HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	森林生態系の純一次生産量の測定手法
Author(s)	大塚, 俊之
Description	2章 個体・環境の測定 2. 個体から群落スケールのCO2ガス交換 b. 群落の物質生産 b-3
Relation	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
Citation	低温科学, 67, 119-127
Issue Date	2009-03-31
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/39109
Type	departmental bulletin paper
File Information	67-020.pdf

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

2．個体から群落スケールの CO_2 ガス交換
b．群落の物質生産
b-3．森林生態系の純一次生産量の測定手法

大塚　俊之[1)]

森林生態系において，植物の成長と枯死を野外でどのように定量的に測定するのか，また渦相関法によるタワーフラックス観測との連携を視野に入れて，生態学的な方法にどのような問題点があるのかについて整理した．

Measuring Net Primary Production in Forest Ecosystems

Toshiyuki Ohtsuka

Net primary production (NPP) is defined as the total new organic matter produced during a specified interval. I examine how forest NPP can be estimated based on field measurements, and how field NPP measurements can be used to complement eddy covariance based studies of whole-forest CO_2 flux.

目次

2.b-3.1　はじめに
2.b-3.2　野外での純一次生産量の推定
2.b-3.2.1　地上部の NPP*
2.b-3.2.1.1　地上部の林分増加量
2.b-3.2.1.2　地上部の損失量
2.b-3.2.1.2.1　リターフォール
2.b-3.2.1.2.2　その他の損失量
2.b-3.2.2　地下部の NPP*
2.b-3.2.2.1　太根の純生産量
2.b-3.2.2.2　細根の純生産量
2.b-3.2.2.3　地下部でのその他の損失量
2.b-3.2.3　非構造的炭水化物の蓄積
2.b-3.3　NPP と森林全体のフラックス測定とのリンク
引用文献

2.b-3.1　はじめに

IPCC の第三次報告書によると[1)]，地球全体の陸上生態系の炭素シンクとしての機能は，1980 年代（0.2 PgC yr^{-1} の吸収）に比べて 1990 年代（1.4 PgC yr^{-1} の吸収）に入って大幅に増大した．これは主に気候変動にその要因があると考えられており[2)]，気候変動に伴って陸上生態系の生態系純生産量（Net ecosystem production：NEP）がどのように変化するかを理解することは，地球規模での炭素循環に対する陸上生態系の役割を知る上で非常に重要である．

1）岐阜大学流域圏科学研究センター

陸上生態系の炭素吸収は生産者の光合成の結果であり，葉や植物体の正味の光合成量を土地面積あたりで表す場合には，これを純一次生産（Net primary production：NPP）と呼ぶ．1960 年代から 70 年代の初めにかけて，陸上生態系だけでなく，海洋・湖沼などの地球上の様々な場所で NPP の測定に対して強い関心が持たれ，その定量化が行われた[3)]．これは「人類の福祉と生産力の生物学的基礎」をその総括的な研究課題とする国際生物学事業計画（略称 IBP）の実施と密接に関係していた．日本でもこの時代に，様々な陸上生態系の物質生産に関する膨大なデータの蓄積がある[4)]．その後やや下火になった物質生産の研究は，1990 年に IPCC 第一次報告書[5)] が提出されてから，再びその重要性を増してきた．この報告書では化石燃料の使用によって大気中に放出される CO_2 の約 30％が行方不明とされた．このミッシング・シンクの探索のために，微気象学的な渦相関法に基づく，陸上生態系と大気の CO_2 交換量（Net ecosystem exchange：NEE）ついての研究（2.b-4. 参照）が 1990 年代に入ってから爆発的に発展した[6,7)]．陸上生態系の中でも草原生態系は，一般的に一年以内にすべての地上部が枯死する，放牧を含む消費者による被食量が大きいなど，森林生態系とは大きく異なった特徴を持つ[8)]．そのため，本稿では森林生態系の NPP の測定手法について取り扱う．特に森林生態系において，植物の成長と枯死を野外でどのように定量的に測定するのか，また渦相関法によるタワーフラックス観測との連携を視野に入れて，生態学的な手法にどのような問題点があるかについて整

理する．

2.b-3.2　野外での純一次生産量の推定

純一次生産（NPP）とは，単位面積当たりの真の光合成速度の総量（総生産，Gross primary production：GPP）から呼吸速度を差し引いたものである．しかしながら，森林生態系において野外で両者を測定し，この差異から NPP を求めることは現段階では不可能である．野外で森林の GPP を直接的に求めることは難しく，また生産者の呼吸量の生態系レベルでの総量を求めることにもいまだに相当の不確実性がある．このため野外で測定する場合には，「ある特定の期間内に新たに生産された有機物の総量」と NPP を定義する．この NPP の構成要素を概念的に整理することは比較的簡単である（図 1a）[9]．しかしながら，実際には測定期間内にそれぞれのプールからの移動（被植，分解，死亡，転流など）があるため，ある期間内に生産された有機物量をすべての構成要素において直接的に測定することは不可能である．このため NPP の野外での実際の推定は，様々な仮定をおいた上で，構成要素のうちのいくつかの測定に基づいたものとなる．Clark et al.[9] は，NPP（期間内に生産されたすべての有機物）の真値に対して，野外での測定に基づく操作上の推定値を NPP* として定義した（図 1b）．NPP* はある期間内における，図 1b に含まれるすべての構成要素の合計であり，基本的には以下の二つからなる．

