

B-4 森林の二酸化炭素吸収の評価手法確立のための大気・森林相互作用に関する研究

(2) 森林生態系炭素循環の観測とそのモデル化

経済産業省資源環境技術総合研究所

首席研究官

山本 晋

環境影響予測部 大気環境予測研究室 近藤裕昭・村山昌平・兼保直樹
三枝信子

環境省国立環境研究所

| | | |
|------------------|----------|----------------|
| 生物圏環境部 | 環境微生物研究室 | 広木幹也 |
| | 生態系機構研究室 | 宇田川弘勝 |
| 地球環境研究センター | | 中台利枝 |
| 北海道大学 農学部 | | 小池良孝 |
| 岐阜大学 流域環境研究センター | | 小泉 博 |
| 広島大学大学院 生物圏科学研究所 | | 中根周歩・李 美善・林 明姫 |

平成11～12年度合計予算額 47,590千円

(うち平成12年度予算額 23,779千円)

[要旨]

本研究では透明かつ検証可能な炭素吸収量評価の方法を確立する事を目的として、野外観測に基づく森林生態系炭素収支モデルの構築を試みた。具体的には苫小牧国有林のカラマツ人工林にフラックスサイトとエコロジカルリサーチサイトが設定され、40mと25mの観測タワーが設置された。このサイトにおいて、資源環境研と国立環境研が北海道大、岐阜大、広島大との共同で大気と森林生態系の二酸化炭素フラックス、光合成生産や呼吸過程、土壤呼吸過程の詳細を調べ、炭素収支モデルを構築した。

(1) 苫小牧フラックスリサーチサイトでの測定

北海道苫小牧国有林に設営した苫小牧フラックスリサーチサイト（カラマツ林）において、フラックスネットの標準的な測定手法である渦相関法（closed-path 方式）によって、CO₂・水蒸気・顯熱フラックスの連続観測を行った。2000年7月から2001年6月まで連続測定を行った結果、カラマツの落葉や展葉に伴う樹冠上CO₂・H₂Oフラックスの季節変化が明瞭に観測された。また、中国黒竜江省の東北林業大学のタワー観測サイトを調査し、フラックス共同観測の可能性について協議し、研究計画を立てた。

(2) 苫小牧タワーサイトでの光合成・呼吸測定

カラマツ人工林の樹冠部位に到達する足場を設け、その光合成速度と呼吸速度を追跡した。これによつて非破壊で酵素活性を推定し、植物光合成・呼吸過程モデル化のための生理的パラメータを算出した。光合成能力が高いはずの日中に、短枝葉では光合成速度が低下した。これはカラマツ属の樹木の水ストレスに対する反応性が高く生育地が苫小牧の水はけのよい未成熟火山灰土壌であることから、容易に水ストレスを受けていたと推察される。気孔制限の日変化と、カルボキシレーション効率の日変化から、短枝葉の日中における光合成速度の大幅な低下は気孔制限よりもカルボキシレーション効率の低下が原因と考えられる。さらに光阻害と関係して電子伝達系についても評価する必要がある。

長枝葉では短枝葉に比較して日中に明瞭な光合成速度の低下が見られなかった。また、長枝葉は陽光にさらされる位置にあるため高い気孔の調節機能を持ち、これに対して短枝葉はやや日陰におかれるため、弱光を利用するため高い気孔コンダクタンスを持つと考えられる。

(3) 土壌呼吸測定手法の改良と土壌呼吸特性の解明

異なる2種類のオープントップチャンバー法について検討を行った。一つは、安価なセンサーを使用した傾度法に基づくもので、他の一つはFang & Moncrieff(1998)を基にしたもの(OTC法)、従来型の通気法(OF法)と比較して、測定値が風速の影響を受け、1.5m/s以上の風速のもとでは、CO₂フラックスを過小評価する可能性が示された。苫小牧のカラマツ林での土壌呼吸速度の面的バラツキを検討し、必要測定点数を求めた。また、同じカラマツ林内の9地点で土壌呼吸速度(OTC法およびOF法)と土壌中の有機物および微生物バイオマス量を測定した結果、場所によって有機物の集積状況に大きな差があり、土壌呼吸速度との間に関連があると推定した。

(4) 冷温帯落葉広葉樹林の炭素収支モデルの構築とカラマツ林生態系炭素収支との比較

岐阜県高山市の冷温帯落葉樹林(ダケカバ、ミズナラ林)において土壌呼吸速度の日変化・季節変化の測定を行い、生態学的測定手法の結果と合わせてCO₂の循環と収支を計測し、冷温帯落葉広葉樹林の生態系純生産量を明らかにした。土壌及び雪面からのCO₂放出量と地表面温度の関係式を用いて、各年毎の炭素フラックス量を推定したところ、それぞれ6.03、5.78、5.03 ton C ha⁻¹ yr⁻¹の値を示し、年により10~20%の変動が認められた。次に、森林生態系純生産量(NEP)の推定を試みた。純一次生産量(NPP)は、樹木による固定量2.89 ton C ha⁻¹ yr⁻¹にすでに推定した林床のクマイザサの固定量1.18 ton C ha⁻¹ yr⁻¹を加えることにより、4.07 ton C ha⁻¹ yr⁻¹と推定された。さらに、土壌呼吸量(SR)は3年間の値を平均して5.61 ton C ha⁻¹ yr⁻¹と見積もられた。NEPを推定するためには、さらに根の呼吸量(RR)を明らかにする必要がある。森林生態系の土壌呼吸量に占める地下器官の呼吸量の割合の既存の研究から、RRの推定値は2.57 ton C ha⁻¹ yr⁻¹、土壌微生物・動物の呼吸量(HR)は3.04 ton C ha⁻¹ yr⁻¹となり、この森林のNEPは1.03 ton C ha⁻¹ yr⁻¹と見積もられた。今後、この結果とデータの整いつつある北海道苫小牧市苫小牧国有林カラマツサイトでの炭素収支との比較を行う。

[キーワード] カラマツ林、炭素収支モデル、CO₂フラックス、光合成活性、土壌呼吸、純一次生産

1. 序

1997年12月の京都における気候変動枠組条約第3回締約国会議(COP3)の決議をうけて、人間活動に伴うCO₂放出量の削減およびその固定・吸収量の増大のための対策技術の定量的評価が緊急の課題となっている。なかでも、炭素固定・吸収における森林生態系の役割の定量的評価が重要な課題となっているが、未だ確立されていないのが現状である。その理由は、総合的な研究が少ないとすると研究手法の標準化が遅れていることがある。すなわち、①今までの研究は生態系の一部分を対象とすることが多く、森林を一つのシステムとして捉え、総合的に評価した研究が少なかったこと、さらに②測定手法の標準化が十分になされなかつたため、得られた結果を相互に比較することが困難であったこと等が考えられる。

このような状況をふまえて、本研究では透明かつ検証可能な炭素吸収量評価の方法を確立する事を目的として、野外観測に基づく森林生態系炭素収支モデルの構築を試みた。具体的には苫小牧国有林のカラマツ人工林にフラックスサイトとエコロジカルリサーチサイトが設定され、40mと25mの観測タワーが設置された。このサイトにおいて、資源環境研と国立環境研が北海道大、岐阜大、広島大との共同で大気と森林

生態系の二酸化炭素フラックス、光合成生産や呼吸過程、土壤呼吸過程の詳細を調べ、炭素収支モデルを検討した。さらに、カラマツサイトで得られた結果を炭素収支観測データの蓄積のある冷温帶落葉広葉樹林（岐阜大学流域環境研究センター高山試験地）における炭素収支結果と比較検討した。

また、林床からのCO₂放出（土壤呼吸）は森林生態系の炭素循環を知る上で重要なプロセスであり、林内の炭素循環を評価し、モデル化するためには連続、自動、多点の測定などが必要である。しかしながらその要件を十分満足する方法は確立されていない。さらに、時・空間的変動の大きい実際の林地での土壤呼吸量の代表値を得て、モデル化を行うには、これらの変動を把握し、それに関わる要因を明らかにして行く必要がある。そのため本研究では土壤呼吸測定手法の改良を図り、北海道苫小牧国有林（フラックスリサーチサイト）と冷温帶落葉広葉樹林（高山試験地）において土壤および土壤呼吸の特性を調査し、これらの変動と相互の関係および樹林種による差異を検討した。

2. 研究目的

森林生態系と大気間のCO₂交換量の日変化、季節変化、経年変化を直接的に観測し、森林生態系光合成生産や呼吸過程の測定結果と併せて、大気-森林間の炭素収支のモデル化を図る。

（1）タワーを用いた微気象学的な手法によるCO₂フラックス観測

渦相関法によって北海道苫小牧市郊外にあるカラマツ人工林（フラックスリサーチサイト）の樹冠上におけるCO₂・水蒸気・顯熱フラックスの連続観測を行い、気象要因の変化や植物・土壤における生物学的反応の変化が森林のCO₂吸収速度に及ぼす影響を求める。また、現在のところ渦相関法は特定の気象条件で系統的な測定誤差を生じるなどの技術的な問題を持っていることから、異なる測定手法(open-path とclosed-path)、異なる測定高度(40 m と22 m)のフラックスを同時に長期間測定することにより、測定法上の問題点を定量的に把握することを合わせて行う。

（2）カラマツ林における光合成生産や呼吸過程の測定

カラマツ人工林において階層別光合成・呼吸速度の測定と非同化部分の呼吸速度の測定を行う。同時に林分レベルの生物季節の観測と葉面積指数の測定、クロロフィル、窒素含量の測定から光合成生産速度の推定を行った。カラマツ属の樹木は地球のCO₂貯蔵庫と呼ばれるユーラシア大陸東部のタイガを構成しており、その高い光合成能力から大気中CO₂の固定の役割が期待されている(Koike et al., 2000)。一般に、高CO₂下で、植物の光合成速度が上昇することが知られており、カラマツ属の樹木についても研究が進んでいる(Koike et al., 2000, 小池他, 1992)。しかし、従来の実験は室内など制御環境で行なわれたものが多く、野外における研究例の中でも、光合成活動が最も盛んな林冠部での測定例は極めて限られている。

将来の温暖化の進行した高CO₂環境下で、林冠部の環境応答能力がどの程度か知ることは重要であり、CO₂濃度と光合成速度の関係を調べることにより、樹木が受ける各種ストレスについての応答評価が可能になる(Farquhar et al., 1982, Sharkey, 1985)。

カラマツ属の樹木は、一斉に開葉する短枝葉と、その後、連続的に成長する長枝葉を持つ(藤本, 1978)。その形態と伸長の仕方から、短枝葉と長枝葉では光の利用の仕方が異なると考えられる。短枝葉は陰葉的な光の利用の仕方、長枝葉は陽葉的な光の利用の仕方を示す。すなわち、樹冠内の位置から長枝葉よりも短枝葉の方が、より弱光を効率よく利用するように配置されている(竹中, 1997)。しかし、生理活性の評価はまだ十分に行われていない。

そこで、本研究では、カラマツ属の樹木の林冠部における光合成能力を気孔コンダクタンスなどの

機能面から評価することを目的に、特に葉内CO₂と光合成速度の関係を測定し、解析を行なった。

(3) 土壌呼吸測定手法の開発と森林生態系の土壌呼吸の特性

土壌表面からのCO₂フラックス（土壌呼吸）の測定方法について検証および改良を行い、測定値の精度・信頼性を高めることを第一の目的とする。第二に、冷温帯の落葉広葉樹林と北海道亜寒帯のカラマツ林を対象にして、土壌呼吸速度の日変化と季節変化を把握するとともに、土壌呼吸速度を規定する環境要因（温度、土壌水分、大気CO₂濃度など）を測定し、両者の関係を明らかにし、土壌呼吸速度の推定モデルを構築することを目的とする。

