

落葉広葉樹林土壌からのCO₂フラックスの日変化と植生に 対するCO₂供給源としての重要性

誌名	日本土壌肥料学雑誌 = Journal of the science of soil and manure, Japan
ISSN	00290610
著者	江口, 定夫 阪田, 匡司 波多野, 隆介
巻/号	68巻2号
掲載ページ	p. 138-147
発行年月	1997年4月

落葉広葉樹林土壌からの CO₂ フラックスの日変化と 植生に対する CO₂ 供給源としての重要性

江口定夫*¹・阪田匡司*²・波多野隆介*³・佐久間敏雄*⁴

キーワード CO₂ フラックス, CO₂ 生産速度, 土壌のガス拡散係数, CO₂ 濃度勾配, 落葉広葉樹林

1. はじめに

土壌中には土壌微生物, 土壌動物, そして植物根という CO₂ 生産者が存在し, これらによる様々な生命活動が, 土壌の CO₂ 生産速度を決定すると共に, その日変化を規定している. 生物活性は土壌温度, 水分の影響を強く受けると考えられ, これらの環境因子を用いて土壌呼吸の変動を解析することが多い¹⁻³⁾. また, 土壌呼吸における微生物バイオマス⁴⁾, ミミズ含量⁵⁾, 植物根の影響^{1,6-9)}等を検討した報告も多い.

一方, 土壌中における CO₂ の動態を考える上で, 土壌の物理性は非常に重要である. 土壌のガス拡散係数は, 土壌気相率と高い正の相関を示し⁸⁾, 孔隙形態の違いによる影響も報告されている¹⁰⁾. 土壌中および土壌から大気への CO₂ フラックスは, その拡散係数と濃度勾配から推定される¹¹⁾. 土壌からの CO₂ 放出は多量の降雨によって減少し, 耕起によって増大する¹²⁾.

土壌呼吸は植物の光合成に対しての重要な CO₂ 供給源と考えられ⁸⁾, その変動機構を解析することは植物の生産性を考える上で重要である. また地球温暖化問題と関連して, 温室効果ガスの一つである CO₂ 発生源としての土壌を定量的に評価していくことが必要である.

本研究では, 落葉広葉樹林における CO₂ レジムの経時観測データから, 土壌から大気への CO₂ フラックスと土壌表層の CO₂ 生産速度を推定し, それらの日変動機構を解析した. それに基づき, 森林植生に対する CO₂ 供給源としての土壌呼吸の重要性を述べる.

2. 方法

1) 観測地の概要

1990年9月5日から9日までの5日間にわたり, 北海道大学農学部付属苫小牧演習林内の落葉広葉樹林において観測を行った. 観測地点は小高い丘陵地の稜線部緩斜面に位置し, 林冠は地上約10m, 林分を構成する主な樹種は, ミズナラ, ホウノキ, アオダモ, ヤマウルシ等である. 林床植生では, ミズナラやモミジの幼木, オニシダ等が見られた.

観測地点の土壌断面を第1表に示す. 土壌の母材は樽前a, b火山灰である. 鉱質層位は未風化でB層を欠き, 粗粒質火山放出物未熟土に分類される. 有機質層位は未分解落葉枝から成る薄いL層(厚さ5mm)のみ認められ, その下にはH層から鉱質層位であるA層への漸移層であるH/A層が続く. H/A層は腐植に頗る富み, 小根が多量に分布していた. またミミズの分布が顕著であり, ミミズによる有機・無機物の混合攪拌作用の活発なことが推定された.

2) 土壌の理化学性

土壌各層位の主な理化学性を第2表に示す. 液相率, 気相率, D/D_0 (土壌の相対ガス拡散係数) は, 観測期間中の平均値である. なおL層は含水比のみ測定し, 期間平均 1.83 kg kg^{-1} (変動係数 32%) であった.

全炭素および全窒素含量は, それぞれ, チューリン法およびセミミクロケルダール法で分析した. 容積重と固相率は, H/A層とA層については容積 50 mL, その他の層では 100 mL のステンレス製円筒管によって採取した不攪乱土壌試料を用いて測定した.

液相率と気相率は, 毎日午後5時前後に内径 50 mm のオーガーによって現地土壌を層位別に採取し, 乾熱法により含水比を求め, それぞれ(1), (2)式から算出した.

$$\theta = (W/\rho_w) \times B_v \quad (1)$$

θ : 液相率 ($\text{m}^3 \text{ m}^{-3}$), B_v : 容積重 (Mg m^{-3}), W : 含水比 (kg kg^{-1}), ρ_w : 土壌水の比重 ($= 1 \text{ Mg m}^{-3}$ と

*¹ 北海道大学農学部 (現在, 農業環境技術研究所 305 つくば市観音台 3-1-1)

*² 同上 (現在, 森林総合研究所 305 茨城県稲敷郡茎崎町松の里 1)

*³ 同上 (060 札幌市北区北 9 条西 9 丁目)

*⁴ 同上 (現在, 069 北海道江別市大麻東町 25 の 9)

1995年9月6日受付・1996年3月25日受理

日本土壌肥科学雑誌 第68巻 第2号 p. 138~147(1997)

第1表 調査地点の土壌断面

層位	深さ(m)	土性	土色	構造	根系	孔隙	石礫
L	-0.005~0				なし		なし
H/A	0~0.06	壤土	7.5 YR 2/1	弱度細粒状	小頗る富む	泡状, 管状 針状	なし
A	0.06~0.12	砂壤土	7.5 YR 2/2	弱度細粒状	小頗る富む 中富む	泡状, 管状 針状	5~10mm少 軽石
C ₁	0.12~0.20	礫土	7.5 YR 4/6	単粒状	小含む	不規則な 軽石間孔隙	15~20 mm 軽石
C ₂	0.20~0.29	礫土	7.5 YR 7/3	単粒状	小含む	不規則な 軽石間孔隙	15~20 mm 軽石
II AC	0.29~0.37	砂土	5 YR 2/3	単粒状	小富む 中含む	不規則な 軽石間孔隙	5~10mm少 軽石
II C ₁	0.37~0.79	礫土	10 YR 8/1	単粒状	小まれ	不規則な 軽石間孔隙	15~20 mm 軽石
II C ₂	0.79~1.02	礫土		単粒状	小含む	不規則な 軽石間孔隙	15~25 mm 軽石
II C ₃	1.02~1.20+	礫土		単粒状	なし	不規則な 軽石間孔隙	15~20 mm 軽石

