



広葉樹二次林における樹木の枯死・分解過程の定量化とモデルの構築

上村, 真由子

(Degree)

博士 (農学)

(Date of Degree)

2005-03-25

(Date of Publication)

2010-07-05

(Resource Type)

doctoral thesis

(Report Number)

甲3422

(URL)

<https://hdl.handle.net/20.500.14094/D1003422>

※ 当コンテンツは神戸大学の学術成果です。無断複製・不正使用等を禁じます。著作権法で認められている範囲内で、適切にご利用ください。



博 士 論 文

広葉樹二次林における樹木の枯死・分解過程の
定量化とモデルの構築

上村 真由子

神戸大学大学院自然科学研究科
平成 17 年 2 月

目次

1 章	はじめに	1
2 章	試験地の概要	10
3 章	広葉樹二次林における枯死木の発生と蓄積過程	15
3-1.	はじめに	
3-2.	方法	
3-2-1.	枯死木現存量の推定	
3-2-1-1.	枯死木現存量調査	
3-2-1-2.	枯死木の材密度と腐朽度の関係	
3-2-1-3.	枯死木現存量の推定	
3-2-1-3-1.	倒伏木と高さ 2m 以下の立枯木の体積と乾燥重量の計算	
3-2-1-3-2.	2m 以上の高さの立枯木の体積と乾燥重量の計算	
3-2-1-3-3.	試験地全体の枯死木の現存量の推定	
3-2-1-3-4.	枯死木の占有面積の計算	
3-2-2.	枯死木発生量	
3-2-2-1.	枯死木発生量調査	
3-2-2-2.	枯死した樹木の乾燥重量の計算	
3-2-2-3.	試験地全体における枯死木の発生量の計算	
3-3.	結果	
3-3-1.	枯死木の腐朽度と材密度の関係	
3-3-2.	枯死木の現存量	
3-3-3.	枯死木の発生量	
3-4.	考察	
3-4-1.	広葉樹二次林における枯死木現存量	
3-4-2.	枯死木現存量に及ぼす攪乱の影響	
3-4-3.	広葉樹二次林における枯死木発生量	
3-4-4.	枯死木発生量の年変動と攪乱の影響	

4 章 枯死木呼吸量の推定モデル 36

4-1. はじめに

4-2. 測定方法

4-2-1. 基質特性の異なる枯死木サンプルの呼吸量の測定（多サンプル測定）

4-2-1-1. 枯死木サンプルの選定

4-2-1-2. 呼吸量測定システムの概要

4-2-1-3. 呼吸量の測定と計算

4-2-1-4. 枯死木サンプルの環境要因の測定

4-2-1-5. 枯死木の環境要因，基質特性，呼吸量の関係の関数化

4-2-2. 枯死木呼吸量と環境要因の時系列変化の連続測定（連続測定）

4-2-2-1. 呼吸量の連続測定システムの概要

4-2-2-2. 呼吸量の測定と計算

4-2-2-3. 枯死木の環境要因の測定

4-2-2-4. 観測に用いた枯死木サンプルの選定

4-2-2-5. 温度，含水率と枯死木呼吸量の関係の関数化

4-3. 結果

4-3-1. 枯死木の基質特性と呼吸量の関係

4-3-1-1. 枯死木呼吸量と温度の関係

4-3-1-2. 枯死木呼吸量と含水率の関係

4-3-1-3. 枯死木呼吸量の変動を生じさせる枯死木の基質特性

4-3-1-4. 枯死木の基質特性を組み込んだ枯死木呼吸量推定モデル

4-3-2. 枯死木呼吸量の時系列変化

4-3-2-1. 枯死木呼吸量の日変化

4-3-2-2. 枯死木呼吸量の季節変化

4-3-2-3. 枯死木呼吸量と環境要因との関係

4-4. 考察

4-4-1. 枯死木の基質特性と呼吸量の関係

4-4-2. 枯死木の時系列変化と環境要因の関係

4-4-3. 枯死木呼吸量推定モデルの提示

5 章 森林内での枯死木の環境変数の空間分布 69

5-1. はじめに

5-2. 方法

5-2-1. 立枯木と倒伏木の温度の時系列変化

5-2-2. 立枯木と倒伏木の含水率の時系列変化

5-2-3. 角材の分解速度と温度，含水率の空間分布との関係

5-3. 結果

5-3-1. 立枯木と倒伏木の温度

5-3-2. 立枯木と倒伏木の含水率

5-3-3. 角材の分解速度と温度，含水率の空間分布との関係

5-4. 考察

5-4-1. 枯死木温度

5-4-2. 枯死木含水率

6 章 広葉樹二次林における枯死木の炭素収支の定量評価 81

6-1. はじめに

6-2. 方法

6-2-1. コンパートメントモデルを用いた枯死木の炭素収支の評価

6-2-1-1. コンパートメントモデルの内容

6-2-1-2. 生存木と枯死木の現存量の決定

6-2-1-3. 枯死木発生量の決定

6-2-1-4. 枯死木分解量の決定

6-2-2. 2001 年から 2004 年までの枯死木の現存量の時系列変化の評価

6-3. 結果

6-3-1. 年間枯死木分解量

6-3-2. 枯死木の炭素収支 —立枯木と倒伏木—

6-3-3. 枯死木の炭素収支 —アカマツとその他の樹種—

6-4. 考察

6-4-1. 広葉樹二次林における枯死木呼吸量の従属栄養呼吸への寄与

6-4-2. 枯死木の炭素収支における枯死木の空間分布の影響

6-4-3. 枯死木の炭素収支における森林状態の変化による影響

7 章 総合考察	94
----------	----

要約	99
----	----

引用文献	102
------	-----

謝辞	110
----	-----

1 章 はじめに

地球規模の炭素循環における森林生態系の役割

森林生態系は、陸上生態系の中で炭素の蓄積量が大きく、海洋とならび大気中の CO_2 を固定する生態系として捉えられている (Landsberg and Gower, 1997)。森林生態系による大気中の CO_2 固定量の定量化や (たとえば Schulze *et al.*, 1999; Curtis *et al.*, 2002), 予想される今後の気候変動シナリオに応じて起こると考えられる森林生態系に蓄積された炭素の変動予測は (たとえば Wang and Polglase, 1995; Fan *et al.*, 1998; Kirschbaum, 2002), 地球規模での炭素循環を考える上で重要な検討課題である (IPCC, 2000)。

森林生態系の炭素固定量の定量評価

1960 年代から 1980 年代にかけて進められた IBP (International Biological Program) では、陸域から海域にわたる様々な生態系においてその純一次生産量 (Net Primary Production: NPP) の推定が行われた (Whittaker and Likens, 1975)。その中で森林の純生産量についても、熱帯から寒帯にわたって存在する様々なタイプの森林において定量化が試みられた (吉良, 1976)。

しかし、森林の正味の炭素固定量は、NPP で示される樹体の成長による固定だけでは表すことができず、枯死した樹体の分解に伴う大気中への炭素の放出を考慮に入れなければならない。森林生態系の正味の炭素固定量は、生態系純生産量 (Net Ecosystem Production: NEP) を定量化することで求められる。NEP は、森林の NPP と従属栄養呼吸量 (Heterotrophic Respiration: R_h) の差し引きによって求められる。また、森林の総生産量 (Gross Primary Production: GPP) と生態系呼吸量 (Ecosystem Respiration: R_E) の差し引きによっても求められる (図 1-1)。近年の森林生態系と大気間の CO_2 flux 観測から、森林の NEP の変動には、GPP に対する R_E による変動の影響が大きく、 R_E の変動が NEP の大きな制限要因となることが示されている (Valentini *et al.*, 2000)。 R_E は独立栄養呼吸 (Autotrophic Respiration: R_a) と従属栄養呼吸 (Heterotrophic Respiration: R_h) に分けられる。 R_a は生きている植物の呼吸量であるので、植物の現存量と呼吸量の関係から推定

されうる要素である (Ryan, 1995; Raymond Hunt *et al.*, 1999)。一方, R_h は枯死した植物体や死亡した動物体の分解による呼吸量であるので, 枯死あるいは死亡した有機物量と呼吸量の関係から推定される要素となる。枯死あるいは死亡した有機物量の多くは過去に枯死した植物体の量であり, 攪乱といった森林の過去の履歴によりその量変動するので (Fahey, 1983; Currie and Nadelhoffer, 2002), 植物の生存部分とは別のコンパートメントとして推定される必要がある。

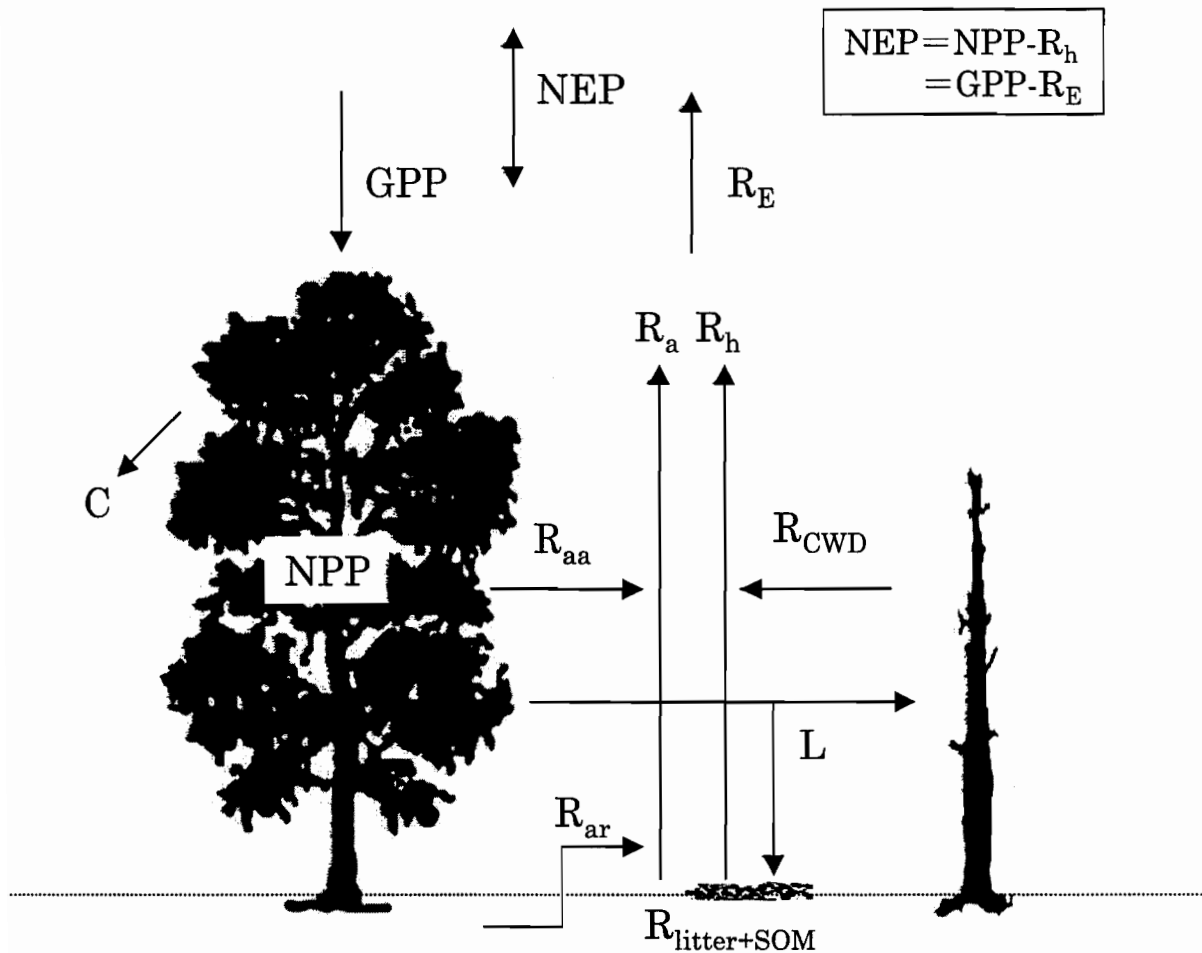
従属栄養呼吸量の評価

従属栄養呼吸の基質の大部分を占める枯死有機物は大きさや組成の違いにより, 土壌有機物, 落葉落枝, 枯死木に分けられる (図 1-2)。通常森林内における枯死有機物の発生や分解過程では, よりサイズの小さいものの方が現存量も分解量も空間的な分布が均一だが, サイズが大きくなるに従い空間分布も均質ではなくなり, また発生の時間分布も一様ではない傾向がある (Yoneda, 1982)。そのため, 枯死木のような大型の有機物は発生量, 分解量ともにその測定が困難なために定量化されることが少なく, 土壌有機物や落葉落枝の発生や分解プロセスと比較すると研究が立ち後れているのが現状である。

現在の炭素循環研究において従属栄養呼吸 (R_h) は, チャンバー法やアルカリ吸収法などを用いて土壌の表面付近から放出される CO_2 (土壌呼吸, Soil Respiration: R_s) を測定し, これから根呼吸 (Root Respiration: R_{ar}) を分離したもので代表させることが多い (たとえば Haynes and Gower, 1995)。この場合, 枯死木のような大型の有機物が林床面に存在していると測定が困難であり, そのような測定場所は避けられる傾向がある。そのため土壌呼吸には土壌有機物と落葉落枝の分解呼吸は含まれるが, 枯死木の分解呼吸は含まれないことが多いと考えられる。したがって林床面からの CO_2 の呼吸量の全体を土壌呼吸と定義しているにもかかわらず, 枯死木のような大きな炭素のソースがある場所からの CO_2 放出量は測定されていないことになる。しかし, 林床面からの CO_2 放出量から森林の有機物分解呼吸量の評価を行う場合には, 本来ならば R_h に枯死木呼吸も含まれるべきであろう。

枯死木呼吸量の推定

枯死木とは, 枯死した樹木の幹や枝といった材器官部分のことであり, 立ち枯れ



GPP 総生産量 Gross primary production	R_{ar} 独立栄養呼吸量(地下部) Underground autotrophic respiration
NEP 生態系純生産量 Net ecosystem production	$R_{litter+SOM}$ 落葉落枝, 土壌有機物分解呼吸量 Respiration from litter and SOM
NPP 純一次生産量 Net primary production	R_h 従属栄養呼吸量 Heterotrophic respiration
R_E 生態系呼吸量 Ecosystem respiration	R_{CWD} 枯死木分解呼吸量 CWD respiration
R_a 独立栄養呼吸量 Autotrophic respiration	L 枯死量 Detritus production
R_{aa} 独立栄養呼吸量(地上部) Aboveground autotrophic respiration	C 被食量 Loss of tissue mass due to harbivor

図1-1. 森林生態系の炭素収支.
Carbon balance of forest ecosystem.

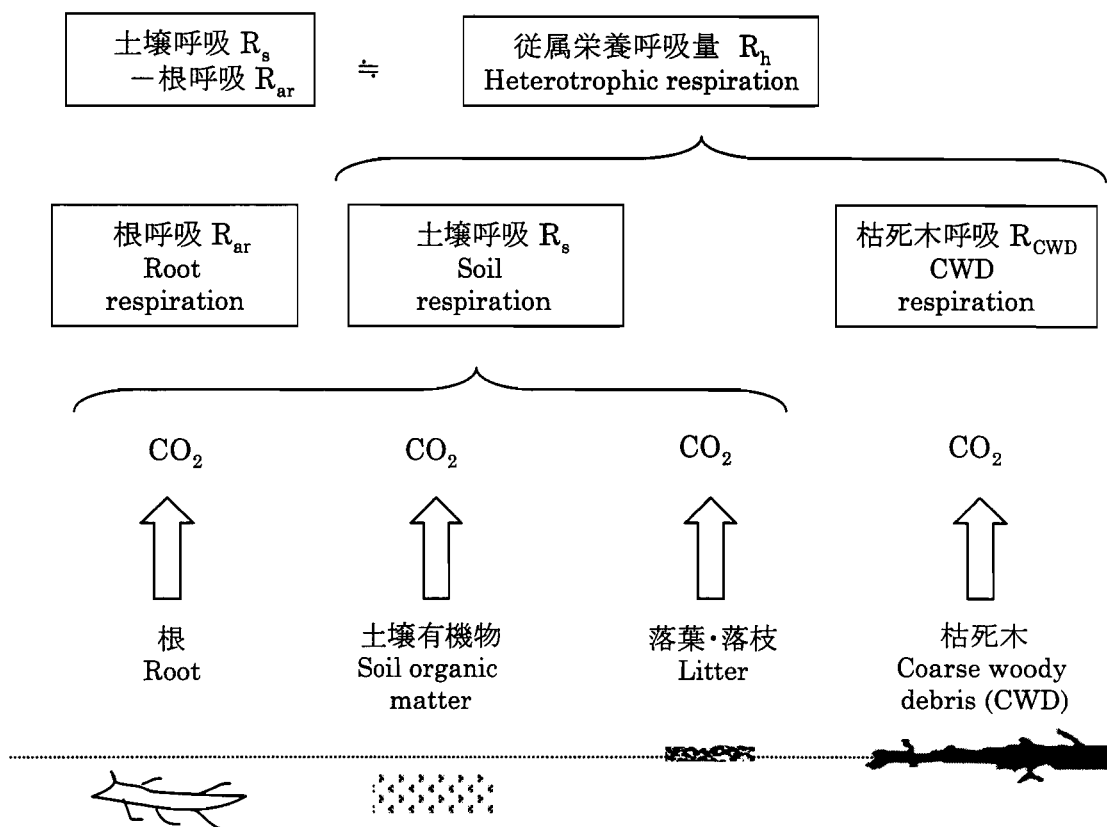


図1-2. 従属栄養呼吸の主要な構成要素.
The main components of heterotrophic respiration.

や倒伏といった状態で森林内に存在している (Harmon *et al.* 1986; 図 1-3)。これらの枯死木が微生物などによって分解される際に CO_2 が放出されるが、本研究ではこのプロセスを「土壌呼吸」にならい、枯死木呼吸と呼ぶこととする (Chambers *et al.*, 2001)。森林における枯死木呼吸量は、森林内に存在する枯死木の現存量に単位重量あたりの枯死木呼吸量を乗じることで推定することができる。単位重量あたりの枯死木呼吸量は他の枯死有機物の分解と同様に、枯死木の温度や含水率といった環境要因や、枯死木の大きさや材密度、樹種などの基質特性の違いに応じて変動することが報告されている (Yoneda, 1975; 河原, 1985; Chambers *et al.*, 2001; Wang *et al.*, 2002; Bond-Lamberty *et al.*, 2003)。枯死木現存量の定量化は、北米を中心に多くの研究が行われている (たとえば Grier and Logan, 1977; Harmon *et al.*, 1986)。山火事などの攪乱により枯死木が大量に発生すると、枯死木分解量とのバランスが崩れ、枯死木現存量が増加し (Lambert *et al.*, 1980; Spies *et al.*, 1988)、その後の枯死木呼吸量を増加させるため、枯死木は CO_2 の重要な発生源となる (Gower, 2003)。このような枯死木呼吸の増加は、NEP を減少させ、森林を炭素の吸収源から放出源へと変化させることも考えられる (Janisch and Harmon, 2002; Gower, 2003)。以上のように、枯死木の炭素収支に応じて、森林の NEP が変化することが考えられるが、枯死木呼吸量を推定し、森林全体の従属栄養呼吸や、炭素循環における寄与を推定した研究はいくつか存在するのみである (Yoneda and Kiritani, 1978; Chambers *et al.*, 2001; Bond-Lamberty *et al.*, 2003)。また、その中でも倒伏木と立枯木などの空間的な分布状態を考慮に入れて枯死木呼吸量を推定した研究は極めて少ない。

枯死木の炭素収支の評価

本研究では、枯死木の炭素収支の定量評価を行うことにより、森林の炭素収支において、枯死木の発生や分解過程の寄与を評価することを試みた。枯死木の炭素収支を定量評価するということは、樹木の枯死により発生した枯死木が、森林内への蓄積や、分解に伴う呼吸や細片化などの各成分に分配される量を定量化するということである。そのためにまず、森林内における枯死木の発生と蓄積過程の定量評価を行った (図 1-4, 3 章)。次に、枯死木の分解量として枯死木呼吸量に着目し、環境要因と枯死木の特性によって枯死木呼吸量をモデル化した (4 章)。また、森林

内の環境要因と枯死木の分布特性の関係の評価を行った（5 章）。それらの結果を考慮に入れて、最後に森林における枯死木の蓄積－分解過程を評価するコンパートメントモデルの構築を行い、枯死木の炭素収支を定量的に評価した（6 章）。そして、これらの研究から、これまでにあまり行われてこなかった森林の炭素収支における枯死木の炭素収支の寄与を評価した。さらに、枯死木の炭素収支をコンパートメントモデルで評価することで、土壌有機物や落葉落枝の炭素収支には見られない特性の解明を試みた。

この論文で用いた記号を表 1-1 に示す。

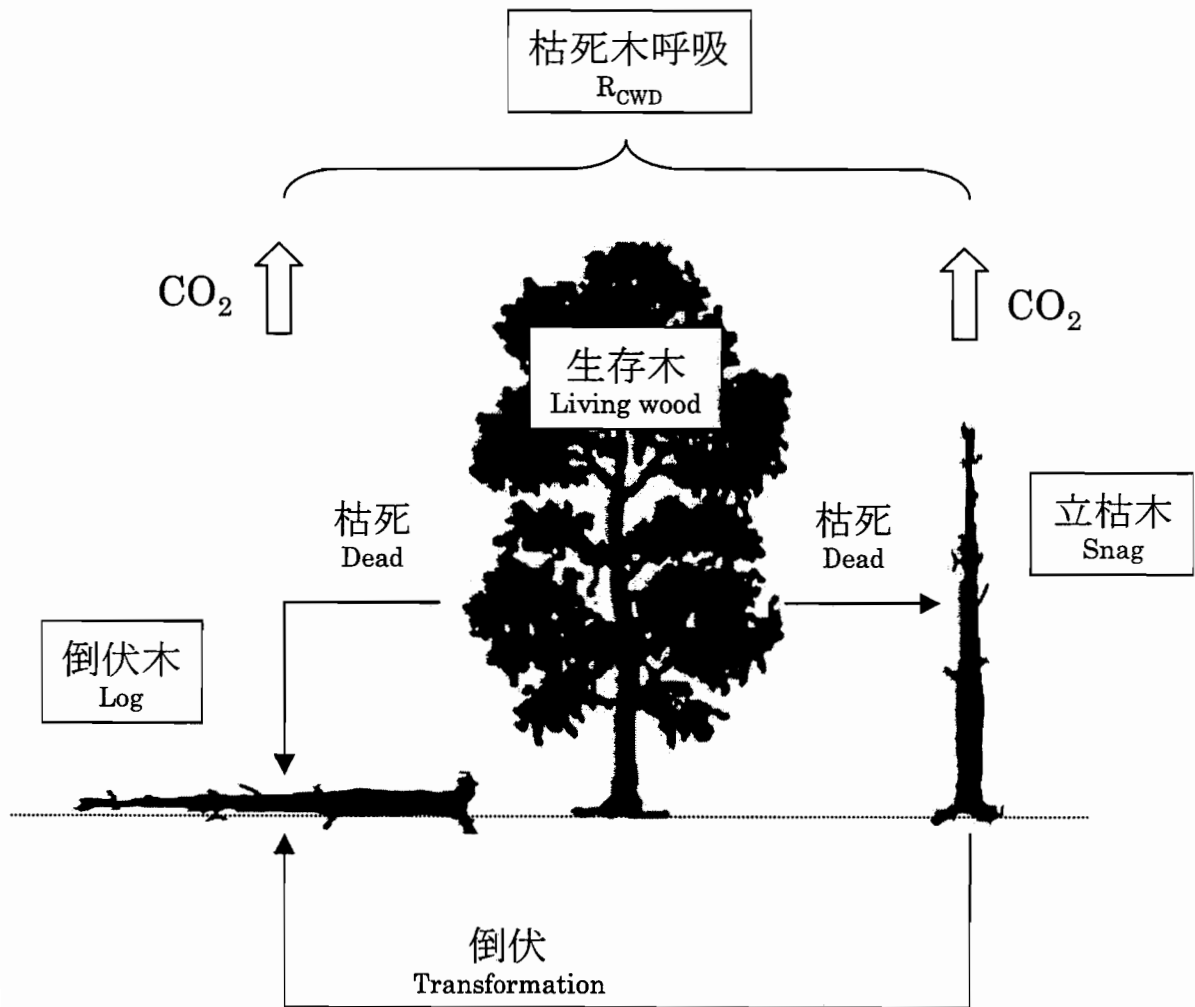


図1-3. 枯死木の炭素収支.
The carbon balance of coarse woody debris.