① 土壌呼吸測定手法の改良

野外での調査研究を開始するに当たり、野外での土壌呼吸量の測定に必要な要件を満たす方法として、原理的に異なる2種類のオープントップチャンバー法(Open Top Chamber : OTC)について室内実験で検討を行った。

② 苫小牧サイトの土壌特性

土壌呼吸量は土壌条件によって左右されることから、北海道苫小牧国有林（苫小牧フラックスリサーチサイト）の土壌調査、特に土壌有機物の集積状況と土壌呼吸の主要な発生源である土壌微生物の分布について調査した。

③ 土壌呼吸速度の面的バラツキ

土壌呼吸データの精度を高めるため、林分内の場所による土壌呼吸速度の変動（土壌呼吸の面的バラツキ）を調べ、必要とされる測定点数を推定することを目的とし、2000年8月下旬、苫小牧サイトにおいて、アルカリ吸収法を用いて土壌呼吸測定を行った。

④ 土壌呼吸速度と変動要因

土壌呼吸量に影響を及ぼす諸要因との関係を明かにする事を目的として、苫小牧サイトにおいて土壌呼吸速度を測定し土壌有機物、土壌微生物量との関係などを解析した。

(4) 冷温帯落葉広葉樹林での炭素収支の評価とカラマツ林生態系炭素収支の比較

森林における炭素の循環経路を図1に模式的に示す。大気中の炭素は、樹木と林床植生の光合成によって総生産として固定され、そのうちの一部が呼吸として消費され大気中にもどっていく。その残りの炭素が純生産として樹木と林床植生に固定される。この固定された炭素の一部は、落葉・落枝・倒木として土壌中の分解者に供給される。さらに一部の植物葉は昆虫等に摂食された後、糞として土壌に供給される。一方、土壌からの炭素の移出は、土壌微生物・動物の呼吸による土壌有機物の分解に伴って起こる。

このように炭素(CO₂)は大気から樹木等に固定され、それから樹木等の呼吸により大気にかえる経路、昆虫等の捕食者に利用された後で大気にかえる経路、そして落葉・落枝等の有機物として土壌に入り、そこから大気にかえる経路から成り立っている。したがって、森林生態系の炭素収支、すなわち、土壌および樹木等への炭素の移入と移出の量的なバランスを評価する上で、樹木等の炭素固定能と呼吸量、土壌中の有機物の無機化速度は重要な要因となっている。

ここでは、苫小牧カラマツ林サイトと並んで炭素収支モデル化に必要な観測データの蓄積が進んでいる高山落葉広葉樹林サイトにおける炭素収支の解析とそのモデル化を行った。今後、この結果と苫小牧サイトの炭素収支結果の比較・サイト間の差異の解析を進める。

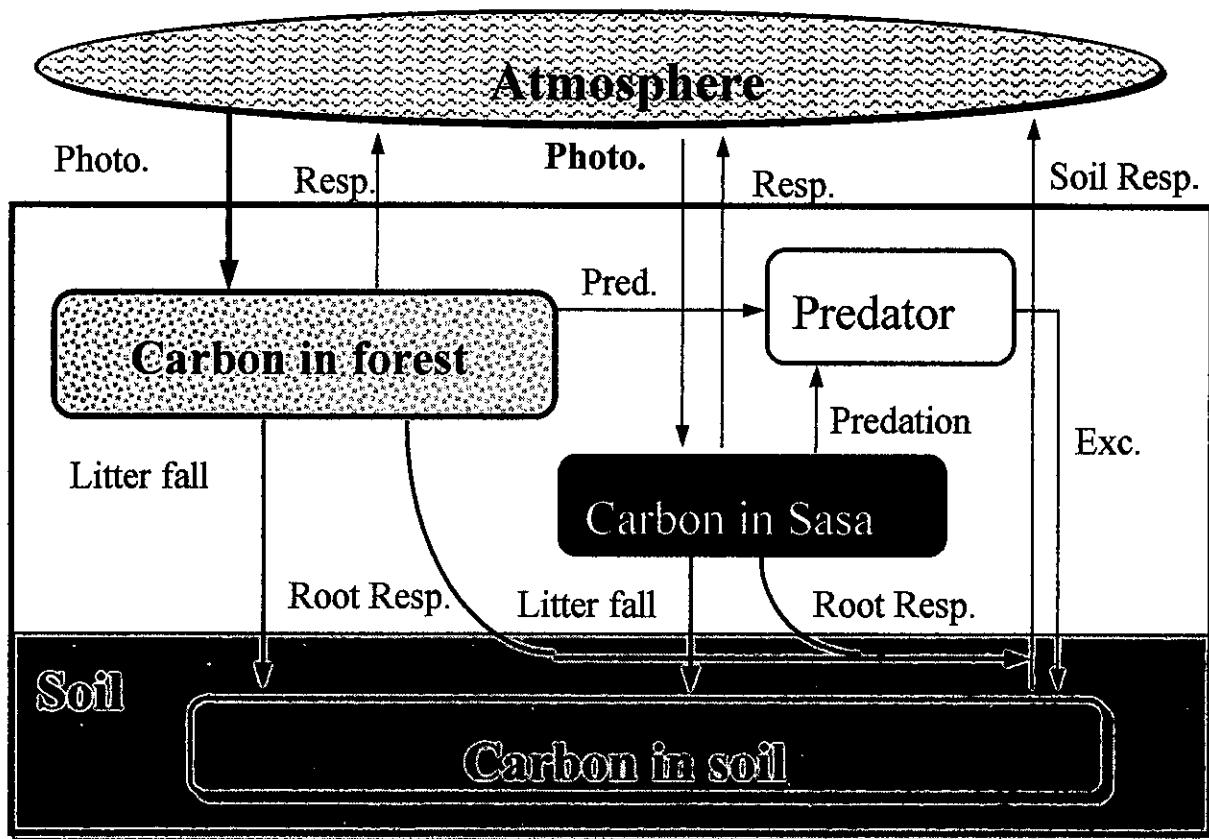


図1. 森林生態系における炭素の循環経路

3. 研究方法

(1) タワーを用いた微気象学的な手法によるCO₂フラックス観測

観測サイトは樹高十数m、樹齢約40年のカラマツ林である（約100 ha、傾斜1~2°）。サイトの周辺も緩傾斜の森林（常緑および落葉林含む）に覆われている。サイトに立てられた高さ40 mの観測用タワーを使用し、closed-path式のフラックス測定装置を高度40 mと22 mに設置して2高度のフラックスを連続測定している（高度22 mの観測装置は、2001年5月に28 mへ変更した）。測定には、超音波風速計(KAIJO、DA-600-3TV)と赤外分析計(LI-COR、LI-6262)を用い、長さ約7 mのチューブを使い分析計に約7 L/minで空気を流している。10 Hzの生データは、データロガー(TEAC、DRM3)に記録している。分析計のスパンをチェックするため、一日一回2種類の標準ガスを流している。さらに超音波風速計の角度補正、リニアトレンド除去、WPL補正、濃度の遅延補正等を施し、30分平均のフラックスを求めている。

なお、フラックス観測に先立ち、その測定法について検討した。渦相関法で二酸化炭素(CO₂)や水蒸気のフラックスを測定する場合、現在のところオープンパス型とクローズドパス型と呼ばれる二つのタイプの赤外分析計が用いられている。オープンパス型の利点は、①チューブやポンプなどを必要とするクローズドパス型に比べて測定装置が簡単である、②CO₂や水蒸気密度と風速との間に時間差がほとんどない、③高周波成分の減衰の影響を無視できる、などである。一方クローズドパス型の利点は、①分析計を温度制御の可能な場所に設置できるため、天候によらず長期間動作が安定、②CO₂について無人で定期的なキャリブレーションが可能、③WPL補正の値が

オープンパス型に比べて小さい、などである。ここでは長期観測に向けて動作の安定性と自動キャリブレーションの利点を持つクローズドパス型の分析計に基づく測定システムを採用し、その周波数応答特性について調べた。

(2) カラマツ林における光合成生産や呼吸過程の測定

かつては C4 植物といわれた光合成速度が高いニホンカラマツの生理機能を苦小牧人工カラマツ林で測定した。カラマツ属は、形態の異なる長枝葉と短枝葉を持つが、この針葉形態別の光合成速度を、足場を用いて 11m の陽樹冠において、その場で測定を実施した。

①調査地：調査地は苦小牧国有林の198林班のニホンカラマツ46年生林分で行った。光合成の測定は林冠アクセス用のタワー(25m)を用い、陽樹冠部で行った。測定は7月の中旬に行なった。なお、短枝葉は5月初旬に開葉し、長枝葉は5月下旬に開葉し7月中旬まで伸長した。

②測定方法：二酸化炭素—光合成速度関係の測定には開放系の同化箱法(LI-6400, LiCor, Nebraska, USA)を用い、飽和光($>1500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)の条件下で行なった。曇天で飽和光が得られない際は、ハロゲンの冷光源(WALZ, Germany)を用い、1500から1700 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の条件で測定した。

CO_2 は高濃度から低濃度へと変化させてA(純光合成速度)- Ci (葉内 CO_2 濃度)関係の測定を実施した。測定が終了した葉は速やかに実験室に持ち帰りゼロックスコピーで投影面積を写し取った後、60°Cで48時間乾燥させ、SLA($\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$)を求めた。葉面積は投影面のみとした。

③ A-Ci曲線：曲線の初期勾配はカルボキシレーション効率(CE: carboxylation efficiency), すなわち炭素固定効率を意味する。傾きが急なほど効率よく CO_2 を固定すると考えられる。一方、 CO_2 飽和時の光合成速度(葉のポテンシャルの光合成速度)はRuBP再生速度に依存する。この値は葉緑体中の無機リンの欠乏によって光合成生産物の転流が妨げられることで低下する(Sharkey, 1985)。また、葉の CO_2 交換は気孔の開度に影響される。すなわち実際のガス交換は気孔の制限(Ls: stomatal limitation)を受け、この値が小さくなるほど気孔による光合成の制限を受けていないと考えられる。Lsは次式から算出できる。

$L_s = (1 - A_i/A_a) \times 100 (\%)$; ここで L_s : 気孔制限、 A_i : 外気の CO_2 濃度での光合成速度の実測値、 A_a : 外気の CO_2 濃度(360ppm付近)での光合成速度(理論値)である(Sharkey, 1985)。

(3) 土壤呼吸測定手法の開発と土壤呼吸特性調査

① 土壤呼吸測定手法の改良

連続測定、自動、多点の測定に適した手法として、異なる2種類のオープントップチャンバー法(Open Top Chamber: OTC)について、室内実験を行った。一つは、傾度法に基づくもので高さ60cmの円筒形チャンバー内の下部から標準ガスを流して、チャンバー内で40cmの間隔の上下2層間で CO_2 濃度の傾度を測定する方法である(図2)。他の一つはFang & Moncrieff(1986)のOTC法を基にしたもので、測定時の環境条件が測定値に及ぼす影響を、温度、湿度および風速を制御できる自然環境シミュレーター施設を用いて検討した。

