

# 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 —

2014年2月

友常 満利

Mitsutoshi TOMOTSUNE

# 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 —

2014年2月

早稲田大学大学院 先進理工学研究科  
生命理工学専攻 環境生態学研究

友常 満利

Mitsutoshi TOMOTSUNE

## 目 次

### 第 1 章 序論 . . . 3

- 1.1 地球温暖化と炭素循環の関係
- 1.2 森林生態系における炭素循環研究の現状
- 1.3 本博士論文の意義と目的

### 第 2 章 土壌呼吸の分離法の比較 . . . 10

- 2.1 はじめに
- 2.2 手法と材料
- 2.3 結果
- 2.4 考察

### 第 3 章 土壌生物呼吸と根呼吸の変動とその要因 . . . 33

- 3.1 はじめに
- 3.2 手法と材料
- 3.3 結果
- 3.4 考察

### 第 4 章 MRI を用いた土壌構造の非破壊計測 . . . 49

- 4.1 はじめに
- 4.2 手法と材料
- 4.3 結果
- 4.4 考察

**第 5 章 総合考察 . . . 71**

5.1 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

5.2 土壌呼吸の時空間的不均一性

5.3 今後の土壌圏炭素動態に関する研究の展望

**謝辞 . . . 77**

**引用文献 . . . 79**

**概要 . . . 97**

**業績一覧 . . . 103**

## 第1章 序論

### 1.1. 地球温暖化と炭素循環の関係

近年、地球温暖化をはじめ、大気・水質・土壌の汚染、砂漠化、酸性雨など、様々な環境問題が取り上げられている。これらの環境問題は、相互にかつ複雑に作用しながら、食料生産や生活環境など生物の生存に大きな影響を与えている。その中でも特に地球温暖化は、気温の上昇や降雨パターンの変化など、生物の生存に与える影響は大きい (IPCC 2007)。したがって、地球温暖化による今後の生物の生存に与える影響を明らかにするために、地球温暖化の仕組みの理解が求められている。

1970年代、科学技術の進歩に伴い地球の大気の仕組みが理解され、地球温暖化が深刻な問題として注目され始めた。この問題定義には Fourier (1827) による温室効果の発見、Tyndall (1861) による主要な温室効果ガスの特定、Callendar (1938) による大気中二酸化炭素濃度と地球の平均気温の上昇の報告、さらには、Keeling (1970) によるハワイと南極での二酸化炭素濃度の長期測定といった研究が重要な役割を果たしている (表1)。1980年代には地球温暖化に関する初めての世界会議 (フィラハ会議) が行なわれ、温暖化の問題が大きく取り上げられた。それらを受けて、温暖化に関する科学的側面を軸とした政府間の検討の場、気候変動に関する政府間パネル (Intergovernmental Panel on Climate Change; IPCC) が設立された。これまでに5回発表された報告書は、世界の国の政策に大きな影響を与え、温室効果ガスの排出削減を視野に入れた気候変動枠組み条約の締結や、京都議定書の作成に対して最新の科学的・技術的知見を与えた。

表1. 地球温暖化に関する主要な報告や動向

年	内容
1827	Fourierによる温室効果の発見
1861	Tyndallによる主要な温室効果ガスの特定
1896	Arrheniusによる石炭の大量消費に伴うCO <sub>2</sub> 濃度と気温の上昇の予測
1938	Callendarによる大気中CO <sub>2</sub> 濃度と地球の平均気温上昇の報告
1957	SuessとRevelleによる大気と海洋中のCO <sub>2</sub> の重要性を指摘、国際地球観測年(1957-1958)
1958	Keelingによるハワイと南極でのCO <sub>2</sub> 濃度の長期測定の開始(1989年に論文として報告)
1979	世界気象機関(WMO)による第1回世界気候会議
1985	フィラハ会議
1988	国連環境計画とWMOによる気候変動に関する政府間パネル(IPCC)の発足
1990	IPCC第1次報告書、第2回世界気候会議
1992	気候変動枠組条約の採択
1995	IPCC第2次報告書、第1回気候変動枠組条約締約国会議(COP1、以後毎年開催)
1997	COP3において京都議定書の採択
2001	IPCC第3次報告書
2007	IPCC第4次報告書
2013	IPCC第5次報告書

地球温暖化の原因と考えられている温室効果ガスは、主に二酸化炭素(CO<sub>2</sub>)やメタン(CH<sub>4</sub>)、亜酸化窒素(N<sub>2</sub>O)などが上げられる(IPCC 2007)。このうちCO<sub>2</sub>は、地球温暖化に最も影響を与える温室効果ガスであることが指摘されている。地球温暖化に関する最新の報告をまとめたIPCCの第5次報告書(2013)によれば、大気中のCO<sub>2</sub>濃度は、産業革命以前の1750年の約280 ppmから増加し続け、世界の平均気温が約30年で約0.85°C(±0.65 ~ 1.06°C)上昇したことが報告されている。CO<sub>2</sub>を構成する炭素は、大気・海洋・陸域に貯蔵され、物理的・化学的・生物学的な作用により、様々な形態で地球上を循環している(Falkowski 2000)。人為的な化石燃料の利用や炭素の吸収機能を担う森林の伐採といった土地利用変化は、これらのバランスを崩し、結果として大気中の炭素の増加を引き起こした。したがって、地球温暖化の仕組みを理解するためには、全球規模の炭素循環を把握することが重要である。

大気・陸域・海洋間における各炭素の移動には、様々な経路が存在する。大気－陸域間では、太陽エネルギーと土壌中の養分を利用した独立栄養生物の植物による光合成や呼吸、またそれらによって生産された有機物を利用する従属栄養生物による呼吸といった経路が存在する (Schimel 1995; Sitch et al. 2003)。大気－海洋間では、大気から海面表層へのCO<sub>2</sub>の分圧差による化学的な溶解経路と太陽エネルギーと海中の窒素・リンなどの栄養塩を利用した植物プランクトンによる光合成や呼吸の経路が存在する (Key et al. 2004; Sabine et al. 2004)。陸域－海洋間では、陸域を浸透してきた水に溶解し、それらが河川へと集まりやがて海洋へと炭素が移動する経路が主である (Alongi 2004)。この中で特に陸域の生態系を中心とした炭素の移動は、地球全体における植物による全炭素固定量の3分の2を担い、また人為的活動や気候変動による直接的・間接的影響を受けやすく、全球規模の炭素循環に与える影響は大きい (Schimel 1995)。以上のことから、全球規模の炭素循環の把握には陸域生態系の炭素循環の理解が必要不可欠である。

## 1.2 森林生態系における炭素循環研究の現状

陸域生態系はその相観や機能から、森林生態系や草地生態系、湿地生態系、農業生態系などに区分される。これらの炭素収支は、植物の光合成と呼吸による炭素の移動と、有機物の分解による炭素の移動の2つによって決定されている。これまでに多くの研究で、各生態系の炭素収支が推定されてきた。これらの結果、特に森林は陸域面積の30%と大きな割合を占め、さらに他の生態系に比べて高い炭素固定能力を有することが示されている (Malhi et al. 1999; Saxe et al. 2001; Whittaker et al. 1974)。

近年の CO<sub>2</sub> 排出取引においても、植林による森林面積の増加や管理活動による森林生態系内に保持される炭素量の増加は、削減量として認められるなど、森林の炭素固定能力は重要な項目として上げられている (IPCC 2013)。

これまで森林生態系の炭素収支を把握するために、生態系と大気との炭素交換を直接測定する微気象学的手法 (Wofsy et al. 1993; Yamamoto et al. 1999) や、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 (Ohtsuka et al. 2007; Yashiro et al. 2010) が用いられてきた (図 1)。微気象学的手法は、生態系全体の炭素収支を直接測定することから、炭素収支の季節・年変化、また長期的な環境要因との対応関係などを明らかにすることが可能である。これらのデータは多くのモデルシミュレーションの構築などにも利用されている。しかし、生態系毎の炭素循環の不均一性は大きく、これらのモデルを各生態系に適用することは難しい。また、経験則に基づくモデルシミュレーションでは、大きな環境変化に対する炭素収支の変化を予測することは難しい。これらは、森林内部の炭素の移動経路が、同一の環境要因に対して様々な応答性を示すなど、複雑な系になっていることが 1つの原因である。したがって、森林の炭素固定能力やそれらの環境変動に対する変化を明らかにするためには、生態学的手法を用いた森林内部の炭素循環の過程の理解が求められる。

森林の内部の炭素循環は、コンパートメントモデル (大塚ほか 2004) を用いた次の経路で説明される (図 1 (b))。大気の炭素は地上部植物体の光合成により植物の体内へと取り込まれる。その一部は呼吸として大気へ放出され、その他の一部は、地上部植物体は落葉や落枝として、地下



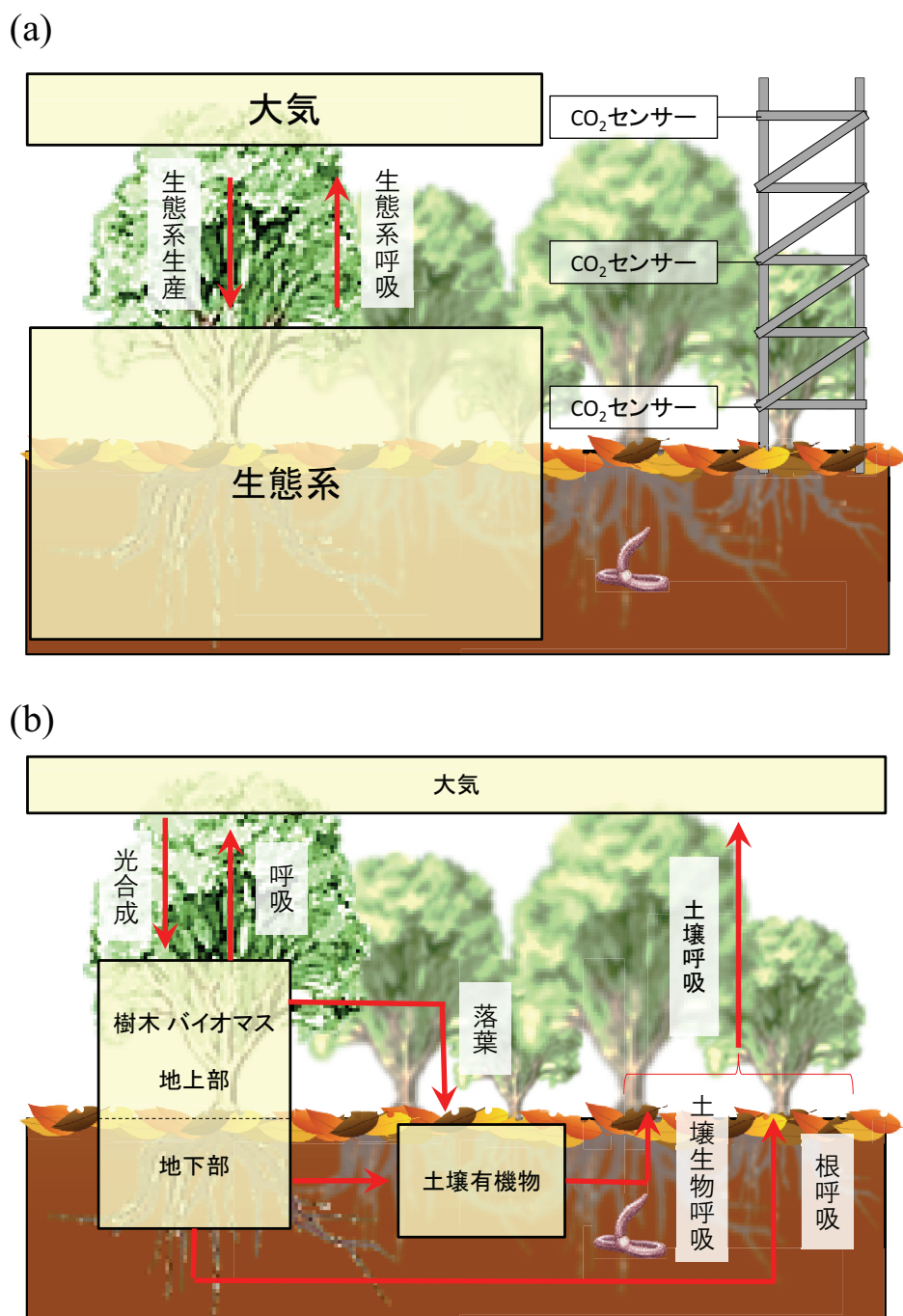


図1. 森林炭素収支の測定の模式図。(a)は微気象学的手法を用いた測定、(b)は生態学的手法を用いた測定の概念を示す。生態学的手法においては、炭素貯蓄(プール)をボックス、炭素の移動(フラックス)を矢印として表したコンパートメントモデルを用いる。

部植物体は枯死根として土壌へ供給される。つまり森林によって、大気中に気体として存在していた炭素は、植物に固体として貯蓄され、さらにその一部は土壌へ貯蓄されることになる。土壌中の有機物として貯蓄されている炭素は、その分解過程において土壌生物の呼吸として大気へ放出される。土壌表層という視点から炭素放出を見ると、土壌生物の呼吸の他に根の呼吸という経路も存在し、これらはまとめて土壌呼吸と呼ばれている。この中で特に土壌圏には、地上部の何倍もの炭素が蓄積され、またこれらの炭素は環境変化に対しての応答性が高く、森林の炭素収支に与える影響が大きい (Giardina and Ryan 2000; Valentini et al. 2000)。したがって、森林生態系の炭素循環を明らかにするためには、土壌圏からの炭素放出の変動性や環境要因に対する応答性を明らかにすることが重要である。

これまでに、多くの土壌呼吸に関する研究が行われてきたが、その動態の把握は非常に困難であった。これは土壌呼吸が様々な環境要因に対して応答していること (Atkin et al. 2000; Lee et al. 2006)、そして由来の異なる 2 つの要素 (土壌生物呼吸と根呼吸) から成り (Edwards and Harris 1977)、これらが同一の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 (Andersen et al. 2005)。したがって、土壌呼吸の動態を明らかにし、大きな環境変化に対する動態予測を行うためには、土壌呼吸を 2 つの要素に分離し、各要素の環境に対する応答性を明らかにすることが重要である。

### 1.3. 本博士論文の意義と目的

本研究の目的は、土壌圏炭素放出の変動要因を明らかにし、その放出

メカニズムについて議論することである。土壌呼吸の変動には、前述したように様々な要因が関わっているが、本研究においては特に、土壌生物と根呼吸の環境要因に対する応答性の違いに焦点を当てて、土壌呼吸の変動の理解を試みた。これらを明らかにするために、まず土壌呼吸の土壌生物呼吸と根呼吸への分離方法の比較・検討を行った(第2章)。第2章では、同一環境下で分離によく用いられている3つの手法の特徴や問題点を明らかにし、森林生態系において適した手法について議論した。次にこれらの手法を用いて長期にわたる土壌生物呼吸と根呼吸の測定を行った(第3章)。これまでの研究例では、野外環境下において長期にわたり土壌生物呼吸と根呼吸の分離を行い、その環境応答性を明らかにした例は少ない。第3章では、これらの測定から各呼吸の土壌温度や土壌水分に対する応答性の違いを明らかにし、土壌呼吸の変動について議論した。さらに、土壌圏炭素放出のメカニズム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(第4章)。これまでに土壌圏炭素放出と土壌構造との関係は適切な手法を欠いていたため、ほとんど議論されておらず、第4章ではその関係を明らかにすることを試みた。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を明らかにし、土壌圏炭素動態の時空間的不均一性について議論し、今後の土壌圏炭素動態に関する研究の展望についてまとめ、総合考察とした(第5章)。

## 第2章 土壌呼吸の分離法の比較

### 2.1 はじめに

土壌呼吸 (Soil respiration; SR) は、従属栄養生物の植物根の呼吸 (Root respiration; RR) と、有機物を分解する微生物や菌類、細菌などの土壌生物の呼吸 (Heterotrophic respiration; HR) の2つから構成されている (Andersen et al. 2005; Edwards and Harris 1977)。SR からこれらを正確に分離することは難しく、近年 SR の分離方法は様々な手法が提案されている。各々の手法には、生態系へ与える影響や特殊な機器の利用による制限、推定される値のタイムスケール、分離された呼吸に含まれている要素の違いなど、様々な長所や短所が存在する (Hanson et al. 2000; Kuzyakov 2006)。したがって、様々な生態系において、複数の手法を用いて SR を分離することは、RR や HR の環境要因に対する応答性などを一般化し、SR に与える影響を理解するために重要である。

森林生態系での測定においては、トレンチ法 (Lee et al. 2003)、回帰法 (Wang et al. 2008)、サンプリング法 (Nakatsubo et al. 1998) などが用いられ、近年では同位体を使用した手法も報告されている (Trumbore et al. 2006)。これらにより、各森林タイプにおける SR に対する RR や HR の寄与率の違いが明らかにされてきた (Bowden et al. 1993; Ohashi et al. 2000)。これらの報告によれば、SR に対する RR の寄与率は約 50%で、推定された生態系によって 10%から 90%まで大きなばらつきがあることが指摘されている。しかし、異なった手法で RR や HR を分離した場合、同じ測定場所においても推定される寄与率は大きく異なる値を示すことが指摘されている (Raich and Tufekcioglu 2000)。各手法における長所

を活かし、土壌圏の炭素放出過程を明らかにするためには、各手法の特徴を理解し、同一条件下で推定される値の比較を行うことが重要であるが、そのような研究例は少ない (Hanson et al. 2000)。

一方、制御要因において SR は土壌温度や土壌水分と強い相関を示すことが数多くの研究で報告されている (Lee et al. 2006)。また、様々な手法による SR の分離を通して、根や土壌生物のバイオマスの増減、呼吸活性の変化といった要素と SR の変動の関係が明らかにされている (Atkin et al. 2000; Uchida et al. 1998)。しかし、これらは一年を通して同時に変化をしているのにも関わらず、作業量の問題から別の時期に個別に測定されることが多かった。生態系によって制御要因は異なるため、SR の変動を一般化するためには、これらの要素を同時に測定して SR の制御要因を議論することが重要である。

本章では、SR の分離によく利用されるトレンチ法・回帰法・サンプリング法の3手法を用いて RR と HR の推定を行い、その推定値の違いとその原因を明らかにする。これらの結果から、野外環境下の森林生態系において RR や HR と環境要因の関係を明らかにするためには、どの手法が適しているのかについて議論する。また3手法を同時に行うことにより、RR と HR の土壌温度や土壌水分に対する応答性や、根の太さ毎の呼吸活性やバイオマス変化が SR の変動に与える影響についても議論する。

## 2.2. 材料と方法

### 調査地

本研究は、長野県北佐久郡軽井沢町の早稲田大学軽井沢試験地（北緯

36度20分、東経138度33分)に隣接する森林で行った(図2)。本試験地は浅間山麓の南側斜面の標高約1004mに位置している。

試験地に隣接する軽井沢特別地域気象観測所(気象庁)の記録によれば、1981年から2010年までの年平均気温は8.2℃で、8月に最も高く(月平均気温:25.8℃)、1月に最も低い(月平均気温:-8.7℃)。一方、年平均降水量は1,242mm

で、梅雨や台風の時期と重なる7月と9月に多く(月平均降水量:189mm, 207mm)、12月を中心に冬季は少ない(月平均降水量:27mm)。12月頃から3月頃まで積雪が確認されるが、最大積雪深は30cm程度である。これらのデータを用いて推定された気候区分は、吉良の暖かさ指数・寒さ指数(65.5・21.5)では冷温帯に、ケッペンの気候区分ではDfb(亜寒帯湿潤気候)となる。

浅間山周辺では、落葉広葉樹であるコナラ(*Quercus serrata*)・ミズナラ(*Quercus crispula*)・シラカンバ(*Betula platyphylla*)、常緑針葉樹であるアカマツ(*Pinus densiflora*)・シラビソ(*Abies veitchii*)・オオシラビソ(*Abies mariesii*)、さらには落葉針葉樹であるカラマツ(*Larix kaempferi*)の群落が存在する。特にコナラ・アカマツ・カラマツの群落は、東信森

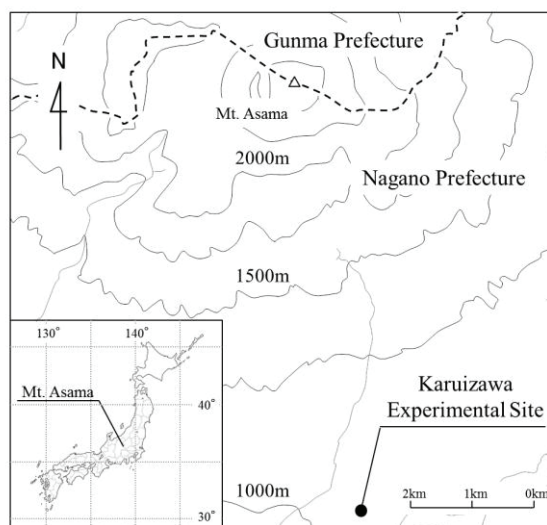


図2. 早稲田大学軽井沢試験地の位置。点線は県境、実線は等高線をそれぞれ示す。浅間山麓の南側斜面、標高約1004mに位置する(北緯36度20分、東経138度33分)。

表2. 落葉広葉樹林の木本類の種類組成

Phylum	Order	Family	Genus	Species	Behavior					
Magnoliopsida	Sapindales	Anacardiaceae	Rhus	<i>R.trichocarpa</i> Miq.	Deciduous	Broadleaf	Semi-tall tree	Sun tree		
		Aceraceae	Acer	<i>A.palmatum</i>	Deciduous	Broadleaf	Tall tree	Sun tree		
	Fagales	Fagaceae	Quercus	<i>A.mono</i>	Deciduous	Broadleaf	Tall tree	-		
				<i>A.crataegifolium</i>	Deciduous	Broadleaf	Semi-tall tree	-		
				<i>Q.serrata</i>	Deciduous	Broadleaf	Tall tree	Sun tree		
				<i>Q.crispula</i>	Deciduous	Broadleaf	Tall tree	Sun tree		
			Castanea	<i>C.crenata</i>	Deciduous	Broadleaf	Tall tree	Sun tree		
				Betulaceae	Betula	<i>B.platyphylla</i>	Deciduous	Broadleaf	Tall tree	Sun tree
			Ulmaceae	Ulmus	<i>U.laciniata</i>	Deciduous	Broadleaf	Tall tree	Sun tree	
				Laurales	Lauraceae	Lindera	<i>L.obtusiloba</i>	Deciduous	Broadleaf	Shrub
	Cornales	Cornaceae	Swida	<i>S.controversa</i>	Deciduous	Broadleaf	Tall tree	Sun tree		
	Rosales	Rosaceae	Prunus	<i>P.jamasakura</i>	Deciduous	Broadleaf	Tall tree	Sun tree		
				<i>P.grayana</i>	Deciduous	Broadleaf	Tall tree	Sun tree		
				<i>P.incisa</i>	Deciduous	Broadleaf	Semi-tall tree	Sun tree		
				<i>M.sieboldii</i>	Deciduous	Broadleaf	Semi-tall tree	Sun tree		
			Pourthiaea	<i>P.villosa</i> var.	Deciduous	Broadleaf	Semi-tall tree	Sun tree		
			Sorbus	<i>S.commixta</i>	Deciduous	Broadleaf	Tall tree	Sun tree		
				<i>S.alnifolia</i>	Deciduous	Broadleaf	Tall tree	-		
			Scrophulariales	Oleaceae	Fraxinus	<i>F.lanuginosa</i>	Deciduous	Broadleaf	Tall tree	-
			Celastrales	Aquifoliaceae	Ilex	<i>I.macropoda</i>	Deciduous	Broadleaf	Semi-tall tree	-
				Celastraceae	Euonymus	<i>E.hamiltonianus</i>	Deciduous	Broadleaf	Shrub	Sun tree
	Apiales	Araliaceae	Acanthopanax	<i>E.oxyphyllus</i>	Deciduous	Broadleaf	Semi-tall tree	Sun tree		
				<i>A.xiadophylloides</i>	Deciduous	Broadleaf	Semi-tall tree	Sun tree		
				<i>K.pictus</i>	Deciduous	Broadleaf	Tall tree	Sun tree		
	Ericales	Clethraceae	Clethra	<i>C.barbinervis</i>	Deciduous	Broadleaf	Semi-tall tree	Sun tree		
		Ericaceae	Vaccinium	<i>V.oldhamii</i> Miq.	Deciduous	Broadleaf	Shrub	Sun tree		
			Enkianthus	<i>E.campanulatus</i>	Deciduous	Broadleaf	Shrub	Sun tree		
Magnoliales	Magnoliaceae	Magnolia	<i>M.kobus</i>	Deciduous	Broadleaf	Tall tree	Sun tree			
Pinopsida	Pinales	Pinaceae	Larix	<i>L.kaempferi</i>	Deciduous	Conifer	Tall tree	Sun tree		
			Pinus	<i>P.densiflora</i>	Evergreen	Broadleaf	Tall tree	Sun tree		

林管理署（林野庁）によって定期的な管理が行われている。本研究は35年生のコナラを優占種とする落葉広葉樹林で行った。2008年5月に植生調査を行ったところ30種の木本類が確認された（表2）。高木層にはコナラが優先し、中層にはヤマウルシ（*Rhus trichocarpa*）やヤマザクラ（*Cerasus jamasakura*）、林床にはコナラの実生が生育している。

調査林周辺は、約900年前の追分火砕流により植生が初期化され、その後も小規模の噴火を数回繰り返している。2008年11月に土壌調査を行ったところ、表層から深さ約7cmで堆積有機物層と鉍質土層が分かれている。各層の炭素含有率は堆積有機物層の上層で47.5%、下層で37.3%、また鉍質土層の上層で5.4%、中層で4.9%、下層で3.8%であった。深さ40cm以下には大きな火山噴出物が堆積しており、周辺の土壌は火山噴出物未熟土に分類される。

調査区の設定を行うために、植生の種数－面積曲線を作成したところ、

200 m<sup>2</sup> でほぼ一定の値を示した (図 3)。これ以上の面積をとることで代表的な場所が取れると判断されたため、森林内に 3000 m<sup>2</sup> (30 m × 100 m) の方形区 (コドラート) を 2008 年 4 月に設置した。