1）生きた植物によって，ある期間の終わりに保持されている新しい有機物の総量
2）同じ期間にその植物によって生産されて失われた有機物の総量

NPP* の精度（どこまで NPP に近づけるか）は，どれだけの構成要素をどれだけの精度で測定できるかにかかっているが，森林生態系ですべての構成要素を野外で測定することは，現状ではほぼ不可能である．図 1b の構成要素の中で，地上部のバイオマス純増加量とリターフォールの二つの要素を測定することが一般的には一番多く，両者の和が地上部 NPP（ANPP）とみなされる．地下部の NPP は無視されるか，地上部との理論的な比率から計算される場合が多いが，実際には非常に大きな値であり，その推定は NPP* の精度に大きく影響する．NPP* のすべての構成要素（特に地下部の要素）に対して，正確な推定のための実際的あるいは理論的な挑戦が現在でも続いており，今現在行われている方法について具体的な調査例を紹介しながら解説する．

2.b-3.2.1　地上部の NPP*

2.b-3.2.1.1　地上部の林分増加量

地上部の林分増加量は，永久方形区を用いてある間隔

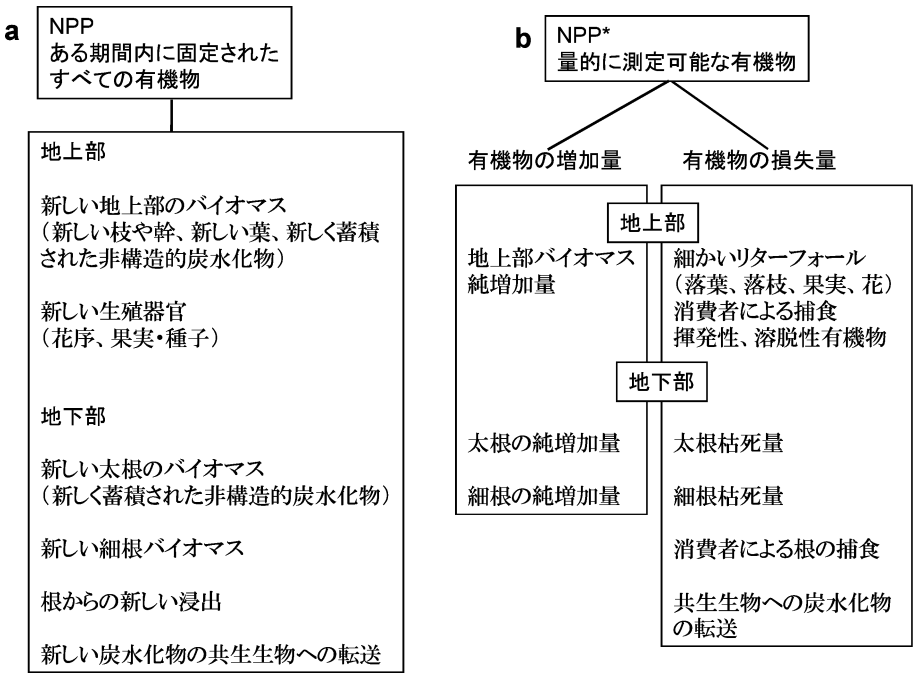


図 1：Clark et al.[9] によって定義された，森林生態系における NPP（a，期間内に生産されたすべての有機物）と，野外での測定に基づく操作上の推定値である NPP*（b）の構成要素．NPP* はある期間内におけるすべての構成要素の合計であり，生きた植物によって，ある期間の終わりに保持されている新しい有機物の総量と，同じ期間にその植物によって生産されて失われた有機物の総量の二つの部分からなる．Clark et al[9] から改訂．

(通常は1年以上)をおいて森林のバイオマスを2回以上推定することによって評価することになる．年輪が形成される温帯や亜寒帯の森林生態系では，樹幹解析や年輪解析などによって複数のサンプル木の過去の成長を推定して，1回の毎木調査から林分全体の地上部バイオマスの増加量を推定する方法も従来用いられてきた（木村に詳しい）[10]．Ohtsuka et al.[11]は，岐阜大学・流域圏科学研究センターのカンバとミズナラを中心とする冷温帯落葉広葉樹林（高山サイト）において，地上部の林分増加量を評価する方法を比較検討した．高山サイトでは複数の種が優占しており，少数のサンプル木では種特異的な成長パターンを評価できないこと，1回の調査では過去の枯死木を評価できないことなどの理由から樹幹解析や年輪解析の方法は，自然の二次林では適さないことを報告している．後述するように生態系のNEPを評価するための森林全体のフラックス測定との連携を考えた場合には，温帯の森林でも永久方形区を用いて生残と成長の調査を継続的に行なうことが不可欠である．

森林内に永久方形区を設置して全個体（幹）についての毎木調査を行なった場合，森林全体の地上部バイオマスは，胸高直径（DBH）と樹木の乾燥重量との相対成長関係式から推定することになる．サイト特異的な相対成長式をつくることはバイオマスの推定において最も重要なプロセスの一つである．高山サイトでは，方形区周辺から24本のサンプル木を伐採して相対成長関係式を作成した(図2)．この調査では24本のうち，7本については地下部の主要な太根も掘り出して乾燥重量を求め，DBHと太根のバイオマスの相対成長関係式も求めている．これは後述する太根のNPPの推定に用いることが出来る．