② 苦小牧サイトの土壤特性

本研究の観測サイトである苦小牧ブラックシリサーチサイト内で土壤の断面調査を行つ

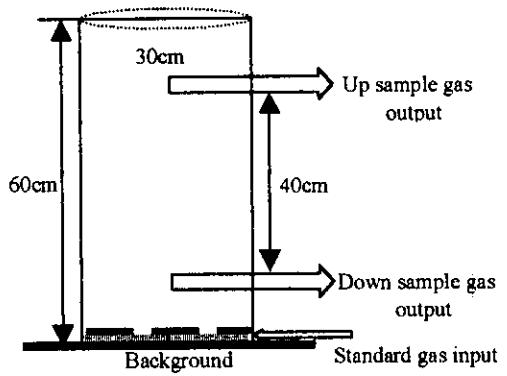


図2. オープントップチャンバー法
(Open Top Chamber : OTC) の模式図

た(2000年10月30日、11月1日)。調査地点はエコタワーの北、約50mの地点で、調査項目は、土壤断面観察に基づく土壤層位の記載と土壤型の特定、各層位の炭素量、窒素量、根量、微生物バイオマス量などである。

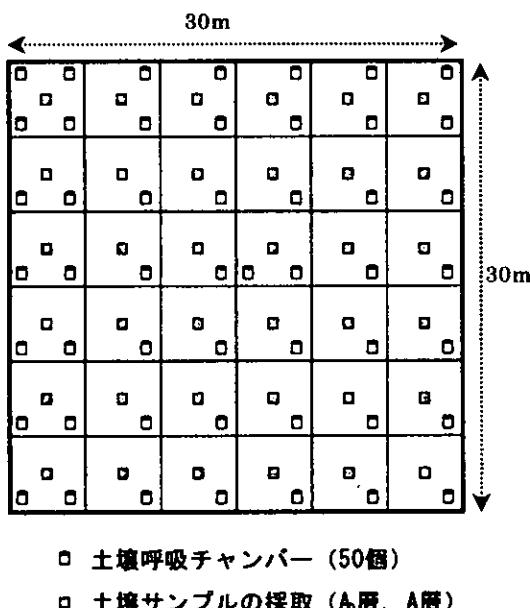
炭素量、窒素量は各層位から採取した土壤を風乾、粉碎後、元素分析計(スミグラフ)により測定した。採取した湿润土壤を、2mmの篩上でリター、礫、植物根を目視で分離し、篩上に残ったリターおよび篩を通過した土壤画分について微生物バイオマスの測定などを行った。微生物バイオマスはクロロホルム蒸抽出法により抽出される可溶性有機炭素に係数2.64(土壤微生物研究会 1992)を乗したものバイオマスCとした。

③ 土壤呼吸速度の面的バラツキ

ブラックスリサーチサイト内の林床に約30×30mの調査区を設置し、さらに36小調査区(5×5m)に分けて、50個のアルカリ吸収法用チャンバー(直径12.6cm、高さ23cm)を配置した(図2)。調査区内のカラマツ(林齢約40年)の立木密度は689本/haであった(表1)。土壤呼吸はアルカリ吸収法(スポンジ法: Kirita 1971)を用いて24時間の測定を2回行った(2000年8月28日及び30日)。また、地表の有機物からなるA₀層とその下の黒色土壤層(A層)の土壤サンプルを採取し(8月29日)、土壤含水比を求めた。

④ 土壤呼吸速度と変動要因

土壤呼吸速度の測定はエコタワーから20mの範囲内にチャンバーを9地点設置し、2000年8月～11月にかけておよそ毎月一回の測定を行った。測定法には通気法とOTC法(上部開放型チャンバー)の二つの方法を併用し、同時に温度(サーミスタ)および土壤水分(TDR)を測定した。また、11月には土壤の有機物の蓄積量および微生物量と土壤呼吸量との関係を解析するために、土壤呼吸測定点9地点の近傍で土壤コアを採取し、有機物およびバイオマスが集積している黒色の土壤層(A層)の厚さとその中の微生物バイオマス量を測定した。



□ 土壤呼吸チャンバー(50個)

○ 土壤サンプルの採取(A₀層、A層)

図3. 調査区の概要

表1. 本調査区における胸高直径(DBH)
毎の立木の密度(/900 m²)

| DBH(cm) | カラマツ | 広葉樹 |
|---------|------|-----|
| 0~5 | 1本 | 1本 |
| 5~10 | 1本 | 5本 |
| 10~15 | 9本 | 4本 |
| 15~20 | 19本 | 2本 |
| 20~25 | 24本 | |
| 25~30 | 8本 | |
| Total | 62本 | 12本 |

(4) 冷温帯落葉広葉樹林の炭素収支の測定

①樹木による炭素固定量

1993年に冷温帯落葉広葉樹林内（岐阜大学流域環境研究センター高山試験地、 $36^{\circ}30'N$, $137^{\circ}26'E$ 、標高1430m）に調査区を設定し、調査区内の毎木調査を行った。樹高1.3m以上の全ての樹木について種類、胸高直径、樹高を測定した。また17本の試料木について抜木調査を行い、胸高直径、器官別重量を測定するとともに樹幹解析を行った。なお、伐木調査は落葉が終了した秋期に行われたため、葉の生産量はリタートラップで測定した全落葉量をもとに推定した。さらに、7本の試料木について地下部を含めたサンプリングを行い、根の現存量と胸高直径との関係を求めた。

調査区内に14個のリタートラップ（1m×1m）をランダムに設置し、落葉・落枝量の推定を行った。さらに、立ち枯れた樹木の量については毎木調査により推定した。

②土壤からの炭素放出量

1994年12月から1995年12月までの13ヶ月間にわたり、調査地の土壤表面および雪面からのCO₂のフラックスを測定した。フラックスの測定は約1ヶ月間隔で、赤外線ガス分析装置を用いた通気法(Nakadai et al., 1996)を行った。同時に気温および地表面温度を測定し、CO₂フラックスとそれぞれの環境要因との関係を解析した。

4. 結果・考察

4. 1 タワーを用いた微気象学的な手法によるCO₂フラックス観測

2000年7月、フラックス長期観測に先立ってopen-path式CO₂・H₂O変動計(LI-COR、LI-7500)を使って、高度40mにおいてclosed式のフラックス測定装置と周波数応答特性の比較を行った。その結果、closedの高周波成分に一部欠損があるものの、低周波領域においてはほぼ良好な一致を確認した。

2000年7月から2001年6月までの観測の結果、カラマツの落葉・展葉に伴って、樹冠上CO₂・H₂Oフラックスに明瞭な季節変化が観測された。図4に2000年8月～2001年6月に観測された光量子密度(PPFD)、気温、高度22mのCO₂と水蒸気フラックスを示す(30分平均)。8～9月のCO₂フラックスは、日中下向き(吸収)、夜間上向き(放出)の大きな日変化振幅を示した。10月中旬以降、カラマツの落葉に伴い振幅は急減した。11月後半以降の厳冬期にもCO₂と水蒸気の微弱な放出が観測された。5月からカラマツの展葉に伴って再び強い下向き(吸収)のフラックスが観測されている。

フラックス観測値は測定高度、測定手法および補正方法によって異なることが予想されるものの、高度22mにおけるclosed方式の測定結果によると、日中のCO₂吸収量は6月上旬に最大(約 $25\text{ }\mu\text{mol/m}^2/\text{s}$)となり、夜間のCO₂放出量は8月中旬に最大(約 $15\sim20\text{ }\mu\text{mol/m}^2/\text{s}$)となった。

次に、図5に2000年8月から2001年5月までのCO₂吸収量(下向きflux、30分平均)と光量子密度(PPFD)の関係を示す。2000年8月、弱光の条件下では光の増加とともにCO₂吸収量は増加するが、PPFD>1000 $\mu\text{mol/m}^2/\text{s}$ の強光条件下では光の増加とともに吸収量は減少する傾向が表れた。光の増加に伴ってCO₂吸収量が減少した原因には、温度の上昇に伴う土壤や植物の呼吸量増加、飽差の増加に伴う気孔開度の低下、温度と光の増加に伴う

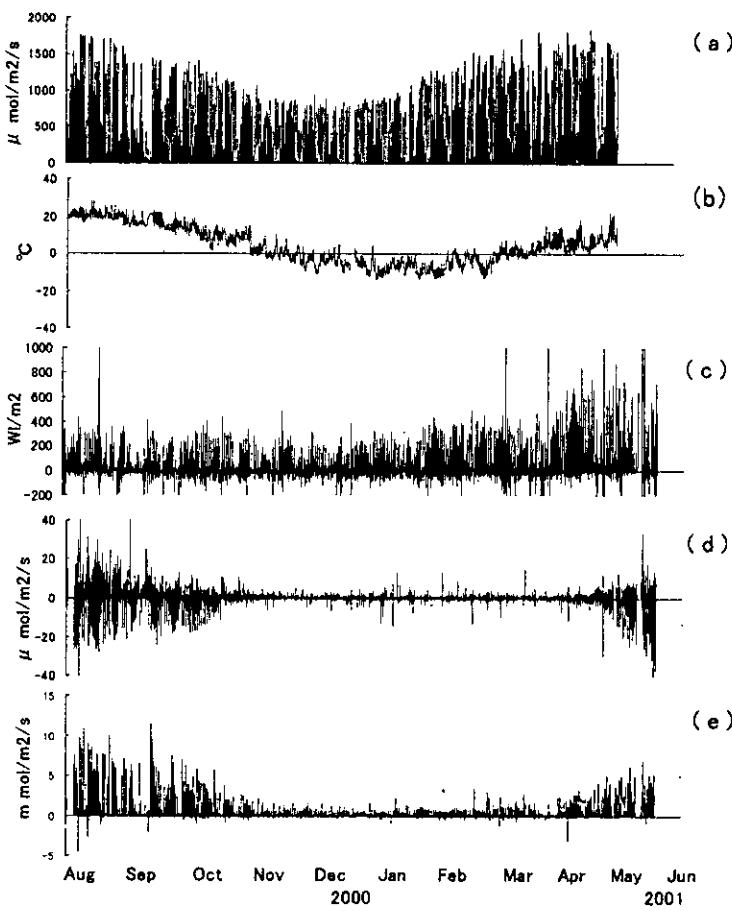


図4. 苦小牧サイトで観測された高度40mの(a)光量子密度(PPFD)と(b)気温、および
高度22mの(c)顯熱フラックス、(d)CO₂フラックス、(e)水蒸気フラックス

