

学 位 論 文 題 名

Physiological ecology of respiratory consumption
of a larch(*Larix gmelinii*) forest in northeast China

(中国東北部のグイマツ林の呼吸消費に関する生理生態学的研究)

学位論文内容の要旨

ユーラシア大陸北東部は、グイマツ(*Larix gmelinii* Rupr.)をはじめカラマツ属が覆い、現在も中国東北部を中心に本樹種は生態系修復資材として広く植栽されている。深刻化するCO₂増加に伴う温暖化の低減に、このカラマツ属森林による大気中CO₂の固定・貯留機能が期待されている。樹木のCO₂固定機能は精度高く推定できるようになったが、森林の呼吸消費量の推定は、その不均質性と森林の巨大な現存量から困難さを極めている。そこで、森林からの呼吸消費量の実態解明に注目する必要がある。本研究では永久凍土南限のグイマツ林を中心に、生産と呼吸消費を4年間のモニター研究を基礎に解析した。併せて北日本に広く造成されたカラマツ人工林との比較研究も行った。

対象としたグイマツ人工林は、中華人民共和国黒龍江省の東北林業大学老山演習林(N45°20', E127°34')に1969年に造成された。この地域は年間の降水量が約650mm・yr⁻¹で、年平均気温2.8℃、最高、最低気温は35.0℃、-35.0℃である。周辺には落葉広葉樹のシラカンバ、トネリコ、常緑針葉樹のショウジマツ、チョウセンゴヨウマツも林分単位に混植されている。これらの樹種の齢もグイマツとほぼ同じであり、呼吸特性をあわせて調査した(第2章)。

第3章では、呼吸解析に先立ちグイマツ林の光合成生産を調査した。グイマツ林冠は他の常緑針葉樹に比べると疎で、短枝と長枝にそれぞれ形態機能の異なる針葉を有する異形葉形の特徴を持つ。この林冠の光合成生産に影響する光、CO₂濃度、窒素分布を4年間追跡した。この結果、針葉の形態にかかわらず気孔コンダクタンス(g;通導性)と光飽和での光合成速度との間には強い正の相関が認められた。しかし、陽樹冠葉では、g_sとの関係を見ると光合成速度には頭打ちが見られた。この原因を光の減衰と光合成産物の転流との関係から調べたところ、光合成産物であるデンプン等が葉緑体中で過剰に集積することによって制限されていることが明らかになった。

第4章では、幹の呼吸特性は樹種によってどの程度違いがあるのかを落葉樹(グイマツ、カンバ類、トネリコ類)と常緑樹(マツ類2種)について調べた。4年間の測定の結果から、呼吸速度の平均値には樹種間の差は見られず約2.5μmol・m⁻²・s⁻¹であった。成長時期の温度係数Q₁₀は落葉樹の方が常緑のマツ類より高い傾向があった。同じ樹種であれば春から夏期の生育期間の値が高かった。グイマツでは高さ別の幹呼吸速度も足場タワーを利用して測定した。この結果、樹冠下部の成長の盛んな場所の呼吸速度が高いことが明らかになった。またQ₁₀の高い時期には、形成層付近のデンプンと糖の濃度が高い傾向があった。幹下部に剥皮処理を施し、光合成産物の転流を制限して光合成産物の移動と利用の過程が呼吸速度に及ぼす影響を調べたところ、転流阻害によって集積した炭水化物による呼吸速

度の増加は見られなかった。このことから、高い呼吸速度は炭水化物の集積によるのではなく、組織の分裂時期に対応することを現地で実証した。さらに、解剖切片を作成して形成層の活動時期を確認したところ、形成層の分裂の盛んな時期に呼吸速度は高い傾向があった。この傾向はカラマツでも見られ、形成層活動の盛んな成長前期では温度係数 Q_{10} は、成長後半より大きい値を示した。さらに、幹に設置した自記温度計を利用して幹温度から温度係数により推定した幹表面からの年間呼吸速度は約 $29 \text{ mol.m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ であった。

第5章では、樹冠観測タワー（高さ 24m）による観測から、各種サイズの枝からの呼吸速度は平均すると $2.2 \mu\text{mol.m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 程度であった。また、枝を切断し呼吸チェンバーに入れて測定する実験も試みたが、切断した材料の呼吸速度は高く傷害呼吸の含まれることが示唆された。そこで、チェンバーを工夫して切断することなくその場での測定を試みた。その結果、枝からの年間呼吸消費量の推定値は $6 \sim 14 \text{ mol.ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ であった。一方、球果は非光合成器官とされるが、生育期前半には高い光合成作用を示し、成熟とともにガス交換機能が失われた。また、カラマツでも確認したが、グイマツ球果表面には気孔様の“穴”が認められ、成熟とともにその存在は不明瞭になった。しかし、この光合成・呼吸速度は球果の量が少ないため、森林の生産量を推定する際には無視できる量であった。

