

森林土壌圏における分解呼吸の短期・長期変動

安宅 未央子^{1*}

Short-term and long-term variation in heterotrophic respiration in forest soil

Mioko Ataka^{1*}

概要

森林土壌圏における分解呼吸は多様な有機物からの CO₂ 放出の総和であるが、個々の有機物の分解呼吸特性に関するデータは限られている。環境変動にともなう分解呼吸の応答については森林炭素収支を正確に評価するためには、有機物ごとに異なる供給・分解プロセスを個別に定量し、理解することが必要である。分解呼吸は、短期的には時々刻々と変動する環境要因の影響をうけて、長期的には攪乱などによる過去の森林構造の変化の影響をうけて変動する。本総説では、主に落葉広葉樹二次林（森林総合研究所関西支所山城試験地）において観測された結果を通して、森林土壌圏における短期的・長期的な時間スケールで変動する分解呼吸について解説する。

1. はじめに

土壌圏は陸域生態系の中でもっとも大きな炭素プール（1500-2400 PgC yr⁻¹）であり、その炭素蓄積量は植物体の約 4 倍、大気中 CO₂ として存在する炭素の 2 倍以上に相当する¹⁾。土壌から放出される CO₂ 量（土壌呼吸量）は、1989 年から 2008 年にかけて毎年 0.1% ずつ増加しており、2008 年の土壌呼吸の陸域総計は約 98 PgC に達した²⁾。この総量は、人為起源の CO₂ 放出量（9.5PgC）の約 10 倍に相当する。そのため、地球温暖化に代表される環境変動の影響を受ける土壌呼吸は、その変動がわずかでも地球規模での大気 CO₂ 濃度に強く影響すると考えられる。

気候変動に対する土壌呼吸の応答評価のために、世界規模で土壌呼吸の観測は行われているものの、その「時間的・空間的なばらつき」によって、今なお統一的な見解が得られていない。その根本的な原因として、土壌呼吸は分解呼吸と根呼吸といった 2 つの異なるプロセスによって構成されていることが挙げられる³⁾。なかでも森林土壌圏における分解呼吸は、多様な有機物からの CO₂ 放出量の総量であるものの、根呼吸と対比してひとまとめに扱われることが多く、個々の分解呼吸特性に関するデータは不足している。

樹木は、光合成によって吸収した炭素をためこむ一方で、役目を終えた樹体の一部は枯死し林床面へと脱落する（図 1）。土壌表層には落葉や枯死木など、土壌中には枯死木や菌糸などといった多様な有機物が供給され、微生物による分解作用を受け CO₂ を放出（分解呼吸）する。これらの分解に供される多様な枯死有機物は、枯死・脱落するタイミングが異なるうえ、それぞれに異なる特性（化学性・物理性）を持っている。そのため、個々の有機物の分解呼吸は、時々刻々と短期的に変化する温度や

2019 年 7 月 1 日受理.

¹〒611-0011 宇治市五ヶ庄 京都大学生存圏研究所 生存圏学際萌芽研究センター.

* E-mail: teshimamioko@yahoo.co.jp

水分といった環境要因の影響をうけて異なる応答を示す。また、根渗出物のように速やかに分解されるものや、枯死木のように分解に数十年以上を要するものなど有機物によって分解に要する時間が異なる。そのため攪乱などによる枯死木の大量枯死が発生した場合は、過去の履歴が長期間にわたり現在の分解呼吸に影響する。分解呼吸の変動特性を理解するためには、有機物ごとに異なる短期的・長期的な時間スケールで変動する分解呼吸プロセスを個別に定量評価する必要がある。