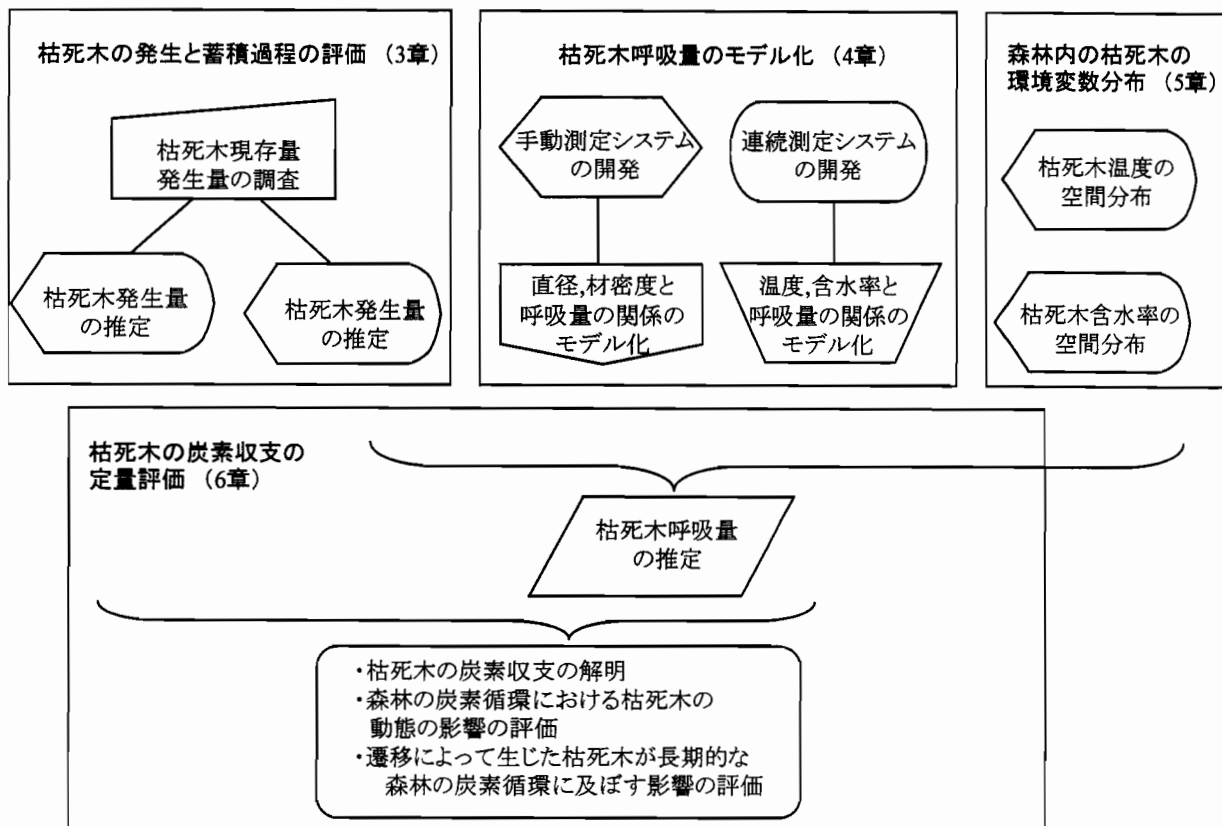


図1-4. 研究のフロー.
The flow of the thesis.

表1-1. 本論文で用いている記号.
Symbols used in the thesis.

Co	針葉樹	Evergreen coniferous tree species
Co.Pi	アカマツ以外の針葉樹	Coniferous tree species exclude <i>P. densiflora</i>
CWD	枯死木	Coarse woody debris
D	直径	Diameter
DBH	胸高直径	Diameter at breast height
De	落葉広葉樹	Deciduous broad-leaved tree species
Eg	常緑広葉樹	Evergreen broad-leaved tree species
L	長さ	Length
Log	倒伏枯死木	Dead trees existing at forest floor
M_{input}	枯死木発生量	Biomass input of CWD
M_{store}	枯死木現存量	Biomass of CWD
n	サンプル数	Number of samples
Non	判別不能の樹種	Species not determined
Other	アカマツ以外の樹種	Species exclude <i>P. densiflora</i>
Pi	アカマツ	<i>P. densiflora</i>
R_{CWD}	枯死木呼吸量	CO ₂ flux from CWD
$R_{CWD-15^{\circ}C}$	15℃における枯死木呼吸量	CO ₂ flux from CWD at 15 C°
SD	標準偏差	Standard deviation
Snag	立枯木	Standing dead trees
T_0	枯死木の表面から0cm深さの温度	Temperature at 0 cm depth of CWD
T_1	枯死木の表面から3cm深さの温度	Temperature at 3 cm depth of CWD
T_2	枯死木の表面から7cm深さの温度	Temperature at 7 cm depth of CWD
T_c	チャンバー内の温度	Temperature in the measurement chamber
θ_{dw}	枯死木の重量含水率	Gravimetric water content
θ_{pore}	枯死木の空隙含水率	Pore volumetric water content
θ_v	枯死木の体積含水率	Volumetric water content
ρ	材密度	Wood density

2 章 試験地の概要

本研究は、京都府南部に分布する広葉樹二次林内にある山城試験地（京都府相楽郡山城町北谷国有林 509 林班い小班：34°47' N, 135°50' E, 標高 180 から 250m）で行った（図 2-1）。この試験地は、2 つの尾根に挟まれた小流域からなり、流域面積は約 1.6ha である（図 2-2, 2-3）。調査地を含む周辺は、明治期までは高い人為的影響とせき悪な土壌条件のために長期間にわたってはげ山化していたが、明治以降に治山工事が行われ、その後アカマツが優占したと考えられる。しかし現在は生存木としてのアカマツは少なく、倒伏や立ち枯れの状態で多くのアカマツの枯死木が存在し、コナラやソヨゴの優占する広葉樹二次林となっている（表 2-1）。胸高断面積合計（DBH $\geq$ 3cm）は 20.7m² ha⁻¹ であり、このうち 67.0%がコナラ、ネジキなどの落葉広葉樹、25.6%がソヨゴやヒサカキなどの常緑広葉樹、残り 7.4%がアカマツなどの針葉樹で構成されている（後藤ら, 2003）。この試験地の母岩は風化花崗岩で、土壌は未熟土である。年平均気温は 15.5℃、年間降水量は 1449mm である。

この試験地には気象観測タワーが設置され、1999 年から現在まで微気象学的手法を用いて森林の NEP の評価が行われている（Kominami *et al.*, 2003）。この方法は、森林の上端における風速と二酸化炭素濃度を高頻度で測定することにより、森林と大気の間を移動する CO₂ 量を推定する手法である。しかし本試験地は複雑な地形上に成立しているため、風の少ない夜間における正確な測定が難しく、この手法だけでは森林の NEP の正確な推定が不十分であることがわかってきた。そこで、より正確に森林の炭素収支を評価するために、森林内の各コンパートメントにおける CO₂ の交換量の推定もチャンバー法を用いた測定により行われている。すなわち、葉群の CO₂ 交換量（Miyama *et al.*, 2003）やチャンバー法を用いた土壌呼吸量（Nobuhiro *et al.*, 2003; Tamai *et al.*, 2005）、根呼吸量（Dannoura *et al.*, 2003）等の測定である。また 1994 年から森林の構造や動態に関する調査のために、定期的な毎木調査や植生調査、伐倒調査が行われている。その結果から生態学的な積み上げ法を用いて NPP の定量化が行われている（後藤ら, 2003）。現在、これらのチャンバー法や生態学的な積み上げ法から得られた結果を用いて、タワー観測で得られた森林群落の NEP の検証が行われている。本研究の枯死木呼吸量の評価は、こ

の試験地における上記の炭素収支研究の一環として位置づけられるものである。

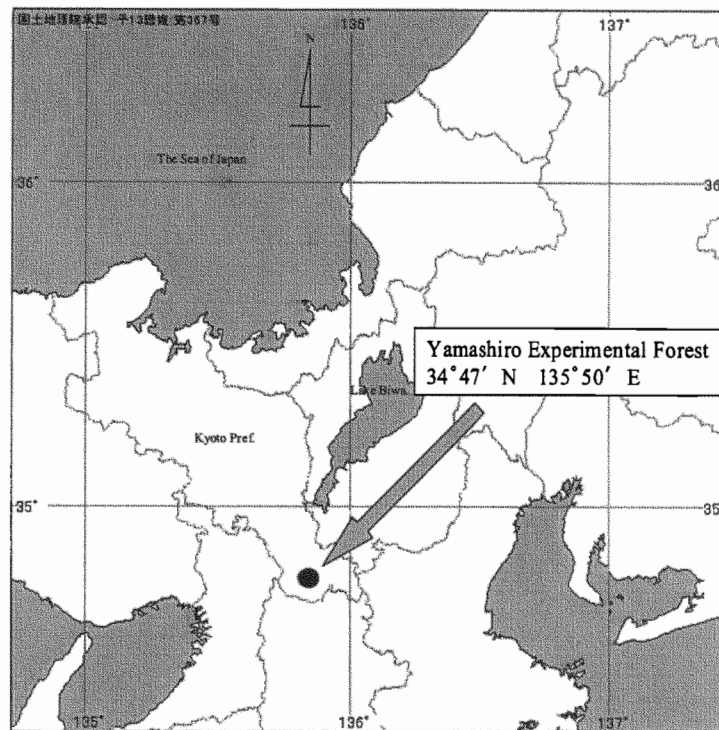


図2-1. 山城試験地の位置.
Location of Yamashiro Experimental Forest.

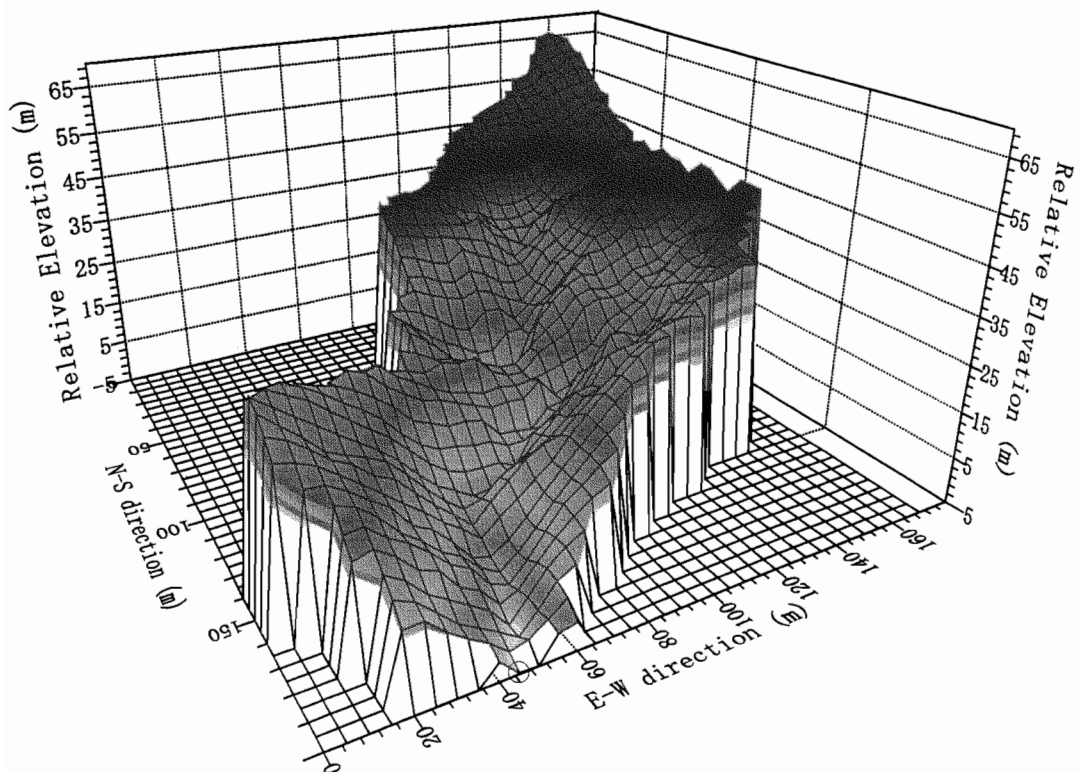


図2-2. 山城試験地の地形図.
Topography of Yamashiro Experimental Forest.



図2-3. 山城試験地の景観.
Views of Yamashiro Experimental Forest.

表2-1. 山城試験地の主要な構成樹種(DBH $\geq$ 3cm, 1999年).
Composition of trees and shrubs (DBH $\geq$ 3cm) in the study site in 1999.

Species		Life-form	Density (stems ha ⁻¹)	Basal Area (m ² ha ⁻¹)	Relative Basal Area (%)
<i>Quercus serrata</i>	コナラ	De	361.2	5.707	27.5
<i>Ilex pedunculosa</i>	ソコ	Eg	323.5	3.051	14.7
<i>Lyonia ovalifolia</i> var. <i>elliptica</i>	ネジキ	De	608.2	2.038	9.8
<i>Alnus siboldiana</i>	オオバヤシャブシ	De	48.2	1.665	8.0
<i>Clethra barvinervis</i>	リョウブ	De	215.9	1.312	6.3
<i>Eurya japonica</i>	ヒサカキ	Eg	372.4	0.876	4.2
<i>Pinus densiflora</i>	アカマツ	Co	22.9	0.837	4.0
<i>Robinia pseudoacacia</i>	ニセアカシア	De	99.4	0.671	3.2
<i>Prunus verecunda</i>	カスミサクラ	De	70.6	0.407	2.0
<i>Quercus glauca</i>	コバノミツバツツジ	Eg	37.1	0.394	1.9
<i>Chamaecyparis obtusa</i>	ヒノキ	Co	2.9	0.311	1.5
<i>Juniperus rigida</i>	ネズミサシ	Co	47.1	0.286	1.4
<i>Rhododendron reticulatum</i>	コバノミツバツツジ	De	281.2	0.282	1.4
<i>Ilex macropoda</i>	アオハダ	De	48.2	0.264	1.3
<i>Alnus pendula</i>	ヒメヤシャブシ	De	88.2	0.240	1.2
<i>Vaccinium bracteatum</i>	シャシヤンホ	Eg	57.1	0.232	1.1
<i>Rhus trichocarpa</i>	ヤマウルシ	De	98.2	0.232	1.1
<i>Mallotus japonicus</i>	アカメガシワ	De	30.0	0.231	1.1
<i>Pieris japonica</i>	アセビ	Eg	61.8	0.208	1.0
Total			3208.9	20.716	100.0

*1999年の毎木調査の結果(後藤ら, 2003)から、胸高断面積比が全体の1.0%以上の樹種を記載した。

3 章 広葉樹二次林における枯死木の発生と蓄積過程

3-1. はじめに

枯死木現存量と発生量は、枯死木の炭素収支を定量評価するために必要なパラメータである。枯死木現存量は、森林タイプの違いによって、また同じ森林タイプであっても森林間において大きく変動する（たとえば Spies *et al.*, 1988; Sippola *et al.*, 1998）。また、森林の林齢や遷移段階、攪乱の強度に応じても変化する（Fahey, 1983; Sprugel, 1985）。一般的には枯死木の現存量は生存木の現存量が大きい場合に大きくなる傾向があるが、生存木の現存量に対する枯死木現存量の割合は大きく変動する（米田, 1986）。枯死木現存量は、枯死木の分解量を推定するために必要となるパラメータでもある。分解量は、樹種や腐朽度、大きさ、立ち枯れや倒伏といった枯死木の存在状態の違いによって異なることが知られている（Yoneda, 1980; Erickson *et al.*, 1985; Marra and Edmonds, 1994; Wang *et al.*, 2002）。したがって、枯死木の分解量を高い精度で推定するためには、枯死木の現存量を樹種や腐朽度、大きさ、存在状態の違いごとに求めることが必要となってくる。また、分解量、特に枯死木からの CO₂ の放出量を考える場合に、枯死木の重量だけでなく、面積あたりの計算も行われているので（Marra and Edmonds, 1996）、森林内での枯死木の占有面積を算出する必要がある。枯死木の発生量も枯死木現存量と同様に、遷移段階や攪乱の強度により森林間で大きく変動する（Fahey, 1983; Spies *et al.*, 1988; Sturtevant *et al.*, 1997）。また、同じ森林であっても、枯死木発生量の年変動が大きい（Yoneda *et al.*, 1977; Harmon *et al.*, 1986）。そこでこの章では、次の 2 つの評価を行った。

- ① 2003 年に試験地 1.7ha において、直径 3cm 以上の枯死木現存量調査を行い、枯死木の樹種、腐朽度、大きさ、立枯木や倒伏木の別ごとに枯死木現存量を定量化した。
- ② 1994 年から 2004 年の間に試験地 1.7ha において、毎木調査や枯死判別調査を行い、枯死木の発生量を立枯木や倒伏木ごとに定量化し、それらの年変動を求めた。

3-2. 方法

3-2-1. 枯死木現存量の推定

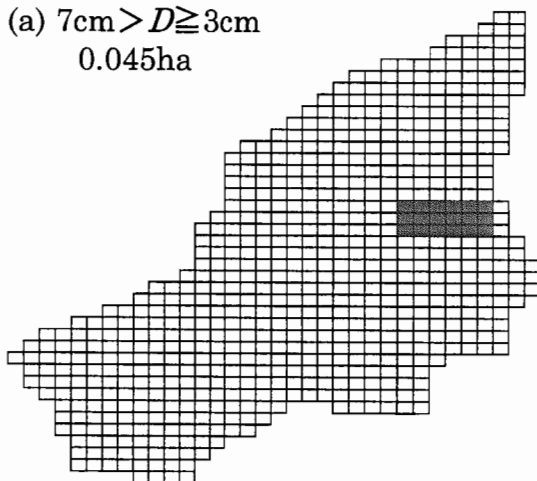
3-2-1-1. 枯死木現存量調査

試験地内は 25m^2 ($5\text{m} \times 5\text{m}$) の方形区 680 個 (1.7ha) に区分されており、その中から 2003 年 10 月に、広さの異なる 3 つのプロットを設定し、枯死木現存量の調査を行った。そのプロットを 1, 2, 3 とした。プロット 1 は面積が 0.045ha で、ここでは直径が 3cm 以上 7cm 未満の枯死木を対象にした (図 3-1 (a))。プロット 2 は面積が 0.188ha で、対象木は直径が 7cm 以上 10cm 未満の枯死木である (図 3-1 (b))。プロット 3 の面積は試験地全体の 1.7ha で、直径が 10cm 以上の枯死木が対象である (図 3-1 (c))。調査時には調査区内に存在した枯死木の樹種、直径、長さ、腐朽度、存在状態を記録した。樹種は判別が可能である場合に記録した。直径は枯死木の中央部を測定し、長さは全長を測定した。分枝しているものは、分枝の中央直径が調査対象の大きさであれば他の枯死木と同様に直径、長さ、腐朽度、存在状態を記録した。樹高が 2m 以上の立枯木については、胸高直径を測定し、測竿を基準に目測から樹高を測定した。腐朽度は Sollins *et al.* (1982) を参考に判定基準を決定した (表 3-1)。存在状態は倒伏と立ち枯れの別を記録した。この場合の倒伏とは地面に接している個体のこととし、倒伏しているが掛かり木として空中に存在する個体は立ち枯れとみなした。

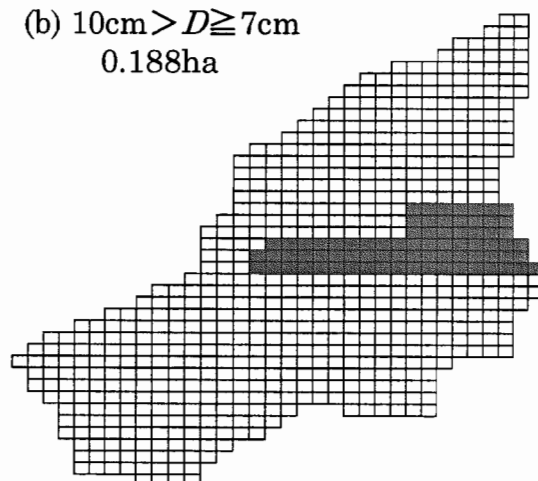
3-2-1-2. 枯死木の材密度と腐朽度の関係

枯死木の現存量を推定するためには、枯死木の材密度が必要なパラメータとなる。試験地内に存在する枯死木の材密度を推定するために、枯死木の腐朽度と材密度の関係を調べることにした。試験地内の倒伏、立ち枯れの枯死木から、様々な腐朽度、樹種のサンプルを 159 個切り出した。サンプルの大きさは直径が 5 から 30cm 、長さが約 10cm であった。サンプルは実験室に持ち帰り、腐朽度を記録し、直径と長さを測定した後、 80°C の乾燥機で乾燥重量が定常するまで乾燥させた。乾燥重量を直径と長さから計算した体積で除して材密度を求め、腐朽度と材密度の関係を求めた。材密度と腐朽度の関係が、枯死木の存在状態や樹種により変化するかどうかを検討するために、Turkey の多重比較 (SAS Version 6.1.1) を用いて、有意水準 0.05% で検定を行った。

(a) $7\text{cm} > D \geq 3\text{cm}$
0.045ha



(b) $10\text{cm} > D \geq 7\text{cm}$
0.188ha



(c) $D \geq 10\text{cm}$
1.7ha

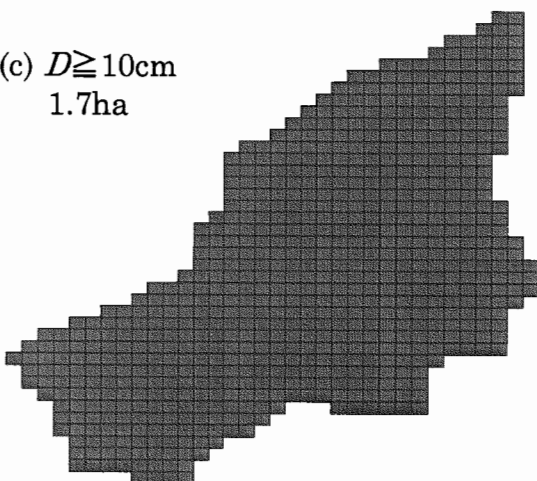


図3-1. 枯死木現存量調査プロットの位置図.
Sampling plots for CWD.

3-2-1-3. 枯死木現存量の推定

3-2-1-3-1. 倒伏木と高さ 2m 以下の立枯木の体積と乾燥重量の計算

倒伏木と、高さが 2m 以下の立枯木の体積と乾燥重量は、それぞれの枯死木の直径と長さ、腐朽度－材密度関係から求められる材密度を用いて以下の式から算出した。

$$V = \frac{D^2 \pi L}{4} \quad (3-1)$$

$$DW = 10^3 V \rho \quad (3-2)$$

V ；枯死木の体積（ m^3 ）， D ；枯死木の直径（ m ）， L ；枯死木の長さ（ m ）， DW ；枯死木の乾燥重量（ kg ）， ρ ；枯死木の材密度（ g cm^{-3} ）。

3-2-1-3-2. 2m 以上の高さの立枯木の体積と乾燥重量の計算

高さが 2m 以上の立枯木は、直径として胸高直径（ DBH ）を測定し、それぞれの枯死木の体積は、 DBH と幹体積の相対成長関係から求めた。このとき、立枯木の多くは枝部が欠損する傾向にあったので、幹部のみの体積を推定することにした。 DBH と幹体積の相対成長関係は、2000 年と 2001 年に行った生存木の伐倒調査の結果より、落葉広葉樹、常緑広葉樹、針葉樹の別に求めたものである（表 3-2）。しかし、立枯木の幹の先端は、折れるなどして欠損している場合が多くあった。この幹の先折れによる幹体積の減少を考慮するために、以下の計算を行った。まず、後藤ら（2003）が求めた生存木における DBH と樹高の関係（式 3-3）が枯死木の生存時にも当てはまると仮定し、枯死木の DBH を用いて樹高を推定した。得られた推定樹高が実測の樹高よりも低い場合は、幹の先折れが生じていないと考え、相対成長関係を用いて幹体積を求めた（式 3-4）。推定樹高が実測樹高よりも高い場合は、幹の形を円錐形と仮定して、先折れ部分と幹の形状の相似関係から、幹全体に占める幹折れ以外の部分の体積比を求め、幹全体の体積に乗じた（式 3-5）。以上のようにしてそれぞれの立枯木について求められた体積に、腐朽度と材密度の関係から求

表3-1. 腐朽度を決定するために用いた枯死木の物理的特徴.

Physical characteristics used to determine the decay class of logs and snags.

Decay Class	Physical Characteristics
1	樹皮が100%残る
2	樹皮が50%以上、辺材は100%残る
3	樹皮が50%以下、辺材は100%残る
4	樹皮は全くないが辺材が残る
5	辺材は全くないが心材が残る

表3-2. DBH (cm) と幹体積 (m^3) の相対成長関係 ($Y=aX^b$) のパラメータと決定係数.

