素放出速度の経時変化を図8に示す。根切断区では切断直後に二酸化炭素放出速度の増大が認められ、未処理区より大きくなった。その後、切断区の方が二酸化炭素放出速度が小さくなった。しかし、5日め以降は両区は同じような挙動を示し、区間の差はおよそ0.9μ molCO_2m^{-2}s^{-1}で安定していた。これらの結果から、根を切断すると、初期に呼吸速度の低下が見られるが、その後しばらくの間は呼吸速度は維持されるものと推測された。

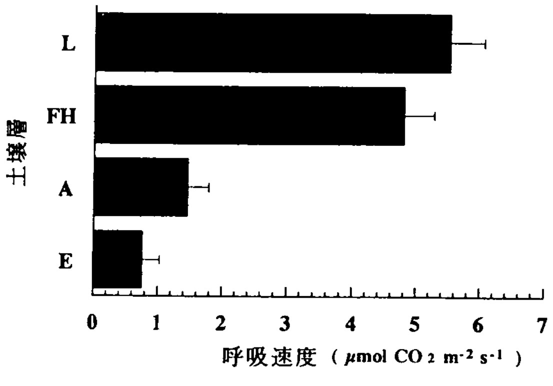

図7. 各土壌層表面からの二酸化炭素放出速度。1994年8月3日から4日にかけて測定。各値は3地点の平均±標準誤差。

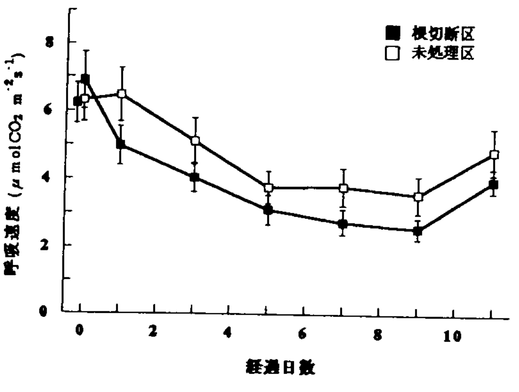

図8. 根切断区と未処理区における地表面からの二酸化炭素放出速度。各値は6地点の平均±標準誤差。

切断して掘り出した根の呼吸速度の経時変化を図9に示す。根の呼吸は測定を開始した直後に最も高く、その後急激に低下したが、5日め以降には安定する傾向が認められた。これは上記の野外での根切断の結果とも一致している。重量あたりの呼吸速度は細い根ほど高かった。

(3)考察

亜寒帯林では厚い有機物層をもつモル型土壌になることはよく知られているが、本調査地でも有機物層の厚さは20cm近くに達し、有機炭素の56%がこれらの有機物層中に存在していた。しかし、炭素含有率のきわめて低いＥ層やＢ層中にも1/4以上の炭素が分布していた。したがって、こうした土壌の深層も亜寒帯林における炭素のリザーバーとして重要であると考えられる。

さらにこれらの層中でも深くなるにつれC/N比が低下することは、何らかの形で炭素が失われていることを示唆している。このことはＥ層やＢ層でも微生物バイオマスが存在すること、Ｅ層表面からも二酸化炭素放出が起きていることから裏付けられた。

層別の二酸化炭素放出速度はＦＨ層が最も大きかったが、ＦＨ層中には大量の植物根が含まれており、それらの呼吸がかなりの割合を占めていると推測される。そこで土壌呼吸に占める根の割合を推定した。根切断による呼吸活性の低下を考慮した上で、根のバイオマスと根の重量あたりの呼吸速度から各土壌層における根の呼吸速度を計算し、土壌呼吸に占める根の呼吸の割合を推定した（図10）。切断根の呼吸速度は5日めから11日めまでの平均値を用いた。根のバイオマスが大きかったＦＨ層では、根の呼吸の割合が高く、土壌呼吸の約80%を占めると推定された。一方、Ｌ層やＥ層以下では、土壌呼吸のほとんどが微生物の呼吸によると推定された。全土壌呼吸に占める根の呼吸は約54%と推定され、これはNakaneら[4)]が日本のアカマツ林について報告している値に近かった。