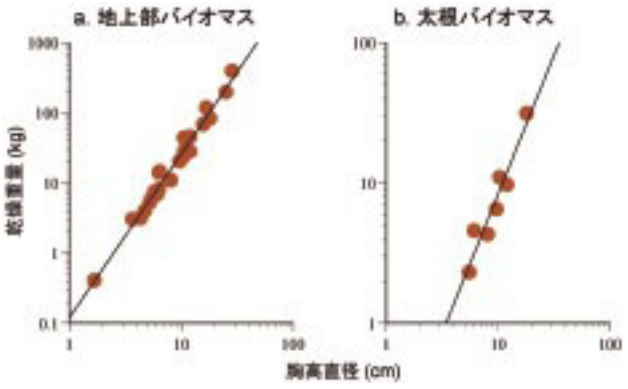


図2：高山サイトによる，サンプル木の胸高直径(DBH，cm)と乾燥重量（kg）との間の相対成長関係．この調査では毎木調査のための永久方形区周辺から24本のサンプル木を伐採して，胸高直径と地上部幹枝バイオマス(葉のバイオマスは含まれていない）との相対成長関係を求めた（a)．また24本のうち，7本については地下部の主要な太根も掘り出して，DBHと太根のバイオマスの相対成長関係式も求めた（b)．

$$\log W_a = 2.334 \log D - 0.946 \quad (r^2 = 0.98,\ n = 24) \quad (1)$$

$$\log W_r = 1.977 \log D - 1.074 \quad (r^2 = 0.92,\ n = 7) \quad (2)$$

W_a：地上部乾燥重量(kg葉を除く)，W_r：太根の乾燥重量（kg)，D：胸高直径（cm)

最大直径に相当するような大径木をサンプリングすることはバイオマス推定において非常に重要であるが，現実的にはこのようなサンプルの処理は極端に労力がかかる．なお図2の地上部バイオマスには葉の重さは含まれていないことに注意する必要がある．落葉樹林では，必ず葉の量を除いた相対成長関係式を用いてバイオマスを推定する．なぜなら，後述するようにリタートラップによる枯死・脱落量と地上部バイオマスの増加量とで，葉の生産量を2回加えてしまう可能性があるからである．

永久方形区内のすべての樹木の直径を，ある期間をおいて2回以上測定すれば，林分増加量の推定が可能となる．ただし，稚樹等を含めてすべての個体を調査することは労力がかかるので，直径成長を測定する最小サイズを設定することが多い．最小の直径サイズは，そのサイトの樹木の密度やサイズクラスなどの群落構造に依存するが，高山サイトではDBH≧5 cmの成長を測定している．この森林では，樹高が1.3 m以上で直径が5 cm以下の幹数密度は方形区全体の25%以上を占めるが，年間の地上部の林分増加量としての寄与は5％以下であった[11]．また，実際の樹木の成長は年に数mm程度であり(図3)[12]，直径の測定には最新の注意が必要である．野外の測定では枯死していない個体でも直径成長がマイナスになる場合がある．樹勢の弱った個体では，実際に直径が減少する場合もあるが，測定位置や測定者の癖などにも注意する必要があるだろう．少なくとも，測定場所の幹周囲をペンキ等で丁寧にマーキングした上で，適切な測定時期を選定すること，また測定誤差を少なくするために金属製でなるべく幅の狭いメジャーを使うほうが良い．

永久方形区を用いた毎木調査と，相対成長関係式を用いた地上部の林分増加量の推定には二つのアプローチがある(図4)[9]．樹木の枯死と新規加入(期間内に成長して最小直径に到達する個体）についての扱いが異なっているが，二つのアプローチは基本的に同じものである．アプローチ1ではすべての個体の生残と成長を追っており，それぞれの個体の測定期間の最初（t_1）と最後（t_2）のバイオマス推定値の差によって各個体の成長を計算する．これは期間内に生存していた，すべての個体の成長量の合計である．期間内に死亡する個体がある場合，そ

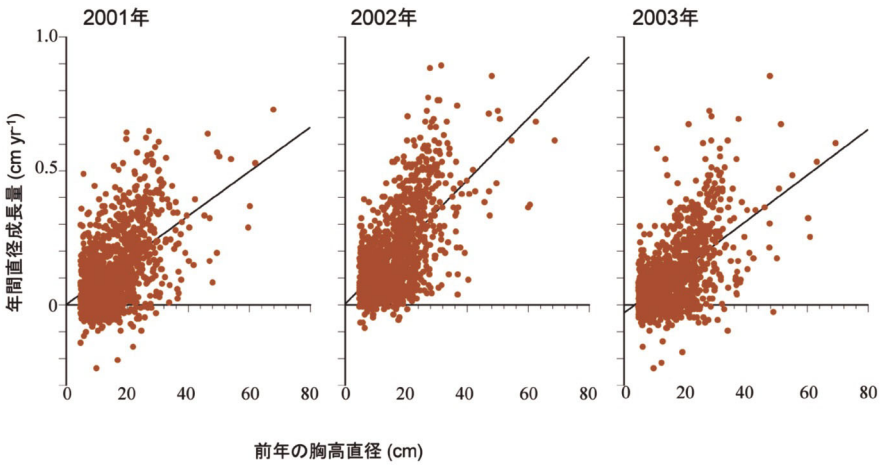
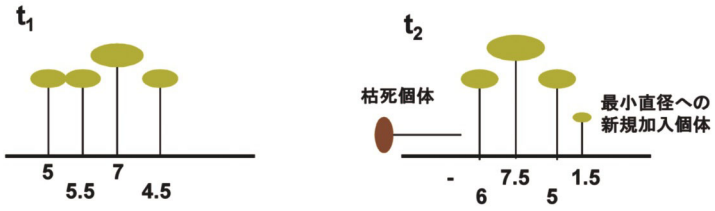


図 3：高山サイトでの永久方形区内における DBH 5 cm 以上のすべての幹の成長調査の例．2001 年から 2003 年までの 3 年間の調査を，前年の DBH（cm）と一年間の直径成長量（cm yr^{-1}）の相関として示している．



アプローチ1：
林分増加量 = (Σ生存個体の成長量) + (新規加入個体の増加量)
= ((6 - 5.5) + (7.5 - 7) + (5 - 4.5)) + (1.5 – 1)
= (0.5 + 0.5 + 0.5) + (0.5) = 2.0

