

環境変動と森林施業に伴う針葉樹人工林のCO₂吸収量の変動評価に関する研究(5) 針葉樹林動態モデルによるCO₂固定量の再評価

独立行政法人森林総合研究所

植物生態研究領域 物質生産研究室 千葉幸弘

平成16～20年度合計予算額	121,266千円（全課題分）
（うち、平成20年度当初予算額	21,261千円（全課題分））

[要旨]

針葉樹人工林の炭素固定能に対して影響すると考えられる要因として、温暖化等の環境変動だけではなく間伐等森林管理の効果が考えられる。これらの要因を区別して森林の炭素固定量を評価する「ファクタリングアウト」に関する科学的な根拠を提示することが本課題の目的である。採用したファクタリングアウトのための手順は次の2つである。第1の方法は、林分構造をもとに人工林動態モデルを構成して間伐による林分構造への影響を加味して炭素固定量を評価するものである。第2の方法は、ある林分構造に対して光合成および呼吸の生理的プロセスモデルを適用することによって炭素固定量への環境影響を評価するものである。

間伐施業の効果を組み込んだ人工林成長モデルには、自然間引きに関するモデルも搭載しており、間伐の有無や強度が材積収穫や各器官のバイオマス成長を再現でき、他のサブ課題で得られる分析結果との整合性を検討し、種々の間伐施業による炭素固定量を再現できることが確認された。また葉・枝・幹の相互関係をベースにした樹形モデルを媒介として、各生育段階における葉群や木部表面積等を推定する手法を開発した。光合成や呼吸に関する生理プロセスのパラメータ等は他のサブ課題との連携によって調整し、これらモデルを統合することによって森林の炭素固定量に対する環境応答を評価できるようになり、本研究の目的である森林のCO₂固定量に関するファクタリングアウト手法が開発できた。

様々な間伐施業の違いや気象条件に対する炭素固定の応答特性については、今後さらに集約作業を進めていくことになるが、シミュレーションを通じて現時点で明らかになった知見は次の通りである：林冠の葉群構造（間伐効果を反映）によってCO₂収支は変化するが、気温や相対湿度等の環境変化による林冠光合成への影響はさほど大きくなく、むしろ間伐や林分の発達段階によって変化する林分構造や林分密度による炭素固定能への効果のほうが大きいと考えられた。

[キーワード] プロセスモデル、森林構造、間伐効果、環境応答、ファクタリングアウト

1. はじめに

森林における光合成量は葉量そのものに依存するだけではなく、効率的な光合成を実現させるために葉群の空間構造に対しても適応的に変化する。またCO₂を放出する各器官の呼吸消費もやはり森林構造によって変化する。したがって、森林のCO₂固定量を評価するためには、樹木による炭素の吸収・放出の仕組みを踏まえた上で、環境要因に対する生理現象の変動等の各プロセス

を定量的に解明しなければならない。また間伐等の人為影響を含めた炭素固定プロセスを解明するためには、森林構造を踏まえた生理的諸過程のスケールアップが必要である。

森林の炭素固定に対する間伐等の森林施業による効果と、環境要因の変化に起因する炭素固定能への影響を分離して評価（ファクタリングアウト）する科学的根拠を提示することが、本研究の目標であり、こうした炭素固定プロセスに関するモデル開発が不可欠である。従来の研究では、森林群落における生理的プロセスの解明とそのパラメタリゼーションについて多くの情報が蓄積されつつあるが^{1,4)}、上述したような森林構造の変動を考慮したモデル開発は不十分であり、個葉レベルの生理プロセスを森林レベルにスケールアップする手法も確立されているとは言い難い。そのため森林の構造的な成り立ちをモデル化するとともに、環境要因による光合成や呼吸などの生理的な働きとを統合的にモデル化することが求められる。

2. 研究目的

針葉樹人工林における炭素固定能の変化を、間伐施業による効果と環境要因による自然効果とに峻別評価（ファクタリングアウト）するため、本課題では間伐施業を伴う人工林成長モデルを開発して、成長に伴う林分構造の変化を記述するモデルを構成し、それに光合成モデルを搭載して環境条件を変数とする林冠光合成のシミュレーションを統合的に実行可能とするモデルの開発を目的とする。

3. 研究方法：ファクタリングアウトの手順

森林における炭素固定量に関与する要因として、自然要因による効果と森林施業などの人為的な効果が考えられるが、両者を区別して炭素固定量を評価する手法（ファクタリングアウト）はまだ確立されていない。本研究では、ファクタリングアウトのための評価手順として以下のような2つのモデル（下記、人工林動態モデルおよび生理的プロセスモデル）によるアプローチを採用した。これら2つのモデルによって推定される炭素の固定量や蓄積量を比較することによって、炭素固定に関する間伐効果と環境変動効果を独立に解析・評価することができる。

（1）人工林動態モデル

植物群落の密度効果に関する研究^{6) 8)}において、植物群落の現存量および個体重は当該群落の個体数密度に強く依存していることを理論的に解明し、同様のメカニズムが森林群落においても成立していることが多くの研究で確認されている^{1) 7) 11) 12)}。こうした一連の研究において、森林の成長過程における個体サイズの増加に伴う自己間引き現象の理論的裏付けも得られるようになるなど、林分密度を媒介とした森林の成長過程のモデル化が可能であることも明らかになっている。

森林群落の動態に関するこのような先行研究をベースに、人工一斉林の林分密度の変化に伴う個体サイズおよびバイオマス等の成長経過をモデル化した⁴⁾。このモデルでは、任意林齢における人工林の林分構造および過去の施業履歴（植栽密度、間伐の頻度と強度）をもとに、それまでの成長経過（樹幹形、個体サイズ、樹冠長、各器官の重量など）および生産構造（各器官の垂直分布等）を復元する。ただし、その計算の前提として最も重要な因子は樹高成長であり、それは各林分の地位を規定するものでもある。このように林分構造の変化に基づいたモデル化によって、

各林齢のバイオマス等が得られるので、成長過程における炭素固定量の変化を推定することができる。

(2) 生理的プロセスモデル

任意の時点における生産構造あるいは樹形情報から、葉群や枝、幹など各器官の空間分布やバイオマスを推定し、それをもとに林分レベルの光合成および呼吸を推定するモデルを構成した。光合成に関しては、個葉光合成の生化学的なプロセスをもとに構成されたFarquharら^{2) 5)}のモデルを採用し、林冠内および季節的に変動するパラメータ (V_{cmax} , J_{max} , R_d など) を解析・整理して、林冠内における光環境に応じた光合成を推計・集約して林冠光合成を推定する。木部呼吸に関しては、枝および幹の表面積ベースの呼吸速度の時間的・空間的変化をパラメータ化して、個体あたりの木部表面積にそれらを乗じて集約して、林分呼吸量を推定する。光合成・呼吸ともに気象データから計算することができるので、任意時点の林分構造等が与えられれば、そのときの林分あたりの光合成量と呼吸量から炭素固定量が計算される。