第2表 供試土壌の主な理化学性

層位	全炭素含量 (g kg ⁻¹)	全窒素含量 (g kg ⁻¹)	容積重 (Mg m ⁻³)	固相率 (m ³ m ⁻³)	液相率 (m ³ m ⁻³)	気相率 (m ³ m ⁻³)	D/D ₀ *
H/A	122	5.58	0.257	0.149	0.341	0.510	0.219
A	47	2.06	0.556	0.237	0.332	0.431	0.167
C	5	0.18	1.014	0.386	0.285	0.329	0.100
II AC	8	0.28	0.958	0.354	0.222	0.424	0.163
II C ₁	1	0.03	1.072	0.399	0.201	0.400	0.147
II C ₂	1	0.03	0.933	0.366	0.223	0.411	0.154

* 土壌の相対ガス拡散係数.

する).

$$\varepsilon = 1 - (\theta + \phi) \quad (2)$$

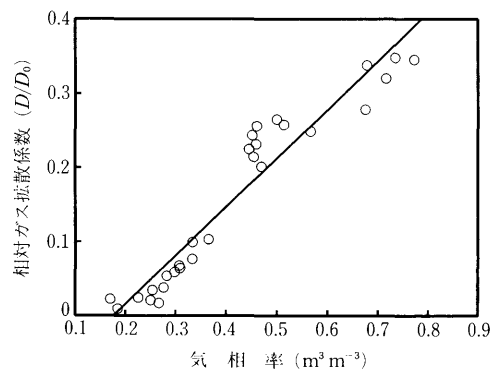
ε: 気相率 (m³ m⁻³), φ: 固相率 (m³ m⁻³).

D/D₀と気相率の関係(第1図)は, 落葉広葉樹林土壌A層12点, および同演習林内針葉樹林(ストロームツ)土壌A層11点, 同O層5点, 計28点の100 mL不攪乱試料を用いて, 遅沢ら¹³⁾の方法(N₂-air相互拡散非定常法)に従い決定した。(3)式は, その回帰直線式(決定係数; R²=0.918)である.

$$D/D_0 = 0.655 \times \varepsilon - 0.115 \quad (3)$$

3) CO₂ レジムの観測

大気のコ₂濃度測定は, 計19点の高さ(0.02, 0.05, 0.10, 0.20, 0.40, 0.80, 1.2, 2.0, 3.0, 4.0, 6.0, 8.0, 9.0, 9.25, 9.5, 9.75, 10, 12, 14 m)において, 流量が毎分約1リットルの空気吸引ポンプ内蔵の赤外線CO₂分析計(富士電機環境測定用CO₂計



第1図 土壌の気相率と相対ガス拡散係数

ZFP5)を用い, 2~3時間ごとに行った.

L層とH/A層の層界(深さ0 m)における土壌空気

CO₂ 濃度は、空気吸入口をH/A層表面に接地させ、大気と同様の方法で測定した。それ以下の深さの土壤空気は、第2図に示す土壤空気採取管を用いて採取した。土壤空気採取管は検土杖を用いて、計11点の深さ(0.01, 0.03, 0.05, 0.07, 0.10, 0.15, 0.20, 0.40, 0.60, 0.80, 1.0 m)に3反復で埋設した。土壤空気のCO₂濃度は前述のCO₂分析計により現地で測定した。ただし、その濃度は数千ppmv以上であることが多く、分析計の測定レンジ(0~5000ppmv)を超えるので、土壤空気希釈装置(第3図)を用いてN₂ガスによる希釈測定

を行った。測定手順を以下に示す。

まずN₂ガスボンベから管Aを通して125mL三角フラスコ内へN₂ガスを送り、管BをCO₂分析計とつなぎ、流出空気のCO₂濃度がゼロになるまで通気する。次に、フラスコ内へのN₂ガスの流入圧力によってビニール袋が完全にしぼんでいることを確認してから、まず管Cを閉じ、続いてポンベの元栓を閉じる。さらに、管A、最後に管Bを閉じる。これで、フラスコ内はCO₂濃度ゼロの状態となる。ここで、管Cを開き、続いて100mLシリンジに注射針を取り付け、シリコン管AまたはBの壁から挿入し、中から60mLのN₂ガスを引き抜く。この時ビニール袋が膨らみ、フラスコ内気圧が低下することを防ぐ。一方、土壤空気は、各採取管上端のシリコン栓から注射針付きの50mLシリンジで20mLずつサンプリングし、3反復の合計60mLを、引き抜いたN₂ガス60mLの代わりに、シリコン管AまたはBの壁を通してフラスコ内へ注入した。フラスコ内の混合ガスを十分に均一化するため、フラスコを手で良く振とうした。続いて管AまたはBをCO₂分析計と接続後、管Cが開いた状態で吸引し、フラスコ内のCO₂濃度を測定した。この値にN₂ガスによる希釈度を乗じることで、測定点でのCO₂濃度を得た。観測は概ね4~5時間ごとに行った。

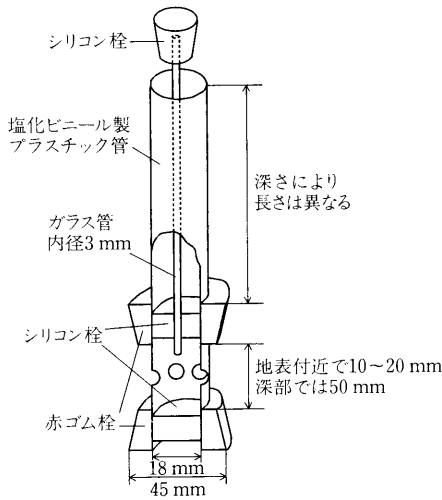
大気および土壤空気のCO₂濃度(単位;ppmv)は、後述の気温・地温観測データから各測定点における温度を直線補間で推定し、(4)式によって単位容積当たりのCO₂重量に換算した。ただし地下0.50mより深いところの地温は今回計測しなかったため、深さ0.50mの値で近似できるとした。

$$c = \frac{c_0 \times 10^{-6}}{22.4 \times \frac{T}{273} \times 10^{-3}} \times MW \quad (4)$$