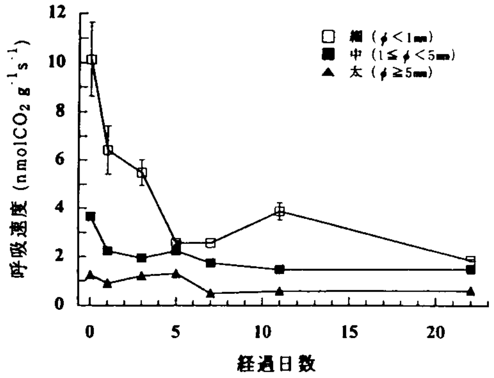

図9. 掘り出した根の呼吸速度の経時変化。各値は4サンプルの平均±標準誤差。太根のみ1サンプルの測定値。

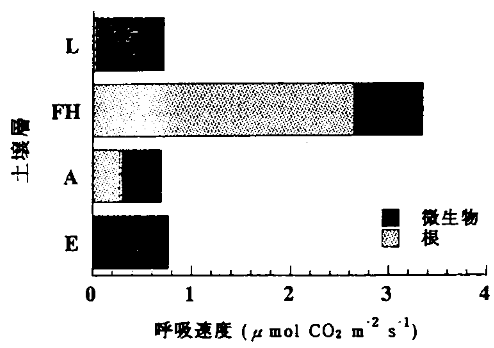

図10. 土壌呼吸に占める根の呼吸と微生物の呼吸の割合。

土壌呼吸から根の呼吸を差し引いた値が微生物の呼吸であると考えると、ＦＨ層は微生物バイオマスが大きい割に、呼吸活性が非常に低いことになる。この理由としてはＦＨ層に活性の低いあるいは死んだ微生物が多く含まれることが考えられる。微生物バイオマスあたりの活性はＡ層以下ではふたたび高くなるが、これは有機物層と鉱質土層で糸状菌の割合が異なることによるのかもしれない。実際、Ｌ層中やＦＨ層の上部では糸状菌が繁茂しているのが肉眼的にも観察されたが、Ａ層以下ではそれらは確認されなかった。しかし、これらの点についてはさらに詳細な研究が必要と思われる。

各土壌層の微生物呼吸活性と実験的に求めた温度係数Q_{10}をもとに、現地で測定した土壌温度のデータから、Ｌ、ＦＨ、Ａ層における年間の微生物呼吸量を推定した。Ｌ層とＦＨ層については地表面下15cm、Ａ層についてはＡ層表面下10cmの土壌温度を用いた。また土壌温度がマイナスになる12月から5月にかけては、土壌微生物活性は完全に抑制されていると仮定した。こうして求めた各層の年間の微生物呼吸は、Ｌ、ＦＨ、Ａ層でそれぞれ105、108、70gC $m^{-2}yr^{-1}$であった。また、これらの値と各層の微生物バイオマスからJoergensenら[5]にしたがって計算した微生物のターンオーバータイムは、Ｌ、ＦＨ、Ａ層でそれぞれ80、253、134日となった。これらの値はJoergensenら[5]が温帯草地の鉱質土壌を15℃で培養して求めた値（139日）と比肩し得る値である。このことは、亜寒帯林の土壌微生物が、寒冷な気候にもかかわらず高い活性を維持していることを示唆している。このことが、亜寒帯林の土壌微生物の特徴なのか、あるいは他に理由があるのかという点については、微生物相の違いを含めたさらに詳細な研究が必要と思われる。

4. リター分解と温度環境

(1)材料と方法

イワダレゴケは亜寒帯を中心とした北半球にきわめて広い分布域をもち、亜寒帯林の物質循環に重要な役割を果たしている。また、規則的な成長様式をもつため、成長解析から年間のリター生産量を容易に推定できる。こうしたことから、リター分解の比較研究にはきわめて適した材料といえる。サンプルは上記の調査地を含む、カナダ、サスカチュワン州の３ヶ所のクロトウヒ林、および富士山のコメツガとオオシラビソを主とする亜高山帯針葉樹林の標高の異なる４地点で採取した（表１）。いずれの場所でも、林床はイワダレゴケを含む蘚類に密におおわれていた。