Parameters for allometric relationships ($Y=aX^b$) between DBH (cm) and stem volume (m^3) and coefficients of determination.

	a	b	r^2
De	$3.9629 \cdot 10^{-5}$	2.6091	0.9057
Eg	$9.1177 \cdot 10^{-4}$	2.4784	0.9804
Co	$2.6624 \cdot 10^{-4}$	2.1559	0.9725

められた材密度を乗じて、それぞれの枯死木の乾燥重量を求めた（式 3-6）。体積と重量を求める際に用いた式を以下に示す。

$$\frac{1}{H_{estimated}} = \frac{1}{1.21DBH^{0.946}} + \frac{1}{19.5} \quad (3-3; \text{後藤ら, 2003})$$

$$V = aDBH^b \quad (3-4)$$

$$V = aDBH^b \frac{H_{estimated}^3 - (H_{estimated} - H_{measured})^3}{H_{estimated}^3} \quad (3-5)$$

$$DW = 10^3 V \rho \quad (3-6)$$

$H_{estimated}$; 推定樹高 (m), DBH ; 胸高直径 (cm), $H_{measured}$; 測定樹高 (m),
 V ; 枯死木の体積 (m^3), DW ; 枯死木の乾燥重量 (kg), ρ ; 材密度 ($g\ cm^{-3}$),
 a, b ; 定数

3-2-1-3-3. 試験地全体の枯死木の現存量の推定

枯死木の現存量は、それぞれの枯死木について求められた乾燥重量を積算し、haあたりの炭素量に換算した（式 3-7）。枯死木の乾燥重量における炭素の占める割合は 0.46 から 0.49（Yoneda and Kirita, 1978）や 0.46 から 0.52（Yoneda *et al.* 1977）という報告があるので、この研究では 0.50 と仮定して計算した。

$$M_{store} = 10^{-3} \frac{1}{Area} 0.5 \sum DW \quad (3-7)$$

M_{store} ; 枯死木の現存量 ($tC\ ha^{-1}$), $Area$; 調査面積 (ha), DW ; 枯死木の乾燥重量 (kg)。

3-2-1-3-4. 枯死木の占有面積の計算

枯死木の占有面積とは、枯死木の投影面積のことであり、倒伏木の場合は直径と長さから、立枯木の場合はその直径から、それぞれ以下の方法で求めた。

$$A_{Snag} = \frac{D^2 \pi}{4} \quad (3-8)$$

$$A_{Log} = DL \quad (3-9)$$

A_{Snag} ：立枯木の占有面積（ m^2 ）， A_{Log} ：倒伏木の占有面積（ m^2 ）， D ：直径（ m ）， L ：長さ（ m ）。

試験地全体の枯死木の占有面積は、それぞれの枯死木について求めた面積を積算し、 ha あたりの値に換算した。

$$A_{store} = \frac{1}{Area} (\sum A_{Snag} + \sum A_{Log}) \quad (3-10)$$

A_{store} ：枯死木の占有面積（ $m^2 ha^{-1}$ ）， $Area$ ：調査面積（ ha ）。

3-2-2. 枯死木発生量

3-2-2-1. 枯死木発生量調査

1994, 1999, 2004 年 10 月に毎木調査を行い、試験地 1.7ha 内に出現する胸高直径（DBH）が 3cm 以上の生存する個体について、樹種と胸高直径を調査した（後藤ら,2003）。また、2000, 2001, 2003 年 10 月には、毎木調査で記録された全個体について、枯死判別調査を行った。このとき、前回の調査時に生存木として記録されたが、その次の調査時に枯死していた個体は、その期間内に発生した枯死木とみなした。これらの調査結果から、1994 から 1999 年、1999 から 2000 年、2000 から 2001 年、2001 から 2003 年、2003 から 2004 年のそれぞれの 5 期間内の枯死木発生量を推定した。2000, 2001, 2003 年の調査では、枯死した個体の存在状態として、倒伏と立ち枯れの別を記録した。この場合の倒伏とは地面に接している個体のこと

とし、倒伏しているが掛かり木として空中に存在する個体は立ち枯れとみなしたことはすでに述べた。

3-2-2-2. 枯死した樹木の乾燥重量の計算

枯死木の体積と乾燥重量は、 DBH と幹枝重量の相対成長関係式を用いて計算した。相対成長関係式は、2000、2001 年に試験地に隣接する林分において行われた伐倒調査から求めたものである（後藤ら, 2003）。枯死木の発生量の計算には、変数に DBH を使い、 DBH が 3cm 以上の落葉広葉樹、常緑広葉樹、針葉樹それぞれについて、また幹、枝の各部分について求めたパラメータを用いた（表 3-3）。枯死木の DBH は毎木調査時の DBH から変化していないと仮定した。また、枯死に伴う落葉の発生量は、リタートラップを用いた落葉量の推定から算出されていると考えたので、枯死木の発生量を算出する際に葉量を含めないこととした。以下が用いた相対成長式と乾燥重量推定式である。

$$DW_{branch} = a_{branch} DBH^{b_{branch}} \quad (3-11)$$

$$DW_{stem} = a_{stem} DBH^{b_{stem}} \quad (3-12)$$

$$DW = DW_{branch} + DW_{stem} \quad (3-13)$$

DW_{branch} ; 枝の乾燥重量 (kg), DBH ; 胸高直径 (cm), DW_{stem} ; 幹の乾燥重量 (kg), DW ; 枯死した樹木の乾燥重量 (kg), a_{branch} , b_{branch} , a_{stem} , b_{stem} ; 定数

3-2-2-3. 試験地全体における枯死木発生量の計算

枯死した樹木それぞれにおいて求めた乾燥重量を単年ごとに積算し、ha あたりの枯死木発生量を算出した。このとき、枯死木の乾燥重量のうち炭素の占める割合を 0.5 と仮定して計算した。

$$M_{input} = 10^{-3} \frac{1}{Aera \text{ yr}} 0.5 \sum DW \quad (3-14)$$

表3-3. $DBH(cm)$ と乾燥重量(kg)の相対成長関係($Y=aX^b$)のパラメータと決定係数(後藤ら, 2003).

Parameters for allometric relationships ($Y=aX^b$) between DBH (cm) and dry weight (kg) and coefficients of determination (Goto *et al.*, 2003).

		a	b	r^2
De	Stem	0.0607	2.42	0.985
	Branch	0.0055	3.15	0.997
Eg	Stem	0.0645	2.47	0.979
	Branch	0.0508	2.43	0.982
Co	Stem	0.1150	2.21	0.987
	Branch	0.0624	2.02	0.961

表3-4. 腐朽度ごとの材密度の平均値.

Mean wood density in each decay class.

Decay class	n	ρ (Means $\pm$ SD) (g cm ⁻³)	
1	19	0.580 $\pm$ 0.049	a
2	57	0.417 $\pm$ 0.120	b
3	24	0.334 $\pm$ 0.081	c
4	34	0.293 $\pm$ 0.107	c
5	19	0.471 $\pm$ 0.191	d

異なるアルファベットの値の間には有意差が認められた ($P<0.05$, Turkeyの多重比較).

Different letters present significant difference between decay classes ($P<0.05$, Turkey's multiple comparison).

M_{input} ；枯死木の発生量 ($\text{tC ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$), $Area$ ；調査面積 (ha), yr ；前回の測定からの年数 (年), DW ；枯死した樹木の乾燥重量 (kg)。

3-3. 結果

3-3-1. 枯死木の腐朽度と材密度の関係

159 個のサンプルを各腐朽度ごとにまとめ、材密度の平均値を求めた (表 3-4)。腐朽度 1 から 4 までは腐朽の進行に従って材密度が徐々に減少したが、腐朽度 5 では材密度が増加した。腐朽度 5 では、細片化によって辺材が消失し材密度の高い心材が残存していた。腐朽度ごとの樹種による材密度の差は有意ではなかった (表 3-5)。また、腐朽度ごとの立枯、倒伏の存在状態の違いによる材密度の差は有意ではなかった (表 3-6)。よって、それぞれの枯死木の材密度には、全樹種を対象にした腐朽度ごとの材密度の平均値を用いても差し支えないと判断した。

3-3-2. 枯死木の現存量

枯死木の現存量調査で樹種名あるいは属名が判別できたものは 15 種類であった。このうち、アカマツは現存量が最も多く、 6.79 tC ha^{-1} であった (図 3-2)。他 14 種の枯死木の現存量はそれぞれ 0.001 から 0.55 tC ha^{-1} であり、アカマツの現存量に比べてかなり小さい値であった。全枯死木の現存量は 9.30 tC ha^{-1} であり、生存木の地上部現存量 44.54 tC ha^{-1} (後藤ら, 2003) の 21%に相当した (表 3-7)。枯死木の現存量のうち、立枯木が 5.61 tC ha^{-1} 、倒伏木が 3.69 tC ha^{-1} で立枯木の方が多く、現存量全体の 60%を占めた。枯死木の現存量のうち、落葉広葉樹は 20%、常緑広葉樹は 6%、針葉樹は 74%を占め、針葉樹が最も多かった。中でも、アカマツの枯死木は現存量全体の 73%を占めた。

枯死木現存量を腐朽度ごとに見た場合、腐朽度が高くなるにつれてアカマツの占める割合が高くなった (図 3-3)。また、枯死木の占有面積は、 $180.89 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ であり、試験地の面積の 1.8%を占めた (表 3-8)。

3-3-3. 枯死木の発生量

1994 から 1999 年までの枯死木の年平均発生量は $0.95 \text{ tC ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ であり、地上部

表 3-5. アカマツとその他の樹種での材密度の比較.

Comparisons of mean wood density between *P. densiflora* (Pi) and the other species (Other).

Decay class	Species	n	ρ (Means $\pm$ SD) (g cm ⁻³)
1	Pi	10	0.582 $\pm$ 0.057
	Other	9	0.578 $\pm$ 0.042
2	Pi	9	0.317 $\pm$ 0.066
	Other	48	0.435 $\pm$ 0.130
3	Pi	11	0.305 $\pm$ 0.050
	Other	13	0.358 $\pm$ 0.095
4	Pi	30	0.294 $\pm$ 0.108
	Other	4	0.285 $\pm$ 0.118
5	Pi	19	0.471 $\pm$ 0.191
	Other	0	-

表3-6. 立枯木と倒伏木の材密度の比較.

Comparisons of wood density between snag and log.

	Decay class 3		Decay class 4		Decay class 5	
	n	ρ (Means $\pm$ SD) (g cm ⁻³)	n	ρ (Means $\pm$ SD) (g cm ⁻³)	n	ρ (Means $\pm$ SD) (g cm ⁻³)
Snag	2	0.266 $\pm$ 0.041	6	0.353 $\pm$ 0.072	5	0.467 $\pm$ 0.174
Log	9	0.314 $\pm$ 0.05	24	0.279 $\pm$ 0.111	14	0.473 $\pm$ 0.202

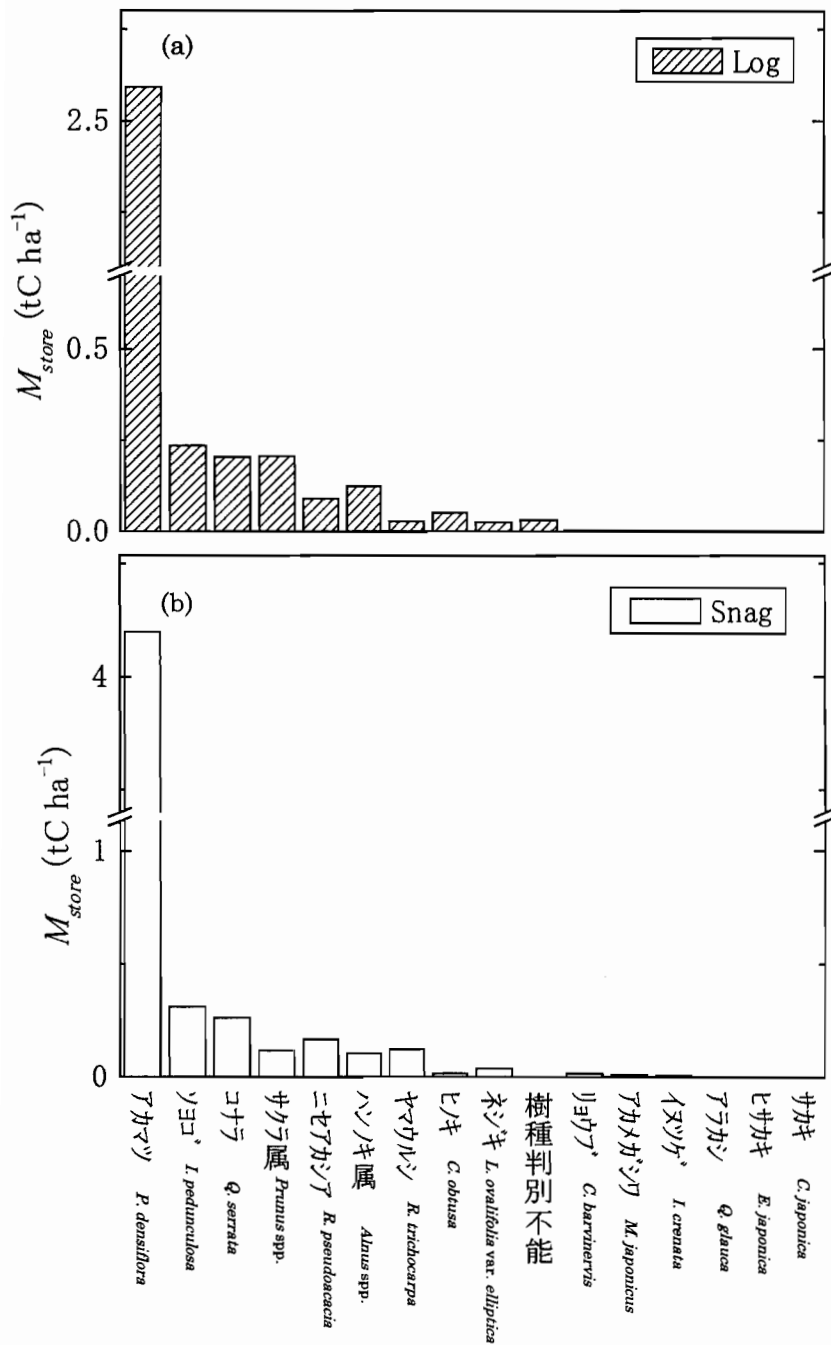


図3-2. 樹種ごとにみた枯死木現存量 (倒伏木; a, 立枯木; b).
Mass of CWD by species (Log; a, Snag; b).

表3-7. 2003年10月における枯死木の現存量.
Mass of CWD in October 2003.

		2003					
		Total (tC ha ⁻¹)	De	Eg	Co. _{Pi}	Pi	Non*
Total	Snag+Log	9.30	1.75	0.59	0.13	6.80	0.03
	Snag	5.61	1.01	0.33	0.07	4.20	0.00
	Log	3.69	0.74	0.26	0.06	2.60	0.03
$D \geq 10$	Snag+Log	6.22	0.75	0.25	0.07	5.11	0.03
	Snag	3.83	0.43	0.13	0.02	3.26	0.00
	Log	2.39	0.33	0.13	0.05	1.85	0.03
$10 > D \geq 7$	Snag+Log	1.10	0.21	0.13	0.05	0.71	0.00
	Snag	0.70	0.12	0.09	0.05	0.43	0.00
	Log	0.40	0.09	0.03	0.00	0.28	0.00
$7 > D \geq 3$	Snag+Log	1.99	0.79	0.21	0.01	0.97	0.00
	Snag	1.09	0.46	0.11	0.00	0.51	0.00
	Log	0.90	0.33	0.10	0.01	0.46	0.00

*樹種判別不能

*Species not determined

表3-8. 2003年10月における枯死木の占有面積.
Projected area of CWD in October 2003.

		2003
		Total (m ² ha ⁻¹)
Total	Snag+Log	180.89
	Snag	11.18
	Log	169.72

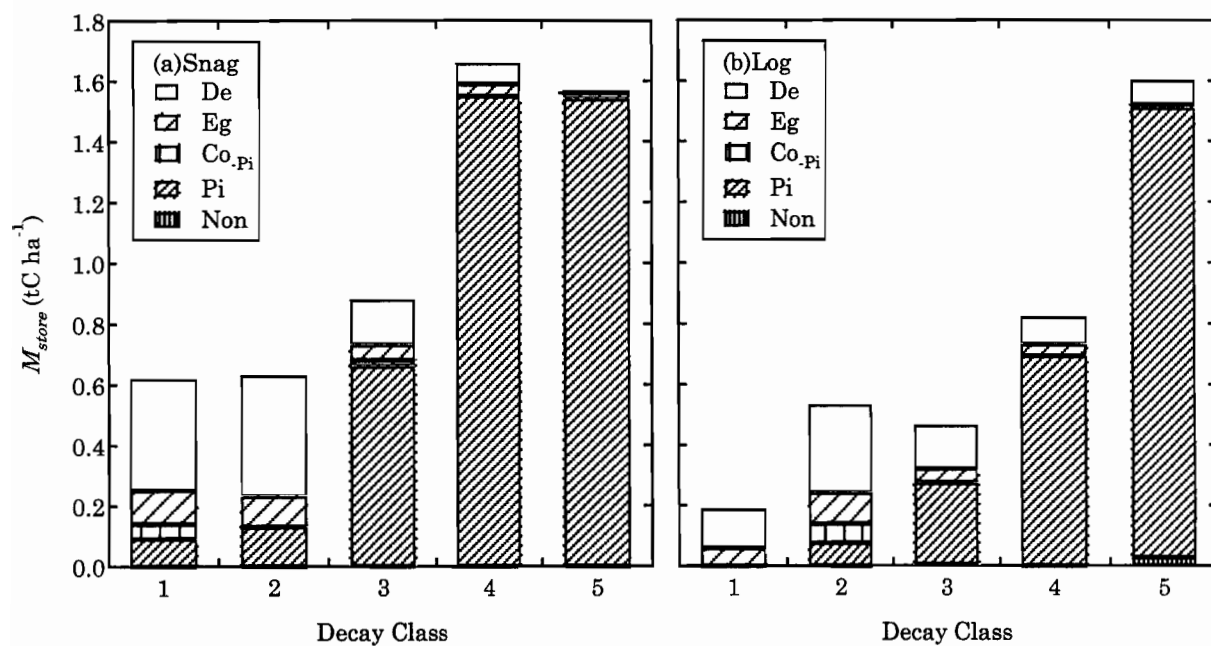


図3-3. 腐朽度ごとにみた枯死木現存量（立枯木; a, 倒伏木; b）.
Mass of CWD in each decay class (Snag; a, Log; b).

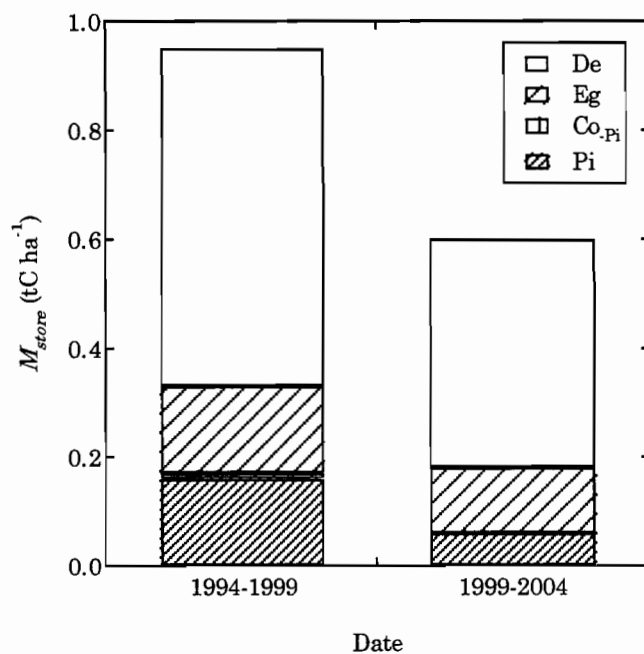


図3-4. 1994から1999年と1999から2004年における年平均枯死木発生量と樹種タイプの内部分比.
Input mass of CWD from 1994 to 1999 and from 1999 to 2004.

現存量 44.5tC ha^{-1} (後藤ら, 2003) の 2.1%, 枯死木現存量 9.5tC ha^{-1} の 10.2%であった (表 3-9)。発生量のうち, 落葉広葉樹の占める割合が最も大きく, 65%であった (図 3-4)。常緑広葉樹, アカマツを含まない針葉樹, アカマツの内部分比はそれぞれ 17, 1, 17%であった。1999 から 2004 年までの枯死木の年平均発生量は $0.61\text{tC ha}^{-1}\text{ yr}^{-1}$ であり, 前 5 年平均値に比べて低下した。落葉広葉樹, 常緑広葉樹, アカマツを含まない針葉樹, アカマツの内部分比は 69, 20, 1, 10%であり, 前 5 年平均値にそれぞれが占めた割合に比べて, 落葉広葉樹, 常緑広葉樹では増加, アカマツを含まない針葉樹では同程度, アカマツでは減少していた。1999 から 2004 年の枯死木発生量のうち 89%が立枯木として発生した。また, 立枯木の倒伏量は $0.08\text{tC ha}^{-1}\text{ yr}^{-1}$ で, 生存木が枯死して倒伏することによる発生量 $0.07\text{tC ha}^{-1}\text{ yr}^{-1}$ とほぼ同じであった (表 3-9)。

1999 から 2004 年の 5 年間における枯死木発生量の年平均値は $0.61\text{tC ha}^{-1}\text{ yr}^{-1}$ であるが, 2001 年と 2004 年の発生量はそれぞれ $0.29\text{tC ha}^{-1}\text{ yr}^{-1}$ と $0.89\text{tC ha}^{-1}\text{ yr}^{-1}$ であり, 全測定期間の平均値に対して約 50 から 150%の年変動を示した (表 3-10, 図 3-5 (a))。また, 立枯木の発生量は平均で $0.54\text{tC ha}^{-1}\text{ yr}^{-1}$ であるが, 2001 年に $0.24\text{tC ha}^{-1}\text{ yr}^{-1}$ に減少し, 全測定期間の平均値に対して約 40 から 120%の年変動を示した (図 3-5 (b))。一方で, 倒伏木の発生量と立枯木の倒伏量は, 2004 年にそれぞれ $0.29\text{tC ha}^{-1}\text{ yr}^{-1}$ と $0.31\text{tC ha}^{-1}\text{ yr}^{-1}$ と大きく増加し, それぞれの全測定期間の平均値 $0.07\text{tC ha}^{-1}\text{ yr}^{-1}$ と $0.08\text{tC ha}^{-1}\text{ yr}^{-1}$ に対して 10 から 400%の年変動を示した (図 3-5 (c), (d))。

3-4. 考察

3-4-1. 広葉樹二次林における枯死木現存量

枯死木の現存量は, 森林タイプの違いによって大きく変動する (Harmon et al., 1986; Berg and McClaugherty, 2003; Laiho and Prescott, 2004)。Harmon et al. (1986) のレビューによると, 北米の針葉樹林における枯死木現存量は 1.5 から 245tC ha^{-1} が報告されている。枯死木の現存量で多いものでは, 北米のダグラスファーが優占する老齢林において, 325.3tC ha^{-1} (以下, 現存量に占める炭素の割合が 0.5 であると仮定して計算した炭素量を示す) が報告されている (Grier and Logan, 1977)。この老齢林は, 生存木の現存量も 282.4tC ha^{-1} とかなり大きい。一

表3-9. 1994年から1999年と1999年から2004年の枯死木発生量の年平均値.
Annual mean input of CWD from 1994 to 1999 and from 1999 to 2004.

		Total (tC ha ⁻¹ yr ⁻¹)	De	Eg	Co.Pi	Pi
1994-1999	Snag+Log	0.95 (-)	0.62 (-)	0.16 (-)	0.01 (-)	0.16 (-)
1999-2004	Snag+Log	0.61 (0.22)	0.42 (0.12)	0.12 (0.12)	0.00 (0.00)	0.06 (0.06)
	Snag	0.54 (0.17)	0.41 (0.12)	0.06 (0.03)	0.00 (0.00)	0.06 (0.06)
	Log	0.07 (0.12)	0.01 (0.03)	0.06 (0.10)	0.00 (0.00)	0.00 (0.00)
	Snag→Log	* 0.08 (0.15)	0.06 (0.11)	0.02 (0.045)	0.00 (0.00)	0.00 (0.00)

()内はSD.
SD shows in parenthesis.

*SnagからLogへの移行量. 2000年から2004年の年平均値.
Transformation mass of CWD from snag to log. Mean value from 2000 to 2004.

表3-10. 1999年から2004年までの年平均枯死木発生量.
Annual mean input of CWD from 1999 to 2004.

		Total (tC ha ⁻¹ yr ⁻¹)	De	Eg	Co. _{Pi}	Pi
1999-2000	Snag+Log	0.65	0.44	0.08	0.00	0.13
	Snag	0.63	0.43	0.07	0.00	0.13
	Log	0.02	0.01	0.01	0.00	0.00
	Snag→Log*	-	-	-	-	-
2000-2001	Snag+Log	0.29	0.21	0.07	0.01	0.00
	Snag	0.24	0.21	0.03	0.01	0.00
	Log	0.04	0.00	0.04	0.00	0.00
	Snag→Log*	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00
2001-2003	Snag+Log	0.61	0.51	0.06	0.00	0.04
	Snag	0.60	0.51	0.06	0.00	0.04
	Log	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00
	Snag→Log*	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00
2003-2004	Snag+Log	0.89	0.44	0.34	0.00	0.11
	Snag	0.61	0.38	0.11	0.00	0.11
	Log	0.29	0.06	0.23	0.00	0.00
	Snag→Log*	0.31	0.22	0.09	0.00	0.00

*SnagからLogへの移行量.

*Transformation mass of CWD from snag to log.

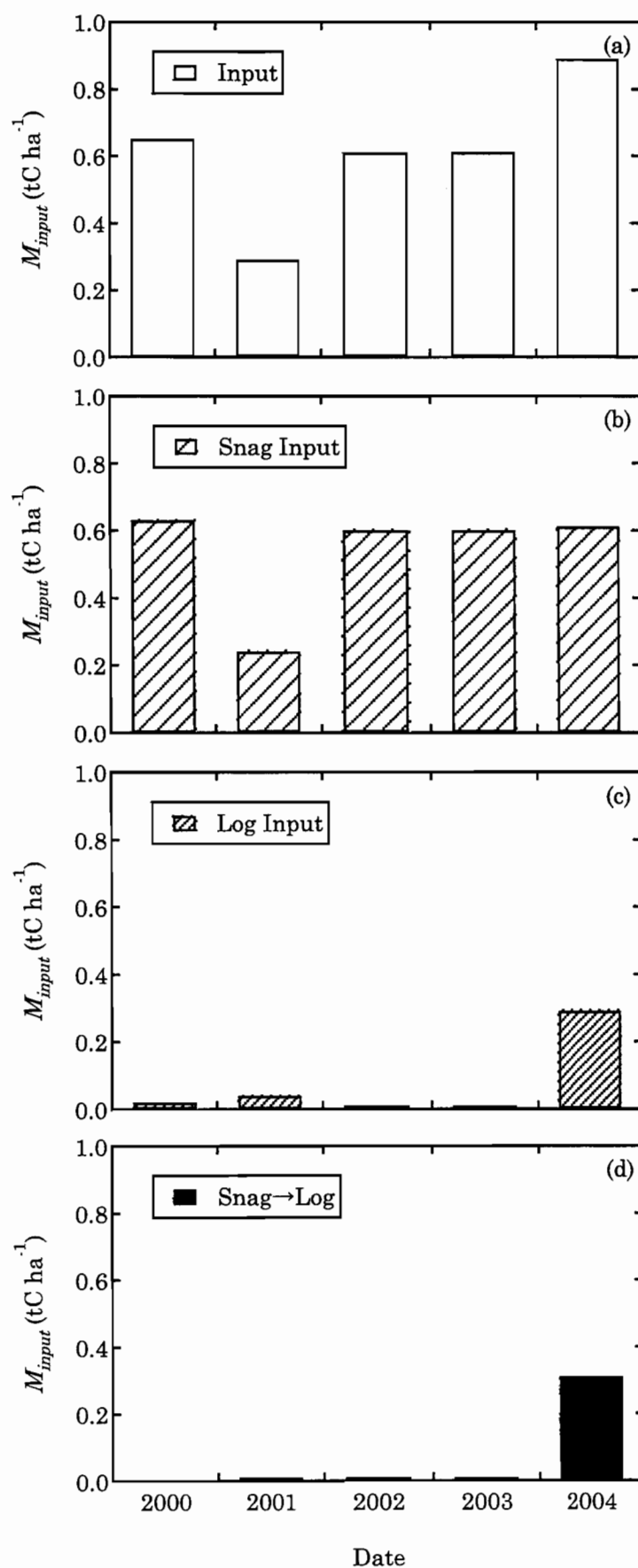


図3-5. 枯死木発生量(a)、立枯木発生量(b)、倒伏木発生量(c)、立枯木倒伏量(d)の年変動。
Time trend of input mass of CWD.