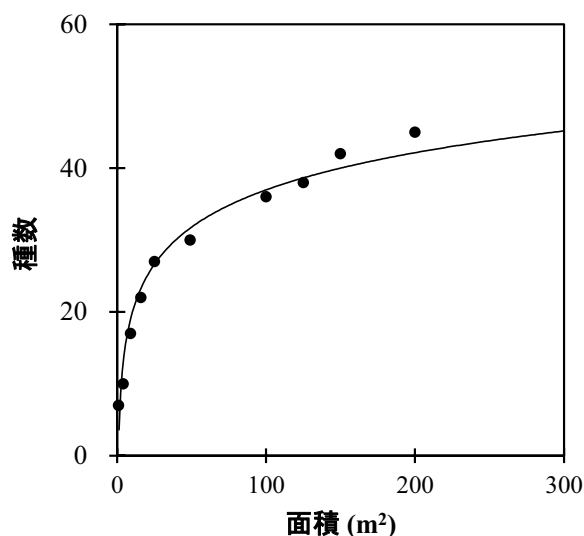


図3. 冷温帯コナラ林における種数－面積曲線。回帰式:  $y = 7.46\log x + 2.63$ ;  $R^2 = 0.97$

### 3 手法による土壌呼吸の測定

SR の分離には、トレンチ法・回帰法・サンプリング法

の 3 手法を用い、2009 年 8 月から 2010 年 10 月まで各月の SR・HR・RR 速度の測定および推定を行った。さらに得られた呼吸速度から SR に対する RR の寄与率を算出し、3 手法間の比較を行った。各々の測定法の詳細は以下に記述する。

#### トレンチ法

トレンチ法においては、まずコントロール区とトレンチ区の設置を行った。2009 年 6 月と 7 月に、コドラート内のランダムに設定された 30 地点において、CO<sub>2</sub> 放出速度を測定した。CO<sub>2</sub> 放出速度の測定には土壌表層に設置した土壌カラー (径 21 cm・高さ 7 cm) と赤外線 CO<sub>2</sub> ガス分析機 (GMP343、VAISALA、Finland) が内蔵されたチャンバー (径 21 cm・高さ 7 cm) を利用した Closed Chamber 法 (CC 法、Lee et al. 2003) を用いた。SR 速度を測定した 30 地点の内、平均的な値を示した 8 地点を



選出し、その内の4地点に対して、ロープと杭を用いて60×60 cmの枠を設けコントロール区とした。残りの4地点に対しては、測定地点を中心に60×60 cmの面積を残し、その周囲に幅20 cm、深さ40 cmの溝を掘った。この処理（トレンチ処理）により、区画内の根は外から切断され枯死する。さらに根が再び区画内に侵入しないように、塩化ビニル製の板（30×40 cm）で区画を囲い、溝を埋め戻してトレンチ区とした。予備調査により植物の根は深さ30 cmまでに存在していることが確認されており、それ以下の根のトレンチ区への混入はほぼないと考えられる。

トレンチ処理の後、2009年9月まで約2週間毎に、それ以降は約1ヵ月毎にコントロール区とトレンチ区のCO<sub>2</sub>放出速度を測定した。またCO<sub>2</sub>放出速度の測定と同時に、深さ5 cmの土壌温度と土壌水分を温度計（AD-5622、A & D、Japan）および土壌水分計（HydroSense、Campbell Scientific、USA）を用いて測定した。これらの測定値からRR速度を次の式で推定した。

$$RR_{Tr} = R_{con} - (R_{tre} - RD) \quad (1)$$

ここで $RR_{Tr}$  ( $\text{mgCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ) はトレンチ法によって推定されたRR速度、 $R_{con}$  ( $\text{mgCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ) はコントロール区で測定されたCO<sub>2</sub>放出速度の平均値 ( $n = 4$ )、 $R_{tre}$  ( $\text{mgCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ) はトレンチ区で測定されたCO<sub>2</sub>放出速度の平均値 ( $n = 4$ )、そして $RD$  ( $\text{mgCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ) はトレンチ区に残された枯死根の分解に伴うCO<sub>2</sub>放出速度である。つまり、 $R_{con}$  と  $(R_{tre} - RD)$  はトレンチ法によって測定したSR速度 ( $SR_{Tr}$ ) とHR速度 ( $HR_{Tr}$ ) をそれぞれ示している。

$RD$  はトレンチ区に存在する初期の根の量とルートバッグ法 (Lee et al. 2003) を用いて測定した根の分解率から推定した。初期の根量の測定に

においては、まずトレンチ処理を行った 2009 年 7 月にコドラートの付近で、 $1 \times 1 \text{ m}$  の面積で深さ 30 cm まで根を掘り起こした ( $n = 3$ )。根に付着した土壌を水で洗い流して乾燥させた後、3 つの太さのクラス(小; $<2 \text{ mm}$ 、中; $2 \text{ mm} \sim 10 \text{ mm}$ 、大; $>10 \text{ mm}$ ) に分け重量を測定した。これらの各クラスの平均値を初期の根量 ( $\text{RB}_{\text{initial}} \text{ gd.w. m}^{-2}$ ) とした。次に、根の分解率を測定するために、初期の根量の測定に用いた根を乾燥重量が均等になるように (小:約 3 g、中:約 5 g、大:約 15 g) 分けた。これらをナイロン製のルートバッグ (小・中: $10 \times 10 \text{ cm}$ 、大: $15 \times 15 \text{ cm}$ ) に詰め、36 個ずつ計 108 個作成した。作成されたルートバッグはトレンチ処理と同時にコドレート付近の 3 地点、深さ約 10cm に埋設した。その後、2009 年 10 月まで 1 ヶ月毎に、それ以降は 2 ヶ月毎に SR 速度の測定に合わせて、各地点より各クラスのルートバッグを 1 つずつ回収した。回収した根は付着した土を水で洗い流して乾燥重量を測定した後、埋設時の重量からの残存率を算出した。これらの測定値を用いて、トレンチ区に残存している根量 ( $\text{RB}_{\text{residual}} \text{ gd.w. m}^{-2}$ ) を下記の式から推定した。

$$\text{RB}_{\text{residual}} = \text{RB}_{\text{initial}} \times X/X_0 \quad (2)$$

ここで  $X/X_0$  はルートバッグから算出された残存率の平均 ( $n=3$ ) である。 $X_0$  (gd.w.) と  $X$  (gd.w.) はそれぞれのルートバッグに挿入された初期の根量と、ルートバッグを回収した時点で残存していた根量である。さらに、トレンチ区に残存している根量とルートバッグを埋設してからの経過時間 ( $t$ ) を次の式で回帰した。

$$\text{RB}_{\text{residual}} = at^4 + bt^3 + ct^2 + dt + e \quad (3)$$

ここで  $a$ 、 $b$ 、 $c$ 、 $d$ 、 $e$  は係数である。根量の減少速度 ( $\Delta \text{RB}_{\text{residual}} \text{ g d.w. h}^{-1}$ ) は式 (3) を  $t$  で微分 ( $d\text{RB}_{\text{residual}}/dt$ ) することにより、次の式で表さ

れる。

$$\Delta \text{RB}_{\text{residual}} = 4at^3 + 3bt^2 + 2ct + d \quad (4)$$

$\Delta \text{RB}_{\text{residual}}$  には無機化 (mineralization) による減少と水に溶けて流れ出るといったことによる減少 (transportation) が含まれる (Lee et al. 2003)。Nakane (1978) や Nakane et al. (1996) では、減少量の 64%が無機化によるものであることが報告されている。それにしたがって、各クラスの枯死根の分解に伴う  $\text{CO}_2$  放出速度 ( $\text{Rd}$ ,  $\text{gCm}^{-2} \text{h}^{-1}$ ) を下記の式で推定した。

$$\text{Rd} = \Delta \text{RB}_{\text{residual}} \times 0.64 \quad (5)$$

さらに  $\text{Rd}$  を  $\text{gCm}^{-2} \text{h}^{-1}$  の単位から  $\text{gCO}_2 \text{m}^{-2} \text{h}^{-1}$  に変換し、各クラスの合計を  $\text{RD}$  とした。

## 回帰法

回帰法において  $\text{SR}$  速度は、林内に毎月ランダムに設置された土壤カラー (径 11cm、高さ 5cm) と赤外線ガス分析機 (GMP343、VAISALA、Finland) が内蔵されたチャンバー (径 11 cm、高さ 12 cm) を利用した  $\text{CC}$  法を用いて測定した ( $n = 10 \sim 12$ )。なお、後述する土壤採取の作業を考慮し、トレンチ法よりもチャンバーサイズは小さいものを使用している。またそれらの測定と同時に、深さ 5 cm の土壤温度と土壤水分をトレンチ法と同じ手法で測定した。

$\text{HR}$  速度を推定するために、 $\text{SR}$  速度の測定の後、土壤カラーを抜き取り、塩化ビニル製の筒 (径 11 cm、高さ 30cm) を打ち込み、筒内に収まった土壤コアを採取した。その後、土壤コア中の植物根を仕分け、付着した土壤を水で洗い流し、乾燥重量を測定した。これらの測定値を用いて  $\text{SR}$  速度 ( $y$ ,  $\text{mgCO}_2 \text{m}^{-2} \text{h}^{-1}$ ) と根重量 ( $x$ ,  $\text{g d.w. m}^{-2}$ ) を線形回帰 ( $y =$

$ax + b$ ) した。ここで、 $y$  切片  $b$  は根の存在しない SR 速度、つまり HR 速度 ( $\text{mgCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ) であると考えられる (Behera *et al.* 1990)。

RR 速度は次の式で算出した。

$$RR_{RR} = SR_{RR} - HR_{RR} \quad (6)$$

ここで、 $RR_{RR}$  ( $\text{mgCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ) は RR 法によって推定された RR 速度、 $SR_{RR}$  は RR 法で測定された SR 速度の平均値 ( $n = 10$ )、 $HR_{RR}$  は回帰線から算出された  $b$  値である。

### サンプリング法

サンプリング法において SR 速度は、毎月トレンチ法で土壌カラーを設置した 30 地点の内、トレンチ処理をしていない 26 地点において測定した。測定には、トレンチ法と同じチャンバーを利用した CC 法を用いた。その測定と同時に他の手法と同じ手法で土壌温度、土壌水分を測定した。

RR 速度は各クラスの単位面積当たりの根量 ( $RB$ 、 $\text{g d.w. m}^{-2}$ ) と単位根重量当たりの呼吸速度 ( $R_r$ 、 $\text{gd.w. m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ) から推定した。 $RB$  を測定するために、毎月  $1 \times 1 \text{ m}$  の面積で深さ 30 cm までの土壌を掘り起こし根を採取した ( $n = 3$ )。採取した根は付着した土を水で洗い流した後、前述した大・中・小の 3 つのクラスに仕分けし、乾燥重量を測定した。また、 $R_r$  を測定するために、測定前日に各クラスの根を採取し、乾燥しないように湿らせた布で包み、実験室に持ち帰った。測定には赤外線ガス分析機 (LI-840, Li-COR, USA) に接続されたチャンバーを利用した Open Flow 法 (OF 法) を用いた (Nakatsubo *et al.* 1998)。チャンバーを恒温槽に沈め、その恒温中の水温を変化させることで、チャンバー内の温度を

制御した。0℃から30℃まで、5℃刻みで温度を変化させながら呼吸速度を測定し、温度－呼吸曲線を作成した。これらの測定値からRR速度を下記の式を用いて推定した。

$$RR_{RE} = \Sigma (RB \times Rr) \quad (7)$$

$RR_{RE}$  ( $\text{mgCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ) はサンプリング法で推定されたRR速度、RBは掘り起こして測定した根重量の平均値 ( $n = 3$ )、Rrは温度－呼吸速度曲線 ( $n = 3$ ) に、SR速度を測定した際の土壌温度を代入して算出した値である。

HR速度は次の式で推定した。

$$HR_{RE} = SR_{RE} - RR_{RE} \quad (8)$$

$HR_{RE}$  ( $\text{mgCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ) はサンプリング法によって推定されたHR速度、 $SR_{RE}$ はサンプリング法で測定したSR速度の平均値 ( $n = 26$ ) である。

### データ解析

各呼吸による年間CO<sub>2</sub>放出量を算出するために、土壌温度と呼吸速度の関係（温度－呼吸速度曲線）は下記の指数関数で回帰した。

$$R = \alpha e^{\beta T} \quad (9)$$

ここでRはSR・HR・RR速度、Tは深さ5cmの土壌温度、 $\alpha$ と $\beta$ は係数である。また、深さ5cmの土壌温度をデータロガー (UTBI-001, Onset Computer Corporation Bourne, MA, USA) を用いて1時間毎に連続測定した。その測定値を式(9)に代入し年間CO<sub>2</sub>放出量を算出した。

各呼吸の活性を明らかにするために、得られた温度－呼吸速度曲線から、地温が10℃と仮定したときの呼吸速度 ( $R_{10}$ ) と、温度に対する感受性 ( $Q_{10}$ ) を算出した。 $R_{10}$ および $Q_{10}$ は以下の式で算出される。

$$R_{10} = \alpha e^{10\beta} \quad (10)$$

$$Q_{10} = e^{10\beta} \quad (11)$$

すべての統計解析には統計解析ソフト (SPSS Statistics 17.0、SPSS Inc., Chicago, IL, USA) を用いた。統計的な比較においては、一元配置分析 (one way ANOVA) ・二次元配置分析 (two way ANOVA) ・t 検定 (t-test) を用い、有意差は  $p = 0.05$  で判断した。

## 2.3 結果

### 3 手法による土壌呼吸の測定

#### トレンチ法

コントロール区とトレンチ区の  $\text{CO}_2$  放出速度は明瞭な季節変化を示した (図 4 (a))。トレンチ処理の前 (2009 年 6 月・7 月) において、 $R_{\text{con}}$  と  $R_{\text{tre}}$  の  $\text{CO}_2$  放出速度にほとんど差は見られず、統計的な差は認められな

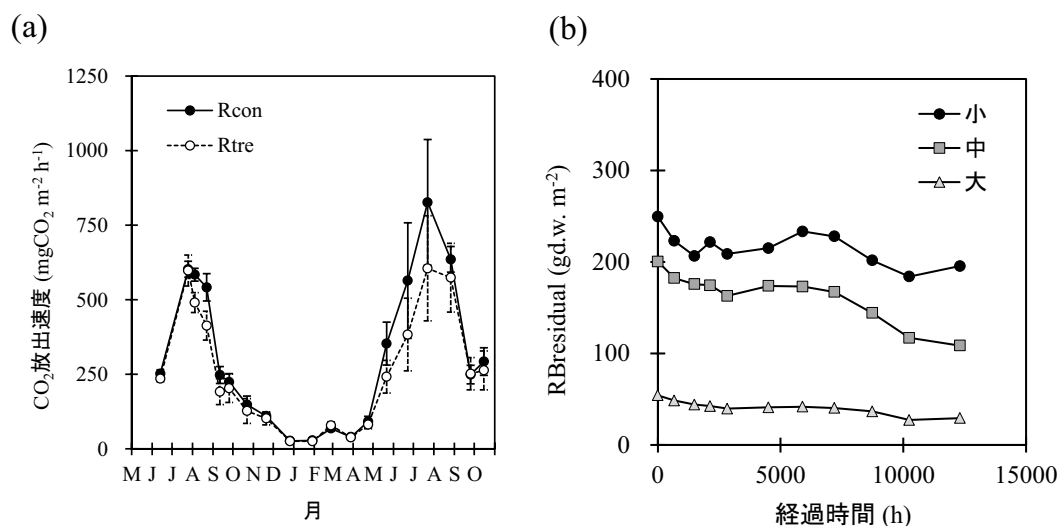


図4. トレンチ法における $\text{CO}_2$ 放出速度とルートバック法により推定された枯死根の分解。(a) はコントロール区とトレンチ区の $\text{CO}_2$ 放出速度を示す。(b) はトレンチ区に残存している太さ毎の根量の経時変化を示す。

かった ( $t$ -test、 $p > 0.05$ )。トレンチ処理の後、トレンチ区の方がコントロール区よりも高い値を示した (two way ANOVA、 $p < 0.05$ )。トレンチ処理の影響を考慮し、4 ヶ月分の測定データを省いた 2009 年 11 月から 2010 年 10 月までの測定値においては、 $R_{con}$  と  $R_{tre}$  の年間平均はそれぞれ  $297 (27 - 826) \text{ mgCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$  と  $241 (26 - 605) \text{ mgCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$  で、どちらの区画においても夏季に高く冬季に低い値を示した。

枯死根の分解においては、夏季に分解が促進し、冬季に抑制される傾向が認められた(図 4 (b))。埋設してから約 3 カ月の間は急激な減少を示し、冬季には一定またはやや上昇する傾向が見られた。太さのクラス毎の分解速度を比較すると、細根の方が太根よりも残存率は高く (小: 78%、中: 54%、大: 54%) 分解速度は低い。しかし、枯死根の初期の重量は

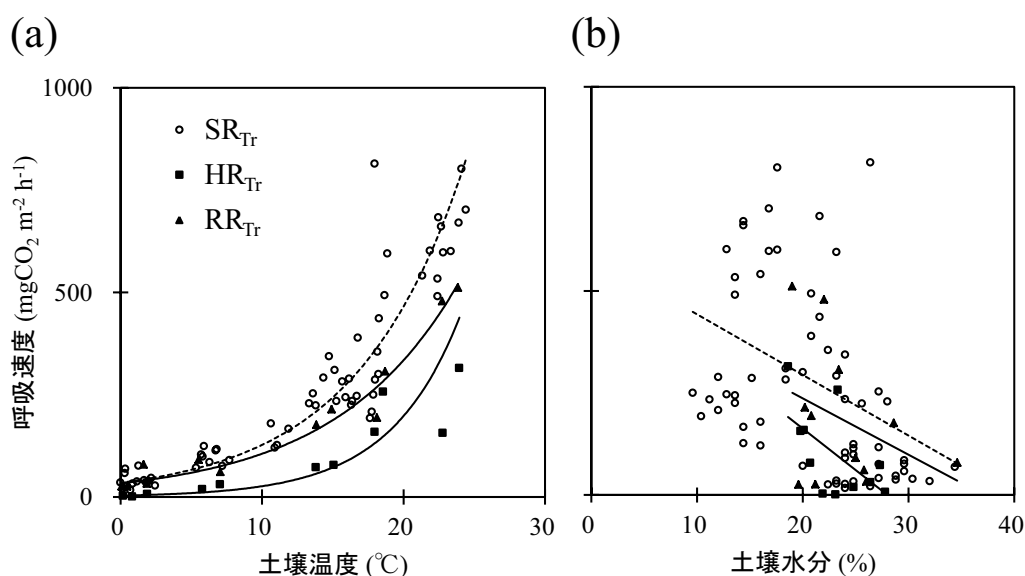


図5. 呼吸速度と環境要因の関係。(a) は土壌温度と呼吸速度の関係を示す。

回帰線:  $SR_{Tr} = 34.8e^{0.13ST} (R^2 = 0.92)$ ;  $HR_{Tr} = 33.4 e^{0.115ST} (R^2 = 0.92)$ ;  $RR_{Tr} = 3.5e^{0.201} (R^2 = 0.89)$ 。(b) は土壌水分と呼吸速度の関係を示す。回帰線:  $SR_{Tr} = -14.9x + 591.6 (R^2 = 0.14)$ ;  $HR_{Tr} = -13.8x + 512.2 (R^2 = 0.13)$ ;  $RR_{Tr} = -20.3x + 568.4 (R^2 = 0.35)$

細根の方が太根よりも多い (小 : 249 gd.w.、中 : 200 gd.w.、大 : 54 gd.w.)  
ため、トレンチ区の CO<sub>2</sub> 放出量には、細根の分解に伴う CO<sub>2</sub> 放出量の与  
える影響の方が太根よりも大きい。

呼吸速度に対する土壌温度、土壌水分の関係を図 5 に示した。RR<sub>Tr</sub>、  
HR<sub>Tr</sub> 速度は土壌温度と強い相関を示し (RR; R<sup>2</sup> = 0.87、HR; R<sup>2</sup> = 0.92、p  
< 0.05)、一方、土壌水分と弱い相関を示した (RR; R<sup>2</sup> = 0.35、HR; R<sup>2</sup> = 0.13、  
p < 0.05)。推定された RR と HR の Q<sub>10</sub> はそれぞれ 7.5、3.2 で、RR の方  
が高い値を示した。また、推定された RR と HR の R<sub>10</sub> はそれぞれ 26、  
106 mgCO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup> で、HR の方が高い値を示した。

## 回帰法

回帰法による代表的な根重量 - SR<sub>RR</sub> 回帰直線を図 6 に、毎月測定され  
た回帰直線のパラメーターを表 3 に示す。SR<sub>RR</sub> の年平均値 (2009 年 11  
月 - 2010 年 10 月) は 356 mgCO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup> で、夏季に高く (2009 年 7 月 : 904  
mgCO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>、2010 年 7 月 : 885 mgCO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>)、冬季に低い (2009 年 12  
月 : 53 mgCO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>) 傾向を示した。

根重量 - SR<sub>RR</sub> の回帰直線の傾き a は、夏季に高く冬季に低い傾向を示  
したが、2009 年 11・12 月や 2010 年 7・8 月のように負の値を示す月も  
見られた (図 6 (b))。切片 (b、HR<sub>RR</sub>) は SR 速度と同様に測定期間を通し  
て、夏季に高く (2009 年 7 月 : 901 mgCO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>、2010 年 7 月 : 1052 mgCO<sub>2</sub>  
m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>)、冬季に低い (2009 年 12 月 : 61 mgCO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>) 値を示した。し  
かし、根重量 - SR<sub>RR</sub> の関係において有意な相関を示したのは 2010 年 4  
月と 9 月 (R<sup>2</sup> = 0.45、p < 0.05) のみであった。



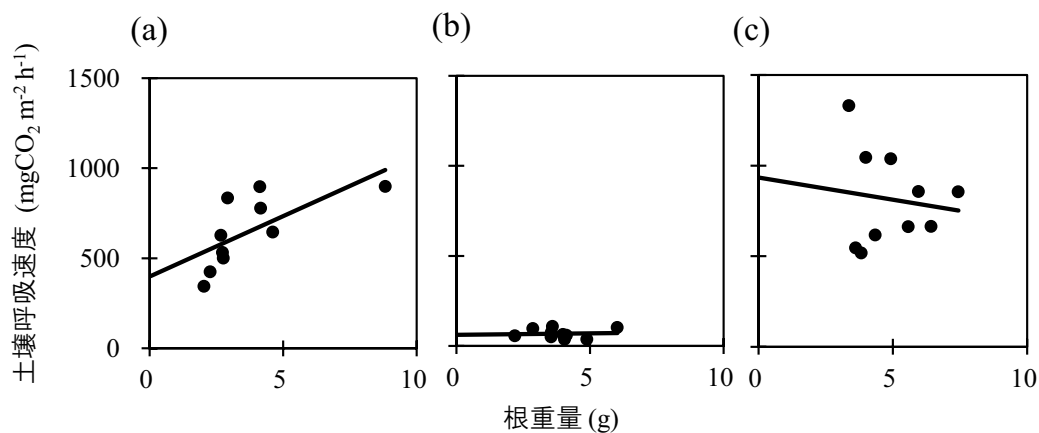


図6. 回帰法における根重量と土壌呼吸速度の関係。(a) は2010年6月、(b) は2010年1月、(c) は2010年8月における両者の関係をそれぞれ示す。回帰線: (a)  $SR_{RR} = 67.0x + 399.2$  ( $R^2 = 0.45$ ); (b)  $SR_{RR} = 1.688x + 62.1$  ( $R^2 = 0.15$ ); (c)  $SR_{RR} = -24.3x + 933.3$  ( $R^2 = 0.02$ )。

表3.  $SR_{RR}$ —根重量回帰線のパラメーター

月	y ( $SR_{RR}$ )		x (根重量)		回帰線のパラメーター		サンプル数 <i>n</i>	<i>p</i> 値	$R^2$ 値
	( $mgCO_2 m^{-2} h^{-1}$ )	SE	(gd.w.)	SE	a	b			
2009 Jul.	904	129	6.8	5.5	0.3	901	11	>0.05	0.00
Aug.	577	116	5.6	2.1	17.8	477	11	>0.05	0.10
Sep.	268	96	7.6	3.8	4.3	235	11	>0.05	0.03
Oct.	200	20	6.0	2.5	1.1	193	12	>0.05	0.02
Nov.	123	22	3.6	2.8	-0.9	124	11	>0.05	0.01
Dec.	53	43	6.5	4.5	-0.7	61	10	>0.05	0.01
2010 Jan.	69	26	4.0	1.1	1.7	62	10	>0.05	0.15
Feb.	114	29	4.0	2.4	3.8	95	11	>0.05	0.12
Mar.	73	23	3.8	2.3	0.8	72	10	>0.05	0.01
Apr.	191	55	3.9	2.3	12.3	143	10	>0.05	0.26
May	229	47	4.7	2.5	6.5	201	10	>0.05	0.12
Jun.	627	201	3.7	2.0	67.0	399	10	<0.05	0.45
Jul.	885	135	5.0	1.8	-32.0	1052	10	>0.05	0.18
Aug.	809	249	5.0	1.4	-24.3	933	10	>0.05	0.02
Sep.	325	104	5.3	2.0	36.9	127	10	<0.05	0.45
Oct.	253	65	5.0	2.3	10.1	201	10	>0.05	0.11

## サンプリング法

根重量は全体の年平均値 (2009年11月–2010年10月) が  $610 \text{ gd.w. m}^{-2}$  で、10月に高く冬季に低い値を示す傾向が見られた (図7 (a))。太さのクラス毎に年平均値を比較すると、小が  $323 \text{ gd.w. m}^{-2}$ 、中が  $187 \text{ gd.w. m}^{-2}$ 、大が  $102 \text{ gd.w. m}^{-2}$  と、細根の方が太根よりも有意に高い値を示した (two-way ANOVA、 $P < 0.05$ )。また、小や中は冬季に低く4・5月に増加