4. ファクタリングアウトに向けて開発されたモデルの概要

(1) 間伐に伴って変化する林分構造のモデル化

人工一斉林では植栽後林冠が閉鎖するまでの間は、下枝は枯れ上がらないので、各林木個体の生枝下高をほぼゼロと見なすことができる。その後、林冠の閉鎖とともに下枝は徐々に枯れ上がり始め、生枝下高は樹高成長とともに上昇するようになる(図1)。林冠が閉鎖した後も林分密度が一定だと仮定すると、その間の樹冠長はほぼ一定で推移することになる。しかし間伐等によって林冠閉鎖が一旦解除されると、その後、林冠が再び閉鎖するまでの間は、生枝下高は上昇せずにはほぼ一定のまま推移する。そして林冠の再閉鎖に伴って生枝下高が再び上昇し始める。つまり、樹冠長は間伐前よりも長くなった後、ほぼ一定のまま推移するであろう。間伐を伴う人工林の樹冠構造とその動態は、このような成長経過を繰り返すと考えられる。

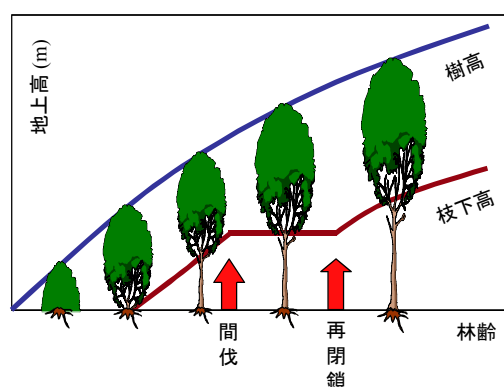


図1 人工林における林冠閉鎖過程と樹冠長
間伐前後に生じる林冠の閉鎖とその解除を
繰り返すことによって、林木の樹冠長は徐々に
増加していく。

林分密度の変化は林木の樹冠構造を変化させる。林分密度によって生育空間が制約されるという意味で、林木の最大樹冠幅が最も林分密度の影響を受けやすい。一方、樹冠の形状は梢端からの深さに対して飽和曲線で近似することができる。そこで樹冠幅 CW と樹冠長 CL (梢端からの深さ) の関係を、次のミッチャーリッヒ式で近似した：

$$CW = CW_0 (1 - \exp(-a / CW_0 * CL))$$

ただし、 a は定数である。 CW_0 は樹冠幅の最大値で、一般には林分密度に依存する。陽樹冠部分は樹齢や林分密度等によらず生育期間を通じて変化しないと見なせるであろう。樹冠下部の陰樹冠は隣接木との物理的接触等のために樹冠幅が増加しなくなり、林冠閉鎖とともに生枝下高は上昇することになる。このようにして樹冠長が変化し、それに連動して個体葉量・枝量が増加するため、林分あたりの成長量が規定されるようになる。

林分密度は間伐による変化だけではなく、林冠閉鎖過程における自然間引きも考慮をする必要があり、特に高密度植栽や間伐強度の緩和に伴う自然間引きの影響は無視できない。植物群落の密度理論やシステム収穫表等で展開される自己間引き過程では林分密度を連続関数として与えているため、現実の林分密度の変化に対応できない。そこで本研究では、林木個体間にみられる樹高などのサイズ依存的な優劣によって枯死個体を発生される方法を採用した。林内の生育条件が比較的均質な人工林であっても、個体成長は遺伝的要因や土地条件等によって徐々に成長差が広がり、林冠を構成する段階で決定的な差が生じ、枯死に至ると考えることができる。具体的には、樹高成長曲線（ここではミッチャーリッヒ式で表現した）の成長係数に個体間差を生じるように設定することによって、植栽後の樹高成長差が徐々に広がる。一方、本モデルでは林分密度に応じて平均生枝下高が推定できる。そこで平均生枝下高よりも樹高が低い個体が枯死するものと見なすと、時間の経過とともに図2に例示したような林分密度の減少経過（自然間引き）が得られる。自然間引き過程は、初期林分密度によっても変化するが、成長係数の平均値やそのばらつきによっても異なる経過をたどる。また最大樹高の影響も受ける。

このように自然間引き過程のモデル化により、間伐間隔を相当長く設定したとしても、その間に生じる自然枯死による本数減少を表現することができる。もちろん無間伐で人工林を存置した場合の成長経過（炭素蓄積量）をシミュレートすることも可能になった。図2に示した本数減少の経過は収穫試験地で得られている現実の状況に近いことも確認できた。

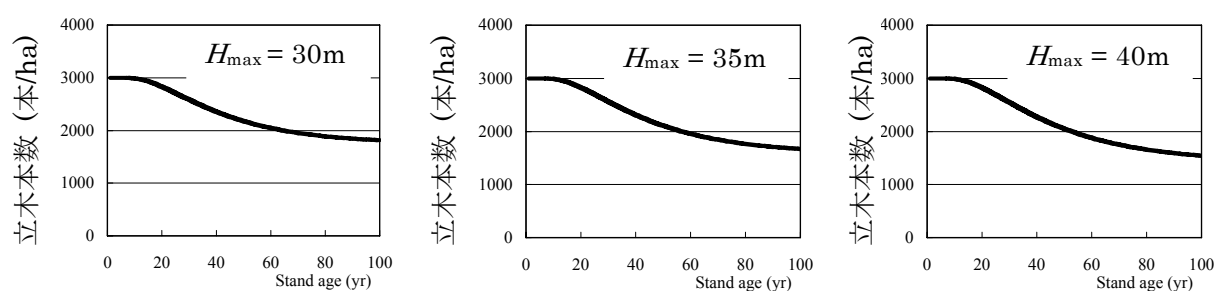


図2 自然間引き過程のシミュレーション

初期林分密度を 3000 本/ha として、立木密度の減少経過をシミュレートした。
最大樹高 H_{\max} (30m, 35m, 40m) が大きいほど立木本数の減少が顕著である。

以上のような林分密度に連動する樹冠構造の変化を考慮して、間伐を伴う森林の成長経過を記載するシミュレーションモデルを構成した。その前提条件は次の通りである。樹高成長は基本的に、土壌中の養水分条件などの立地条件に依存することが知られている。つまり、植栽密度や間伐によって林分密度を変化させた場合でも、樹高成長への影響は小さく、むしろ立地条件による効果の方が強い。したがって、本モデルでは樹高成長に関しては経験的な関数形を当てはめるこ