一般的には、生存木の現存量が大きな森林では、枯死木の現存量も多い傾向にある(米田, 1986)。北米の 20 の落葉広葉樹林での枯死木の現存量は 3.8 から 24.7 tC ha⁻¹ が報告されている (Harmon *et al.*, 1986)。また、米田 (1986) のレビューによると、熱帯における枯死木現存量は 10.2 から 32.5 tC ha⁻¹ が報告されている。日本においては、奈良の春日山の常緑広葉樹林で 4.7 tC ha⁻¹、長野のブナ林で 5.8 tC ha⁻¹、屋久島のヒノキ林で 36.2 tC ha⁻¹ (立枯木を含む) が報告されている。本試験地における枯死木の現存量は 9.3 tC ha⁻¹ であったが、日本、特に落葉広葉樹二次林における枯死木現存量の報告はほとんど存在しないため、本試験地の枯死木現存量の位置づけを行うことはむずかしい。したがって、日本において森林の炭素循環を考えるためには、枯死木の現存量のデータを蓄積していく必要があると考えられた。

3-4-2. 枯死木現存量に及ぼす攪乱の影響

本試験地の 1999 年の生存木の地上部現存量のうち、アカマツはその 3% を占めるのみであったのに対し (後藤ら, 2003), 2003 年の枯死木現存量 9.3 tC ha⁻¹ のうち、アカマツの枯死木現存量が占める割合は 73% とかなり高かった。このアカマツの枯死木現存量のうち、1994 年から 2004 年に発生したものは 16% を占めるのみであった。また、腐朽度の高い枯死木にアカマツの占める割合が高く (図 3-3)、分解に供された時間が長いことが伺えた。以上のことから、アカマツの枯死木のほとんどが 1994 年以前に枯死したことが伺えた。1965 年以降西日本を中心に大きな被害をもたらした松枯れは、京都府において 1949 年に被害が確認された後、徐々に被害地域を広げ、1978 年以降に被害が急激に拡大した (岡本ら, 1990)。山城試験地やその付近の森林も同様の被害があったと考えられるが、その発生パターンや発生年を厳密に特定することはできない。しかし、大部分のアカマツの枯死が 1978 年以降に発生したと仮定するならば、現在のアカマツの枯死木は、攪乱の発生からおおよそ 30 年間存在していると考えられた。枯死木の現存量は、林齢や遷移段階、過去の攪乱によって大きく変化し (Agee and Huff, 1987; Bond-Lamberty *et al.*, 2003), 攪乱が発生した後に森林が成立するにともない枯死木現存量が U 字型の推移を示すことが示されている (Spies *et al.*, 1988; Sturtevant *et al.*, 1997; Spetich *et al.*, 1999)。これは、攪乱の発生により一時的に増加した枯死木が分解されるに従い現存量が徐々に減少する一方で、攪乱後に成長した樹木が枯死するに伴い、枯死木現

存量が徐々に増加するため、攪乱によって生じた枯死木と、その後の森林の成立により生じる枯死木の現存量を合計すると、全体としては枯死木現存量の減少と増加という推移が見られるためである。攪乱により生じた枯死木の現存量が徐々に減少し、最低値となる林齢は森林により異なり、60年 (Sturtevant *et al.*, 1997), 70年 (Spetich *et al.*, 1999), 80年から120年 (Spies *et al.*, 1988) が報告されている。本試験地では、攪乱の発生からおおよそ30年が経過していると考えられるため、既存の報告との比較からは、攪乱によって生じた枯死木現存量が減少する段階にあることが予想される。このように、枯死木の現存量を、林齢や遷移段階、攪乱の影響などを考慮に入れて推定することができれば、森林の炭素収支における枯死木の役割を長期的に評価することができると考えられた。

3-4-3. 広葉樹二次林における枯死木発生量

枯死木の発生量は、基本的には生存木の現存量や成長量によって変動するが、攪乱などはその量を大きく変化させる (Harmon *et al.*, 1986)。これまでにレビューなどでまとめられた枯死木の発生量は、北米での報告が多く、0.035 から 9tC ha^{-1} を変動することが報告されている (Harmon *et al.*, 1986; Laiho and Prescott, 2004)。日本では様々な大きさのリタートラップにより材部の落下量が測定されており、モミ林では、2.7 から 3.8tC ha^{-1} 、ツガ林では 1.8 から 3.5tC ha^{-1} (Ando *et al.*, 1977)、常緑カシ林では 3.6 から 4.0tC ha^{-1} (Kira *et al.*, 1973)、照葉樹林では 0.7 から 4.7tC ha^{-1} (Yoneda 1980) が報告されている。全リター発生量に対する枯死木発生量の割合は、3 から 77% (Laiho and Prescott, 2004) や、日本では 35 から 55% (Ando *et al.*, 1977; Kira *et al.*, 1973) が報告されている。本試験地の 1999 年から 2004 年の枯死木発生量の年平均値は $0.61\text{tC ha}^{-1}\text{ yr}^{-1}$ であった。また、1999 年から 2001 年までの落葉落枝の年平均値は $2.23\text{tC ha}^{-1}\text{ yr}^{-1}$ であったので (後藤ら, 2003)、落葉落枝と枯死木を合わせた枯死有機物発生量である $2.84\text{tC ha}^{-1}\text{ yr}^{-1}$ に対して枯死木の発生量の占める割合は 21% であった。本試験地の発生量や全リター発生量に占める割合は、他の日本の森林における枯死木発生量に比べ小さい値となっていた。これは、対象となった他の日本の森林はすべて老齢林あるいは極相林であり、生木の現存量は約 280tC ha^{-1} などが報告されており (Ando *et al.*, 1977)、本試験地の 44.54tC ha^{-1} に比べてかなり大きな値であることから、生存木の現存量が枯死木の発生量を規定

していることが伺えた。

3-4-4. 枯死木発生量の年変動と攪乱の影響

枯死木発生量は同じ森林であっても、年変動が大きい (Harmon *et al.*, 1986)。水俣の照葉樹林での 7 年間の測定では、平均が 1.6 tC ha^{-1} 、最大値と最小値の開きは約 8 倍となっていた (米田, 1980)。本試験地での 1999 年から 2004 年の枯死木発生量の年変動は、立枯木と倒伏木合わせて、測定期間の平均値に対して 50 から 150% の変動を示した。一方で、落葉落枝の発生量の 3 年間の年変動は、測定期間の平均値に対して 98 から 102% であったので (後藤ら, 2003)、枯死木発生量の年変動は、落葉落枝の発生量の年変動よりも大きいことが示された。枯死木の発生量は、攪乱の強度により大きく変化する (Fahey, 1983; Spies *et al.* 1988; Sturtevant *et al.* 1997)。本試験地では、枯死木、特に倒伏木の発生量の年変動は、立枯木の発生量と比較すると非常に大きく、最大値と最小値の間に約 30 倍の開きがあった。このような大きな年変動は、2004 年の倒伏木発生量がその他の期間と比較して非常に大きかったためであった。これは 2004 年が台風の上陸数が多く、風雨の強い日が例年に比べて多かったためであると考えられた。2004 年以外の期間では立枯木から倒伏木への移行量が非常に小さいことを考えると、立枯木が倒伏木化する場合には、台風による風倒などの攪乱が必要であり、そのようなイベントは比較的頻度が低いことが伺えた。そのため、倒伏木の発生量の定量化には枯死木発生量の定量化よりもさらに長期の観測が必要になると考えられた。

4 章 枯死木呼吸量の推定モデル

4-1. はじめに

この章では、枯死木呼吸量の推定モデルを作成した。枯死木呼吸量は、枯死木が微生物などによって分解される際に放出される CO_2 量である。通常、ある生物の呼吸量を評価する場合、その呼吸量は生物の密度と単位密度あたりの呼吸量（呼吸活性）で評価される。つまり、例えば葉面呼吸量を評価する場合には、葉量の分布と単位葉面積あたりの呼吸量、あるいは単位重量あたりの呼吸量の変動が評価される。従って枯死木呼吸量を評価する場合にも、分解の主体となる微生物の単位面積あるいは単位重量あたりのバイオマス密度と、単位微生物量あたりの呼吸量は分離して評価されるべきである。しかし現在の観測技術ではこのような微生物バイオマスの測定に手間がかかり（たとえば Ross and Tate, 1993）、連続したバイオマス量の変動の測定は事実上不可能である。そのため土壌や枯死木からの微生物分解呼吸量を評価する場合には、その基質の単位面積や単位重量あたりの呼吸量の変動を呼吸活性と定義するのが通例となっており、本論文でも呼吸活性という場合には枯死木の基質の単位重量や単位面積あたりの呼吸量を示すものとする。しかし微生物呼吸量を評価する場合にこの両者が混在している現状は微生物に起因した呼吸量のモデリング等において様々な不明瞭さを引き起こす原因の一端をなしており、今後の重要な検討課題であることをあらかじめ提示しておく。

枯死木呼吸は、いくつかの要因に影響を受けることが知られている（Rayner and Boddy, 1988）。まず、枯死木呼吸量は環境要因によって変化する。中でも温度と含水率による影響が大きい（Yoneda, 1980; Wang *et al.*, 2002）。温度は微生物の酵素反応に影響を与え、温度が 10°C 上昇したときに呼吸量が数倍程度増加することは、枯死木だけでなく土壌呼吸の測定結果においても示されている（たとえば Kirschbaum, 1995; Liang *et al.*, 2003）。含水率で表される水分量も、枯死木呼吸量を左右する重要な要因であることが知られており（Yoneda, 1980; Harmon *et al.*, 1986; Chambers *et al.*, 2001）、水分量が著しく低いあるいは高い場合には呼吸量が減少することなどは枯死木だけでなく土壌呼吸の測定結果からも示されている（Mielnick and Dugus, 2000）。また、以上のような温度や含水率と呼吸量の関係は、

枯死木呼吸量の季節性や過去の環境条件によって変化することが考えられる。このような環境要因と呼吸量の関係の変化は、呼吸量の長期連続測定によって検証することができ、土壌呼吸では多くの研究が行われている（たとえば Drewitt *et al.*, 2002 ; Irvine and Law, 2002 ; Liang *et al.*, 2004）。

次に、枯死木呼吸量は枯死木の基質特性によって変化する。中でも材密度は、枯死木の基質特性を示す指標として用いられることが多い（Yoneda, 1975; Chambers *et al.*, 2001）。材密度は分解の進み具合を示す指標とされ（Means *et al.*, 1985; Harmon and Cromack, 1987; Busse, 1994）、単位重量あたりの呼吸量との間には負の相関関係が示されている（Yoneda, 1975; Chambers *et al.*, 2001）。また、材密度は枯死木の物理性に影響を与え、枯死木に含まれる水分量との間に負の相関関係が報告されている（Chambers *et al.*, 2001）。枯死木の直径も、枯死木の基質特性を示す指標として用いられることが多い（たとえば Erickson *et al.*, 1985; Chambers *et al.*, 2000; Wang *et al.*, 2002）。直径は、枯死木の表面積/体積比に影響を与えることから、枯死木の呼吸量や重量減少量との関係の評価に用いられることが多い（Erickson *et al.*, 1985; Harmon *et al.*, 1986）。この他にも、C/N 比やリグニン/N 比といった、枯死木の化学性が枯死木の分解に影響を与えることが知られている（Fogel and Cromack, 1977; Yoneda and Kirita, 1978）。また、樹種によって枯死木の物理性や化学性が異なることから、枯死木の分解に対する樹種の影響を調べた研究も存在する（Marra and Edmonds, 1994）。

以上のように、枯死木呼吸量は環境要因や枯死木の基質特性によって変化するため、これらの要因を用いて呼吸量を推定するモデルを作成することで、環境要因や基質特性の異なる枯死木呼吸量の詳細な推定が可能になる。そこでこの章では以下の3つの評価を行った。

- ① 試験地内の枯死木からの CO₂ 放出量の特性を求めるために、基質の状態の異なる多くの枯死木サンプルを用いて呼吸量の測定を行い、基質特性や環境要因の違いが呼吸量に与える影響の評価を行った。
- ② 枯死木呼吸量と環境要因の関係の長期的な変動を調べるために枯死木の呼吸量の連続観測を行い、温度、含水率が枯死木呼吸量に与える効果の評価を行った。
- ③ ①と②のそれぞれ得られた関数の妥当性の検討を行うことによって、森林内の枯死木呼吸量を連続して推定する関数の検討を行い、森林内の枯死木呼吸量推定モ

デルの構築を試みた。

4-2. 測定方法

4-2-1. 基質特性の異なる枯死木サンプルの呼吸量の測定（多サンプル測定）

4-2-1-1. 枯死木サンプルの選定

試験地の高木層における主な構成樹種であるコナラや、試験地に存在する枯死木の主要な構成樹種であるアカマツを中心に、13 樹種の枯死木から様々な大きさや材密度の枯死木サンプルを採取した（表 4-1）。枯死木サンプルはすべて試験地内の立枯木や倒伏木から採取し、測定用チャンバーに入る大きさ（サンプル大：直径約 20cm, 長さ約 70cm, サンプル小：直径約 7cm, 長さ約 13cm）に切り出した。サンプルの切断面からの CO_2 の放出や菌の進入を防ぐために、サンプルの切断面にシリコンシーラントを塗布した。立枯木から採取したサンプルは、ブルーシートの上に設置した金属製の枠に立て掛け、林床面に接触しないように設置した（図 4-1 (a)）。倒伏木から採取したサンプルは試験地の林床面に設置した（図 4-1 (b)）。枯死木サンプルの材密度は、材密度を求めるサンプルを同じ枯死木から別に採取し、実験室に持ち帰り、直径、長さの計測から得られた体積と乾燥重量から材密度を計算した。枯死木サンプルの材密度は測定期間中は一定であると仮定した。

4-2-1-2. 呼吸量測定システムの概要

様々な枯死木サンプルからの呼吸量を測定するために、呼吸量の測定システム（密閉法）を開発した。システムはチャンバー、赤外線ガスアナライザー（LI-800, Li-COR 社製）、チューブ（内径 6mm, 長さ 2m）、ポンプ（GS-3EA, 榎本マイクロポンプ社製）、流量計、フィルターによって構成される（図 4-2）。枯死木呼吸量は、チャンバーに枯死木を入れ数分間チャンバーの蓋を密閉し、その間のチャンバー内の CO_2 濃度上昇速度から求めることができる。チャンバーは枯死木サンプルの大きさに応じて、大きさの異なるチャンバー（大: $W30 \times D80 \times H30\text{cm}$: 72000cm^3 , 小: $W20 \times D20 \times H20\text{cm}$: 8000cm^3 ）を用いた（図 4-3 (a)）。システム内の流量は、流量計により 1 分間に 1.0l に制御した。

測定システムの密閉性を調べるために、チャンバー内に CO_2 濃度 0ppm のガスを満たしてから 30 分間の CO_2 濃度を測定した。30 分間の CO_2 の濃度上昇は 1pp

表4-1. 多サンプル測定において用いられた枯死木サンプルの樹種と概要.
Outline of CWD samples.

Species		Abbrev. of species	n	D (Mean±SD) (cm)		L (Mean±SD) (cm)		ρ (Mean±SD) (g cm ⁻³)	
<i>Alnus siboldiana</i>	オオハヤシヤブシ	As	1	3.2 ±	–	12.0 ±	–	0.38 ±	–
<i>Ilex crenata</i>	イヌツゲ	Ic	1	9.2 ±	–	4.0 ±	–	0.24 ±	–
<i>Ilex pedunculosa</i>	ソヨゴ	Ip	5	4.9 ±	0.3	13.7 ±	1.3	0.37 ±	0.09
<i>Lyonia ovalifolia</i> var. <i>elliptica</i>	ネジキ	Lo	4	6.3 ±	0.3	13.3 ±	0.9	0.43 ±	0.12
<i>Pieris japonica</i>	アセビ	Pj	4	6.7 ±	1.6	14.0 ±	1.1	0.47 ±	0.06
<i>Pinus densiflora</i> *	アカマツ	Pd	32	7.5 ±	2.5	14.1 ±	2.0	0.42 ±	0.18
			14	16.4 ±	6.1	68.9 ±	2.4	0.29 ±	0.09
<i>Prunus verecunda</i>	カスミサクラ	Pv	5	5.3 ±	1.1	13.4 ±	2.6	0.48 ±	0.24
<i>Quercus serrata</i>	コナラ	Qs	13	8.5 ±	1.8	13.2 ±	1.7	0.48 ±	0.10
<i>Rhododendron reticulatum</i>	コハナミツバツツジ	Rr	2	3.7 ±	0.4	16.0 ±	2.1	0.46 ±	0.03
<i>Rhus trichocarpa</i>	ヤマウルシ	Rt	6	5.4 ±	0.7	13.8 ±	0.7	0.50 ±	0.03
<i>Robinia pseudoacacia</i>	ニセアカシア	Rp	1	2.8 ±	–	15.0 ±	–	0.48 ±	–
<i>Vaccinium bracteatum</i>	シヤシヤンボ	Vb	3	5.4 ±	0.3	13.2 ±	0.3	0.54 ±	0.04

**Pinus densiflora* は大小のサンプルを作成した.
*Large and small samples were prepared for *Pinus densiflora*.

表4-2. 測定1から6において用いられた枯死木サンプルの概要.
Outline of measurements and CWD samples.

Meas.no	Date	Number of species	n	Number of meas. time	D (Mean±SD) (cm)		L (Mean±SD) (cm)		ρ (Mean±SD) (g cm ⁻³)	
1	2001/06/12-13	3	6	36	6.0 ±	0.6	13.3 ±	2.8	0.38 ±	0.07
2	2001/07/16-24	8	27	7	6.4 ±	1.1	13.4 ±	0.9	0.43 ±	0.10
3	2002/06/26-28	2	8	24	10.0 ±	1.8	13.8 ±	1.2	0.47 ±	0.18
4	2002/01-2002/12	2	4	37	10.8 ±	1.7	14.4 ±	1.0	0.48 ±	0.20
5	2003/05	8	20	1	5.1 ±	2.2	13.2 ±	3.1	0.50 ±	0.19
6*	2003/08-2003/12	1	12	14	7.5 ±	1.1	15.0 ±	1.7	0.39 ±	0.13
		1	14	14	16.4 ±	6.1	68.9 ±	2.4	0.29 ±	0.09

*測定6では大小の枯死木サンプルを用いた.
*Large and small samples were used in measurement 6.



図4-1. 立枯木サンプル(a)と倒伏木サンプル(b)の設置状況.
Setting of snag (a) and log (b) of CWD samples.

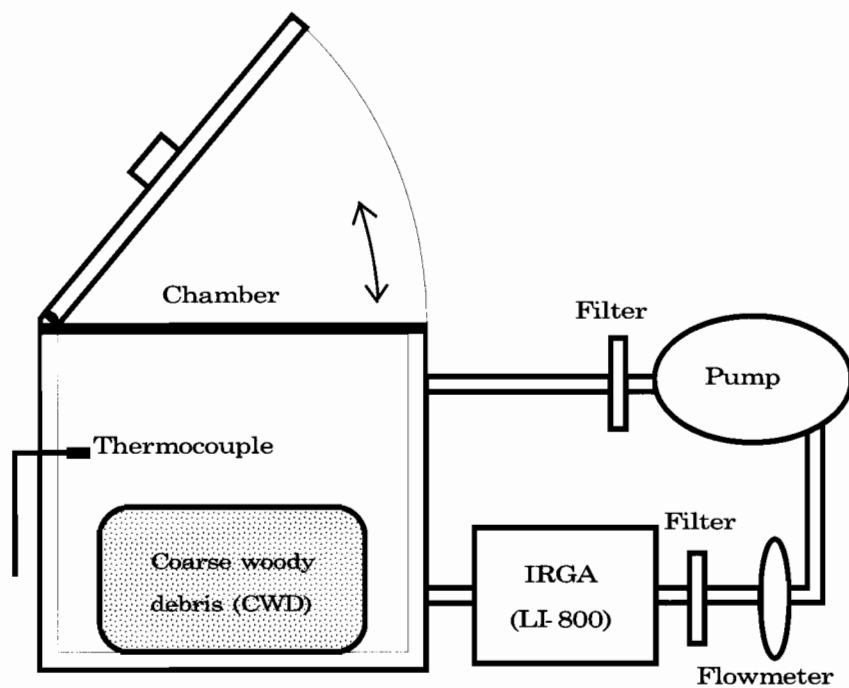


図4-2. 手動測定システムの概要.
Measurement system of CWD respiration by closed-dynamic chamber using IRGA.

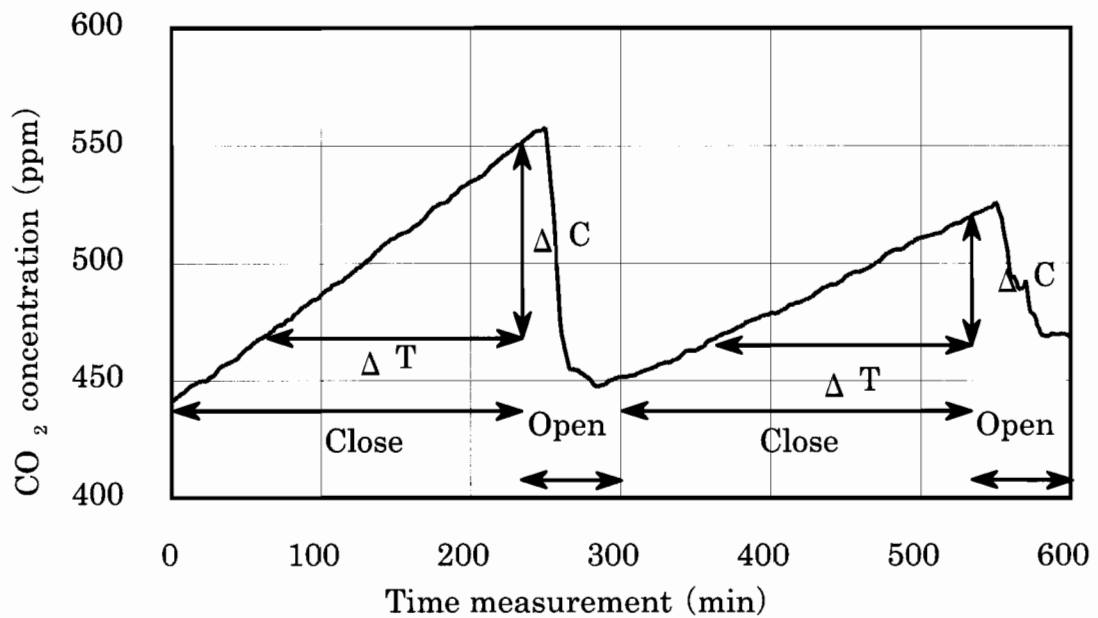


図4-4. 枯死木呼吸量測定中のCO₂濃度の増加曲線. Openはチャンバーを開放中, Closeはチャンバーを閉鎖中を示す
CO₂ concentration increase during measurement time.

