

解説

群落スケールの生態系呼吸 —炭素循環および熱循環の視点から—[†]

岐阜大学 流域圏科学研究センター
斎藤 琢*

生態系呼吸は、植物体呼吸と土壌微生物などによる有機物分解呼吸の和として定義される。炭素循環的な視点で見た場合、生態系呼吸による大気への二酸化炭素の放出は、光合成による二酸化炭素の固定とならんで、陸域生態系の炭素動態を規定する主要素である。また、熱循環的な視点で見た場合、生態系呼吸に伴う放熱は、森林生態系における熱循環（とくに森林内部の貯熱・放熱）に影響を及ぼす。本稿では、主に冷温帯常緑針葉樹林（スギ・ヒノキ林）を対象とした研究事例を紹介しながら、森林生態系における炭素循環および熱循環の2つの視点から、群落スケールの生態系呼吸の振舞いについて概説する。

1. はじめに

陸域生態系の炭素収支の時空間変動（炭素動態）は、大気中の二酸化炭素濃度を決定する要因の一つであり、地球環境システムの根幹を成すため、その高精度評価が「地球環境」に関連する様々な学問分野で求められている。二酸化炭素に着目した場合、光合成から生態系呼吸に至る炭素動態は、植物体・土壌への「貯留」と植物体（葉・枝・幹）・微生物分解による「呼吸」、すなわち炭素分配によって特徴付けられる（図1）。炭素分配の各過程における炭素滞留時間は日から数百年と時間的に広範であり、炭素滞

留時間を考慮した炭素動態の高精度評価を実施するためには、陸域生態系における炭素分配に留意する必要がある。本稿の前半では、主に筆者が行ってきた常緑針葉樹林（スギ・ヒノキ林）と落葉広葉樹林（ミズナラ・ダケカンバ林）における炭素分配に関する比較研究を紹介しながら、炭素循環的な視点による群落スケールの生態系呼吸と炭素分配について概説する。

他方で、生態系呼吸を熱循環的な視点で見た場合、生態系呼吸に伴う放熱は、顕熱貯熱変化、潜熱貯熱変化、植物体貯熱変化、土壌貯熱変化といった生態系内部の熱量変化に影響を与える（図2）。これらの各変化量は、純放射、顕熱、潜熱といった生態系—大気間の熱交換の大きさと比較すると一桁小さいものの、森林内部の熱循環の日変化を考える上で無視できない要素である¹⁾。本稿の後半では、筆者によるスギ・ヒノキ林におけるフィールド観測結果を紹介しながら、「森林内部の熱循環に生態系呼吸による放熱がどの程度寄与しているのか？」という視点で、群落スケールの生態系呼吸に伴う放熱の振舞いについて概説する。

