

早稲田大学大学院 先進理工学研究科

博士論文概要

論文題目

冷温帯コナラ林における土壌圏炭素放出

— 土壌生物呼吸・根呼吸の環境応答性から解く土壌呼吸の季節・年変動 —

Soil carbon efflux in a cool-temperate forest
dominated by *Quercus serrata*

— Seasonal and inter-annual variations in soil respiration caused by responses of
heterotrophic and root respirations to environmental factors —

申請者

友常	満利
Mitsutoshi	TOMOTSUNE

生命理工学専攻 環境生態学研究

2013年12月

森林生態系は地球温暖化を引き起こす二酸化炭素 (CO₂) を吸収する役割を担っている。その生態系の炭素収支には、地上部植物体の光合成や呼吸により吸収・放出される CO₂ のほかに、土壌表面から放出される CO₂ (土壌呼吸) が大きな影響を与えている (Giardina and Ryan 2000)。本研究では、土壌圏炭素の動態を把握し、森林生態系の炭素収支に土壌圏の炭素動態が与える影響を評価するために、中部山岳地域の冷温帯コナラ林を例として、①土壌呼吸の分離法の比較、②土壌生物呼吸と根呼吸の変動とその要因、③MRI を用いた土壌構造の非破壊計測を行った。本博士論文では、これらの研究を以下の第 1 章から第 5 章にまとめた。

第 1 章では序論として、地球温暖化と炭素循環の関係、森林生態系における炭素循環研究の動向、そして本博士論文の意義・目的について述べる。

IPCC の第 5 次報告書 (2013) では、世界の平均気温が約 30 年で約 0.85°C (±0.65 ~ 1.06°C) 上昇し、これには人為的な影響が大きく関与していることが報告されている。温室効果ガスの CO₂ を構成する炭素は、大気・海洋・陸域に貯蔵され、これらを様々な形態で循環している。人為的な化石燃料の利用や土地利用変化は、これらのバランスを崩し、結果として大気中の CO₂ の増加を引き起こした。今後の環境変化を予測するためには、これらの炭素動態を把握し、そのメカニズムを明らかにすることが重要である。

陸域の森林・草原生態系は唯一、大気中の CO₂ を固定する役割を担っている。特に森林は陸域の 30% を占めるほか、草原に比べて高い炭素固定能力を有する (Whittaker et al. 1974)。これまで炭素収支を把握するために、生態系と大気とのガス交換を直接測定する空気力学的手法が用いられる一方、生態系内部の植物成長や土壌呼吸といった各要素の炭素貯蓄・移動量を測定し、その総和として炭素収支を推定する生態学的手法が用いられてきた (Ohtsuka et al. 2007)。この中で特に土壌呼吸は、その動態の把握が困難であった。これは土壌呼吸が 2 つの要素 (土壌生物呼吸と根呼吸) から成り、各要素が環境要因に対して異なる強度で応答していることが原因の 1 つである。したがって、土壌呼吸の変動を予測するうえでは、土壌呼吸からこれらを分離し、各要素の環境応答性を明らかにすることが重要である。

そこで本研究では、まず土壌呼吸の分離方法の比較・検討を行い、次にこれらの手法を用いて土壌生物呼吸・根呼吸の変動とその要因を明らかにする。さらに、土壌呼吸放出過程の解明に向けた新たな解析手法の開発として、MRI を用いた土壌構造の非破壊計測を行った。これらの研究から、冷温帯コナラ林における土壌呼吸の季節・経年変化とその特徴について考察し、土壌圏炭素動態のメカニズムについて議論する。

第 2 章では異なる 3 手法を用いた土壌呼吸の分離について述べる。これまで様々な手法で土壌呼吸に対する土壌生物呼吸や根呼吸の寄与率が推定されてきたが、手法による推定値の差が大きく、同一環境下で適切な分離手法を検討する必要があった。本章では、分離法として比較的高い頻度で用いられている①トレンチ法、②回