とはせず、年輪解析等によって得られた樹高成長履歴をそのまま変数として与えた。林木個体に割り当てられる生育空間は、林分密度から平均占有面積を計算して、それに相当する樹冠投影面積を与えるように樹冠幅の上限値を求めた。

このシミュレーションモデルでは、樹冠長によって樹幹形を決定するサブモデル³⁾も同時に組み込んであり、間伐に伴う樹幹形の変化も評価できるようになっている。一般的な間伐施策を実施している国有林の場合と、優良大径材の生産を目的とした吉野林業を事例としたシミュレーション結果から、間伐による林分密度効果を反映した林木の成長経過（胸高直径や生枝下高）がよく再現されることが実測データとの比較で確認された（図3）。

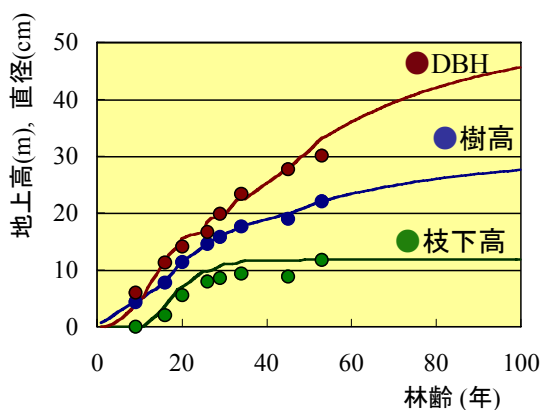


図3 スギ林分における平均個体サイズの成長シミュレーション
一般的な森林施策を採用している国有林を対象とした。実線は計算値である。

このモデルを用いて、同様に、施策履歴が異なる人工林の現存量変化を評価することができる。図4には一般的な施策方法が採用されている国有林のスギ人工林を対象に計算した結果を示した。葉、枝、幹の現存量の推定値が実測値とよく一致していることがわかる。さらに樹冠の動態に伴って発生する枝および葉のリター生産を推定できるようにこのモデルを改良すれば、人工林における純生産速度の経年変化を評価することも可能である。

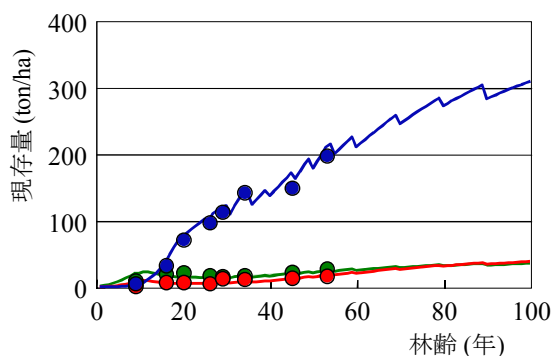


図4 スギ林現存量成長のシミュレーション
国有林のスギ人工林を想定して、初期植栽密度、間伐頻度、間伐強度を与えて計算した。図中の実線は推定値で、●幹、●枝、●葉である。

(2) 樹形と個体サイズによる生産構造の復元手法

林分あたりの光合成量および呼吸量を推定する基礎情報として、葉・枝・幹・根の現存量だけではなく垂直分布等を推定する必要がある。そこで森林群落の成育段階、個体群密度、個体サイズ分布等によって決まる枝および葉の垂直分布（生産構造）を復元する方法を考案した。林木個体の葉量分布は、パイプモデルでも指摘されているように分枝様式に強く依存しており、しかも

樹幹形は林分密度の影響を受けるが、こうした樹形および林分構造のモデルを応用することにより、以下の手順で、個体ごとの枝および葉の垂直分布を推定する。

樹木個体を層別刈取して得られる葉、枝、幹の単位厚さ1 [m]あたりの重量密度[kg/m]の相互関係は(1)式で表現できる^{3) 4)} :

$$dS/dz = 1/b (\Gamma(z)+B(z)+S(z)) \quad (1)$$

ただし、 b は比例定数[m]で、 $\Gamma(z)$ 、 $B(z)$ 、 $S(z)$ はそれぞれ葉、枝、幹の重量密度[kg/m]である。材比重 ρ [kg/m³]を一定とみなすと、 $S(z)$ は樹幹断面積と置き換えても同義であり、その場合(1)式の係数 b は $b \times \rho$ に置き換えられる。今回の伐倒木について、 $b' = b \rho$ として係数 b' の値を検討したところ、胸高周囲長 G とべき乗式で近似できた。ただし、係数 b' [kg/cm²]は、樹幹の単位断面積に加わる荷重に相当する。

樹幹形に関しては、樹幹先端からの距離 z における単位長さあたりの幹の重量密度[kg/m]を $S(z)$ とすると、樹幹重量密度の分布形は次式で表わされる²⁾ :

$$\frac{1}{S(z)} = \frac{1}{S_0 \exp(z/\alpha)} + \frac{1}{S(z_B) \exp\{(z - z_B)/\beta\}} \quad (2)$$

ただし、 S_0 は梢端部の樹幹量密度、 $S(z_B)$ は樹冠基部($z = z_B$)における樹幹量密度、 α と β は定数である。 z_B は樹冠長に相当する。(2)式右辺第1項が梢端部分、第2項が樹冠下の樹幹形を表す。幹の重量密度 $S(z)$ は材の比重 ρ を一定と見なせば、樹幹断面積と見なせる。伐倒木ごとに推定した各係数と個体サイズとの依存関係から、梢端付近の樹幹形状を規定する係数 S_0 および α は、胸高周囲長 G とべき乗式で近似された。一方、生枝下高以下の樹幹形状を規定する β は、樹高 H と指数関数で近似できた :

$$\beta = 2.74 \exp(H/9.39) \quad (3)$$

(2)式第2項の $S(z_B)$ は生枝下高の樹幹断面積に相当するから、これは生枝下周囲長 G_B から推定できる。 G_B は胸高周囲長 G と密接な関係(比例関係に近い)にあった。このように樹幹形モデル(2)式の係数はすべて、個体サイズ(樹高および胸高周囲長)を用いて求めることができる。

樹形に関する以上の定量的解析により、個体サイズから樹幹形が推定できることが確認された。毎木調査で得られる樹高 H および生枝下高 H_B と胸高周囲長 G との関係は単純ロジスティック式で近似される。上述したように、各個体の G および H が与えられれば個体ごとの枝葉量の分布が決定できる。このような手順によって、人工林における全個体の葉量垂直分布を計算し、林分あたりの全器官の垂直分布を復元できる。林木の樹幹形は林分密度や平均樹高に強く依存するので、こうした要因によって林分葉量の垂直分布形が変化すると考えられる。