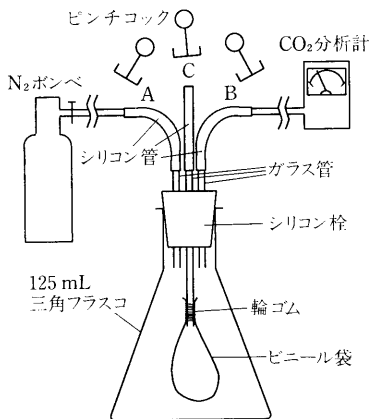
c: 換算CO₂濃度(g m⁻³), c₀: 実測CO₂濃度(ppmv), T: 測定点の気温・地温(K), MW: CO₂の分子量(g)。

4) 地・気象の観測

本調査林分に隣接する同演習林観測塔における経時観測資料より、調査期間中の日射量(地上32.5m)、地温(深さ0, 0.10, 0.50m)、林内気温(地上1.5, 12, 19m)、風速(地上33m)、降水量(露地雨)のデータを得た。第4図に地・気象観測値の日変動を示す。9月5日は曇りであり、同日深夜から6日未明にかけて計11.5mmの降雨が見られたほかは、概ね晴天であった。



第2図 土壤空気採取管



第3図 土壤空気希釈装置

5) 土壌中および土壌から大気へのCO₂フラックスとH/A層の微生物・ミミズ・植物根によるCO₂生産速度の推定

土壌中および土壌から大気へのCO₂フラックスは、主として拡散輸送によると考え、(5)式のFICKの第1法則で表されるとする。

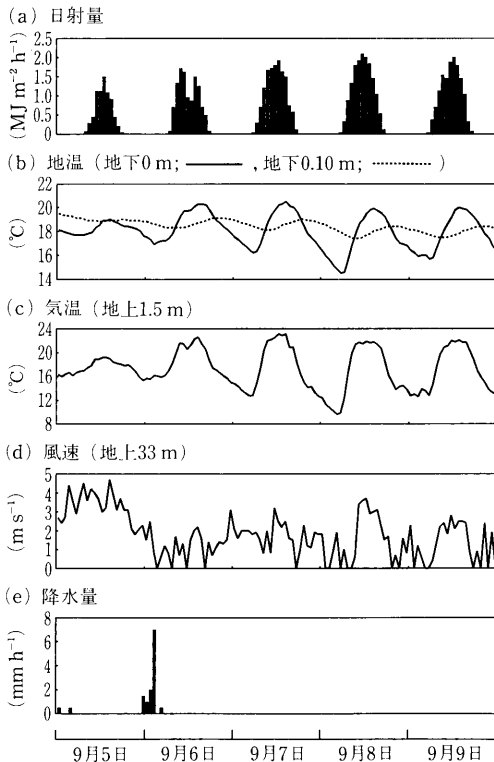
$$q = -D \frac{dc}{dz} \quad (5)$$

q : CO₂フラックス (g m⁻² s⁻¹), D : 土壌のCO₂-air相互拡散係数 (m² s⁻¹), c : CO₂濃度 (g m⁻³), z : 深さ (m) (鉛直方向上向きを正とする)。

土壌のCO₂-air相互拡散係数は、式(3)より推定した D/D_0 に、大気中におけるCO₂拡散係数(=1.39×10⁻⁵ m² s⁻¹)¹⁴⁾を乗じ((6)式), (7)式¹⁵⁾によって現地での値に補正した。拡散層内土壌温度 T は、地温観測値から直線補間によって推定した。また、気圧 P は今回観測しなかったため常に1 atmとした。

$$D_s = 1.39 \times 10^{-5} \times (D/D_0) \quad (6)$$

$$D = D_s \times (T/273)^n \times (1/P) \quad (7)$$



第4図 地・気象条件の変化

D_s : 標準状態における土壌のCO₂-air相互拡散係数 (m² s⁻¹), T : 拡散層内土壌温度 (K), P : 拡散層内土壌気相気圧 (atm), n : CO₂-air相互拡散の場合は, $n = 1.75$ ¹⁶⁾。

土壌から大気へのCO₂フラックスは、深さ0 m (L層とH/A層の層界)と深さ0.03 m (H/A層の midpoint)との間のCO₂濃度勾配と、H/A層土壌の D から求めた。本調査地土壌の最上層位はL層であるが、厚さはわずか5 mmであり(第1表)、現地ではL層内において草本、苔類の分布が普通に見られた。つまり土壌呼吸としてH/A層以下から放出されるCO₂の一部は、L層内で固定されると考えられる。このことから本論文では、L層を林床植生の光合成反応の場として捉え、H/A層からのCO₂フラックスをこの森林土壌からのCO₂フラックスと考えて解析を進めた。

A層からH/A層へのフラックスは、深さ0.03 m (H/A層の midpoint)と深さ0.09 m (A層の midpoint)との間のCO₂濃度勾配と、H/A層とA層の平均 D 値を用いて算出した。なお、深さ0.09 mにおけるCO₂濃度は、実測値から直線補間により得た。