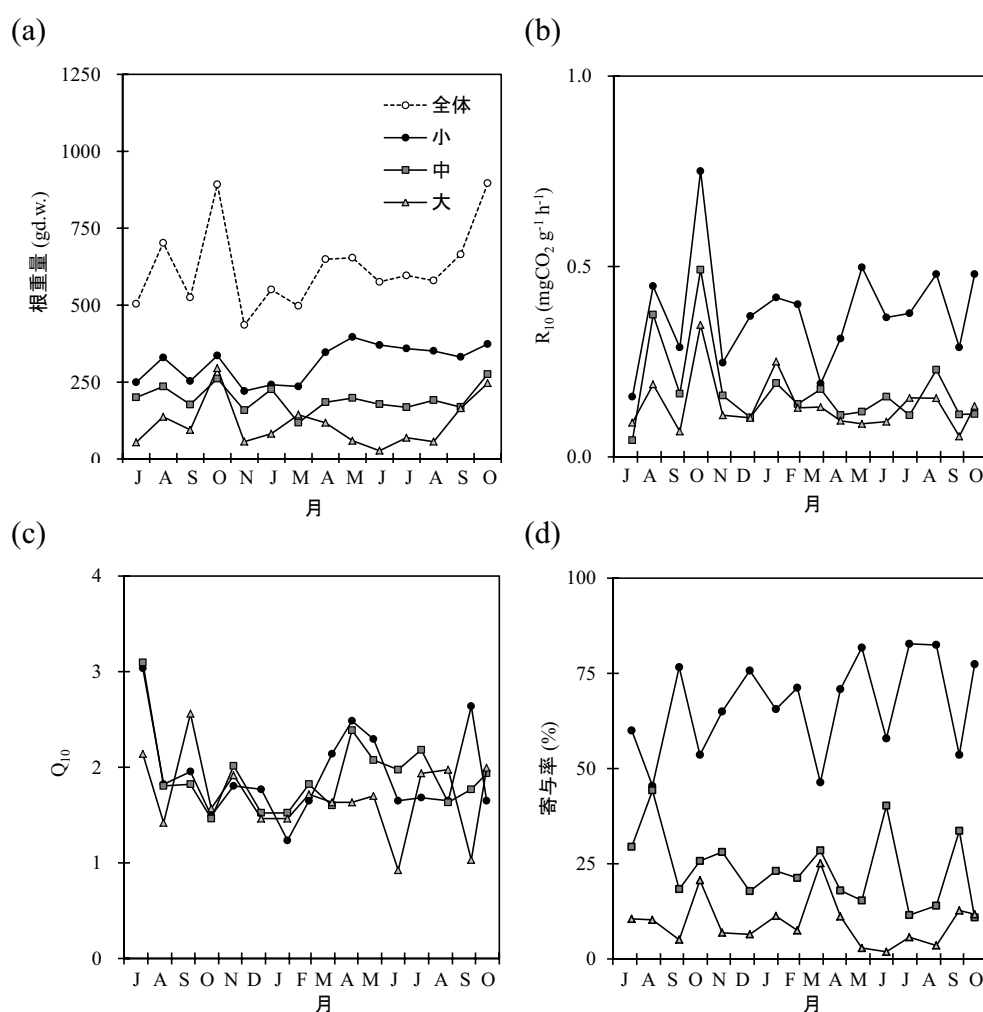


図7. サンプリング法において測定および推定された太さ別の根重量および呼吸活性の季節変化。(a) は根重量、(b) は $R_{10}$ 、(c) は $Q_{10}$ 、(d)は根呼吸に対する太さ別毎の呼吸の寄与率をそれぞれ示す。

する傾向、大は10月に高く4・5月に減少する傾向が見られたが、どちらも統計的に有意な差は認められなかった (two-way ANOVA、 $P < 0.05$ )。

$R_{10}$ の年平均値は小が  $0.34 \text{ mgCO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ 、中が  $0.14 \text{ mgCO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ 、大が  $0.12 \text{ mgCO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$  と、細根の方が太根よりも有意に高い値を示した (two-way ANOVA、 $P < 0.05$ ) (図7(b))。どの太さのクラスにおいても、一定の季節変化は認められなかったが、細根の方が太根よりもその変動幅は大きかった。

$Q_{10}$ の年平均値は小が1.9、中が1.9、大が1.7と、細根の方が太根よりも高くなる傾向を示した (two-way ANOVA、 $P > 0.05$ ) (図7(c))。どの太さのクラスにおいても一定の季節変化は認められなかった。

RR速度に対する各クラスの寄与率の年平均値は小が69%、中が22%、大が9%と、細根の方が太根よりも有意に高い値を示した (two-way ANOVA、 $P < 0.05$ ) (図7(d))。どの太さのクラスにおいても一定の季節変化は示さなかった。

### 3 手法による土壌呼吸の比較

各手法によって推定された各月の呼吸速度を図8に示す。トレンチ法においては、RR・HR速度は共に夏季に高く、冬季に低い明瞭な季節変化を示し、それにともないSR速度も同じような季節変化を示した。回歸法においては、HR速度はトレンチ法と同じような季節変化を示しているものの、HR速度がSR速度よりも高く推定されたために、RR速度が2010年8月など複数の月で負の値を示すことが確認された。サンプリング法においては、他の2手法とは異なりRR速度がより高く推定される傾向が見られた。また、2009年11月など複数の月でRR速度がSR

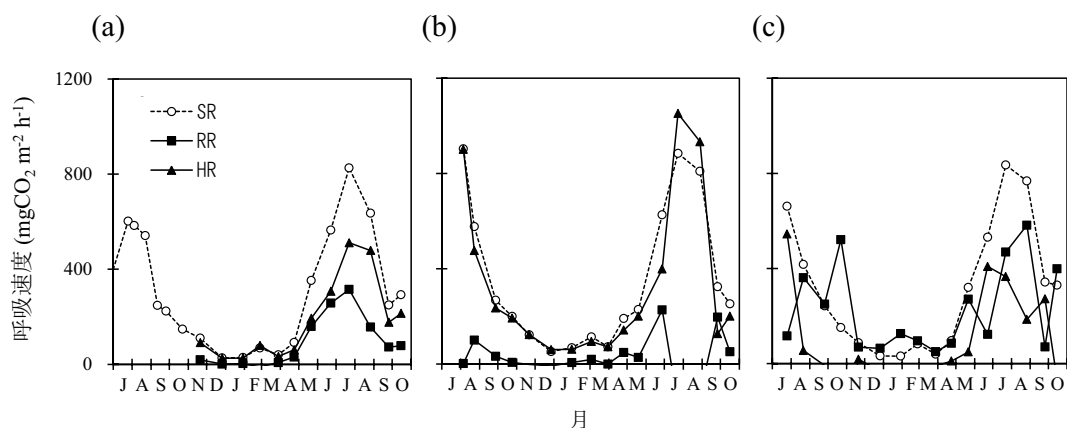


図8. 3つの手法において測定および推定された呼吸速度の季節変化。(a) はトレンチ法、(b) は回帰法、(c) はサンプリング法によって測定および推定された呼吸速度の季節変化を示す。

速度よりも高く推定されたために、HR 速度が負の値を示す月が見られた。

SR 速度に対する HR 速度の寄与率において、2009 年 11 月から 2010 年 10 月までの年平均値は、トレンチ法で 23% (−16 ~ 46%)、回帰法で 11% (−19 ~ 61%)、サンプリング法で 115% (20 ~ 393%) となった (図 8)。トレンチ法

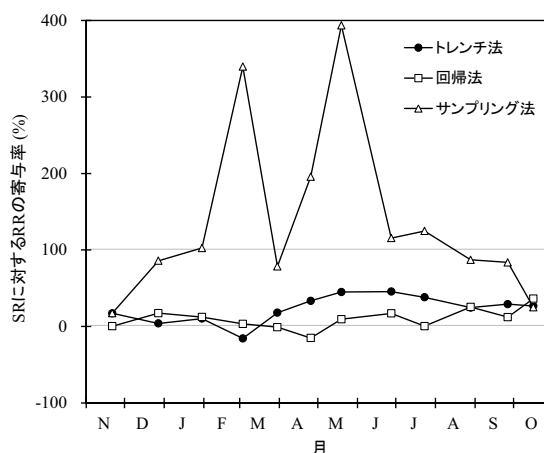


図9. 3手法により推定されたSRに対するRRの寄与率の季節変化。灰色のラインは理論的に取り得る値の下限 (0%) と上限 (100%) を示す。

では 2010 年 2 月に 0%以下の値が確認されたが、夏に高く冬に低い明瞭な季節変化を示した。回帰法においては、夏季と冬季に 0%以下の値が確認され、一定の季節変化は認められなかった。サンプリング法では春

季に高く秋季に低い傾向は見られるものの、100%を超える値を示した月が多く認められた。

## 2.4. 考察

### 3 手法の比較

本研究の結果、異なる手法を用いた場合、推定される RR・HR 速度は異なる値を示すことが明らかになった。トレンチ法は区画内の根を枯死させることで、土壌構造の攪乱をせずに HR の測定が可能である。しかし複数の研究において、(1) トレンチ処理の後も切断された根がしばらく呼吸を維持している、(2) コントロール区とトレンチ区で土壌温度や土壌水分といった環境に差が出る、(3) 枯死した根が有機物として余分に供給されるといった問題点が指摘されている (Hanson et al. 2000)。多くの研究において、トレンチ処理直後からコントロール区よりもトレンチ区の方が高い CO<sub>2</sub> 放出量を示す結果が報告されている (Lee et al. 2003; Uchida et al. 1998)。本研究では、直ちにトレンチ区の CO<sub>2</sub> 放出量は減少したが、その影響を考慮して 3 手法の比較に用いるデータには初期の 4 ヶ月分を除いた。また、両区の土壌温度や土壌水分は 1 年を通して大きな差は見られなかった (t test、 $P > 0.05$ ) ことから、コントロール区とトレンチ区の間には大きな土壌環境の差はなかったと考えられる。一方、トレンチ処理によって余分に供給された枯死根の影響については、ルートバッグ法を用いることでその影響を取り除くことを試みた。過去の研究では、本研究のようにこれらの影響を考慮している例はほとんどない (Liang et al. 2010; Takahashi et al. 2011; Wang et al. 2008, 2011)。Lee et al. (2003) においては、1 年半の測定で 3 度のルートバッグの回収 (初

期値と各年の終期値)と Olson (1963) で示されている分解モデルを用いて枯死根の影響を取り除いている。しかし、この分解モデルは数年単位の長期的な分解モデルであり、季節的な変化は考慮されていない。過去の研究において、土壌有機物の分解は夏季に高く冬季に低くなることが示されており (Berg and McClaugherty 2003)、また本研究においても根の分解速度は夏季に促進され、冬季に抑制される明瞭な季節変化を示した (図 4 (b))。そこで多項回帰式を用いることで季節変化も考慮に入れた分解速度の推定を行った。RD の  $R_{con}$  に対する寄与率は季節により異なり、0–30%の値を占めていた。従来のようにこれらの影響を無視した場合、HR や RR の季節変動の傾向や、推定される寄与率は大きく異なる。したがって、トレンチ法においては枯死根の影響を考慮することが重要である。

回帰法は、根の重量と SR 速度から HR 速度を推定する方法で、これまでの研究でも、特に根の寄与率の高い草原生態系で使用されてきた (Behera et al. 1990; Gupta and Singh 1981; Hill et al. 2004; Wang et al. 2009)。しかし、複数の研究で根の重量と SR 速度の相関が低いことが指摘され、多くの測定点数を確保することが求められる (Hanson et al. 2000)。本研究では測定点数を 10 – 12 点としたが、ほとんどの月において根重量と  $SR_{RR}$  に相関は認められなかった。Wang et al. (2008) では、プランテーションとして管理している森林生態系において、トレンチ法と回帰法を用いて土壌呼吸の分離を行っている。この研究の回帰法では測定点数を 10–15 点としたところ各月で根重量と SR 速度に相関関係が認められている。また、推定された寄与率はトレンチ法と近い値を示したことから、どちらの手法も森林生態系における SR の分離に有効な手法である

と報告している。この研究のトレンチ法により推定された根の寄与率の年平均値は 37%と、本研究のトレンチ法で推定された値よりも約 2 倍近く高い値を示している。回帰法は SR 速度が上昇すると、根重量も上昇するという理論に基づいているため、土壌の不均一性が高く HR 速度が測定地点毎に大きく異なる場合や、根呼吸の寄与率が低い場合などでは、この手法の適用が難しくなると考えられる。本調査地は半自然林であるため土壌の不均一性が高く、また火山礫が深さ 40cm 以上に多く存在しているため、植物根の発達が一般的な森林に比べて悪い。これらの理由により、SR の分離が適切に行なえなかったと考えられる。したがって、回帰法は土壌の不均一性が小さい草原生態系やプランテーションといった森林生態系での利用に限定したほうがよいだろう。また、自然状態の森林生態系に適用する場合は、相当数の測定点数の確保で対応できるかもしれないが、多大な労力を必要とする。

サンプリング法は、根の呼吸活性と根の重量の変動をクラス毎に測定することで、他の 2 手法とは違い RR 速度を直接推定することが可能である。この手法は、様々な生態系で適用されているが、根を切断したことによる障害呼吸や土壌中と異なる環境下での呼吸測定により、比較的 RR が高く見積もられることが指摘されている (Hanson et al. 2000)。本研究においても先の問題により、 $RR_{RE}$  が高く見積もられたと考えられる。また、本研究ではサンプリング法によって推定された呼吸速度は明瞭な季節変化を示さなかった。一般的にこれらは明瞭な季節変化を示すことが知られている (Atkin et al. 2000; Vogt et al. 1981; Xu et al. 2010)。季節変化が捉えられなかった原因としては、呼吸測定に用いるサンプルの選出方法と、根重量の推定方法の 2 つに問題点がみられた。植物の根は、

新根と旧根の違いや樹種の違いにより、呼吸活性が異なることが知られているが (Bouma et al. 2001; Fu et al. 2002; Lee et al. 2005; Volder et al. 2005)、本研究では根の新旧や樹種を区別していない。また、根重量に関しては、根を掘り起こした場所による変動が大きく、季節変化を捉えられなかったと考えられる。このような要素を掛け合わせて RR 速度を推定しているため、推定された RR 速度が大きく変動したのであろう。したがって、サンプリング法はクラス毎の根の活性の違いなどを比較するための利用に限定すべきで、森林全体の RR や HR の寄与率を推定するための手法としては適切でないと考えられる。

トレンチ法はトレンチ処理などの事前準備が必要であるが、毎月の SR 速度の測定はシンプルな測定方法で比較的労力が少なく、一般的な森林生態系で長期にわたり測定する場合は妥当な手法であると考えられる。回帰法は、トレンチ法のような事前準備は不要であるが、毎月の SR 速度の測定に加えて、すべての測定地点において土壌を掘り返し根重量を測定する必要があるため、トレンチ法より継続する労力が多い。また、適用できる生態系が限られるため、特に森林生態系における長期測定には向いていないと考えられる。サンプリング法は、事前準備は必要ないが他の2手法に比べて圧倒的に毎月の RR 速度の測定労力が多い。他の手法では得られない詳細な根呼吸の活性が明らかにできるが、様々な要素を掛け合わせて RR 速度を推定するために誤差が大きくなり、結果として妥当な SR の分離が行えていない。以上のことから、各手法には異なるメリットがあるため、特定の手法がすべてを網羅できるわけではないが、森林生態系において長期間にわたり野外環境下で SR の分離を行うという観点に限れば、トレンチ法が最も適した方法であると考えられ



た。

### 土壌呼吸量と季節変化の変動要因

トレンチ法により推定された本調査地の SR・HR・RR による年間 CO<sub>2</sub> 放出量は、それぞれ 479 gC m<sup>-2</sup> year<sup>-1</sup>・369 gC m<sup>-2</sup> year<sup>-1</sup>・110 gC m<sup>-2</sup> year<sup>-1</sup> と推定された。SR 速度に対する HR と RR 速度の寄与率はそれぞれ 77% (54% ~ 116%) と 23% (-16 ~ 46%) となった。これらの結果は、季節を通して SR は主に HR によってその変動が決まっていることを示している。RR の年間寄与率を推定した過去の研究例では、例えば亜熱帯林においては 37% (Wang et al. 2008)、温帯混交林においては 46% (Ruehr and Buchmann 2009)、温帯広葉樹林においては 31% (Luan et al. 2011)、さらに本調査地と同じ冷温帯広葉樹林においては 31%と 45% (Lee et al. 2010) という値が報告されている。これらの値と比較すると本調査地の寄与率は低い値を示している。過去の研究例の値はトレンチ法によって推定された値であるが、枯死根の分解を考慮に入れていないため、結果として過大に評価された値になっていると考えられる。また、本調査地は樹木の根の発達が悪いため、それが原因で RR 量自体が小さくなっていることも原因として考えられる。

本研究において RR の寄与率は夏季に上昇し、これらは過去の研究の報告と一致する (Lee et al. 2003; Wang et al. 2008)。一般的に、RR や HR 速度は土壌温度や土壌水分によって制御されている (Atkin et al. 2000; Lee et al. 2010)。本研究においても、RR と HR は土壌温度に対して強い相関を、土壌水分に対して弱い相関を示している。特に土壌温度に対しては、RR の温度感受性は HR よりも高く、この温度感受性の違いが、夏

季の根呼吸の寄与率の上昇を引き起こしていると考えられる。Q<sub>10</sub>において過去の研究例では、本研究のように RR の方が HR よりも高いという報告 (Boone et al. 1998; Ruehr and Buchmann 2009) やその逆を報告している例もある (Li et al. 2011; Liang et al. 2010; Luan et al. 2011)。これらの結果は森林タイプ (種組成や空間構造) が異なることにより、RR や HR の Q<sub>10</sub> は様々な値をとることを示している。

根は代謝や栄養塩の吸収といった生理的な機能の違いから、一般的に太さ 2 mm を境に細根と太根に区分される (Jackson et al. 1997; Pregitzer 2002; Vogt et al. 1996)。本研究においてはより詳細に太さ毎の役割の違いを明らかにするために 3 段階に分けた。RR 速度に対する各クラスの寄与率は細根の方が太根よりも大きく、RR は細根の影響を最も強く受けて季節変化していた。細根の寄与率が高かったのは、細根の呼吸活性や根重量が太根よりも高いためである。呼吸活性は一般的に Q<sub>10</sub> や R<sub>10</sub> といった指標で表され、これらは太根よりも細根の方が高い値を示すことが報告されており (Makkonen and Helmisaari 1998; Marsden et al. 2008)、本研究の結果と一致する。この高い呼吸活性は代謝や活性の高い新しい細胞が、高い割合で細根を構成しているためであると考えられる。また、複数の研究において、全体の根に対する細根の割合は、森林タイプによって大きく異なることが報告されている (Matjaž and Primož 2010)。本研究においては細根の方が太根よりも高い値を示していた。これらの結果は、各クラスの呼吸活性や根重量は生態系によって大きく変化することを示しており、RR の変動を理解し一般化するためには、各クラスがどのように環境要因に対して応答するかを明らかにすることが重要である。

## 第3章 土壤生物呼吸と根呼吸の変動とその要因

### 3.1 はじめに

これまでの多くの研究において、土壤呼吸 (SR) を構成する土壤生物呼吸 (HR) と根呼吸 (RR) の様々な環境条件に対する応答性が明らかにされてきた。これらの研究によると、HR や RR の動態は、土壤温度や土壤水分、微生物や根のバイオマス、光合成活性や植物フェノロジーなど、生物的・非生物的要因によってコントロールされている (Bekku et al. 2009; Davidson et al. 1998; Högberg et al. 2001; Rey et al. 2005; Zhou et al. 2007)。この中で特に土壤温度と土壤水分は、呼吸の変動を説明する最も重要な要因であり、これらに対する各呼吸の応答性が異なることも報告されている。例えば、Boone et al. (1998) や Zhou et al. (2007) は、HR が RR よりも土壤温度に対する応答性が高いことを報告している。また、Lee et al. (2010) は、HR のほうが RR よりも土壤水分に対する感受性が高く、さらにそれらの応答性が季節によって変化することを報告している。しかし、HR と RR の土壤温度や土壤水分に対する応答性に関する研究は、人為的に様々な環境状態を作り出して呼吸量の測定を行うことができる室内実験の例が多く、野外環境下において環境要因に対する各呼吸の応答性を明らかにした例は少ない。野外環境下でこれらを明らかにするためには、SR を 2 つの呼吸に分離し、様々な環境状態を網羅した長期にわたる測定が求められる。

SR の分離は、HR と RR の変動性を理解する上で重要であるが、それに加えて森林が吸収・放出する炭素の収支 (Net ecosystem production; NEP) を定量的に評価する上でも重要である。これまでに多くの研究の

中で、様々な手法を用いて SR に対する HR の寄与率が推定されてきた。これらの報告によると、SR に対する HR の寄与率は約 50%程度で、用いる手法や測定される生態系の違いによって 10% – 90%と広い幅の値をとることが知られている (Bond-Lameberty et al. 2004; Hanson et al. 2000; Kuzyakov and Larionova 2005)。しかし、この HR の年間の寄与率の推定方法には未だ議論の余地が残されている。例えば、報告されている寄与率のほとんどは、ある季節やある年だけの測定で推定されているため、寄与率の季節変化や年変化が考慮されていない (Hanson et al. 2000; Lee et al. 2003; Wang et al. 2008)。また、近年の研究においても、寄与率の推定に土壌水分の影響は考慮されていない (Grossiord et al. 2012; Vallack et al. 2012; Zhao et al. 2010a)。HR と RR は同じ環境要因に対しても異なる強さで応答するため、SR に対するこれらの寄与率は、季節や年によって変動する可能性があるほか、測定を行う土壌の水分状態によっても大きく変動する可能性が考えられる。一般的に年間の NEP は、比較的測定の簡単な SR の年間量に、何らかの手法で推定した、または過去の文献などから得た HR の寄与率を乗じて算出される。したがって、寄与率が適切に推定されていなければ、最終的に算出される NEP にも大きな誤差を生じることになる。HR の寄与率の季節・年変化を明らかにし、これら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は、複数年にわたる SR を分離した長期測定によって、各呼吸量と土壌温度、土壌水分の関係を明らかにする必要がある。

そこで本章では、第 2 章で森林生態系における長期間の SR の分離に妥当な手法と判断されたトレンチ法を用いて、約 3 年間 (November 2009 – September 2012) にわたり各呼吸速度の測定を行った。これらの測定か

ら、HR と RR が環境要因（土壌温度と土壌水分）に対しどのように応答するのかを明らかにし、HR と RR そしてその複合体である SR の季節・年変化について議論した。また推定される HR の寄与率の変化が森林の炭素収支の推定に与える影響についても議論した。

### 3.2. 手法と材料

#### CO<sub>2</sub> 放出速度の測定

調査は第2章で示した軽井沢試験地のコナラ林で行った（図2）。トレンチ法においては、先の研究で用意された4つのコントロール区と4つのトレンチ区を利用した。コントロール区とトレンチ区の土壌表層からのCO<sub>2</sub>放出速度（Econ、Etre、mgCO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>）を2009年6月から2012年9月まで約1ヶ月毎に測定した。測定には、深さ5 cmに挿入された土壌カラー（径21 cm、高さ7 cm）と赤外線ガス分析器を（GMP343、Vaisala、Finland）を内蔵したチャンバー（径21 cm、高さ7 cm）を利用したClosed Chamber法（CC法）を用いた。それらの測定と同時に、深さ5cmの土壌温度（ST、℃）と土壌水分（SWC、%）を温度計（AD-5622、A&D、Japan）と土壌水分計を（HydroSense、Campbell Scientific、USA）を用いて測定した。

第2章で記述した通り、Econ はSR速度（R<sub>S</sub>、mgCO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>）として定義されるが、Etre はトレンチ処理によって供給された枯死根からのCO<sub>2</sub>放出速度（RD、mgCO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>）が含まれている。そのため、HR速度（R<sub>H</sub>、mgCO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>）の推定のために、RDをEtreから差し引く必要がある。RDはトレンチ区に存在する初期の根の量とルートバッグ法を用いて測定した根の残存率から推定した。これらの方法は第2章

(Tomotsune et al. 2013a) に詳しく述べている。先の測定により、根の重量減少は季節変化 (短期的変化) と年変化 (長期的変化) の両方を示すことが予測された。そこでまず、長期的変化を測定するために、ルートバッグを各3段階の太さ (小; < 2 mm、中; 2 – 10 mm、大; > 10 mm) でそれぞれ6個ずつ、計18個を用意した。これらを2009年7月にコドラー卜内の深さ10 cmの位置に埋設した。その後、2010年7月と2012年7月に各太さのルートバッグを3個ずつ、計9個を回収した。回収した根は水で付着した土壌を洗い流し、ルートバッグに封入した初期の重量と回収した時点の重量の差から、残存率の平均値 ( $n = 9$ ) を算出した。これらの残存率はOlson (1963) のモデルを用いて回帰した。枯死の残存量は下記の式で算出される (Lee et al. 2003):

$$M_{(T)} = M_0 \times ae^{-0.64kT} \quad (12)$$

ここで  $M_{(T)}$  ( $\text{gC m}^{-2}$ ) は各年の初期にトレンチ区に残されている枯死根量 ( $T$ , year;  $T = 1, 2, 3$ )、 $M_0$  はトレンチ区に残された初期の根量 ( $\text{gC m}^{-2}$ ;  $M_0 = 252$ )、 $a$  と  $k$  は係数 ( $a = 1$ ,  $k = 0.33$ )、そして  $0.64$  は無機化率 (Nakane 1978; Nakane et al. 1996) を示している。 $M_0$  は2009年7月にコドラー卜付近の  $1 \text{ m} \times 1 \text{ m}$  の区画を掘り返して測定した根の重量の平均 ( $n = 3$ ) とした。各年の枯死根の変化量 ( $\Delta M_{(T)}$ ,  $\text{gC m}^{-2}$ ) は次の式で計算される:

$$\Delta M_{(T)} = M_{(T-1)} - M_{(T)} \quad (13)$$

次に短期的変化を推定するために、第2章 (Tomotsune et al. 2013a) で測定された1年間の重量減少のデータを多項式で回帰した:

$$\alpha_{(t)} = bt^3 + ct^2 + dt + e \quad (14)$$

この式において  $\alpha_{(t)}$  は各日 ( $t$ , DOY) における残存量 ( $\text{gC m}^{-2}$ )、 $b \cdot c \cdot$

