

森林の土壌呼吸に関する研究 (1)

土壌呼吸と気温との関係について

千葉喬三・堤利夫

A Study on the soil respiration of forests (1)

The relationships between the soil respiration and air temperature

Kyōzō CHIBA and Toshio TSUTSUMI

目 次

要 旨	91	2-2 土壌呼吸量と温度との関係	
はじめに	91	2-3 年間の土壌呼吸量の推定値	
1. 測定方法と測定場所	92	文 献	97
2. 結果および考察	92	Résumé	98
2-1 土壌呼吸量の最大値			

要 旨

京大芦生演習林(京都府北部)および京大上賀茂試験地(京都市北区)の8つの異なる林地で、アルカリ吸収法によって、土壌呼吸量を月1回、通年測定を行なった。土壌呼吸量は温度の上昇にともなって指数曲線的に増大し、両者の関係は次式であらわすことができる。

$\log Y = aT + b$ (Y: $\text{CO}_2\text{g/m}^2\cdot\text{day}$, T: 気温 $^{\circ}\text{C}$, a, b: 常数)

8つの林地について、常数 a, b を比較すると、一部の林地を除いて a の値の違いはすくなく、ほぼ 0.03 の附近にあった。b の値は林分によってことなり、土壌呼吸量の年間を通じての違いに重要な関係をもっている。年間を通じての CO_2 発生量を計算すると、8つの林地を通じて 2.6~3.8 ton carbon/ha·year であった。上賀茂試験地のアカマツ林で、毎月の落葉落枝量と毎月の土壌呼吸によって放出される量との対比を試みた。夏季は林地への有機物の供給量が低下するのに呼吸量は大きく、損失の方が大きいのに対し、冬季は逆に供給量の方が多くなる傾向をもっている。

土壌呼吸量は同一林分内においてさえ、局地的に、また比較的短時間にもかなり変化の大きいものである。それには局地的な土壌、水分条件の違い、降雨などが関与していると考えられる。

年間を通じての土壌呼吸量の精度をあげるためには、今後さらにこれらの条件の影響についての検討が必要である。

はじめに

林地の土壌呼吸に関する研究は Lundegårdh¹⁾, Walter²⁾らの業績を中心として、かなり、古くから行なわれてきたが、その目的や解釈は場合によっていくらか異なっている。たとえば Lundegårdh は土壌呼吸の強さは土壌中の微生物の活性をあらわすものであり、ムル型の土壌は粗腐植型のそれに比べて呼吸は強いと考えたのに対し、Romell³⁾は平衡状態に達した土壌では土壌の性質に無関係であり、それは年間落葉量に根の呼吸を加えたものの大きさをあらわすものであるとしている。Walterらの考えはこれを一般化したものとうけとれる。すなわち、土壌呼吸量はそのうえに成立する植物社

会の地上部の呼吸を差引いた全生産量に等しいという。林木では主に非同化部分への物質の貯蔵がおこるから生産=分解+貯蔵という Lieth⁴⁾らの等式の方が理解し易い。

いずれにせよ土壌呼吸は土壌中でおこるすべての生物活動の結果をあらわすものであることは間違いないであろう。そしてそれは主に有機物の分解と根の呼吸とから成っていると考えてよい。動的平衡に達している系においては、植物群落の総生産量を知るという目的からすれば、両者の分離は必要でないとしても、土壌中の有機物の分解を主題とすれば、量的な分離が必要であろう。この問題はかなり複雑であるうえに、年間を通じての呼吸量を合理的に積算する基準を求めておく必要がある。

土壌呼吸の測定には種々の問題を含むが、わが国の林地で1年を通じて測定された例がほとんどない。そこでまず年間を通じた測定を行ない、予備的な資料をえようとしたものである。