H/A層におけるCO₂生産速度は、次の(8)式により推定した。右辺第一項、第二項はそれぞれ、H/A層についての単位時間・単位体積当たりのCO₂フラックス収支、気相中CO₂変化量を表しており、ともに現地観測データから算出する。(8)式の α は、(9)式によって単位面積当たりのH/A層のCO₂生産速度 P_{sum} とした。なお、H/A層の平均CO₂濃度は、深さ0.03 mにおけるCO₂濃度によって表されるとした。

$$\alpha = \frac{dq}{dz} + \frac{d(\epsilon c)}{dt} \quad (8)$$

α : H/A層のCO₂生産速度 (g m⁻³ s⁻¹), c : 深さ0.03 mにおけるCO₂濃度 (g m⁻³), ϵ : H/A層の気相率 (m³ m⁻³), t : 時間 (s)。

$$P_{\text{sum}} = \alpha \times x \quad (9)$$

P_{sum} : H/A層の単位面積当たりのCO₂生産速度 (g m⁻² s⁻¹), x : H/A層の厚さ (=0.06 m)。

観測終了後(同年9月21日), H/A層土壌を採取し、密閉したポリ袋に入れて気温10°C前後の地下室で46日間保存後、植物根や土壌動物等の粗大有機物を取り除くことなく、未調整のまま現地と同じ水分条件で室内培養を行い、15、20、25°CにおけるCO₂生産速度を測定した。その結果は前報⁵⁾で報告しており、すなわち、培養温度ごとに供試土壌の土壌動物(肉眼で検出可能な大型~中型土壌動物)含量とCO₂生産速度は比例関係を示し、検出した土壌動物の平均含量は3.19 kg m⁻³、さら

にその 99.8% はミミズであった。このことから土壤動物はすべてミミズであったと仮定し、平均ミミズ含量での CO_2 生産速度とミミズ含量ゼロでの CO_2 生産速度を温度別に推定し、それらを温度によって(10)、(11)式のように二次回帰した。

$$p = -1.94319 \times 10^{-4} + 6.73708 \times 10^{-5} \times T_c \quad (10)$$

$$-1.189112 \times 10^{-6} \times T_c^2$$

$$p_0 = -1.126866 \times 10^{-4} + 4.608316 \times 10^{-5} \times T_c \quad (11)$$

$$-5.82772 \times 10^{-7} \times T_c^2$$

p : 平均ミミズ含量 (3.19 kg m^{-3}) での H/A 層土壤の CO_2 生産速度 ($\text{g m}^{-3} \text{ s}^{-1}$), p_0 : ミミズ含量ゼロでの H/A 層土壤の CO_2 生産速度 ($\text{g m}^{-3} \text{ s}^{-1}$), T_c : 培養温度 ($^\circ\text{C}$).

土壤中の各 CO_2 生産者間の相互作用を考慮しないならば, p_0 は培養土壤中の微生物, 小型土壤動物, 植物根の CO_2 生産速度の和, $p-p_0$ はミミズによる CO_2 生産速度を表すと考えられる。 p_0 については, 以下の推定より, その主体が微生物呼吸であると仮定した。

REICHLER¹⁷⁾ は, 多数の文献値より, 様々な土壤動物の酸素消費量と生重量とが両対数軸上で直線関係にあることを報告した。本供試土壤から肉眼では検出できなかった小型土壤動物の重量は, 肉眼で検出された大型～中型土壤動物重量と比較すると, かなり小さかったと考えられる。したがって, 小型土壤動物による CO_2 生産速度は $p-p_0$ よりも相対的にかなり小さいものであったと考えられる。さらに $p-p_0$ は p_0 の約 23% (温度 15°C のとき)⁹⁾ であり, p_0 の中に占める小型土壤動物の寄与は相対的に無視できるほど小さかったと推定される。

供試土壤には植物根が多く含まれていたが, 断根されていた。HOLT¹⁸⁾ によれば, 断根した場合とそうでない場合の森林土壤呼吸を密閉チャンパー法によって現場で測定したところ, 断根後約 5 カ月間は断根処理区の方が根の分解によって高い土壤呼吸速度を示し, その後は低下して断根処理区は未処理区よりも 40% 低い値を示したという。すなわち断根処理は土壤中の根呼吸活性を大きく低下させるが, 切断された根が活発に分解されている間は逆に土壤全体の CO_2 生産速度が高いと考えられる。今回の培養では 10°C で 46 日間保存した土壤を供試しており, 培養中に切断根が活発に分解されていたとすると, 微生物呼吸を現場の値よりも大きく見積もっていた可能性も考えられる。一方, フラスコ内の根呼吸による影響は小さかったと推定されるが, 切断根による呼吸が無視できるほど小さかったかどうかを今回の実験データから明らかにすることはできない。

フラスコ培養は現場とは明らかに異なる環境であり, 試料の保存期間も長いことから微生物相の変化も予想され, これらは今後の検討課題である。ここでは p_0 を H/A 層の微生物による CO_2 生産速度と仮定し, 以下の計算を進める。

現地 H/A 層の微生物およびミミズによる CO_2 生産速度は, 培養温度 T_c を現地 H/A 層地温に置き換えて推定した。深さによる地温変化を考慮し, 深さ 0 m から 0.06 m までの積算値として(12), (13)式より求めた。

$$p_0' = \int_{z=-0.06}^{z=0} p_0 dz \quad (12)$$

$$p' - p_0' = \int_{z=-0.06}^{z=0} (p - p_0) dz \quad (13)$$

p_0' : 現地 H/A 層の微生物による CO_2 生産速度,
 $p' - p_0'$: 現地 H/A 層のミミズによる CO_2 生産速度,
(単位はいずれも $\text{g m}^{-2} \text{ s}^{-1}$).