$d \cdot e$  は係数 ( $b = -1.38 \times 10^{-7}$ 、 $c = 8.03 \times 10^{-5}$ 、 $d = 1.37 \times 10^{-2}$ 、 $e = 1.00$ ) である。長期 (式 (12)、(13)) と短期 (式 (14)) 的变化の傾向を考慮するために、各年、各日における枯死根の重量減少量 ( $M_{(T,t)}$ ) を次の式で算出した:

$$M_{(T,t)} = M_{(T-1)} - \Delta M_{(T)} \times (1 - \alpha_{(t)}) \quad (15)$$

この推定値から重量減少速度を求め、RD を算出するために、式 (15) を  $t$  で微分した ( $dM_{(T,t)}/dt$ ):

$$RD = \Delta M_{(T)}(3bt^2 + 2ct + d) \times 44/12 \times 1000/24 \quad (16)$$

ここで  $44/12 \times 1000/24$  は  $gC m^{-2} day^{-1}$  という単位を  $mg CO_2 m^{-2} h^{-1}$  へ換算するための定数である。

### 呼吸量の土壌温度および土壌水分に対する応答性

呼吸量、土壌温度、土壌水分の関係を明らかにするために、野外測定で得られた測定値を過去の研究例で示されている複数の関係式を用いて回帰した。その結果、Qi and Xu (2001) で示されている式が最も  $R^2$  値が高く算出されたため、この式を用いて回帰を行った:

$$R = f \times STg \times SWCh \quad (17)$$

ここで  $R$  は  $R_S$  または  $R_H$ 、 $f$ 、 $g$ 、 $h$  は係数である。また、RR 速度 ( $R_R$ ) と環境要因との関係を明らかにするために、それぞれの式で得られた  $R_S$  と  $R_H$  の差を算出しグラフ化した。

呼吸速度の季節変化・年変化を明らかにするために、深さ 5 cm の ST と SWC をコドラート付近に設置されている気象観測器 (RAWS-F, Campbell Scientific, USA) を用いて 1 時間毎に測定した。測定した ST と SWC は式 (17) に代入し、 $R_S$  と  $R_H$  の 1 時間毎の値を算出した。さら

に  $R_S$  と  $R_H$  の差から  $R_R$  を推定した。

### 3.3 結果

#### 測定された $E_{con}$ と $E_{tre}$ および推定された $RD$

図10は2009年6月から2012年9月までの  $E_{con}$  と  $E_{tre}$  の季節および年変化を示している ( $n = 4$ )。  $E_{con}$  と  $E_{tre}$  は22から826  $\text{mg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ 、20から640  $\text{mg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$  までの値をそれぞれ示した。トレンチ処理前においては、測定された  $E_{con}$  と  $E_{tre}$  に有意な差は認められなかったが (two-way ANOVA、 $p > 0.05$ )、トレンチ処理後には有意な差が認められた (two-way ANOVA、 $p < 0.05$ )。  $E_{con}$  は  $E_{tre}$  よりも測定期間を通して高い値を示したが、共に夏季に高く冬季に低い値となる季節変化を示した。

図11はルートバッグ法によって測定された根の残存率の変化を示し

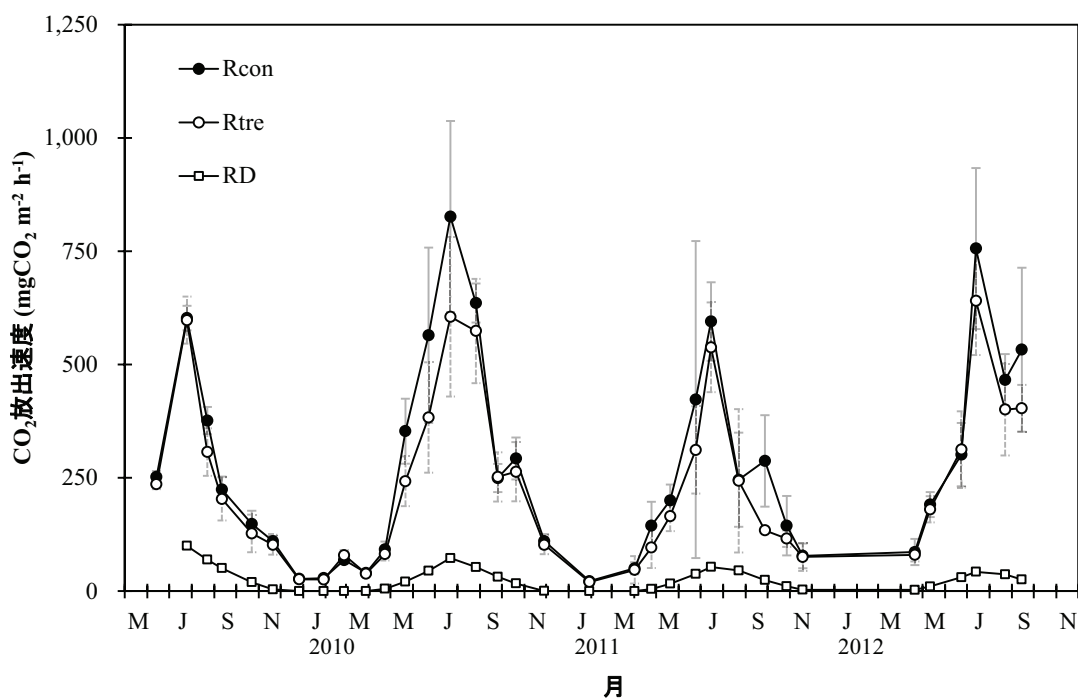


図10.  $\text{CO}_2$ 放出速度の季節および年変化。灰色の実線および破線は標準偏差を示す。



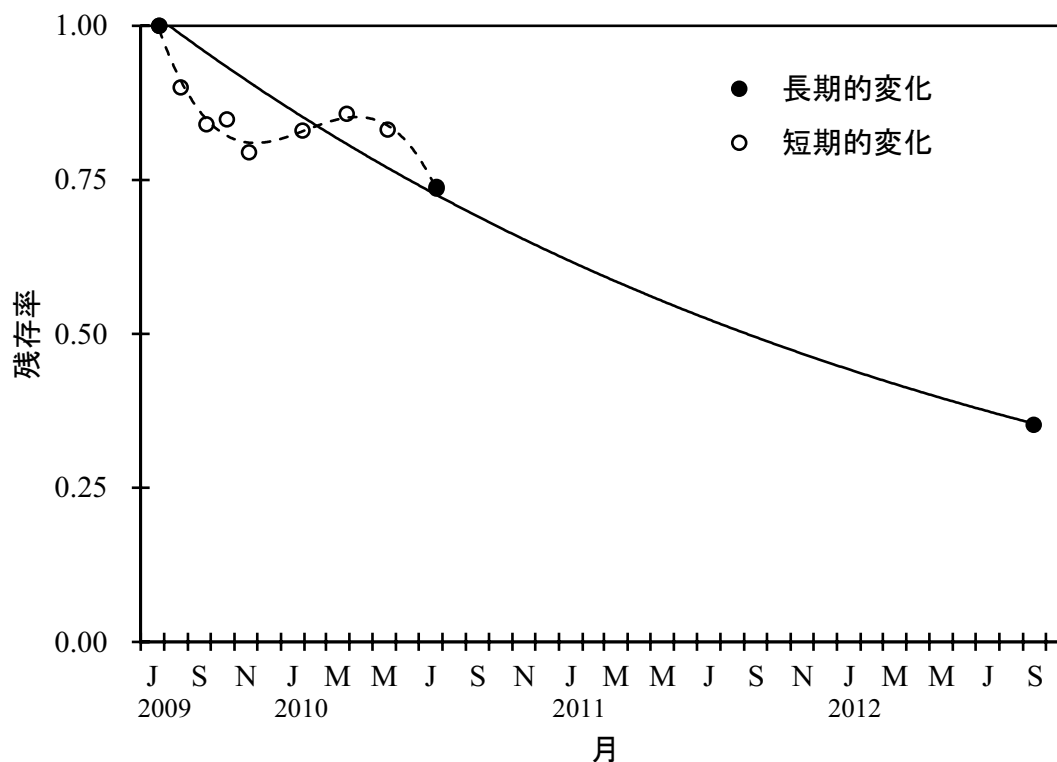


図11. ルートバック法により測定された根の残存率の経時変化。回帰式: 長期的変化  $M_{(T)} = 252 \times e^{-0.64 \times 0.33T}$ ; 短期的変化  $\alpha_{(t)} = -1.38 \times 10^{-7}t^3 + 8.03 \times 10^{-5}t^2 + 1.37 \times 10^{-2}t + 1.00$ 。

ている。長期的変化においては、初年度に分解量が多く、年を追う毎にその変化量は小さくなった。一方、短期的変化においては、夏に分解量が多く、冬に少ない傾向を示した。これらの結果から式 (12) – 式 (16) を用いて推定された RD を図 10 に示してある。RD は 0 から  $66 \text{ mg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$  の値をとり、夏に高く冬に低い明瞭な季節変化を示した。Rtre に対する RD の寄与率は 0% から 19%であった。Rtre に対する RD の影響は 2009 年から 2012 年に向かうにしたがって徐々に弱まった。

### 土壌温度、土壌水分、呼吸量の関係

図 12 は呼吸量と土壌温度、土壌水分の関係を示している。式 (17) に

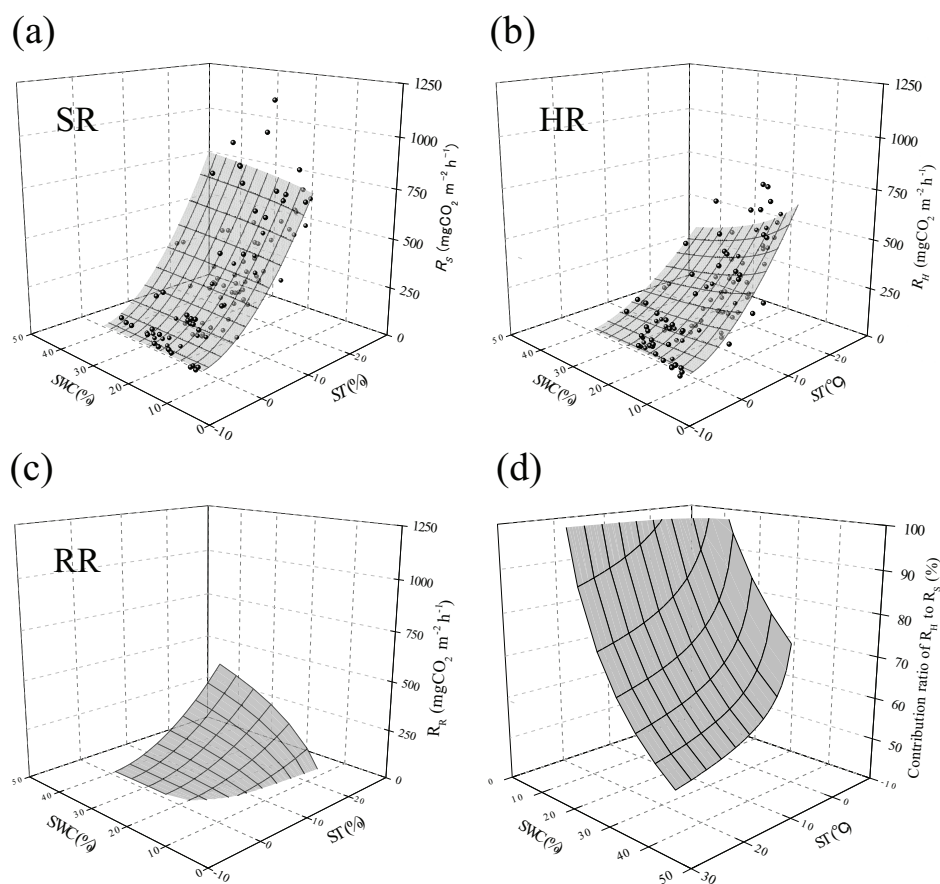


図12. 呼吸速度と環境要因の関係。(a) は測定されたSR (b) は測定されたHRと土壌温度・土壌水分との関係を示す。回帰式:  $R_S = 1.96 \times \text{SWC}^{0.124} \times \text{ST}^{1.73}$  ( $R = 0.86$ ;  $p < 0.001$ );  $R_H = 11.97 \times \text{SWC}^{-0.448} \times \text{ST}^{1.61}$  ( $R = 0.86$ ;  $P < 0.001$ )。 (c) は(a) の回帰線と(b) の回帰線の差として推定されたRRと環境要因の関係を示す。(d) は(a) の回帰線と(b) の回帰線から推定されたSRとHRに対する寄与率と環境要因の関係を示す。

よって回帰された  $R_S$  と  $R_H$  は、ST と SWC に対して有意に相関を示した ( $R_S$ ;  $r = 0.86$ 、 $R_H$ ;  $r = 0.85$ 、 $p < 0.001$ ) (図 12 (a); (b))。また、 $R_S$  と  $R_H$  はどの土壌水分域においても土壌温度の上昇に伴って増加した。これらの増加量は  $R_S$  のほうが  $R_H$  よりも大きかった。したがって、その差し引きである  $R_R$  も ST の上昇に伴い上昇した (図 12 (c))。一方、 $R_S$  は SWC

の上昇に伴って上昇したが、 $R_H$ は減少した。その結果として、 $R_R$ はSWCの上昇に伴って上昇した。また、これらの呼吸量の環境要因に対する応答性により、 $R_H$ の寄与率は土壌温度と土壌水分の上昇に伴って減少した(図12(d))。

### 土壌呼吸速度と $R_H$ 寄与率の季節及び年変化

図13は2009年9月から2012年11月まで測定された土壌温度と土壌水分、推定された呼吸速度、 $R_S$ に対する $R_H$ の寄与率の季節および年変化を示している。STはどの年においても、夏季に高く冬季に低い明瞭な季節変化を示した(図13(a))。2010年の年平均ST(11.5°C)は2011年(10.9°C)とほとんど同じ値を示したが、特に2010年の3月と8月のST(3.1°Cと25.1°C)は、2011年の同じ月(0.7°Cと22.7°C)よりも約2.4°C高かった。対照的にSWCは明瞭な季節変化を示さず、2010年の年平均SWC(29.5%)は2011年(29.2%)とほとんど同じであったが、短期的には降雨による急激な上昇が認められた。

$R_S$ 、 $R_H$ 、 $R_R$ はどの年においても夏季に高く冬季に低い明瞭な季節変化を示した(図13(b))。2010年の年間 $R_S$ 、 $R_H$ 、 $R_A$ (2.51、1.56、0.95 kg CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup>)は2011年の値(2.32、1.45、0.87 kg CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup>)よりも高かった。2010年と2011年の呼吸量の差は、土壌温度に最も差が表れた3月と8月のうち、8月の方で最も大きくなった( $R_S$ の差; 89 gCO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> month<sup>-1</sup>、 $R_H$ の差; 60 gCO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> month<sup>-1</sup>、 $R_A$ の差; 29 gCO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> month<sup>-1</sup>)。

$R_S$ に対する $R_H$ の寄与率はどの年においても、夏季に低く(60%)冬季に高い(100%)季節変化を示した。2010年の年間寄与率(62%)は2011年の値(62%)と大きな違いは見られなかった。地温に大きな差が認め

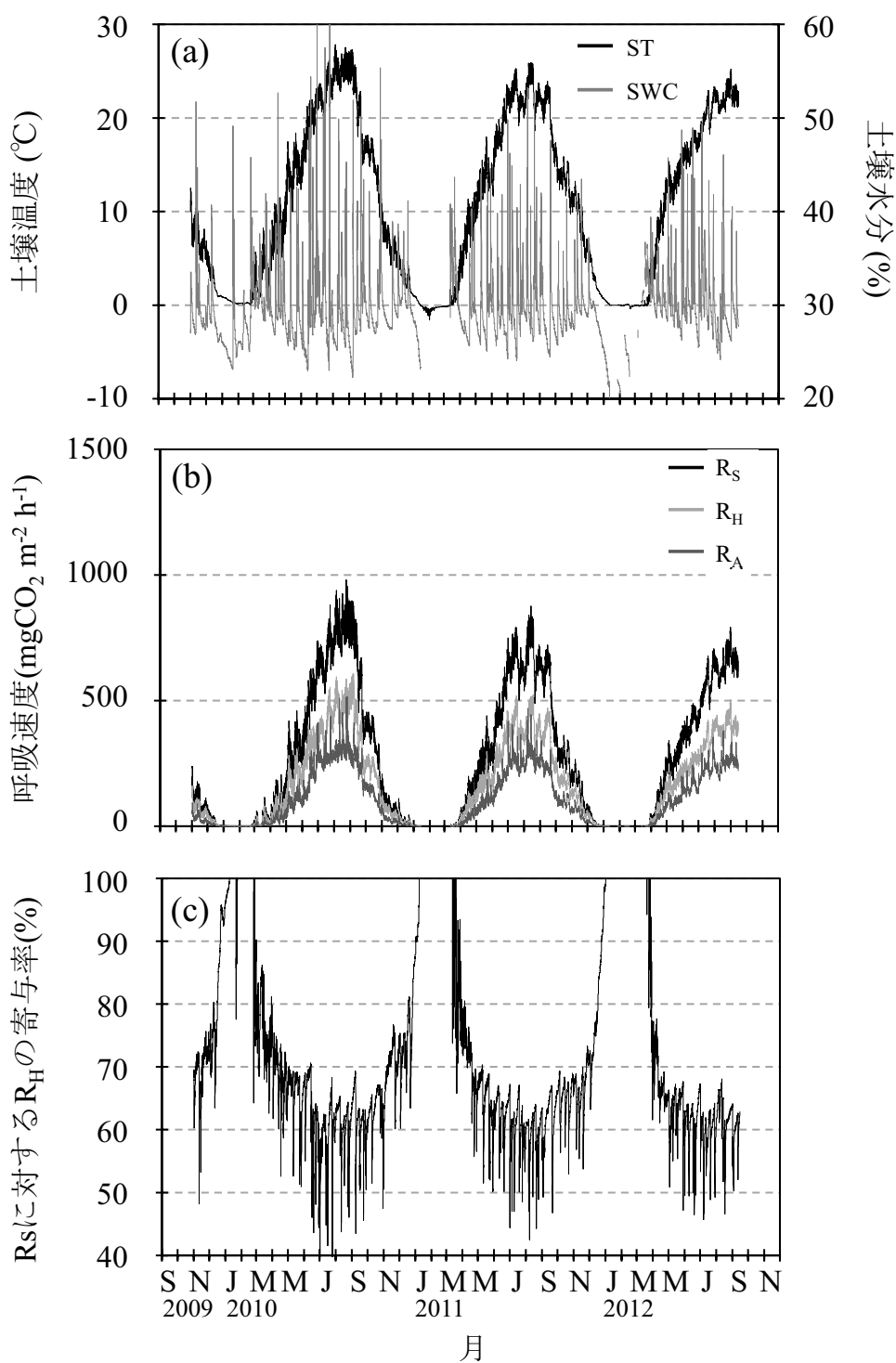


図13. 環境要因、呼吸速度、SRに対するHRの寄与率の季節および年変化。

(a) は環境要因、(b) は呼吸速度、(c) はSRに対するHRの寄与率の変化をそれぞれ示す。

られた8月においても、2010年の月間寄与率(60%)は2011年(60%)とほとんど差は認められなかった。

### 3.4. 考察

#### トレンチ法を用いた長期測定

トレンチ法は、生存している植物根をトレンチ処理により取り除き、HRを推定する方法である。しかし、様々な研究でその手法の問題点が指摘され(Hanson et al. 2000; Kuzyakov 2006)、第2章においては、特に枯死した根が有機物として余分に供給される影響を考慮することが、トレンチ法において重要であることを指摘した。本章ではRDの影響を従来よりも正確に推定するために、枯死根の長期的及び短期的な重量変化を考慮に入れた2つの式を用いてRDを推定した。多くの過去の研究では、RDを無視したり、RDを推定したとしてもこれらの季節変化を考慮していない(例えばHanson et al. 2000; Lee et al. 2003)。したがって、本研究で推定された $R_H$ は過去の研究例よりも比較的正確に推定されていると考えられる。RDは季節によってはトレンチ区の値の2割近くを占めることがあり、これを無視した場合には $R_H$ の季節的な変化の傾向が大きく変わることがある。そのため、RDの季節および年変化をどちらも考慮して推定することは、 $R_H$ の変化や年間の $R_H$ 量、さらにはHRの寄与率を推定する上で重要である。

一般的にトレンチ法を用いた測定は1年前後の研究が多い(Liang et al. 2010; Ngao et al. 2007; Wang et al. 2011)。最も長い測定としてはWang and Yang (2007)の約2年間にわたる測定が報告されているが、これらの研究例と比較して本研究の測定期間(約3年)は長い。また、HRやRR

の呼吸速度と土壌温度・土壌水分の関係を示している研究例は室内実験が多い。これは野外環境下で様々な環境条件の CO<sub>2</sub> 放出速度を測定することが困難なためである。本研究では長期測定により、様々な環境状態における CO<sub>2</sub> 放出速度を測定しており、野外環境下での各呼吸速度と環境要因の関係を明らかにすることが可能となった。しかし、トレンチ区においては、植物根からの浸出物などが供給されなくなるため、区画内の土壌生物の組成が次第にコントロール区と異なってきている可能性もある。本研究においては、3年目の測定値もコントロール区の値の方がトレンチ区よりも高い値を示してはいるものの、それらの影響は明らかにされておらず、今後の課題として残されている。

#### 呼吸量と寄与率に与える土壌温度や土壌水分の影響

一般的に、土壌温度や土壌水分は SR の変動を決定する主な要因であり (Bowden et al. 1998; Buyanovsky and Wagner 1983; Keith et al. 1997)、SR の要素である HR と RR はそれらに対して異なる強さで応答することが報告されている (Butler et al. 2012; Ruehr et al. 2009; Wang et al. 2007)。本研究において、ST に対する応答性は R<sub>H</sub> の方が R<sub>R</sub> よりも小さく、これらが ST の上昇における R<sub>H</sub> の寄与率の減少を引き起こしていた。一方、土壌温度に対する呼吸の応答性は、本研究と逆の傾向を示す例も報告されており、森林を構成する植物や土壌生物の組成の違いなどで傾向が変わると考えられる。また、SWC の上昇に対する R<sub>H</sub> の減少と R<sub>R</sub> の上昇が寄与率の減少を引き起こしていた。このような R<sub>H</sub> の減少は、土壌水分が上昇することにより、土壌中の空気の循環が悪くなるために引き起こされることが過去の研究例で示されている (Linn and Doran 1984; Rey et

al. 2002)。これらの結果は、実際に土壌温度や土壌水分が同時に変化している野外環境下においては、HR や RR 速度が複雑に変化し、さらには SR に対する HR の寄与率も大きく変動することを示唆している。

### 呼吸速度と寄与率の季節および年変化

本研究では、各呼吸量は過去の研究でも報告されているように、明瞭な季節変化を示した (Lee et al. 2003; Wang et al. 2008)。 $R_H$  や  $R_R$  の長期的な変化は土壌温度によって引き起こされており、また短期的な変化は土壌水分の影響を受けて引き起こされていた。 $R_H$  と  $R_R$  の環境要因に対する応答性は先に議論したようにそれぞれ異なっているため、その複合体としての  $R_S$  は土壌温度と土壌水分のバランスによって様々な値をとることになる。過去の研究の多くでは、複合体である SR は土壌温度によって大きく変化し、土壌水分に対しては様々な値をとることが示されている。 $HR$  や  $RR$  は土壌温度に対する応答の強さは異なるものの、共に上昇する傾向であるため、複合体である SR は温度と明瞭な相関を示すことになる。一方、土壌水分に対しては、 $HR$  と  $RR$  が逆の変化をするため、土壌中の植物根や土壌生物のバイオマスや呼吸活性の違いによって、複合体である SR は上昇することも減少することも、さらにはそれが打ち消されて変化しない場合もあると考えられる。

$R_H$  の寄与率の季節変化は、夏季に高く冬季に低くなる傾向が過去の研究で報告されており (Lee et al. 2003; Wang et al. 2008)、本研究と一致する。これらの変化は長期的には土壌温度によって、短期的には土壌水分によって変化していた。一方、本研究のように年間寄与率の年毎の違いについて示した研究例はほとんどない。2010年と2011年の年間寄与率

に大きな差は見られていないが、特に春と秋において月間寄与率に差が認められていた。本研究においては、これらの値が相殺したために年間寄与率に差が認められなくなっていた。したがって、環境条件の変化の仕方によっては、年間寄与率に大きな差が生じる場合もあると考えられる。

### 寄与率の変化が森林生態系の炭素収支に与える影響

森林の炭素収支である NEP は、植物生産量 (Net primary production; NPP) と HR 量の差から推定され、その HR 量は一般的に測定された SR 値に寄与率をかけることで算出される (例えば Ohtsuka et al. 2007; Wang and Epstein 2013)。本研究により、年間寄与率は季節変化や土壌水分の影響を考慮して 62% と推定された (表 4)。しかし、過去の多くの研究では季節変化を考慮せずにある瞬間に測定した寄与率が常に一定であるとして、また土壌の水分状態を考慮せずある瞬間に測定した寄与率が常に一定であるとして、年間 HR 量が推定されている (Grossiord et al. 2012; Vallack et al. 2012; Zhao et al. 2010a)。そこでこのように寄与率が常に一定であるとした場合の算出される年間 HR 量の変化を明らかにするために、複数のパターンを想定して推定を試みた。まず、2010 年に得られた

表4. 寄与率が推定される年間HR量に与える影響

	季節変化・土壌水分有	季節変化無		土壌水分無
	(本研究)	冬の一定値	夏の一定値	
推定に用いるHRの寄与率 (%)	62	100	60	80
推定されるHR (mg CO <sub>2</sub> m <sup>2</sup> yr <sup>-1</sup> )	1.56	2.50	1.50	2.01
本研究との差 (%)	—	161	96	128