1. 測定方法と測定場所

通年測定を行なったのは京都大学芦生演習林（京都府北桑田郡美山町芦生，年平均気温 11.3°C，年降水量 2,790 mm）内の5林分と，京都大学上賀茂試験地（京都市北区上賀茂本山，年平均気温 16.1°C，年降水量1,670mm）内の3林分とである。

a 芦生演習林

- i スギ林 (*Cryptomeria japonica* forest) 沢沿い平坦地，人工林。
- ii 落葉広葉樹混交林 (Deciduous Broad-leaved forest) ミズナラ，トチノキ，カエデ類，沢沿いの平坦地，天然生林。
- iii ドイツトウヒ林 (*Picea excelsa* forest) 斜面下部，人工林。
- iv ミズナラ林 (*Quercus crispula* forest) 斜面下部の天然生林。
- v スギブナ混交林 (*Cryptomeria japonica* and *Fagus crenata* forest) 斜面中腹，天然生林。

b 上賀茂試験地

- i ヒノキ林 (*Chamaecyparis obtusa* forest) 斜面上部，地位不良の天然生林。
- ii アカマツ林B (*Pinus densiflora* forest) 斜面上部の天然生林。
- iii アカマツ林C (*P. densiflora* forest) 斜面上部の天然生林。

測定方法としては Haber⁵⁾の方法に準じた。不十分な点はあるとしても野外での多数の同時測定に便利だからである。

これらの林分内に直径19cm，高さ18cmの蓋つきの円筒を，少なくとも深さ3cmまで土中にさしこんだ。この円筒内に直径4cmの口をもち，高さ9cmの瓶に，2Nの苛性カリ液をいれておき，蓋をして密封した。正しく24時間後にとり出し，0.2Nの塩酸で滴定することによって，アルカリ液に吸収されたCO₂量を求めて土壌呼吸量とした。

各林分にそれぞれ8コの円筒を固定し，そのうちの4つは地表のA₀層を除去し，残りは除去しないでA₀層を含んだ状態で測定した。

測定は月1回，1965年7月から1966年6月まで測定した。

2. 結果および考察

各林分ではA₀層をもつ区，A₀層を除いた区ごとに区別し，各月，各林分での結果を整理した。

2-1 土壌呼吸量の最大値

まず，各林分の4つずつの円筒ごとに（A₀層を除いた区は除外）1年間を通じての最大値をひろい出し，その頻度分布を示したものが第1図である。

ここでは Walter²⁾らの結果と比較するために時間あたりの量に換算してある。

土壌呼吸量は当然林地の条件によって異なるはずであるが、その頻度分布は Walter²⁾らの結果とかなりよく似ている点が注目される。

本調査ではすべて閉鎖した森林に限っているため、Walter²⁾らの示したような両極端が省略されているが、気候条件に著しい差のない、閉鎖した森林においては落葉落枝量が著しくは異ならないとすると、両者の頻度分布がほぼ一致することは十分考えられることである。

Romell³⁾も既往の資料をまとめて、スウェーデン北部から南ドイツまでの間で、森林の土壌呼吸の大部分は 0.2~0.7gCO₂/m²・hour の間にあるとのべており、おおよそ今回の測定値の範囲と一致している。

これらのことから、閉鎖した森林の土壌呼吸量はある限られた範囲に集まる傾向があり、林地によって非常に大きな違いを生ずるものではないものようである。

2-2 土壌呼吸量と温度との関係

各林分、各円筒の呼吸量をそれぞれ測定日を中心とした平均気温（最高、最低温度の平均）との関係で示したものが第2図である。

同一測定時期においても円筒ごとの違いがあるうえに、気温との関係もそれほど密接でない場合があるが、おおよそ、気温と呼吸量との間には指数関数的な関係が成立し、次式で示される。