(3) 光合成プロセスとスケーリング

Farquhar型の光合成プロセスモデルをベースとして、微気象条件を入力することによって、林冠内の個葉光合成を推定する。光合成パラメータ(V_{cmax} , J_{max} , R_d 等)を用いた光合成モデルによって得られる個葉光合成の日変化・季節変化の再現性が良好であることはすでに多くの研究報告および本研究(図5)において確かめられている¹⁾。個葉光合成を個体あるいは林分にスケールアップするためには、林冠内の葉群分布と環境条件(相対光強度 RI 、気温、相対湿度、大気 CO_2 濃度)の相互関係を定式化して、林冠光合成を計算することになる。林冠内では RI 以外の環境要因は階

層に関係なく同じ値を用いた。葉量の垂直分布は上述した林冠構造の復元結果から得られるので、林冠内の RI 分布として適当な分布関数が与えられれば、林冠光合成量を計算することができる。

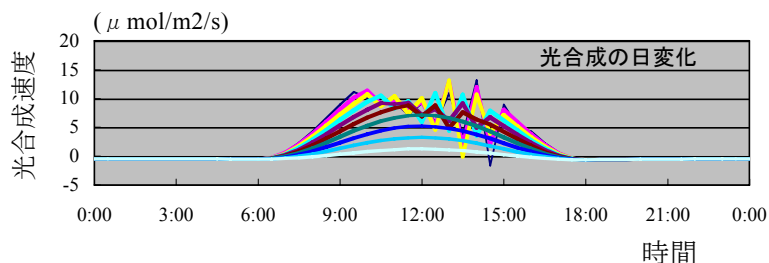


図5 階層の異なる個葉光合成のシミュレーション
同じ気象条件下であっても、上層の個葉ほど水ストレスによる光合成の日中低下が顕著に表れる。

森林に限らず植物群落内部の光環境は、植物自体による入射光の遮蔽によって大きく変化する。林冠内部の相対光強度の変異に関する報告は多くないが、林冠内の光合成速度を推定する上で、光環境は主たる要因である。針葉樹林でも広葉樹林であっても、物理的な現象である光の遮蔽効果は同様なものと考えられる。そこで、コナラ林（27年生、樹高約15m）に設置された観測タワー内で、3次元的に50cm間隔で測定点を設定して相対光強度 RI （全天空写真による開空度で換算した）を調査・解析した。

水平的な階層ごとの平均 RI は、積算葉量 $F(z)$ に対して指数関数的に減少するBeer-Lambert則に従うとされるが、本林分では様相を異にしており、葉面積だけではなく枝・幹による遮蔽効果が大きく関係すると考えられた。林冠層ごとに得られた RI の相対頻度分布は、上層では明るい方に、下層では低い RI に偏った分布形を示し、林冠層によって連続的に変化しているようである（図6）。このように林冠層ごとの個葉の光環境が大きく変化しているため、個葉光合成を計算して林冠レベルにスケーリングする際には、林冠層ごとの RI の相対頻度分布を考慮してシミュレーションに組み込む必要がある。

相対頻度 (%)

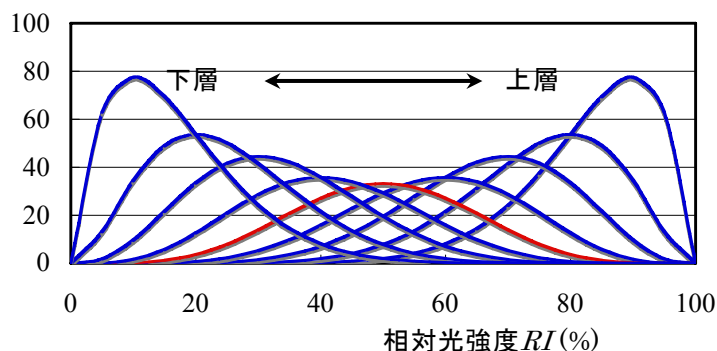


図6 相対光強度 RI の頻度分布の林冠層による変異の模式図
上層から下層にかけて変化する RI 頻度分布を、一例として、単純な数式モデル $F(z) = A z^a (100 - z)^b$ で表現した。ただし、 z は林冠表面からの深さ、 A 、 a 、 b は定数である。

(3) 木部呼吸

枝・幹の表面積をベースとして呼吸量を推定するため、木部表面積の推定法を検討した。ヒノキ、コナラ等数樹種における枝の直径階1mmごとの総延長から、直径階の頻度分布パターンを定式化し、さらに材の比重、樹冠重量等をもとに、樹冠木部の表面積および乾燥重量の推定式が構築できた。また樹冠下の樹幹表面積についても別途推定式を求めた。林内各個体の木部表面積を

推定する際の便宜を考慮して、樹高および胸高直径を変数として樹体全体の木部表面積が推定できるように推定式を調整した。樹高等の林木サイズによって異なるが、枝表面積は幹表面積と同等あるいはその数倍に及ぶことが明らかになった。

ヒノキ、コナラ等の木部呼吸速度の温度依存性を近似式 $R_d = \exp(C - \Delta Ha/R/T_k)$ に当てはめた。ただし、 C はscaling factor、 ΔHa は活性化エネルギー、 R は気体定数、 T_k は気温（絶対温度）である。パラメータ（ C 、 ΔHa ）が気温の季節変化と同調しており、その気温変化を用いた推定式を決定した。木部呼吸速度は温度だけではなく木部成長量にも依存しており、樹冠内の幹の呼吸速度に比べて、樹冠下では幹の直径成長量が低下することがしばしば認められ、この現象と符合して木部呼吸速度も低下する。幹の直径成長は樹幹形に密接に関与していることが明らかになっており、これを加味することによって幹呼吸速度の温度依存性および部位別変化を定量化できるものと考えられる。枝の呼吸速度に関しては、単なる直径等のサイズに依存しているわけではないので、その定量化はより複雑であり、本研究では枝の直径等に関係なく、枝表面積あたりの呼吸速度を一定とみなした。

5 シミュレーションの結果と考察

(1) 間伐施業による炭素蓄積量

自然間引き過程を組み込んだ林分成長モデルによって、間伐強度および間伐間隔を変えて林木の形質や現存量に対してどのような効果があるか検討することができる。様々なケースをシミュレートすることができるが、昨年報告したように、国有林タイプの一般的な間伐様式と比較して、以下に示す間伐パターンを想定した。ただし、いずれの場合も植栽密度として 6000、3000、1500 本/ha を設定して計算した。