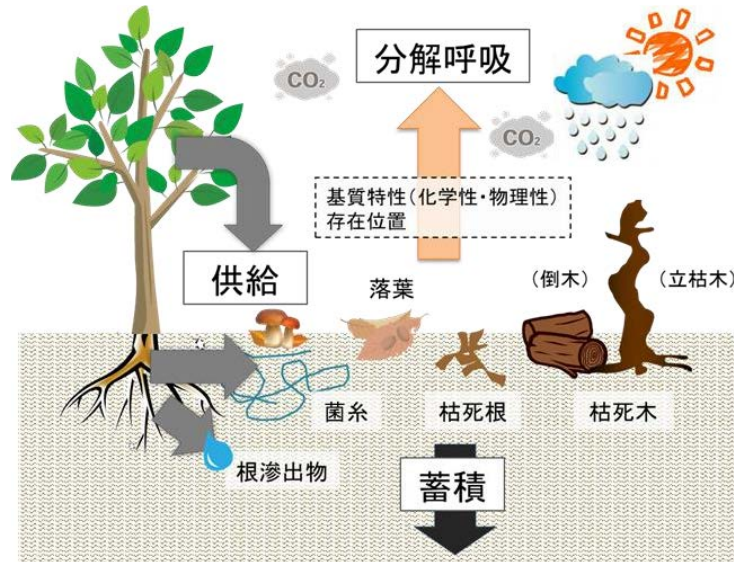


図1：森林土壌圏に供給される多様な有機物

2. 分解呼吸の規定要因である環境因子

温度や水分といった環境因子は、生物的・非生物的プロセスを介し、分解呼吸の動態に強く影響する。温度は、生物活動である呼吸に関わる様々な酵素の活性に影響する。そのため分解呼吸は、温度に対して指数関数的に増加し、最適温度をこえると減少する⁴⁾。その最適温度は土壌ごとの微生物群集によって異なり、例えば Liu, et al.⁵⁾ の報告では、25 地点の冷温帯～熱帯土壌で観測された最適温度は緯度とともに増加する（平均最適温度は 42.4 度）。

水分に対する分解呼吸の応答は、直接的には微生物の生理的プロセスによるものであるが、間接的には土壌孔隙内での酸素や基質の拡散といった物理的プロセスの影響を受ける⁶⁾。図 2-A で示すように、乾燥下において土壌孔隙内の水分が減少すると、微生物の基質へのアクセスが制限され、その結果分解呼吸は減少する⁷⁾。一方で図 2-C で示すように、湿潤下において土壌孔隙が水で満たされることでガス拡散が制限されると好気性生物の代謝活性が低下し、その結果分解呼吸は減少する⁸⁾。そのバランスが最適である場合に、分解呼吸は最大値を示す（図 2-B）。自然環境下では、土壌や枯死有機物は降雨イベントごとに湿潤・乾燥を繰り返し、それに従って分解呼吸は変動する。そのため長期間の積算分解呼吸量は、湿潤－乾燥サイクルの頻度に影響を受ける^{9,10)}。

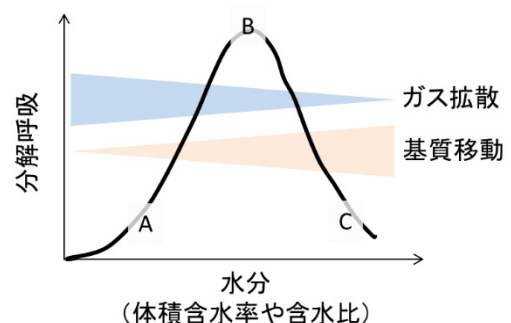


図2：物理的プロセスを介した分解呼吸の水分応答 (Moyano et al., 2013 から抜粋・改変)

3. 分解呼吸の観測とその短期的な時間スケールでの変動

これまで分解研究においては、主にリターバック法を用いた分解速度の評価が行われてきた。リターバック法は、規定量のサンプルを封入したメッシュバッグを林床面に設置し、ある一定期間（数ヶ月～年単位）の重量減少量から分解速度を算出する方法である。長期平均から算出される分解速度は、その規定要因として相対的に長い時間スケールで変化する化学組成や気候因子（年平均気温・降水量）と関連付けられる場合が多い。リターバック法の特徴としては、測定される重量減少量は、分解呼吸量の他に溶脱量や細片化による脱落量も含まれるため、分解量としては過大に評価されること、リターバッグ内の水分環境が自然環境と異なることなどが挙げられる。