$$\log Y = aT + b \dots \dots \dots (1)$$

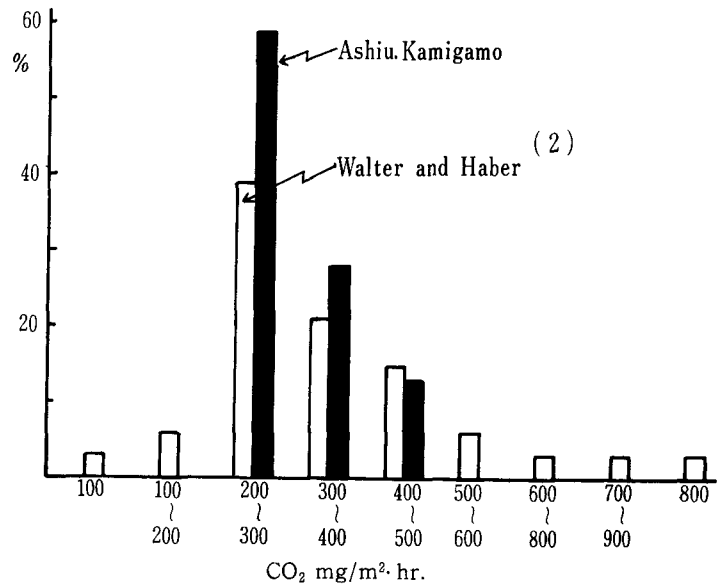
(Y : 土壌呼吸量 CO₂g/m²・day, T : 気温 °C, a, b : 常数)

落葉の分解速度と温度⁷⁾、土壌の有機物の平均分解率と気温との間にも同じ関係が成立するから、土壌呼吸量と気温との間にも同じ関係が成立することは十分期待されうる。

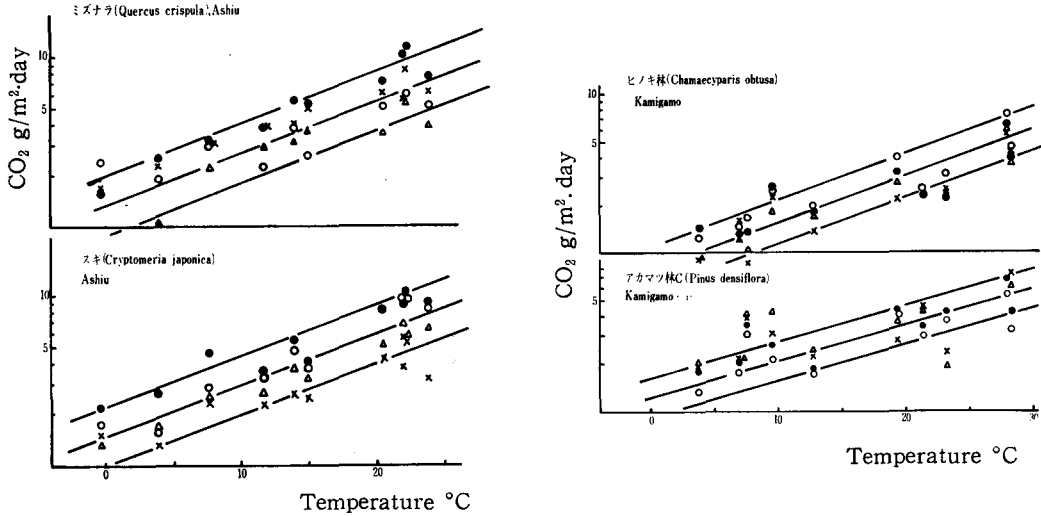
そこで、各林分ごとに、最大、最小の上、下限を求め、その中央値をもってその林分を代表するものとし、その時の(1)式の常数値をそれぞれ第1表に示した。

勾配、すなわち温度に対する反応の大きさをあらわす常数 a の値は上賀茂のアカマツ林の場合を除いて、おおよそ 0.03 附近にまとまっており、林分による違いが少ない。従って、林分ごとの違いや A₀ 層の有無の違いは主に常数 b の値の違いとしてあらわれている。いいかえると、場所が異なっても、温度変化に応ずる土壌呼吸量の変化の度合はほぼ一定で、林分間の呼吸量の違いは常にほぼ一定しており、それは常数 b の値で決まる傾向をもつといえそうである。

第2図に明らかなように、この回帰直線への適合性はあまりよくないから、常数値の精度は現在のところ高くない。



第1図 土壌呼吸量の頻度分布
Fig. 1 Frequency distribution of the rate of soil respiration.



第2図 気温と土壌呼吸との関係
 Fig. 2 The relationship between air temperature and soil respiration.