CASE-0: 植栽後、一切の間伐を行わない「完全無間伐」

CASE-1: 一般的(国有林型)な間伐施業（50年生以降は間伐率 10%で 10年ごとに実施）

CASE-2: 20年生までは一般的除間伐、その後無間伐

CASE-3: 20年生までは一般的除間伐、その後 10年ごとに弱度間伐(間伐率 10%)

CASE-4: 20年生までは一般的除間伐、その後 20年ごとに強度間伐(間伐率 40%)

CASE-5: 20年生までは一般的除間伐、その後無間伐、50年生で超強度間伐(間伐率 60%)

ここで、「20年生までの一般的な除間伐」とは下刈りおよび除伐に伴う本数減少分に相当する施業を表しており、本数減少の割合は 5年生 2%（下刈期間）、8年生 3%（つる切り・除伐）、13年生 10%（除伐）、17年生 17%（除伐・間伐）とした。

詳細については省略するが、スギ・ヒノキの健全な成長を考えると、年輪幅は最低でも 1mm は必要であり、それ以下になると材質的にも適当ではない。20年生までの初期保育のみを実行してその後の間伐が不十分であると（10年ごとに 10%の弱度間伐程度）、材質的にも強度的にも問題があり、自然枯死や風雪害の危険性が高くなる。粗放な施業（20年間隔で 40%程度の強度間伐）では、間伐直後の直径成長の回復も長続きせず間伐としては不相当であった。当該林分が樹高成長に対する余力があるかどうか十分に考慮した上で、間伐の強度・間隔を設定する必要がある。

これらの CASE について炭素蓄積過程を計算することができる。図 7 は、一般的な間伐パターンの CASE-1 と一切間伐しない CASE-0 とを比較したものである。現存量に占める炭素量は、無間伐林分のほうが確実に大きく、100年生時点で 600 tonC/ha に達するのに対して、通常の間伐林分

では 400 tonC/ha と少ない。間伐の強度や間隔に拘わらず、無間伐林分の方が最終的な炭素蓄積量は大きくなる。一方、成育期間を通じて生じる自然枯死木および間伐木の炭素量を現存量に加算した炭素量を「総炭素蓄積量」として、間伐林分および無間伐林分を比較すると、図 7 から明らかなように、間伐の有無に関わらずほとんど同程度の炭素量が吸収・蓄積されていることが明らかになった。長期間にわたってモニターされている収穫試験地でも、同様の結果が得られており（本研究報告のサブテーマ 4 参照のこと）、このことから本シミュレーションモデルの予測性能は妥当なものと考えられる。

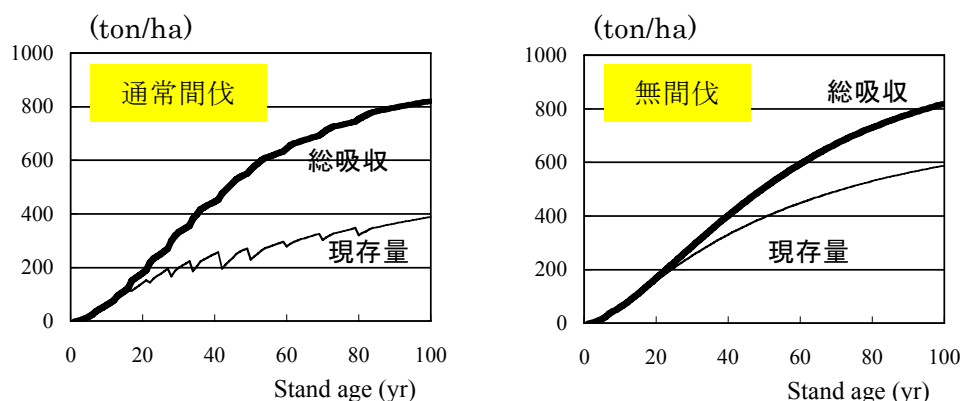


図 7 間伐の有無による林分成長の違い及び総吸収量の比較
一般的な間伐を実施した場合と一切間伐をしない場合における現存量（細線）および間伐量を含めた総吸収量（太線）の経過をシミュレートした。総吸収量は間伐の有無にかかわらずほぼ一致した。

(2) 林冠光合成

林冠光合成モデルによって、林冠層の光条件に応じた単位時間ごとの総光合成速度および葉群呼吸速度が計算できる。シミュレーションには、茨城県つくば市館野の高層気象台の 2006 年気象データ（1 時間ごとの気温、相対湿度、全天日射量）を用い、スギ林分を想定して林冠葉群による光合成と呼吸、枝・幹・根による呼吸について、日変化ならびに季節変化を計算した。剰余生産量（総光合成量と葉群呼吸量の差）が温暖化（平均気温の上昇）と乾燥化（相対湿度の低下）に対してどのように変化するか検討した。

具体的には、上述の気象観測データを用いて、気温もしくは相対湿度の年平均値を増減することによって、気候変動を想定した林冠光合成のシミュレーションを行った。想定した気温変動は、温暖化によって 2006 年の気温が年間を通じて一定温度（0～10℃）上昇するというものである。乾燥化に関しては、2006 年の相対湿度（%）の年平均値を一律に 0～40 ポイント減少させて乾燥化を想定した。シミュレーション結果を図 8 に示す。

気候変動を想定しない場合の剰余生産量は、2006 年の気象データから 38.4 tonC/ha/yr であった。温暖化あるいは乾燥化に伴って剰余生産は、図 8 に示すような変動を示す。剰余生産は平均気温の上昇とともに増加するが、平均気温の上昇 4～5℃を境にして減少に転じる。平均気温が 4℃程度上昇すると剰余生産は最大値 40.7 tonC/ha/yr に達し、現在よりも 6%程度増加する。気温上昇に伴って P_s が最適値を示す現象は、相対湿度を変化させた場合もほぼ同様であり、年間剰余生産量はやや温暖化することで最大値をとるようである。