寄与率の最小値 (夏の値; 60%) と最大値 (冬の値; 100%) が常に一定であるとし、年間 HR 量の推定を試みた。これは寄与率が季節によって変化しない、すなわちある季節に測定された値がどの季節で測定しても同じ値として得られる場合を想定している。その結果、推定された年間 HR 量は 1.50 から 2.51  $\text{kgCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$  の値を示し、これは本研究で推定された値 (1.56  $\text{kgCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ ) に対して 96% から 161% の値となった。次に 2010 年の年間寄与率を土壌水分の影響を考慮せずに推定 (土壌温度-呼吸曲線から推定) し、年間 HR 量の算出を試みた。これは寄与率が土壌水分によって変化しない、すなわち降雨直後の測定値もしばらく降雨がなく比較的乾燥した状態の測定値も、土壌温度が同じであれば、同じ測定値が得られる場合を想定している。その結果、推定される年間寄与率は 80% でこの値を用いて算出される年間 HR 量は 2.01  $\text{kgCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$  となり、本研究 (土壌温度-土壌水分-呼吸曲面から推定) の 128% の値となった。一方、寄与率の年変化においては、その年の土壌温度や土壌水分の状態によって推定される年間寄与率が変動することが予想されるものの、本研究の結果においては、季節変化や土壌水分の影響を考慮することに比べて影響は小さいことが明らかになった。さらに、図 14 は NEP の推定に用いる HR の寄与率と推定される NEP の関係を示している。本研究で推定された寄与率 62% では、推定される NEP は 0.89  $\text{MgC ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$  となった。これらは先に示した寄与率 (季節変化を考慮しない場合の寄与率: 60% および 100%; 土壌水分を考慮しない場合の寄与率: 80%) を用いた場合、NEP は 1.03、-0.31、-1.65  $\text{MgC ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$  とそれぞれ推定された。つまり、寄与率の推定の仕方は、森林の NEP を大きく変動させ、森林の炭素収支の結果を吸収源から放出源へと大きく変え

てしまう場合があることを示している。したがって、より正確な HR 量の推定、さらにはより正確な NEP の算出には、寄与率の季節性や土壌水分の影響を考慮することが重要であると結論付けられる。

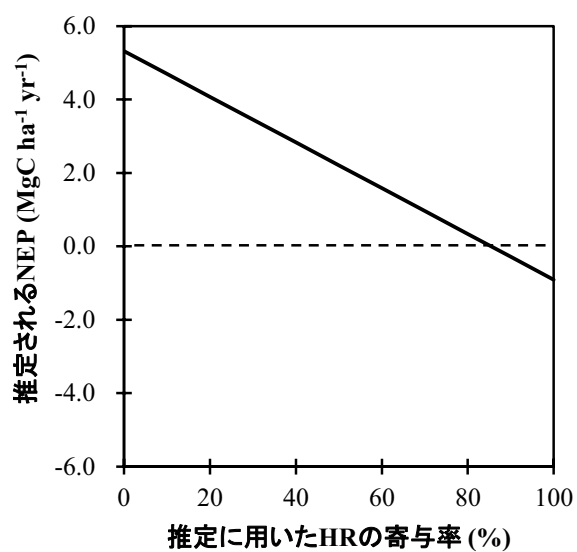


図14. HRの寄与率と推定されるNEPの関係。破線 (NEP = 0) よりも上が炭素の吸収、下が炭素の放出を示す。

## 第4章 MRI を用いた土壌構造の非破壊計測

### 4.1 はじめに

森林は近年の地球温暖化の一因である二酸化炭素 (CO<sub>2</sub>) の吸収 (Dixon et al. 1994) や豪雨による土砂崩れ・河川の氾濫防止 (Montgomery 2000)、気象緩和 (金子・日野 1996)、生物種の保全 (Xiong and Nilsson 1999) など、自然環境の維持に重要な役割を果たしていることが知られている。森林を構成する要素の中心である樹木の生理は、地上部での光の吸収 (光合成) と地下部での水や養分の吸収に強く影響される。そのうち、光合成を中心とした研究は盛んに行われてきたが、その光合成を支える地下部の根や生育環境を整える土壌に関する研究は遅れていた。しかし最近になって、森林土壌は保水機能 (藤枝 2007; 久米ほか 2008) や炭素貯蓄機能 (Morisada et al. 2004) などにおいても重要な役割を果たしていることが明らかになるなど、多くの研究が進められてきている。

森林土壌に関する研究は、土壌の構成物質や成分分析に基づく分類などを基礎にして進められてきた (Karlen et al. 1997)。特に土壌の最も表層に位置する土壌鉱物を含まない堆積有機物層 (A<sub>0</sub>層) は、落葉落枝の分解物や植物根、土壌生物などが複雑に混在する生物活性の非常に高い場所であることから、多くの研究が行われている。これらの研究により、落葉の分解に対する微生物作用や分解に伴う化学成分の変化 (Bonanomi et al. 2010; Melillo et al. 1998) など、落葉から成熟した土壌への変化の過程はすでにその大筋が解明されている (Berg and McClaugherty 2003; Facelli and Pickett 1991)。一方、炭素を中心とした物質循環に視点を置いた研究においては、土壌中に含まれる土壌微生物や

植物根の量やこれらの活性に影響を与える有機物含有量や水分量、ガスの交換経路となる土壌孔隙量といった様々な要素の量が明らかにされ、土壌表層からの CO<sub>2</sub> 放出との関係性が議論されている。

これまでの研究で土壌を構成する要素の量的な評価は、手作業により掘り起こして仕分けをするといった破壊的な手法が用いられてきた。そのため、得られる数値は層毎（堆積有機物層、鉱質土層など）の平均的な構成要素の量が明らかにされる程度であった。しかし、実際の土壌ではこういった構成要素が連続的かつ複雑に配置する内部構造をとっている。したがって、量的に同じであってもこれらの空間配置といった土壌の内部構造が異なることで、有機物の分解や植物の成長に与える影響が変化すると考えられる。土壌構造と土壌表層からの CO<sub>2</sub> 放出の関係を明らかにするためには、A<sub>0</sub> 層の空間的内部構造にまで迫る解析手法が必要となるが、長らく適切な手法を欠いた状態にあった。

一方、非破壊的な計測技術として、医療の分野で活用されている核磁気共鳴画像法がある。これは、物体に含まれる水や油脂の水素原子核（プロトン）を核磁気共鳴現象 (Nuclear Magnetic Resonance; NMR) により検出し、シグナルを検出した位置に合わせて配置することによって画像を得る手法である。この手法またはその装置は、MRI (Magnetic Resonance imaging) (Lauterbur 1973; Callaghan 1991) と呼ばれている。1970 年代に開発された後、1980 年代に医療用として飛躍的な発展を遂げる中で、土壌・根圏の非破壊的可視化 (Omasa et al. 1985) や植物根系における水の長距離輸送 (Bottomley et al. 1986) の研究手法としても紹介された。しかし、MRI 装置は大掛かりで高価であること、あるいは測定室に形状制限があること、さらに冷剤の確保などメンテナンスや運転に多大な費用

を必要とすることなどから、医療分野以外での使用は難しかった。近年、永久磁石を備え、程々の価格で、軽量、メンテナンスフリー、少必要電力、操作が簡単といった特色を持つ小型 MRI が開発された (Koizumi et al. 2006, 2008)。これにより、医療分野以外での MRI の使用が可能となり、様々な分野への非破壊的計測手法としての適用が期待されている。

土壌の A<sub>0</sub> 層のほとんどは、未分解の葉や枝、樹皮、それらが土壌生物によって分解された微細植物片、さらには土壌生物がそれらを体内で消化して排出した糞といった有機物で構成されている。これらの有機物は様々な状態で水分を吸着または吸収することができる。一方、酸素および CO<sub>2</sub> 等のガス交換経路である土壌の構成物同士の隙間 (土壌空隙) にはシグナル源が存在しない。A<sub>0</sub> 層以下の土壌鉱物が混入する層では、鉱物中に MRI のシグナルを消失させる鉄やアルミといった金属が含まれているため MRI の利用に適さないが、A<sub>0</sub> 層はほぼ有機物のみで構成されているため、構造物と空隙を明確に区別し空間構造を明らかにできると予想される。さらに、土壌はわずかな物理的力によりバラバラに崩壊する連続的に重層化した内部構造を持つが、MRI の撮像と画像処理によって、非破壊的に内部の要素を半定量的に数値化することが可能であると予想される。したがって、MRI はの内部構造を可視化し、土壌構造を理解するための新たな手法になると期待された。

そこで土壌構造の解析に小型 MRI を導入するための試みとして、MRI による A<sub>0</sub> 層の構成要素の可視化を試みた。本章では、①MRI で土壌の要素はどのように観察されるのか、また②MRI によってどのような土壌の特性が明らかになるのかについて研究を行った。さらに、これらから土壌構造の可視化に向けた解析手法と、それらの今後の可能性について

議論した。

## 4.2 材料と手法

### 土壌試料の採取と試料の前処理

土壌試料の採取は軽井沢試験地に隣接する、土壌の質が大きく異なると考えられた、コナラを優占種とする落葉広葉樹林とアカマツを優占種とする常緑針葉樹林で行った (図 15 (a)、(b))。試験地の詳細やコナラ林の構造は第 2 章の調査地に詳しく記述した。常緑針葉樹林については、高木層はほぼアカマツで占められ、下層には定期的に伐採され萌芽再生してきた若年性のコナラやヤマウルシなどが繁茂している。林齢はコナラ林とほぼ同じ 38 年生で、

2009 年 5 月に 50 × 50m のコドラートが設置されている。コドラート内の植生調査では、7 種の木本類が確認されている (表 5)。さらに 2009 年 11 月の土壌調査において、炭素含有率は堆積有機物層の上層で 52.3%、下層で 45.4%、また鉱質土層の上層で 6.1%、中層で 3.9%、下層で 2.6%であった。森林周辺の土壌はコナラ林の土壌と同様に火山噴出物未熟土に分類される。

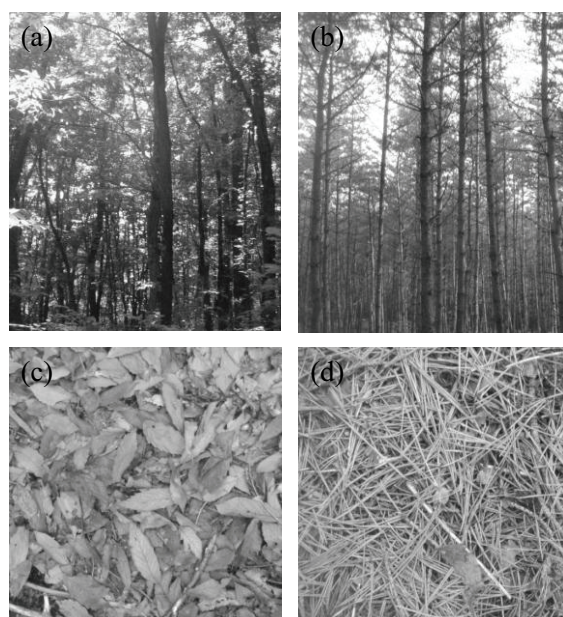


図15. 土壌の採取を行った森林。(a) はコナラ林、(b) はアカマツ林、(c) はコナラ林の土壌、(d) はアカマツ林の土壌の様子をそれぞれ示す。

表5. 常緑針葉樹林の木本類の種類組成

Phylum	Order	Family	Genus	Species	Behavior				
Magnoliopsida	Fagales	Fagaceae	Quercus	<i>Q.serrata</i>	Deciduous	Broadleaf	Tall tree	Sun tree	
				<i>Q.crispula</i>	Deciduous	Broadleaf	Tall tree	Sun tree	
			Castanea	<i>C.crenata</i>	Deciduous	Broadleaf	Tall tree	Sun tree	
		Rosales	Betulaceae	Betula	<i>B.ermanii</i>	Deciduous	Broadleaf	Tall tree	Sun tree
					Rosaceae	Prunus	<i>P.grayana</i>	Deciduous	Broadleaf
			<i>P.incisa</i>	Deciduous	Broadleaf		Semi-tall tree	Sun tree	
Pinopsida	Pinales	Pinaceae	Pinus	<i>P.densiflora</i>	Evergreen	Broadleaf	Tall tree	Sun tree	

各森林の代表的な位置 (図 15 (c)、(d)) において、100 cc の採土管 (底面積; 20 cm<sup>2</sup>、高さ; 5 cm) を用いて、表層から土壌コアを採取した (n = 3)。これらの土壌コアには、有機物のみで構成されている堆積有機物層と鉍質土層がそれぞれ含まれている(図 16 (a)、(b))。これらを実験室に持ち帰った後、堆積有機物層のうち、葉の分解の進んでいない上層 (L 層) とある程度分解の進んだ下層 (FH 層) に分けた。土壌を構成する要素とその違いを明らかにするために、採取した 3 つの土壌コアのうち 2 つは、各層を構成している要素を由来別 (葉・枝・団粒など) に分けた。さらに、これらの分けられた構造物を一様にトレーに広げ、写真を撮影した。この写真を画像解析により各構造物の面積を数値化し、各構造物の量とした。

残りの 1 サンプルの各層の一部は MRI による撮像に用いた。MRI で撮像する前処理として、まず採取された土壌試料の L 層と FH 層の一部をプラスチック試験管 (径 20 mm) に詰めた (図 17 (a))。これを、サンプルホルダー (径 30 mm) に固定し、MRI 装置の磁石の間に挿入して撮像を行った。広葉樹および針葉樹の L 層および FH 層の 4 試料について、土壌の内部構造やその性質を明らかにするために、野外から採取したままの状態 (自然状態) とその試料に蒸留水を加えて満たした状態 (浸水状態) を用意した。

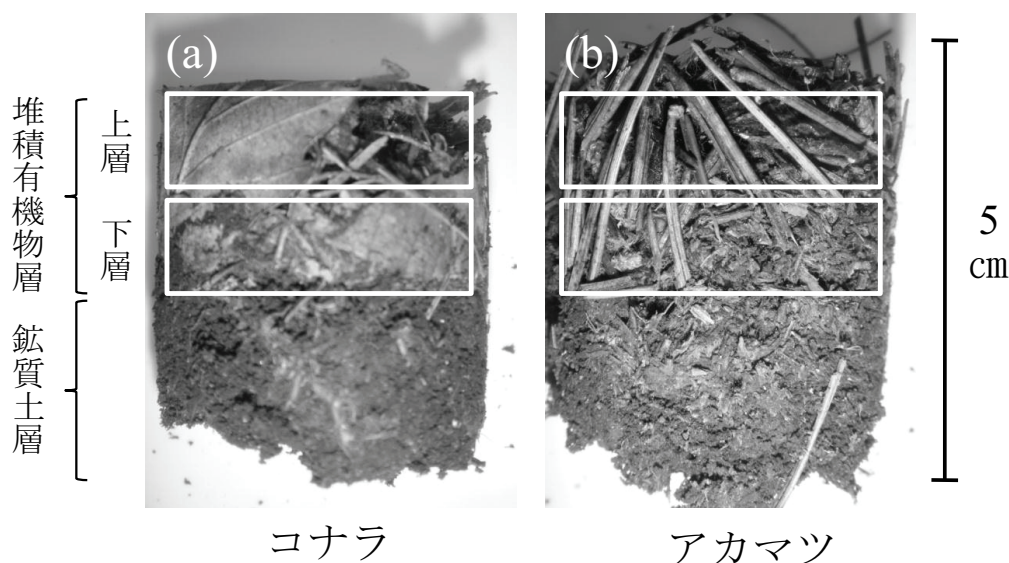


図16. 採取された土壌コア。(a) がコナラ、(b) がアカマツの土壌コアを示す。土壌コアには堆積有機物層と鉄質土層の一部が含まれていた。堆積有機物層を上層と下層に便宜的に分離し、MRIの撮像を行った。

## MRI 装置

MRI 解析には、1T 永久磁石を備えた小型 MRI 装置 (Compact MRI、MRTechnology、Japan) (Koizumi et al. 2008) を使用した。装置は、磁石 (A)、MRI 分光器 (B)、ラジオ波および磁場勾配電源 (C)、コンソール用ディスプレイ (D) で構成されている (図 17 (b))。磁石は 46 cm × 57 cm、高さ 46 cm、重さ約 450 kg で、径 30 mm の円筒形の撮像視野を有する。電源と MRI 分光器は一体となっており、低面積 0.36 m<sup>2</sup> (60 × 60 cm)、高さ 80 cm、重さ約 100 kg である。分光器は Windows XP によって制御され、分光器の天板上に載せられたコンソール用の液晶ディスプレイ、キーボード、マウスで操作される。システム全体は低面積 3 m<sup>2</sup> の狭い空間でも設置可能で、医療用の MRI と比較するとかなり小型であ



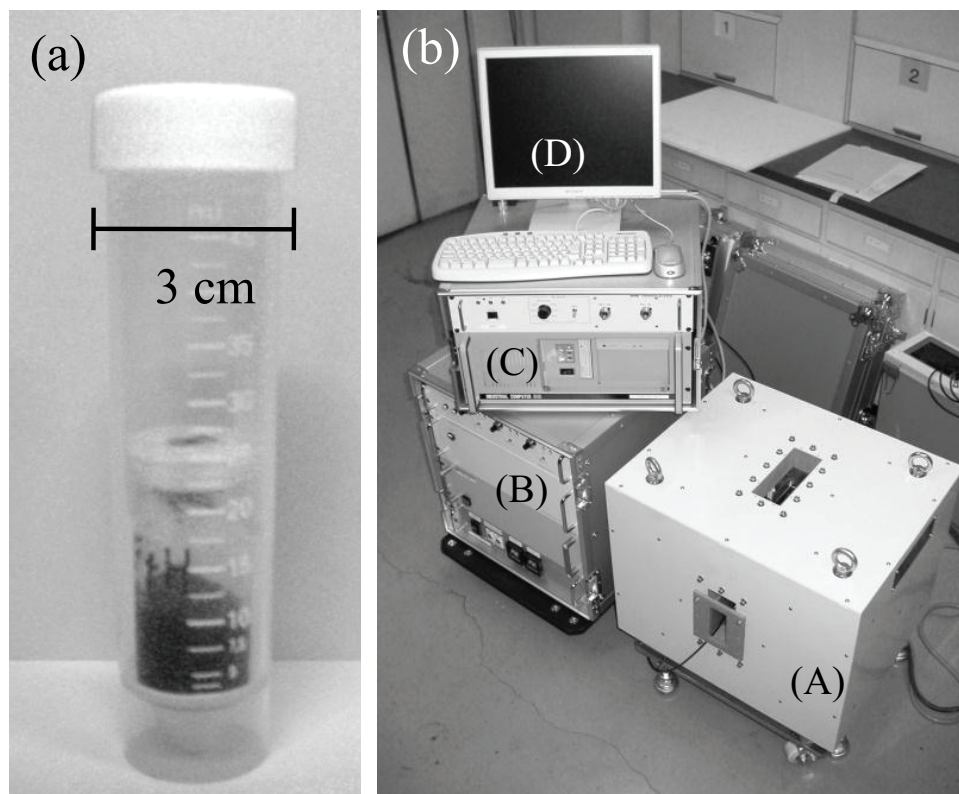


図17. MRIによる土壌コアの分析。(a) はプラスチック製試験管に充填され、サンプルホルダーに固定された土壌。(b) は撮像に用いたMRI装置。(A) は磁石、(B) はMRI分光器、(C) ラジオ波および磁場勾配電源、(D) コンソール用ディスプレイ。

る。今回使用した装置は、一般的なMRIより撮像視野が狭い(30 mm)という制限があるため、採取した土壌コアを直接分析することはできないが、高い分解能(100  $\mu\text{m}$  - 250  $\mu\text{m}$ )を持つという利点がある。したがって、土壌の各構成要素や空隙などが、MRIによってどのように可視化されるかを示し、さらに、それらの層毎や林分間の違いを捉えるのには有効なシステムであると考えられる。なお、重金属を含むA層では、MRIシグナルが消失するため、MRIによる分析は向いておらず、X線

CTによる分析が有効である (Udawatta and Anderson 2008)。

### MRIによる撮像と画像処理

一般的に MRI を用いた解析は、MRI による撮像と画像処理という 2 つから構成されている。これらの一連の解析で、物体の内部構造が可視化され視覚的に捉えることが可能となるほか、その物体が持つ水に関する特性の数値化が可能となる。装置の詳細や各々の撮影手法については 押師 (2009) や小泉ほか (2009) に詳しく記述されている。撮像条件は繰り返し時間 (Repetition time; TR) とエコー時間 (Echo time; TE) という 2 つのパラメーターからなる。このパラメーターを変化させることで、構造物に取り込まれている水の特性毎に、構造物を検出することが可能となる。

まず、自然状態の試料を三次元 (3D) スピンエコー法によって撮像した (撮像 1)。自然状態は試料を採取した野外環境下において各構造物がどのように可視化されるのかを明らかにするのが目的である。撮像条件は、ラジオ波の繰り返し時間 (TR) を 0.1 s、エコー時間 (TE) を 7 ms (装置が取り得る最短) とした。画像マトリックスは  $128 \times 128 \times 128$ 、分解能は  $234 \mu\text{m}$  である。すなわち、 $3 \text{ cm} \times 3 \text{ cm}$  の撮像視野の中で 128 枚の断面画像が得られる。

次に、土壌の立体構造を明らかにするために、浸水状態の試料を乾燥状態の撮影と同じ方法で撮影した (撮像 2)。TR = 0.1 s は構造物への吸収や吸着により運動性を抑制された水 (束縛水) の分布を観測する条件である。試料を浸水状態にしたのは、乾燥した物体に水を吸収・吸着させ、さらに短い TR (0.1 s) を設定することで、束縛水のみを可視化し、

物体の輪郭を明らかにするためである。

最後に、土壌構造の特性を理解するために、浸水状態の試料を二次元 (2D) スピンエコー法によって撮像した (撮像 3)。設定条件は TR を順次短く (TR = 3、2、1、0.8、0.5、0.3、0.2、0.1s) して撮像した。3D 撮像ではすべての断面を撮像するため、一つのデータセットを得るためには撮像に時間を要する。2D 撮像では任意の断面のみを撮像するため、撮像時間が大幅に短縮される。浸水状態において各位置に存在している水は、取り込まれている構造物によって運動性を束縛されている力が異なっている。したがって、TR を変化させて撮像した場合、水の取り込まれ方の違いによって、空間や構造物、さらにはその構造物の種類までも捉えられると考えられる。画像マトリックスは  $128 \times 128$ 、スライス厚は 3.6 mm、画像の平面分解能は  $234 \mu\text{m}$  である。

それぞれの条件によって得られた画像は、土壌構造とその特性を理解するために、フリーソフトの画像処理プログラム Image J (<http://rsb.info.nih.gov/ij>) を用いて画像解析した。撮像 1 と撮像 2 で得られた画像は、土壌中の空隙率と保水性を算出するのに用いた。その他に、撮像 2 によって得られたデータセットからは、各シグナルを読み取り立体描写する操作 (ボリュームレンダリング) を行うことで、立体画像を作成した。さらに、撮像 3 で得られた TR を適宜短くした画像 (スピン-格子緩和時間 (T1) 強調画像) からは、水の運動性の指標である  $T_1$  値を求め画像化した。これらの詳細な処理過程やそれぞれの画像の意味は結果と共に記述する。

### 4.3 結果

### 試料の構成要素の変化

図18は広葉樹林（コナラ林）と針葉樹林（アカマツ林）の土壌の構成要素を仕分けし、その存在比を示したものである。MRIの撮像においてそれぞれの構成物の量は、重量ではなく体積で表現されるため、先に記述した手法でその存在比を算出している。広葉樹（図16(a)）の上層においては、コナラ葉と混入したカラマツ葉が合わせて約80%を占めた。分解が進んだ下層においてはコナラ葉もカラマツ葉も大幅に減少し、それらの分解物であるデトリタスが増加した。一方、針葉樹林（図16(b)）の上層においては、アカマツ葉と混入したミズナラ葉が合わせて約70%を占めた。下層では、ミズナラ葉は消滅し、アカマツ葉も約20%減少した。広葉樹ではその他（樹皮、花、根など）も増加しているが、これは下層中に生きた植物根が混入したためである。

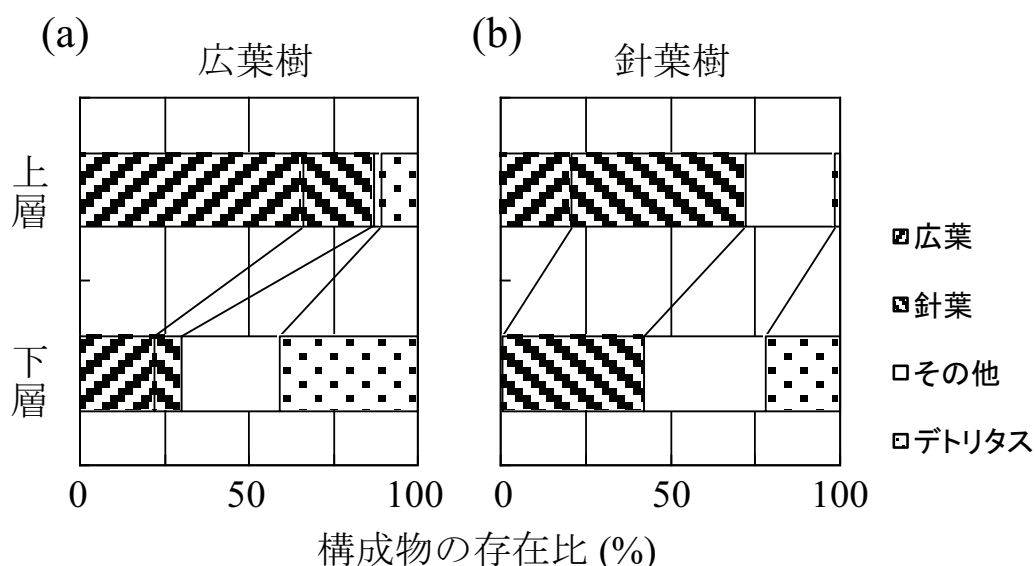


図18. 各層を構成する要素。(a)は広葉樹、(b)は針葉樹の上層と下層の構成要素の変化をそれぞれ示す。広葉は広葉樹の葉、針葉は針葉樹の葉、その他は花や樹皮など、デトリタスはそれらの分解が進んだ微細物を示す。

## 土壌構造の可視化

図19は自然状態で撮像した画像で、連続した128枚の断層画像のうち、64枚目の中央に当たる断面を示している。広葉樹の上層においては、白いシグナルはほとんど認められなかった(図19(a))。これは葉に含まれている水が少ないためである。広葉樹の下層(図19(b))では、白いシグナルを与える部位が増加した。針葉樹の上層、下層(図19(c)、(d))のシグナルはそれぞれ広葉樹の上層、下層よりも強かった。針葉樹でも広