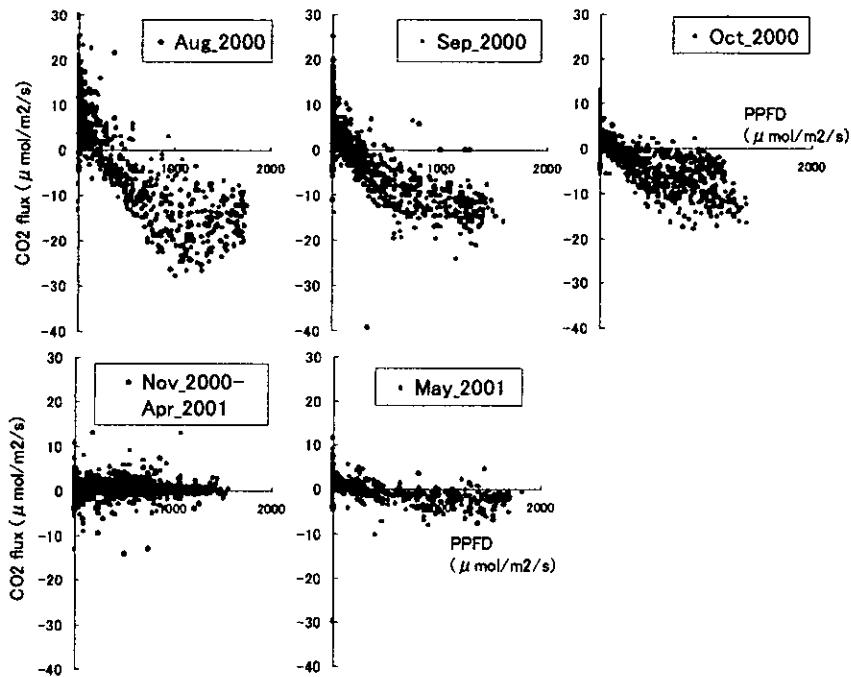


図5. 2000年8月から2001年5月のCO₂吸収量(下向きflux、30分平)と光量子密度の関係

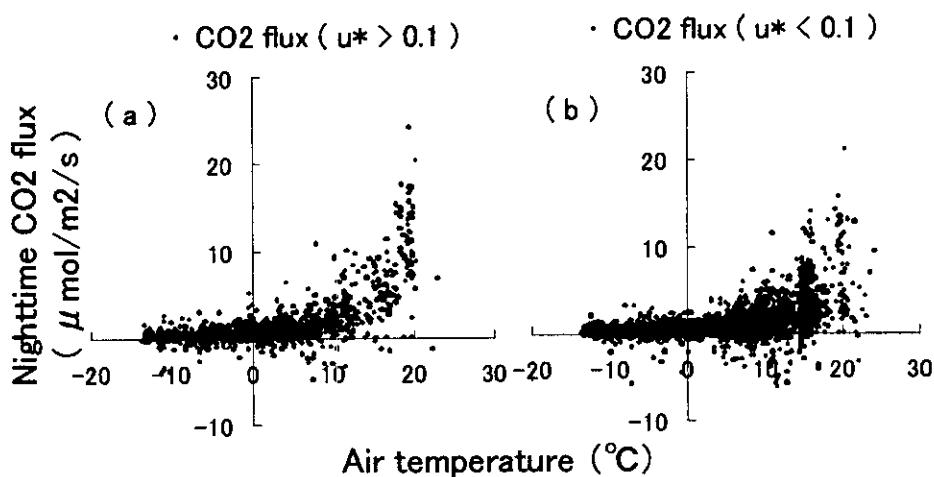


図 6. 2000年8月～2001年5月における夜間のCO₂フラックスと夜間気温の関係
(a) $u^* > 0.1 \text{ m/s}$ の場合、(b) $u^* < 0.1 \text{ m/s}$ の場合 (u^* :摩擦速度)

個葉の光合成速度の低下といった要因が関与しているのではないかと推測される。2000年10月になるとカラマツの落葉とともに日中のCO₂吸収量は減少し、11～4月の冬季(11月下旬以降、積雪有り)には、PPFDによらず弱いCO₂の放出が見られた。

最後に、夜間のCO₂フラックス観測結果から森林生態系全体の呼吸量（土壤からのCO₂放出量と植物の葉・幹・枝などの呼吸を合わせた量）の温度依存性を求めた。2000年8月から2001年6月にかけて、夜間（光量子密度<0.005 μ mol/m²/s）に観測されたCO₂フラックス（30分平均値）と温度の関係を図6に示す。図6(a)は、摩擦速度 $u^* > 0.1 \text{ m/s}$ 、(b)は $u^* < 0.1 \text{ m/s}$ の条件である。平均風が弱く大気が安定になる(b)の結果に比べて、夜間でも熱や物質の鉛直輸送がある程度行われていると考えられる(a)では、夜間の生態系呼吸が気温とともに指數関数的に増加している様子がより明瞭に表れている。今後は、本研究で得られた呼吸と温度の関係を、土壤呼吸や植物呼吸の温度依存性に関する研究結果と比較検討していきたい。

4. 2 苫小牧タワーサイトでの光合成・呼吸測定

(1) 測定結果

①短枝葉の日変化：短枝葉A-Ci(光合成速度—二酸化炭素濃度)関係の日変化を図7に示す。短枝葉では10:00に最高値を示し、日中12:00に大きな低下が見られた。17:00では光合成速度は再び上昇した。一方、気孔コンダクタンス(g_s)とCiの関係は、12:00を除いて二酸化炭素濃度の高まりとともにg_sの値が低下するという一般的な反応を示した。しかし12:00の測定ではg_sの値がほぼ一定であった。

(2) 長枝葉の日変化

長枝葉の光合成速度は日中に大きく低下せず、10:00>12:00>17:00の順に純光合成速度が低下した(図8)。g_sとCiの関係は10:00、12:00共に値がほぼ一定値を示したが、17:00にはCiの増加と共にg_sの値が低下した。

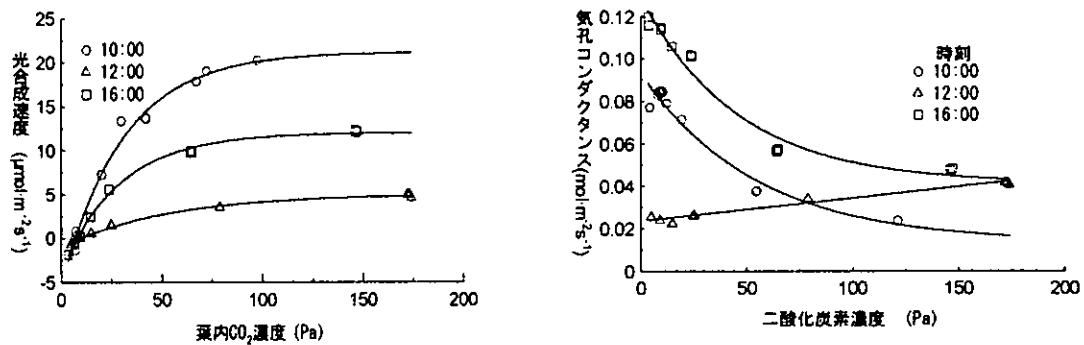


図7. 短枝葉のCi-Aとgs関係の日変化（左：Ci-A 右：Ci-gs）

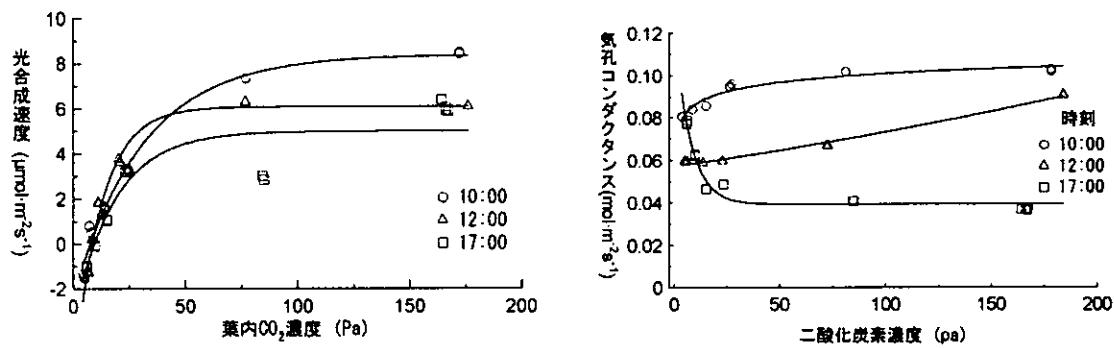


図8. 長枝葉のCi-Aとgs関係の日変化（左：Ci-A 右：Ci-gs）

③カルボキシレーション効率の日変化

カルボキシレーション(CE)効率について図9に示す。短枝葉では10:00には $0.98 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}/\text{Pa}$ の値を示し、12:00に $0.013 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}/\text{Pa}$ に低下したが、17:00では再び $0.13 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}/\text{Pa}$ を示した。長枝葉では10:00から12:00かけて $0.075 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}/\text{Pa}$ から $0.13 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}/\text{Pa}$ へ増加が見られ、その後、 $0.05 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}/\text{Pa}$ へと低下した。

④気孔制限の日変化

短枝葉では12時に20%と値の減少が見られたが、10:00、17:00では40%、30%であった(図10)。これに対して長枝葉では10:00、12:00は33%付近のほぼ一定の値を示したが、17:00の値では18%へと減少した。

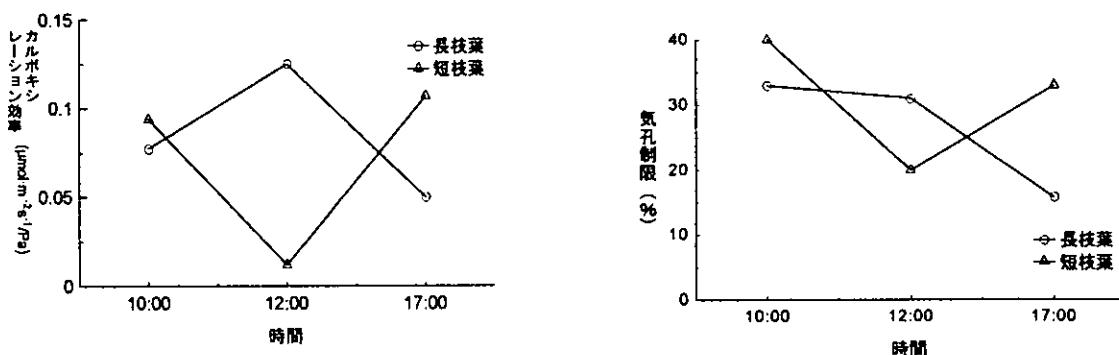


図9. カルボキシレーション効率の日変化

図10. 気孔制限の日変化

(2) 結果の考察

光合成能力が高いはずの日中に、短枝葉では光合成速度が低下した。これはカラマツ属の樹木の水ストレスに対する反応性が高く生育地が苦小牧の水はけのよい未成熟火山灰土壤であることから、容易に水ストレスを受けていたと推察される。気孔制限(L_s)の日変化と、カルボキシレーション効率(CE)の日変化から、短枝葉の日中(12:00)における光合成速度の大幅な低下は L_s よりもCEが原因と考えられる。さらに光阻害と関係して電子伝達系についても評価する必要がある。長枝葉の $A-C_i$ 関係は短枝葉に比較して日中に明瞭な低下が見られなかつた。長枝葉の光合成速度の日変化が小さいのは、長枝葉が未発達であったことも一因と考えられる。長枝葉が未発達であることは、 g_s の値が短枝葉と大差ないが、光合成速度が低いことからこの原因が推察される。この点は水ストレスのや葉齢の影響を考慮して、今後、さらに検討する必要がある。また、長枝葉は陽光にさらされる位置にあるため高い気孔の調節機能を持ち、これに対して短枝葉はやや日陰におかれるため、弱光を利用するためには高い g_s を持つと考えられる。

今後の課題として、林冠部における短枝葉と長枝葉の気孔反応の不均一性(1)や、水ポテンシャル、電子伝達系の活性等について評価する必要がある。

4. 3 土壌呼吸測定手法の開発と森林生態系の土壌呼吸特性

(1) 土壌呼吸測定手法の改良

多点自動連続測定が可能な測定法として、傾度法を土壌呼吸測定に適用したオープントップチャンバー法(Open Top Chamber : OTC)による測定法を開発した(図1)。チャンバーの大きさは20、40cmに分け、後者の方に濃度の傾度が現れた。チャンバーの上下の濃度差は0.1ppmの精度で見られ、 CO_2 フラックスは $1\text{mg CO}_2\text{m}^{-2}\text{h}^{-1}$ のレベルで測定できることがわかつた。実際の野外の測定を行い、現在検討中である。安価なセンサーは国立環境研究所が開発したものを使い、最小限の電力、僅かなエアーフローにより測定するもので、その測定精度も従来の測定法に劣らないものであった。