第6章では、土壌呼吸速度は森林の炭素循環を解明する際に最も重要であるが、不均質さから正確な推定値は極めて限られているので、測定時に用いる呼吸チェンバー使用上の問題点を中心に調査した。すなわち、呼吸箱を支える土壌呼吸測定用カラーは根を切断することがあり、特に浅根性の樹種ではその影響は顕著である。そこで傷害呼吸が生じないように浅く設置する必要性を指摘した。また、土壌呼吸速度の平面的なばらつきをグイマツ林床の 400 m^2 で検討した結果、最低値と最高値の差は約 12 倍であった。そこでは、土壌呼吸速度は細根量と高い相関関係を示し、土壌含水率、窒素量、太い根とは相関が無かったことから、細根量が土壌呼吸速度のばらつきの主要要因と考えた。さらに、土壌呼吸速度は植生によって異なることを解明した。グイマツ林、グイマツ・シラカンバ混交林、チョウセンゴヨウマツ林、ショウジマツ林、トネリコ林、伐採後再生した草地の土壌呼吸速度は、 $2 \mu\text{mol.m}^{-2} \text{ s}^{-1} \sim 6 \mu\text{mol.m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ の範囲であった。グイマツ林の年間土壌呼吸量は $55 \sim 69 \text{ mol.m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ と推定され、根（細根+太根）、リター層、鉱質土層の各呼吸速度の測定から、それぞれが土壌呼吸速度の 30%、19%、51%を占めていた。なお、北海道苫小牧カラマツ林の根の呼吸速度は土壌呼吸速度の約 48%であった。

グイマツ林は立木密度が低く葉の分布も比較的疎であり、林床に到達する光量が豊富なことから、侵入した樹種の光合成生産と呼吸消費量もグイマツ生態系の炭素収支を測定する上で重要な役割を持つ。第7章では林床植物の光合成速度は、頭打ちはあるが気孔コンダクタンスと正の相関を示した。しかし、葉身の窒素含量と光合成速度との関係から、木本種の稚樹に比べると草本種は窒素利用効率が 1.5 倍近く高いことが解明された。しかし、樹冠構成種の稚樹と灌木の差はなかった。本調査からグイマツ生態系の光合成生産と呼吸消費量を推定する時には、林床植物の値を考慮しないと過小評価になることを指摘した。

最後に純一次生産力(NPP)に関する本研究と比較試験地の北海道苫小牧国有林の調査に加え、他の地域での文献調査から、グイマツを中心とした中国東北部のカラマツ属森林の純生態系生産量(NEP)は約 $9 \text{ molC.m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ と推定された。北緯 45 度付近の森林における渦相関法による推定値と比較すると、本試験地の CO_2 吸収速度はかなり低かった。この原因は、推定値が総生産量から呼吸量を引いたのではなく、NPP を積み上げ法で算出したことと関係する。本研究はカラマツ属森林の生産特性を呼吸特性から解明した。これらによって、本研究はユーラシア北東部の森林による CO_2 固定・貯留機能の評価の精度向上に貢献できる。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 小 池 孝 良
副 査 教 授 笹 賀 一 郎
副 査 教 授 佐 藤 冬 樹
副 査 助 教 授 平 野 高 司

学 位 論 文 題 名

Physiological ecology of respiratory consumption of a larch(*Larix gmelinii*) forest in northeast China

(中国東北部のグイマツ林の呼吸消費に関する生理生態学的研究)

本論文は本文 242 ページ、引用文献 282 編からなる英文論文で、参考論文 18 編が添えられている。

ユーラシア大陸東北部はグイマツをはじめとするカラマツ属が広く覆い、現在も中国東北部を中心にグイマツは広く造林されている。このカラマツ属森林の大気中 CO_2 固定能力が期待されている。このため森林からの CO_2 放出である呼吸消費を推定する研究にも必要性が高まった。本研究では永久凍土地帯南限のグイマツ林を中心に、生産と呼吸消費能を 4 年間のモニター研究を基礎に解明した。併せて北日本に広く造成されたカラマツ人工林との比較研究も行った。対象としたグイマツ人工林は、黒龍江省の東北林業大学の老山演習林 ($\text{N}45^\circ 20'$, $\text{E}127^\circ 34'$) に 1969 年に植栽された。この地域は最高気温が約 30°C 、最低気温は約 -35°C で、降水量は約 $650\text{mm}\cdot\text{yr}^{-1}$ と北海道の半分程度である。試験地周辺には、シラカンバ、トネリコ、マツ属樹種も混在しているので合わせて調査した。