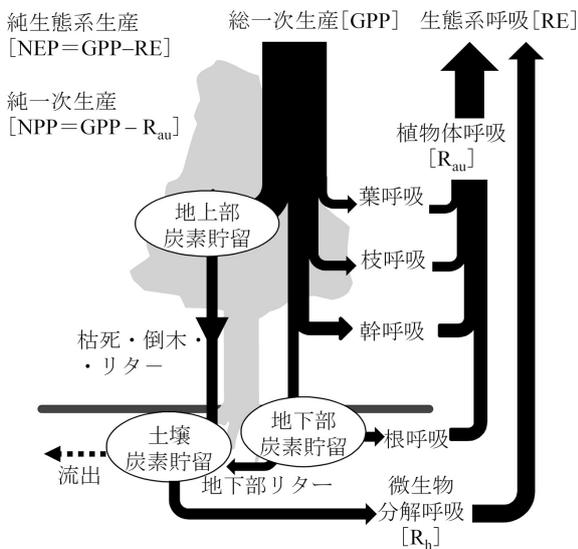


図1 森林生態系における炭素分配の概念図

2. 炭素循環の視点から

陸域生態系炭素分配を推定する代表的な手法として、微気象学的手法²⁾と生態プロセス手法³⁾が挙げられる。前者は、群落スケールで、純生態系生産量、生

[†] 解説特集「植物の呼吸」

* 連絡先 E-mail: taku@green.gifu-u.ac.jp

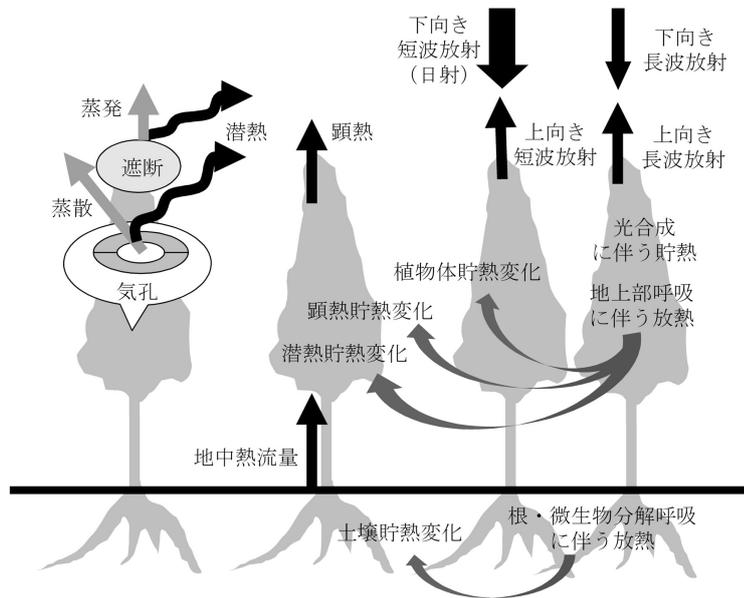


図2 森林生態系における森林表面および内部の熱循環

森林内部における顕熱貯熱変化、潜熱貯熱変化、植物体貯熱変化、土壌貯熱変化の一部は、呼吸に伴う放熱由来である。なお、樹冠からの放熱が樹冠内部だけでなく樹冠上の大気にも影響を与えることを考慮し、大気と森林の境界を微気象学的手法による大気-生態系間の二酸化炭素交換量の観測高度（樹高の1.5倍程度）に設定している。このため、本稿における森林内とは、この境界内部を指す。

生態系呼吸量、総一次生産量を短い時間スケール（30分から1時間程度）で連続的に推定する手法であり、後者は、胸高直径計測、リター計測、チャンバーによる呼吸量計測などによって、純一次生産量や個々の呼吸過程の定量値を推定する手法である。近年、既存文献から得られるこれらの観測情報を統合し、陸域生態系の炭素分配の理解を深める試みがなされている(4,5)。例えば、地域、地球規模で、年積算の生態系呼吸量や植物体呼吸量は気温や総一次生産量の関数で表現できることが分かってきており(6,7)、群落スケールの呼吸量の「普遍性」に関する知見が得られている。

一方で、個々の生態系における炭素分配に着目すると生態系毎の「特異性」に関する知見が明らかになる。筆者は、岐阜県・高山の常緑針葉樹林（スギ・ヒノキ林）と落葉広葉樹林（ミズナラ・ダケカンバ林）の両サイトにおいて微気象学的手法と生態プロセス手法によって得られた観測値を用いて、陸域生態系モデル（NCAR/LSM；米国国立大気研究センター／陸面モデル）を最適化し、両生態系の炭素分配を比較した（図3）。その結果、スギ・ヒノキ人工林が優占する常緑針葉樹林は、ミズナラ・ダケカンバが優

占する落葉広葉樹林に比べて、（1）高いバイオマスとそれに伴う高い植物体呼吸量を持つことが示唆され、（2）結果として、年間を通して生態系呼吸量が高いことが分かり、（3）顕著に高い炭素代謝機能をもつことが明らかとなった。このような常緑針葉樹林と落葉広葉樹林の炭素分配の相違性は、両生態系における純生態系生産量の季節変化にも影響を及ぼし、常緑針葉樹林では春先に、落葉広葉樹林では夏季に、炭素固定機能が低いことも明らかとなってきた⁸⁾。本稿で紹介した微気象学的手法および生態プロセス手法の双方の観測結果を利用して陸域生態系モデルを最適化し、生態系間の炭素分配の特異性・共通性を検討する研究はまだ少ない。今後、多様な観測サイトで蓄積されてきた両手法による観測値を利用した陸域生態系モデルによる炭素分配研究の発展が期待される。

