

## B-6 陸上生態系の二酸化炭素動態の評価と予測・モデリングに関する研究

### (1) 自然生態系の二酸化炭素変動機構のモデル化と予測

#### ①亜寒帯（北方）林生態系における炭素循環・収支の研究

研究代表者 広島大学総合科学部自然環境研究講座 中根周歩

広島大学

総合科学部自然環境研究講座

土谷彰男

総合科学部自然環境研究講座

高山 勉

総合科学部自然環境研究講座

小川晶子

総合科学部自然環境研究講座

鈴木雅代

平成8-10年度合計予算額 16,200千円

(平成10年度予算額 5,441千円)

「要旨」 カナダ中央部、Saskatchewan州(53°40'N, 105°10'W)のジャックパイン林において、土壌炭素の循環動態の調査を2年間にわたって行い、これをコンパートメントモデルで解析した。その結果、同地域のクロトウヒ林(Nakane et al., 1997)と比較して、ジャックパイン林では砂質で乾燥した土壌に加え、立木密度が低いため林床への直達日射量が多く、夏期に土壌温度が高くなっていた。そのため、A<sub>0</sub>層や土壌中腐植の分解が速く(それぞれ8.3、0.8% yr<sup>-1</sup>)、土壌中の有機物の蓄積も少ない(A<sub>0</sub>層:8.7、土壌腐植:20 tC ha<sup>-1</sup>)、炭素循環の比較的速い森林であることが示唆された。一方、北方域に広く分布するトウヒ林が温暖化環境下でその分布と構造の変化に伴って、炭素収支がどのように変動するのかを明らかにする一歩として、北限域と南限域のその植生構造を調査したところ、南限域では樹高10m~14mの、北域では樹高5m~10mのクロトウヒを中心に、林冠が構成されていた。また地上部現存量は、それぞれ南限域では90~100t/ha、北域では40~50t/haと推定され、北域の方が比較的小さな林分となっていることが判った。これは樹齢以上に、土壌凍結期間が北域で南限域と比較して約一ヶ月長く、生育期間の短いことが、樹木の成長に影響を与えているためと思われた。北域では、林床の植生は多様であったが、南限域では林床が比較的暗く、高層木を形成する樹種の実生が少なく、温暖化でクロトウヒが衰退した場合、現在の森林が一時的に崩壊する可能性も判明した。さらに、トウヒ林の光合成特性を調べるため、上層、中層、下層のトウヒ葉の光-光合成曲線を求めたところ、北域のトウヒ林の成育の抑制が光合成特性からも示唆された。

#### 1. 序

最近化石燃料の大量消費や熱帯林の破壊などによる二酸化炭素(CO<sub>2</sub>)の増加がもたら

す地球温暖化問題が大きな関心を集めているが、二酸化炭素濃度の増加による気候への影響がまだ定量的かつ詳細に知られていないだけでなく、人間の産業活動により大気中に放出された二酸化炭素のうち、約3割の2Gtの行方が明らかにされないでいる(IPCC 1990)<sup>1)</sup>。ところが最近、温帯・亜寒帯の森林が二酸化炭素の大きな吸収源となっている可能性が示唆されるようになり(Tans et al., 1990)<sup>2)</sup>、IPCC(1995)<sup>3)</sup>でも、ミッシング・シンクを解消し、北半球の森林の再生と二酸化炭素濃度の上昇などによる一次生産力の増大で約2Gt吸収されているとした。そこで、温帯・亜寒帯の森林における炭素循環・収支の定量的評価の重要性が再認識されている。しかし、具体的に上昇する二酸化炭素肥沃化効果の温帯、亜寒帯林において実証されているわけではない。また、温暖化による気候変化の影響をこの亜寒帯林が最も強く受けると予測されているだけに、そのフィードバック効果の解明という点からも、亜寒帯林生態系における炭素循環・収支の研究が急がれている。