帰法、③サンプリング法を用いて土壌呼吸の分離を行い、推定された根呼吸の寄与率の比較・検討を行った。測定の結果、トレンチ法での寄与率の平均値は、23%（-16 ~ 46%）で、土壌生物呼吸・根呼吸量はともに夏に高く、冬に低い明瞭な季節変化を示した。一方、他の2手法では複数の問題点が確認された。回帰法での寄与率の平均値は11%（-19 ~ 61%）であったが、土壌呼吸と根バイオマスの相関が低く、土壌生物呼吸量が土壌呼吸量よりも高く推定される月が認められた。サンプリング法での寄与率の平均値は115%（20 ~ 393%）と、他の2手法に比べ根呼吸量が高く推定され、土壌呼吸量を超える傾向が見られた。これらの結果から、森林生態系においては、トレンチ法が土壌呼吸の分離に適する方法であることが示唆された。

第3章では土壌生物呼吸と根呼吸の変動とその要因について述べる。これまでの研究では、野外環境下で長期にわたり土壌呼吸を土壌生物呼吸と根呼吸に分離し、各々の変動要因を明らかにした例はほとんどない。また、これらの同一環境に対する応答性が異なる場合、推定される土壌呼吸に対する土壌生物呼吸の寄与率は大きく変動し、結果的に森林生態系の炭素収支の推定に大きな影響を与えることが予想された。本章では、各々の呼吸変動の要因を明らかにし、土壌呼吸に対する土壌生物呼吸の寄与率の変化が森林生態系の炭素収支に与える影響を評価するために、トレンチ法と多項回帰式を用いて、各呼吸量の季節変化と年変化を推定した。その結果、土壌温度や土壌水分量に対して土壌生物呼吸と根呼吸は異なる応答を示した。土壌温度の上昇とともに各呼吸量は上昇したが、その応答性は根呼吸の方が土壌生物呼吸よりも高かった。一方、土壌水分量の上昇に伴い、土壌生物呼吸は減少したのに対して、根呼吸は上昇した。結果的に、土壌生物呼吸の土壌呼吸に対する寄与率は、土壌温度および土壌水分量の上昇に伴い減少した。また、本研究において土壌生物呼吸の年寄与率は大きな季節変化（60~100%）を示し、2010年の土壌生物呼吸量は $1.56 \text{ kgCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ と推定された。もしこれらの季節変化を考慮しなかった場合、推定される呼吸量は1.50から $2.51 \text{ kgCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ となり、季節変化を考慮した場合に対して大きな誤差を生じた。さらに、土壌生物呼吸の寄与率の推定に土壌水分量を考慮しなかった場合、推定される土壌生物呼吸量は $2.01 \text{ kgCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ となり、こちらも土壌水分量を考慮した場合に対して大きな誤差を生じた。したがって、森林生態系においてより正確な土壌生物呼吸量や森林の炭素収支を推定するためには、土壌生物呼吸の寄与率が明確な季節性を示すこと、さらに土壌温度だけでなく土壌水分量の影響を強く受けることを考慮することの重要性が示唆された。

第4章では土壌呼吸放出過程の解明のための新たな手法の開発として、MRIを用いた土壌構造の非破壊計測について述べる。これまで土壌生物呼吸や根呼吸の変動は、土壌温度や土壌水分量によって説明されてきた。しかしこれらの変動には、土壌有機物や根の空間配置や、土壌微生物や根の活性に影響を与える土壌空隙や水分の存在状態など、土壌の内部構造も大きく影響していると考えられる。本章では小型MRIを用いて、これまでに明らかにされてこなかった土壌の内部構造の可視化を