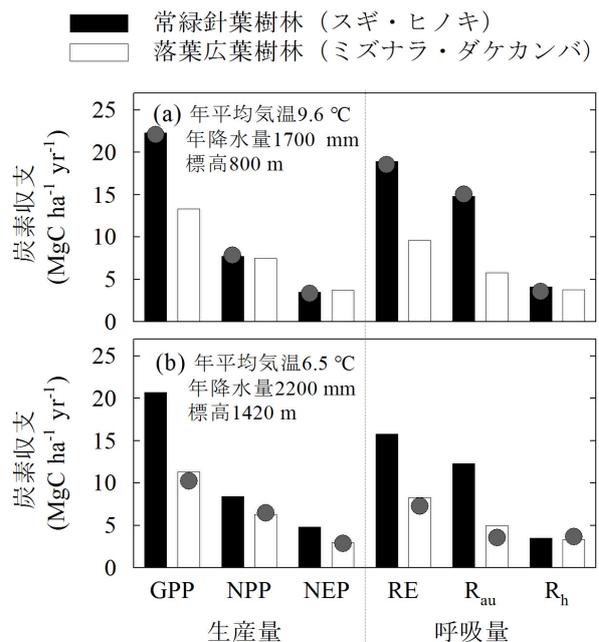


図3 岐阜県高山市の常緑針葉樹林（スギ・ヒノキ林）と落葉広葉樹林（ミズナラ・ダケカンバ林）を対象とした陸域生態系モデルによる炭素分配の比較（Saitoh et al. 2012を改変）⁸⁾

生態系モデルは、標高800mの常緑針葉樹林サイトおよび標高1420mの落葉広葉樹林サイトにおけるフィールド観測値によって最適化した（灰色丸は観測値）。各記号は図1を参照。

3. 熱循環の視点から

森林内部における植物体呼吸および微生物分解呼吸に伴う放熱は、気温変化に伴う顕熱貯熱変化、水の相変化に伴う潜熱貯熱変化、植物体温度変化に伴う植物体貯熱変化、土壌貯熱変化のいずれかに利用される(図2)。1990年代前半まで、顕熱貯熱変化、潜熱貯熱変化、植物体貯熱変化の各項の評価や総貯熱変化に関する議論は多くの研究で行われてきたが、植物体の生化学反応(すなわち、光合成・呼吸)に伴う貯熱・放熱量についてはほとんどの研究で無視されてきた⁹⁻¹¹⁾。その主な原因は、光合成や呼吸に伴う貯熱量・放熱量の推定に必要な長期連続的な大気-生態系間の二酸化炭素交換量の観測が1990年代前半まで困難であったことと推察される。1990年代後半から、微気象学的手法による大気-生態系間の二酸化炭素交換量の安定した長期連続観測が可能になるに連れて、植物体の生化学反応に伴う貯熱量・放熱量に関する研究が発展してきた¹²⁻¹⁴⁾。

これらの研究では、観測された群落スケールの光合成量(すなわち総一次生産量)や生態系呼吸量の時間変化に、熱換算係数(0.469-0.479 J μmol⁻¹)を乗じることで貯熱量・放熱量を得ている。この熱換算係数の値は、1 molのグルコースの生成に必要なエネルギーから推定されたものである¹⁴⁾。なお、慣例的に、光合成に伴う貯熱量だけでなく、生態系呼吸に伴う放熱量の推定の際にも同様の熱換算係数が利用されて

いるため、生態系呼吸に伴う放熱量は、若干過大評価されていると考えられる。さらに高精度に生態系呼吸に伴う放熱量を推定するためには、植物体と土壌のアデノシン三リン酸(ATP)生成の際の熱利用効率とATPの熱利用効率を用いて、群落スケールの生態系の熱利用効率を推定する必要がある。しかし、現状では群落スケールの生態系の熱利用効率に関する知見は乏しく、細胞・個体スケールの情報を統合し、群落スケールへ集約する研究の発展が期待される。

さて、図4に岐阜県高山市の常緑針葉樹林(スギ・ヒノキ林)の内部における各貯熱変化量とそれらの総和、生態系呼吸に伴う放熱量および総貯熱変化量に対する生態系呼吸に伴う放熱の寄与の日変化を示す。生態系呼吸に伴う放熱量は日中で5 W m⁻²程度、夜間で3 W m⁻²程度である。総貯熱変化量は午前中に最大で40 W m⁻²を超え、日中(とくに午前中)における呼吸由来の熱量の寄与は相対的に小さいことが分かる。一方で、夜間については、総貯熱変化量の内、呼吸による放熱量が30%程度を占めることが分かる。総貯熱変化量に対する呼吸由来の熱量の寄与率は、対象とする生態系の光合成量、呼吸量に影響を及ぼす生理生態的な特性や、各貯熱変化量に影響を及ぼす樹冠形状や林木密度に関連する物理特性に依存すると推察される。今後、様々な生態系を対象とした研究の発展と統合的な知見の集積が期待される。