北半球の高緯度地方には、北方林と呼ばれるユーラシア及び北米両大陸を東西に带状に被う広大な森林帯が発達しており、その面積は約920万km<sup>2</sup>に及ぶ。地球温暖化の影響がもっとも顕著に進むのは、この北方域であると考えられている。Nakane et al. (1997)<sup>4)</sup>はカナダ・サスカチュワン州のクロトウヒ (*Picea mariana*) 林で土壌炭素循環の調査を行っている。本研究ではそれに引き続き、そのトウヒ林の調査地から約30km南に位置すジャックパイン林 (*Pinus banksiana*) において、その土壌炭素の循環動態を解明した。しかし、植生構造、更新速度等の変化に関する詳細な研究データは、まだ不足しており、現在の北方林の構造、生産力、更新速度等の基礎的データを収集することは重要であると思われる。そこで本研究では、カナダ北方林を最も広範囲に占めるクロトウヒ(*Picea mariana*)林の成立する、南限域と北域の林分を対象に、植生構造、種組成等を把握し、その構造の特性や、温度環境や光環境との関係や、両地域のクロトウヒ林の光合成特性についての比較検討を試みた。

## 2. 調査地

ジャックパイン林の土壌炭素循環の解析のための調査地を、カナダ中央部の Saskatchewan 州 Candle Lake 付近 (53°40'N, 105°10'W) に設定した。この林分は、樹齢約50年のジャックパインの一斉林で、中、低木はほとんどなく、林床はハナゴケ (*Cladonia sp.*) をはじめとする地衣類、コケ類に覆われていた。土壌は砂質で、明瞭な灰白色の洗脱層と集積層が見られた。

温暖化環境下でのトウヒ林の動態を調べるための調査地として、北域として Saskatchewan 州 Southend (56°40'N, 103°05'W) を、南限域として Candle Lake の北東30km (54°N, 105°W) のトウヒ林を選定した。林齢は、Candle Lake で100年前後、Southend で約60年と推定された。地形は比較的平坦で、林床はコケ類によって厚く被われていた。年降水量は比較的少ないが、地下水位が高いこともあって、森林内は湿潤であると考えられる。

## 3. 調査方法

ジャックパイン林の炭素循環調査は、1996年7月・9～10月、1997年5月・8月に行った。土壌炭素の循環を把握するために①落葉枝量、②土壌呼吸速度(土壌からのCO<sub>2</sub>放出速度)、③落葉枝及び細根消失率の測定を行い、土壌炭素の蓄積量を把握するために

④ A<sub>0</sub>層中の炭素量、⑤鉍質土層中炭素量、⑥細根量の測定を行い、同時に土壌含水比の測定及び植生調査を行った（以上の調査方法の詳細については平成8年度報告書を参照）。また、データロガーを設置し、気温・土壌温度を1時間おきに年間を通じて測定した。各調査結果をもとにコンパートメントモデル（図1）を用いて解析し、年間の炭素循環量を推定した。

植生調査と光合成調査は1997年と1998年の8月に行い、各調査地にそれぞれ2調査区(10m×50m,10m×25m)を設置し、それぞれ5m×5mのプロットに区分した。各調査区で毎木調査、低木・実生調査を行い、種組成や構造を把握するとともに、地上部現存量を推定した。自動温度記録器を用い、気温と土壌温度(A<sub>0</sub>層温度、A層10cm深温度)を1時間おきに、約1年間にわたり測定した。光環境を調べるため、プロット毎に全天空写真を撮影し林冠開度を求めた。また森林内に設置した高さ15mのポールに、小型メモリー光量子計を高さ別に取り付け、光量子の連続測定を行い、相対照度を求めた。植生構造と、温度環境や光環境との関係を調べ、各調査地の*P.mariana*林の構造を比較した。

一方、Candle LakeとSouthendの植生調査区の周辺で、クロトウヒの光合成特性を把握するため、高層木、低層木それぞれの樹冠の層別（頂部、側部、底部）に、光合成蒸散測定装置(Li-Cor LI6400)で、光-光合成曲線、気孔コンダクタンスを1997年と1998年の8月に測定した。測定後、測定した葉(小枝)を採取し、その含水率や葉面積(投影面積)を求めた。