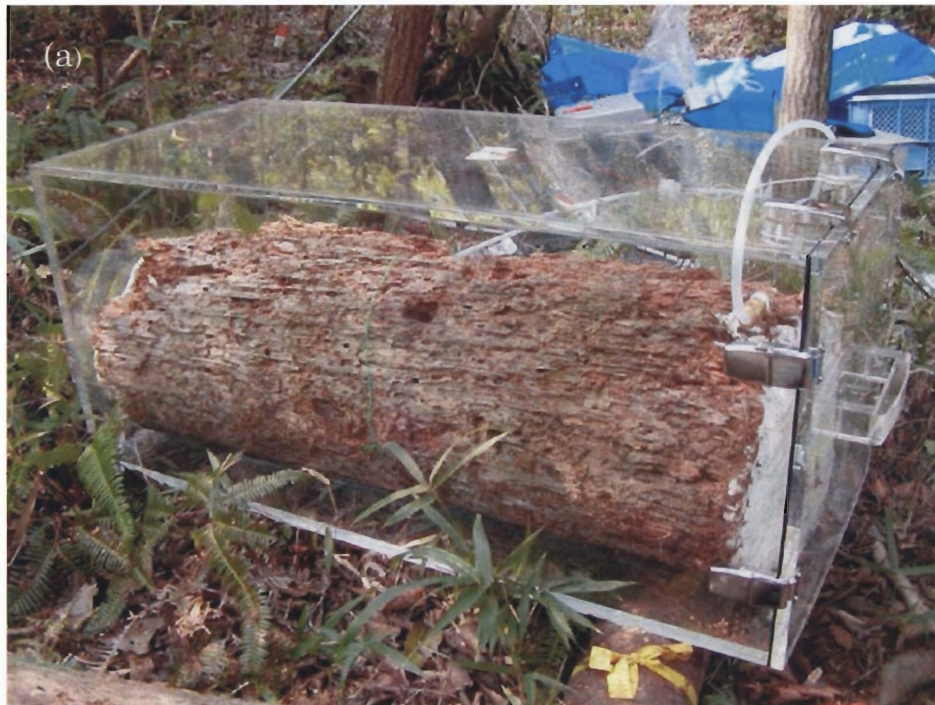


図4-3. (a) フィールドでの枯死木呼吸の測定.大チャンバーを用いている.
 (b) 枯死木の生重の測定.
 (a) Field measurement of CWD respiration using a large chamber.
 (b) Measurement of fresh weight of CWD.

m程度と非常に小さかったので、5 分間の測定時間では外気の混入は考慮しなくてもよいと考えられた。また密閉法を用いる場合、高 CO₂ 濃度下において呼吸が抑制されることが報告されている (Nay et al. 1994)。本研究で用いた測定システムでの CO₂ 濃度上昇の直線性のチェックを行うために、チャンバーに枯死木を入れて、チャンバー内の CO₂ 濃度が赤外線ガスアナライザーの最大測定レンジ (1000ppm) になるまで上蓋を密閉した。CO₂ の濃度上昇は直線的であったので、約 1000ppm 程度の CO₂ 濃度下では呼吸量が抑制されないと判断した。つまり、このシステムを用いた 5 分間の測定では、外気の混入や、高 CO₂ 濃度下での呼吸抑制による過小評価の可能性は低いと考えられた。

4-2-1-3. 呼吸量の測定と計算

測定は試験地において 2001 年から 2003 年の間に 6 回行った (表 4-2)。6 回目の測定では、大小の枯死木サンプルを用い、それに応じてチャンバーの大きさを使い分けた。

測定は 1 回 5 分で、その間のシステム内の CO₂ 濃度は赤外線ガスアナライザーで測定され、データロガー (NR-1000, KEYENCE 社製) に 1 秒に 1 回記録された (図 4-4)。測定時間中の CO₂ の濃度上昇速度から以下の式を用いて呼吸量の計算を行った。

$$R_{CWD} = \frac{1}{n} \left(\sum_{i=1}^n \frac{C_{CO_2}(t_i + \Delta t) - C_{CO_2}(t_i)}{\Delta t} \right) \frac{V_{system} - V}{V_{air}} \frac{273.2}{273.2 + T_{cell}} \frac{M_{CO_2}}{10^3} \frac{1}{DW} 60^2 \quad (4-1)$$

R_{CWD} : 枯死木呼吸量 ($\text{mg CO}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ h}^{-1}$), n : 1 分間濃度上昇速度のデータ数 (120), t_i : 測定開始時間, Δt : 濃度上昇計算時間 (60 s), $C_{CO_2}(t)$: 時間 t における二酸化炭素濃度 (ppm), V_{system} : システム全体の体積 (8.08 l), V : 枯死木サンプルの体積 (l), V_{air} : 標準気体の体積 (22.41 l), T_{cell} : 赤外線ガスアナライザー内の測定セルの温度 ($^{\circ}\text{C}$), M_{CO_2} : 二酸化炭素の分子量 (44.01), DW : 枯死木サンプルの乾燥重量 (kg)

4-2-1-4. 枯死木サンプルの環境要因の測定

温度は、チャンバー内に熱電対を入れ、測定中に1秒に1回データロガーに記録し、測定中の平均値を用いた。枯死木サンプルの含水率は、測定前にサンプルの生重を測定し（図4-3（b））、以下の式を用いて重量含水率（ θ_{dw} ）、体積含水率（ θ_v ）、空隙に対する含水率（以下、空隙含水率とする； θ_{pore} ）を求めた。重量含水率は枯死木サンプルの乾燥重量あたりの水分量、体積含水率は枯死木サンプルの体積あたりの水分量、空隙含水率は枯死木サンプル内の空隙体積あたりの水分量である。

$$\theta_{dw} = \frac{FW - DW}{DW} \quad (4-2)$$

$$\theta_v = \frac{FW - DW}{V\rho^*10^3} \quad (4-3)$$

$$\theta_{pore} = \frac{FW - DW}{V_{pore}\rho^{**}10^3} \quad (4-4)$$

$$V_{pore} = V - \frac{DW}{\rho^{**}10^3} \quad (4-5)$$

θ_{dw} ；重量含水率（ kg kg^{-1} ）， FW ；枯死木サンプルの生重（ kg ）， DW ；枯死木サンプルの乾重（ kg ）， θ_v ；体積含水率（ $\text{m}^3 \text{m}^{-3}$ ）， ρ^* ；水の密度（ 1.0 g cm^{-3} ）， V ；枯死木サンプルの体積（ m^3 ）， θ_{pore} ；空隙含水率（ $\text{m}^3 \text{m}^{-3}$ ）， V_{pore} ；枯死木サンプル内の空隙の体積（ m^3 ）， ρ^{**} ；枯死木の材基質の密度（浅野（1982）により 1.5 g cm^{-3} と仮定した）

4-2-1-5. 枯死木の環境要因，基質特性，呼吸量の関係の関数化

枯死木呼吸のモデル化は，既存の関係式を用いて構築した。

まず，温度と呼吸量の関係であるが，枯死木や有機物分解呼吸量と温度の関係を表す関数はいくつか示されており（Yoneda, 1975; Jenkinson, 1990; Lloyd and

Taylor, 1994), ここでは以下の式を用いた (Yoneda, 1975)。

$$R_{CWD} = a \exp^{(bT)} \quad (4-6)$$

R_{CWD} : 枯死木呼吸量 ($\text{mg CO}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ h}^{-1}$), T : 温度 ($^{\circ}\text{C}$), a, b : 定数

また, 15°C における呼吸量を以下の式を用いて計算した。

$$R_{CWD} = R_{CWD_{15^{\circ}}} \cdot Q_{10}^{(T-15)/10} \quad (4-7)$$

$R_{CWD_{15^{\circ}}}$: 15°C における枯死木呼吸量 ($\text{mg CO}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ h}^{-1}$), T : 温度 ($^{\circ}\text{C}$), a, b : 定数

枯死木呼吸量と含水率の関係は, いくつか示されているが (Yoneda, 1980; Wang *et al.*, 2002; Bond-Lamberty *et al.*, 2003), ここでは土壌呼吸において用いられている以下の関数を用いた (Mielnick and Dugus, 2000)。

$$R_{CWD} = a(\theta - b)(c - \theta)^d \quad (4-8)$$

R_{CWD} : 枯死木呼吸量 ($\text{mg CO}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ h}^{-1}$), θ : 枯死木の含水率 (重量含水率: kg kg^{-1} , 体積含水率: $\text{m}^3 \text{ m}^{-3}$, 空隙含水率: $\text{m}^3 \text{ m}^{-3}$), a, b, c, d : 定数

枯死木呼吸量と枯死木の直径と材密度の関係の関数形を, Wang *et al.* (2002) が枯死木の表面積/乾重比との間に線形的な関係を示していることをふまえ, 以下の手順に従って考えた。表面積/乾重比は直径と材密度を用いて以下のように書き換えられる。

$$A = D\pi L \quad (4-9)$$

$$DW = V\rho 10^3$$

$$= \frac{D^2}{4} \pi L \rho 10^3 \quad (4-10)$$

$$\frac{A}{DW} = \frac{4}{D\rho 10^3} = 4 \cdot 10^{-3} D^{-1} \rho^{-1} \quad (4-11)$$

A ; 枯死木の表面積 (m^2) , D ; 枯死木の直径 (m) , L ; 枯死木の長さ (m) , DW ; 枯死木の乾燥重量 (kg) , V ; 枯死木の体積 (m^3) , ρ ; 枯死木の材密度 (g cm^{-3})

つまり、呼吸量と表面積/乾重比との間に関係があるということは、呼吸量が直径、材密度の逆数との間に関係があるということを示している。そこでこの研究では、呼吸量が直径と材密度の累乗関数であると考え、乗数も変数とした以下の式を用いることにした。

$$R_{CWD} = a\rho^b \quad (4-12)$$

$$R_{CWD} = aD^b \quad (4-13)$$

R_{CWD} ; 枯死木呼吸量 ($\text{mgCO}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ h}^{-1}$) , ρ ; 枯死木の材密度 (g cm^{-3}) , D ; 枯死木の直径 (cm) , a, b ; 定数

以上の項目を乗じて、温度、含水率、直径、材密度を考慮に入れた関数を用いて本章での呼吸量推定モデルの妥当性の検討を行った。定数の決定は、最小2乗法による非線形回帰 (IMSL, NRLIN) を用いて行った。

$$R = f(T, \theta, D, \rho)$$

$$= a \exp^{(bT)} (\theta - c)(d - \theta)^g D^h \rho^i \quad (4-14)$$

R_{CWD} : 枯死木呼吸量 ($\text{mgCO}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ h}^{-1}$), T : 温度 ($^{\circ}\text{C}$), θ : 枯死木の含水率 (重量含水率: kg kg^{-1} , 体積含水率: $\text{m}^3 \text{ m}^{-3}$, 空隙含水率: $\text{m}^3 \text{ m}^{-3}$), ρ : 枯死木の材密度 (g cm^{-3}), D : 枯死木の直径 (cm), a, b, c, d, g, h, i : 定数

4-2-2. 枯死木呼吸量と環境要因の時系列変化の連続測定 (連続測定)

4-2-2-1. 呼吸量の連続測定システムの概要

枯死木からの呼吸量を自動的に測定するために、自動測定システム (密閉法) を開発した (図 4-5, 4-6)。システムは自動開閉式チャンバー ($W28 \times D13 \times H15 \text{ cm}$: 5460 cm^3), 赤外線ガスアナライザー (LI-800, LI-COR 社製), チューブ (内径 6 mm, 長さ 18 m), ポンプ (GS-3EA, 榎本マイクロポンプ社製), 流量計, フィルター, 排水管によって構成される。チャンバーの下部は枯死木の上面にパテで固定した。チャンバーを枯死木上に固定する際にパテの部分がチャンバー内に入り込んだために, CO_2 の放出面積はチャンバーの底面積よりも小さくなった ($26.0 \times 10.9 \text{ cm}$: 283.4 cm^2)。チャンバーの上部には自動開閉式の上蓋を設置した。この上蓋が閉じている間のチャンバー内の CO_2 の濃度変化から, CO_2 のフラックスを測定することができる。このシステムは野外に設置することができ, 降雨も入る構造であるが, 排水管が設置されているためチャンバー内が浸水しない。また, この排水管には水だめが設置されており, 排水管から外気は入らない構造となっている。システム内の流量は, 流量計により 1 分間に 1.0l に制御した。

測定システムの密閉性を調べるために, 連続観測を行う前にチャンバー内の CO_2 濃度がガスアナライザーの最大測定レンジ (1000ppm) になるまでチャンバーを密閉し, 測定データの直線性のチェックを行った。測定開始後 25 分で, システム内の CO_2 濃度は 1000ppm に達したが, この間の CO_2 の濃度上昇は直線的であったので, システム内へ入る外気の量は無視できると判断した。また, 約 1000ppm 程度の CO_2 濃度下では呼吸量が抑制されないと判断した。つまり, このシステムを用いた 10 分間の測定では外気の混入や, 高 CO_2 濃度下での呼吸抑制による過小評価の可能性は低いと考えられた。また, システムの不具合によって上蓋の閉鎖が完全でなく, CO_2 の濃度上昇が直線的でない測定を省くために, 各測定における CO_2

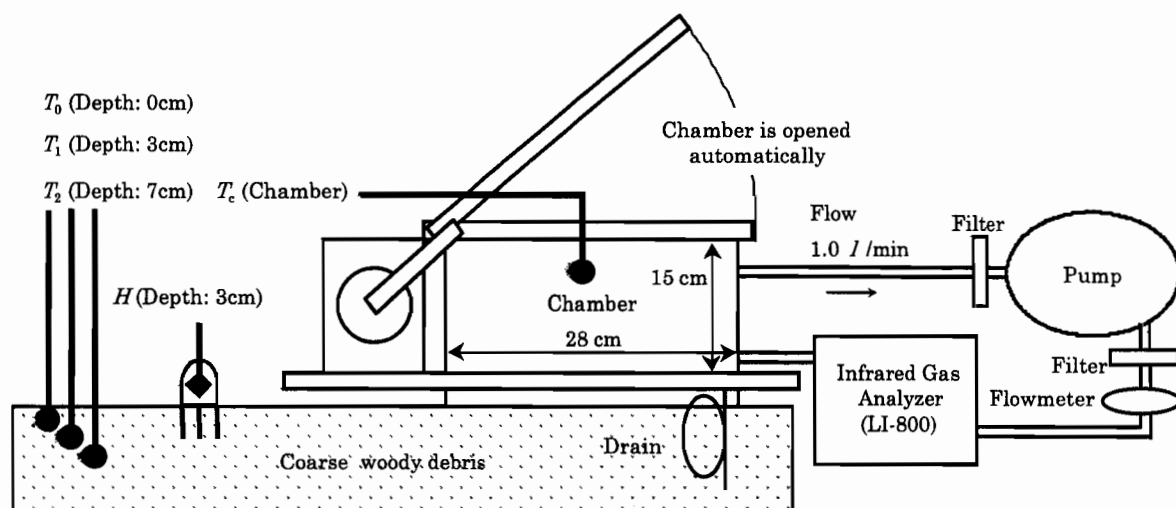


図4-5. 枯死木呼吸量と環境要因(温度,含水率)を測定するための自動測定システムの概要.
Automated measurement system of CWD respiration by closed-dynamic chamber using IRGA.

表4-3. 枯死木呼吸量の連続測定と枯死木サンプルの概要.
Outline of measurements and CWD samples.

Meas.no	Date	Species	n	Number of meas. Time	D (cm)	L (cm)	ρ (g cm ⁻³)
1	2002/01-2003/12	<i>Q. serrata</i>	1	26718	26.0	75.0	0.21
2	2002/10-2003/12	<i>P. densiflora</i>	1	35742	26.0	75.0	0.65

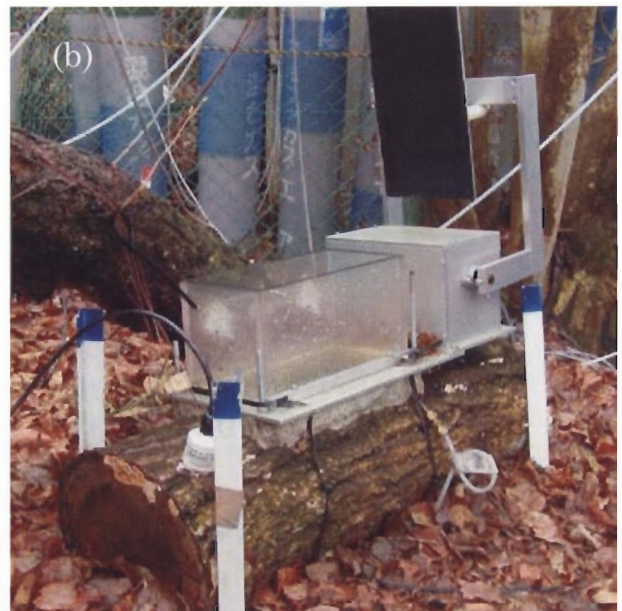
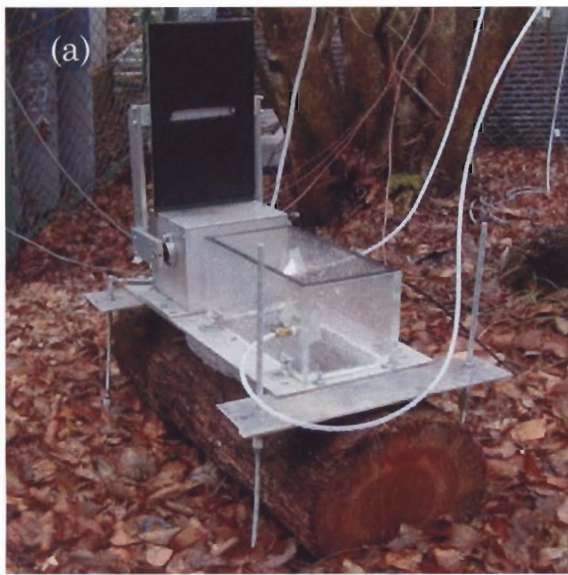


図4-6. 自動開閉式チャンバーを用いたアカマツ(a)とコナラ(b)の枯死木呼吸量の連続測定。
 Measurements of CWD respiration from *P. densiflora* (a) and *Q. serrata* (b) using an automated chamber system.

濃度の変化を直線回帰し、その標準誤差が呼吸量の値の 8 % よりも大きいデータを排除した。

4-2-2-2. 呼吸量の測定と計算

測定は 1 時間に 3 回、10 分間ずつ行った。この 10 分間におけるシステム内の CO₂ 濃度は赤外線ガスアナライザーで測定され、データロガー (NR-1000, KEYENCE 社製) に 2 秒に 1 回記録された。上蓋の開閉によって生じる攪乱の影響を除くため、試験開始後と終了前 1 分間のデータは呼吸量の計算には用いていない。中 8 分間のデータをもとに、以下の式を用いて呼吸量を計算した。

$$R_{CWD} = \frac{1}{n} \left(\sum_{i=1}^n \frac{C_{CO_2}(t_i + \Delta t) - C_{CO_2}(t_i)}{\Delta t} \right) \frac{V_{system}}{V_{air}} \frac{273.2}{273.2 + T_{cell}} \frac{M_{CO_2}}{10^3} \frac{A_{sample}}{A_{flux}} \frac{1}{DW} 60^2 \quad (4-15)$$

R_{CWD} ; 枯死木呼吸量 (mg CO₂ kg⁻¹ h⁻¹), n ; 1 分間濃度上昇速度のデータ数 (420), t_i ; 測定開始時間, Δt ; 濃度上昇計算時間 (60 s), $C_{CO_2}(t)$; 時間 t における二酸化炭素濃度 (ppm), V_{system} ; システム全体の体積 (6.69 l), V_{air} ; 標準気体の体積 (22.41 l), T_{cell} ; 赤外線ガスアナライザー内の測定セルの温度 (°C), M_{CO_2} ; 二酸化炭素の分子量 (44.01), A_{sample} ; サンプルの表面積 (m²), A_{flux} ; 呼吸量測定面の面積 (m²), DW ; 枯死木サンプルの乾燥重量 (kg)

4-2-2-3. 枯死木の環境要因の測定

環境要因として、枯死木の温度と含水率を測定した。温度はチャンバー内、枯死木の 0 cm, 3 cm, 7 cm 深さの 4 カ所において T 熱電対を用いて測定を行った (図 4-5)。枯死木内の含水率は、枯死木の表面から長さ 5 cm の土壌水分計 (TDR, Hydra Soil Moisture Probe, Stevens Vitel 社製) を差し込み、体積含水率 (θ_v) を測定した。枯死木サンプルの含水率は、測定された体積含水率から、枯死木サンプルの空隙体積に対する含水率を以下の式を用いて求めた。

$$\theta_{pore} = \frac{V\theta_v}{V_{pore}} \quad (4-16)$$

$$V_{pore} = V - \frac{DW}{\rho^{**}10^3} \quad (4-17)$$

θ_{pore} : 空隙含水率 ($\text{m}^3 \text{m}^{-3}$), V : 枯死木サンプルの体積 (m^3), θ_v : 枯死木サンプルの体積含水率 ($\text{m}^3 \text{m}^{-3}$), V_{pore} : 枯死木サンプル内の空隙の体積 (m^3), DW : 枯死木サンプルの乾燥重量 (kg), ρ^{**} : 枯死木の材基質の密度 (浅野 (1982) により 1.5 g cm^{-3} と仮定した)

温度, 含水率のデータはデータロガー (NR-1000, KEYENCE 社製) を用いて 2 秒に 1 回記録した。呼吸量測定時の温度や含水率の値は, 測定時間中のデータの平均値を用いた。

4-2-2-4. 観測に用いた枯死木サンプルの選定

呼吸量を測定するための枯死木サンプル (呼吸量測定用サンプル) は, 試験地の林床に倒伏していたアカマツとコナラの枯死木から 2001 年の 10 月に採取した。直径が 26 cm, 長さが 75 cm, 材密度はアカマツ, コナラそれぞれ 0.21 g cm^{-3} , 0.65 g cm^{-3} である (表 4-3)。枯死木サンプルの材密度は, 呼吸量測定用サンプルを採取した枯死木から別のサンプルを採取し, 実験室に持ち帰り, 直径, 長さの計測から得られた体積と乾燥重量から材密度を計算した。アカマツ, コナラの枯死木は枯死した時期が不明であったが, アカマツの枯死木サンプルは樹皮がなく, 辺材が残っていた。コナラの枯死木サンプルは樹皮が完全に残っていた。呼吸量の測定はアカマツが 2002 年 10 月から 2003 年 12 月まで, コナラが 2002 年の 1 月から 2003 年の 12 月まで行った。

4-2-2-5. 温度, 含水率と枯死木呼吸量の関係の関数化

温度, 含水率と呼吸量の関係を示す関数は様々なものがあるが, ここでは 4-2-1-5. で用いられた Yoneda (1975) によって用いられた式 (4-6) と Mielnick and Dugas

(2000) によって用いられた式 (4-8) を乗じた関数を用いた。

$$R_{CWD} = f(T, \theta) \\ = a \exp^{(bT)} (\theta - c)(d - \theta)^g \quad (4-18)$$

R_{CWD} : 枯死木呼吸量 ($\text{mg CO}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ h}^{-1}$), T : 枯死木の温度 ($^{\circ}\text{C}$), θ : 枯死木の含水率 (重量含水率: kg kg^{-1} , 体積含水率: $\text{m}^3 \text{ m}^{-3}$, 空隙含水率: $\text{m}^3 \text{ m}^{-3}$), a, b, c, d, g : 定数

4-3. 結果

4-3-1. 枯死木の基質特性と呼吸量の関係

4-3-1-1. 枯死木呼吸量と温度の関係

測定 1, 3 は 16 から 27 $^{\circ}\text{C}$, 測定 2 は 24 から 34 $^{\circ}\text{C}$, 測定 4 は 6 から 35 $^{\circ}\text{C}$, 測定 5 は 19 から 27 $^{\circ}\text{C}$, 測定 6 は 5 から 37 $^{\circ}\text{C}$ の温度範囲での測定であった。温度の上昇に伴い, 呼吸量は指数関数的に増加する傾向にあったが, サンプルの違いによって同じ温度における呼吸量が大きく変動した (図 4-7 (a))。呼吸量と温度の関係を回帰した結果は以下ようになった ($r^2 = 0.15$, $Q_{10}=1.61$)。

$$R_{CWD} = 10.0654 \exp^{(0.0474T_c)} \quad (4-19)$$

呼吸量は, 重量含水率が 0.0 から約 1.5 kg kg^{-1} に上昇するに従い, 呼吸量が増加する傾向にあった (図 4-7 (b))。

4-3-1-2. 枯死木呼吸量と含水率の関係

様々な枯死木サンプルにおいて, 重量含水率, 体積含水率, 空隙含水率をそれぞれ求めて呼吸量との関係の解析を行った。呼吸量は, 温度変化による影響を排除するために, 式 (4-7) を用いて 15 $^{\circ}\text{C}$ の呼吸量 ($R_{CWD, 15^{\circ}\text{C}}$) を推定した。このとき, Q_{10} には式 (4-19) から得られた 1.61 を用いた。重量含水率と体積含水率は材密度が高いと, 最大含水率の値が小さくなるため, 材密度が高くなるに従い, 含水率の

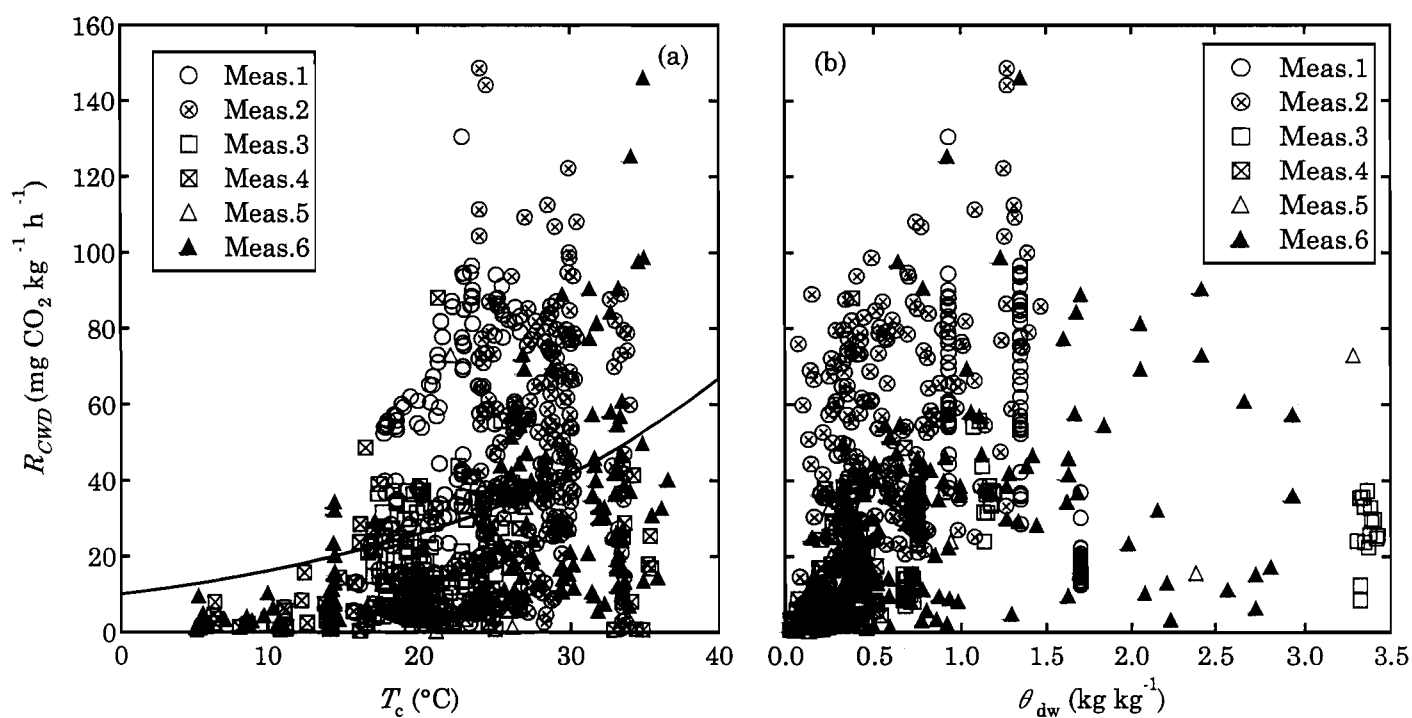


図4-7. (a)測定1から6によって得られた呼吸量(R_{CWD})とチャンバー内の温度(T_c)の関係. 回帰曲線は式(4-19)を示す.
 (b)測定1から6によって得られた呼吸量(R_{CWD})と重量含水率(θ_{dw})の関係.
 (a) The relationship between R_{CWD} and T_c from the measurement 1 to 6. The line shown is eq. (4-19).
 (b) The relationship between R_{CWD} and θ_{dw} from the measurement 1 to 6.