各調査地内の5～6地点で15cm×15cmのコケ層とＬ層を含むブロックを採取した。本種は毎年規則的に分枝するため、分枝パターンから当年生、1年生、2年生、3年生、4年以前に生産された部分に分けて重量を測定し、Skre & Oechel[6] にしたがって、生産量を求めた。また、ブロック中に含まれるイワダレゴケのリターを集め、リター蓄積量を求めた。これらの結果をもとに、リター生産速度とリター消失速度が平衡状態に達していると仮定して、Jennyら[7]にしたがって年間のリター消失率を推定した。本法でもとめられたリター消失率は、分解され二酸化炭素の形で失われた分だけでなく、分解が進みＦＨ層に移行した分も含まれている。同時にリターバッグ法によりリター消失率を求めたところ、計算値の方がリターバッグ法で得られた値より大きくなる傾向が認められた。

表 1. 調査地の位置と気温

調査地		緯 度	経 度	標 高	年平均気温*
略号	所 在			(m)	(℃)
BSD	Candle Lake	53° 60′ N	105° 30′ W	500	0.6
BSW	Candle Lake	53° 60′ N	105° 30′ W	500	0.6
STR	Stony Rapids	59° 35′ N	105° 45′ W	300	-3.5
FJA	Mt. Fuji	35° 23′ N	138° 43′ E	2400	1.2
FJB	Mt. Fuji	35° 23′ N	138° 43′ E	2200	2.3
FJC	Mt. Fuji	35° 23′ N	138° 43′ E	1800	4.6
FJD	Mt. Fuji	35° 23′ N	138° 43′ E	1700	6.2

* 各調査地付近の気象台のデータから推定

表 2. 各調査地におけるイワダレゴケのリター生産量、リター蓄積量、年間のリター消失率、および窒素含有率

調査地	リター生産量* ($g\ m^{-2}yr^{-1}$)	リター蓄積量* ($g\ m^{-2}$)	リター消失率* (%)	N 含有率† ($mgN\ g^{-1}$)
BSD	72(8)^{a}	454(106)^{ab}	18.6(2.6)^{ab}	9.8(1.9)^{ab}
BSW	97(6)^{a}	709(113)^{ac}	15.2(2.1)^{abc}	6.0(0.8)^{b}
STR	90(10)^{a}	928(89)^{c}	9.8(0.8)^{c}	4.7(0.9)^{b}
FJA	27(4)^{b}	266(32)^{bd}	10.1(0.6)^{c}	10.3(2.0)^{ab}
FJB	36(5)^{b}	262(38)^{bd}	14.1(1.8)^{bc}	9.3(0.6)^{ab}
FJC	40(4)^{b}	173(13)^{d}	24.3(3.2)^{a}	14.8(1.1)^{a}
FJD	39(7)^{b}	167(26)^{d}	22.9(2.4)^{ab}	13.8(0.6)^{a}

* 各値は5～6サンプルの平均値（標準誤差）。
† 各値は3サンプルの平均値。
異なる添字はTukeyの検定($p = 0.05$)により有意差のあることを示す。

(2)結果と考察

各調査地におけるリター生産量、リター蓄積量およびリター消失率の推定値を表2に示す。リター生産量は、カナダの調査地、富士山の調査地それぞれの中では有意な差はなかったが、カナダの調査地の生産量は富士山のそれの2倍近かった。

富士山の調査地では、標高が高いほどリター蓄積量は大きく、結果として一部例外があるが、標高が高くなるにつれリター消失率が低下する傾向が認められた。年平均気温とリター消失率の対数の間には有意な直線関係が認められた（図11）。

カナダの調査地は年平均気温は、富士山の最も標高の高い調査地より低かったが、リター消失率は、同等ないしそれ以上であった。これは水分環境の違いによるとも考えられるが、両地域の温度の年較差の影響が大きいためとも考えられる。すなわち、冬季の気温はカナダの調査地の方がはるかに低く、そのために年平均気温も低いが、積雪下の地表温度は外気温とは大きく異なるものと思われる。キャンドルレイクの調査地の無雪期間（5月～10月）の平均気温は富士山の標高の高い調査地よりも高かった。