#### 4. 結果と考察

##### 1) ジャックパイン林における土壌炭素循環の解析

ジャックパイン林では、A<sub>0</sub>層は各季節を通じて一定で1~2cm、蓄積量は8.7 tC ha<sup>-1</sup>、無機土壌も黒色の有機物に富んだ層は1~2cm、蓄積量は20 tC ha<sup>-1</sup>であり、北方林としては各層の厚さが薄く、蓄積量もかなり少ない値であった。落葉枝量の7割はマツ葉で占められており、総量で1.0 tC ha<sup>-1</sup> yr<sup>-1</sup>であった。土壌呼吸は11月から4月にかけては土壌が凍結していたためほぼ停止していると考えられたが、夏期には土壌温度が15°C前後まで上昇するため、その値は500 mgCO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> hr<sup>-1</sup>程度まで上昇した。土壌呼吸速度とその測定時の土壌温度との関係式から土壌温度データを用いて土壌呼吸速度の季節変化を推定した結果、年間土壌呼吸の推定値は4.5 tC ha<sup>-1</sup> yr<sup>-1</sup>と北方林としては高い値であった。リターバッグ法によるA<sub>0</sub>層におけるリターの消失率は17.6 % yr<sup>-1</sup>と高かったが、落葉枝量とA<sub>0</sub>層蓄積量の比からA<sub>0</sub>層における消失率を求めた場合は11.6 % yr<sup>-1</sup>となり、リターバッグ法での推定値は過大評価の可能性があった。

これらの結果をコンパートメントモデルで解析し、同地域のクロトウヒ林(Nakane et al., 1997)<sup>4)</sup>と比較した場合、炭素の循環形態がかなり異なっていることがわかった。トウヒ林は立木密度が3700~2400本 ha<sup>-1</sup>と高く林内も暗く、林床は厚いコケ類の層で覆われていた。そのコケ層の下のA<sub>0</sub>層には落葉枝の他にコケ、細根のリターが分解されずに残っており、相対的にA<sub>0</sub>層(24~42 tC ha<sup>-1</sup>)や土壌腐植(31~58 tC ha<sup>-1</sup>)の蓄積量が大きく、分解率も低い(A<sub>0</sub>層:6.3~2.8、土壌腐植:0.45~0.2 % yr<sup>-1</sup>)ことが特徴であ

った。また、地下水位が高いことが土壤温度の上昇を抑え、分解を遅くしている原因と考えられた(図2)。

これに対してジャックパイン林では、砂質で乾燥した土壤に加え、立木密度が低いため林床への直達日射量が多く、夏期に土壤温度が上昇し易い。そのため、A<sub>0</sub>層と土壤腐植の分解が速い(それぞれ、8.3、0.8 % yr<sup>-1</sup>) ことにより、土壤中の有機物の蓄積も少ない(A<sub>0</sub>層: 8.7、土壤腐植: 20 tC ha<sup>-1</sup>) と考えられた。すなわち、ジャックパイン林は土壤呼吸速度と根の呼吸速度が高く、土壤表層に土壤炭素をより集中した、比較的炭素循環の速い森林であることが示唆された。このことは、温暖化の影響をより受けやすい森林タイプであることを意味する。

## 2) 温度環境の異なるトウヒ林の植生の種組成、構造及び現存量の比較

Candle Lake では、樹高 8 ~ 15m ほどの *P.mariana* で林冠が構成されていたのに対し、Southend の林冠は樹高 5 ~ 10m 程度の本木で構成されており、*Pinus banksiana* や *Larix laricina* が 20% 程度加わっていた。Southend では樹高 5m 以下の低木や実生が多いことも特徴的であった(図3)。樹高 1.3m 以下の低木・実生には、*P.mariana* 以外に *Salix humilis* や *Betula pumila* 等が観察されたが、生育する種は調査区ごとに異なっていた。地上部現存量は Candle Lake で 88 t ha<sup>-1</sup>、102 t ha<sup>-1</sup>、Southend で 43 t ha<sup>-1</sup>、51 t ha<sup>-1</sup> と推定され、Southend は樹高の低い個体が多く、地上部現存量も少なかった。胸高直径(D)に対する樹高(H)の割合を 2 調査地間で比較すると、Candle Lake よりも Southend で低い傾向があった(図4)。このことから、Candle Lake と Southend の林分構造の差異は、単に林齢の違いから生じたものではなく、生育環境が異なっているためという可能性が示唆された。