試み、土壌構造の特性を調査した。MRI の分析には、コナラ林（落葉広葉樹）の土壌の他に、特性が大きく異なると予想されたアカマツ林（常緑針葉樹）の土壌を用いた。これらの結果、MRI は土壌有機物に含まれる水分を検出し、土壌有機物と土壌空隙を分離することが可能であることが示された。また、土壌の構成物である葉や枝、根などが、土壌表層から下層へ向かうにつれて、団粒構造をともなう分解物に変化する様子が確認された。これらの変化にともない、土壌空隙は減少し、保水性は上昇した。また、その変化はコナラ林の方がアカマツ林よりも大きかった。したがって MRI は、森林土壌の構造を非破壊的に *in situ* で観測し、その物理性の変化を解明するための新手法となる可能性が示されるとともに、土壌呼吸の放出メカニズムを理解するうえで有効な手法であると考えられた。

第 5 章では、総合考察として本研究で得られた結果から、①冷温帯コナラ林における土壌呼吸の季節・経年変化とその特徴、②土壌呼吸の空間的不均一性、③今後の土壌圏炭素動態に関する研究の展望の 3 点について述べる。

冷温帯コナラ林において、土壌温度は夏に高く冬に低い長期的な変化を示す一方、土壌水分量は降雨により上昇する短期的な変化を繰り返した。土壌生物呼吸と根呼吸は、ともに長期的には土壌温度、短期的には土壌水分量の影響を受けて変動した。特に土壌生物呼吸は高い土壌温度と低い土壌水分量で高い呼吸量を示し、地温の上昇や土壌水分量の低下といった気候変動が起きた場合（IPCC 2013）、土壌圏炭素は CO₂ として大気中により多く放出されると考えられる。

森林生態系における土壌呼吸は、高い時空間的不均一性を示すことが知られている。本研究の結果、土壌呼吸を構成する土壌生物呼吸と根呼吸は、環境要因に対して異なる応答性を示した。したがって、同一林分でも土壌圏の土壌生物の組成や根の分布の違いが、土壌呼吸の空間的不均一性を生み出す 1 つの原因になっていると考えられた。また、MRI を用いて明らかにされた土壌の内部構造が、土壌中の CO₂ 濃度や土壌呼吸速度に影響を与える可能性が見出された。したがって土壌中の環境の変化、土壌生物呼吸と根呼吸の環境応答性、土壌構造、土壌呼吸速度の 4 つの関係を明らかにすることが、土壌呼吸の時間的不均一性を解くポイントになると考えられた。

本研究の結果は、測定や推定方法によって土壌呼吸量の値が大きく変動し、結果的に森林生態系の炭素収支に大きな影響を与えることを示している。また、土壌生物呼吸や根呼吸は 1 日の中でも大きく変動し、降雨や積雪といったイベントに対しても異なる応答を示すと考えられた。したがって、これまでの断続的な測定から連続的な測定に切り替え、詳細なタイムスケールでの各呼吸量と環境要因との対応関係を明らかにすることが、より精度の高い土壌呼吸量の推定、さらに土壌圏炭素動態の理解に重要である。

早稲田大学 博士（理学） 学位申請 研究業績書

氏名 友常満利 印

(2013年 10月 現在)