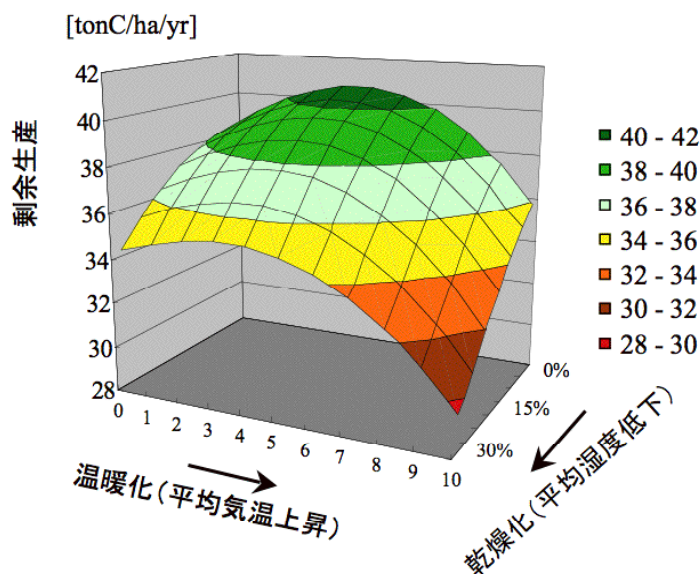


図8 温暖化および乾燥化を想定した林冠光合成シミュレーション
平均気温の上昇（0～10℃）と平均相対湿度の減少（0～30%）を想定して、剰余生産量を推定した。乾燥化せずに4～5℃温暖化すると剰余生産は極大になるが、現状よりも乾燥化が進行すると剰余生産は顕著に減少する。

一方、乾燥化すると剰余生産は確実に減少した。気温の季節変動が現在と変わらないとして、相対湿度が現在よりも平均して20ポイント、30ポイント低下すると、炭素固定量はそれぞれ5%、10%程度減少した。気候変動のひとつとして局地的な乾燥化なども予想されるが、森林の生産力・炭素固定能に関しては、単に温暖化だけではなく相対湿度の変化との相乗効果を考慮する必要がある。ただし、こうした森林の炭素固定能の環境変動による影響は、光合成や葉群呼吸、あるいは木部器官による呼吸などが相互に関係し合っているため、炭素の吸収・放出に関するすべての収支を組み込んだモデルに改良していく必要がある。

(3) ファクタリングアウトに関する検討

森林の炭素固定能に対する間伐効果を判断するためには、言うまでもないことだが、間伐を実施した場合としなかった場合の炭素固定量をそれぞれ推定しなければならない。経験的に知られていることであるが、間伐直後の成長反応はそれほど大きくなく、むしろ数年後に成長が増加（あるいは回復）することが多い。その理由は、間伐によって閉鎖が解除された林冠では、開いた空間を枝葉量が再び修復するのに時間を要し、その後、枝や幹などに炭素が蓄積されることになるため、炭素固定を回復するのに時間的なズレが生じると考えられる。このことは光合成や呼吸による生理的プロセスモデルによる炭素固定量の推定にも影響する。つまり間伐によって林冠閉鎖が解除されたことによって林冠内の光環境が改善されるのだが、間伐によって林分葉量は減少しているため、間伐直後の炭素固定量はむしろ減少することになる。

こうした間伐後の林冠の回復速度は、若齢林ほど速やかであり、林齢とともに減退するのが一般的である。つまり林齢とともに林冠が再開鎖するまでの所要時間が長くなり、あるいは再開鎖

しなくなる。通常の間伐施策が実施されている人工林であれば、林齢とともに間伐が繰り返されるため林分密度が低下し、葉群が存在する樹冠長が長くなることと関係している。今回開発した林分構造モデルによるシミュレーションでも、林齢とともに変化する林冠葉群の分布構造が表現されており（図9）、葉量密度が徐々に低下してくることがわかる。それに対して無間伐の場合には、葉量分布の形状（分布範囲あるいは樹冠長）はほとんど変化することなく、樹高成長とともに上方へ移動するだけである（図9）。

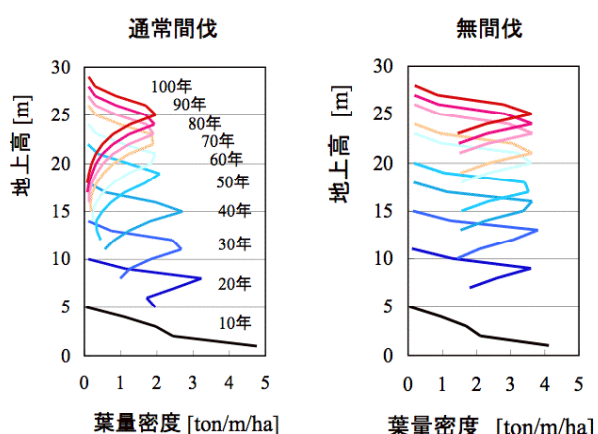


図9 葉群垂直分布の経年変化シミュレーション
国有林型の通常間伐を実施した場合（左）と無間伐で林分密度が一定の場合（右）について、10年ごとの変化を推定した。

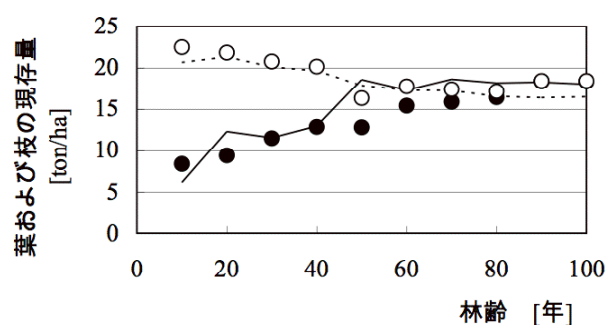


図10 葉および枝の現存量の経年変化
国有林型の通常間伐を実施している林分における葉現存量（○）および枝現存量（●）を計算した。破線および実線はそれぞれ葉および枝の現存量の実測値である。

森林としての炭素固定は総光合成量から呼吸量を減じたものである。総光合成は基本的には林分葉量に応じて決まるものである。林分葉量それ自体は一般的には林齢とともに減少することが、実測値でもシミュレーションでも確認できる（図10）。それに対して呼吸量を左右する木部量は、林齢とともに増加し続ける（図4および図10）。したがって、総光合成量と呼吸量の差し引きで決まる炭素固定量は、林齢とともに減少する。図11は炭素固定量（NPP）の季節変化をシミュレートした一例であるが、夏期の高温で乾燥する条件下ではNPPがマイナスに転じ、林齢が高いほどその傾向が顕著である。無間伐ではその傾向がさらに顕著になり、本数減少が全く見られないような林分では林齢20年以降になると炭素収支がマイナスとなって、林分として存続できなくなる。しかし実際の人工林では、何らかの理由で自然間引きが徐々に進行して立木密度が減少するため、炭素収支が赤字になって林分全体が成長停止することはないようである。おそらく林地の傾斜や個体間の成長差が自然間引きを促進するものと考えられる。