その原因の1つは土壌呼吸の不安定さにある。すなわち、気温の高いときの呼吸量が常に気温の低いときのそれより大きいとは限らない。Haberら⁵⁾の結果によれば、同じ円筒について連日測定を行なうと、CO₂発生量は日によってかなり変化する。とくに降雨の後では一般に急に増し、その後漸減する。このような比較的短期間の変化には温度変化は重要でなく、温度以外の条件、たとえば水分条件、あるいは土壌空気の水による置換などの物理的な作用に関係しているものと考えられる。月1回の測定ではこのような不安定さの影響が強くあらわれ、温度との関係を悪くしているものと考えられる。

本調査では月1回である故、1回ごとの誤差は大きいとしても、測定回数が多いから、1年を通じ

第1表 気温と土壌呼吸との関係式、 $\log Y=aT+b$ の常数 a, b の値

Y: CO₂ g/m²·day, T: air temperature °C

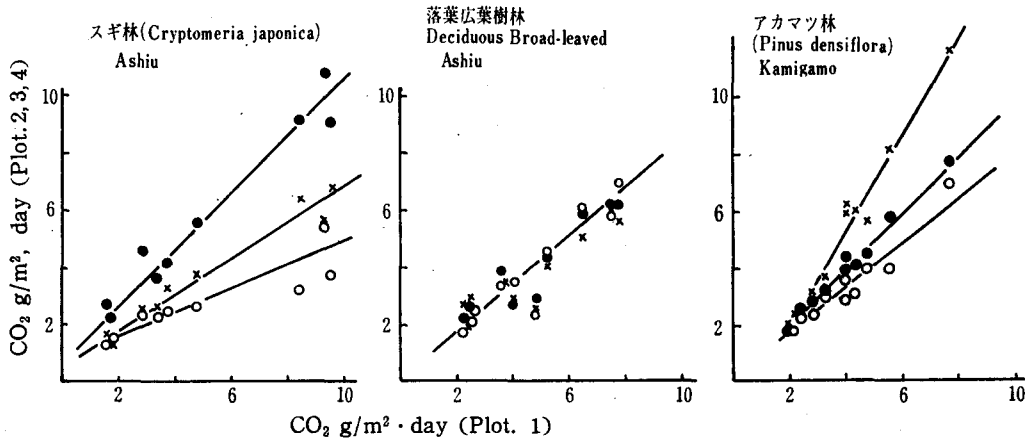
Table 1. Values of constant a and b of the formula showing the relationship between soil respiration and air temperature.

Location	Stand	with Ao layer		without Ao layer	
		a	b	a	b
Ashiu	スギ林 (Cryptomeria japonica)	0.0304	0.161	0.0304	0
	落葉広葉樹林 (Deciduous Broad-leaved)	0.0303	0.127	0.0303	0.097
	ドイツトウヒ林 (Picea excelsa)	0.0299	0.082	0.0299	0.067
	ミズナラ林 (Quercus crispula)	0.0308	0.120	0.0308	0.036
	スギーブナ混交林 (Cryptomeria japonica—Fagus crenata)	0.0292	0.017	0.0292	-0.091
Kamigamo	ヒノキ林 (Chamaecyparis obtusa)	0.0292	-0.107	0.0269	-0.113
	アカマツ林 B (Pinus densiflora)	0.0295	0.025	0.0225	-0.004
	アカマツ林 C (P. densiflora)	0.0225	0.082	0.0167	0.095

てみると、このような変動をある程度補償しうる可能性はあるであろう。

もう1つの原因は同一林地においても円筒ごとにかんがりの違いがみられるということである。

第3図は同一林分内の同一処理の4つの円筒のうちの1つの値を基準として、その他の3つの円筒での値をそれぞれ縦軸にとって円筒ごとの量的関係を示したものである。



第3図 同一林分内での土壌呼吸量のプロットごとの違い

Fig. 3 Variation of soil respiration among plots in same Stand.