アプローチ2：
林分増加量 = (t_2バイオマス – t_1バイオマス) + (Σ調査期間内の枯死個体のネクロマス)
- (最小サイズ個体のバイオマス × 新規加入個体数)
= ((6 + 7.5 + 5 + 1.5) - (5 + 5.5 + 7 + 4.5)) + (5) – (1)
= (20 – 22) + (5) - (1) = 2.0

図 4：永久方形区を用いた 2 回以上の調査による，地上部の林分増加量を計算するための二つの方法．アプローチ 1 は生きているすべての個体の追跡に基づいている．アプローチ 2 はそれぞれの調査期間でのバイオマス測定に基づいているが，期間内に死亡した個体と，最小サイズに加入してきた個体の調査が必要である．Clark et al[9] から改訂．

の個体は期間内の増分は 0 とみなし増加量の計算には入れていない．また新規加入の評価も必要である．新規加入個体の調査期間前のバイオマスは最小サイズ（例えば DBH＝5 cm）の樹木バイオマスと等しいとみなし，それと期間後のバイオマスとの差異を成長量とみなして，全個体の成長量の合計に加える．

アプローチ 2 では，各個体の成長を追うのではなく，期間の最後（t_2）のバイオマスから期間の最初（t_1）のバイオマスを差し引き，樹木の枯死と新規加入による補正を行う．枯死の補正は，期間中に死んだ個体のネクロマスを期間の最初のバイオマスと等しいと仮定し，バイオマスの純変化に足してやる．さらに新規加入の補正のために，新規加入の個体数と最小直径の個体バイオマスをかけて，これをバイオマス増分から減じることになる．

アプローチ 2 は 10 年以上たって方形区を再調査するような，調査間隔が長い場合に良く用いられる．しかし，調査期間が長いと期間内の枯死個体の評価が難しく，特に大径木個体が死んだ場合には期間内の成長量が考慮できないのでバイオマス増分は過小評価となる．

2.b-3.2.1.2　地上部の損失量

植物に新しいバイオマスが蓄積するのに加えて，期間内に生産された有機物の一部は枯れたり食べられたりして失われていく．このような損失には葉や花，実，生物起源の揮発性有機物，根から浸出する有機物など様々なものがある．地上部の NPP* の推定にはこれらの損失分の評価が必要である．

2.b-3.2.1.2.1　リターフォール

植物器官の一部（葉や花，小枝など）は寿命が短いの

で，調査期間内に生産されたものが，調査終了までの間に枯死したり脱落したりすることがある．このような枯死・脱落した植物器官はリターフォールと呼ばれ，一般的にリタートラップ法を用いて野外で測定される．リタートラップとは，面積が 1 m² 程度のネット状のカゴを方形区内に複数個設置し，主に林冠から落ちてくる細かなリターフォールをサンプリングするものである．リタートラップ内に溜まったリターは，通常月に 1 度回収して器官ごとに分けた後，乾燥重量を測定する．

リタートラップを使って推定すべきものは，測定期間内に作られた有機物の枯死・脱落量であるが，実際にはその推定は難しい．完全な落葉樹林の場合には，調査期間を一年間とすれば，期間内に新しく生産された葉は測定期間中に必ず枯れ落ちるので，リタートラップにより得られた葉の損失量は年間の葉の生産量と等しい．一方で常緑樹の場合には，リタートラップによる年間の葉の枯死・脱落量は測定期間とそれ以前の生産を含んでいるが，両者を区別することは現実的には難しい．測定期間前と測定期間後の生きている樹木の葉量の差異は，測定期間中における新しい葉の生産と，新しい葉と古い葉の損失の結果である．従って，葉の量が定常状態であると仮定したマスバランスによって，年間の枯死・脱落量をそのまま NPP* に含める場合が多い．

一方で，枝などの木質リターの扱いも難しい．一般的には，木質リターは測定期間以前の生産物である場合が多いので，リタートラップからは除くべきである．しかし，かなりの木質リターが測定期間内に脱落し，相対成長関係式がそのような脱落を含んだ代表的なサンプル木で作成されているとすれば，このような脱落量を測定期間後のバイオマスに加えないと成長量が過小評価になる．この場合，比較的大きな枝の脱落量は空間的に非常に不均一である場合が多いので，リタートラップ法だけでは精度良い推定は難しい．そこで，方形区内に数 m 四方程度の面積をいくつか区切り，いったんきれいに枝を取り払った後に，そこに新しく落ちてきた枝をきれいに回収する方法（枝トラップ法）が併用される．このような枝の枯死・脱落は，空間的な不均質性だけでなく年変動も大きいので，野外では 5 －10 年程度の平均値を補正値として用いるべきである．

図 5 はアカマツ林でのリタートラップによる細かなリターフォール量 (a) と，枝トラップによる木質リター量 (b) を示したものである．アカマツは常緑樹であるが，落葉期は秋にあって，ほとんどの葉が 10 月に落葉する．また雪の影響などで冬の間に小枝や樹皮などの多くの木質リターが落ちることがわかっており，冬季の間のリター量も無視できない．また，枯死・脱落量の推定精度はリタートラップ間の分散が大きい場合には，リタートラップの数にも大きく影響を受ける．リタートラップの数の問題を評価した研究は少ないが，理想的には分散の定量的評価のための予備調査を基にして，そのサイトで必要なトラップ数を決定する必要があるだろう．ただし閉鎖した林分内では 6 － 7 個以上あれば十分という意見もある[13]．また枝トラップの小区画の合計面積は，少なくとも調査林分の面積の 10％を超えることが望ましいとされる[10]．