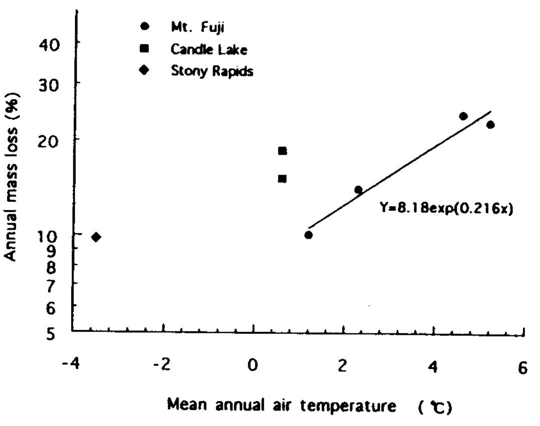

図11. 年平均気温とイワダレゴケリターの年間の消失率との関係。

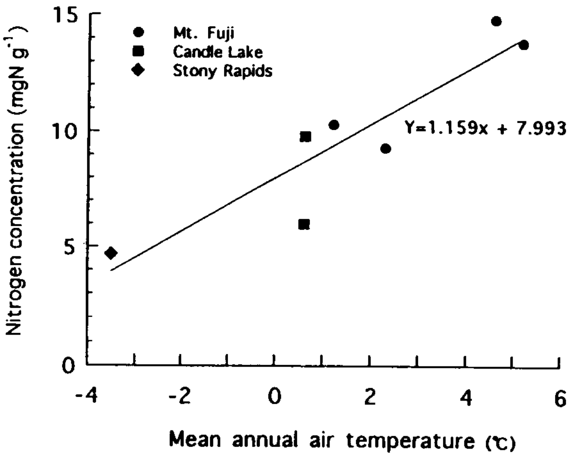

図12. 年平均気温とイワダレゴケの窒素含有率との関係。窒素含有率は2年生の部分の値。

リターの分解速度は、気候条件だけでなくリターの質にも大きく影響される。本研究では、年平均気温と窒素含有率との間には有意な正の相関が認められた（図12）。また、窒素含有率とリター消失率との間にも正の相関が認められた。リターの組成が気候条件によって大きく変化することはScots pine（*Pinus sylvestris*）についても報告されている[8]。これは、気候条件に対する植物の生理的変化あるいは可給態窒素量が気候条件により変化することによるものと考えられる。いずれにせよ、気候変動が有機物分解に与える影響を予測する際には、微生物のみならず植物側の変化をも考慮に入れる必要があることを示している。

富士山の調査地の年平均気温とリター消失率との関係から求めた見かけ上の温度係数Q_{10}は8.2であった。これは温度と土壌呼吸速度の関係について報告されている温度係数の2前後にくらべはるかに大きい。しかし、Vitousekら[9]はハワイのマウナロア山でも同様に大きな温度係数（4～11）を報告している。近年、Kirschbaum[10]は、温度と土壌呼吸速度について報告されている値をもとに温度が低下するにつれてQ_{10}の値が大きくなることを報告している。このことは寒冷気候下での分解が温度上昇に特に影響されやすいということを示唆しており、本研究の結果とも一致している。ただし、見かけ上のQ_{10}は、単に温度と微生物活性との関係のみで決まるわけではなく、分解に関係するさまざまな要因によって影響される値である。上記のように温度条件によってリターの質が変化すれば、それは分解速度に影響すると予想される。また、長期的な気候条件の変化は、微生物活性だけではなく、微生物相そのものにも影響を与える可能性がある。今後、これらの点に関しての詳細な研究が必要と思われる。

5. まとめ

本研究により、亜寒帯の代表的な森林であるクロトウヒ林における土壌炭素フローとそれに対する微生物の寄与を定量化することができた。特に有機物層だけでなくＥ層やＢ層などの比較的深い層にも、かなりの有機炭素や微生物が存在することは、亜寒帯林における炭素フローを考える上で重要であると思われる。しかし、優占する微生物グループは各層の間で異なっている可能性があり、分解に直接関与しない菌根菌もかなりの割合で含まれていると思われる。今後はこれらの微生物組成についても明らかにする必要がある。