97年8月から翌年8月の1年間の平均 A<sub>0</sub> 層温度はどちらも 2.8 °C 前後と差がなかったが、平均気温は Candle Lake が 1.6 °C、Southend が -0.5 °C、土壤 10cm 深の温度は Candle Lake が 2.6 °C、Southend が 1.3 °C と、Southend の方が 1.0 ~ 1.3 °C 程低かった。また寒さの示数にして 20 °C もの差があった。冬期、土壤が凍結している間、根は水を吸収することが出来ないため光合成をほとんど行えず成長は停止していると思われる。この 2 調査地間の土壤凍結期間は、Candle Lake ではほぼ 5 ヶ月、Southend では約 6 ヶ月半に及んでいた。凍結し始める時期はほぼ同時であるが、融け始める時期が Southend では約 1 ヶ月遅く、成長可能な期間が短いことがわかった(図5)。夏の短い北方林においては、この 1 ヶ月の差が樹木の成長に大きく影響していると思われ、2 調査地間の林分構造の差異は温度環境、特に土壤の凍結期間の差によるものではないかと推察された。

相対照度を求めた結果、森林に降り注ぐ光のうち林床に到達する光は、Candle Lake では 20 % 弱であるのに対し、Southend では 40% と明るかった。林冠開度の各調査区の平均値は、Candle Lake で 33.3%、22.8%、Southend で 40.9%、34.7% であり、全体的に Southend の林床が明るく、林分の違いを反映した結果であると思われる。また林冠開度の大きな調査区ほど、*P.mariana* の実生が多く観察される傾向があった。

北方林の南限に位置する Candle Lake では、低木・実生が少ないばかりでなく、*P.mariana* にとって代わるような高木種が存在しないことから、温暖化といった急激な環境変動が起こった場合、もはや森林が成立しなくなる可能性が示された。

### 3) トウヒ林の光合成特性

高層木の層別に測定された光-光合成曲線は、底部→側部→頂部の順に光飽和時の純光合成速度（最大値）は高くなり、逆に光補償点は低くなる傾向が両域で明確に見られた。ただ、頂部の光合成最大値は南限域の Candle Lake(10 ~ 11mmolCO<sub>2</sub>:m<sup>2</sup>:s<sup>-1</sup>)で、北域の South-end(7 ~ 8)より高かった (図 6)。このことは、南限域での高層木の成長が良いことと密接に関連している可能性がある。両域のこの差異は気孔コンダクタンスや葉中の含水率に有意な差異が無いことから、生育温度環境の違いが影響していると思われる。一方、低層木においては、両域とも層別の光-光合成曲線に明瞭な差異は見られず、等しく光飽和時の光合成速度は高層木と比較して低い(4 ~ 8mmolCO<sub>2</sub>:m<sup>2</sup>:s<sup>-1</sup>)(図 6)。低層木の樹齢が必ずしも若いわけではなく、地下水位の高さと樹高の低下（伸長抑制）との関連が示唆（小川ら 1999<sup>5)</sup>）されているが、これを光合成機能の面から裏付けたものと考えられる。