一方で、微生物を主体とする分解呼吸は、主に温度や水分といった環境の変化に応じて刻々と変動する。近年での CO_2 放出速度の測定では、二酸化炭素濃度を測定できる赤外線ガスアナライザーとチャンバー（測定容器）を組み合わせた観測が主流となってきた。例えば閉鎖式チャンバー法では、チャンバーに測定対象物を入れる、もしくはかぶせると、チャンバー内の CO_2 濃度が増加する（図 3、4-a）。その時間あたりの CO_2 濃度の増加分から分解呼吸速度が算出される。現場観測では、観測時の環境場の影響をうけたサンプルの分解呼吸速度を観測することができる。チャンバーの開閉やガスラインの切り替えを制御できるシステムを併用すれば、分解呼吸速度を連続的に測定することも可能である（図 4-b）。環境因子の観測と併行して分解呼吸速度の日周変化・降雨応答性・季節変化を観測することで、分解呼吸の環境応答性を定量的に評価することができる。



図 3：静的閉鎖式チャンバー法による落葉の分解呼吸速度の測定風景

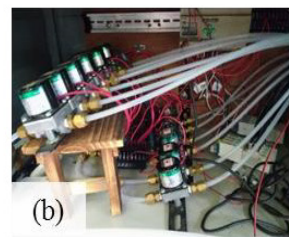
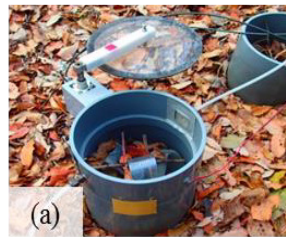


図 4：動的閉鎖式チャンバー法による分解呼吸速度の連続測定風景
(a) 土壌に設置した開閉式自動チャンバー
(b) チャンバーのガスラインを切り替えるための電磁弁

暖温帯林である山城試験地（京都府木津川市）では、森林の特徴である多様な枯死有機物に着目した分解呼吸速度の観測を行ってきた。温暖な気候下での分解呼吸速度は、個々の有機物の物理特性や存在する場所の環境場（特に水分）の影響をうけて変動する。例えば、土壌表層に位置する落葉層は、日射や降雨の影響を直接受けるので、降雨後数日で乾燥する（図 5）。その落葉層の早い湿潤－乾燥サイクルに追従して、落葉層の分解呼吸速度は降雨時にピークを示し、その後の乾燥によって数日でゼロに近い値を示す。そのため、土壌呼吸に対する落葉層の分解呼吸速度の寄与率は、乾燥時にはゼロ付近に、降雨時には 51% に達するケースもある¹⁰⁾。一方、相対的に密度の大きい枯死木の分解呼吸速度は、降雨後数日間は減少し、その後含水比の減少とともに緩やかに増加・減少するといった変動を示す¹¹⁾。そのため、自然条件下における枯死木は、長期的な無降雨日が続かない限り湿潤な水分環境が保持されるので、常に CO_2 ソースとして機能する。