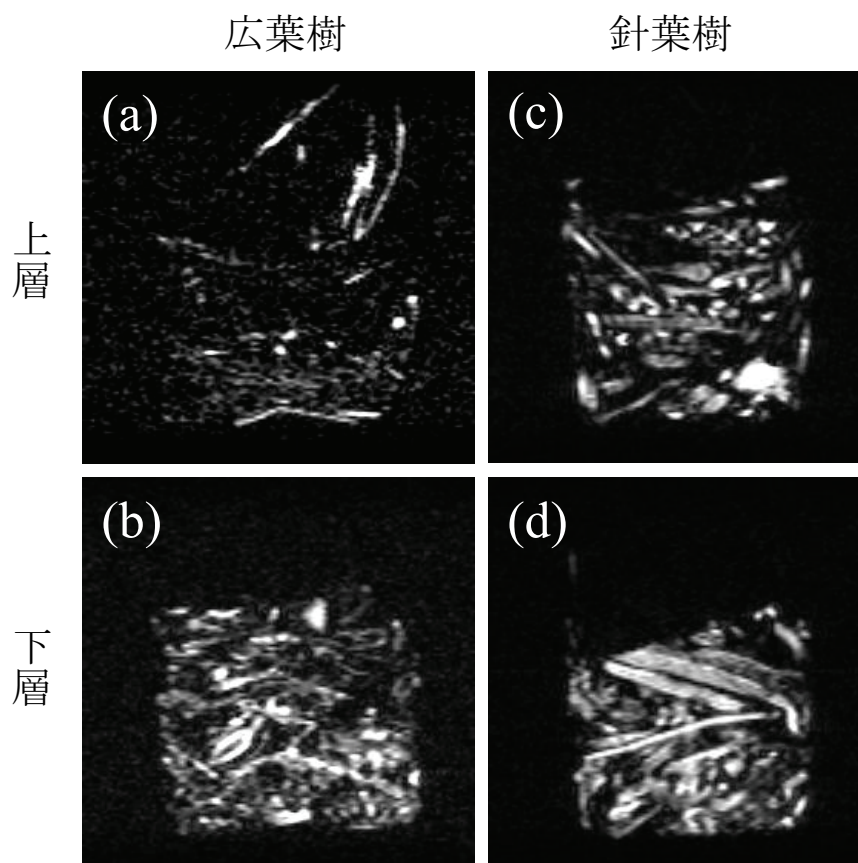


図19. 自然状態で撮像された土壌。(a)は広葉樹の上層、(b)は広葉樹の下層、(c)は針葉樹の上層、(d)は針葉樹の下層をそれぞれ示す。白いシグナルは水を含む部位、すなわち自然状態の白い部分は、野外環境下で水が保たれている構造物の一部を示す。

葉樹と同様に、上層から下層になるにつれてシグナルが強くなる傾向が認められたが、広葉樹林における変化に比べると針葉樹林における変化は小さかった。

図20は浸水状態で撮像した画像で、図19と同様に連続した128枚の断層画像のうち、64枚目の中央にあたる断面を示している。浸水状態では、構造物には水が吸着・吸収され、また隙間にも水が充満している。撮像条件の設定においてTRを短く(0.1s)しているため、構造物に吸着・吸収された束縛水のみが白いシグナルとして画像化されている。す

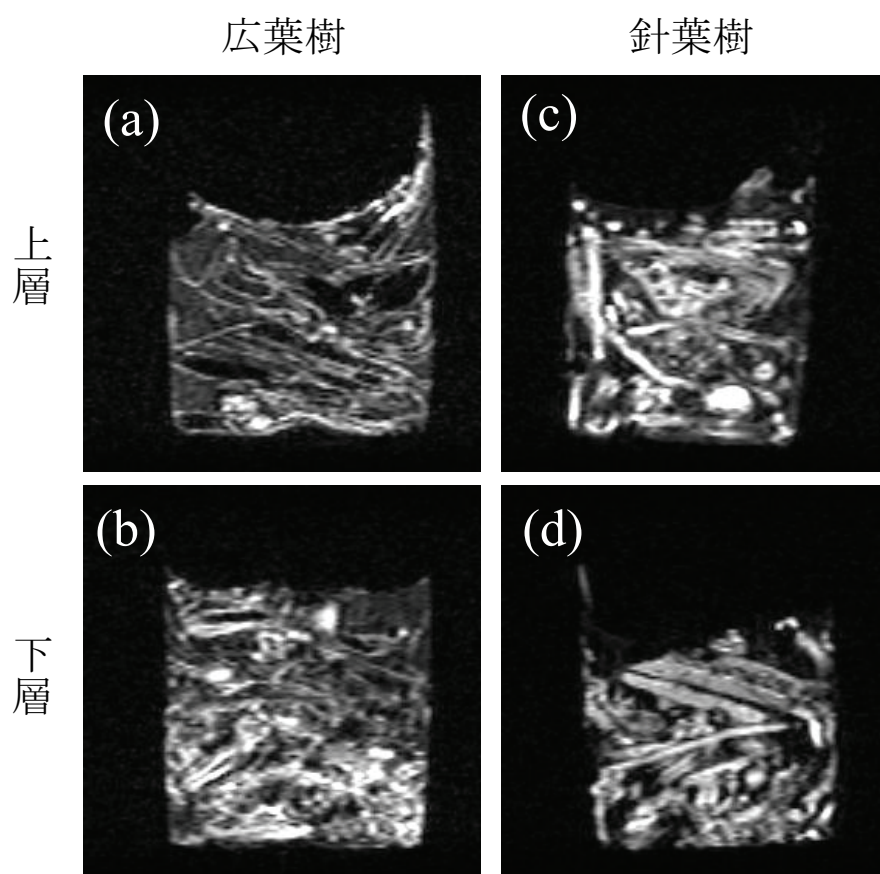


図20. 浸水状態で撮像された土壌。(a)は広葉樹の上層、(b)は広葉樹の下層、(c)は針葉樹の上層、(d)は針葉樹の下層をそれぞれ示す。浸水状態の白い部分は、構造物に取り込まれた水、すなわち、構造物の輪郭を示す。

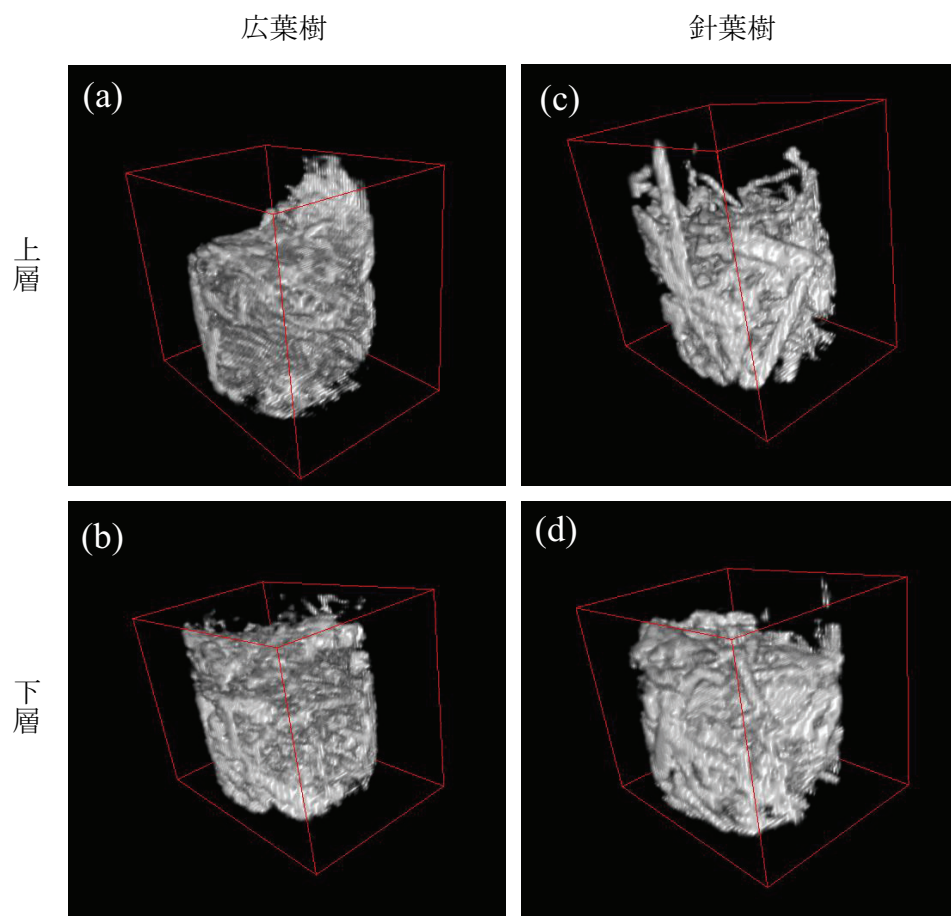


図21. ボリュームレンダリングによって構築された試料の立体モデル。(a)は広葉樹の上層、(b)は広葉樹の下層、(c)は針葉樹の上層、(d)は針葉樹の下層の立体モデルをそれぞれ示す。浸水状態で白いシグナルが確認された部位(構造物の輪郭)が描写されている。

なわち土壌中に存在する葉やその他の構造物の形態が可視化されることになる。広葉樹の上層(図20(a))では、横方向や斜め方向に重層して存在する未分解の葉の断面である白い線状のシグナルが認められた。広葉樹の下層(図20(b))では、上層で認められた線状のシグナルが残存しているが、上層には見られなかったそれらの分解物であるデトリタスが白いシグナルの塊として認められた。一方、針葉樹の上層(図20

(c) では、針葉の断面である白く太い棒状のシグナルが認められた。針葉樹林の下層 (図 20 (d)) では、L 層から大きく変化したように見えないが、シグナルは多少均一化されている。

図 21 は図 20 の画像セットを、ボリュームレンダリングという操作により、立体描写した画像である。浸水状態においては、構造物のみ白いシグナルを与えるため、それらを立体描写することで、土壌構造を可視化していることになる。広葉樹の上層 (図 21 (a)) では、断面画像で線状に見えていた葉は、ある部位では保たれ、また別の部位では著しく崩壊しているように見える。下層 (図 21 (b)) では、全体に葉の構造は破壊され、その代わりに細かい構造が集合して大きな塊になっている。それに対して針葉樹の上層 (図 21 (c)) では太い葉が一本一本確認でき、さらに下層 (図 21 (d)) になると、葉は細く小さく見えるようになった。

### 画像解析による土壌構造の特性の数値化

図 22 は MRI の 3D 撮像より得られたデータセットから、土壌の特性を数値化するためのプロセスを示している。MRI で撮像された画像は、任意の断面の画像を抽出することが可能で、図 22 (a) は試料管の横断面を示している。白いシグナルが認められる部分は、水が存在する部位を示している。すなわち撮像 1 では、自然状態において水が残留した部位が、撮像 2 では水を保持している構造物がそれぞれ示されていることになる。これらの画像を画像処理により二値化したものが図 22 (b) である。この時、灰色の線で指定した試料管の枠の面積に対する黒の面積の割合を算出すると、浸水状態の画像では隙間の割合、つまり空隙率が算出されることになる。また、これは多量の降雨があった場合の土壌として仮



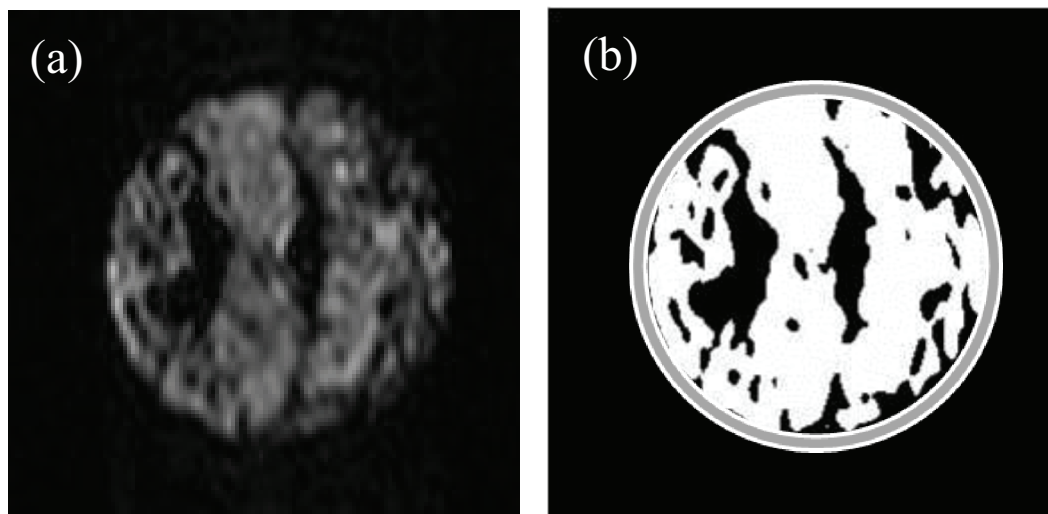


図22. 二値化による試料中の構造物と空隙の分離。(a) は撮像2で得られた試料管の横断面画像、(b) は (a) の画像を二値化した画像。(a) において水の存在する部位は水の運動性の違いによって白色の濃淡で識別される。これを二値化することで、水の存在する部位と存在しない部位に分離した。

定されるため、自然状態と浸水状態の差は、試料を採取した時点における乾燥によって抜け出た水の量を示していることになる。これらのプロセスによって算出された 128 枚の画像の黒の面積の平均値 (平均占有面積) は、広葉樹上層の自然状態で 2.4%、浸水状態では 59.2%まで上昇した (つまり空隙率は 40.8%、抜け出る水は 56.8%)。下層の平均占有面積は、自然状態で 39.6%、浸水状態では 65.6%まで上昇した (空隙率: 34.4%、抜け出る水: 26.0%)。一方、針葉樹の上層の平均占有率は自然状態で 28.7%、浸水状態では 54.0% (空隙率: 46.0%、抜け出る水: 25.3%) まで上昇した。また針葉樹の下層では、自然状態および浸水状態の平均占有率はそれぞれ 50.0%、59.4% であった (空隙率: 40.6%、抜け出る水: 9.4%)。つまり、空隙率は上層から下層に変化する際に、広葉樹で 6.4%、針葉樹

で 5.4%とそれぞれ減少して、その減少率は広葉樹のほうが若干大きかった。また抜け出る水の量は上層から下層に変化する際に、広葉樹で 30.8%、針葉樹で 15.9%とそれぞれ減少（保水性が上昇）しており、その減少率も広葉樹の方が大きかった。

図 23 (a) は TR を変化させながら、浸水状態を撮像した画像である。TR = 3 s の画像では、運動性の高い水も低い水も検出されるため、画像全体に白いシグナルが認められた。一方、TR を短くすると運動性の高い水は検出されなくなるため、TR = 0.3s の画像では、構造物に取り込まれた運動性の低い水のみが白く検出され、上部に溢れ出ている運動性の高い水（自由水）は検出されなくなった。またこの画像より水の運動性を表す  $T_1$  値を算出して画像化したのが図 23 (b) である。自由水の存

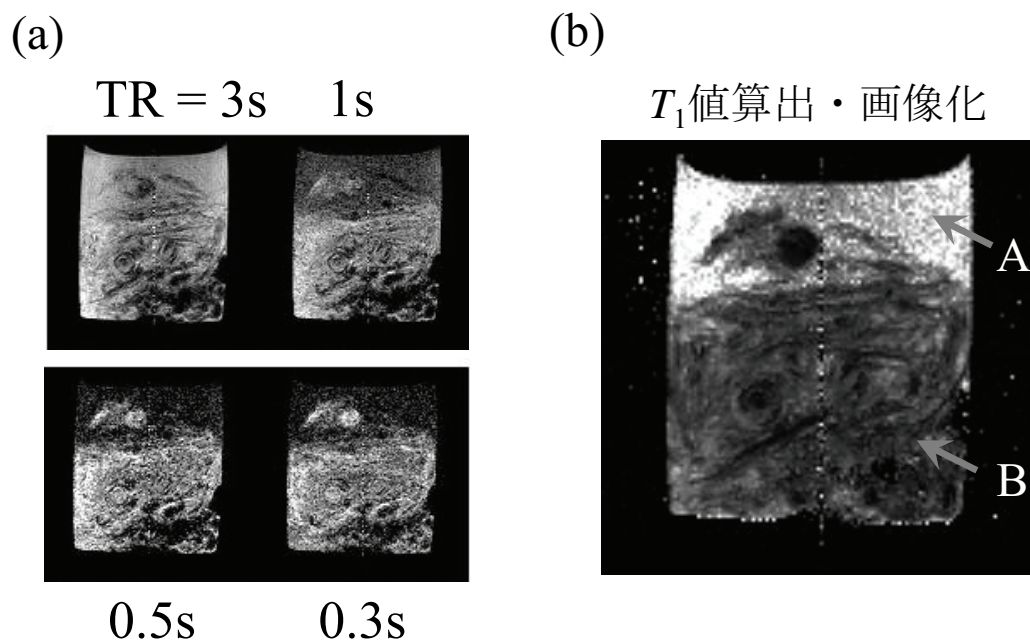


図23. 撮像3により得られた水の運動性を識別した画像。(a) はTRを3sから0.3sまで適宜変化させて撮像した画像。(b) は (a) の画像より $T_1$ 値を算出し画像化した画像。

在する部位 (矢印 A) は  $T_1$  値が高く、構造物の存在する部位 (矢印 B) は低い値を示すため、この画像では白い部分が自由水で、黒い部分が束縛水を示していることになる。これらの操作を各林分・各層の画像に適用し、画像の構造物の部分を選択して、ピクセル数と濃淡をグラフ化したのが図 24 である。広葉樹上層 (図 24 (a)) では、 $T_1$  値は約 0.8 s をピークとして、約 3 s まで緩やかに低下した。広葉樹下層 (図 24 (b)) ではピーク位置が約 0.5 s と低下し、約 2.0 s で減衰しきった。一方、針葉樹上層 (図 24 (c)) では、ピークは約 0.6 s で、約 1.5 s で減衰しきった。また下層 (図 24 (d)) では、ヒストグラムの形は著しく変形して、ピークは約

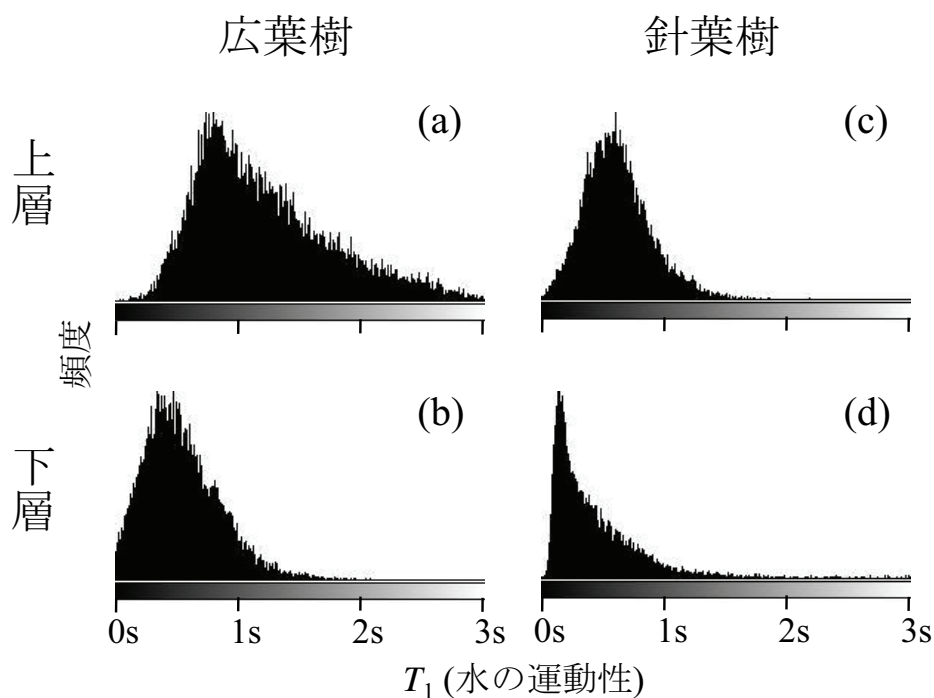


図24. 各層の水の運動性のヒストグラム。撮像3から算出された $T_1$ 値の画像において、構造物の部位を選択し、各ピクセルの濃淡を横軸に、頻度を縦軸に示している。(a) は広葉樹の上層、(b) は広葉樹の下層、(c) は針葉樹の上層、(d) は針葉樹の下層のヒストグラムをそれぞれ示す。

0.1 s で約 1.5 s で減衰しきった。つまりいずれの林分においても上層から下層に変化する際には、水の運動性が抑制されるようになり、また広葉樹と針葉樹林は針葉樹のほうが水の束縛力が強かった。

#### 4.4 考察

##### MRI による土壌構造解析の可能性

本研究の大きな目的は、医療生物学や物質科学で非破壊計測法として用いられてきた MRI を、森林土壌の研究に活用するための可能性を検討することである。最近になり、生態学の分野においても MRI を用いた研究報告が出されるようになったが (Chudek et al. 1998; 拝師ほか 2009)、本研究は森林土壌の研究に初めて MRI を導入し、今まで視覚的に捉えることのできなかつた A<sub>0</sub> 層の構造を非破壊的に測定することを試みた。今回は、現状で利用可能である永久磁石の 1T 小型 MRI 装置を用いたため、試料サイズが直径 30 mm に制限された。したがって、土壌圏の研究でよく用いられる方法で採取した土壌試料 (図 16) をそのまま分析することはできず、各土壌層の代表的な部位を試料管に詰め直して測定を行なった (図 17)。そのため、詳細な連続的な土壌構造に関する考察をすることはできないが、各々の層を形成する構成物の性質を捉えることは可能で、これらを元に土壌圏研究への MRI 導入の検討を試みた。測定の結果、試料の前処理や撮像の設定条件、さらには撮像された画像の処理の方法によって、土壌の立体構造や構造の持つ特性を半定量的に数値化することが可能であることが示された。また、各層や各林分間の土壌構造の相違を捉えることもでき、MRI は森林土壌圏の A<sub>0</sub> 層の構造を把握するのに有効な手法であると考えられる。

### 各層、各林分の土壌特性

本研究の結果、両林分で上層から下層へは、特に葉がデトリタスへと分解され、それに伴い空隙率の低下および保水性の上昇が確認された。植物由来の有機物の分解速度は器官や樹種によって異なるが、一般的に葉が最も早く分解することが知られており (河原・佐藤 1977)、本研究の結果と一致する。また、土壌表層の空隙率や保水性は、主に農学や水文学の分野で研究がされてきたが、土壌表層という用語の指す意味が分野によって異なり、本研究が指す森林土壌の A<sub>0</sub> 層に関する空隙率や保水性といった物理特性を明らかにした例はほとんどない。空隙は、主に構成要素間の隙間と構成要素内の隙間に分類される。本研究では、使用した MRI 装置の分解能は 234 μm であり、従来の分類 (Hillel 1998) によると要素間の隙間の形態と分布を抽出したことになる。A 層以下を対象とした過去の研究においては、空隙率の測定にコアサンプリング法や砂充填法などが用いられ、最近では X 線-CT によって非破壊的に測定する手法も用いられている (Sander et al. 2008)。これらの研究で明らかにされた A 層の空隙率は 30% - 60% で、深度が増すにつれて減少するという報告がなされている (Hillel 1998)。物体はその径が細かいほどそれを充填した時の空隙率は下がるため、本研究においても構成要素の微細化に伴い、上層から下層へ空隙率の減少が認められた。一方、保水性は湿重量と乾重量の差し引きや TDR (Time Domain Reflectometry) を用いて、野外容水量や浸透速度、水分特製曲線モデルなどを算出することから評価されてきた (Kosugi 1996, Vinnikov and Robock 1996)。本研究では画像処理により、これまでに明らかにされてこなかった A<sub>0</sub> 層の保水性

を算出した。土壌の保水性は空隙と土壌粒子の両者のサイズや形態によって決定されることが知られている (Six et al. 2000)。本研究において上層から下層になるにつれて保水性が上昇したのは、各層を構成する要素間・内の空隙のサイズが低下し、毛管現象など水を保持する力が増大したためであると考えらる。この考察は、上層よりも下層の方が運動性の低い水が増加している結果 (図 24) から支持される。A 層において空隙や保水性といった土壌構造が植物根 (Dexter 2004) や土壌微生物 (Kirchmann and Gerzabek 1999) などに影響を及ぼすことが複数の研究で明らかにされている。本研究で対象とした A<sub>0</sub> 層は A 層よりも生物活性も高いため (Mishima et al. 1999; Uchida et al. 1998)、このような物理的要因が生物活性を通して有機物分解や植物根の生理活性など、土壌圏の炭素循環に対してより大きな影響を与えている可能性が考えられ、今後のさらなる研究が期待される。

上層から下層における構成要素・空隙率・保水性などの変化の程度は、広葉樹と針葉樹で異なっていた。構成要素の変化は広葉樹の方が早く、空隙率の減少率と保水性の上昇率も広葉樹の方が大きかった。既存の研究では、すでに広葉樹と針葉樹の有機物の分解過程の違いについて言及されており (Moore 1986; Zhang et al. 2008)、一般的に葉の分解速度は針葉樹よりも広葉樹のほうが早く (堤 1987)、またコナラ林とアカマツ林において落葉落枝の分解速度を比較した研究においても、コナラ林の方が早い分解速度を示したことを報告しており (松本・新島 1993)、今回の結果と一致する。空隙率や保水性に関しては複数の林分において A 層を計測・比較した報告はあるが (Zhao et al. 2010b)、広葉樹と針葉樹の A<sub>0</sub> 層について報告している例はほとんどない。従来、A<sub>0</sub> 層を構成する

有機物分解速度や植物根の呼吸速度の林分間における違いは、土壤生物や植物の組成や呼吸活性、土壤温度や土壤水分といった環境条件などに起因すると考えられてきた。本研究では、林分間に空隙率や保水性の違いが見られており、このような土壤の物理性の違いが、土壤圏の炭素放出に大きな影響を与えている可能性があることを示唆している。