一方、クロトウヒの光合成特性を他樹種と比較すると、この地域で測定された広葉樹(*Populus tremuloides*, *Corylus americana*)の光飽和時の光合成速度(4 ~ 12mmolCO<sub>2</sub>:m<sup>2</sup>:s<sup>-1</sup>)と比較して、黒トウヒの光合成能は遜色なく、しかも成育期間中(6 ~ 9月)ほぼ安定している(Meddleton et al. 1997<sup>6)</sup>)。また、針葉樹の白トウヒ(*Picea glauca*)(8 ~ 10)とほぼ同等でジャックパイン(*Pinus banksiana*)(4 ~ 5)(Meddleton et al.1997<sup>6)</sup>)より高い。これらの比較的すぐれた光合成能がクロトウヒ林の分布を最も広範に優位付けることと関連していよう。

## 5. 引用文献

- 1)IPCC (1990) Climate change. In: the IPCC Scientific Assessment, (eds. Houghton J.T., Jenkins G.J. & Ephraums J.J.), Cambridge University Press, Cambridge, U.K.
- 2)Tans,P.P., Fung,I.Y. & Takahashi, T.(1990). Observational constraints on the global atmospheric CO<sub>2</sub> budget. Science, 247:1431-1438.
- 3)IPCC (1995) Climate change 1994, radiative forcing of climate change and an evaluation of the IPCC IS92 emission scenarios. (eds. Houghton J.T. et al.), Cambridge University Press, New York.
- 4)Nakane K., Kohno T., Horikoshi T. & Nakatsubo T. (1997) Soil carbon cycling in a black spruce (*Picea mariana*) forest in Saskatchewan, Canada. Journal of Geophysics Research, 102 (D24,PAGES 28) : 785-793.
- 5)小川晶子・鈴木雅代・中根周歩・久米篤.(1999)カナダ北方林（クロトウヒ林）の光合成特性. 第46回日生態大会講演要旨
- 6)Meddleton E.M., Sullivan J.H. et al.1977.Seasonal variability in foliar characteristics and physiology for boreal forest species at the five Saskatchewan tower sites during the 1994 Boreal Ecosystem-Atmosphere Study. Journal of Geophysics Research, 102 (D24,PAGES 28) : 831-844.

### [国際共同研究]

日加共同研究の一環としてこの研究を遂行している。また、アメリカ NASA 及びカナダ政府が中心となって進めた国際共同研究プロジェクト"BOREAS"の一環としても行った。

[研究成果の状況]

(論文)

Nakane K., Kohno T., Horikoshi T. & Nakatsubo T. (1997) Soil carbon cycling in a black spruce (*Picea mariana*) forest in Saskatchewan, Canada. *Journal of Geophysics Research*, 102 (D24,PAGES 28) : 785-793.

Nakatsubo T., Uchida M., Horikoshi T. & Nakane K.(1997) Comparative study of the mass loss rate of moss litter in boreal and subalpine forests in relation to temperature. *Ecological Research*,12:47-54.

Uchida M., Nakatsubo T., Horikoshi T. & Nakane K.(1998)Contribution of soil micro-organisms to the carbon dynamics in black spruce (*Picea mariana*) forest soil in Canada. *Ecological Research*, 13: 17-26.

中根周歩(1998)CO<sub>2</sub>の森林への吸収. *ペテロテック* 21(10):960-966.

Nakane K. (1999) Quantitative evaluation of sink of atmospheric CO<sub>2</sub> into forest soils from tropics to boreal zone during the past three decades. *Global Ecology and Biogeography Letters*. (in press)

(口頭発表)

高山勉・中根周歩 (1998) カナダ・ジャックパイン(*Pinus Banksiana*)林における土壌炭素循環の研究。日本生態学会第45回大会講演要旨集 p114.

小川晶子・中根周歩・久米篤(1998) 温度環境の異なる、カナダ・クロトウヒ林の植生とその構造の比較。日本生態学会第45回大会講演要旨集 p116.

Nakane K.(1998) Quantitative evaluation of sink of atmospheric CO<sub>2</sub> into forest soils from tropics to boreal zone during the last three decades. *Proceeding of GETE-LUCC Open Science Conference on Global Change, Barcelona*.