林分によってそれぞれ円筒ごとの違いの大きさは異なるが、同一円筒についてはそれぞれ1次の直線的な関係を満足する。すなわち、同一林分内での場所による違いは、その場所に固有のものであって、呼吸量の多い地点は常に他のものよりある一定の割合で多いといえる。

相接した数個の円筒の測定値が傾向的に異なるという現象は Haberの結果においても示されている。

円筒のさしこみ方、円筒と土壌との接触状況などによる違いが当然あるとみられる。このような技術上の差はこの場合、もしあったとしても、それを確かめることはできない。

円筒さしこみの技術上の問題を無視すれば、これは土壌条件または根の分布の局地的な違いに帰せられよう。

第2表 アカマツ林表層土の CO₂ 発生量

Table 2. The amount of CO₂ evolved from top soils of Pinus densiflora Forest.

Plot No,	CO ₂ * mg/500cc soil · day.	CO ₂ * mg/10g soil carbon · day	C %	N %	C/N
1	26.3	22.5	3.20	0.15	21.3
2	40.9	21.5	5.38	0.24	22.4
3	27.8	22.4	3.55	0.15	23.7
4	29.7	20.5	4.04	0.16	25.3

* mean value, after 10~12 days incubation at 26~30°C.

第2表は広島県福山営林署、箱田山国有林内のアカマツ林表層土を用い、その風乾細土を材料として、実験室的にCO₂発生量を測定した結果である。風乾細土を500cc容の採取円筒につめ、最大含水量の約50%になるよう水を加え、密封できる容器に入れて、アルカリ吸収法によってCO₂量を測定した。培養温度は26~30°Cであった。

風乾土を再び湿らせて測定すると、乾土効果のため、一時的に多量のCO₂が発生する。そして次第にそれは低下し、ほぼ安定した値を示すようになる。第2表はこのときの値を示したものである。

同じアカマツ林でも、場所によって呼吸量がいくらか異なっている。しかし、これを土壌中の炭素量を基準としてみると、呼吸量はほぼ等しくなる。すなわち、単位有機物量あたりの呼吸量、いいかえると分解率はほぼ等しい。

このことは、同一林分内での単位有機物量あたりの呼吸量は等しいとしても、土壌の有機物量が違うことのために、CO₂発生量は異なることがありうることを示すものである。

林地のA₀層量や表土の有機物量は同一林分内でも必ずしも均一ではないから、局地的な有機物量の違い、有機物の垂直分布の違いが土壌呼吸量に関係することは考えることである。

この他、CO₂を放出せしめるための通気条件の局地的な違いも当然含まれてくるであろう。このような局地的な違いの大きさは、本測定の範囲内では、おおよそ2倍程度とみつめられる(第2図)。

従って、少なくとも、測定時の温度に対応する平均の呼吸量の求め方、局地的な土壌条件の違いについての詳しい検討が、(1)式の常数値の精度をあげるうえに是非とも必要であるといえよう。

2-3 年間の土壌呼吸量の推定値

上述したように、第1表に示した常数値はまだ精度が高かくはない。従って林分ごとの違いを検討することができないとしても、これらの林地の年間を通じての土壌呼吸量の概要についての知見をうることはできるであろう。

第1表の常数と月ごとの平均気温を用いて、各林分ごとに呼吸によって放出されるCO₂の量を推定したものが第3表である。

すなわち、A₀層をとまなう区についてみると、芦生で最も少なかったスギーブナ混交林で960g/m²・year、最も多かったスギ林で1400g/m²・yearであった。上賀茂では常数bの値は芦生よりは小さかったが、気温が高い(月平均気温0°C以上の月の月平均気温の和は芦生で136.7°C、上賀茂で193.3°C)ため、CO₂量にしてみると、最も少なかったヒノキ林で990g/m²・year、最も多かったアカマツ林Bで1360g/m²・yearで、量的には芦生での結果とほぼ同じであった。