### **MRIによる非破壊的な土壤構造の解析に向けた課題**

研究の結果、今後のより実践的な土壤構造の非破壊的解析に向けては、層構造を保ったままの土壤試料の採取方法、試料の前処理方法、撮像方法、画像解析方法の4つの点に関する課題があると考えられた。試料採取において、本研究では測定室が3cm × 3cmのMRIを使用しているため、実際に土壤の層構造を保ったまま、土壤試料を試料管に採取するのは困難である。しかし現在、比較的測定室の大きなMRIも存在しており、これらを利用すれば、試料管のサイズを大きくすることが可能で、層構造を保ったままの土壤試料の採取が可能になると考えられる。前処理において、本研究では水を構造物に吸着・吸収させる操作により、構造物と隙間の分離を試みたが、定量的な評価をするまでの精度には達していない。土壤構造の定性的な分析にMRIは有効であるが、定量的な評価を行うためには他の手法との比較が必用である。また、土壤鉱物が混入した場合、その部位はシグナルが消失するため、隙間と判断されてしまう恐れがあるが、浸水状態で撮像された画像において、土壤鉱物はシグナルを与えないことになるため、浸水状態と排水状態の画像の差し引きにより、識別することが可能であろう。その他にも造影剤の投与によりシグナルを消失させる技術も存在し、それらの利用により識別することが

可能であろう。撮像方法においては、TR や TE を変化させることで、含まれている水の特性の違いによって構造物を捉えることが可能である。土壌有機物は、葉や枝など異なる由来のものからできており、これらの設定方法によってそれらを由来別に識別することが可能であろう。特に生きた植物根などに含まれている水はその他の土壌有機物とは水の保持能力が大きく異なるため、明確に分離が可能になると考えられる。画像解析方法においては、Image J 上で様々な処理が行なえる。本研究では空隙率と保水性に焦点を当てたが、例えば各層の空隙の大きさや密度といった要素も抽出が可能である。



## 第5章 総合考察

### 5.1. 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

本研究 (Tomotsune et al. 2013b) において、冷温帯コナラ林の土壌呼吸は、夏に高く冬に低い季節変化を示した。これらの長期的な (季節的な) 変化は主に土壌温度によって引き起こされていた。一方、短期的な変化においては、一日単位で見ると、土壌呼吸は土壌温度の変化によって日中に高く夜間に低い周期的な変化を示していた。しかし、降雨による土壌水分の上昇を受けると、土壌呼吸が一時的に上昇するため、これらの周期性は認められなくなった。また、降雨から次の降雨までは緩やかに土壌水分が減少するため、土壌温度による一日単位の周期性は保たれながらも、全体的には呼吸量が抑制されていった。土壌温度による土壌呼吸の長期的な変化は、一般的な冷温帯林での報告と同じような傾向を示している (Lee et al. 2010; Noh et al. 2010) が、土壌水分による土壌呼吸の短期的な変化は、報告によって傾向が異なっている (Linn and Doran 1984; Rey et al. 2002)。このように変化の傾向が、土壌温度では一致し、土壌水分では異なるのは、各調査地の土壌生物呼吸と根呼吸の比率の違いが一つの原因として考えられた。つまり、本研究では土壌生物呼吸と根呼吸は土壌温度の上昇に対して共に増加する傾向を示したが、土壌水分の上昇に対しては土壌生物呼吸が減少し、根呼吸が増加する傾向を示した。したがって、その複合体である土壌呼吸は、各呼吸量の比率が異なっていたとしても、土壌温度に対しては常に増加傾向を示すが、土壌水分に対しては比率次第で様々な傾向を示すと考えられる。

経年変化においては、季節的な傾向に大きな変化はないものの、年に

よって年間土壌呼吸量に差が認められた。土壌呼吸の経年変化については多くの研究で報告されている (Inatomi et al. 2010)。土壌温度の上昇に対する呼吸の増加量は、土壌生物呼吸と根呼吸ともに高温域のほうが高いため、年間土壌呼吸量の経年変化には、特に土壌温度の高い夏季の温度差が大きく影響すると考えられた。本研究においても、夏季と冬季の月平均土壌温度に比較的大きな差が認められたが、夏季の土壌温度の差の方が年間土壌呼吸量の差に対する影響は大きかった。一方、本研究では土壌水分の上昇に対して土壌生物呼吸と根呼吸は相殺するため、複合体である土壌呼吸は若干の上昇を示す程度に留まった。土壌水分の上昇に対する呼吸の増加量も気温の高い夏季に大きくなるため、特に夏季の土壌水分の差は土壌呼吸の年間土壌呼吸量の差に影響を与える可能性がある。しかし、本研究の調査期間では土壌水分に大きな差は認められず、大きな差は引き起こされなかった。また、土壌水分は降雨によって上昇するが、土壌中に含むことのできる水分量 (野外要水量) には上限がある。そのため、降雨量が同じであったとしても、一度の強い降雨と複数回の弱い降雨では、土壌中に保持されている水の量は後者の方が常に高い状態になると考えられる。したがって、特に夏季の降雨量や降雨パターンの違いは土壌呼吸の経年変化に大きな影響を与えると考えられる。

これまでの研究で様々な地域や生態系の土壌呼吸の変動やその要因が明らかにされてきた (Dixon et al. 1994; Luysaert et al. 2007)。過去の冷温帯および温帯域の研究においては、落葉広葉樹林や常緑針葉樹林を対象に測定が行われ、土壌呼吸の変動要因が明らかにされている (Lee et al. 2010; Noh et al. 2010)。これらの研究では、土壌呼吸の変動は土壌温度に

強く依存し、それに次いで土壌水分の影響も受けていることが報告されており、本研究の結果と一致する。また、それよりも寒冷的な地域である亜寒帯の針葉樹林においては (Goulden and Crill 1997; Morén and Lindroth 2000; Uchida et al. 1998)、冷温帯・温帯域と同じように、土壌呼吸の変動は土壌温度に強く依存して変動をしていることが示されている。しかし、土壌温度が比較的低いため、呼吸量やその変動幅は小さく、土壌水分の影響を冷温帯林ほど強くは受けていない。一方、冷温帯よりも温暖な地域である亜熱帯林や熱帯林の常緑広葉樹林においては (Davidson et al. 2000; Yan et al. 2009; Yi et al. 2007)、土壌呼吸の変動は土壌温度に対して多少の依存性を示すが、土壌水分の影響を強く受けていることが報告されている。また、雨季と乾季が明確に分かれている地域では、乾季の方が土壌水分への依存性はより高まる。これらの結果は、土壌温度が高い地域ほど、土壌呼吸の変動は土壌水分の影響を受けることを示しており、冷温帯林の土壌呼吸は土壌温度や土壌水分に対して、寒冷的な地域と温暖な地域の間間的な応答を示しているとは結論付けられる。

## 5.2. 土壌呼吸の時空間的不均一性

様々な生態系の中でも、特に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多くの研究で指摘されている (Luyssaert et al. 2007)。本研究において時間的不均一性は、前述したように主に土壌温度と土壌水分によって引き起こされていた。その他の時間的不均一性を引き起こす要因としては、蒸散速度や樹液流速と関連する光合成活性が根呼吸に与える影響 (Bekku et al. 2009, 2011; Tang et al. 2005a) や、光

を受けてから根呼吸が上昇するまでの生理的な遅れ (Kuzyakov and Gavrichkova 2010) などが挙げられる。これらの場合、根からの浸出物を土壤生物 (特に根圏微生物) が利用しているため、間接的に土壤生物呼吸にも影響を与えているだろう。また、冷温帯林においては一般的に秋季に新しいリターが土壤へ供給される。そのため、同一の土壤温度・土壤水分であったとしても、秋季の土壤呼吸速度のほうが春季よりも高い値を示す傾向が認められ、このような土壤有機物量の違いも、季節的な不均一性を引き起こす原因の一つとして考えられる。

空間的不均一性においては、同一環境下でも土壤生物呼吸と根呼吸の比率が異なることで、土壤呼吸量が変わることが本研究により示された。その他の空間的不均一性を起こす要因としては、土壤温度や土壤水分 (Kashiwada and Ohta 2010)、土壤微生物や植物根のバイオマス (Görres et al. 1998)、土壤有機物量 (Robertson and Freckman 1995; Xu and Qi 2001)、栄養塩量 (Hansen 1980) などが報告されている。また、降雨強度が土壤呼吸に与える影響を報告した研究 (堀田ほか 2010; Ohashi et al. 2007) では、土壤水分が上昇したことによる各呼吸の変化に加えて、土壤中の空隙が水によって満たされ、空気の供給や CO<sub>2</sub> の拡散が抑制されることによる変化も確認されている。これらの報告は、土壤構造が土壤呼吸に影響を与えることを示しており、さらに土壤構造は同一森林内でも大きく異なることが予想されるため、土壤構造も土壤呼吸の空間的不均一性を引き起こす原因の一つとして考えられる。

### 5.3. 今後の土壤圏炭素動態に関する研究の展望

これまでの土壤圏炭素動態は土壤呼吸と環境要因との対応関係で議

論されることが多かった。本博士論文では、土壤呼吸を土壤生物呼吸と根呼吸に分離し、各呼吸の環境要因に対する応答性の違いから土壤呼吸の動態について議論した。しかし前述した通り、様々な環境要因が異なる強さで土壤生物呼吸と根呼吸に影響を与えている。そのため、年間土壤呼吸量のより正確な推定や土壤圏炭素の動態の理解のためには、次の2つの課題を解決することが重要である。

1 つ目の課題は、降雨や積雪、強風といった各イベントにおける土壤呼吸の変動を明らかにすることである。過去の多くの研究では、積雪や土壤の凍結がない期間の測定値や、降雨がない日中の測定値を基に、土壤呼吸量の推定や土壤呼吸の制御要因を議論している (Lee et al. 2010; Noh et al. 2010; Wang et al. 2008)。しかし、先に挙げたイベントは一年を通して高頻度で発生し、また各イベントでの土壤呼吸の変動を報告した研究 (Lee et al. 2002; Mariko et al. 2000) や、夜間の測定をも含む連続的な土壤呼吸の変動を測定した研究 (Liang et al. 2010; Tanget al. 2005b) では、一般的に示されてきた土壤呼吸と土壤温度・土壤水分の関係が適用されないことが報告されている。これらの報告例はまだ少なく、また土壤呼吸を2つの呼吸に分離して研究を行った例はほとんどない。したがって、各イベントに対し土壤生物呼吸や根呼吸がどのように変動するかを明らかにすることが、土壤圏炭素動態を理解する上で重要である。

2 つ目の課題は、土壤の表層から下層までの各層の土壤構造や土壤環境が土壤呼吸の変動に与える影響を明らかにすることである。第4章でも示した通り、これまでの研究は土壤全体の要素と土壤呼吸の関係を報告したものがほとんどである。しかし、土壤中に含まれる有機物や植物根の量、さらに呼吸活性に影響を与える土壤温度や土壤水分は、土壤の

表層と下層では大きく異なっている (Jassal et al. 2005)。また、土壌中の  $\text{CO}_2$  濃度と土壌呼吸の関係を報告した例では、土壌中の  $\text{CO}_2$  の貯留の仕方が土壌呼吸速度に影響を与えることが指摘されている (Bekele et al. 2007; Jassal et al. 2005; Tang et al. 2003; Liang et al. 2010)。これらを踏まえると、各層の異なる土壌温度や土壌水分が、各層の土壌生物や植物根の  $\text{CO}_2$  発生量を決定し、その発生量と土壌構造の違いにより土壌中の  $\text{CO}_2$  の貯留の仕方が変わり、最終的に土壌呼吸の変動として現れると考えられる。したがって土壌中の層毎の環境の変化、各層における土壌生物呼吸と根呼吸の  $\text{CO}_2$  発生、土壌中の  $\text{CO}_2$  貯留、土壌呼吸の4つの関係を明らかにすることが、土壌圏炭素動態をより深く理解するために重要である。

## 謝辞

本博士論文の研究および執筆にあたり、主査である早稲田大学の小泉博教授には、研究計画の立案から、現地での調査、データの解析や解釈、投稿論文の執筆など、あらゆる面でご指導を頂きました。また、担当されていた生態学の授業は、私が研究の道を志すきっかけとなりました。研究室の生活においては、研究活動から研究室の運営まで、研究者として活動していくために必要な技術や精神を幅広く御教授頂きました。心より感謝申し上げます。

学位論文の審査においては、副査として早稲田大学の中村正久教授と園池公毅教授には、貴重な御指導と御助言を賜りました。深く感謝致します。

早稲田大学の坂巻義章博士には、調査区の設置や群落構造の基礎調査、ゼミでの議論など、数多くの御支援と御指摘を頂きました。特に調査を始める際に調査地へ足を運んで頂き御指導を賜れたことは、私の研究生生活の良いスタートを切る重要な要素になりました。心より感謝致します。

本論において、吉竹晋平博士には、先生方に成り代わり、現地での調査活動、データ整理、論文執筆、研究会の開催、他研究グループとの交流など、研究者として重要な数多くの要素について、細かく御指導を頂きました。特に第4章の研究の基盤となった日本学術振興会特別研究員(DC1)の申請書の作成に、熱心にお付き合い頂き無事に採用されたことは、私が研究の世界に留まる決意をする大きな要因になりました。心より感謝申し上げます。

各章の研究の中で第2章においては、元小泉研究室の関根有哉氏と渡

辺真也氏に、研究計画の立案や度重なる調査活動の手伝いなど、多くの時間を割いて頂きました。第3章においては、元小泉研究室の増田莉菜氏、安西理氏に、約3年にわたる現地での長期の測定や、論文の添削などで御協力を頂きました。第4章においては、櫛山蛭雪研究所の狩野広美博士、早稲田大学理工学研究所の小泉美香博士にMRIの理論や分析、データの解釈など多くの御助言と御指導を頂きました。合わせて皆様に感謝申し上げます。

野外調査においては、軽井沢セミナーハウスの職員の皆様に、調査小屋の管理や現地での調査生活の基盤を支えて頂きました。御礼申し上げます。

各研究会における議論や投稿論文の執筆においては、岐阜大学の大塚俊之教授、村岡裕由教授、滋賀県立大学の飯村康夫博士、筑波大学の廣田充准教授、野田響博士、国立環境研究所の近藤美由紀博士、元岐阜大学の八代裕一郎博士、志津庸子氏など、多くの研究者の方々に御助言を頂き、博士論文を執筆する糧となりました。心より感謝申し上げます。

最後になりましたが、研究室の現在や歴代の多くの所属学生の方々は、私の5年間にわたる研究生活の中で、手間を要する多くの作業や研究室での生活など、多岐にわたり支援・協力を頂きました。また、各自の研究計画の立案や研究データの解析、結果の解釈といった様々な議論に私を交えて下さったことは、私の研究者としての技量や自信を高め、大いに博士論文の研究・執筆に貢献してくれました。ありがとうございました。



## 引用文献

- Alongi DM, Sasekumar A, Chong VC, Pfitzner J, Trott LA, Tirendi F, Dixon P, Brunskill GJ (2004) Sediment accumulation and organic material flux in a managed mangrove ecosystem: estimates of land-ocean-atmosphere exchange in peninsular Malaysia. *Marine Geol* 208:383-402
- Andersen CP, Nikolov I, Nikolova P, Matyssek R, Häberle KH (2005) Estimating “autotrophic” belowground respiration in spruce and beech forests: decreases following girdling. *Eur J Forest Res* 124:155-163
- Atkin OK, Edwards EJ, Loveys BR (2000) Response of root respiration to changes in temperature and its relevance to global warming. *New Phytol* 147:141-154
- Behera N, Joshi SK, Pati DP (1990) Root contribution to total soil metabolism in a tropical forest soil from Orissa, India. *Forest Ecol Manag* 36:125-134
- Bekele A, Kellman L, Beltrami H (2007) Soil profile CO<sub>2</sub> concentrations in forested and clear cut sites in Nova Scotia, Canada. *Forest Ecol Manag* 242:587-597
- Bekku YS, Sakata T, Nakano T, Koizumi H (2009) Midday depression in root respiration of *Quercus crispula* and *Chamaecyparis obtusa*: its implication for estimating carbon cycling in forest ecosystems. *Ecol Res* 24:865-871
- Bekku YS, Sakata T, Tanaka T, Nakano T (2011) Midday depression of tree root respiration in relation to leaf transpiration. *Ecol Res* 26:791-799
- Berg B, McClaugherty C (2003) *Plant Litter: decomposition, humus formation, carbon sequestration*. Springer Verlag, Berlin

- Bonanomi G, Incerti G, Antignani V, Capodilupo M, Mazzoleni S (2010) Decomposition and nutrient dynamics in mixed litter of Mediterranean species. *Plant Soil* 331:481-496
- Bond-Lamberty B, Wang C, Gower ST (2004) A global relationship between the heterotrophic and autotrophic components of soil respiration?. *Glob Chang Biol* 10:1756-1766
- Boone RD, Nadelhoffer KJ, Canary JD, Kaye JP (1998) Roots exert a strong influence on the temperature sensitivity of soil respiration. *Nature* 396:570-572
- Bottomley PA, Rogers HH, Foster TH (1986) NMR imaging shows water distribution and transport in plant root systems *in situ*. *Proc Natl Acad Sci USA* 83:87-89
- Bouma TJ, Yanai RD, Elkin AD, Hartmond U, Flores-Alva DE, Eissenstat DM (2001) Estimating age-dependent costs and benefits of roots with contrasting life span: comparing apples and oranges. *New Phytol* 150:685-695
- Bowden RD, Newkirk KM, Rullo GM (1998) Carbon dioxide and methane fluxes by a forest soil under laboratory-controlled moisture and temperature conditions. *Soil Biol Biochem* 30:1591–1597
- Butler A, Meir P, Saiz G, Maracahipes L, Marimon BS, Grace J (2012) Annual variation in soil respiration and its component parts in two structurally contrasting woody savannas in Central Brazil. *Plant Soil* 352:129–142
- Buyanovsky GA, Wagner GH (1983) Annual cycles of carbon dioxide level in soil air. *Soil Sci Soc Am J* 47:1139-1145

- Callaghan PT (1991) Principles of nuclear magnetic resonance microscopy. Oxford university press, Oxford
- Callendar GS (1938) The artificial production of carbon dioxide and its influence on temperature. Q J Roy Meteor Soc 64:223-240
- Chudek JA, Hunter G, Mackay RL, Moritz S, Birch ANE, Geoghegan IE, McNicol RJ, Majerus MEN (1998) MRM, an alternative approach to the study of host/parasitoid relationships in insects. In: Spatially resolved magnetic resonance; methods, materials, medicine, biology, rheology, geology, ecology, hardware. Blümmler P, Blümich B, Botto R, Fukushima E (eds) Wiley-VCH, New York, pp 467-471
- Davidson EA, Belk E, Boone RD (1998) Soil water content and temperature as independent or confounded factors controlling soil respiration in a temperate mixed hardwood forest. Glob Chang Biol 4:217-227
- Davidson EA, Verchot LV, Cattânio JH, Ackerman IL, Carvalho JEM (2000) Effects of soil water content on soil respiration in forests and cattle pastures of eastern Amazonia. Biogeochemistry 48:53-69
- Dexter AR (2004) Soil physical quality Part I. Theory, effects of soil texture, density and organic matter, and effects on root growth. Geoderma 120: 201-214
- Dixon RK, Brown S, Houghton RA, Solomon AM, Trexler MC, Wisniewski J (1994) Carbon pools and flux of global forest ecosystems. Science 263: 185-190
- Edwards NT, Harris WF (1977) Carbon cycling in a mixed deciduous forest floor. Ecology 58:431-437

- Facelli JM, Pickett STA (1991) Plant litter: Its dynamics and effects on plant community structure. *Bot Rev* 57:1-32
- Falkowski P, Scholes RJ, Boyle E, Canadell J, Canfield D, Elser J, Gruber N, Hibbard K, Högberg P, Linder S, Mackenzie FT, Moore III B, Pedersen T, Rosenthal Y, Seitzinger S, Smetacek V, Steffen W (2000) The global carbon cycle: A test of our knowledge of earth as a system. *Science* 290:291-296
- Fourier J-BJ (1827) On the temperatures of the terrestrial sphere and interplanetary space (Mémoire sur les températures du globe terrestre et des espaces planétaires). *Mémoires de l'Académie Royale des Sciences* 7:569-604
- 藤枝基久 (2007) 森林流域の保水容量と流域貯蓄量. 森林総合研究所研究報告 6:101-110
- Fu S, Cheng W, Susfalk R (2002) Rhizosphere respiration varies with plant species and phenology: A greenhouse pot experiment. *Plant Soil* 239:133-140
- Giardina CP, Ryan MG (2000) Biogeochemistry - Soil warming and organic carbon content – Reply. *Nature* 408:790-790
- Görres JH, Dichiaro MJ, Lyons JB, Amador JA (1998) Spatial and temporal patterns of soil biological activity in a forest and an old field. *Soil Biol Biochem* 30:219-230
- Goulden ML, Wofsy SC, Harden JW, Trumbore SE, Crill PM, Gower ST, Fries T, Daube BC, Fan S-M, Sutton DJ, Bazzaz A, Munger JW (1998) Sensitivity of boreal forest carbon balance to soil thaw. *Science* 279:214-217
- Grossiord C, Mareschal L, Epron D (2012) Transpiration alters the

- contribution of autotrophic and heterotrophic components of soil CO<sub>2</sub> efflux. *New Phytol* 194:647-653
- Gupta SR, Singh JS (1981) Soil respiration in tropical grassland. *Soil Biol Biochem* 13:261-268
- 拝師智之, 小泉博, 新井朋徳, 小泉美香, 狩野広美 (2009) 0.2T 小型磁気共鳴イメージング装置 (MRI) によるリンゴ果実におけるモモシクイガ食入害の観測. *日本生態学会誌* 59:249-257
- Hansen GK (1980) Diurnal variation of root respiration rates and nitrate uptake as influenced by nitrogen supply. *Physiol Plant* 48:421-427
- Hanson PJ, Edwards NT, Garten CT, Andrews JA (2000) Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: A revise of methods and observations. *Biogeochemistry* 48:115-146
- Hillel D (1998) *Environmental soil physics: Fundamentals, applications, and environmental considerations*. Academic Press, New York
- Hill P, Marshall C, Harmens H, Jones DL, Farrar J (2004) Carbon sequestration: do N inputs and elevated atmospheric CO<sub>2</sub> alter soil solution chemistry and respiratory C losses?. *Water Air Soil Pollut* 4:177-186
- Högberg P, Nordgren A, Buchmann N, Taylor AFS, Ekblad A, Högberg MN, Nyberg G, Ottosson-Löfvenius M, Read DJ (2001) Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration. *Nature* 411:789-792
- 堀田紀文, 奈良康平, 小田智基, 鈴木雅一 (2010) 降雨イベント中の土壌中二酸化炭素濃度と土壌呼吸速度の変化. *東京大学農学部演習林報告* 123:17-32

- Inatomi M, Ito A, Ishijima K, Murayama S (2010) Greenhouse gas budget of a cool-temperate deciduous broad-leaved forest in Japan estimated using a process-based model. *Ecosystems* 13:472-483
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) (2007) *Climate change 2007: The physical science basis*. Cambridge University Press, New York
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) (2013) *Climate change 2013: The physical science basis*. Cambridge University Press, New York
- Jackson RB, Mooney HA, Schulze E-D (1997) A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents. *Proc Natl Acad Sci USA* 94:7362-7366
- Jassal R, Black A, Novak M, Morgenstern K, Nesic Z, Gaumont-Guay D (2005) Relationship between soil CO<sub>2</sub> concentrations and forest-floor CO<sub>2</sub> effluxes. *Agric For Meteorol* 130:176-192
- 金子大二郎, 日野幹雄 (1996) 植生指標 NDVI と快晴日の日最高気温との関係－気温に及ぼす植生の緩和効果に関する NDVI を用いた推定法の一検証－. *水文・水資源学会誌* 9:271-279
- Karlen DL, Mausbach MJ, Doran JW, Cline RG, Harris RF, Schuman GE (1997) Soil quality: a concept, definition, framework for evaluation. *Soil Sci Soc Am J* 61:4-10
- 河原輝彦, 佐藤明 (1977) リターの分解について (V) アカマツの葉、幹および根の分解率の推定. *日本森林学会誌* 59:321-326
- Keeling CD (1970) Is carbon dioxide from fossil fuel changing man's environment?. *Proceed Amer Philos Soc* 114:10-17
- Keith H, Jacobsen KL, Raison RJ (1997) Effects of soil phosphorus

- availability, temperature and moisture on soil respiration in *Eucalyptus pauciflora* forest. *Plant Soil* 190:127-141
- Key RM, Kozyr A, Sabine CL, Lee K, Wanninkhof R, Bullister JL, Feely RA, Millero FJ, Mordy C, Peng T-H (2004) A global ocean carbon climatology: Results from Global Data Analysis Project (GLODAP). *Global Biogeochem Cy* 18:GB4031
- Kirchmann H, Gerzabek MH (1999) Relationship between soil organic matter and micropores in a long-term experiment at Ultuna, Sweden. *J Plant Nutr Soil Sci* 162:493-498
- Koizumi M, Naito S, Haishi T, Utsuzawa S, Ishida N, Kano H (2006) Thawing of frozen vegetables observed by small dedicated MRI for food research. *J Magn Reson Imaging* 24:1111-1119
- 小泉美香, 内藤成弘, 狩野広美, 拝師智之 (2009) 食品研究用小型 MRI によるキュウリの緩和時間強調イメージ. *日本食品科学工学誌* 56:146-154
- Koizumi M, Natio S, Ishida N, Haishi T, Kano H (2008) A dedicated MRI for food science and agriculture. *Food Sci Technol Res* 14:74-82
- Kosugi K (1996) Lognormal distribution model for unsaturated soil hydraulic properties. *Water Resour Res* 32:2697-2703
- 久米朋宣, 東直子, 脇山義史, 金丸裕一郎, 井出淳一郎, 大槻恭一 (2008) 管理放棄人工林を主体とする御手洗水試験流域における土壌の性質と水分保持能. *九州大学農学部演習林報告* 89:13-28
- Kuzyakov Y (2006) Sources of CO<sub>2</sub> efflux from soil and review of partitioning methods. *Soil Biol Biochem* 38:425-448

- Kuzyakov Y, Gavrichkova O (2010) Time lag between photosynthesis and carbon dioxide efflux from soil: a review of mechanisms and controls. *Glob Chang Biol* 16:3386-3406
- Kuzyakov Y, Larionova AA (2005) Root and rhizomicrobial respiration: A review of approaches to estimate respiration by autotrophic and heterotrophic organisms in soil. *J Plant Nutr Soil Sci* 168:503-520
- Lauterbur PC (1973) Image formation by induced local interactions: examples employing nuclear magnetic resonance. *Nature* 242:190-191
- Lee M-S, Mo WH, Koizumi H (2006) Soil respiration of forest ecosystems in Japan and global implications. *Ecol Res* 21:828-839
- Lee M-S, Nakane K, Nakatsubo T, Koizumi H (2003) Seasonal changes in the contribution of root respiration to total soil respiration in a cool-temperate deciduous forest. *Plant Soil* 255:311-318
- Lee M-S, Nakane K, Nakatsubo T, Koizumi H (2005) The importance of root respiration in annual soil carbon fluxes in a cool-temperate deciduous forest. *Agric Forest Meteor* 134:95-101
- Lee M-S, Nakane K, Nakatsubo T, Mo W-H, Koizumi H (2002) Effects of rainfall events on soil CO<sub>2</sub> flux in a cool temperate deciduous broad-leaved forest. *Ecol Res* 17:401-409
- Lee N-Y, Koo J-W, Noh NJ, Kim J, Son Y (2010) Autotrophic and heterotrophic respiration in needle fir and *Quercus*-dominated stands in a cool-temperate forest, central Korea. *J Plant Res* 123:485-495
- Liang N, Hirano T, Zheng Z-M, Tang J, Fujinuma Y (2010) Soil CO<sub>2</sub> efflux of a larch forest in northern Japan. *Biogeosciences* 7:3447-3457



- Linn DM, Doran JW (1984) Effect of water-filled pore space on carbon dioxide and nitrous oxide production in tilled and nontilled soils. *Soil Sci Soc Am J* 48:1267-1272
- Li Z, Wang X, Zhang R, Zhang J, Tian C (2011) Contrasting diurnal variations in soil organic carbon decomposition and root respiration due to a hysteresis effect with soil temperature in a *Gossypium* s. (cotton) plantation. *Plant Soil* 343:347-355
- Luan J, Liu S, Wang J, Zhu X, Shi Z (2011) Rhizospheric and heterotrophic respiration of a Warm-temperate oak chronosequence in China. *Soil Biol Biochem* 43:503-512
- Luysaert S, Inglima I, Jung M, Richardson AD, Reichstein M, Papale D, Piao SL, Schulze E-D, Wingate L, Matteucci G, Aragao L, Aubinet M, Beer C, Bernhofer C, Black KG, Bonal D, Bonnefond J-M, Chambers J, Ciais P, Cook B, Davis KJ, Dolman AJ, Gielen B, Goulden M, Grace J, Granier A, Grelle A, Griffis T, Grünwald T, Guidolotti G, Hanson PJ, Harding R, Hollinger DY, Hutyyra LR, Kolari P, Kruijt B, Kutsch W, Lagergren F, Laurila T, Law BE, Lemaire G, Lindroth A, Loustau D, Malhi Y, Mateus J, Migliavacca M, Misson L, Montagnani L, Moncrieff J, Moors E, Munger JW, Nikinmaa E, Ollinger SV, Pita G, Rebmann C, Rouspard O, Saigusa N, Sanz MJ, Seufert G, Sierra C, Smith M-L, Tang J, Valentini R, Vesala T, Janssens IA (2007) CO<sub>2</sub> balance of boreal, temperate, and tropical forests derived from a global database. *Glob Chang Biol* 13:2509-2537
- Makkonen K, Helmisaari HS (1998) Seasonal and yearly variations of fine-root biomass and necromass in a Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) stand.