Nakane K., Kohno T., Horikoshi T. & Nakatsubo T.(1997) Soil carbon balance in boreal(black spruce) forest stands, Saskatchewan, Canada. *Proceeding of International Workshop "Comparative Studies on CO<sub>2</sub> Fluxes Observed by Towers at Several Forests in the World", Hiroshima*.

小川晶子・久米篤・中根周歩(1999)カナダ・クロトウヒ(*Picea mariana*)林の南限域と北域における植生構造の比較.日本生態学会第46回大会講演要旨集

中根周歩・小川晶子・鈴木雅代・久米篤(1999)カナダ北方林(クロトウヒ林)の光合成特性. 日本生態学会第46回大会講演要旨集

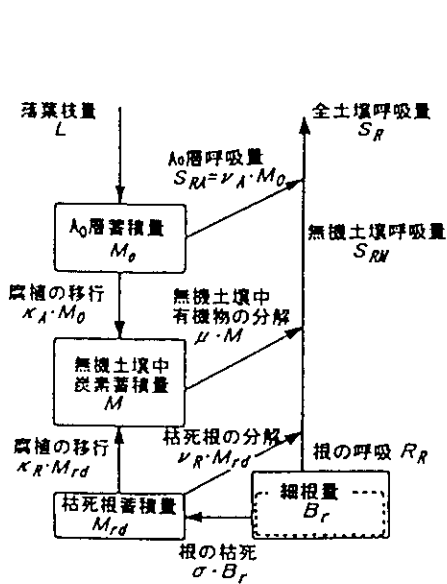
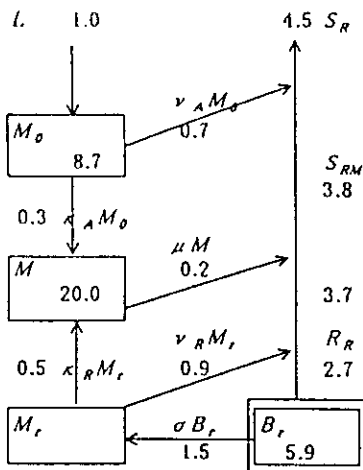


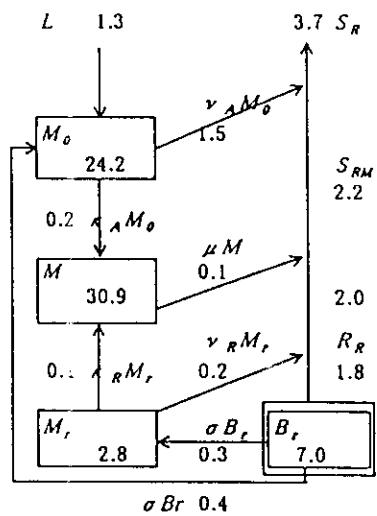
図1. 森林生態系における土壌炭素循環のコンパートメントモデル (中根 1980).

ジャックパイン林 [本研究] (乾燥地)



$\nu_A = 0.083$   
 $\kappa_A = 0.033$   
 $\mu = 0.008$  yr<sup>-1</sup>

クロトウヒ林 [Nakane et al., 1997] (A区, 湿潤地)



$\nu_A = 0.0632$   
 $\kappa_A = 0.0095$   
 $\mu = 0.0045$  yr<sup>-1</sup>

単位は tC ha<sup>-1</sup> (蓄積量)、tC ha<sup>-1</sup> yr<sup>-1</sup> (循環速度)

図2. ジャックパイン林とクロトウヒ林における土壌炭素循環の解析結果.