第3表 年間土壌呼吸量の推定値

Table 3. The annual amount of CO₂ evolved from forest soils

Location	s t a n d	CO ₂ g/m ² ・year		C g/m ² ・year	
		with Ao	without Ao	with Ao	without Ao
芦 生 Ashiu	スギ林 (Cryptomeria japonica)	1398	965	381	263
	落葉広葉樹林 (Deciduous Broad-leaved)	1291	1202	352	328
	ドイツトウヒ林 (Picea excelsa)	1145	1102	312	301
	ミズナラ林 (Quercus crispula)	1291	1063	352	290
	スギーブナ混交林 (Cryptomeria japonica-Fagus crenata)	960	748	262	204
上 賀 茂 Kamigamo	ヒノキ林 (Chamaecyparis obtusa)	987	874	269	238
	アカマツ林 B (Pinus densiflora)	1357	918	370	250
	アカマツ林 C (P. densiflora)	1118	892	305	243

これらを炭素量におきかえ、ton/ha に換算すると、芦生では2.6~3.8ton/ha・year、上賀茂で2.7~3.7ton/ha・year となる。さらに、土壌中有機物の炭素率を準用して有機物量に換算すると、上記の値はほぼ4.5~6.5ton/ha・year の有機物に相当する。

芦生のスギ林、コナラ林、ブナ林での年間落葉量は3~4ton/ha⁹⁾であったが、この値は測定間隔が

長いこと、落枝量を除外していることのために、実際の林地への有機物供給量よりいくらか小さいであろう。

上賀茂のアカツ林では毎月、落葉落枝量を測定した。その結果と土壌呼吸量とを対比して示したものが第4表である。

第4表 上賀茂アカツ林にける土壌呼吸量と落葉落枝量の比較

Table 4. Quantitative relations between the soil respiration and litter fall of Pinus densiflora forests of Kamigamo University Forest.

Month	Stand B				Stand C			
	Litter fall g/m ² (a)	Soil respiration		Difference (a) - (b)	Litter fall g/m ² (a)	Soil respiration		Difference (a) - (b)
		CO ₂ g/m ²	organic matter g/m ² (b)			CO ₂ g/m ²	organic matter g/m ² (b)	
Jan.	36.4	41.8	19.7	16.7	35.6	45.1	21.2	14.4
Feb.	38.1	44.2	20.8	17.3	42.1	46.7	21.9	20.2
Mar.	32.9	63.4	29.8	3.1	29.5	61.6	29.0	0.5
Apr.	20.8	86.9	40.9	-20.1	16.8	78.4	36.9	-20.1
May	32.1	123.2	57.9	-25.8	35.0	102.2	48.0	-13.0
Jun.	27.7	156.2	73.4	-45.7	23.0	122.6	57.7	-34.7
Jul.	19.8	206.5	97.1	-77.3	15.4	151.6	71.3	-55.9
Aug.	14.9	228.4	107.4	-92.5	10.5	163.8	77.0	-66.5
Sep.	22.3	171.7	80.7	-58.4	15.2	131.8	62.0	-46.8
Oct.	37.9	112.5	52.9	-15.0	51.1	95.5	44.9	6.2
Nov.	51.1	70.2	33.0	18.1	48.5	66.5	31.3	17.2
Dec.	181.1	51.9	24.4	156.7	75.3	52.8	24.8	50.5
Total	515.1	1357	638.0	-122.9	398.0	1118	526	-128

$$\text{CO}_2 \text{ g/month} = \text{CO}_2 \text{ g/day} \times 30.5 \quad \text{organic matter} = \text{Cg} \times 1.724$$

落葉落枝量は1m²の方形枠を林分あたり7つずつ地表に設置して、月1回測定を行なったものである。

落葉落枝は秋から冬にかけて多く、夏季には少ないのに対して、土壌呼吸量は気温の高い夏季に多いため、およそ4月~10月の間は落葉落枝量より呼吸量の方が大きくなっている。土壌呼吸の主な部分が土壌有機物の分解によるものとすれば、夏季には土壌から有機物が失なわれていき、秋から冬にかけて回復されるという年周期の存在することを示している。

しかし、1年間の総計についてみると呼吸によって放出される量は落葉落枝量よりいくらか多くなっている。はじめにのべたように、土壌呼吸法によってとらえられたCO₂量は土壌中の有機物の分解以外に根の呼吸によるものなどを含んでいるうえ、落葉落枝量は年によってその量が相当変るといわれている。また土壌呼吸量も恐らく年によって変わるだろうから、もっと長期に亘る測定が望ましい。