変化幅が小さくなる（図 4-8 (a, b)）。空隙含水率は、空隙にしめる水分の割合なので、材密度が異なっても空隙が水分で満たされた場合は含水率の値が 1 となり、異なるサンプル同士の含水率の評価が行いやすい（図 4-8 (c)）。よって、この研究では、材密度によって含水率の最大値が変化しない空隙含水率を含水率の指標として用いることにした。呼吸量と温度、含水率の関係を回帰した結果は以下のようになった（ $r^2 = 0.31$, $Q_{10}=1.70$ ）。

$$R_{CWD} = 47.8326 \exp^{(0.0529T_c)} (\theta_{pore} + 0.0102)(0.9904 - \theta_{pore})^{0.9606} \quad (4-20)$$

4-3-1-3. 枯死木呼吸量の変動を生じさせる枯死木の基質特性

式 (4-7) と式 (4-20) から得られた Q_{10} (1.70) を用いて、15℃の呼吸量 ($R_{CWD, 15^\circ C}$) を推定し、空隙含水率との関係を示した（図 4-9 (a), (b)）。式 (4-20) の回帰に対して呼吸量の変動は、サンプルの直径が小さくなると呼吸量が大きくなり（図 4-9 (a)）、サンプルの材密度が低いと呼吸量が大きくなる傾向にあった（図 4-9 (b)）。そこで、式 (4-20) に材密度と直径を変数として組み込み、回帰を行った結果は以下のようになった（ $r^2 = 0.53$ ）。

$$R_{CWD} = 78.5111 \exp^{(0.0494T_c)} (\theta_{pore} + 0.0591)(0.871 - \theta_{pore})^{0.5814} D^{-0.6822} \rho^{-0.7900} \quad (4-21)$$

温度と呼吸量の関係から Q_{10} は 1.64 が得られた。呼吸量と含水率の関係では、含水率が $0.6 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ のときに呼吸量が最大となり、含水率が $0.6 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ から減少あるいは増加するにつれて、呼吸量が減少する傾向となった。直径と材密度の呼吸量への効きは、それぞれ約 -0.7, -0.8 乗であった。枯死木の直径と呼吸量の関係は、温度が 15℃で、含水率が $0.2 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ 、材密度が 0.4 g cm^{-3} の場合、直径が 30cm から 3cm に変化すると、呼吸量は 7 から $33 \text{ mgCO}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ h}^{-1}$ に増加し、直径が 1/10 倍になると呼吸量が約 5 倍になった（図 4-10 (a)）。また、枯死木の材密度と呼吸量の関係は、温度が 15℃で、含水率が $0.2 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ 、直径が 10cm の場合、材密度が 0.9 から 0.1 g cm^{-3} に減少すると、呼吸量は 8 から $18 \text{ mgCO}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ h}^{-1}$ と、約 2 倍になった（図 4-10 (b)）。

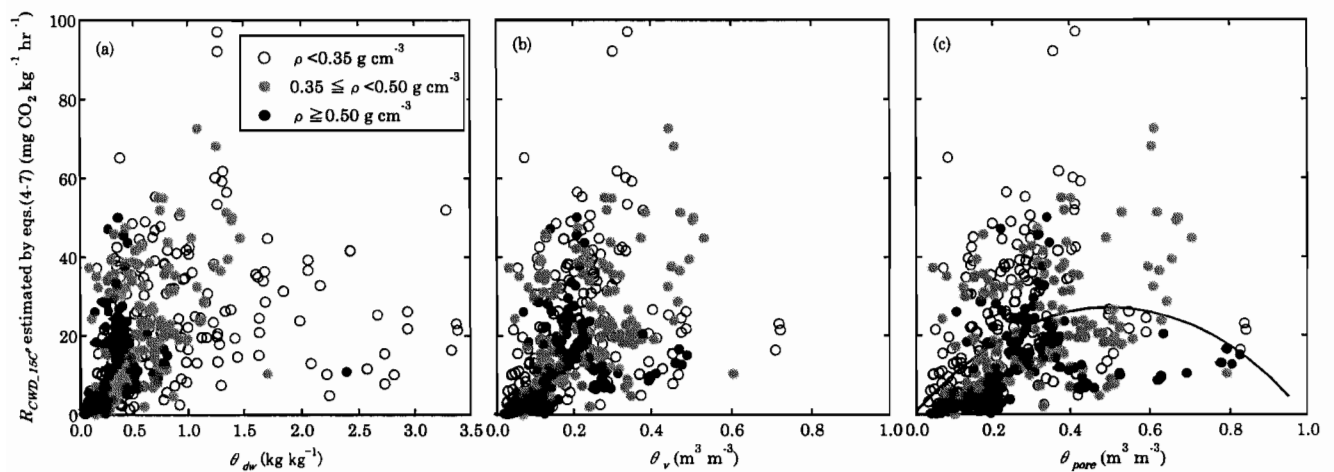


図4-8. 式(4-7)と式(4-19)から得られた $Q_{10}=1.61$ を用いて推定された呼吸量($R_{CWD_15^{\circ}C}$)と重量含水率(θ_{dw} ; a),体積含水率(θ_v ; b),空隙含水率(θ_{pore} ; c)の関係。(c)の回帰曲線は式(4-20)に $T_c=15^{\circ}C$ を代入したものを示す。

The relationship between $R_{CWD_15^{\circ}C}$, θ_{dw} , θ_v and θ_{pore} . $R_{CWD_15^{\circ}C}$ was estimated by eq. (4-7) and $Q_{10}=1.61$ obtained by eq. (4-19). The line shown in (c) is eq. (4-20) with $T_c=15^{\circ}C$.

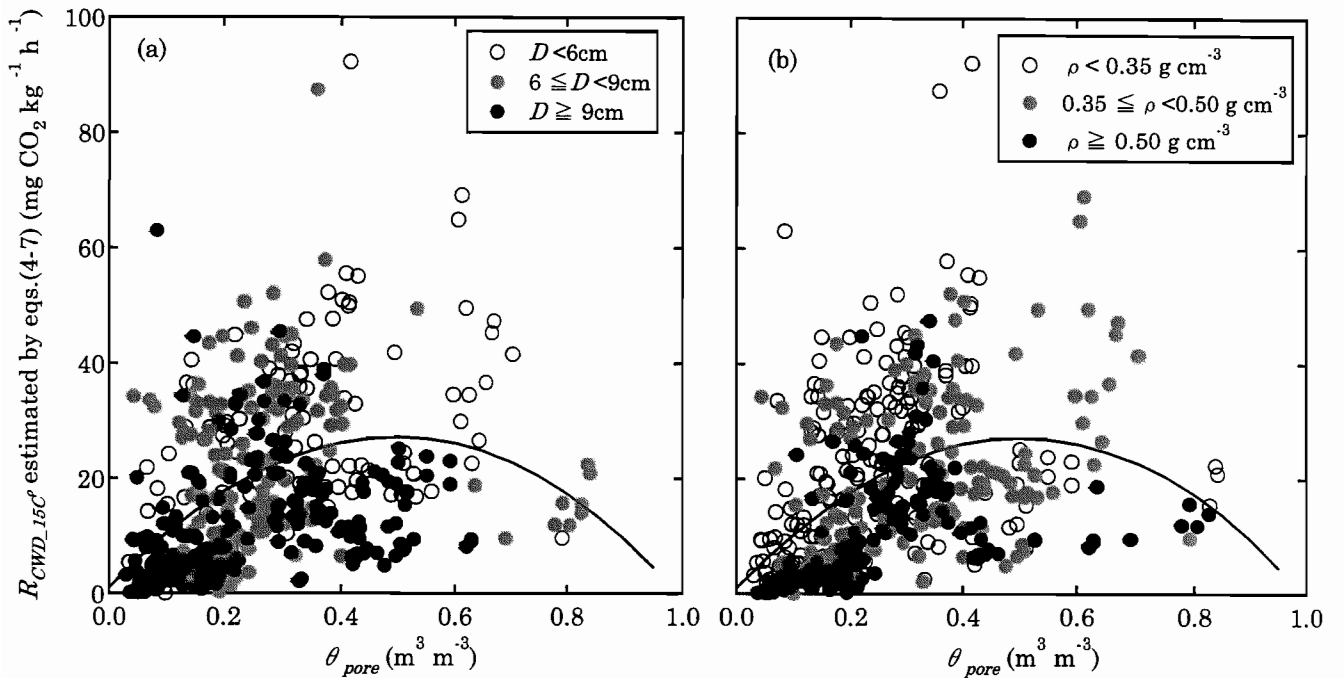


図4-9. (a)呼吸量($R_{CWD, 15^\circ C}$)と空隙含水率(θ_{pore})の関係における $R_{CWD, 15^\circ C}$ の変動と直径(D)の関係. 呼吸量($R_{CWD, 15^\circ C}$)は式(4-7)と式(4-20)から得られた $Q_{10}=1.70$ を用いて計算. 回帰曲線は式(4-20)に $T_c=15^\circ C$ を代入したものを示す.

(b)呼吸量($R_{CWD, 15^\circ C}$)と空隙含水率(θ_{pore})の関係における $R_{CWD, 15^\circ C}$ の変動と材密度(ρ)の関係. 式(4-7)と式(4-20)から得られた $Q_{10}=1.70$ を用いて計算. 回帰曲線は式(4-20)に $T_c=15^\circ C$ を代入したものを示す.

(a) The relationship between $R_{CWD, 15^\circ C}$, θ_{pore} and diameter (D). $R_{CWD, 15^\circ C}$ was estimated by eq. (4-7) and $Q_{10}=1.70$ obtained by eq. (4-20). The line shown is eq. (4-20) with $T_c=15^\circ C$.

(b) The relationship between $R_{CWD, 15^\circ C}$, θ_{pore} and wood density (ρ). $R_{CWD, 15^\circ C}$ was estimated by eq. (4-7) and $Q_{10}=1.70$ obtained by eq. (4-20). The line shown is eq. (4-20) with $T_c=15^\circ C$.

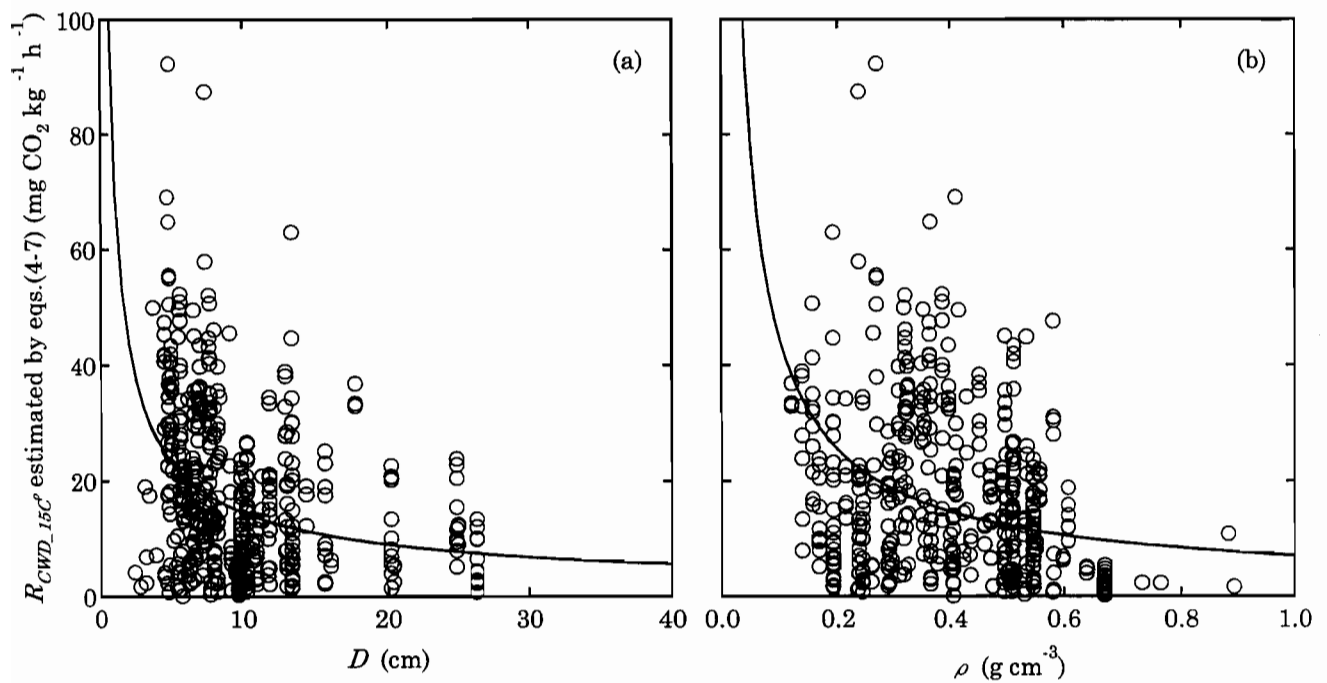


図4-10 (a)式(4-7)と式(4-21)で得られた $Q_{10}=1.64$ を用いて推定された呼吸量($R_{CWD_15^{\circ}C}$)と直径(D)の関係. 回帰曲線は式(4-21)に $T_c=15^{\circ}C$, $\theta_{pore}=0.2m^3m^{-3}$, $\rho=0.4g\ cm^{-3}$ を代入したものを示す.

(b)式(4-7)と式(4-21)で得られた $Q_{10}=1.64$ から推定された呼吸量($R_{CWD_15^{\circ}C}$)と材密度(ρ)の関係. 回帰曲線は式(4-21)に $T_c=15^{\circ}C$, $\theta_{pore}=0.2m^3m^{-3}$, $D=10cm$ を代入したものを示す.

(a)The relationship between $R_{CWD_15^{\circ}C}$ and D . $R_{CWD_15^{\circ}C}$ was estimated by eq. (4-7) and $Q_{10}=1.64$ obtained by eq. (4-21). The line shown is eq. (4-21) with $T_c=15^{\circ}C$, $\theta_{pore}=0.2m^3m^{-3}$, $\rho=0.4g\ cm^{-3}$.

(b)The relationship between $R_{CWD_15^{\circ}C}$ and ρ . $R_{CWD_15^{\circ}C}$ was estimated by eq. (4-7) and $Q_{10}=1.64$ obtained by eq. (4-21). The line shown is eq. (4-21) with $T_c=15^{\circ}C$, $\theta_{pore}=0.2m^3m^{-3}$, $D=10cm$.

4-3-1-4. 枯死木の基質特性を組み込んだ枯死木呼吸量推定モデル

呼吸量の測定期間は、サンプルにより 1, 3, 9 日間と比較的短期間のものと、半年や 1 年間と長期間のものに大別できるが、測定期間の違いによってばらつきに偏りが見られなかったことから (図 4-11 (a)), 測定期間の違いに関わらず同じ関数を用いて呼吸量の推定を行うこととした。また、サンプルは 8 樹種の枯死木から採取されたが、樹種の違いによってばらつきに偏りが見られなかったことから (図 4-11 (b)), 樹種の違いに関わらず同じ関数を用いて呼吸量の推定を行うこととした。サンプルは立枯木と倒伏木から採取されたが、存在場所の違いによってばらつきに偏りが見られなかったことから (図 4-11 (c)), 存在場所の違いに関わらず同じ関数を用いて呼吸量の推定を行うこととした。

4-3-2. 枯死木呼吸量の時系列変化

4-3-2-1. 枯死木呼吸量の日変化

枯死木呼吸量 (R_{cWD}) と、枯死木とチャンバー内の温度の日変化の例として、コナラの枯死木における 2003 年 8 月 31 日の測定結果を図 4-12 (a) に示す。 R_{cWD} は最小値を 8 時台、最大値を 16 時台にもつ明瞭な日変化を示し、最大値は最小値の約 1.2 倍であった。温度については、最小値、最大値をとる時間や変動幅が、温度を測定した場所によって異なっていた。チャンバー内の温度 (T_c), 枯死木表面から 0cm, 3cm, 7cm 深さの温度 (T_0, T_1, T_2) の最小値は 5 時から 7 時台に、最大値は 14 時から 17 時台にみられた。 T_c, T_0, T_1, T_2 の日較差はそれぞれ 6.5, 5.4, 4.4, 3.1℃であった。それぞれの温度と呼吸量の関係をみると、 T_c, T_0, T_2 と R_{cWD} の関係では、最大値をとった時間のずれにより、大きなヒステリシスが見られたが、 T_1 と R_{cWD} の関係ではヒステリシスはほとんど見られなかった (図 4-12 (b))。4 カ所の枯死木の温度のうち、温度呼吸量関係の相関が最も高い深さを明らかにするため、4 カ所における温度と呼吸量の関係を 1 日ごとに指数関数で近似した。この場合の決定係数が 0.9 以上となった日が全測定期間に占める割合は、 T_1 が 25% ともっとも高く、 T_c (1%), T_0 (1%), T_2 (11%) よりも相関の高い日が多かった。また、最大値をとる時間と決定係数は、季節や年によって変化する傾向が見られなかった。そこで本研究では、 R_{cWD} と枯死木の温度との比較において、3cm 深さの温度 (T_1)

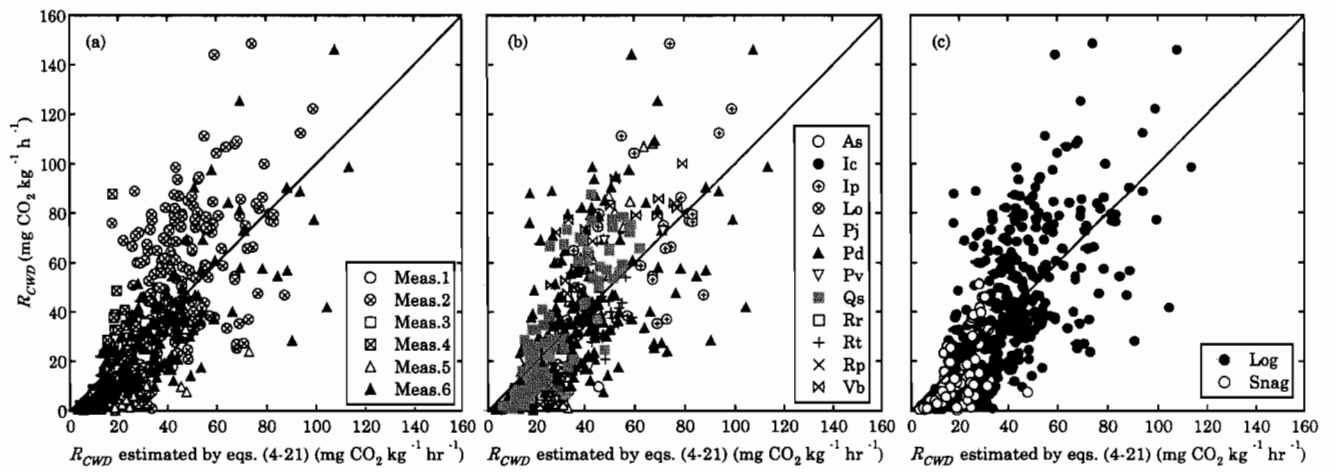


図4-11. 式(4-21)による呼吸量の推定値と測定値の比較. (a)測定の違いによる影響. (b)樹種の違いによる影響. (c)存在状態の違いによる影響.

Comparison of the observed and calculated R_{CWD} by eq. (4-21). (a) Measurements. (b) Species of CWD samples. (c) Logs and Snags .

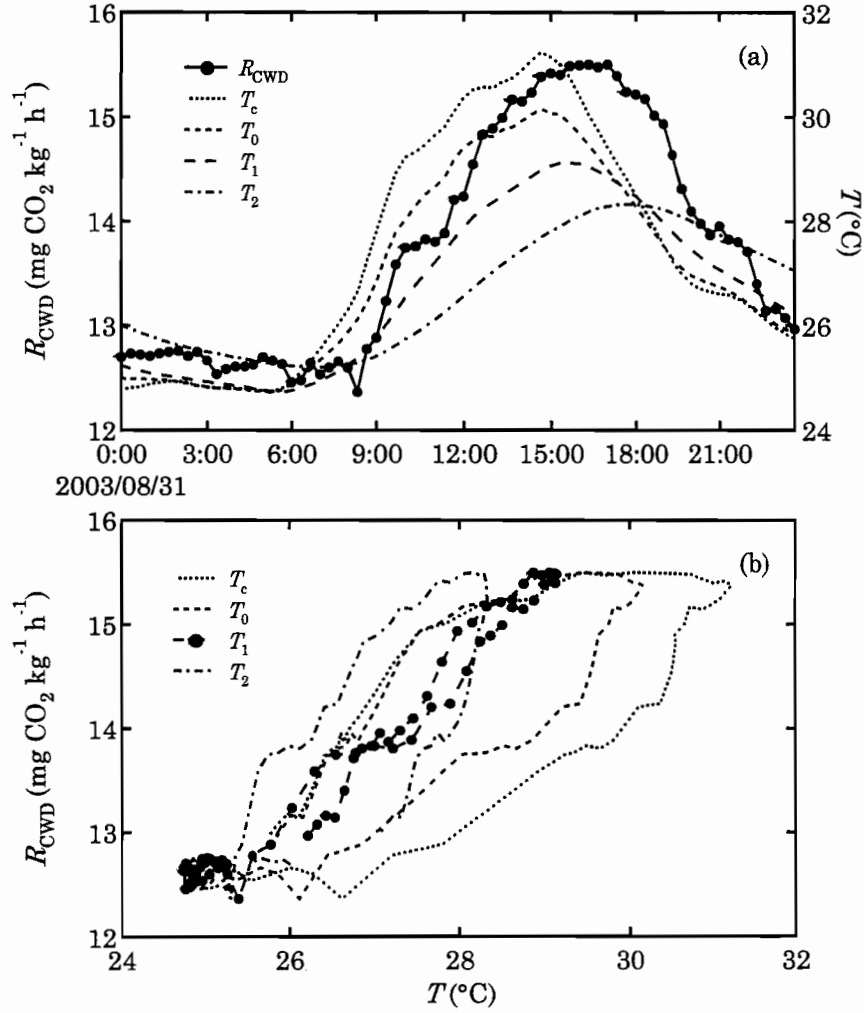


図4-12. (a) 2003年8月31日に測定した枯死木呼吸量(R_{CWD})と温度(チャンバー内; T_c , 枯死木0, 3, 7cm深さ; T_0 , T_1 , T_2)の日変化.
 (b) 2003年8月31日に測定した各温度(T_c , T_0 , T_1 , T_2)と枯死木呼吸量(R_{CWD})の関係.
 (a) Diurnal changes in CWD respiration (R_{CWD}) and temperature (inside the chamber; T_c at 0, 3 and 7 cm depths in CWD; T_0 , T_1 and T_2 respectively) on 31 August 2003.
 (b) Relationships between temperature (T_c , T_0 , T_1 and T_2) and CWD respiration (R_{CWD}) on 31 August 2003.