一方、Fang and Moncrieff(1998)のOTC法については、測定時の環境条件が測定値に及ぼす影響を検討した。即ち、温度、湿度、風速を制御できる自然環境シミュレーター施設を用いて従来型の通気法(OF法; Nakadai et al. 1993)とOTC法を比較検討した。その結果、OTC法ではシステム構成およびメンテナンスが容易である反面、風速の影響を受けやすく、1.5m/s以上の風速のもとでは、二酸化炭素フラックスを過小評価する可能性が示された。野外条件では林床植物の繁茂などにより風速が減衰するが、測定期間中の風速には注意する必要があると思われた。

(2) 苦小牧サイトの土壌特性

土壌断面を調査した結果、苦小牧フラックスリサーチサイトの土壌は火山放出物未熟土(軽石質)と分類された。リターの集積したO層の下に有機物が集積した暗色のA層が見られたが、A層の下は腐植を殆ど含まない赤褐色または黄褐色のC層であった。A層は土色、構造などから、さらに数層に分けられた。各層位の厚さは林内の場所によって異なり、カラマツの林床にオシダが繁茂した地点1では土壌表面に4cmのリター層(O層)が存在したが、広葉樹の稚樹及びオシダが点在している地点2では、O層の厚さは2cmと薄かつた。また、地点1ではA

層の厚さが19cmであったのに対し、地点2ではA層は5cmと薄かった。また、土壤中の炭素含量は地点1では4.5cmまでのAh1層では16%、15cmまでのAh2層では13%の炭素を含んでいたが、19cmまでのAh3層では4%と下層ほど炭素含量は低くなり、その下のC層では0.3%以下と急激に減少した(図11)。また、微生物バイオマスも炭素量として、地点1では5cmまでは0.4%、10cmまでは0.2%であったが、15cm以下では0.03%と減少し、地点2では5cm層までは0.2%であったが、10cm層では0.03%と急減するなど、土壤中の微生物量は、場所によって大きく変動したが、いずれも、A層に比較してC層では非常に少なかった。このように、本研究の対象としたブラックスリサーチサイトでは林内でも場所によって有機物層の厚みに差が見られる一方、有機物および土壤微生物の分布は概ね15cmまでの層に集中している事が明らかになった。このことから、土壤中での有機物の分解などの炭素循環は主として表層の土壤を対象とすればよいと考えられた。

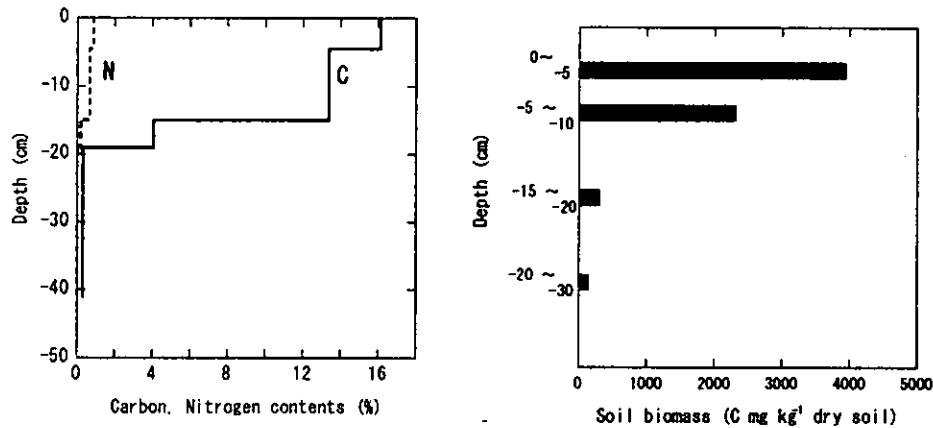


図11. 土壤深度ごとの炭素・窒素および微生物バイオマスC含有量（地点1）

(3) 土壤呼吸速度の面的バラツキ

2000年8月28日および30日に行われた土壤呼吸測定中の林内の24時間平均温度は、大気で各々18.5、20.6°C、土壤表面で19.2、20.5°Cであった(図12)。

36小調査区から採取したA₀層及びA層の含水比の平均値(± SD、n = 36)はそれぞれ261(± 65)%、74(± 19)%であった(図13)。A₀層及びA層の含水比の面的バラツキ(変動係数)は同じく25%となった。

2回の測定結果、土壤呼吸速度の平均値(± SD、n = 50)はそれぞれ776(± 201)、822(± 287) mg CO₂ m⁻² h⁻¹となり、土壤呼吸速度の面的バラツキを表す変動係数は26、35%となった(図14、表2)。なお、8月30日の測定値の中、非常に高く評価された1つの値を測定誤差とみなし除くと、平均値(± SD)は797(± 228) mg CO₂ m⁻² h⁻¹となり、変動係数は29%となる。これらの変動係数を用いて、信頼水準95%、誤差許容限界10%(又は20%)で必要とされる測定点数を推定すると、28~50点(又は7~13点)となった(表2)。しかし、チャンバー底面積がアルカリ吸収法(AA法)より大きい通気法(OF法)を用いた場合はより少ない測定点、より小さい循環閉鎖法(DC法)を用いた場合はより多い測定点が必要とされる予想される。

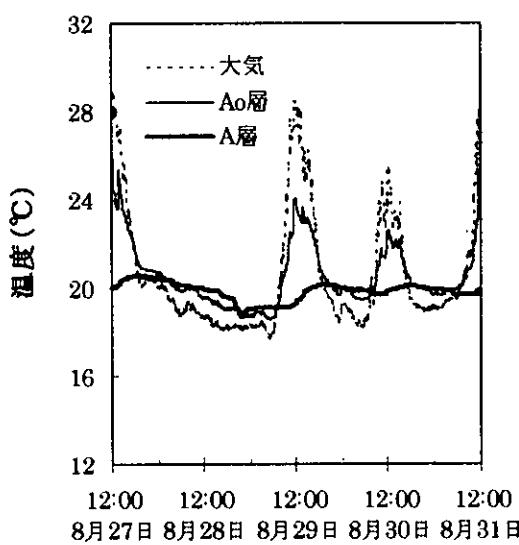


図12. 調査期間中(2000年8月)の調査
林の温度環境

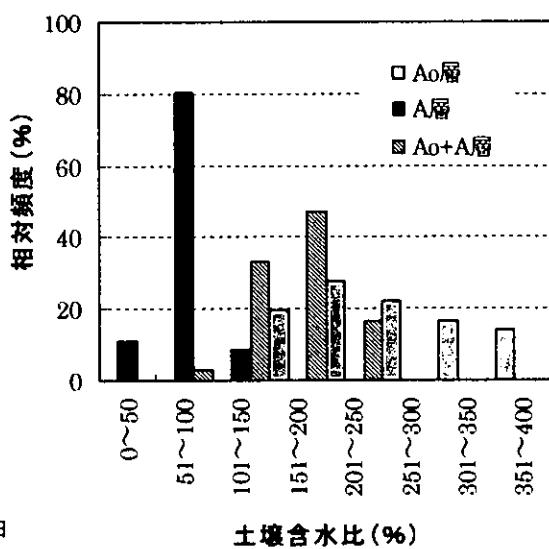


図13. 本調査区における
土壤含水比の分布

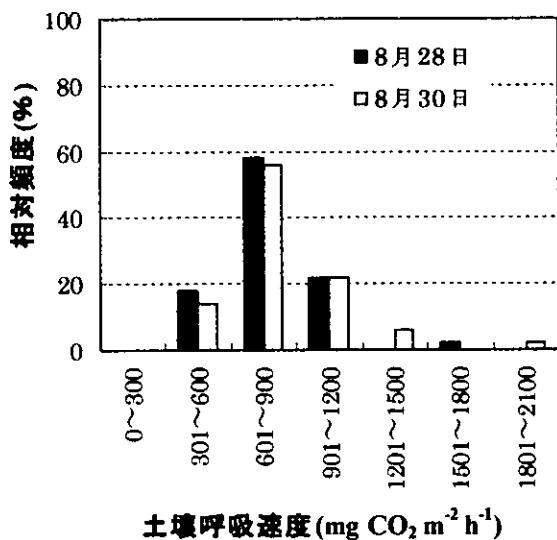


図14. 本調査区における
土壤呼吸速度の分布

表2. 本調査区で必要とされる土壤呼吸の測定点数の推定

| 測定日 | 測定点 | 土壤呼吸速度 | | 必要とされる測定点 | | |
|-------|-----|---|-------|-----------|----------|--|
| | | (mg CO ₂ m ⁻² h ⁻¹) | | 有意水準 95% | | |
| | | 平均(\pm SD) | 変動係数 | 誤差許容 10% | 誤差許容 20% | |
| 8月28日 | 50 | 776(\pm 201) | 25.9% | 28 | 7 | |
| 8月30日 | 50 | 822(\pm 287) | 34.9% | 50 | 13 | |
| 8月30日 | 49 | 797(\pm 228) | 28.6% | 34 | 9 | |

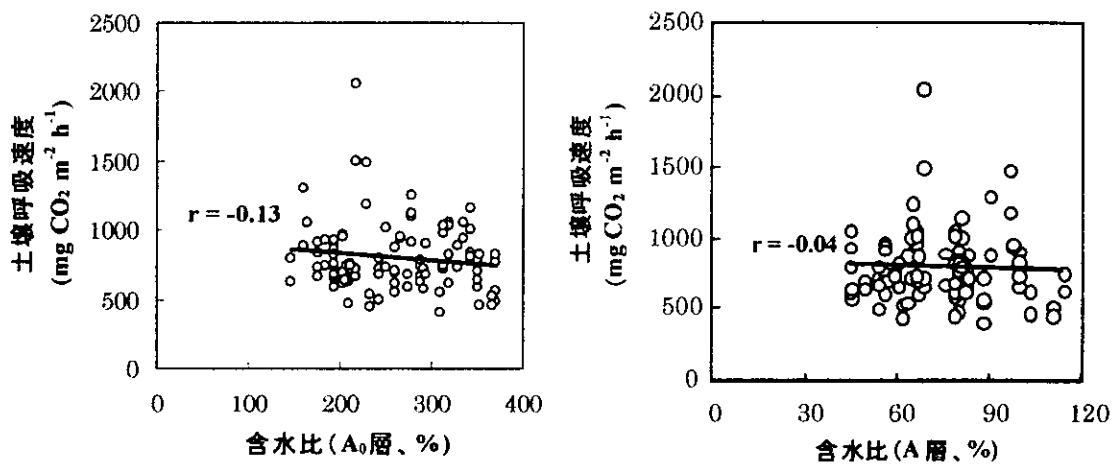


図15. 土壌呼吸速度と土壌含水比との相関関係

各小調査区毎(図2)に得られた土壌呼吸速度とA₀層及びA層の含水比を対応させ相関関係を求めた結果、土壌呼吸速度と土壌含水比との間にはほとんど相関がなかった(図15)。しかし、土壌含水比の面的バラツキも大きかったので、小調査区毎ではなく呼吸チャンバー毎に土壌含水比が得られたら、よりよい相関がみられたかもしれない。

また、土壌呼吸速度の面的バラツキが夏より春に最も高かったという報告もあり(Russell & Voroney 1998)、今後、土壌呼吸速度の面的バラツキの季節的傾向や測定方法・測定チャンバーの底面積の違い、環境要因の影響などを考慮した研究が必要であろう。

(4) 土壌呼吸速度と変動要因

土壌呼吸速度は顕著な日変化および季節変化を示し、その傾向は地表面温度の変化と一致した(図16)。8月の土壌呼吸速度は $2.9 \sim 4.6 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ と高い値を示し、11月には $0.6 \sim 1.4 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ に低下した。一方、測定点9地点間の変動係数は20~30%の範囲にあり、空間的変動に季節的な差はみられなかった。また、従来型通気法とOTC法の日変化の傾向は一致し、OTC法の測定に対する風の影響は観察されなかった。苦小牧サイトでは林床植物としてオシダが繁茂しており、地表付近の風速を減衰させるためであると考えられる。