- Forest Ecol Manag 102:283-290
- Malhi Y, Baldocchi DD, Jarvis PG (1999) The carbon balance of tropical, temperate and boreal forests. *Plant Cell Environ* 22:715-740
- Mariko S, Nishimura N, Mo W, Matsui Y, Kibe T, Koizumi H. (2000) Winter CO<sub>2</sub> flux from soil and snow surfaces in a cool-temperate deciduous forest, Japan. *Ecol Res*, 15:363-372
- Marsden C, Nouvellon Y, Epron D (2008) Relating coarse root respiration to root diameter in clonal *Eucalyptus* stands in the Republic of the Congo. *Tree Physiol* 28:1245-1254
- Matjaž Č, Primož S (2010) Root distribution of under-planted European beech (*Fagus sylvatica* L.) below the canopy of a mature Norway spruce stand as a function of light. *Eur J Forest Res* 129:531–539
- 松本久二, 新島溪子 (1993) アカマツ林及びコナラ林における落葉落枝の分解と大型土壌動物の季節変動. 森林総合研究所研究報告 364:51-68
- Mishima S-I, Tateishi T, Nakatubo T, Horikoshi T (1999) Microbial biomass and respiration rate of A<sub>0</sub> layers of forests dominated by different tree species. *Microbes Environ* 14:63-67
- Montgomery DR, Schmidt KM, Greenberg HM, Dietrich WE (2000) Forest clearing and regional landsliding. *Geology* 28:311-314
- Moore AM (1986) Temperature and moisture dependence of decomposition rates of hardwood and coniferous leaf litter. *Soil Biol Biochem* 18:427-435
- Moréna A-S, Lindroth A (2000) CO<sub>2</sub> exchange at the floor of a boreal forest. *Agric Forest Meteor* 101:1-14

- Morisada K, Ono K, Kanomata H (2004) Organic carbon stock in forest soils in Japan. *Geoderma* 119:21-32
- Nakane K (1978) A mathematical model of the behavior and vertical distribution of organic carbon in forest soils II. A revised model taking the supply of root litter into consideration. *Jap J Ecol* 28:169-177
- Nakane K, Kohno T, Horikoshi T (1996) Root respiration rate before and just after clear-felling in a mature deciduous, broad-leaved forest. *Ecol Res* 11: 111-119
- Nakatsubo T, Bekku Y, Kume A, Koizumi H (1998) Respiration of the belowground parts of vascular plants: its contribution to total soil respiration on a successional glacier foreland in NyÅlesound, Svalbard. *Polar Res* 17:53-59
- Ngao J, Longdoz B, Granier A, Epron D (2007) Estimation of autotrophic and heterotrophic components of soil respiration by trenching is sensitive to corrections for root decomposition and changes in soil water content. *Plant Soil* 301:99-110
- Noh NJ, Son Y, Lee SK, Yoon TK, Seo KW, Kim C, Lee W-K, Bae SW, Hwang J (2010) Influence of stand density on soil CO<sub>2</sub> efflux for a *Pinus densiflora* forest in Korea. *J Plant Res* 123:411-419
- Ohashi M, Gyokusen K, Saito A (2000) Contribution of root respiration to total soil respiration in a Japanese cedar (*Cryptomeria japonica* D. Don) artificial forest. *Ecol Res* 15:323-333
- Ohashi M, Kume T, Yamane S, Suzuki M (2007) Hot spots of soil respiration in an Asian tropical rainforest. *Geophys Res Lett* 34:L08705

- Ohtsuka T, Mo W, Satomura T, Inatomi M, Koizumi H (2007) Biometric based carbon flux measurements and net ecosystem production (NEP) in a temperate deciduous broad-leaved forest beneath a flux tower. *Ecosystems* 10:324-334
- 大塚俊之, 鞠子茂, 小泉博 (2004) 陸上生態系における炭素循環－森林生態系の炭素収支の生態学的な定量化手法に焦点を当てて－. *地球環境* 9:181-190
- Olson JS (1963) Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology* 44:322-331
- Omasa K, Onoe M, Yamada H (1985) NMR imaging for measuring root system and soil water content. *Environ Control Biol* 23:99-102
- Pregitzer KS (2002) Fine roots of trees—a new perspective. *New Phytol* 154:267-270
- Qi Y, Xu M (2001) Separating the effects of moisture and temperature on soil CO<sub>2</sub> efflux in a coniferous forest in the Sierra Nevada mountains. *Plant Soil* 237:15-23
- Raich JW, Tufekcioglu A (2000) Vegetation and soil respiration: Correlations and controls. *Biogeochemistry* 48:71-90
- Rey A, Pegoraro E, Tedeschi V, Parri ID, Jarvis PG, Valentini R (2002) Annual variation in soil respiration and its components in a coppice oak forest in Central Italy. *Glob Chang Biol* 8:851-866
- Rey A, Petsikos C, Jarvis PG, Grace J (2005) Effect of temperature and moisture on rates of carbon mineralization in a Mediterranean oak forest soil under controlled and field conditions. *Eur J Soil Sci* 56:589-599

- Robertson GP, Freckman DW (1995) The spatial distribution of nematode trophic groups across a cultivated ecosystem. *Ecology* 76:1425-1432
- Ruehr NK, Buchmann N (2009) Soil respiration fluxes in a temperate mixed forest: seasonality and temperature sensitivities differ among microbial and root-rhizosphere respiration. *Tree Physiol* 30:165-176
- Sabine CL, Feely RA, Gruber N, Key RM, Lee K, Bullister J-L, Wanninkhof R, Wong CS, Wallace DWR, Tilbrook B, Millero FJ, Peng T-H, Kozyr A, Ono T, Rios AF (2004) The oceanic sink for anthropogenic CO<sub>2</sub>. *Science* 305:367-371
- Sander T, Gerke HH, Rogasik H (2008) Assessment of Chinese paddy-soil structure using X-ray computed tomography. *Geoderma* 145:303-314
- Saxe H, Cannell MGR, Johnsen O, Ryan MG, Vourlitis G (2001) Tree and forest functioning in response to global warming. *New Phytol*, 149:369-400
- Schimel DS (1995) Terrestrial ecosystems and the carbon cycle. *Glob Chang Biol* 1:77-91
- Sitch S, Smith B, Prentice IC, Arneth A, Bondeau A, Cramer W, Kaplan JO, Levis S, Lucht W, Sykes MT, Thonicke K, Venevsky S (2003) Evaluation of ecosystem dynamics, plant geography and terrestrial carbon cycling in the LPJ dynamic global vegetation model. *Glob Chang Biol* 9:161-185
- Six J, Paustian K, Elliott ET, Combrink C (2000) Soil structure and organic matter: I. Distribution of aggregate-size classes and aggregate-associated carbon. *Soil Sci Soc Am J* 64:681-689
- Takahashi M, Hirai K, Limtong P, Leungvutivirog C, Panuthai S, Suksawang S, Anusontpornperm S, Marod D (2011) Topographic variation in

- heterotrophic and autotrophic soil respiration in a tropical seasonal forest in Thailand. *Soil Sci Plant Nutr* 57:452-465
- Tang J, Baldocchi DD, Qi Y, Xu L (2003) Assessing soil CO<sub>2</sub> efflux using continuous measurements of CO<sub>2</sub> profiles in soils with small solid-state sensors. *Agric Forest Meteor* 118:1-7
- Tang J, Baldocchi DD, Xu L (2005a) Tree photosynthesis modulates soil respiration on a diurnal time scale. *Glob Chang Biol* 11:1298-1304
- Tang J, Misson L, Gershenson A, Cheng W, Goldstein AH (2005b) Continuous measurements of soil respiration with and without roots in a ponderosa pine plantation in the Sierra Nevada Mountains. *Agric Forest Meteor* 132:212-227
- Tomotsune M, Masuda R, Yoshitake S, Anzai T, Koizumi H (2013b) Seasonal and inter-annual variations in contribution ratio of heterotrophic respiration to soil respiration in a cool-temperate deciduous forest. *J Geogr* 122:745-754
- Tomotsune M, Yoshitake S, Watanabe S, Koizumi H (2013a) 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. *Ecol Res* 28:259-269
- Trumbore S, Costa ES, Nepstad DC, De Camargo PB, Martinelli LA, Ray D, Restom T, Silver W (2006) Dynamics of fine root carbon in Amazonian tropical ecosystems and the contribution of roots to soil respiration. *Glob Chang Biol* 12:217-229
- 堤利夫 (1987) 森林の物質循環. 東京大学出版会, 東京, pp 46

- Tyndall J (1861) XXXVI. On the absorption and radiation of heat by gases and vapours, and on the physical connexion of radiation, absorption, and conduction.-The backerian lecture. *Philosophical Magazine Series 4* 22:169-194, 273-285
- Uchida M, Nakatsubo T, Horikoshi T, Nakane K (1998) Contribution of micro-organisms to the carbon dynamics in black spruce (*Picea mariana*) forest soil in Canada. *Ecol Res* 13:17-26
- Udawatta RP, Anderson SH (2008) CT-measured pore characteristics of surface and subsurface soils influenced by agroforestry and grass buffers. *Geoderma* 145:381-389
- Valentini R, Matteucci G, Dolman AJ, Schulze E-D, Rebmann C, Moors EJ, Granier A, Gross P, Jensen NO, Pilegaard K, Lindroth A, Grelle A, Bernhofer C, Grünwald T, Aubrient M, Ceulemans R, Kowalski AS, Vesala T, Rannik Ü, Berbigier P, Loustau D, Guðmundsson J, Thorgeirsson H, Ibrom A, Morgenstern K, Clement R, Moncrieff J, Montagnani L, Minerbi S, Jarvis PG (2000) Respiration as the main determinant of carbon balance in European forests. *Nature* 404:861-865
- Vallack HW, Leronni V, Metcalfe DB, Högberg P, Ineson P, Subke J-A (2012) Application of nitrogen fertilizer to a boreal pine forest has a negative impact on the respiration of ectomycorrhizal hyphae. *Plant Soil* 352:405-417
- Vinnikov KY, Robock A (1996) Scales of temporal and spatial variability of midlatitude soil moisture. *J Geophys Res* 101:7163-7174
- Vogt KA, Edmonds RL, Grier CC (1981) Seasonal changes in biomass and

- vertical distribution of mycorrhizal and fibrous-textured conifer fine roots in 23- and 180-years-old subalpine *Abies amabilis* stands. *Can J Forest Res* 11:223–229
- Vogt KA, Vogt DJ, Palmiotto PA, Boon P, O'Hara J, Asbjornsen H (1996) Review of root dynamics in forest ecosystems grouped by climate, climatic forest type and species. *Plant Soil* 187:159-219
- Volder A, Smart DR, Bloom AJ, Eissenstat DM (2005) Rapid decline in nitrate uptake and respiration with age in fine lateral roots of grape: implications for root efficiency and competitive effectiveness. *New Phytol* 165:493-501
- Wang C, Yang J (2007) Rhizospheric and heterotrophic components of soil respiration in six Chinese temperate forests. *Glob Chang Biol* 13:123-131
- Wang J, Epstein HE (2013) Estimating carbon source-sink transition during secondary succession in a Virginia valley. *Plant Soil* 362:135-147
- Wang W, Feng J, Oikawa T (2009) Contribution of root and microbial respiration to soil CO<sub>2</sub> efflux and their environmental controls in a humid temperate grassland of Japan. *Pedosphere* 19:31-39
- Wang XG, Zhu B, Wang YQ, Zheng XH (2008) Field measures of the contribution of root respiration to soil respiration in an alder and cypress mixed plantation by two methods: trenching method and root biomass regression method. *Eur J Forest Res* 127:285–291
- Wang X, Zhao J, Wu J, Chen H, Lin Y, Zhou L, Fu S (2011) Impacts of understory species removal and/or addition on soil respiration in a mixed forest plantation with native species in southern China. *Forest Ecol Manag* 261:1053-1060



- Whittake RH, Bormann FH, Likens GE, Siccama TG (1974) Hubbard brook ecosystem study - forest biomass and production. *Ecological Monogr* 44:233-252
- Wofsy SC, Goulden ML, Munger JW, Fan S-M, Bakwin PS, Daube BC, Bassow SL, Bazzaz FA (1993) Net exchange of CO<sub>2</sub> in a mid-latitude forest. *Science* 260:1314-1317
- Xiong S, Nilsson C (1999) The effects of plant litter on vegetation: a meta-analysis. *J Ecol* 87:984-994
- Xu B, Li F, Shan L (2010) Seasonal root biomass and distribution of switchgrass and milk vetch intercropping under 2:1 row replacement in a semiarid region in northwest China. *Comm. Soil Sci Plant Anal* 41:1959-1973
- Xu M, Qi Y (2001) Soil-surface CO<sub>2</sub> efflux and its spatial and temporal variations in a young ponderosa pine plantation in northern California. *Glob Chang Biol* 7:667-677
- Yamamoto S, Murayama S, Saigusa N, Kondo H (1999) Seasonal and inter-annual variation of CO<sub>2</sub> flux between a temperate forest and the atmosphere in Japan. *Tellus* 51B:402-413
- Yan J, Zhang D, Zhou G, Liu J (2009) Soil respiration associated with forest succession in subtropical forests in Dinghushan Biosphere Reserve. *Soil Biol Biochem* 41:991-999
- Yashiro Y, Lee N-YM, Ohtsuka T, Shizu Y, Saitoh TM, Koizumi H (2010) Biometric-based estimation of net ecosystem production in a mature Japanese cedar (*Cryptomeria japonica*) plantation beneath a flux tower. *J*

Plant Res 123:463-472

Yi Z, Fu S, Yi W, Zhou G, Mo J, Zhang D, Ding M, Wang X, Zhou L (2007) Partitioning soil respiration of subtropical forests with different successional stages in south China. *Forest Ecol Manag* 243:178-186

Zhang D, Hui D, Luo Y, Zhou G (2008) Rates of litter decomposition in terrestrial ecosystems: global patterns and controlling factors. *J Plant Ecol* 1:85-93

Zhao L, Li J, Xu S, Zhou H, Li Y, Gu S, Zhao X (2010a) Seasonal variations in carbon dioxide exchange in an alpine wetland meadow on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Biogeosciences* 7:1207-1221

Zhao SW, Zhao YG, Wu JS (2010b) Quantitative analysis of soil pores under natural vegetation successions on the Loess Plateau. *Sci China Earth Sci* 53:617-625

Zhou X, Wan S, Luo Y (2007) Source components and interannual variability of soil CO<sub>2</sub> efflux under experimental warming and clipping in a grassland ecosystem. *Glob Chang Biol*, 13:761-775

## 概 要

森林生態系は地球温暖化を引き起こす二酸化炭素 (CO<sub>2</sub>) 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 CO<sub>2</sub> のほかに、土壌表面から放出される CO<sub>2</sub> (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 CO<sub>2</sub> 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 CO<sub>2</sub> 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 CO<sub>2</sub> 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した。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した。

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、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  $2.51 \text{ kgCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$

<sup>1</sup> 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、土壤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壤呼吸の季節・経年変化とその特徴、②土壤呼吸の空間的不均一性、③今後の土壤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、土壤温度は夏に高く冬に低い長期的な変化を示す一方、土壤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。土壤生物呼吸と根呼吸は、ともに長期的には土壤温度、短期的には土壤水分量の影響を受けて変動した。特に土壤生物呼吸は高い土壤温度と低い土壤水分量で高い呼吸量を示し、土壤温度の上昇や土壤水分量の低下といった気候変動が起きた場合 (IPCC 2013)、土壤圏炭素はCO<sub>2</sub>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壤呼吸は、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、土壤呼吸を構成する土壤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、同一林分でも土壤圏の土壤生物の組成や根の分布の違いが、土壤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壤の内部構造が、土壤中のCO<sub>2</sub>濃度や土壤呼吸速度に影響を与える可能性が見出された。したがって土壤中の環境の変化、土壤生物呼吸と根呼吸の環境応答性、土壤構造、土壤呼吸速度の4つの関係を明らかにすることが、土壤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壤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。



## 業績一覧

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) ○	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. <b>Tomotsune M.</b>, 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.</li> <li>2. <b>Tomotsune M.</b>, 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.</li> <li>3. 関根有哉, 吉竹晋平, <b>友常満利</b>, 増田莉菜, 小泉博 (2013) 冷温帯シバ草原における CO<sub>2</sub> 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.</li> </ol>
講演 (口頭)	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. <b>Tomotsune M.</b>, Yoshitake S., Suzuki Y., Koizumi H. (2014) Inter-annual variations of biometric based net ecosystem production in two cool temperate forests; <i>Quercus serrata</i> and <i>Pinus densiflora</i>. 第 61 回日本生態学会 (広島).</li> <li>2. <b>友常満利</b>, 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).</li> <li>3. <b>友常満利</b> (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).</li> <li>4. <b>Tomotsune M.</b>, 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).</li> <li>5. <b>友常満利</b>, 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).</li> <li>6. <b>友常満利</b> (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).</li> <li>7. <b>友常満利</b>, 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).</li> <li>8. <b>Tomotsune M.</b>, Yoshitake S., Sekine Y., Koizumi H. (2010) Observation of forest soil structure by micro MRI. A3 foresight program Gifu seminar (Gifu).</li> <li>9. <b>Tomotsune M.</b>, 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).</li> </ol>
(ポスター)	<ol style="list-style-type: none"> <li>10. <b>Tomotsune M.</b>, 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)</li> <li>11. <b>Tomotsune M.</b>, 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).</li> <li>12. <b>友常満利</b>, 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).</li> <li>13. <b>友常満利</b>, 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).</li> </ol>

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>その他 受賞</p> <p>講演 (ポスター)</p>	<p>14. <b>友常満利</b>, 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>1. Excellent Poster Award: <b>Tomotsune M.</b>, 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>2. ポスター最優秀賞: <b>友常満利</b>, 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>3. ポスター最優秀賞: 安西理, 中一友香, 根村真希, <b>友常満利</b>, 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>4. ポスター優秀賞: 三島綾乃, <b>友常満利</b>, 吉竹晋平, 小泉博 (2013) 冷温帯コナラ林におけるキノコの CO<sub>2</sub> 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>1. 安室翔, <b>友常満利</b>, 鈴木庸平, 小泉博 (2014) 自動開閉チャンバーを用いた土壌呼吸変動の 3 林分比較 ～同時連続測定データからわかること～. 第 61 回日本生態学会 (広島).</p> <p>2. 新海恒, <b>友常満利</b>, 小泉博 (2014) 暖温帯コナラ林とアカマツ林における炭素動態の比較. (広島).</p> <p>3. 田波健太, 墨野倉伸彦, <b>友常満利</b>, 吉竹晋平, 小泉博 (2014) 冷温帯シバ草原における温暖化操作実験 ―根系動態の非破壊的観察―. 第 61 回日本生態学会 (広島).</p> <p>4. 千葉海, 新海恒, 東祥平, 墨野倉伸彦, <b>友常満利</b>, 小泉博 (2014) 大型 NEP チャンバーを用いたコナラ林下層植生における炭素動態の解明. 第 61 回日本生態学会 (広島).</p> <p>5. 鈴木真祐子, 吉竹晋平, 墨野倉伸彦, 田波健太, <b>友常満利</b>, 小泉博 (2014) 冷温帯シバ草原における温暖化が土壌微生物及び窒素動態に与える影響. 第 61 回日本生態学会 (広島).</p> <p>6. 鈴木庸平, <b>友常満利</b>, 小泉博 (2014) 近接した冷温帯コナラ林、アカマツ林、カラマツ林におけるバイオメトリック NEP の比較. 第 61 回日本生態学会 (広島).</p> <p>7. 中松美波, <b>友常満利</b>, 小泉博 (2014) 冷温帯落葉広葉樹林におけるオオシラビソ (<i>Abies Mariesii</i>) 稚樹の物質経済. 第 61 回日本生態学会 (広島).</p> <p>8. 根村真希, 河野司, <b>友常満利</b>, 小泉博 (2014) 隣接したアカマツ林およびコナラ林における水動態・収支の比較. 第 61 回日本生態学会 (広島).</p> <p>9. 東祥平, 新海恒, 千葉海, <b>友常満利</b>, 河野司, 根村真希, 小泉博 (2014) 暖温帯アカマツ林およびコナラ林における水動態の解明. 第 61 回日本生態学会 (広島).</p> <p>10. 日野沢祐作, <b>友常満利</b>, 小泉博 (2014) 冷温帯コナラ林における硬質菌の形態変化に伴う CO<sub>2</sub> 放出量の変化. 第 61 回日本生態学会 (広島).</p> <p>11. 松下華代, <b>友常満利</b>, 坂巻義章, 小泉博 (2014) 森林管理とエネルギー利用が炭素循環に与える影響の解明～現代における持続可能な里山管理とは?～. 第 61 回日本生態学会 (広島).</p> <p>12. 守矢響子, <b>友常満利</b>, 小泉博 (2014) 冷温帯コナラ林におけるリター呼吸の測定 ―3 手法の比較―. 第 61 回日本生態学会 (広島).</p> <p>13. Matsushita K., <b>Tomotsune M.</b>, 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>

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>14. Suzuki M., Yoshitake S., Suminokura N., Tanami K., <b>Tomotsune M.</b>, 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>15. Suzuki Y., <b>Tomotsune M.</b>, 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>16. Tanami K., Suminokura N., <b>Tomotsune M.</b>, 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>17. Suminokura N., Tanami K., Yoshitake S., <b>Tomotsune M.</b>, 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>18. Moriya Y., <b>Tomotsune M.</b>, 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>19. Shinkai H., Chiba K., Higashi S., <b>Tomotsune M.</b>, 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>20. Tsukasa K., Nemura M., <b>Tomotsune M.</b>, 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> <p>21. 鈴木庸平, <b>友常満利</b>, 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>22. 増田莉菜, <b>友常満利</b>, 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>23. 松下華代, <b>友常満利</b>, 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>24. 安西理, <b>友常満利</b>, 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>25. 松下華代, <b>友常満利</b>, 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>26. 三島綾乃, <b>友常満利</b>, 吉竹晋平, 小泉博 (2013) 冷温帯コナラ林におけるキノコのCO<sub>2</sub>放出量とその季節変化. 第60回日本生態学会 (静岡).</p> <p>27. 墨野倉信彦, 吉竹晋平, <b>友常満利</b>, 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>28. Masuda R., <b>Tomotsune M.</b>, 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>

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）
企画	<p>29. 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>30. 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>31. 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>32. 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> <p>1. 第 61 回日本生態学会自由集会「Matter Flow and Ecosystems: 土壌呼吸分離法の現状とそこから見える土壌生物呼吸と根呼吸の動態 (2013) 企画者; <u>友常満利</u>, 吉竹晋平, 大塚俊之 (東京).</p> <p>2. サピックス eco クラブ「ミドルコース N」(2013) 企画者; 渡邊司, 杉山佑里子, <u>友常満利</u>, 小泉博</p> <p>3. 第 32 回関東地区生態学関係修士論文発表会 (2012) 委員; <u>友常満利 (代表)</u>, 長田穰, 辰巳晋一, 照井慧, 深町篤子, 増本翔太 (東京).</p>