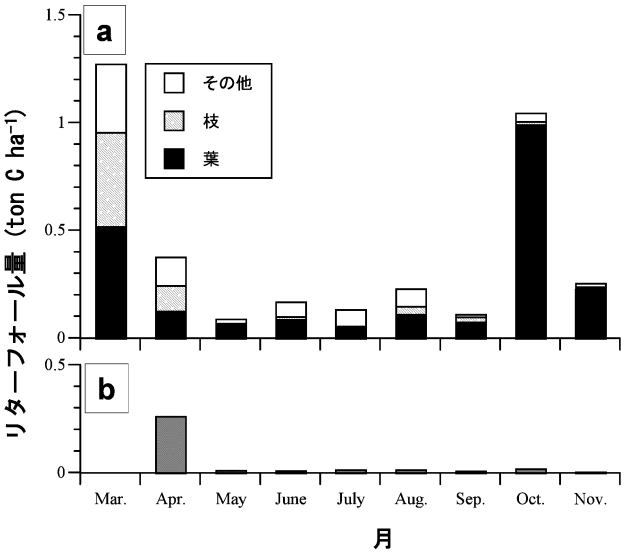


図 5：リタートラップ法による細かなリター（a）と，林床に設置した枝トラップ法による木質リター（b）の 1 年間の枯死・脱落量を示す．両者共に基本的に月に一度回収しているが，積雪の影響によりリタートラップでは 12 月～ 3 月までの 4 ヶ月分を，枝トラップでは 12 月～ 4 月までの 5 ヶ月分をまとめて回収している．

2.b-3.2.1.2.2　その他の損失

地上部の生産量は消費者によってかなりの損失を被る場合があるが，森林生態系の NPP* の推定において，消費者による被食量を考慮したものは比較的少ない．これは，健全な森林では消費者による捕食は比較的小さいと考えられているからである[14,15]．しかし，調査が長期的になると昆虫の大発生などが起こる場合があり，今後検討していかなければならない課題である．生物起源の揮発性有機物や地上部の植物体からの溶脱を NPP* に組み込んでいる研究はさらに少ない．これらについては，野外での定量的な測定手法についてはほとんど検討されていない．

2.b-3.2.2　地下部の NPP*

森林における地下部の NPP* は手法的な難しさのために，いまだに残された課題が非常に多く，その理解が

進んでいない．図 1b にあるように，地下部の NPP* はいくつかの構成要素からなるが，現状では便宜的に樹木の根を太根と細根に区別する必要がある．両者は生物学的な活性が異なり，特に根の成長と枯死によって起こるターンオーバータイムも大きく異なるからである．ただし，細根の定義は直径 2 mm 以下，5 mm 以下など，対象とする林分の組成や研究手法などによって異なる[16]．

2.b-3.2.2.1　太根の純生産量

仕事量としては非常に大変だが，サンプル木の太根を掘り出すことによって，樹木の胸高直径と太根の乾燥重量は相対成長関係式で示せる場合が多い（図 2b）．この相対成長関係式を用いれば，永久方形区を用いた 2 回以上の毎木調査による成長と生残の調査によって，地上部バイオマスのアプローチと同様に太根の NPP（枯死量と純増加量）を推定することが出来る．

Clark et al.[9] は，この方法の問題点として，一般的に太根に分類される根の中でも比較的細い根（2 −10 mm 程度の根）の生産量が，相対成長関係式では評価されない点を述べている．相対成長式を作るための根のサンプリングは重機などを用いて行う場合も多く，不完全なサンプリングや物理的な破壊によって 2 −10 mm 程度の根は失われて，太根の乾燥重量には含まれないからである．

2.b-3.2.2.2　細根の純生産量

細根 NPP の測定のためには，NPP* の他の構成要素と同様に，測定期間内の細根の純増加量と，期間内の枯死量を評価する必要がある．生態系レベルでの細根 NPP は，野外での森林 NPP* の推定において，現在残されている課題のうちで最重要なものの一つであろう[17]．生態系レベルでの森林の細根純生産量の測定手法は Vogt et al.[18] にまとめられており，間接的な手法と野外で直接的に根を測定する手法がある．間接的な手法としては，生態系の土壌呼吸量を測定することによって，炭素のマスバランス（従属栄養生物による土壌圏炭素（SOM）の分解呼吸量と SOM への植物からの炭素の供給量とが等しいと仮定する）から地下部の NPP を推定する方法が良く用いられている[19]．しかし，土壌呼吸における根の呼吸量の割合の推定が難しく，また SOM が定常状態であるという仮定に問題がある場合も多い[20]．

直接的な方法としては，コアを用いて野外で細根をサンプリングする方法が従来から用いられてきた．これには，月に一度など定期的に土壌中からコアをサンプリングして細根量の変化を推定する連続コアサンプリング法と，ネット状のコアを土壌に空けた穴に埋めて，その中に伸張してくる細根を定量化するイングロウスコア法が知られている[21]．しかしながら，細根の量と分布の時間的・空間的な変動性のために，これらの方法を用いた細根 NPP の推定には不確実性が非常に高い．そのため近年では，土壌中の細根の動態をカメラを用いて直接的に観察するミニライゾトロン法によるデータが森林生態系においても増加してきた[22]．例えば，高山サイトでは，細根のバイオマスは 1.6 tC ha^{-1} で，樹木バイオマス全体のわずか 2 %に過ぎない．しかしミニライゾトロン法で調べた細根 NPP は 1.8 tC $ha^{-1}y^{-1}$ にものぼり，樹木 NPP（5.4 tC $ha^{-1}y^{-1}$）の 30%以上の寄与となった．このことからも細根 NPP は森林の NPP* を推定する上で不可欠であり，その推定方法が NPP* の精度に大きく影響することになる．ミニライゾトロン法を中心とした細根 NPP の野外での研究手法については，里村ら[21] に非常に詳しくまとめられており，本稿では詳細は触れない．