さらに H/A 層の植物根による CO_2 生産速度は, (9)式から(12), (13)式の和を差し引いた値 ($P_{\text{sum}} - p'$) として推定した。

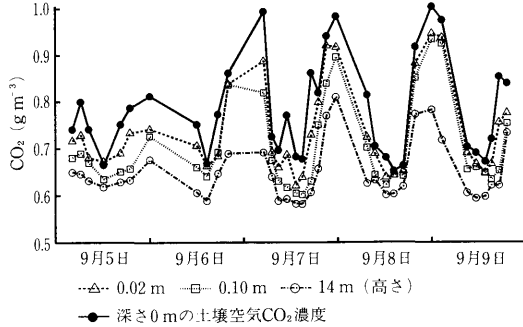
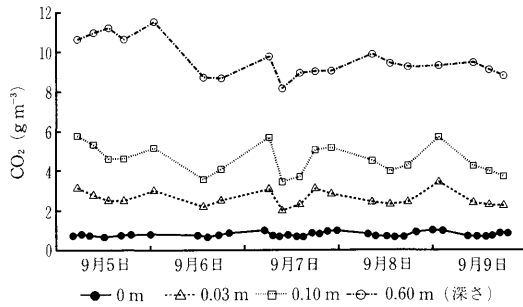
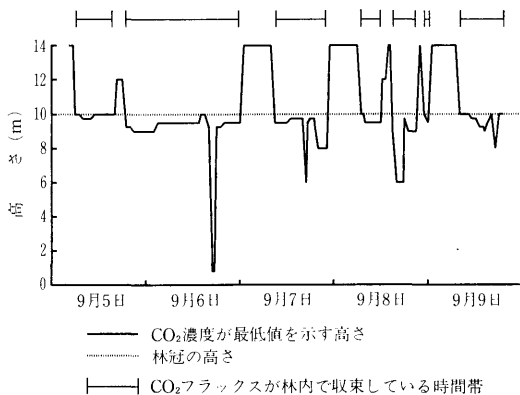
3. 結果と考察

1) 森林大気および土壤空気の CO_2 濃度の日変化

第 5 図に, 高さ 0.02, 0.10, 14 m における森林大気および深さ 0, 0.03, 0.10, 0.60 m における土壤空気の CO_2 濃度の日変化を示す。森林大気および土壤空気の CO_2 濃度は, いずれも日中は低下, 夜間に上昇する傾向を示し, その変動幅は曇りの日 (9 月 5 日) よりも晴れの日 (9 月 6～9 日) で大きかった。また第 5 図の (a), (b) 両図に示した深さ 0 m における土壤空気 CO_2 濃度の変動を基準にすると, 大気の CO_2 濃度変動幅は土壤空気のそれと比較して非常に小さいことが示唆された。森林生態系の CO_2 濃度は概して鉛直方向上向きに低下する傾向にあり, 土壤空気の CO_2 濃度は常に大気の CO_2 濃度よりも高かった。すなわち, 接地気層における CO_2 フラックスは常に土壤から大気へ向かっていた。

日中の大気 CO_2 濃度は, 気温が高く日射量の多い日ほど低くなる傾向にあった。観測期間中で最も気温が高く, 十分な日射量が観測された 9 月 7 日には, 日中の森林上空および林内大気 CO_2 濃度が最も低くなった。日中の大気 CO_2 濃度の低下は主として植物の光合成によると考えられることから, 気温と日射量が森林植生の光合成活性と密接な関係にあることが推察された。土壤空気の CO_2 濃度もまた気温が高く日射量の多い日ほど低下しており, 森林植生の光合成活性は土壤空気 CO_2 濃

度にも影響している可能性が考えられた。林内CO₂レジムと風速の間には明瞭な関係は見られなかったが、風速の小さい日（9月6日）には日中の大気CO₂濃度勾配（高さ0.02 mと14 mのCO₂濃度差）が他の日に比べてやや大きくなる傾向があった。

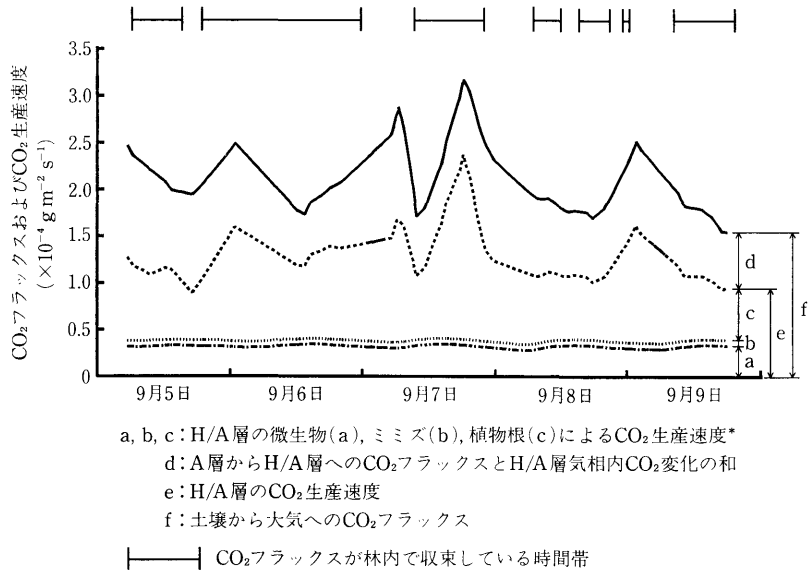
(a) 大気CO₂濃度(b) 土壌空気CO₂濃度第5図 森林大気および土壌空気CO₂濃度の日変化第6図 林内における最低CO₂濃度が観測された高さの経時変化

第6図は、林内における最低CO₂濃度が観測された高さを経時的に示したものである。森林大気CO₂濃度は、日中は主として林冠（高さ9～10 m付近）以下で最も低い値をとる傾向にあり、森林生態系におけるCO₂フラックスが林冠以下で収束することを示していた。また晴れた日の午後から夕方にかけては林冠よりも低いところでCO₂濃度が最低となる傾向が見られ、調査林分が小高い丘陵地の稜線部に位置することを考え合わせると、林内へ入射する太陽光の角度等が森林植生の光合成活性垂直分布に深く関係していたと推察される。夜間から朝にかけては森林上空でCO₂濃度が最も低くなり、CO₂フラックスは上空へと向かっていた。ただし9月5日夜～9月6日未明におけるCO₂フラックスは林冠で収束していた。これについては、このとき11.5 mmの降雨があったこと（第4図）と、大気CO₂濃度が他の夜間に比べて相対的に低かったこと（第5図）を考え合わせると、林冠へ供給される降水に対する大気CO₂の溶解反応が関わっていた可能性が推察される。