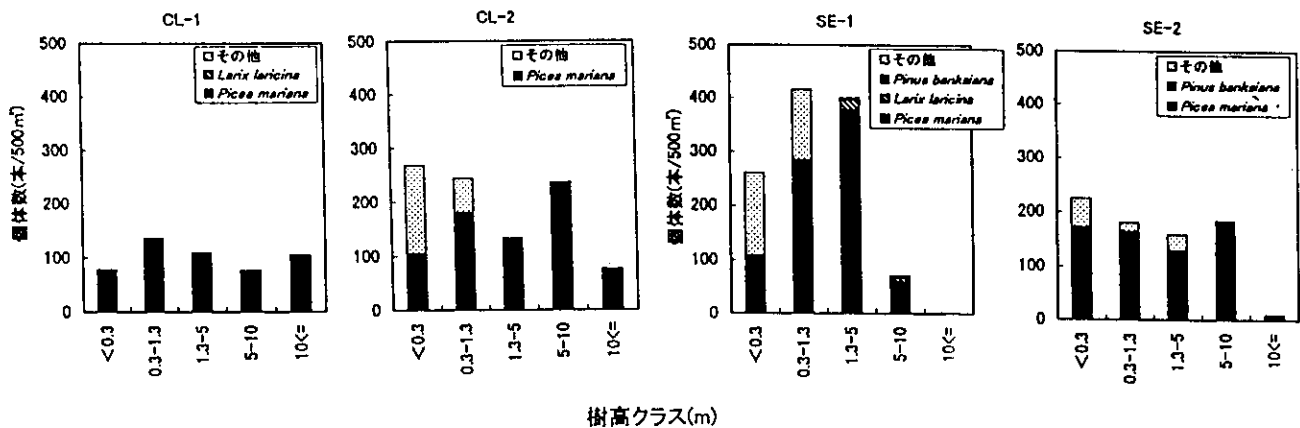


図3. 北方林南域(Candle Lake)と北域(Southend)におけるクロトウヒ林の樹高クラス別個体数.  
CL: Candle Lake, SE: Southend

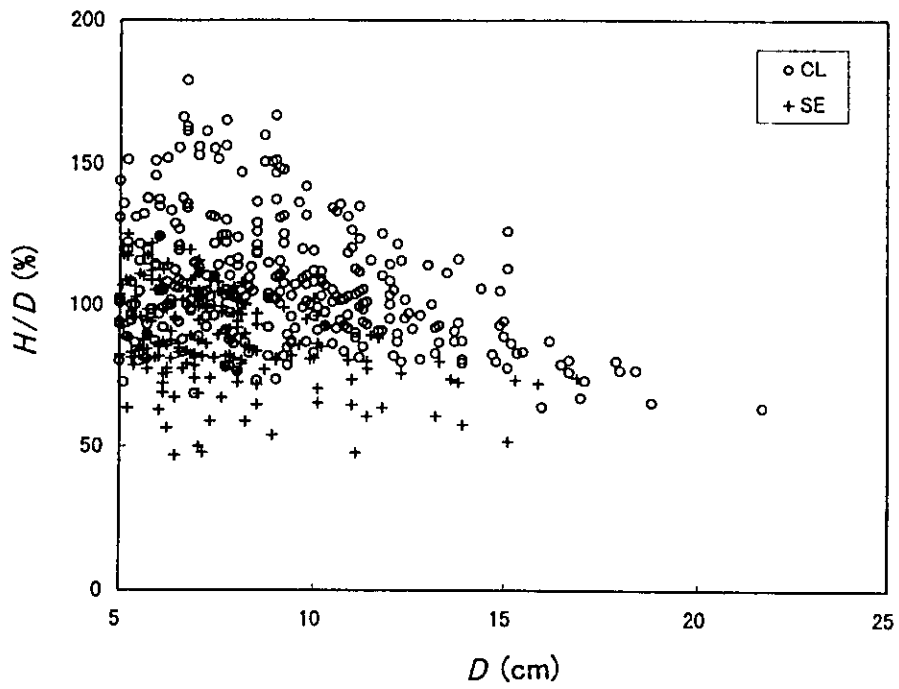


図 4. 北方林南域(Candle Lake)と北域(Southend)におけるクロトウヒ林の胸高直径(D)と樹高(H)との関係. CL : Candle Lake, SE: Southend