分解呼吸は有機物から放出されるすべての CO_2 放出量として定義さ

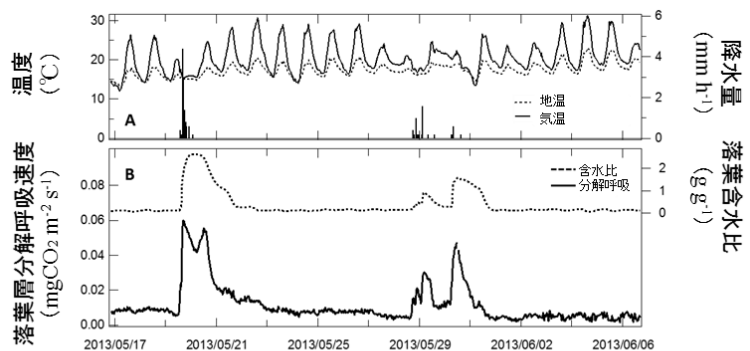


図 5：連続測定された環境因子と落葉層分解呼吸速度の時間変動

れうるが、測定手法上の制限によって、枯死木や根圏滲出物などのコンパートメントは分解呼吸量として考慮されていない場合が多い^{12,13)}。枯死木に関しては、不均一に分布し、また発生の時間分布も一様ではないことから、測定地点として除外される場合が多い。また、根圏滲出物に関しては、その量や変化を定量する手法自体が発展途上である上、プライミング効果（根圏まわりの有機物分解を促進）に関する情報も限られている。分解呼吸量の正確な推定さらには「土壌呼吸のばらつき」を正しく理解をするためには、個別の有機物の分解呼吸プロセスに特徴的なトレンドを抽出し定量的に評価する必要がある。

4. 長期的な時間スケールにおける分解呼吸の変動

森林生態系においては、これまで光合成により炭素を吸収していた樹木が枯死し、分解系にまわり炭素を放出する有機物に転化するといった現象は常に発生している。しかし、虫害や火災、台風といった攪乱影響により、一度に大量の樹木が枯死した場合、分解呼吸量は大幅に増加する。一方で、樹木の現存量は大幅に減少するため、分解呼吸と NPP（純一次生産量）の収支によっては森林の NEP（正味の CO₂ 吸収量）はマイナスになる場合もある^{13,14)}。

攪乱によって、分解期間の異なる多様な有機物が土壌へと供給され、分解される。特に数十年単位かけて分解する枯死木は長期間にわたり CO₂ 放出源となるため、現在の分解呼吸量は過去の攪乱履歴の影響を受ける。例えば、山城試験地（現在は落葉広葉樹林）では、当時アカマツが優占する森林であったが 1970 年代にマツノザイセンチュウという線虫による伝染病が原因となり、アカマツの大量枯死が発生した。この虫害による攪乱影響は 2000 年代に入っても残っており、2003 年に観測された枯死木現存量（9.3 tC ha⁻¹ yr⁻¹）のうちアカマツの枯死木現存量は 73% を占めていた¹⁵⁾。そのため 30 年以上前に枯死したアカマツの分解呼吸量（約 0.4 tC ha⁻¹ yr⁻¹）は、2003 年時点での全体の枯死木分解呼吸量の約 9 割を占めていた。現在ではコナラが優占する広葉樹林へと姿をかえたが、再びカシノナガキクイムシという甲虫による伝染病によって主に大径木の枯死が発生し、ギャップが散在している。このように一時的ではあるが有機物の供給・分解呼吸パターンに大きく影響する攪乱は、その規模や頻度によって分解呼吸量の大きさや攪乱後の分解呼吸量の時間変動に影響を与える¹³⁾。分解呼吸量ひいては森林の炭素収支を評価するためには、一時的であるが大規模なイベントである攪乱影響を含めた森林構造の変化を長期的かつ広域的に観測する必要がある。

5. おわりに

森林土壌圏の分解呼吸は、短期的・長期的な時間スケールで不均一に分布する多様な有機物の CO₂ 放出の総和である。森林炭素収支研究では、気象観測タワーでの CO₂ フラックス観測による短期的な観測をベースにした森林-大気の CO₂ 交換量（≡森林の正味の吸収量）の観測とその変動特性評価が行われている。分解系の機能に起因する CO₂ フラックスは、環境に応答し刻々と変動すると同時に、攪乱イベントなどの過去の履歴に依存し変動する。森林炭素収支における分解呼吸の寄与を解明するためには、多様な有機物の分解呼吸の環境応答性の定量評価に加え、攪乱などの大規模イベントによる森林構造の変化を含めた有機物の供給パターンを長期的かつ広域的に観測し、森林の炭素収支評価に反映させていくことが重要である。