種 類 別	題名、 発表・発行掲載誌名、 発表・発行年月、 連名者（申請者含む）
論文 (査読有)	<p>○ 1. Tomotsune M., Masuda R., Yoshitake S., Anzai T., Koizumi H. (2013) Seasonal and inter-annual variations in contribution ratio of heterotrophic respiration to soil respiration in a cool-temperate deciduous forest. <i>Journal of Geography</i>, 122:745-754.</p> <p>○ 2. Tomotsune M., Yoshitake S., Watanabe S., Koizumi H. (2013) Separation of root and heterotrophic respiration within soil respiration by trenching, root biomass regression, and root excising methods in a cool-temperate deciduous forest in Japan. <i>Ecological Research</i>, 28:259-269.</p> <p>3. 関根有哉, 吉竹晋平, 友常満利, 増田莉菜, 小泉博 (2013) 冷温帯シバ草原における CO₂ フラックスの温暖化に対する応答—赤外線ヒーター法を用いた野外温暖化操作実験による検証—. 地学雑誌, 122:733-744.</p>
講演 (口頭)	<p>1. 友常満利, 吉竹晋平, 増田莉菜, 安西理, 小泉博 (2013) 冷温帯広葉樹林における土壌呼吸に対する土壌生物呼吸の寄与率の変動と制御要因. 第 60 回日本生態学会大会 (静岡).</p> <p>2. 友常満利 (2013) 小型 MRI を用いた有機物堆積層の非破壊的構造解析. 第 15 回高山セミナー (筑波).</p> <p>3. Tomotsune M., Tadashi A., Yoshitake S., Koizumi H. (2012) Seasonal changes in diurnal patterns of soil, heterotrophic and root respiration in a cool-temperate deciduous forest. 14th Takayama seminar held jointly with JSPS-NRF-NSFC A3 foresight program seminar (Gifu).</p> <p>4. 友常満利, 渡辺真也, 吉竹晋平, 小泉博 (2011) 落葉広葉樹林における異なる 3 手法を用いた土壌呼吸の分離. 第 58 回日本生態学会大会 (北海道).</p> <p>5. 友常満利 (2011) 落葉広葉樹林における異なる 3 手法を用いた土壌呼吸の分離. 第 31 回関東地区生態学関係修士論文発表会 (東京).</p> <p>6. 友常満利, 渡辺真也, 吉竹晋平, 小泉博 (2011) 森林生態系に適した土壌呼吸の分離方法 ~ トレンチ法・回帰法・サンプリング法の比較~. 第 13 回高山セミナー, (岐阜).</p> <p>7. Tomotsune M., Yoshitake S., Sekine Y., Koizumi H. (2010) Observation of forest soil structure by micro MRI. A3 foresight program Gifu seminar (Gifu).</p> <p>8. Tomotsune M., Baba S., Yoshitake S., Sakamaki Y., Koizumi H. (2009) Relationship between carbon or nitrogen stock and community structure in a cool-temperate deciduous forest located on Mt. Asama. A3 foresight program Gifu seminar (Gifu).</p>
(ポスター)	<p>9. Tomotsune M., Yoshitake S., Koizumi H. (2013) Non-destructive analysis of soil organic layer by compact MRI in cool-temperate forests. The synthesis workshop on the carbon budget and forest ecosystem in the Asian monitoring network (Gifu)</p> <p>10. Tomotsune M., Anzai T., Yoshitake S., Koizumi H. (2012) Diurnal and seasonal variations of soil, heterotrophic and root respiration estimated by automatic open/close chamber and trenching method. Awarded at joint meeting of the 59th annual meeting of ESJ and the 5th EAFES international congress (Shiga).</p> <p>11. 友常満利, 渡辺真也, 吉竹晋平, 小泉博 (2011) 生態系機能の解明~異なる 3 手法を用いた土壌呼吸の分離~. 第 5 回東京女子医大・早稲田 TWIns ジョイントシンポジウム (東京).</p> <p>12. 友常満利, 吉竹晋平, 関根有哉, 小泉博 (2010) ミクロ MRI による森林土壌構造の観察. 第 57 回日本生態学会大会 (東京).</p>