A層の厚さと土壌呼吸速度との関係をみると、土壌呼吸速度はA層の薄い地点で低く、薄い地点で高い傾向にあった(図17)。また、土壌呼吸測定点9地点のA層のC/N比と土壌呼吸速度との間には有意な相関関係はみられなかったが、土壌微生物バイオマスの空間的変動は大きく、土壌呼吸速度との間に正の相関関係が認められた(図18)。土壌炭素および微生物バイオマスはA層に集中しており、こうしたA層への有機物の集積、微生物活動と土壌呼吸速度の空間分布には関連があるものと考える。即ち、苦小牧サイトの土壌層は300年前の噴火による堆積物の上に形成され、土壌層の厚さは土壌有機物の分解過程を反映していると思われる。実際に、土壌呼吸速度は土壌層の薄い地点で低く、薄い地点で高い傾向にあり、土壌層の厚さが土壌呼吸速度の指標となる可能性がある。これは不均質な土壌環境を広域的に評価する上で有効であると考えられる。土壌中の生物活性が土壌呼吸速度の空間的変動にどのように影響しているのか、土壌呼吸速度の広域評価に結び付けられるのか、さらに検討が必要である。

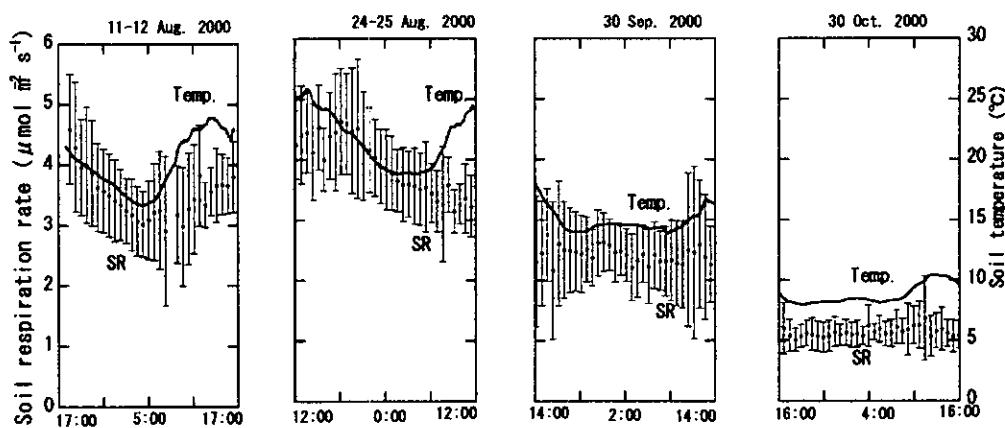


図16. 苫小牧カラマツ林における土壤呼吸速度

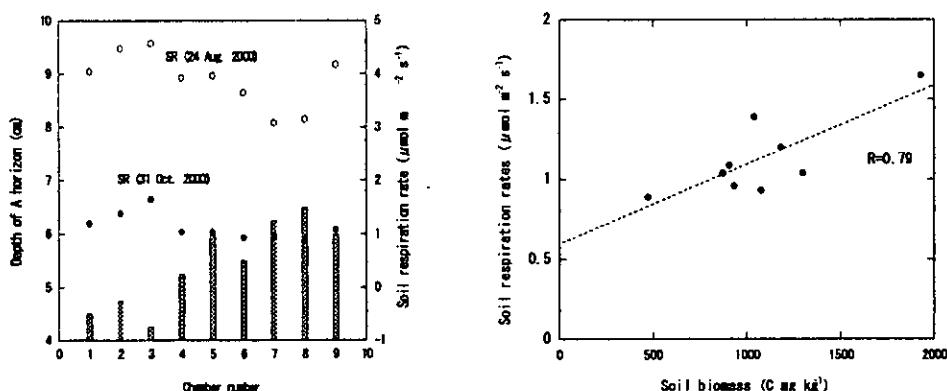


図17. 各地点の土壤深度と土壤呼吸速度

図18. 土壤バッカスと土壤呼吸速度の関係

4. 4 冷温帯落葉広葉樹林でのデータによる炭素収支モデルの検討

(1) 樹木による炭素固定量

①樹木密度および現存量

樹木密度、胸高断面積合計および各器官の現存量を表3に示した。毎木調査の結果、樹木密度は $1907 \text{ 本 } \text{ha}^{-1}$ 、胸高断面積合計は $32.34 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ であった。さらに、毎木調査と樹幹解析から推定された胸高直径と各器官の現存量との相対成長関係(図19)から各器官の現存量を求めると、幹、枝、根でそれぞれ 113.6 、 17.9 、 $32.3 \text{ ton d.w. ha}^{-1}$ の値を示した。これに年間の落葉量から推定した葉の現存量 $3.5 \text{ ton d.w. ha}^{-1}$ を加えると、この森林の樹木の現存量の合計は $167.3 \text{ ton d.w. ha}^{-1}$ と見積もられた。

②炭素固定量

樹木による炭素固定量は、樹木の純生産量から推定することができる。純生産量(P_n)は、一定期間内に植物体として具現化した有機物の量であるから、その期間の開始時(t_1)と終了時

表 3. 樹木密度、胸高断面積合計および各器官の現存量

| | |
|---|-------|
| Tree stem density (ha^{-1}) | 1907 |
| Basal area ($\text{m}^2 \text{ ha}^{-1}$) | 32.34 |
| Biomass (ton d.w. ha^{-1}) | |
| Stem | 113.6 |
| Branch | 17.9 |
| Leaf | 3.5 |
| Aboveground total | 135.0 |
| Root | 32.3 |
| Total biomass | 167.3 |

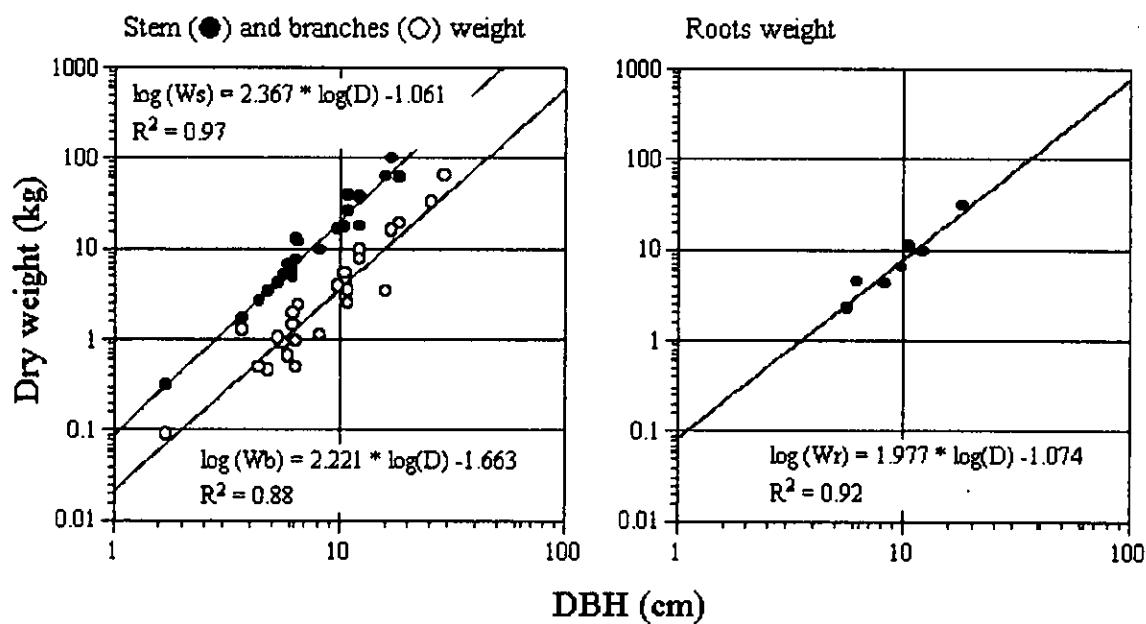


図 19. 胸高直径 (DBH) と個体各部の乾燥重量との相対成長関係

(t_2)における新たに生産された植物体現存量を B_{1n} 、 B_{2n} とすると、次のようにあらわすことができる(木村、1976)。

$$P_n = \Delta B_n + L_n + G_n$$

$$\Delta B_n = B_{2n} - B_{1n}$$

ΔB_n は $t_1 \sim t_2$ 間に新たに生産された現存量の変化、つまり成長量であり、 L_n はその間の枯死・脱落による損失量、 G_n は食植性動物の摂食による損失量をあらわす。

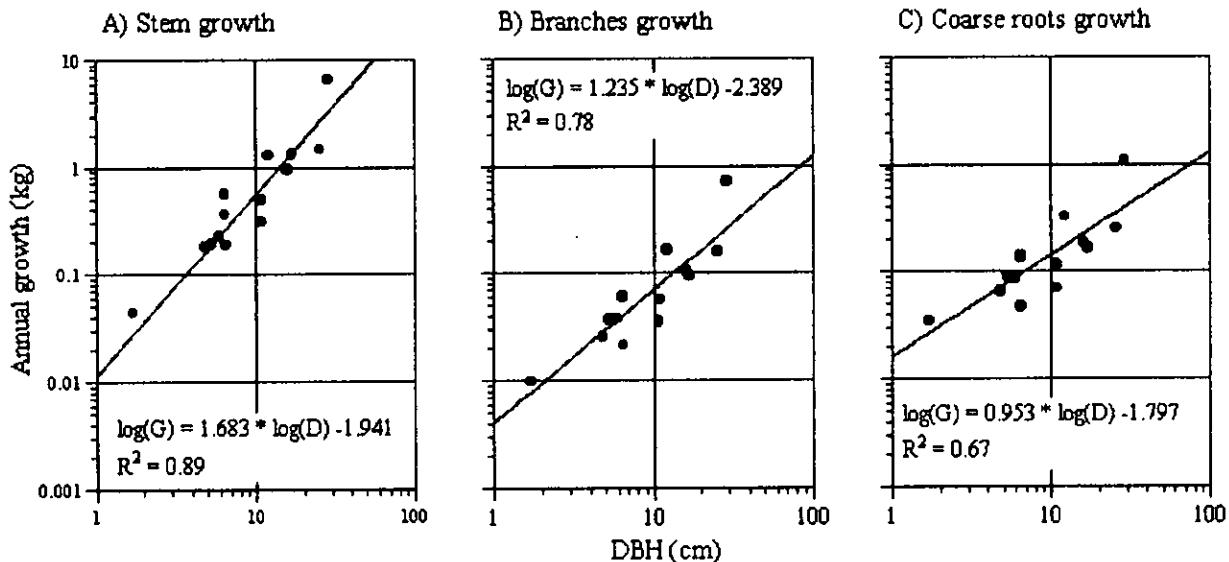


図 20. 胸高直径 (DBH) と幹、枝および根の最近一年間の生長量との間の相対成長関係

表 4. 樹木の各器官における 1 年間の炭素固定量

| Annual growth | (ton d.w. ha ⁻¹ yr ⁻¹) | (ton C ha ⁻¹ yr ⁻¹) |
|---------------|---|--|
| Stem | 1.79 | 0.90 |
| Branch | 0.17 | 0.09 |
| Root | 0.30 | 0.15 |
| Leaf | 3.49 | 1.75 |
| NPP | 5.75 | 2.88 |