参考文献

- 1) IPCC, 2013: Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Stocker, T.F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex and P.M. Midgley (eds.)]. Cambridge University Press,

- Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 1535 pp.
- 2) Bond-Lamberty, B. & Thomson, A. A global database of soil respiration data. *Biogeosciences* **7**, 1915-1926, doi:10.5194/bg-7-1915-2010 (2010).
 - 3) Hanson, P., Edwards, N., Garten, C. T. & Andrews, J. Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: a review of methods and observations. *Biogeochemistry* **48**, 115-146 (2000).
 - 4) Kirschbaum, M. U. F. The temperature dependence of organic-matter decomposition—still a topic of debate. *Soil Biol. Biochem.* **38**, 2510-2518, doi:10.1016/j.soilbio.2006.01.030 (2006).
 - 5) Liu, Y. *et al.* The optimum temperature of soil microbial respiration: Patterns and controls. *Soil Biol. Biochem.* **121**, 35-42 (2018).
 - 6) Moyano, F. E., Manzoni, S. & Chenu, C. Responses of soil heterotrophic respiration to moisture availability: An exploration of processes and models. *Soil Biol. Biochem.* **59**, 72-85, doi:10.1016/j.soilbio.2013.01.002 (2013).
 - 7) Schjønning, P., Thomsen, I. K., Moldrup, P. & Christensen, B. T. Linking soil microbial activity to water-and air-phase contents and diffusivities. *Soil Sci. Soc. Am. J.* **67**, 156-165 (2003).
 - 8) Bunnell, F., Tait, D., Flanagan, P. & Van Clever, K. Microbial respiration and substrate weight loss—I: A general model of the influences of abiotic variables. *Soil Biol. Biochem.* **9**, 33-40 (1977).
 - 9) Fierer, N. & Schimel, J. P. Effects of drying–rewetting frequency on soil carbon and nitrogen transformations. *Soil Biol. Biochem.* **34**, 777-787 (2002).
 - 10) Ataka, M. *et al.* In situ CO₂ efflux from leaf litter layer showed large temporal variation induced by rapid wetting and drying cycle. *Plos One* **9**, e108404, doi:ARTN e108404 10.1371/journal.pone.0108404 (2014).
 - 11) Jomura, M., Kominami, Y. & Ataka, M. Differences between coarse woody debris and leaf litter in the response of heterotrophic respiration to rainfall events. *J Forest Res-Jpn* **17**, 305-311, doi:10.1007/s10310-011-0320-3 (2012).
 - 12) Kuzyakov, Y. & Larionova, A. A. 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 (2005).
 - 13) Harmon, M. E., Bond-Lamberty, B., Tang, J. & Vargas, R. Heterotrophic respiration in disturbed forests: A review with examples from North America. *Journal of Geophysical Research* **116**, doi:10.1029/2010jg001495 (2011).
 - 14) Bond - Lamberty, B., Wang, C. & Gower, S. T. Net primary production and net ecosystem production of a boreal black spruce wildfire chronosequence. *Global Change Biol.* **10**, 473-487 (2004).
 - 15) Kominami, Y. *et al.* Biometric and eddy-covariance-based estimates of carbon balance for a warm-temperate mixed forest in Japan. *Agric. For. Meteorol.* **148**, 723-737, doi:10.1016/j.agrformet.2008.01.017 (2008).

著者プロフィール



安宅 未央子 (Mioko Ataka)

＜略歴＞ 2009 年神戸大学農学部植物資源学科卒業／2015 年京都大学大学院農学研究科博士後期課程修了（農学博士）／同年同大学農学研究科ポスドク／2016 年森林総合研究所・日本学術振興会特別研究員／2018 年京都大学特定助教／2019 年京都大学生存圏研究所学際萌芽研究センターミッション専攻研究員、現在に至る。＜研究テーマと抱負＞地上部－地下部生態系の実態を内包した土壌圏炭素動態の解明 ＜趣味＞家庭菜園（最近、にんにくを収穫しました。）