人工林の炭素固定能に対する間伐の影響は、林冠の回復力に大きく依存するが、それはすでに述べたように間伐の強度や頻度などのほかに、立地条件の違いが大きく影響すると考えられる。本モデルによるシミュレーションでも、土地条件に左右される樹高成長パターンを変えた場合には、林齢に伴う炭素固定量の経時変化に影響するだけではなく、間伐後の回復力にも大きな変化が生じた。このようにシミュレーション結果と実際の林分成長に認められる現象とが矛盾しないことから、本研究で開発された森林の炭素固定量に対する人為効果（間伐）と非人為効果（環境

変化)を区別して評価する手法は有効と考えられる。温暖化や乾燥化などの気候変動による炭素固定に対する効果についても、おおむね実際の炭素固定量と合致するシミュレーション結果が得られている。

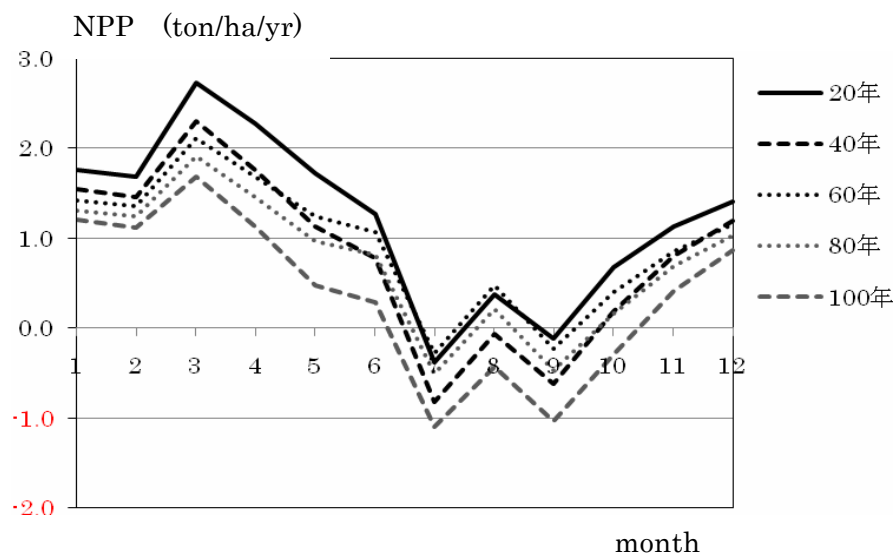


図 11 林齢ごとの炭素固定量(NPP)の季節変化シミュレーション
通常間伐を実施する林分の NPP 季節変化を 20 年ごとにシミュレートした。

任意の気象データを適用することによって林分構造に応じた炭素固定量の時間的変化を予測できるようになったわけであり、逆に、気象条件が変わった場合の炭素固定量を比較検討することが可能と考えられる。シミュレーションの予測性能をさらに確認して、必要に応じた改良が今後必要になると思われるが、そうした一連の検証・改良にあたっては、人工林の収穫試験地のデータを活用できるメリットは非常に大きい。ただ、すべての試験地で必要十分な気象データが継続観測されてきているわけではないので、本プロジェクトでモデルの開発・検証サイトとして設定した比叡山および京都府立大学のヒノキ高齢林分等を今後も活用して、森林の炭素固定に対する間伐施業の効果と環境要因による効果をさらに解明して、森林による炭素固定能の推定精度の向上を図りながら、ファクタリングアウトの実効性を向上させる必要がある。

6. 本研究により得られた成果

人工林における樹形および林分構造に基づいた成長動態モデルが確立され、さらに平均個体のサイズと林分密度を入力することで葉・枝・幹の垂直分布（生産構造）を復元する手法が開発されたことは、森林動態予測だけではなく、森林の管理手法の提示にもきわめて有効な技術である。また本プロジェクトの最終目的であったファクタリングアウトの技術的裏付けとなる光合成および呼吸の生理的な環境応答を定量的に解明して、林分スケールの炭素収支を評価するモデルが確立したことから、温暖化のみならず大気乾燥化をふくめた気候変動が森林群落の動態に及ぼす影響と炭素固定能の変動を予測できるようになった。これにふたつのモデルによる評価手順を併用することによって、立地条件や林齢等の違いを問わず、適正な森林管理のあり方やそれに伴う炭素固定能の評価を総合的に検討することが可能となるであろう。

7. 引用文献

- 1) 安藤貴 (1968) 同齡単純林の密度管理に関する生態学的研究, 林試研報,210, 1-153
- 2) Baldocchi, D.D., K.B. Wilson and L. Gu (2002) How the environment, canopy structure and canopy physiological functioning influence carbon, water and energy fluxes of a temperate broad-leaved deciduous forest-an assessment with the biophysical model CANOAK. *Tree Physiol.* 22: 1065-1077.
- 3) Chiba, Y. (1990) A quantitative analysis of stem form and crown structure: the S-curve and its application. *Tree Physiol.* 7: 169-182.
- 4) Chiba, Y. (2006) Effects of a thinning regime on stand growth in plantation forests using an architectural stand growth model. *Management of natural resources, sustainable development and ecological hazards.* WIT Press, London.
- 5) Farquhar G.D., S. von Ceamerrer (1982) Modelling of photosynthetic response to environment. In *Encyclopedia of plant physiology, New Series, Vol.12B: Physiological Plant Ecology II* (eds O.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond & H. Ziegler), pp. 549-587. Springer-Verlag, Berlin.
- 6) 穂積和夫: 植物の相互作用, 124pp, 共立出版, 1973.
- 7) 菊沢喜八郎 (1977) 広葉樹林施業に関する生態学的研究 (I) 広葉樹林の収量-密度図. 日林北支講, 26, 48-50
- 8) Shinozaki, K. and Kira, T. (1956) Intraspecific competition among higher plants. VII. Logistic theory of the C-D effect. *J. Inst. Polytech. Osaka City Univ.* D7, 35-72
- 9) Shinozaki, K., Yoda, K., Hozumi, K. & Kira, T. (1964) A quantitative analysis of plant form - the pipe model theory. I. Basic analysis. *Jap. J. Ecol.* 14: 97-105
- 10) 森林総合研究所 (1996) 森林長期モニタリングシステム: 収穫試験地の時系列データの収集と整備、44pp.
- 11) 只木良也 (1969) 林分密度管理の基礎と応用. 日本林業技術協会
- 12) Yoda, K. et al. (1963) Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions (Intraspecific competition among higher plants. XI). *J. Biol. Osaka City Univ.* 14, 107-129

[研究成果の発表状況]

(1) 誌上発表 (学術誌)