を用いることとした。このように、 R_{CWD} は明瞭な日変化を示し、枯死木表面から 3 cm の深さの温度 (T_1) との相関が最も高く、この枯死木サンプルからの呼吸量は、比較的表面に近い温度の変化を反映していると考えられた。

4-3-2-2. 枯死木呼吸量の季節変化

図 4-13 に 2002 年から 2003 年の間に測定された、コナラとアカマツの R_{CWD} , T_1 , θ_{pore} の日平均値の時系列変化を示す。 R_{CWD} は、降雨の影響による増減を示しながら、おおまかには T_1 の変化と同様な季節変化を示した (図 4-13 (a), (b))。また、2 年間測定を行ったコナラの R_{CWD} は年次変化を示し、2002 年と 2003 年の年平均値はそれぞれ 9.4, 7.3 mg CO₂ kg⁻¹ h⁻¹ と 2003 年の方が小さく 2002 年の 0.8 倍となった (図 4-13 (a))。コナラの T_1 は、2002 年と 2003 年の年平均値がそれぞれ 16.3, 14.9℃であり、2003 年の方が 2002 年よりも低い傾向にあった (図 4-13 (c))。コナラの θ_{pore} は、2002 年と 2003 年の年平均値がそれぞれ 0.20, 0.32 m³ m⁻³ と 2003 年の方が大きく、2002 年の 1.6 倍となった (図 4-13 (e))。アカマツの 2003 年の R_{CWD} , T_1 , θ_{pore} の年平均値は、14.1 mg CO₂ kg⁻¹ h⁻¹, 14.6℃, 0.25 m³ m⁻³ であった (図 4-13 (b), (d), (f))。

4-3-2-3. 枯死木呼吸量と環境要因との関係

R_{CWD} の変化に対する温度と含水率の効果の定量化のために、式 (4-18) で回帰を行い、コナラとアカマツにおいてそれぞれ以下の式が得られた (それぞれ $r^2=0.82$, 0.88)。

$$R_{CWD} = 15.7174 \exp^{(0.0661T_c)} (\theta_{pore} + 0.1111) (1.0030 - \theta_{pore})^{2.3909} \quad (4-22)$$

$$R_{CWD} = 0.3724 \exp^{(0.0746T_c)} (\theta_{pore} + 0.1440) (2.6382 - \theta_{pore})^{3.8337} \quad (4-23)$$

T_1 と R_{CWD} の関係では、 R_{CWD} は T_1 の上昇に伴い指数関数的に増加し、 Q_{10} はコナラ、アカマツでそれぞれ 1.94, 2.11 であり、季節変動による差はそれぞれ約 8, 15 倍で

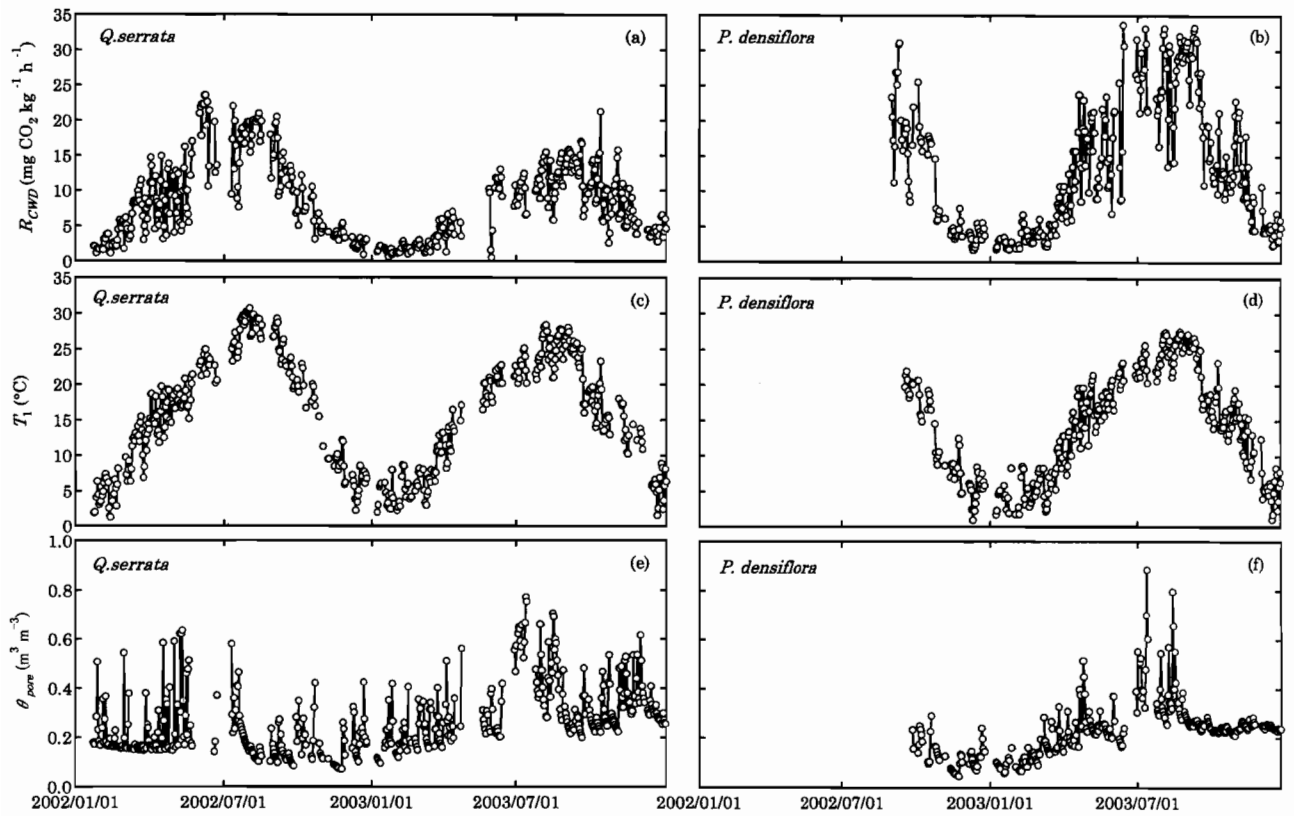


図4-13. コナラとアカマツの枯死木の2002年と2003年の日平均呼吸量(R_{CWD} ; a,b), 3 cm深さの日平均温度(T_I ; c,d), および日平均含水率(θ_{pore} ; e,f)の季節変化。

Seasonal changes in the mean daily CWD respiration (R_{CWD} ; a, b), temperature at 3 cm depth (T_I ; c, d), and water content (θ_{pore} ; e, f) of *Q. serrata* and *P. densiflora* in 2002 and 2003.

あった (図 4-14 (a), (c))。式 (4-7) とコナラ, アカマツそれぞれに求められた Q_{10} を用いて 15℃における R_{CWD} ($R_{CWD_{15^\circ C}}$) をコナラ, アカマツそれぞれで求め, θ_{pore} との関係調べた。 θ_{pore} と $R_{CWD_{15^\circ C}}$ の関係では, コナラは θ_{pore} が 0.6 から 0.2 m³ m⁻³ まで減少すると $R_{CWD_{15^\circ C}}$ が 3.4 から 7.8 mg CO₂ kg⁻¹ h⁻¹ と約 2 倍変化し, θ_{pore} が 0.2 m³ m⁻³ のときに $R_{CWD_{15^\circ C}}$ が最大値をとる関数が得られた (図 4-14 (b))。アカマツでは, θ_{pore} が 0.45 m³ m⁻³ 付近で呼吸量が 13.6 mg CO₂ kg⁻¹ h⁻¹ と最大値を取り, θ_{pore} が 0.0 m³ m⁻³ まで減少するに従い, 6.8 mg CO₂ kg⁻¹ h⁻¹ と最大値の半分となった。また, θ_{pore} が 0.9 m³ m⁻³ まで上昇すると, 呼吸量が 10.0 mg CO₂ kg⁻¹ h⁻¹ まで減少した (図 4-14 (d))。

4-4. 考察

4-4-1. 枯死木の基質特性と呼吸量の関係

多サンプル測定によって得られた式 (4-21) は呼吸量の変動の 53% を説明することができ, 温度や含水率といった環境要因と, 直径や材密度といった枯死木の基質特性によって変化する呼吸量を再現することが可能であった。温度－呼吸量関係では Yoneda (1980) が用いた指数関数を, 含水率－呼吸量関係では Mielnick and Dugus (2000) が用いた関数を用いて回帰することが可能であった。また, 直径と材密度と呼吸量の関係は, それぞれの変数の逆数との関係で回帰することが可能であった。Wang et al. (2002) は表面積/乾重比と呼吸量の間に線形的な関係を示した。これは単位重量あたりの呼吸量と材直径, 材密度が反比例の関係にあり, 密度との関係では単位体積あたりの呼吸量は一定であること, また直径との関係では直径が大きくなっても呼吸を行う部分の厚みが大きくは変化しないことを表している。これに対して本研究による式 (4-21) では呼吸量と直径, 密度の関係をべき乗で扱った。その結果, 呼吸量と直径と材密度の関係における乗数は約 -0.7, -0.8 乗となり, つまり直径や材密度の増加による呼吸量の低下が Wang et al. (2002) に比較して小さくなることが示された。これは, 直径と材密度が大きくなるに従い, 呼吸量と表面積/乾重の比が大きくなることを示している。枯死木の分解は表面から中心方向へ進むことが知られている (Rayner and Boddy, 1988)。直径や材密度が大きな枯死木は, 枯死木の中心部分において菌の進入が不十分であったり酸素の欠乏によって, 微生物の活性の低い部分があると考えられる。その結果, 直径や材

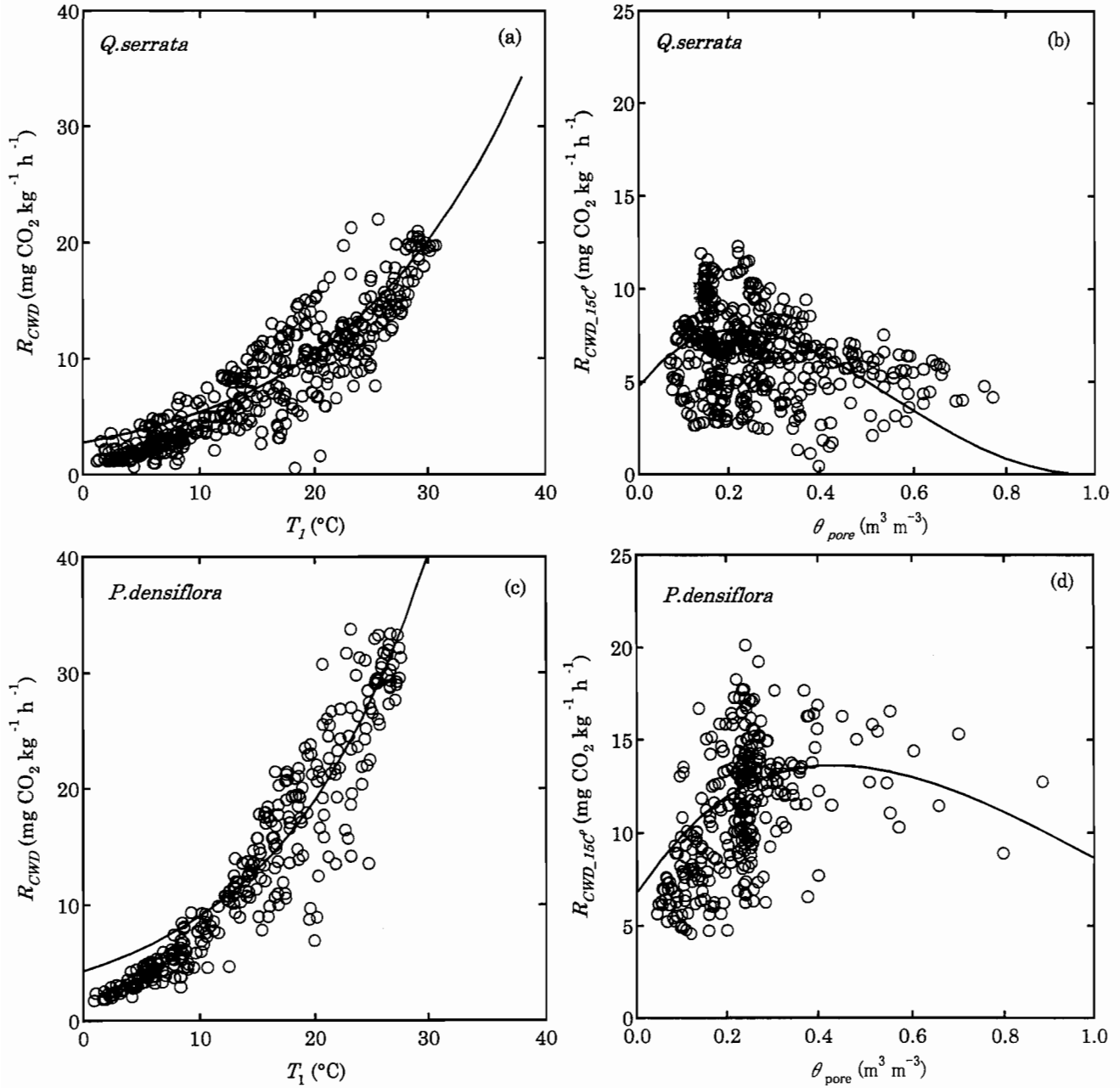


図4-14. (a), (b) コナラの日平均枯死木呼吸量 (R_{CWD}) と3cm深さの温度 (T_1), 3cm深さの空隙含水率 (θ_{pore}) の関係. (a) の回帰曲線は $\theta_{pore}=0.3\text{m}^3\text{m}^{-3}$ を代入した式 (4-22), (b) の回帰曲線は $T_1=15^\circ\text{C}$ を代入した式 (4-22) を表す. (c), (d) アカマツの日平均枯死木呼吸量 (R_{CWD}) と3cm深さの温度 (T_1), 3cm深さの空隙含水率 (θ_{pore}) の関係. (c) の回帰曲線は $\theta_{pore}=0.3\text{m}^3\text{m}^{-3}$ を代入した式 (4-23), (d) の回帰曲線は $T_1=15^\circ\text{C}$ を代入した式 (4-23) を表す.

(a) The relationship between the mean daily CWD respiration (R_{CWD}) and temperature at 3 cm depth (T_1) of *Q. serrata*. The regression curves showed eq. (4-22) with $\theta_{pore}=0.3\text{m}^3\text{m}^{-3}$.

(b) The relationship between the mean daily CWD respiration (R_{CWD}) and water content at 3 cm depth (θ_{pore}) of *Q. serrata*. The regression curves showed eq. (4-22) with $T_1=15^\circ\text{C}$.

(c) The relationship between the mean daily CWD respiration (R_{CWD}) and temperature at 3 cm depth (T_1) of *P. densiflora*. The regression curves showed eq. (4-23) with $\theta_{pore}=0.3\text{m}^3\text{m}^{-3}$.

(d) The relationship between the mean daily CWD respiration (R_{CWD}) and water content at 3 cm depth (θ_{pore}) of *P. densiflora*. The regression curves showed eq. (4-23) with $T_1=15^\circ\text{C}$.

密度の大きな枯死木では分解に有効な部分が減少し、呼吸量に対する表面積/乾重の比が大きくなる可能性があることを示唆する。しかし本研究によって得られた枯死木の直径や密度に対する呼吸量の関係は大きなばらつきを持っているために現段階で両者の関係から分解の深さ方向への進行具合を支持することは難しいと思われるが、枯死木呼吸と枯死木の直径や材密度を考慮する場合には、分解に有効な「厚み」を仮定し、その厚さと枯死木の乾重、体積あるいは表面積との関係进行评估することが重要であると考えられた。

4-4-2. 枯死木の時系列変化と環境要因の関係

コナラとアカマツの日平均 R_{CWD} の変動は式 (4-22), (4-23) によって 82 あるいは 88% を説明でき、温度変化に伴った季節変化や降雨により生じた呼吸量の短期的な変化の再現が可能であった。このように、枯死木の呼吸量の長期変動は温度と含水率の時系列変化に伴い、変化幅が約 8, 15 倍の季節変化と、変化幅が約 1.5 から 2 倍程度の含水率の変化に伴う短期的な変化によって複合的に構成されていることが明らかになった。しかし、同じ含水率における呼吸量の差が約 3 から 4 倍あったことから (図 4-14 (b), (d)), 含水率に対する微生物の量や活性の変化に季節変動のようなある時間間隔をもった変化が生じているのではないかと思われ、含水率と呼吸量の関係については今後さらに検討が必要であると考えられた。

コナラとアカマツの枯死木呼吸量と環境要因との関係は、それぞれ式 (4-22), (4-23) によって得られたが、この関数を比較すると、呼吸量の絶対値や環境要因との関係がサンプルによって以下のように異なる傾向が見られた (図 4-15)。同じ温度における呼吸量はアカマツの方が高く、15℃におけるアカマツの呼吸量はコナラの呼吸量の 1.8 倍であった。また、含水率と呼吸量の関係では、呼吸量が最大となる含水率の値が、コナラでは約 $0.2 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ 、アカマツで約 $0.4 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ であり、コナラの方が低い含水率でも呼吸量を維持していたことが示された。このような呼吸量の絶対値や含水率呼吸量関係の違いは、アカマツとコナラの基質の違いにより生じたと考えられた。

4-4-3. 枯死木呼吸量推定モデルの提示

多サンプル測定から得られた、枯死木呼吸量と環境変数、基質特性の関係を表す

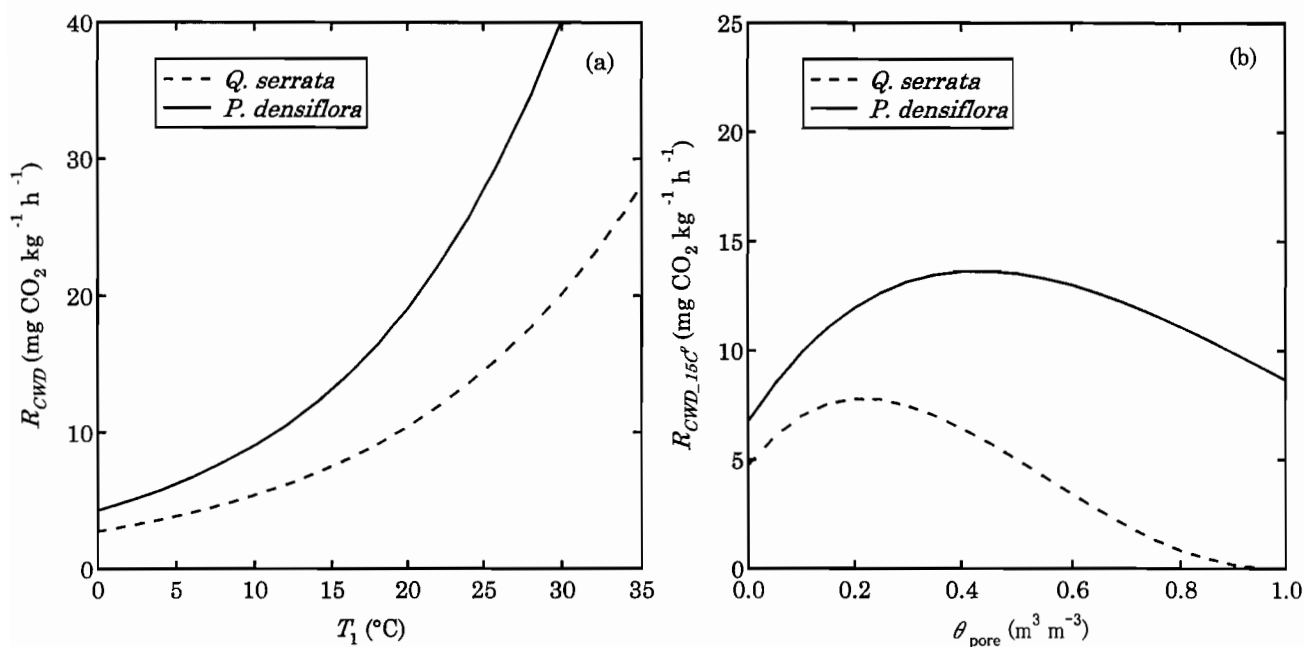


図4-15. (a)コナラとアカマツの3cm深さの温度(T_1)と呼吸量(R_{CWD})の関係の比較. (b)コナラとアカマツの3cm深さの空隙含水率(θ_{pore})と呼吸量($R_{CWD_{15^{\circ}\text{C}}}$)の関係の比較.

(a) Comparison of the relationships between T_1 and R_{CWD} of *Q. serrata* and *P. densiflora*.

(b) Comparison of the relationships between θ_{pore} and $R_{CWD_{15^{\circ}\text{C}}}$ of *Q. serrata* and *P. densiflora*.

式(4-21)がアカマツとコナラの連続測定の結果に適合するかを調べるために、多サンプル測定で得られた式(4-21)と連続測定で得られた式(4-22)、(4-23)を比較した(図4-16)。まず、温度-呼吸量関係を比較するために、それぞれの関数の温度以外の変数に以下の値を代入した。式(4-22)と(4-23)には、含水率に年平均含水率に近い値である $0.25\text{ m}^3\text{ m}^{-3}$ を代入した。式(4-21)には、含水率には同様に $0.25\text{ m}^3\text{ m}^{-3}$ を代入し、直径と材密度にはアカマツとコナラのサンプルのそれぞれの値(表4-3)を代入した。温度-呼吸量関係をアカマツとコナラでそれぞれ比較したものが図4-16(a)、(c)である。次に、含水率-呼吸量関係を比較するために、それぞれの関数の含水率以外の変数に以下のような値を代入した。式(4-22)と(4-23)には、温度に年平均温度に近い値である 15.0°C を代入した。式(4-21)には、温度には同様に 15.0°C を代入し、直径と材密度にはアカマツとコナラのサンプルのそれぞれの値(表4-3)を代入した。含水率-呼吸量関係をアカマツとコナラでそれぞれ比較したものが図4-16(b)、(d)である。両者の関係は温度-呼吸量関係においてはサンプル間の高湿時のピークの差を、含水率-呼吸量関係においてはピーク値の含水率に違いが見られるものの、最適含水率時の呼吸量の違いの検出ができていたと考えられた。

多サンプル測定と連続測定で得られた関数をアカマツ、コナラそれぞれで比較すると、多サンプル測定で得られた関数(4-21)は、様々な枯死木サンプルの呼吸量測定から求められた関数であるにも関わらず、連続測定によって得られたアカマツとコナラの呼吸量を比較的良好に再現できることが示された。そこで本研究では、多サンプル測定で得られた関数(4-21)が環境要因の時系列変化に対する呼吸量の変化と、枯死木の基質特性の違いによる呼吸量の変化の双方を再現することが可能であると考え、以降、本試験地の枯死木呼吸量の推定には関数(4-21)を用いることとした。

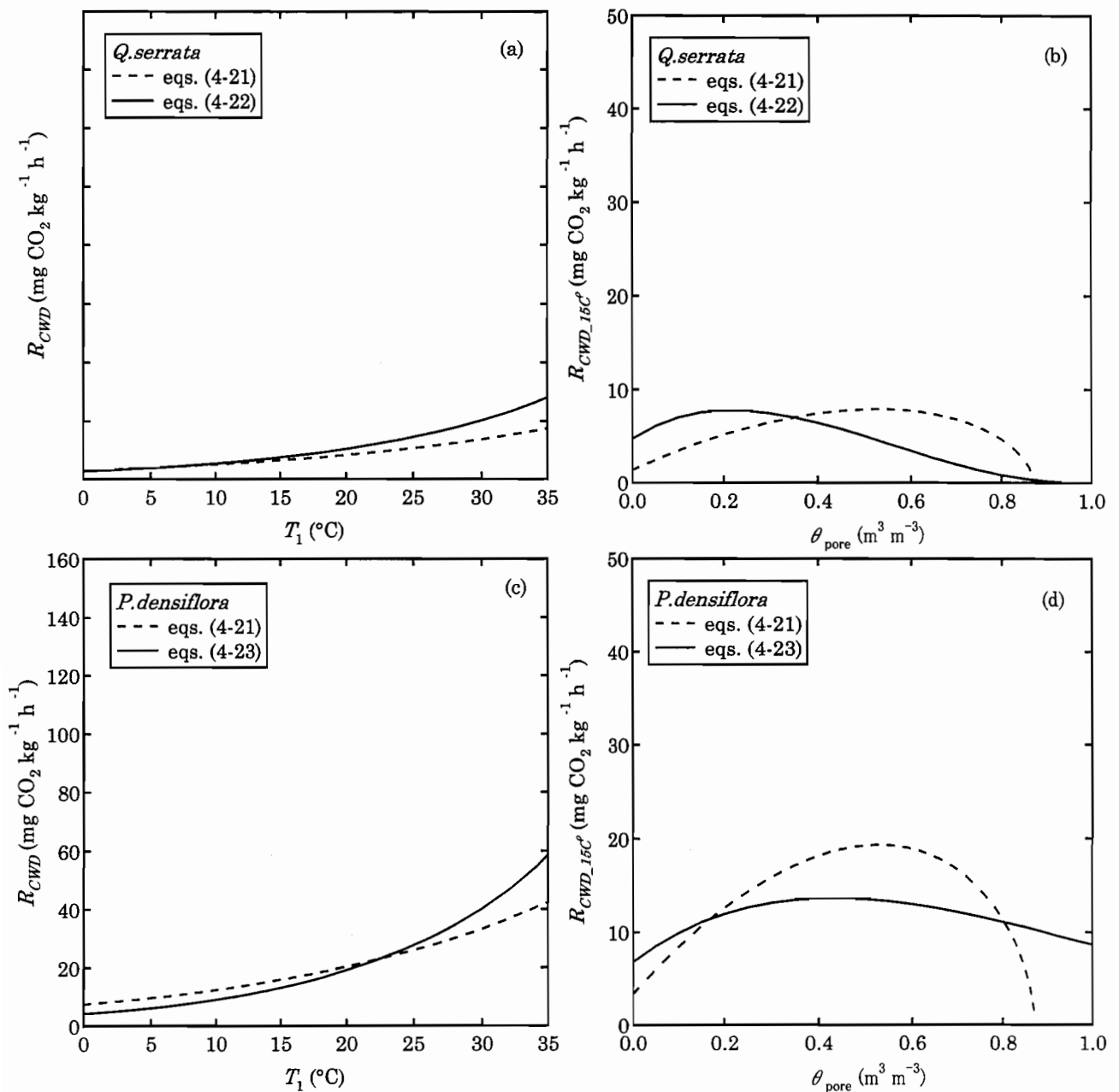


図4-16. コナラとアカマツの枯死木呼吸量の連続観測から得られた式(4-22) (4-23)と多サンプル測定から得られた式(4-21)の比較。式(4-21)にはコナラ、アカマツの枯死木サンプルの直径と材密度の値を代入。

- (a) 式(4-22)と式(4-21)の温度呼吸量関係を $\theta_{pore} = 0.3 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ において比較。
 (b) 式(4-22)と式(4-21)の含水率呼吸量関係を $T_1 = 15^\circ \text{C}$ において比較。
 (c) 式(4-23)と式(4-21)の温度呼吸量関係を $\theta_{pore} = 0.3 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$ において比較。
 (d) 式(4-23)と式(4-21)の含水率呼吸量関係を $T_1 = 15^\circ \text{C}$ において比較。

Comparison eq. (4-22), (4-23) obtained in 4-3-2-3, and eq. (4-21) obtained in 4-3-1-3.

- (a) Comparison eq. (4-22) and eq. (4-21) at $\theta_{pore} = 0.3 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$.
 (b) Comparison eq. (4-22) and eq. (4-21) at $T_1 = 15^\circ \text{C}$.
 (c) Comparison eq. (4-23) and eq. (4-21) at $\theta_{pore} = 0.3 \text{ m}^3 \text{ m}^{-3}$.
 (d) Comparison eq. (4-23) and eq. (4-21) at $T_1 = 15^\circ \text{C}$.