単位土地面積当たり樹木の純生産量は、毎木調査の結果と拔倒木に関する種々の測定値とから推定することができる。図 20 に単木の胸高直径とその幹の最近 1 年間の成長量との間にある相対成長関係を示した。このような関係と調査林分の胸高直径分布とから、調査時に生きている全ての樹木の幹、枝、根の生産量を推定することができる。また、葉の生産量は、リタートラップで測定された年間の全落葉量をもって全生産量とする。これらを積算することにより、この森林の樹木による生産量、すなわち炭素固定量を推定することができる。

以上の仮定に基づき推定された各器官の炭素固定量を表 4 に示した。幹、枝、根による炭素固定量はそれぞれ 0.90 、 0.09 、 0.15 ton C ha⁻¹ yr⁻¹、葉による固定量は 1.37 ton C ha⁻¹ yr⁻¹ であり、この森林の樹木による 1 年間当たりの全炭素固定量を 2.89 ton C ha⁻¹ yr⁻¹ と推定することができる。この推定では動物等の摂食による損失量を無視しているので、全炭素固定量の見積もりは多少過小評価になっている。

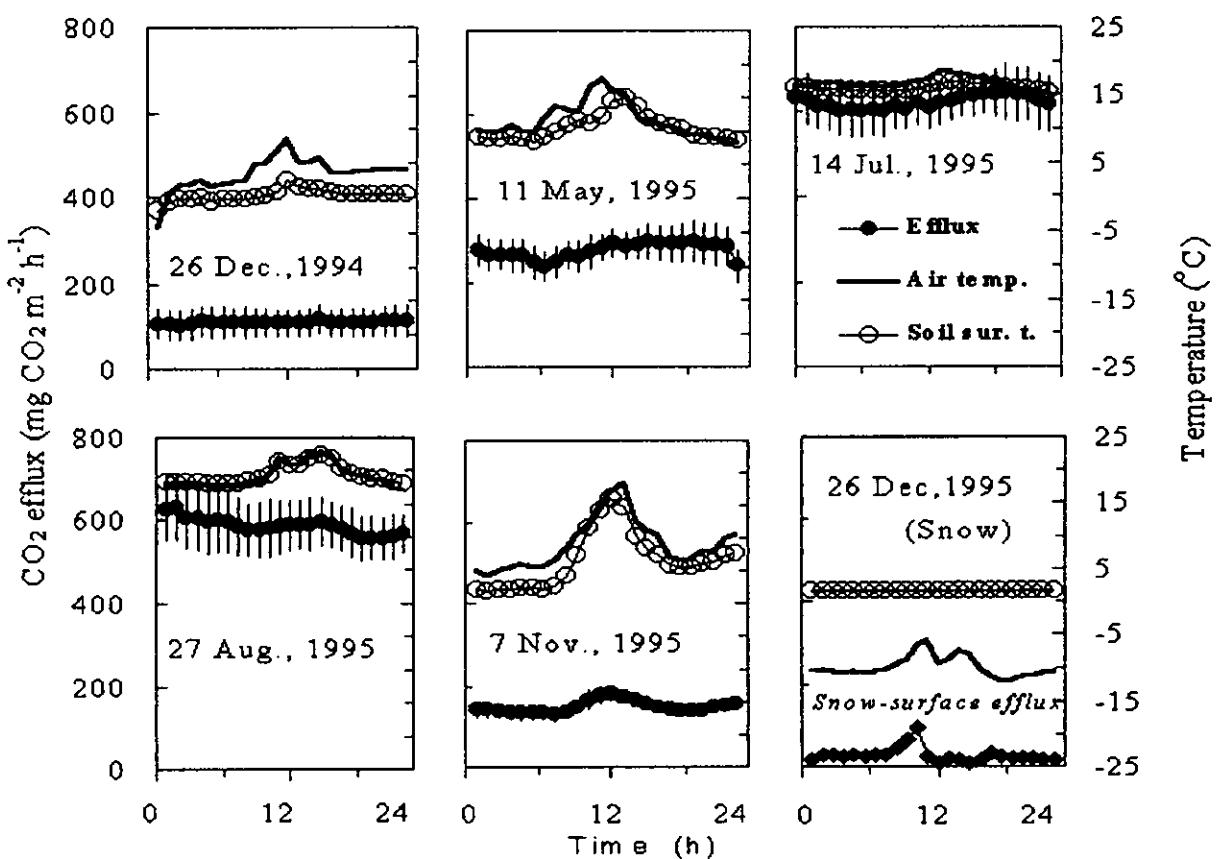


図 21. 各月に測定された土壤呼吸速度と温度の日変化

(2) 土壤からの炭素放出量

土壤からの CO_2 フラックスは 7 ~ 8 月に最も高い値を示し、その値は $600 \sim 650 \text{ mg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ であった(図 21)。また積雪期においても雪の表面から $30 \sim 50 \text{ mg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ の CO_2 のフラックスが認められた。さらに、土壤および雪面からの CO_2 フラックスは大きな日変化を示さなかった(図 21)。

1 日当たりの CO_2 フラックス量(y)は地表面温度(x)と高い相関 ($R^2 = 0.86$) を示し、 $y = 0.197 x + 0.200$ の一次式で近似することができる。この式と 1994 年から 1996 年の 3 年間にわたり調査地で測定した地表面温度を用いて、各年毎の炭素フラックス量を推定したところ、それぞれ $6.03, 5.78, 5.03 \text{ ton C ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ の値を示し、年により $10 \sim 20\%$ の変動が認められた。また 1 年間の炭素放出量のうち約 11% が 12 月 ~ 4 月の積雪期に雪面から放出されていた(Mariko et al., 1996)。この割合は近年世界の各地で報告されている値に近似している。

(3) 生態系純生産量 (NEP)

森林生態系の炭素固定・吸収能を評価するには、森林の生態系純生産量 (NEP) を推定しなければならない。NEP は土壤を含めた生態系全体での炭素の收支を意味し、次の式であらわ

表5. 冷温帯落葉広葉樹林におけるNPP(純一次生産量)、SR(土壤呼吸量)、RR(根の呼吸量)およびNEP(生態系純生産量)

| | |
|------------|------|
| NPPt(tree) | 2.88 |
| NPPs(Sasa) | 1.18 |
| SR | 5.61 |
| RR | 2.57 |
| NEP | 1.02 |

すことができる。

$$NEP = NPP - (SR - RR)$$

$$SR - RR = HR$$

NPPは森林内の全植物の純生産量(Pn)、SRは土壤からの炭素放出量すなわち土壤呼吸量、RRは根の呼吸量、HRは土壤微生物・動物の呼吸量(heterotroph respiration)をあらわす。すなわち、NEPは純生産量から土壤微生物・動物の呼吸量HRを差し引くことにより推定することができる。

以上のコンセプトに基づき、本研究で測定した種々のデータを用いて、森林のNEPの推定を試みた(表5)。NPPは、すでに推定した樹木による固定量 $2.89 \text{ ton C ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ に林床のクマイザサの固定量(西村、1999) $1.18 \text{ ton C ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ を加えることにより、 $4.07 \text{ ton C ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ と推定された。さらに、SRは3年間の値を平均して $5.61 \text{ ton C ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ と見積もられた。NEPを推定するためには、さらに根の呼吸量(RR)を明らかにする必要がある。地下器官の呼吸速度については測定手法も含めて現在検討中であるため、ここでは今までに報告されている結果を用いて推定を行った。森林生態系を対象に、土壤呼吸量に占める地下器官の呼吸量の割合を推定した研究はいくつか報告されているが、対象とした森林タイプや土壤タイプの違い、さらには測定手法の違いによって、推定値(20%~90%)に大きな違いが認められる。ここでは最近報告された10編の論文の結果を平均して得られた値45.9%を適用した。これにより、RRの推定値は $2.57 \text{ ton C ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ 、HRは $3.04 \text{ ton C ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ となり、この森林の生態系純生産量(NEP)は $1.03 \text{ ton C ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ と見積もられる。この値は山本ら(1998)のタワーを用いた長期観測の結果とよく一致している。

5. 本研究により得られた成果

本研究では透明かつ検証可能な炭素吸収量評価の方法を確立する事を目的として、野外観測に基づく森林生態系炭素収支モデルの構築を試みた。具体的には苫小牧国有林のカラマツ人工林にフラックスサイトとエコロジカルリサーチサイトが設定され、40mと25mの観測タワーが設置された。このサイトにおいて、資源環境研と国立環境研が北海道大、岐阜大、広島大との共同で大気と森林生態系の二酸化炭素フラックス、光合成生産や呼吸過程、土壤呼吸過程を総合的、かつ詳

細に調べ、炭素収支の解析を行った。また、冷温帶落葉広葉樹林（高山市）での集積されたデータを用いて、森林生態系の炭素収支モデルを構築し、その予備的評価を行った。今後、苦小牧サイトのデータの蓄積をまって、カラマツ林の炭素収支モデルの確立を目指す。以下に成果の概要をまとめて示す。

（1）タワーを用いた微気象学的な手法によるCO₂フラックス観測

苦小牧フラックスリサーチサイトにおいてCO₂と水蒸気フラックスの長期測定を開始し、カラマツの展葉、落葉に伴うCO₂および水蒸気フラックスの明瞭な季節変化を観測した。夏季のCO₂フラックスと光量子密度の関係から、盛夏季の強光条件下 (PPFD>1000 μ mol/m²/s) では、光が強くなるほどカラマツ林の正味CO₂吸収速度は低下する傾向になることがわかった。また、夜間のCO₂フラックスと気温の関係から、夜間の生態系呼吸は気温とともに指数関数的に増加すること、生態系呼吸は夏季に最大15~20 μ mol/m²/s 程度になっていることがわかった。本研究で得られたCO₂フラックスの光依存性、温度依存性を土壤や植物の生物学的反応に関する研究結果と比較することにより、森林の二酸化炭素吸収を評価するためのモデル開発に対してこれまでにない有効なデータを提供することが可能になった。

（2）苦小牧タワーサイトでの光合成・呼吸測定とその解析結果

ここで得られた以下の成果はフラックス直接測定との比較、カラマツ林の炭素循環モデル構築の基盤となるもので、モデル化のための光合成のパラメータが得られた。

- ①光合成能力が高いはずの日中に、短枝葉では光合成速度が低下した。
- ②日中における光合成速度の大幅な低下は気孔の制限よりも炭素固定機能の低下が原因と考えられる。
- ③長枝葉は強光にさらされる位置にあり高い気孔の調節機能を持つ。これに対して、短枝葉はやや日陰におかれるため、弱光を利用する。
- ④気孔通導性は短枝葉で高く、強光条件にさらされる長枝葉は高い調節機能を備えている。

これらの成果をふまえて、今後さら解析を進め、カラマツ林の炭素循環モデルの完成を目指したい。

（3）土壤呼吸測定手法の改良と土壤呼吸特性の解明

オープントップチャンバー法に傾度法を採用することにより、安価で、多点、長期自動測定可能な土壤呼吸測定法を開発した。しかし、この測定法は林床の気流擾乱（風）の影響を受けやすいので、この点における改良、工夫が求められる。

カラマツ人工林では、土壤呼吸の測定精度は有意水準95%で、誤差許容10%で25~34ヶ所、20%で7~9ヶ所の測定点が必要であることが判った。

土壤呼吸速度の季節的な変動は主に温度に影響を受けていたが、空間的な変動は土壤層の厚さや土壤バイオマスなど生物活動と関係していることが示された。

（4）冷温帶落葉広葉樹林の炭素収支モデルの構築とその評価

森林生態系を対象にした炭素循環・収支の研究には多くの未解決の問題が残されている。とくに、土壤中の炭素の動態に関しては、測定手法も含めてほとんど着手されていないのが現状である。世界の研究者との議論の中でも、これらの点が必ず取り上げられ、多くの研究者がこれらの困難を何とか克服できないかと考えている。日本の研究者が、これらの問題に精力的に取り組み、世界に先駆けてbreak throughすることを、強く願っている。ここに舉