早稲田大学 博士（理学） 学位申請 研究業績書

種 類 別	題名、 発表・発行掲載誌名、 発表・発行年月、 連名者（申請者含む）
<p data-bbox="156 488 236 544">その他 受賞</p> <p data-bbox="140 902 252 958">講演 (ポスター)</p>	<p data-bbox="292 394 1442 450">13. <u>友常満利</u>, 馬場俊介, 吉竹晋平, 坂巻義章, 小泉博 (2009) 浅間山麓の冷温帯広葉樹林における炭素・窒素量と群落構造の関係. 第 56 回日本生態学会大会 (盛岡).</p> <p data-bbox="292 524 1442 647">1. Excellent Poster Award: <u>Tomotsune M.</u>, Anzai., Yoshitake S., Koizumi H. (2012) Diurnal and seasonal variations of soil, heterotrophic and root respiration estimated by automatic open/close chamber and trenching method. Awarded at joint meeting of the 59th annual meeting of ESJ and the 5th EAFES international congress (Shiga).</p> <p data-bbox="292 667 1442 723">2. ポスター最優秀賞: <u>友常満利</u>, 吉竹晋平, 関根有哉, 小泉博 (2010) ミクロ MRI による森林土壌構造の観察, 第 57 回日本生態学会大会 (東京).</p> <p data-bbox="292 743 1442 799">3. ポスター最優秀賞: 安西理, 中一友香, 根村真希, <u>友常満利</u>, 小泉博 (2013) 冷温帯落葉広葉樹林において降雨イベントが土壌呼吸に与える影響. 第 60 回日本生態学会大会 (静岡).</p> <p data-bbox="292 819 1442 875">4. ポスター優秀賞: 三島綾乃, <u>友常満利</u>, 吉竹晋平, 小泉博 (2013) 冷温帯コナラ林におけるキノコの CO₂ 放出量とその季節変化. 第 60 回日本生態学会大会 (静岡).</p> <p data-bbox="292 931 1442 1055">1. Matsushita K., <u>Tomotsune M.</u>, Sakamaki Y., Koizumi H. (2013) Management of a cool-temperate broad-leaved deciduous forest and its possibility as an energy source, from the view point of the carbon cycle. The synthesis workshop on the carbon budget and forest ecosystem in the Asian monitoring network (Gifu).</p> <p data-bbox="292 1075 1442 1198">2. Suzuki M., Yoshitake S., Suminokura N., Tanami K., <u>Tomotsune M.</u>, Koizumi H. (2013) Effect of experimental warming on soil microbes and nutrients in a cool temperate grassland. The synthesis workshop on the carbon budget and forest ecosystem in the Asian monitoring network (Gifu).</p> <p data-bbox="292 1218 1442 1341">3. Suzuki Y., <u>Tomotsune M.</u>, Koizumi H. (2013) Comparison of biometric based NEP in three cool-temperate forests: <i>Larix kempferi</i>, <i>Quercus serrata</i> and <i>Pinus densiflora</i>. The synthesis workshop on the carbon budget and forest ecosystem in the Asian monitoring network (Gifu).</p> <p data-bbox="292 1361 1442 1485">4. Tanami K., Suminokura N., <u>Tomotsune M.</u>, Yoshitake S., Koizumi H. (2013) Non-destructive observation of root system dynamics under experimental warming in a cool-temperate grassland. The synthesis workshop on the carbon budget and forest ecosystem in the Asian monitoring network (Gifu).</p> <p data-bbox="292 1505 1442 1628">5. Suminokura N., Tanami K., Yoshitake S., <u>Tomotsune M.</u>, Koizumi H. (2013) Non-destructive measurement of soil respiration in a grassland ecosystem using multi-micro chamber system. The synthesis workshop on the carbon budget and forest ecosystem in the Asian monitoring network (Gifu).</p> <p data-bbox="292 1648 1442 1771">6. Moriya Y., <u>Tomotsune M.</u>, Koizumi H. (2013) Measurement of leaf litter respiration in a cool-temperate broad-leaved forest using three different methods. The synthesis workshop on the carbon budget and forest ecosystem in the Asian monitoring network (Gifu).</p> <p data-bbox="292 1792 1442 1915">7. Shinkai H., Chiba K., Higashi S., <u>Tomotsune M.</u>, Koizumi H. (2013) Carbon dynamics of evergreen coniferous and deciduous broad-leaved forests in warm-temperate zone. The synthesis workshop on the carbon budget and forest ecosystem in the Asian monitoring network (Gifu).</p> <p data-bbox="292 1935 1442 2058">8. Tsukasa K., Nemura M., <u>Tomotsune M.</u>, Koizumi H. (2013) Comparison of water cycle between two forests (<i>P.densiflora</i> and <i>Q. serrata</i>) in cool-temperate zone. The synthesis workshop on the carbon budget and forest ecosystem in the Asian monitoring network (Gifu).</p>