2) 土壌から大気へのCO₂フラックスとH/A層の微生物、ミミズ、植物根によるCO₂生産速度の日変化

第7図に、土壌から大気へのCO₂フラックス(f)およびH/A層の微生物(a)、ミミズ(b)、植物根(c)によるCO₂生産速度の日変化を示す。土壌から大気へのCO₂フラックス(f)は、 $1.55\sim 3.18\times 10^{-4}\text{ g m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ の範囲内で周期的に変動し、日中は減少、夜間に増大する傾向にあった。H/A層のCO₂生産速度(e)も同様の周期的変動を示し、同層におけるCO₂生産速度の変動が、土壌から大気へのCO₂フラックス(f)の変動に大きな影響を及ぼしていたと考えられる。

土壌から大気へのCO₂フラックス(f)はH/A層表面のCO₂濃度勾配と拡散係数から算出したものである。観測期間中、H/A層のD/D₀はほぼ一定であり、変動係数は9.2%であった。一方、CO₂濃度勾配（深さ0 mと0.03 mの間のCO₂濃度差）は日中小さく夜間に大きくなる傾向にあった（第5図）。CO₂濃度の日変化幅は、深さ0.03 mで大きく、深さ0 mでは相対的に小さいものであった。したがってH/A層内のCO₂濃度変動が、土壌から大気へのCO₂フラックス(f)の変動に大きく影響していたことが示唆される。H/A層内のCO₂濃度に明らかな日変化があったことは、同層のD/D₀がほぼ一定であったことを考えると、H/A層のCO₂生産速度(e)に日変化があったことを示している。同層の土壌微生物(a)およびミミズ(b)によるCO₂生産速度は、



第7図 落葉広葉樹林における土壌から大気へのCO₂フラックスとH/A層の微生物、ミミズ、植物根によるCO₂生産速度の日変化

* フラスコ培養で測定したH/A層土壌のCO₂生産速度からa, bを推定した。ただし培養土壌中の切断根によるCO₂生産速度は相対的に十分小さいと仮定した。cは、 $c=e-(a+b)$ として求めた。

地温に従って変動したものの、土壌から大気へのCO₂フラックス(f)の変動に比べるとほとんど一定であった(第7図)。また、気体の溶解平衡に従う土壌溶液からのCO₂放出については、水に対するCO₂の溶解度が温度の低下と共に増大する(例えば、15°Cで1.019、20°Cで0.878 m³ m⁻³であり¹⁸⁾、温度が20°Cから15°Cに低下したとすると溶解度は1.16倍になる)ことを考えると、H/A層の地温が低下する夜間には土壌気相CO₂は土壌溶液へ溶解し気相のCO₂濃度低下をもたらすことになり、H/A層における夜間のCO₂生産速度増大とは逆の傾向を示すことになる。これらのことから、植物根によるCO₂生産速度(c)として算出したものが、H/A層のCO₂生産速度(e)および土壌から大気へのCO₂フラックス(f)の日変動に大きく影響していたとの推論は妥当であろうと判断した。

第7図におけるdは、A層からH/A層へのCO₂フラックスとH/A層気相内CO₂変化の和として与えられるが、その値の大部分は前者によって構成され、後者の値は最大でもd全体の4.6%を占めるに過ぎなかった。したがって、dはA層からH/A層へのCO₂フラックスの変動の指標となりうる。A層からH/A層へのCO₂フラックス(≒d)は、H/A層のCO₂生産速度(e)と同様、日中減少し、夜間に増大する傾向にあった。微生物(a)

およびミミズ(b)によるCO₂生産速度の温度変化特性がA層以下においてもH/A層の場合と大きく異ならないとすれば、A層からH/A層へのCO₂フラックス(≒d)の日変動は、A層以下の植物根によるCO₂生産速度の影響を受けていたと推定される。そしてその変動傾向はH/A層の植物根によるCO₂生産速度(c)のそれと同様、日中は減少、夜間に増大するというものである。こういった根呼吸活性の日変化については以下のような機構で生じていると推定される。

植物根はその基礎代謝呼吸を常に行う一方で、地上部の水要求に応じて吸水を行う際にはそのためのエネルギーを消費し、このとき呼吸活性も高まると考えられる。森川¹⁹⁾は、鉢植えした6年生ヒノキの苗について、熱パルス法によって幹の通導組織を流れる水の移動速度を測定し、日の出後の急激な蒸散量の増大に対して樹液流量の増大がやや遅れ、逆に、午後の蒸散量の減少は樹液流量のそれよりも著しいことを示した。この傾向はよく晴れた日の場合、特に顕著であり、蒸散の低下した午後も樹液流量はかなり高い値を保ったという。さらには、樹液の流れに対する根からの吸水の遅れも考えられる、と推論している。また、HINCKLEY and BRUCKERHOFF²⁰⁾は、樹高18.9m、胸高直径33.2cmのシロナラ(*Quercus alba* L.)について、樹冠部の木

部圧ポテンシャルの変化に対して幹の収縮の遅れが見られることを報告した。すなわち、幹の周囲長は、日の出後の急激な木部圧ポテンシャルの低下がある程度止まってから減少を始め、木部圧ポテンシャルが上昇傾向を示す夕方頃、最低となる。その後、夜間は木部圧ポテンシャルと共に増大を続け、日の出前の最高値へと向かう。このことは、大きな樹木では、蒸散によって失われた水分が夕方から夜間にかけての根からの吸水によって回復することを示唆すると考えられる。

これらの報告から、本調査地においても、土壌中の樹根による吸水活性が夕方から夜間にかけて増大していた可能性が示唆される。そして、その過程では樹根細胞の呼吸活性が上昇すると考えられ、森林土壌H/A層における植物根の呼吸活性が夕方から夜間にかけて高かったとする第7図の結果と一致する。