ミニライゾトロン法は細根 NPP の測定手法として標準的な手法となりつつあるが，機材が高価であること，画像データの解析に長い時間がかかることなど，いまだに問題点もある．また最近の報告では，ミニライゾトロン法の観測開始直後は，土壌撹乱のために細根のターンオーバタイムを短く評価してしまう傾向があることが報告されている[17]．これは，今までの研究結果のほとんどが，細根 NPP を過大評価している可能性を意味する．また，ミニライゾトロン法と比べて，^{13}C や ^{14}C などの炭素同位体を用いた非破壊的な細根動態の研究ではターンオーバータイムの推定値が長い傾向があることも知られている[23,24]．このように森林生態系の細根 NPP については，その測定手法の標準化を含めて，現在まさに活発な議論が行われている状況にある．

2.b-3.2.2.3　地下部でのその他の損失量

生きた根から土壌中への浸出物（根圏リゾデポジション）[25] や，菌根菌への有機物の移動，消費者による根の捕食など根の枯死以外の地下部での損失量は，森林生態系の NPP* ではほとんど考慮されてこなかった．しかし，近年の研究では全 NPP のかなり大きな部分を占めるとの指摘もある．Norton et al.[26] は，マツの実生において新しく固定した炭素の菌根菌への再分配量は 30%以上もあることを指摘した．また Bekku et al.[27] は，雑草群落ではあるが根からの浸出量は NPP の 3 −13%を占めると述べている．炭素同位体ラベリングを用いた根茎からの炭素の損失量の研究は増えてきているが[28]，生態系レベルでの研究のためには，まだ今後の発展が必要である．

2.b-3.2.3　非構造的炭水化物の蓄積

NPP の一部は，非構造的炭水化物の形で樹木の地上

部や地下部に蓄えられる．この蓄積量の変動は NPP の推定に大きな影響を与えると考えられているが，森林生態系において野外でこの問題を扱った研究はまだ見られない．しかし，微気象学的なフラックス測定が行われているサイトでは，炭素のマスバランスから，この蓄積量が注目されている場合がある．例えば，Shibistova et al.[29] は，マツ林において地上部の樹木生産量は森林全体の NPP のわずかに 25%に過ぎず，渦相関法により推定した GPP の年変動が樹木の成長量と全く相関が無いことを見出した．彼らは，翌年以降の新しい植物体の生産に必要な炭水化物の需要によって非構造的炭水化物の蓄積が増加し，このために当年の樹木成長量と GPP の相関が無い可能性を指摘している．また Gough et al.[30] は，ミシガン州の落葉混交林において，ある年の NPP は，渦相関法によるその前年の NEE と相関があることを見出した．これは，その年に固定した炭素の一部がその年の成長よりも，むしろ翌年の成長のために蓄積されるからではないかと述べている．このようにタワーフラックス観測と野外での NPP* の測定をリンクさせたデータ解析によって，非構造的な炭水化物の動態についての知見が今後増えてくる可能性がある．

2.b-3.3 NPP と森林全体のフラックス測定とのリンク

1990 年代以降，微気象学的な渦相関法を用いた，生態系と大気の炭素交換（NEE）に関する研究は爆発的に増加している[31,32]．近年では NEE の年々変動に関する研究も増加しており[33,34,35]，温帯地域の森林生態系の炭素シンクとしての機能や，NEP の変動に対する GPP と生態系呼吸（RE）の寄与などが評価されるようになった．一方で，NEP は生態系内の二つの生物学的プロセスのバランス―独立栄養生物の光合成生産（NPP）と従属栄養生物の呼吸量（Rh）―によって決定されている．森林生態系では従属栄養生物の分解呼吸（Rh）は主に土壌圏で起こり，チャンバーシステムを利用した土壌呼吸の測定が行われてきた[36,37]．土壌呼吸の測定手法については，莫・関川[38] や木部・鞠子[39] を参照のこと．野外での NPP* の推定と合わせて，土壌呼吸の測定によって Rh を推定し NEP を評価する方法は，微気象学的な渦相関法に対して Biometric 法と呼ばれる[40]．

$$\text{Biometric NEP} = \text{NPP} - \text{Rh} \qquad (3)$$

上述したように，森林 NPP の推定には必ずしも十分な精度が補償されていない．多くのフラックスの中の一つの変化（例えば細根の枯死量）でも biometric NEP の推定に大きな誤差をもたらす．また土壌呼吸による Rh の推定は，1）根の呼吸量の推定が難しい，2）森林に多く見られる倒木などの大型木質リター（CWD）の呼吸量を含んでいない，3）地形的なスケールアップの問題などにより，これも十分な精度が得られているとは言いがたい．しかし，渦相関法による推定にもいまだに多くの問題があり（2.b-4. 参照），これらの二つの手法の比較はクロスチェックのために非常に重要である．近年になって，渦相関法と biometric 法による NEP の比較について先駆的な研究がいくつかある[20,40,41,42]．

Ohtsuka et al.[20] は，5 年間（1999－2003）の平均値として高山サイトでの biometric NEP を推定した（図 6）．地下部の太根の NPP と地上部幹枝の NPP は，図 4 のアプローチから計算し，細根 NPP を含めた樹木 NPP は 5.4 tC $ha^{-1}y^{-1}$ と推定された．また高山サイトでは林床が密なササ群落に覆われており，その林床ササ NPP が 1.1 tC $ha^{-1}y^{-1}$ と推定された[43]．高山サイトでは，土壌呼吸の連続測定も行われており[37]，地形補正を行った年間土壌呼吸量が 7.1 tC $ha^{-1}y^{-1}$，CWD 分解を含めた Rh は 4.4 tC $ha^{-1}y^{-1}$ と推定された．これらの結果から