イワダレゴケのリター消失速度の比較から、リター消失速度が温度条件に強く影響されることが示された。しかし、長期的な温度環境の違いは、単に微生物活性に影響するだけでなく、リターの質や微生物相などの変化も引き起こす可能性がある。長期的な気候変動が土壌の炭素フローにどのように影響するかを予測するためには、こうした間接的な影響を十分に考慮に入れる必要があると考えられる。

6. 引用文献

1) Whittaker R. H. (1975) Communities and Ecosystems, Second Edition, Macmillan, New York.

2) Dixon R. K., Brown S., Houghton R. A., Solomon A. M., Trexler M. C. & Wisniewski J. (1994) Carbon pools and flux of global forest ecosystems. Science 263: 185-190.

3) Vance E. D., Brookes P. C. & Jenkinson D. S. (1987) An extraction method for measuring soil microbial biomass C. Soil Biology and Biochemistry 19: 703-707.
4) Nakane K., Yamamoto M. & Tsubota H. (1983) Estimation of root respiration rate in a mature forest ecosystem. Japanese Journal of Ecology 33: 397-408.
5) Joergensen R. G., Brookes P. C. & Jenkinson D. S. (1990) Survival of the soil microbial biomass at elevated temperatures. Soil Biology and Biochemistry 22: 1129-1136.
6) Skre O. & Oechel W. C. (1979) Moss production in a black spruce Picea mariana forest with permafrost near Fairbanks, Alaska, as compared with two permafrost-free stands. Holarctic Ecology 2: 249-254.
7) Jenny H., Gessel S. P. & Bingham F. T. (1949) Comparative study of decomposition rates of organic matter in temperate and tropical regions. Soil Science 68: 419-432.
8) Berg B., Calvo de Anta R., Escudero A., Gärdenäs A., Johansson M. -B., Laskowski R., Madeira M., Mälkönen E., McClaugherty C., Meenthemeyer V. & Virzo De Santo A. (1995) The chemical composition of newly shed needle litter of Scots pine and other pine species in a climatic transect. X Long-term decomposition in a Scots pine forest. Canadian Journal of Botany 73: 1423-1435.
9) Vitousek P. M., Turner D. R., Parton W. J. & Sanford R. L. (1994) Litter decomposition on the Mauna Loa environmental matrix, Hawai'i: patterns, mechanisms, and models. Ecology 75: 418-429.
10) Kirschbaum M. U. F. (1995) The temperature dependence of soil organic matter decomposition, and the effect of grobal warming on soil organic C storage. Soil Biology and Biochemistry 27: 753-760.

7. 国際協同研究等の状況

カナダと合衆国を中心とする国際協同研究Boreal Ecosystem-Atmosphere Study (BOREAS)に登録した。カウンターパートは、カナダ農務省中央農業実験場、土地・生物資源研究センターのDr. Ray L. Desjardinsである。

8. 研究発表の状況

学会等

Nakatsubo T., Uchida M., Horikoshi T. & Nakane K. (1994) Estimation of the decomposition rates of moss layers in boreal and subalpine forests. XVII Symposium on Polar Biology.

内田雅己・中坪孝之・堀越孝雄・中根周歩 (1995) カナダ北方林における土壌炭素の分布と土壌微生物活性　日本生態学会中国四国地区第39回大会

中坪孝之・内田雅己・堀越孝雄・中根周歩 (1995) 北方林および亜高山帯針葉樹林における蘚類リターの分解　日本生態学会中国四国地区第39回大会

内田雅己・中坪孝之・堀越孝雄・中根周歩（1995）カナダ北方林における土壌炭素の分布と土壌微生物活性の垂直分布について　日本生態学会第42回大会

中坪孝之・内田雅己・堀越孝雄・中根周歩（1995）北方林および亜高山帯針葉樹林における蘚類リターの分解速度の推定　日本生態学会第42回大会

内田雅己・中坪孝之・堀越孝雄・中根周歩（1996）カナダ北方林における土壌微生物のバイオマスと活性　日本生態学会第43回大会