- ① 千葉幸弘: 第56回日本林学会関東支部大会論文集、151-153 (2005)
「間伐施業に伴って変化する樹冠と樹幹」
- ② 右田千春、千葉幸弘、丹下健: 第56回日本林学会関東支部大会論文集、135-136 (2005)
「コナラ葉群の空間分布構造」
- ③ 千葉幸弘、西上愛、右田千春: 日本森林学会関東支部大会論文集、57, 115-116 (2006)
「樹形と個体サイズ分布から推定される葉群の垂直分布」
- ④ 西上愛、千葉幸弘: 日本森林学会関東支部大会論文集、57, 51-54 (2006)
「航空機レーザースキャナを用いたブナ林の葉面積の推定」
- ⑤ 右田千春、千葉幸弘、丹下健: 日本森林学会関東支部大会論文集、57, 117-118 (2006)
「コナラ林における葉群構造とシュート動態」

- ⑥ Q.Han, M.Araki, Y.Chiba : *Photosynthetica*, 44, 523-529 (2006)
“Acclimation in leaf photosynthesis and associated nitrogen reallocation in the photosynthetic apparatus in the year following thinning in a young stand of *Chamaecyparis obtusa*”
 - ⑦ Y.Chiba : Management of natural resources, sustainable development and ecological hazards, WIT PRESS, London, 321-328 (2006)
“Effects of thinning regime on stand growth in plantation forests using a stand growth model”
 - ⑧ 西上愛、千葉幸弘 : 森林資源管理と数理モデル、 6, 11-18 (2007)
「航空機レーザースキャナを用いたブナ林の林冠構造の解析」
 - ⑨ C. Migita, Y.Chiba, T.Tange: *Tree Physiology*, 27, 63-70 (2007)
“Seasonal and Spatial Variations in Leaf Nitrogen Content and Resorption in a *Quercus serrata* Canopy”
 - ⑩ Nishikami, A., Chiba, Y., Awaya, Y., Kakubari, Y. : *Journal of Forest Planning*, 13, 225-232 (2008)
“Analysis of canopy structure in beech (*Fagus crenata*) secondary forest using an airborne laser scanner”
- (2) 口頭発表
- ① Y. Chiba : International Conference Modeling Forest Production, Wien, Austria (2004)
“Production and Carbon Storage of ‘Hanging Litter’ in Forest Stands”
 - ② Y.Chiba: 4th international workshop on functional-structural plant models, France (2004)
“Stem formation derived from ramification in tree architecture”
 - ③ 千葉幸弘、角張嘉孝、西上愛、右田千春 : 第 52 回日本生態学会大会講演 (2005)
「森林の構造と動態が CO2 収支に及ぼす効果」
 - ④ 右田千春、千葉幸弘、韓慶民、毛塚由佳理、丹下健 : 第52回日本生態学会大会講演 (2005)
「コナラ林分における光合成生産のモデル解析」
 - ⑤ 千葉幸弘 : 第53回日本生態学会大会講演 (2006)
「人工林の炭素固定能に対する間伐効果」
 - ⑥ 右田千春、千葉幸弘、丹下健 : 第53回日本生態学会大会講演 (2006)
「コナラ林におけるシュート成長および葉群動態」
 - ⑦ 韓慶民・川崎達郎・千葉幸弘 : 第 117 回日本林学会大会学術講演 (2006)
「間伐に伴う若齢ヒノキ林の光環境変化および光合成順化」
 - ⑧ A.Nishikami, Y.Chiba : *Silvilaser 2006*, Matsuyama, Ehime (2006)
“Estimation of canopy structure in beech (*Fagus crenata*) secondary forests using an Airborn Laser Scanner”
 - ⑨ Y.Chiba : IUFRO Canopy Processes 2006 Workshop, USA (2006)
“Reconstructed canopy profile of beech forest using tree architecture models and tree size distribution”
 - ⑩ 西上愛・千葉幸弘 : 第117回日本森林学会大会講演 (2006)
「航空機レーザースキャナを用いた比叡山ヒノキ林の林分構造の推定」
 - ⑪ 韓慶民・川崎達郎・千葉幸弘 : 第117回日本森林学会大会講演 (2006)

- 「間伐に伴う若齢ヒノキ林の光環境変化および光合成順化」
- ⑫ 千葉幸弘・右田千春：第54回日本生態学会大会講演（2007）
「コナラ林冠内の非同化器官による遮光の効果」
- ⑬ Chiba, Y.: 6th European conference on ecological modelling ECEM '07, Trieste, Italy (2007)
“Simulation model to examine the effects of climate factors on CO₂ uptake in a plantation forest accompanying with thinning practices”
- ⑭ Chiba, Y.: International Scientific Conference "Forest growth and timber quality: crown models and simulation methods for sustainable forest management", Oregon, USA. (2007)
“Simulation of density effects on tree growth and stem form in plantation forests using stand growth model”
- ⑮ 千葉幸弘：第118回日本森林学会大会講演（2007）
「ヴァーチャル森林を利用した林分改変効果の判定モデル」
- ⑯ 千葉幸弘：第119回日本森林学会大会講演（2008）
「環境要因および森林施業が炭素固定能に及ぼす効果」
- ⑰ 右田千春・千葉幸弘：第119回日本森林学会大会講演(2008)
「コナラ人工林における物質生産」
- ⑱ Chiba Y., Migita, C., Han, Q.: International conference “Adaptation of forests and forest management to changing climate with emphasis on forest health: a review of science, policies, and practices”, Umea, Sweden (2008)
“Simulation of photosynthetic production of beech (*Fagus crenata*) trees affected by temperature oscillation amplitude”
- ⑲ Chiba Y.: IUFRO “Evolving challenges and changing expectations for forestry extension and technology transfer: meeting needs of people and forests around the globe”, Canada (2008)
“Simulation approach to effective reformatin of plantation forests”
- ⑳ 千葉幸弘：第60回日本森林学会関東支部大会講演（2008）
「間伐に伴う林冠再開鎖までの所要年数」
- (3) 出願特許
なし
- (4) 受賞等
なし
- (5) 一般への公表・報道等
なし
- (6) その他成果の普及、政策的な寄与・貢献について
- ・京都議定書第2約束期間以降の同様な国際的な取り組みに対して、森林を巡る炭素収支モデルを用いて炭素固定機能とその制御に関わる温暖化対策の施策に寄与する。
 - ・人工林管理における森林施業による成長予測シミュレーションモデルとして、施業効果の判定による森林施業指針策定への活用、長期成長予測による森林資源計画に利用できる。
 - ・今後、学会発表や行政機関への情報提供等を通じ、成果の広報・普及に努める。