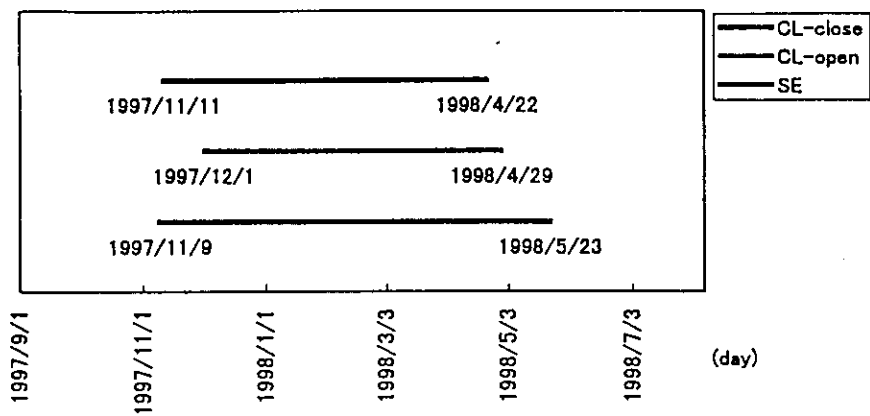


図 5. 北方林南域(Candle Lake)と北域(Southend)におけるクロトウヒ林の土壌凍結期間  
CL : Candle Lake, SE: Southend



Black Spruce  
(新葉, 8月)

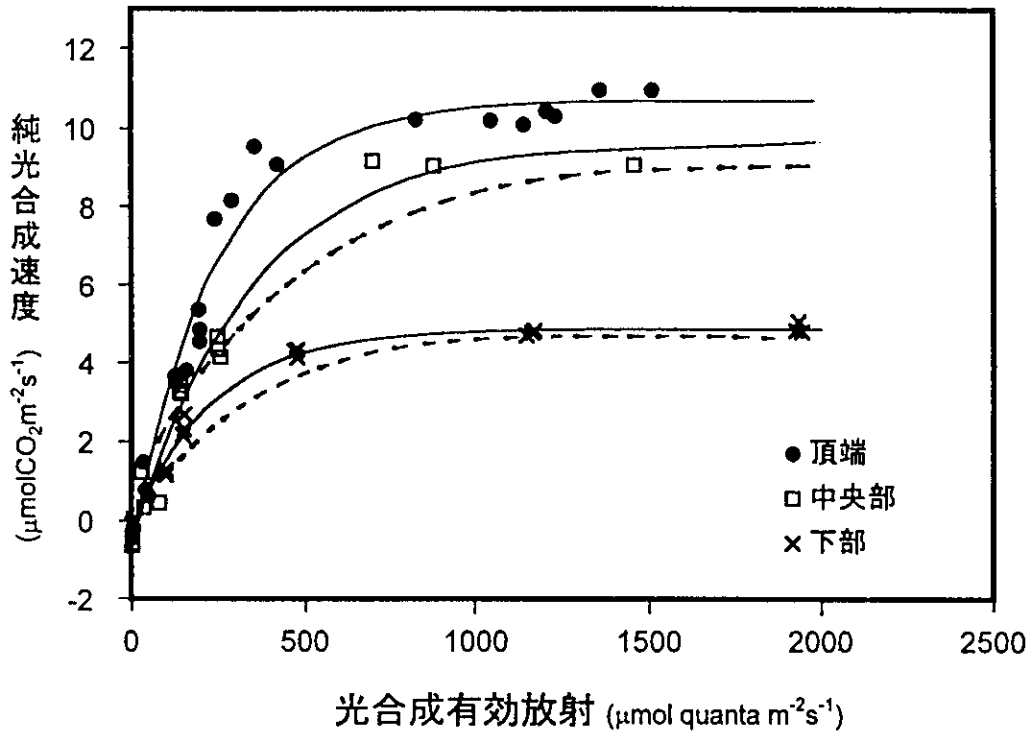


図6. 北方林南域(Candle Lake)と北域(Southend)におけるクロトウヒ林の層別の光-光合成曲線の比較(高層木). 実線: Candle Lake, 破線: Southend (頂部と下部の回帰曲線のみ)