前述したように、気温と日射量は本調査林分植生の光合成活性と密接な関係にあったと考えられる。各観測日の全日射量および最高気温と夕方～夜間の土壌呼吸速度ピークの高さとの相関をとったところ、いずれも正の相関を示した（全日射量：0.465，最高気温：0.774，いずれも $n=4$ ）。これは、光合成活性が高い日ほど根呼吸活性が増大したことを示唆する。光合成の盛んな日は反応基質である水の消費量が増大し、根による吸水活性が高まると考えられることから、これらの相関関係は、夕方から夜間にかけて増大する呼吸活性が吸水活性に起因するという仮説を支持するものであろう。

第3表は観測期間中のH/A層におけるCO₂収支である。土壌から大気へのCO₂フラックスは平均 $2.13 \times 10^{-4} \text{ g m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ と見積もられ、これを100とすると、H/A層に生息する土壌微生物由来のCO₂は15、ミミズ由来

は3、植物根由来は43であった。ただし、前述したようにこれらはフラスコ培養結果にもとづいており、切断根によるCO₂生産が培養土壌全体のそれと比べて相対的にかなり小さなものであったことを仮定している。

H/A層の根呼吸によるCO₂は、同層で生産されるCO₂の71%を占めた。厚さわずか0.06mのH/A層において生産されたCO₂は、土壌から放出される全CO₂の61%を占めた。

観測期間の前後でH/A層気相内CO₂量はほとんど変化せず、CO₂収支はほぼ釣り合っており、H/A層気相内CO₂量は平均 $8.20 \times 10^{-2} \text{ g m}^{-2}$ であった。これをH/A層のCO₂収入速度の和（≒土壌から大気へのCO₂フラックス）で割ることにより、H/A層気相内におけるCO₂更新時間は、平均6分25秒と推定された。

観測期間中の土壌から大気への全CO₂放出量は 83.3 g m^{-2} と見積もられた（第3表）。一方、土壌から放出されるCO₂が林冠以下の植生によってすべて固定されていると考えられる状態、すなわち林内でCO₂フラックスが収束している時間帯（第6図）について土壌から発生するCO₂量を積算すると、 57.3 g m^{-2} となった。これは土壌から発生した全CO₂量の69%に相当し、土壌呼吸が落葉広葉樹林の光合成に大きく貢献していたことが推察された。

4. 要 約

落葉広葉樹林土壌からのCO₂フラックスの日変化とその要因を明らかにするため、1990年9月上旬、北海道大学農学部付属苫小牧演習林内の樽前a、b火山灰を母材とする粗粒質火山灰未熟土広葉樹林において、土壌から大気へかけてのCO₂レジムを経時的に観測し

第3表 北大苫小牧演習林内落葉広葉樹林土壌 H/A 層における CO₂ 収支 (1990 年 9 月 5 日～9 日)

	CO ₂ 支出		CO ₂ 収入		CO ₂ 収支
	H/A 層から大気への CO ₂ フラックス	H/A 層における CO ₂ 生産速度 微生物* ミミズ* 植物根*	A層から H/A 層への CO ₂ フラックス	H/A 層気相内 CO ₂ 変化	
期間平均速度 ($\times 10^{-4} \text{ g m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	2.13	0.32 0.06 0.92	0.83		
期間積算値 (g m^{-2})	83.3	12.5 2.4 35.9	32.5	-0.02**	
割合 (%)	100	15 3 43	39	-0.03	

* 微生物・ミミズについては、フラスコ培養土壌のCO₂生産速度から推定した。ただし培養土壌中の切断根によるCO₂生産速度が相対的に十分小さいと仮定した。植物根については、H/A層全体のCO₂生産速度から、培養土壌のCO₂生産速度を差し引いて求めた。

** 観測開始時と終了時のH/A層気相内のCO₂量の差。

た。

土壌から大気への CO₂ フラックスは、H/A 層からの CO₂ フラックスで表せると考え、H/A 層表層における CO₂ 濃度勾配とガス拡散係数から決定した。H/A 層の CO₂ 生産速度は同層における CO₂ 収支式から推定した。

H/A 層の微生物およびミミズによる CO₂ 生産速度は、フラスコ培養による同層土壌の CO₂ 生産速度から推定した。ただし培養土壌中の切断根による CO₂ 生産速度が相対的に十分小さいものと仮定した。H/A 層の植物根による CO₂ 生産速度は、H/A 層全体の CO₂ 生産速度からフラスコ培養土壌による CO₂ 生産速度を差し引くことにより推定した。

土壌から大気への CO₂ フラックスは、 $1.55 \sim 3.18 \times 10^{-4} \text{ g m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ の範囲内にあり、日中は減少、夜間に増大する周期的変動傾向を示した。H/A 層の CO₂ 生産速度はこれと同様の日変化を示した。これに対し、微生物およびミミズによる CO₂ 生産速度はほとんど日変化を示さなかったことから、植物根による CO₂ 生産速度が土壌呼吸の日変化に大きな影響を及ぼしていると推察された。

土壌から大気への CO₂ フラックスの平均値は $2.13 \times 10^{-4} \text{ g m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ と見積もられ、これを 100 とすると、H/A 層からの CO₂ 供給は 61 であり、生産者別では微生物由来が 15、ミミズ由来が 3、植物根由来が 43 と推定された。

大気中の CO₂ フラックスが林内で収束している時間帯を考慮すると、観測期間中に森林土壌から放出された CO₂ の 69% が森林植生に固定されたことと見積もられた。

以上の結果から、落葉広葉樹林における土壌呼吸は、森林植生の光合成に対する CO₂ 供給源としての役割を担っており、H/A 層は森林土壌の CO₂ 生産層位として重要であることが示された。また根呼吸は、土壌呼吸の日変動に大きく影響を及ぼしていると考えられた。