げたさまざまな数値や推定値は、今後の研究の進展に伴って検討・修正されて行くべきものであり、今後の苦小牧リサーチサイトのデータ蓄積を踏まえたカラマツ林の炭素収支モデルの構築に際して、その基礎となるものである。

6. 引用文献

- Day, T.A., Heckathorn, S.A. & DeLucia, E.H. (1991) Limitations of photosynthesis in *Pinus taeda* L. (loblolly pine) at low soil temperatures. *Plant Physiol.*, 96: 1246-1254.
- Fang G. & Moncrieff J. B. (1998) An open-top chamber for measuring soil respiration and the influence of pressure difference on CO₂ efflux measurement. *Functional Ecology* 12: 319-325.
- Farquhar, G.D. & Sharkey, T.D. (1982) Stomatal conductance and photosynthesis. *Ann. Rev. Plant. Physiol.*, 33: 317-45.
- 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. *Jpn. J. Ecology* 21: 119-127.
- Koike, T., Yazaki, K., Funada, R., Maruyama, Y., Mori, S., & Sasa, K. (2000) Forest health and vitality in northern Japan - a history of larch plantation - *Res. Note. Fac. Forestry, Univ. Joenuu (Fin.)* 92: 49-60.
- Mariko, S., N. Nishimura, W. Mo, Y. Matsui, T. Kibe and H. Koizumi (2000) Ecological Research, 15, 364-372.
- Nakadai T., Koizumi H., Usami Y., Satoh M. & Oikawa T. (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.
- Nakadai, T., Koizumi, H., Bekku, Y. and Totsuka, T. (1996) *Ecological Research*, 11, 217-227.
- Russell, C. A. & Voroney, R P. (1998) Carbon dioxide efflux from the floor of a boreal aspen forest. I. Relationship to environmental variables and estimates of C respired. *Can. J. Soil Sci.*, 78: 301-310.
- Sharkey, T. D. (1985) Photosynthesis in intact leaves of C3 plant: physics, physiology and rate limitations. *Bot. Rev.*, 51: 53-105.
- 土壤微生物研究会編 (1992) 土壤バイオマス測定法. 新編土壤微生物実験法、P. 183.
養賢堂.
- 藤本征司 (1978) カラマツの枝条形成に関する研究. 北大演報, 35: 1-28.
- 木村 允: 陸上植物群落の生産量測定法、共立出版、122pp, 1976.
- 小池孝良・田淵隆一 (1992) 夏期における主要針葉樹のCO₂-光合成関係. 日林北支講, 40: 104-106.
- 西村 格 (1999) 岐阜大学流域環境研究センター第6回シンポジウム要旨集、14- 17.
- 竹中明夫 (1997) 植物は形で勝負する 光資源獲得のための“形”. 科学, 67: 616-623.
- 山本 晋・村山昌平・三枝信子・近藤裕昭・西村 格 (1998) 森林生態系の二酸化炭素吸收・交換量についての一考察、資源と環境、7、73- 81.

[国際共同研究等の状況]

国際共同研究計画名：中国東北部に於けるカラマツ林の光合成・呼吸機能の解明

協力案件名：試験地の提供と研究者的研究トレーニング

カウンターパート：祖 元剛教授・石 福臣教授（中国黒竜江省・東北林業大学・森林植物生態学開放実験室、老山演習林、石教授の本務は北京・中国地理環境研究所）、王 文杰ほか。

参加・連携状況：中国黒竜江省・東北林業大学・森林植物生態学開放実験室、老山演習林は北海道大学の姉妹校。実験室では光合成測定機器の供与を受け、2名の研究者を北海道大学に招聘して光合成研究の基礎を修得した。また、老山には野外実験室を整備し、測定用の25mタワーを設置した。モニターを開始できる条件が整った。

また、中国黒竜江省の東北林業大学のタワー観測サイトを調査し、フラックス共同観測の可能性について協議し、研究計画を立てた。

[研究成果の発表状況]

(1) 誌上発表

- Kitaoka, S. et al. (2000) Proceedings of the eighth symposium on the joint Siberian permafrost studies between Japan and Russia in 1999:49-54.
- Koike, T. et al. (2000) Proceedings of the eighth symposium on the joint Siberian permafrost studies between Japan and Russia in 1999:23-28.
- Koike, T., Yazaki, K., Funada, R., Maruyama, Y., Mori, S. and Sasa, K. (2000) Forest heath and vitality in northern Japan. Research Note of Faculty of Forestry, The University of Joensuu 92: 49-60.
- Kitao, M., Lei, T. T., Koike, T., Tobita, H. and Maruyama, Y. (2000) Susceptibility to photoinhibition of three deciduous broadleaf tree species with different successional traits raised under various light regimes. Plant, Cell and Environment 23: 81-90.
- Kayama, M., Kitaoka, S., Koike, T., Takagi, K., Satoh, F., Wang, W., Shi, Fuchen, Sugata, S., Houjyou, H., Sugishita, Y., Nomura, M, Akibayashi, Y. and Sasa, K (2000) Photosynthetic capacity of hybrid larch and dwarf bamboo grown in the Teshio experiment forest located at the border between Russia and Japan. Proceed. International Workshop for Advanced Flux Network and Flux Evaluation: 105-108.
- Kitaoka, S., Koike, T., Takagi, K., Wang, W., Shi, F., Kayama, M., Ishida, N., Mamiya, H. and Sasa, K. (2001) Seasonal changes of in the photosynthetic capacity of Japanese larch tree planted on the Tomakomai national forest, northern Japan. Proceed. International Workshop for Advanced Flux Network and Flux Evaluation: 109-112.
- Koike T., Hooyo H., Naniwa A., Ashiya D., Sugata S., Sugishita Y., Kobayashi M., Nomura M., Akibayashi Y., Nakajima J., Takagi K., Shibata H., Satoh F., Wang W., Takada M., Fujinuma Y., Shi F., Matsuura Y. and Sasa K. (2001) Basic data for CO₂ flux monitoring of a young larch plantation. Eurasian Journal of Forest Research 2:65-79.

- Mariko, S., Nishimura, N. and Koizumi, H. (2000): Environ. Sci., 13:69-74.
- Mariko, S., N. Nishimura, W. Mo, Y. Matsui, T. Kibe and H. Koizumi: Ecological Research, 15, 364-372 (2000) "Winter CO₂ flux from soil and snow surface In a cool-temperate deciduous forest In Japan"
- Wang, W., Kitaoka, S., Koike, T., Quoreshi, A. M., Takagi, K., Kayama, M., Ishida, N., Mamiya, H., Shi, F., Zu, Y. and Sasa, K. (2001) Respiration of non-photosynthetic organs and forest soil of Japanese larch plantation and its combination to CO₂ flux estimation Proceed. International Workshop for Advanced Flux Network and Flux Evaluation: 119-123.
- 関川清広・小泉博・鞠子茂 (1999), 玉川大学農学部研究報告、39 : 1-10.
- 小泉 博 (2001) 冷温温帶落葉広葉樹林における炭素循環 --高山試験地を例にして--, 環境技術, 30, 6, 442-445
- 山本 晋 (1999) 森林によるCO₂吸収量のタワー観測ネット、天気、46:327-332.
- 山本 晋 (2001) グローバルフラックス測定網／FLUXNET計画、気象研究ノート, vol. 199, pp. 227-234.
- 三枝信子 (2001) オープンパス型とクローズドパス型の赤外分析計を用いたフラックス観測の比較, 気象研究ノート、vol. 199, pp. 124-129.
- (2) 口頭発表
- Nakadai, T., Hiroki, M., Fujinuma, Y., Yamagata, Y., and Koizumi, H. (2000): International Workshop for Advanced Flux Network and Flux valuation. "Measurement of soil CO₂ flux in several cropping fields and preliminary experiment in Tomakomai flux research site"
- Saigusa, N., S. Yamamoto, S. Murayama, H. Kondo, Y. Fujinuma, and T. Hirano (2001) Sixth International Carbon Dioxide Conference, Sendai, 2001 "Long-term measurements of net CO₂ exchanges over contrastive forest ecosystems in Japan" (77'ストラクト提出済み).
- 小泉 博・西村格・秋山侃・莫文紅・大塚俊之・山本晋 (2000), 日本生態学会要旨 : 180.
- 小池良孝・北尾光俊・丸山温・森茂太・T.T.レイ (2000), 日本生態学会要旨 : 122.
- 三枝信子・村山昌平・山本晋・近藤裕昭(2000), 日本生態学会要旨:180.
- 李美善・中根周歩・中坪孝之・莫文紅・小泉博(2000), 日本生態学会第47回大会講演要旨:223.
- 林明姫・周承仁・中根周歩(2000), 日本生態学会第47回大会講演要旨:223.
- 北岡 哲・王 文杰・奥山 悟・杉下義幸・菅田定雄・秋林幸男・小池孝良 (2000) カラマツ類の樹冠部における光合成特性. 日本林学会北海道論文集49:17-19.
- 小池孝良・北岡 哲・王 文杰・上田龍四郎(2000) 携帯用6点式CO₂濃度サンプリング装置の開発. 日本林学会北海道論文集49:45-47.
- 石 福臣・王 文杰・北岡 哲・松浦陽次郎・笹賀一郎・小池孝良 (2000) カラマツとトドマツ人工林の土壤呼吸の比較. 日本林学会北海道論文集49:39-41.
- 王 文杰・北岡 哲・石 福臣・笹賀一郎・秋林幸男・菅田定雄・杉下義幸 北條 元・小池孝良(2000)カラマツ人工林の非同化器官と土壤の呼吸測定. 日本林学会北海道論

文集 49:36-38.

小泉 博、西村 格、山本 晋ら：第 47 回日本生態学会大会講演要旨集、180 (2000)

「冷温帶落葉広葉樹林における NEP(生態系純生産量)について」

三枝信子・山本晋・近藤裕昭・村山昌平・藤沼康実・平野高司：日本気象学会春季大会
(2001)「苦小牧フラックスリサーチサイト(カラマツ林)におけるCO₂・水蒸気フラッ
クスの長期観測」

中台利枝、広木幹也、藤沼康実、山形与志樹、宇田川弘勝、小泉博：第 48 回日本生態學
会 (2001.3 月) 「苦小牧フラックスリサーチサイトにおける土壤呼吸速度の特性に
ついて」

林明姫・周承進・首藤勝之・中根周歩、第48回日本生態学会 (2001.3月)

「北海道カラマツ林における土壤呼吸の面的バラツキ：測定点数の検討。」

中台利枝、広木幹也、藤沼康実、山形与志樹、宇田川弘勝、小泉博：農業環境工学関連
4 学会 2001 年合同大会 (2001.6 月) 「苦小牧カラマツ林における土壤特性と土壤呼
吸との関係」

莫 文紅、李美善、稻富素子、小泉 博ら (2001) 「冷温帶落葉広葉樹林における土壤呼吸量
の年変動」、第 48 回日本生態学会大会講演要旨集、114.

(3) 出願特許

なし

(4) 受賞等

日本生態学会論文賞 (上記 (Mariko, S 他、2000) の学術論文に対して)

(5) 一般への公表・報道等

- ① 中日新聞 (平成 13 年 2 月 22 日)
 - ② 読売新聞 (平成 12 年 1 月 22 日)
 - ③ 日本経済新聞 (平成 12 年 1 月 22 日)
 - ④ 朝日新聞 (平成 12 年 8 月 29 日)
- 他多数。