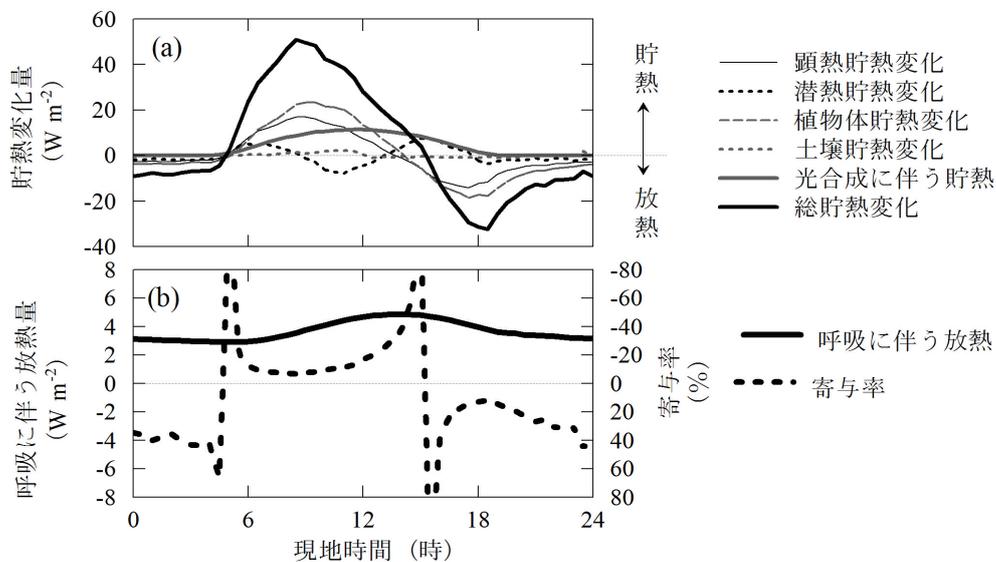


図4 岐阜県高山市の常緑針葉樹林(スギ・ヒノキ林)の無降雪期間(5-10月)における(a)各貯熱変化量とそれらの総和の平均的な日変化、(b)生態系呼吸に伴う放熱量および総貯熱変化量に対する生態系呼吸に伴う放熱の寄与の平均的な日変化。各貯熱変化量の推定方法は、Saitoh et al. (2011)を参照¹⁵⁾

4. おわりに

本稿では、群落スケールの生態系呼吸について炭素循環および熱循環の2つの異なる視点から解説した。前者は陸域生態系の炭素動態という地域から地球規模の幅広い空間スケールにおける「環境」に関連する研究であり、後者は森林内部の貯熱変化という比較的狭い空間スケールの「環境」に関連する研究である。いずれの研究においても、様々な時空間スケールにおける多様な研究知見の集約・統合が重要であり、そのためには、スケールギャップを埋める分野間連携の強化が必須である。今後、より多くの研究者が分野間連携を意識しながら、研究発展に寄与されることを期待したい。

謝辞

本稿で紹介した筆者の研究は、多くの共同研究者とともに行った共同研究の成果です。関係者各位に深甚の謝意を表します。また、日本植物学会第77回大会のシンポジウム講演と本稿執筆の機会を与えて下さいました野口航准教授（東京大学）および伊藤昭彦博士（国立環境研究所）に感謝申し上げます。

Received March 11, 2014, Accepted March 27, 2014,
Published April 30, 2014

参考文献

1. Oliphant, A.J., Grimmond, C.S.B., Zutter, H.N., Schmid, H.P., Su, H.-B., Scott, S.L., Offerle, B., Randolph, J.C. and Ehman, J. (2004) Heat storage and energy balance fluxes for a temperate deciduous forest. *Agric. For. Meteorol.* 126, 185-201.
2. 斎藤琢 (2009) 微気象学的な測定 (渦相関法による測定). 低温科学 67: 光合成研究法 (北海道大学低温科学研究所・日本光合成研究会共編), pp 129-136. 北海道大学低温科学研究所, 日本.
3. 大塚 (2009) 森林生態系の純一次生産量の測定手法. 低温科学 67: 光合成研究法 (北海道大学低温科学研究所・日本光合成研究会共編), pp 119-127. 北海道大学低温科学研究所, 日本.
4. Litton, C.M., Raich, J.W. and Ryan, M.G. (2007) Carbon allocation in forest ecosystems. *Global Change Biol.* 13, 2089-2109.
5. Luyssaert, S., Inghima, I., Jung, M., Richardson, A.D., Reichstein, M., Papale, D., Piao, S. L., Schulze, E.D., Wingate, L., Matteucci, G., Aragao, L., Aubinet, M., Beer, C., Bernhofer, C., Black, K.G., Bonal, D., Bonnefond, J.M., Chambers, J., Ciais, P., Cook, B.,