ここで用いた方法の場合、CO₂発生量の回収率は Haber⁵⁾らによれば約70%であるという。前にもふれたように、土壌条件が局部的に異なると円筒のさしこみ方も場所によって完全に同じにそろえられないので、おそらく回収率も円筒ごとに多少の違いがおこることは止むをえないであろう。

また根の呼吸によるCO₂の放出が実測された土壌呼吸量のうちの程度まで含まれているかについて、Haber⁵⁾らは根のあるところはない所に比較して約1.3倍のCO₂放出があったとのべているが、この値を土壌条件や樹種の異なる林分にまで応用してよいという根拠はない。根の呼吸量の分離は技術

的にもかなり難かしい問題であると思われ、今後なお数多くの測定値をつみかさねていくことが必要であろう。

根の呼吸によるCO₂放出量が全量に対して無視しえないほどの量に達するものとすれば、土壤有機物量の収支にのみ注目して土壤呼吸を取扱う場合において、回収の精度をあげる一方で根の呼吸量の分離がどうしても必要となり、森林の土壤呼吸量の測定については今後検討すべき問題が多いといわねばならない。

文 献

- 1) Lundegårdh H. : Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben. Gustav Fisher, Jena. 1949.
- 2) Walter H. und W. Haber : Über die Intensität der Bodenatmung mit Bemerkung zu den Lundegårdhschen Werten. Ber. deut. Bot. Ges. Vol. 70, 275—282. 1957.
- 3) Romell L. G. : Mull and duff as biotic equilibria. Soil Sci. Vol. 34 161—188, 1932.
- 4) Lieth H. und R. Ouellette : Studies on the vegetation of the Gaspé Peninsula. II. The soil respiration of some plant communities. Canadian. J. Bot. Vol. 40, 1962.
- 5) Haber W. : Ökologische Untersuchung der Bodenatmung. Flora od. Allge. Bot. Zeit. Bd. 146, 109—157, 1958.
- 6) Bray J. R. and E. Gorham : Litter production in Forests of the World. Adv. Ecological Research. Vol. 2, 101—152, 1964.
- 7) 堤利夫, 岡林巖 : 林木落葉の分解に及ぼす温度の影響について, 生理・生態, Vol. 8, (2) 124—129, 1957.
- 8) 堤利夫, 菅誠, Choob Khemanark : タイ国森林土壤における物質量とその循環, 東南アジア研究, Vol. 4 (2), 327—366, 1966.
- 9) 堤利夫, 岡林巖, 四手井綱英 : 林木落葉の分解について (II) 京大演報, No. 33, 187—198, 1961.

Résumé

Since the studies on the soil respiration of forests in Japan are very few, it is very hard to get the sufficient knowledges in order to estimate the annual amount of carbon returned from soil to atmosphere.

In present experiment, soil respiration was estimated by alkali absorption method at eight different kinds forests; five of them are located in Kyoto University Forest at Ashiu (northern part of Kyoto prefecture) and three of them are located in Kyoto University Forest at Kamigamo (near Kyoto University).

The soil respiration increased exponentially with the increase of temperature (Fig. 2), and the trend could be expressed by the following formula; $\log Y = aT + b$ (Y ; CO₂ g/m²·day, T ; air temperature, °C, a and b ; constant).

The value of the constant "a" of almost of all investigated stands centered around 0.03 in spite of the diversity of site conditions (Table 1). There would be a tendency that the change of the rate of soil respiration depending upon temperature was similar in almost all of stands.

The values of the constant "b" were quite different for each stand. As there were no remarkable differences in the value of the constant "a" between stands, it could be concluded that the value of the constant "b" and the temperature were effective to the annual amount of carbon dioxide evolved from forest soils.

The range of the amount of carbon evolved from soils was 2.6—3.8 ton carbon/ha·year in eight investigated stands (Table 3).

When compared the soil respiration with litter fall in *Pinus densiflora* forests in Kamigamo,

the amount of litter fall were smaller than that of the soil respiration in summer, and the loss of soil organic matter would be recovered in autumn and winter by the larger amount of litter fall. (Table 4).