早稲田大学 博士（理学） 学位申請 研究業績書

種 類 別	題名、 発表・発行掲載誌名、 発表・発行年月、 連名者（申請者含む）
	<p>9. 鈴木庸平, <u>友常満利</u>, 小泉博 (2013) 冷温帯カラマツ林における炭素動態～コナラ林・アカマツ林と比較して～. TWIns 5周年記念東京女子医科大学・早稲田大学ジョイントシンポジウム (東京).</p> <p>10. 増田莉菜, <u>友常満利</u>, 吉竹晋平, 小泉博 (2013) 冷温帯コナラ林およびアカマツ林におけるリター層含水動態とリター層呼吸の制御要因. 第 60 回日本生態学会 (静岡).</p> <p>11. 松下華代, <u>友常満利</u>, 坂巻義明, 小泉博 (2013) 冷温帯落葉広葉樹林における炭素収支～里山の管理と持続可能な炭素循環に焦点を当てて～. TWIns 5周年記念東京女子医科大学・早稲田大学ジョイントシンポジウム (東京).</p> <p>12. 安西理, <u>友常満利</u>, 小泉博 (2013) 冷温帯落葉広葉樹林において降雨イベントが土壌呼吸に与える影響. 第 60 回日本生態学会 (静岡).</p> <p>13. 松下華代, <u>友常満利</u>, 坂巻義章, 小泉博 (2013) 炭素循環の視点から見た冷温帯コナラ林の管理とエネルギー利用の検討. 第 60 回日本生態学会 (静岡).</p> <p>14. 三島綾乃, <u>友常満利</u>, 吉竹晋平, 小泉博 (2013) 冷温帯コナラ林におけるキノコの CO₂ 放出量とその季節変化. 第 60 回日本生態学会 (静岡).</p> <p>15. 墨野倉信彦, 吉竹晋平, <u>友常満利</u>, 龍村信, 田波健太, 小泉博 (2013) 小型チャンバーを用いた草原生態系における土壌呼吸の非破壊的な計測. 第 60 回日本生態学会 (静岡).</p> <p>16. Masuda R., <u>Tomotsune M.</u>, Yoshitake S., Koizumi H. (2012) A method for continuous measurement of leaf litter water content in various forest types. Awarded at joint meeting of the 59th annual meeting of ESJ and the 5th EAFES international congress (Shiga).</p> <p>17. 渡辺真也, <u>友常満利</u>, 金澤泰斗, 増田莉菜, 小泉博 (2011) 冷温帯常緑針葉樹林における生態学的手法による NEP の推定. 第 58 回日本生態学会 (北海道).</p> <p>18. 安西理, <u>友常満利</u>, 吉竹晋平, 小泉博 (2011) 新型自動開閉チャンバーを用いた土壌呼吸速度の解析. 第 58 回日本生態学会 (北海道).</p> <p>19. 増田莉菜, <u>友常満利</u>, 関根有哉, 吉竹晋平, 小泉博, 太田俊二 (2011) 落葉広葉樹林及び常緑針葉樹林におけるリター含水率の野外連続測定. 第 58 回日本生態学会 (北海道).</p> <p>20. 馬場俊介, 坂巻義章, <u>友常満利</u>, 吉竹晋平, 小泉博 (2009) 光、土壌及び森林構造が浅間山山麓コナラ林の下層植生に及ぼす影響. 第 56 回日本生態学会大会 (盛岡).</p>