- Davis, K.J., Dolman, A.J., Gielen, B., Goulden, M., Grace, J., Granier, A., Grelle, A., Griffis, T., GrÜnwald, T., Guidolotti, G., Hanson, P.J., Harding, R., Hollinger, D. Y., Hutrya, L.R., Kolari, P., Kruijft, B., Kutsch, W., Lagergren, F., Laurila, T., Law, B.E., Le Maire, G., Lindroth, A., Loustau, D., Malhi, Y., Mateus, J., Migliavacca, M., Misson, L., Montagnani, L., Moncrieff, J., Moors, E., Munger, J.W., Nikinmaa, E., Ollinger, S.V., Pita, G., Rebmann, C., Rouspard, O., Saigusa, N., Sanz, M.J., Seufert, G., Sierra, C., Smith, M.L., Tang, J., Valentini, R., Vesala, T. and Janssens, I.A. (2007) CO₂ balance of boreal, temperate, and tropical forests derived from a global database. *Global Change Biol.* 13, 2509-2537.
6. Chen, Z., Yu, G., Ge, J., Sun, X., Hirano, T., Saigusa, N., Wang, Q., Zhu, X., Zhang, Y., Zhang, J., Yan, J., Wang, H., Zhao, L., Wang, Y., Shi, P. and Zhao, F. (2013) Temperature and precipitation control of the spatial variation of terrestrial ecosystem carbon exchange in the Asian region. *Agric. For. Meteorol.* 182-183, 266-276.
7. Piao, S.L., Luyssaert, S., Ciais, P., Janssens, I.A., Chen, A.P., Cao, C., Fang, J.Y., Friedlingstein, P., Luo, Y.Q. and Wang, S.P. (2010) Forest annual carbon cost: a global-scale analysis of autotrophic respiration. *Ecology* 91, 652-661.
8. Saitoh, T.M., Nagai, S., Yoshino, J., Muraoka, H., Saigusa, N. and Tamagawa, I. (2012) Functional consequences of differences in canopy phenology for the carbon budgets of two cool-temperate forest types: simulations using the NCAR/LSM model and validation using tower flux and biometric data. *Eurasian J. Forest Res.* 15, 19-30.
9. McCaughey, J.H. (1985) Energy balance storage terms in a mature mixed forest at Petawawa, Ontario - a case study. *Boundary-Layer Meteorol.* 31, 89-101.
10. McCaughey, J.H. and Saxton, W.L. (1988) Energy balance storage terms in a mixed forest. *Agric. For. Meteorol.* 44, 1-18.
11. Vogt, R., Bernhofer, C., Gay, L.W., Jaeger, L. and Parlow, E. (1996) The available energy over a Scots pine plantation: What's up for partitioning?. *Theor. Appl. Climatol.* 53, 23-31.
12. Blanken, P.D., Black, T.A., Yang, P.C., Neumann, H.H., Nesic, Z., Staebler, R., den Hartog, G., Novak, M.D. and Lee, X. (1997) Energy balance and canopy conductance of a boreal aspen forest: partitioning overstory and understory components. *J. Geophys. Res.* 102, 28915-28927.
13. Bernhofer, C., Aubinet, M., Clement, R., Grelle, A., Grunwald, T., Ibrom, A., Jarvis, P., Rebmann, C., Schulze, E.-D. and Tenhunen, J.D. (2003) Spruce forests (Norway and Sitka spruce, including douglas fir): carbon and water fluxes, balances, ecological and ecophysiological determinants, in *Fluxes of Carbon, Water and Energy of European Forests, Ecological*

- Studies, Vol. 163.* (Valentini, R. ed.) pp 99-123, Springer, Heidelberg, Germany.
14. Moderow, U., Aubinet, M., Feigenwinter, C., Kolle, O., Lindroth, A., Mölder, M., Montagnai, L., Rebman, C. and Bernhofer, C. (2009) Available energy and energy balance closure at four coniferous forest sites across Europe. *Theor. Appl. Climatol.* 98, 397-412.
15. Saitoh, T.M., Tamagawa, I., Muraoka, H. and Koizumi, H. (2011) Energy balance closure over a cool temperate forest in steeply sloping topography during snowfall and snow-free periods. *J. Agric. Meteorol.* 67, 107-116.

Ecosystem Respiration at Canopy Scale – Insights from Carbon and Heat Cycles –

Taku M. Saitoh*

River Basin Research Center, Gifu University