謝 辞 北海道大学農学部附属苫小牧演習林において多大な御協力を頂いた同演習林の石城謙吉教授、同田中夕美子技官に深く感謝致します。

文 献

- HOLT, J. A., HODJEN, M. J. and LAMB, D.: Soil respiration in the seasonally dry tropics near Townsville, North Queensland. *Aust. J. Soil Res.*, **28**, 737~745 (1990)
- NAGANAWA, T., KYUMA, K., YAMAMOTO, H., YAMAMOTO, Y., YOKOI, H. and TATSUYAMA, K.: Measurement of soil respiration in the field: influence of temperature, moisture level, and application of sewage sludge compost and agrochemicals. *Soil Sci. Plant Nutr.*, **35**, 509~516 (1989)
- O'CONNELL, A. M.: Microbial decomposition (respiration) of litter in eucalypt forests of south-western Australia: An empirical model based on laboratory incubations. *Soil Biol. Biochem.*, **22**, 153~160 (1990)
- 坂本一憲・吉田富男: 土壌呼吸速度による土壌バイオマスの測定, 土肥誌, **59**, 403~409 (1988)
- 江口定夫・波多野隆介・佐久間敏雄: 土壌の有機物分解活性に及ぼすミミズの影響, 同上, **66**, 165~167 (1995)
- MEDINA, E., KLINGE, H., JORDAN, C. and HERRERA, R.: Soil respiration in amazonian rainforests in the Rio Negro basin. *Flora*, **170**, 240~250 (1980)
- DE BOOIS, H. M.: Measurement of seasonal variations in the oxygen uptake of various litter layers of an oak forest. *Plant Soil*, **40**, 545~555 (1974)
- 阪田匡司・波多野隆介・佐久間敏雄: 粘土質コムギ畑の土壌呼吸における根と微生物呼吸の寄与, 土肥誌, **67**, 133~138 (1996)
- EDWARDS, N. T. and ROSS-TODD, B. M.: Soil carbon dynamics in a mixed deciduous forest following clear-cutting with and without residue removal. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, **47**, 1014~1015 (1983)
- CURRIE, J. A.: Gaseous diffusion in porous media. Part 2.—Dry granular materials. *Brit. J. Appl. Phys.*, **11**, 318~324 (1960)
- DE JONG, E. and SCHAPPERT, H. J. V.: Calculation of soil respiration and activity from CO₂ profiles in the soil. *Soil Sci.*, **113**, 328~333 (1972)
- SETO, M.: A preliminary observation on CO₂ evolution from soil *in situ* measured by an air current method—An example in rainfall and plowing sequences—. *Jpn. J. Ecol.*, **32**, 535~538 (1982)
- 遅沢省子・久保田徹: 土壌のガス拡散係数の測定法, 土肥誌, **58**, 528~535 (1987)
- PRITCHARD, D. T. and CURRIE, J. A.: Diffusion of coefficients of carbon dioxide, nitrous oxide, ethylene and ethane in air and their measurement. *J. Soil Sci.*, **33**, 175~184 (1982)
- 日本化学会編: 化学便覧 基礎編 II, 改訂 3 版, p. 63, 丸善, 東京 (1984)
- ゲイロン S. キャンベル著・中野政詩・東山 勇 監訳: パソコンで学ぶ土の物理学 [自然環境管理の基礎], p. 14, 鹿島出版会, 東京 (1987)
- REICHLER, D. E.: Productivity of forest ecosystem, ed. P. DUVIGNEAUD, p. 465~477, UNESCO, Paris (1971)
- 日本化学会編著: 化学便覧, p. 572, 丸善, 東京 (1958)
- 森川 靖: ヒノキの樹液の流れ—林木の水分収支と関連して—, 東大演報, **66**, 251~297 (1974)
- HINCKLEY, T. M. and BRUCKERHOFF, D. N.: The effects of drought on water relations and stem shrinkage of *Quercus alba*. *Can. J. Bot.*, **53**, 62~72 (1975)

Daily Changes of CO₂ Efflux from the Soil of a Deciduous Broad-Leaved Forest and Its Significance as a CO₂ Source for Vegetation

Sadao EGUCHI, Tadashi SAKATA, Ryusuke HATANO and
Toshio SAKUMA
(*Fac. Agric., Hokkaido Univ.*)

In order to clarify the daily changes of CO₂ efflux from the soil of a deciduous broad-leaved forest, the CO₂ concentration profile from soil to atmosphere was measured at Tomakomai Experimental Forest of Hokkaido University in early September of 1990. The soil of this forest is classified as a volcanogenous regosol derived from Tarumae-a and b. The CO₂ efflux was determined by the gas diffusion law, using the values of the CO₂ concentration gradient at the surface of the H/A horizon as well as the gas diffusion coefficient measured independently. The CO₂ production rate of the H/A horizon was estimated by using the mass balance equation. The respiration of plant roots in the H/A horizon was estimated by subtracting the respiration rates of microbes and earthworms which were independently measured by the flask incubation method, while assuming that the cutted-roots respiration rate in the flask was relatively low.

The CO₂ efflux showed a tendency for periodic change: decrease in the daytime and increase in the night, ranging from 1.55 to $3.18 \times 10^{-4} \text{ g m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. The CO₂ production rate of the H/A horizon showed a similar tendency. On the contrary, the CO₂ production rate of microbes and earthworms in the H/A horizon did not show remarkable daily changes, therefore, the respiration of plant roots in the H/A horizon was considered to have a great influence on the daily changes of soil respiration.

The averaged CO₂ efflux during this observation was $2.13 \times 10^{-4} \text{ g m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, 61% of which was supplied by three CO₂ producers (microbes, earthworms and plant roots) in the H/A horizon; each contribution was estimated to be 15, 3 and 43%, respectively.

Assuming that CO₂ fixation by forest vegetation occurs when the minimum atmospheric CO₂ concentration was observed in and below the forest canopy, 69% of the total CO₂ efflux from forest soil during this observation was estimated to be fixed by forest vegetation.

These results suggest that the CO₂ efflux from deciduous broad-leaved forest soil contributes largely as a CO₂ source to the photosynthesis of forest vegetation, and the H/A horizon is significant as a productive CO₂ layer in this forest soil. Moreover, the respiration of plant roots was considered to have a great influence on the daily changes of respiration in the forest soil.

Key words CO₂ concentration gradient, CO₂ efflux, CO₂ production rate, deciduous broad-leaved forest, gas diffusion coefficient in soil

(*Jpn. J. Soil Sci. Plant Nutr.*, 68, 138-147, 1997)