呼吸解析に先立ちグイマツ林の光合成生産特性を調査した。グイマツ林冠は他の針葉樹に比べると非常に疎で、短枝と長枝にそれぞれ形態の異なる針葉を有する特徴を持つ。この林冠の光合成生産に影響する光、 CO_2 濃度、窒素量分布を 4 年間追跡した。この結果、針葉の形態にかかわらず気孔コンダクタンスと光合成速度との間には強い正の相関が認められたが、光合成速度には頭打ちが見られた。この原因を光の減衰と光合成産物の転流との関係から検討したところ、デンプン等の光合成産物が葉緑体中に過剰集積することが主因であった。

樹種による幹呼吸速度の違いを落葉樹（グイマツ、カンバ類、トネリコ類）と常緑樹（マツ類 2 種）について調べた。成長時期の温度係数 Q_{10} は落葉樹の方が常緑のマツ類で高い傾向があった。同じ樹種であれば春から夏期の生育期間の値が成長休止期より高

かった。グイマツでは Q_{10} の高い時期には形成層付近のデンプンと糖の濃度が高い傾向があった。この光合成産物の移動と利用の過程を検討するために、幹下部に剥皮処理を施して光合成産物の転流を制限したところ、集積した炭水化物による呼吸速度の増加は見られなかった。このことから、高い呼吸速度は炭水化物の集積によるのではなく、組織の分裂時期に対応することを屋外で実証した。幹に設置した温度計を利用して推定した幹からの年呼吸速度は約 $29 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ であった。

一方、枝からの呼吸速度は約 $2.2 \mu \text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ であった。1 年間の推定値は種間差を考慮すると $6 \sim 14 \text{ mol} \cdot \text{ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ であった。非光合成器官とされる球果は生育期前半には正の光合成速度を示し、成熟とともにガス交換機能が失われた。しかし、この光合成・呼吸速度は、球果の量が少ないため、森林の呼吸消費量を推定する際には無視できる値であった。

土壌呼吸速度は森林の炭素循環を解明する際に最も重要である。まず、測定時に用いる呼吸チャンバー利用上の問題点を解明した。土壌呼吸速度の平面的なばらつきをグイマツ林床 400 m^2 で検討した結果、最低値と最高値のばらつきは約 12 倍であった。このばらつきの原因は根量と高い相関関係を示し、土壌含水率、窒素量とは相関が無かった。土壌表面からの呼吸速度は $55 \sim 69 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ と推定され、根、リター層、鉱質土層の各呼吸速度の測定から、それぞれ 30%, 19%, 51% を占めることが明らかになった。

グイマツ林は疎であり、林床に到達する光量が豊富なことから、林床に生育する植物種の光合成生産と呼吸消費も生態系の炭素収支を測定する上で重要な役割を持つ。林床植物の光合成速度は、頭打ちはあるが気孔コンダクタンスと正の相関を示した。一方、葉身の窒素含量と光合成速度との関係から、木本種の稚樹に比べると草本種は窒素利用効率が 1.5 倍近く高かった。しかし、樹冠樹と灌木の差はなかった。従って、グイマツ生態系の光合成生産と呼吸消費を推定する時には、林床植物の値を考慮しないと過小評価する可能性があることを指摘した。

カラマツ属森林の純一次生産力 (NPP) に関する文献調査から、純生態系生産量 (NEP) は約 $9 \text{ molC} \cdot \text{m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ と推定された。北緯 45 度付近の森林における渦相関法による推定値と比較すると、本試験地の CO_2 吸収速度はかなり低かった。この原因は、推定値が総生産量から呼吸量を引いたのではなく、推定された純 NPP から推定したことと、NPP 推定値も多くの文献値を用いたことが一因と考えられる。

以上から本研究は、グイマツ林の CO_2 固定機能について呼吸消費を中心に多面的に研究した内容であり、温暖化低減に資するグイマツ林管理方法に貢献する基礎データを提供した。よって審査委員一同は、王 文杰が博士 (農学) の学位を受けるに十分な資格を有するものと認めた。