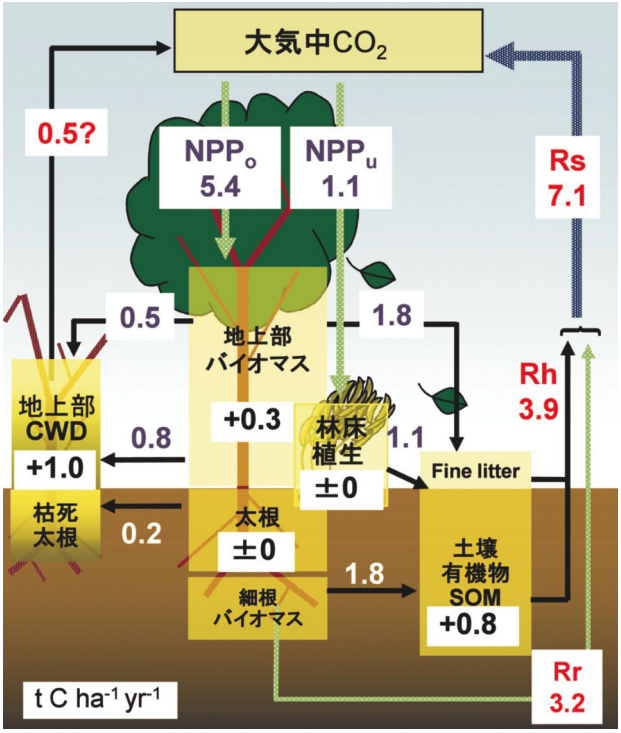


図 6：高山サイトでの炭素循環のコンパートメントモデル．□は生態系内の炭素プールを示し，1 年間の収支を数値で示している（1999 年から 2003 年までの 5 年間の平均値）．矢印は各プール間の炭素フラックスを示し，1 ha 当たりでの 1 年間の移動量を示している．

biometric NEP は 2.1 tC $ha^{-1}y^{-1}$（5.4＋1.1－4.4）となった．Saigusa et al.[35] は，高山サイトで渦相関法による NEP の年変動を報告しているが，同じ 5 年間の渦相関法による平均値は 2.77 tC $ha^{-1}y^{-1}$ と biometric 法とおおよそ近い値になった．NPP* の構成要素を，すべてのサイトで同じように精度良く推定することは，現状では非常に難しい．従って単年の推定値で Biometric 法と渦相関法の NEP の絶対値を比較することはあまり意味が無い．しかしながら，複数年の平均値の Biometric 法と渦相関法の比較は，両方の方法の信頼性を高める結果となり，生態系の NEP の推定精度を上げるために重要なテーマである．

一方で NPP* の中でも，現状では複数年の平均値としてしか評価できない要素と，比較的精度良く年変動をとらえられる要素があることをきちんと理解することは重要である．Ohtsuka et al.[12] は biometric NEP の年変動を推定するために，NPP* の構成要素のうち，年々変動を比較的精度よく推定できる要素（リタートラップによる葉 NPP と毎木調査による木部 NPP）とそれ以外の主要な要素（細根 NPP やササ NPP など）を区別した．その結果，木部 NPP は 0.88 tC $ha^{-1}y^{-1}$ から 1.96 tC $ha^{-1}y^{-1}$ まで大きな年々変動を示したが（表 1），葉 NPP と Rh の変動はこれに比べると小さかった．年間の木部 NPP は渦相関法による NEP と有意な正の相関を示したが，葉 NPP と Rh は NEP と相関が見られなかった．このことから，この生態系の NEP の年変動は，独立栄養生物の NPP の変動（特に木部 NPP）に直接的に関連していることを見出した．

このように野外での NPP の測定のクオリティーコントロールに注意すれば，NPP* と渦相関法の年変動を直接的に比較することも可能となる．タワーフラックス観測サイトでは，土壌呼吸の連続的測定と同時に NPP* の連続的な測定を行うことによって，森林生態系の炭素循環プロセスの年々変動とそれに対する独立栄養生物と従属栄養生物の寄与を評価し，炭素循環プロセスが気候変動にどのように応答するかについての理解を可能にする．地球規模での炭素循環の問題がクローズアップされる中で，様々な生態系で渦相関法による生態系の炭素交換量に関する研究が発展してきた．このような中で，精度の高い NPP* を推定することの重要性がますます増してきている．

引用文献

1）IPCC (2001) Climate Change 2001: IPCC Third Assessment Synthesis Report. Cambridge University Press.

2）D. S. Schimel, J. I. House, K. A. Hibbard et al., Nature **414** (2001) P.169.

3）H. Lieth & R. H. Whittaker (1975) Primary productivity of biosphere, Springer.

4）T. Shidei & T. Kira (1977) Primary productivity of Japanese forests- Productivity of terrestrial communities- JIBP Synthesis Vol. 16 University of Tokyo Press, Tokyo.

5）IPCC (1990) IPCC First Assessment Report. Scientific Assessment of Climate change- Report of Working Group I. Cambridge University Press.

6）S. C. Wofsy, M. L. Goulden, J. W. Munger et al., Science **260** (1993) P.1314.

7）S. Yamamoto, S. Murayama, N. Saigusa, H. Kondo, Tellus, **51**B (1999) P.402.

8）「草地科学実験・調査法」日本草地学会編 Ⅶ．草地・施設におけるエネルギー・物質動態のモニタリングと評価に関する調査法（1）23．草地におけるエネルギー・物質動態のモニタリングと評価に関する調査法（板野志郎）

9）D. A. Clark, S. Brown, D. W. Kicklighter, J. Q. Chambers, J. R. Thomlinson, & J. Ni, Ecological Applications

表 1：高山サイトにおける 8 年間の森林動態と樹木 NPP の年々変動．1999 年と 2000 年及び，2004 年と 2005 年はそれぞれ 2 年間の平均値として示している．木部 NPP は，地上部の幹枝（葉を除く）生産量と，地下部の太根の生産量を，図 4 に示した方法で推定した．また葉の NPP はリタートラップ法により推定した．樹木 NPP は木部 NPP と葉 NPP を足したものである．

	1999–2000	2001	2002	2003	2004–2005	2006
幹数（5 cm≥DBH）						
枯死幹数（$ha^{-1}y^{-1}$）	30	54	14	45	18	22
新規加入幹数（$ha^{-1}y^{-1}$）	5	4	4	5	2	1
木部 NPP（ton C $ha^{-1}y^{-1}$）						
地上部幹枝	0.73	1.15	1.64	1.02	1.10	1.23
太根	0.15	0.23	0.33	0.20	0.22	0.25
小計	0.88	1.38	1.96	1.22	1.32	1.47
葉 NPP（ton C $ha^{-1}y^{-1}$）	1.66	1.94	1.92	1.92	2.03	1.69
樹木 NPP（ton C $ha^{-1}y^{-1}$）	2.54	3.31	3.88	3.14	3.35	3.16

11 (2001) P.356.
10）木村允（1976）陸上植物群落の生産量測定法　共立出版
11）T. Ohtsuka, T. Akiyama, Y. Hashimoto, M. Inatomi, T. Sakai, S. Jia, W. Mo, S. Tsuda, & H. Koizumi, Agricultural and Forest Meteorology **135** (2005) P.27.
12）T. Ohtsuka, N. Saigusa, & H. Koizumi, Global Change Biology (2009) DOI: 10.1111/ j. 1365-2486. 2008.01800.x
13）日本林学会「森林科学」編集委員会編（2003）森を測る古今書院
14）M. Kimura, M. Funakoshi, S. Sudo, T. Masuzawa, T. Nakamura, & K. Matsuda, Botanical Magazine of Tokyo **95** (1982) P.359.
15）T. D. Schowalter, W. W. Hargrove, & D. A. Crossley, Annual Review of Entomology **31** (1986) P.177.
16）R. A. Gill & R. B. Jackson, New Phytologist **147** (2000) P.13.
17）A. E. Strand, S. G. Pritchard, M. L. McCormack, M. A. Davis, & R. Oren, Science **319** (2008) P.456.
18）K. A. Vogt, D. J. Vogt, & J. Bloomfield, Plant and Soil **200** (1998) P.71.
19）J. W. Raich, & K. J. Nadelhoffer, Ecology **70** (1989) P. 1346.
20）T. Ohtsuka, W. Mo, T. Satomura, M. Inatomi, & H. Koizumi, Ecosystems **10** (2007) P.324.
21）里村多香美・中根周歩・堀越孝雄．根の研究 **10**（2001）P.3.
22）T. Satomura, Y. Hashimoto, H. Koizumi, K. Nakane, & T. Horikoshi, Ecological Research **21** (2006) P.741.
23）J. B. Gaudinski, S. E. Trumbore, E. A. Davidson, A. C. Cook, D. Markewitz, & D. D. Richter, Oecologia **129** (2001) P.420.
24）R. Matamala, M. A. Gonzalez-Meler, J. D. Jastrow, R. J. Norby, & H. Schlesinger, Science **302** (2003) P.1385.
25）P. R. Darrh, Plant and Soil **187** (1996) P.265.
26）J. M. Norton, J. L. Smith, & M. K. Firestone, Soil Biology and Biochemistry **22** (1990) P.449.
27）Y. Bekku, M. Kimura, H. Ikeda, & H. Koizumi, Ecological Research **12** (1997) P.305.
28）森田茂紀・田島亮介（監訳）「根の生態学」シュプリンガー・ジャパン，H. de Kroon & E. J. W. Visser
29）O. Shibistova, J. Lloyd, G. Zrazhevskaya et al. Tellus, **54**B (2002) P.568.
30）C. M. Gough, C. S. Vogel, H. P. Schmid, H.-B. Su, & P. S. Curtis. Agricultural and Forest Meteorology **148** (2008) P.158.
31）D. D. Baldocchi, Global Change Biology **9** (2003) P.479.
32）D. D. Baldocchi, T. A. Black, P. S. Curtis, et al., International Journal of Biometeorology **49** (2005) P.377.
33）M. L. Goulden, J. W. Munger, S.-M. Fan, B. C. Daube, & S. C. Wofsy. Science **271** (1996) P.1576.
34）A. Carrara, A. S. Kowalski, J. Neirynck, I. A. Janssens, J. Yuste, & R. Ceulemans, Agricultural and Forest Meteorology **119** (2003) P.209.
35）N. Saigusa, S. Yamamoto, S. Murayama, & H. Kondo, Agricultural and Forest Meteorology **134** (2005) P.4.
36）E. A. Davidson, B. Elizabeth, & R. D. Boone, Global Change Biology **4** (1998) P.217.
37）W. Mo, M.-S. Lee, M. Uchida, M. Inatomi, N. Saigusa, S. Mariko, & H. Koizumi. Agricultural and Forest Meteorology **134** (2005) P.81.
38）莫文紅・関川清広．日本生態学会誌 **55**（2005）P.125.
39）木部剛・鞠子茂．地球環境 **9**（2004）P.203.
40）P. S. Curtis, P. J. Hanson, P. Bolstad, C. Barford, J. C. Randolph, H. P. Schmid, & K. B. Wilson, Agricultural and Forest Meteorology **113** (2002) P.3.
41）C. C. Barford, S. C. Wofsy, M. L. Goulden, et al., Science **294** (2001) P.1688.
42）J. L. Ehman, H. P. Schimed, C. S. B. Grimmond, J. C. Randolph, P. J. Hanson, C. A. Wayson, & F. D. Cropley Global Change Biology **8** (2002) P.575.
43）西村格・松井善祐・上山智子．日本生態学会誌 **54**（2004）P.143.