5 章 森林内での枯死木の環境変数の空間分布

5-1. はじめに

4 章において、枯死木の温度と含水率が枯死木の呼吸量を変化させる重要な要因であることが示され、枯死木呼吸量の推定モデルに変数として組み込まれた。したがって、枯死木呼吸の推定のためには、呼吸が行われている場所の枯死木の温度と含水率を測定あるいは推定し、推定モデルに組み込む必要がある。枯死木は森林内の空間の水平方向あるいは鉛直方向に様々に分布する。この空間分布に従い温度や含水率の時系列変化のパターンやその値が異なることが考えられるため、枯死木の温度と含水率の空間分布を検討する必要がある。

森林内の樹体、土壌等の温度の形成を考える場合、媒体への短波放射の強度、長波バランス、媒体自体の熱容量の収支によってその温度が形成される（近藤, 2000）。そのため、枯死木の温度の空間分布を考える場合には、枯死木自体の温度の空間分布を直接測定するか、あるいは枯死木への日射到達量の空間分布と枯死木内の温度伝達の推定等が必要となるが、このような観測を行うことは非常に困難である。枯死木温度の水平方向における空間分布については、枯死木自体の熱容量が空気などと比較すると高いことや、本試験地の林冠が閉鎖されており地表面への日射透過量が十分に小さいことなどから、水平面における枯死木温度の一様性を仮定した。それに対し、枯死木温度の鉛直方向における空間分布については、森林内の鉛直次元における気温の分布が一日を通じて変化する傾向にあり、枯死木の温度形成が枯死木の鉛直分布に応じて変化する事が考えられる。

枯死木の含水率の空間分布を、時系列も考慮に入れて測定、あるいは推定するためには、枯死木の基質条件、特に枯死木の空隙条件による降雨の浸透、および蒸発環境の空間分布の推定が検討課題となる。しかしこれらの条件を測定、あるいは推定することは非常に困難を伴い、また浸透－蒸発モデルの検証も容易に行うことはできない。そこで、本研究においては特に含水率に対して変動要因となると考えられる、林床面との接触と含水率の関係について考察を行った。一般にある媒体における含水率の変動を考察する場合、降雨によってその媒体の含水率が増加する過程と、浸透および蒸発（あるいは昇華）によって媒体内の含水率が低下する過程を考

えるのが妥当である。ここで枯死木の含水率の変動を考える場合においては、立枯木のような空間上に存在すると仮定できる媒体と、倒伏木のように土壤に接している媒体とを比較した場合、立枯木の場合は、乾燥過程において下層からの水蒸気の供給がほとんど存在しないこと、空間上に存在することにより蒸発効率が林床面に接している場合と比較して大幅に大きいこと、などが原因となって、より乾燥しやすい条件を持っていると考えられる。

そこでこの章では、立枯木と倒伏木の樹体温度と含水率に着目し、その時系列変動特性の解析を行った。また、温度や含水率の空間分布が枯死木の長期的な分解速度に与える影響を調べ、枯死木の空間分布が分解速度に与える影響を検討した。

5-2. 方法

5-2-1. 立枯木と倒伏木の温度の時系列変化

枯死木の温度の空間分布を調べるために、立枯木と倒伏木における枯死木温度の連続測定を行った（表 5-1）。倒伏木の温度については、4-2-2.で測定されたコナラの枯死木の温度を用いた。4 章の結果より、枯死木の 3cm 深さの温度と呼吸量の相関が最も高かったので、この章では 3cm 深さの温度を用いた。温度の測定には T 熱電対を用いた。立枯木の温度については、コナラの倒伏木の近くに存在したアカマツの立枯木の温度を測定した。立枯木の 2m 高さに TDR（Hydra Soil Moisture Probe, Stevens Vitel 社製）を差し込み、温度プローブによって得られる温度をデータロガー（NR-1000, KEYENCE 社製）に 2 秒に 1 回記録した。測定は 2003 年 6 月から 12 月まで行った。解析には、1 時間平均値を計算して用いた。

5-2-2. 立枯木と倒伏木の含水率の時系列変化

枯死木の含水率の空間分布を調べるために、立枯木と倒伏木における枯死木含水率の連続測定を行った（表 5-1）。倒伏木の含水率については、4-2-2.において TDR を用いて測定されたコナラの枯死木の 3cm 深さの体積含水率（ θ_v ）を用いた。立枯木の含水率については、コナラの倒伏木の近くに存在したアカマツの立枯木の含水率を測定した。立枯木の 2m 高さに TDR を差し込み、体積含水率（ θ_v ）のデータをデータロガー（NR-1000, KEYENCE 社製）に 2 秒に 1 回記録した。測定は、2003 年 6 月から 12 月まで行った。解析には 1 時間平均値を計算して用いた。どち

表5-1. 枯死木呼吸量の環境要因の連続測定と枯死木サンプルの概要.
Outline of CWD samples used in the measurement 1 and 2.

Meas.no	Date	Species	n	Number of meas. time	D (cm)	H (m)	ρ (g cm ⁻³)
1	2002/01-2003/12	<i>Q. serrata</i>	1	13351	26.0	0.2	0.21
2	2003/06-2003/12	<i>P. densiflora</i>	1	13516	17.0	2.0	0.43

表5-2. 角材実験の試験地の概要.
Site characteristics of block sample experiments.

Site	Elevation (m)	Annual mean air tempera- ture (°C)	Annual mean soil tempera- ture (°C)	Annual mean soil moisture content (m m ⁻³)	Micro- topography	Depth of litter layer (cm)
Ridge	220	14.5	14.2	0.19	concave	5
Slope	200	-	-	-	concave	3
Valley	150	14.8	13.9	0.60	convex	1

らの体積含水率も以下の式を用いて空隙含水率 (θ_{pore}) に変換した。

$$\theta_{pore} = \frac{V\theta_v}{V_{pore}} \quad (5-1)$$

$$V_{pore} = V - \frac{DW}{\rho^{**}10^3} \quad (5-2)$$

θ_{pore} : 空隙含水率 ($\text{m}^3 \text{m}^{-3}$), V : 枯死木サンプルの体積 (m^3), θ_v : 枯死木サンプルの体積含水率 ($\text{m}^3 \text{m}^{-3}$), V_{pore} : 枯死木サンプル内の空隙の体積 (m^3), DW : 枯死木サンプルの乾燥重量 (kg), ρ^{**} : 枯死木の材基質の密度 (浅野 (1982) により 1.5 g cm^{-3} と仮定した)

5-2-3. 角材の分解速度と温度、含水率の空間分布との関係

枯死木の分解速度と温度、含水率の空間分布との関係を調べるために、アカマツの角材を地表面部や空中部といった異なる高さや、尾根部、斜面部、谷部といった異なる地点に設置し (表 5-2), 設置場所によって変化する角材の分解速度と温度、含水率の関係を調べた。W3 cm×D3 cm×H10 cm のアカマツの角材サンプルを 50 個用意し、ナンバリングテープをつけ、縦、横、長さを計測し、絶乾させた後に乾燥重量を測定した。角材サンプルは 2000 年の 12 月に、試験地内の尾根部、斜面部、谷部の地表面部に各 10 個、尾根部、谷部の空中部に各 10 個設置した。空中部に設置したサンプルは、メッシュ状の金属製のかごに入れて高さ 150 cm の所につり下げた。2002 年の 12 月 (24 ヶ月後) と 2004 年 4 月 (40 ヶ月後) にそれぞれの設置場所から各 5 個のサンプルを回収し、回収時に生重を測定した。回収したサンプルにおいて細片化による崩壊がみられるものは除外した。回収したサンプルは 80℃ の乾燥機で重量が定常するまで乾燥させ、乾燥重量を測定した。重量減少率 (W_{loss}) と重量含水率 (θ_{dw}) は以下の式から求めた。また、分解速度を指数関数で近似するモデル (Olson, 1963) を用い、分解係数 k を以下のようにして求めた。

$$W_{loss} = \frac{DW_{t_0} - DW_t}{DW_{t_0}} \quad (5-3)$$

$$\theta_{dw} = \frac{FW_t - DW_t}{DW_t} \quad (5-4)$$

$$k = -\frac{1}{t} \ln \left(\frac{DW_t}{DW_{t_0}} \right) \quad (5-5)$$

W_{loss} ；重量減少率， DW_t ；時間 t における角材の乾重（g）， θ_{dw} ；重量含水率（kg kg⁻¹）， FW_t ；時間 t における角材の生重（g）， k ；分解係数（yr⁻¹）， t_0 ；2000 年 12 月， t ；2002 年 12 月（2 年）あるいは，2004 年 4 月（3.3 年）

5-3. 結果

5-3-1. 立枯木と倒伏木の温度

立枯木と倒伏木の温度の日変化の例を図 5-1 に示す。日中，夜間ともに温度は立枯木の方が高く最大では約 4℃程度の温度差が見られた。また，夜間の温度差は日中に比べると小さくなり，約 1 から 2℃程度立枯木の方が高くなった。両者の関係を以下の式のように線形的に記述することにした（ $r^2=0.97$ ，図 5-2）。

$$T_{snag} = 1.7677 + 1.0145T_{log} \quad (5-6)$$

T_{snag} ；立枯木の温度（℃）， T_{log} ；倒伏木の温度（℃）

5-3-2. 立枯木と倒伏木の含水率

立枯木の空隙含水率は倒伏木の空隙含水率の変動と同様に，降雨による増加とその後の乾燥による減少が繰り返される変動が見られた（図 5-3）。測定値は立枯木の方がつねに低い傾向が見られた。2003 年の 7 月から 12 月の倒伏木の含水率は，最大値が 0.85 m³ m⁻³，最小値は 0.2 m³ m⁻³を示した。一方で立枯木の含水率は最大値

が $0.25\text{ m}^3\text{ m}^{-3}$ 、最小値が $0.0\text{ m}^3\text{ m}^{-3}$ と倒伏木よりもかなり低かった。立枯木と倒伏木の含水率の関係を、以下の式のように線形的に記述することにした ($r^2=0.50$, 図 5-4)。

$$\theta_{\text{pore_Snag}} = -0.0353 + 0.1907\theta_{\text{pore_Log}} \quad (5-7)$$

$\theta_{\text{pore_Snag}}$; 立枯木の空隙含水率 ($\text{m}^3\text{ m}^{-3}$), $\theta_{\text{pore_Log}}$; 倒伏木の空隙含水率 ($\text{m}^3\text{ m}^{-3}$)

5-3-3. 角材の分解速度と温度、含水率の空間分布の関係

角材の形状を揃えたにもかかわらず、角材の分解係数は場所により 0.010 から 0.174 yr^{-1} までと大きく変動した (表 5-3)。地上部と空中部に設置した角材の分解係数には有意な差がみられた ($P<0.01$)。しかし、地上部 3 カ所の分解係数は、同じ場所内での変動が大きかったために場所による有意な差はみられなかった。尾根と谷の気温や地温の年平均値の差は 0.3°C であり、大きな差がみられなかった (表 5-2)。角材の含水率は尾根から斜面、谷に向かって減少する傾向にあった。尾根と谷での土壌含水率の測定から、谷での土壌含水率が尾根よりも高い傾向にあったが (表 5-2)、土壌含水率に影響を与えた地形要因による影響は、林床面に設置された角材の含水率には見られなかった。しかし、角材の含水率は A_0 層へ深く埋まるにつれて増加する傾向にあり、また林床に接していないと含水率が減少する傾向が見られ、角材の鉛直方向での位置関係と含水率の間に関係が見られた (図 5-5)。また、角材の分解速度では 10 倍以上の差が生じたが、この分解速度の違いは各角材の含水率の違いによって 88% 説明された (図 5-6)。よって、長期的な分解量の測定において、含水率が分解量に与える影響が非常に大きいことが示された。また、含水率の分布は尾根、谷などの地形の違いよりも、林床に接しているか否かや、林床での A_0 層への埋まり具合といった、枯死木の存在する高さの違いによる影響が大きかった。これらのことから、枯死木の分解速度は枯死木が土壌に接しているか、やりターにどの程度埋まっているかといった空間的な位置関係に大きく依存しており、含水率の空間分布が大きな要因になっていることが示された。

5-4. 考察

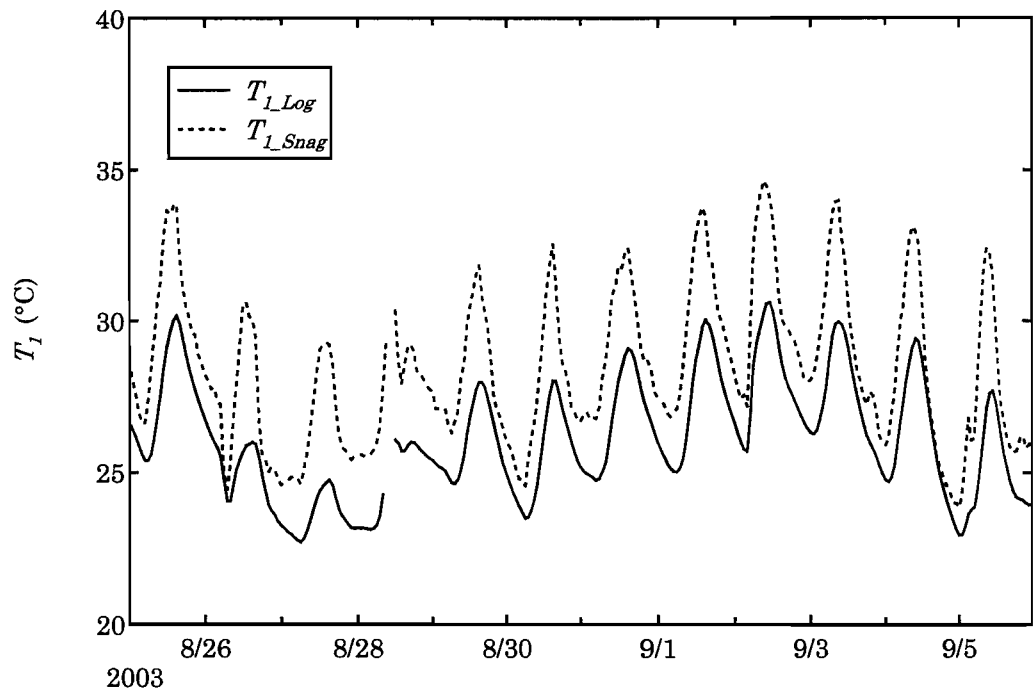


図5-1. 倒伏木と立枯木の温度の日変化
Time trend of T_l of snag and log.

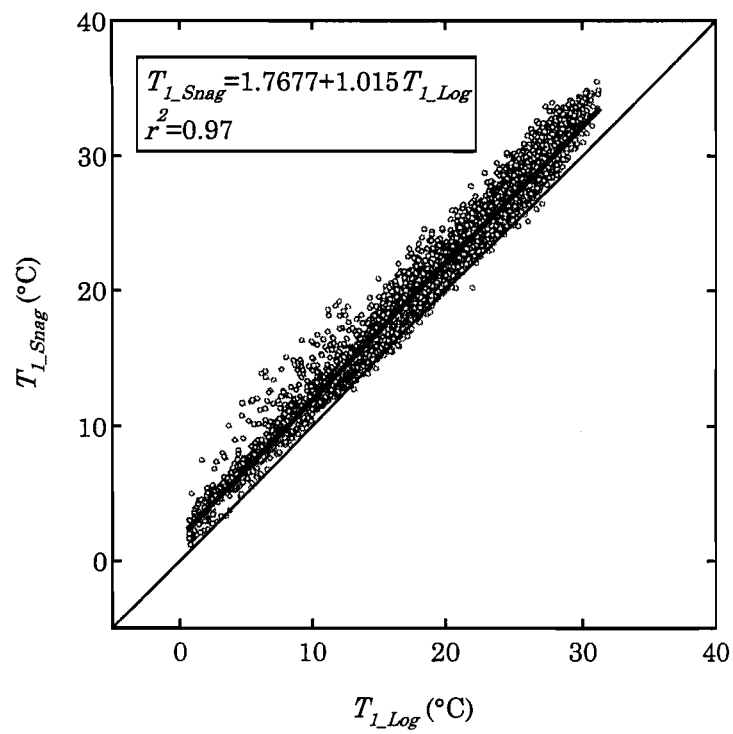


図5-2. 立枯木と倒伏木の温度の関係.
The relationship between T_l of snag and log.

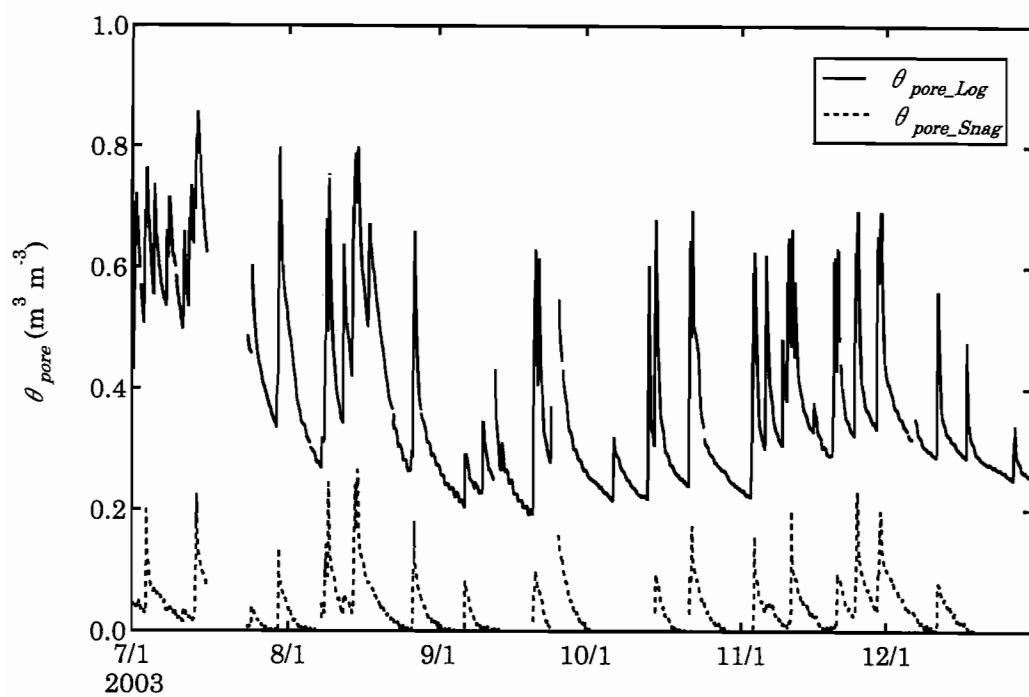


図5-3. 倒伏木と立枯木の含水率の時系列変化
Time trend of θ_{pore} of snag and log.

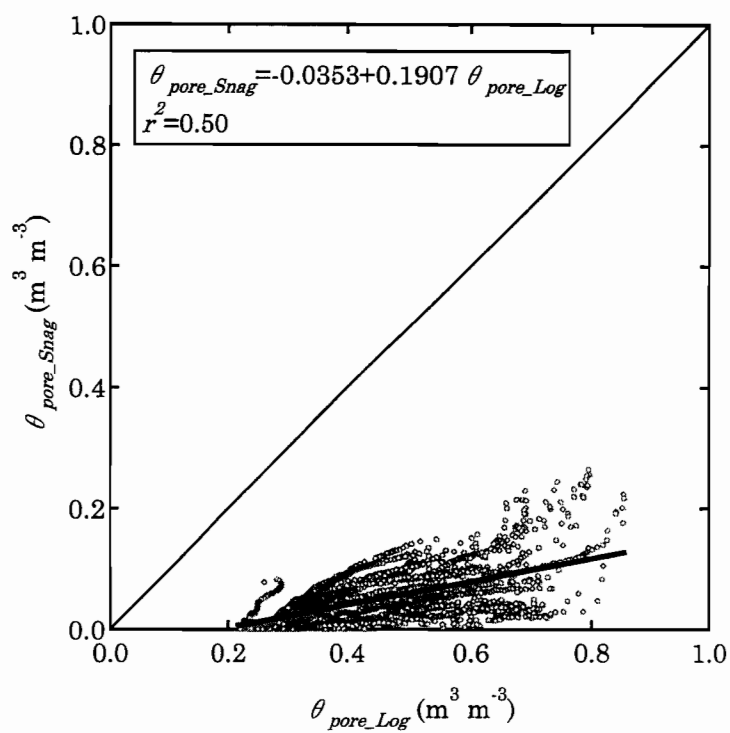


図5-4. 立枯木と倒伏木の含水率の関係。
The relationship between θ_{pore} of snag and log.

表5-3. 24,40ヶ月後に採取した角材の重量減少率,重量含水率,分解速度の平均値.標準偏差を()内に示す.
Mean weight loss ratios, gravimetric water contents, and decay-rate constants after 24 and 40 months at five sites.
Standard deviations are shown in parentheses.

			After 24 months				After 40 months			
Site			No. of samples	Weight loss ratio (%)	Gravi- metric water content (kg kg ⁻¹)	Decay rate constant yr ⁻¹	No. of samples	Weight loss ratio (%)	Gravi- metric water content (kg kg ⁻¹)	Decay rate constant yr ⁻¹
Above surface	Ridge	AR	5	2.0 (1.2)	0.20 (0.12)	0.010 (0.006)	5	6.5 (4.9)	0.43 (0.18)	0.021 (0.016)
	Valley	AV	5	2.5 (1.1)	0.21 (0.03)	0.013 (0.006)	5	10.7 (7.2)	0.46 (0.27)	0.035 (0.025)
On surface	Ridge	OR	4	18.7 (11.9)	1.49 (0.77)	0.108 (0.075)	5	41.8 (18.5)	1.74 (0.68)	0.174 (0.090)
	Slope	OS	3	16.8 (12.4)	0.95 (0.66)	0.096 (0.078)	5	35.2 (14.4)	1.51 (0.49)	0.136 (0.065)
	Valley	OV	5	5.1 (3.5)	0.39 (0.10)	0.026 (0.013)	5	30.9 (29.8)	1.11 (1.05)	0.138 (0.150)

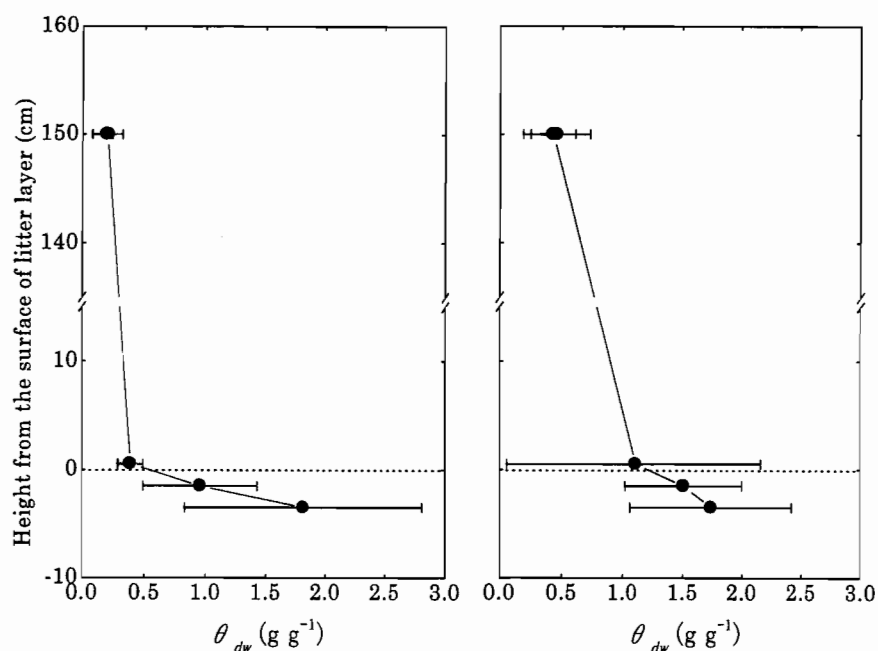


図5-5. 角材の重量含水率の鉛直分布. 棒線は標準偏差を示す.

Relationship between the height from the litter surface (0cm) and θ_{dw} of block samples. Bars represent standard deviation.

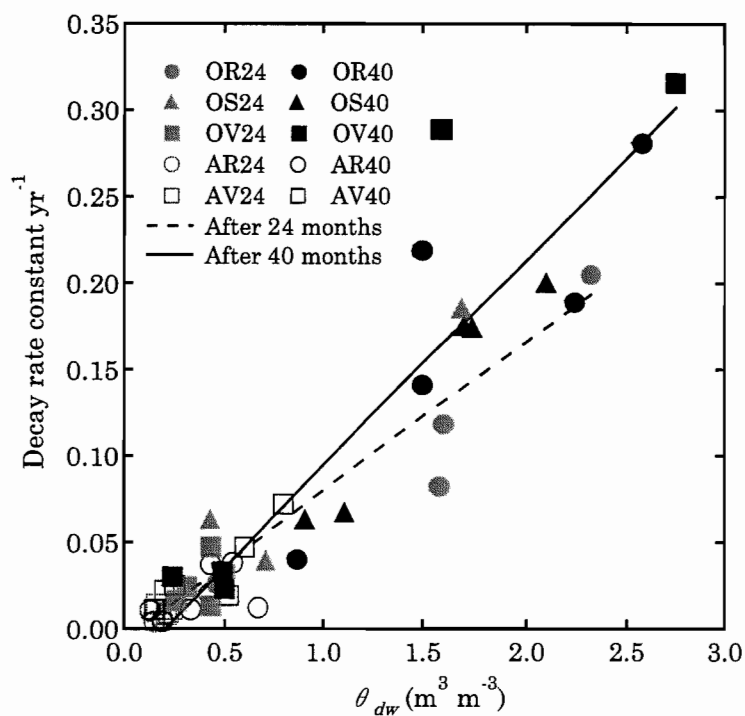


図5-6. 角材の重量含水率と分解速度の関係. 記号は表5-3に示す.

Relationships between decay-rate constant and θ_{dw} of block samples. Symbols are shown in Table 5-3.

5-4-1. 枯死木温度

森林における気温の温度プロファイルの観測では一般に日中では低い高さにおける温度が高く、地表面からの高さが上がるに従って温度が低くなる傾向が得られ、夜間にはその関係が逆転する（近藤, 2000）。これは昼間は短波放射の影響でまず地表面付近が暖められ、その後の顕熱移動によって徐々に上層の大気が暖められるからであり、夜間はその逆の関係になる。一方、立枯木と倒伏木の温度の比較から、高い位置に存在する立枯木の温度が常に高い傾向が得られた。これは立枯木の温度が気温の影響によって形成されるのではなく、立枯木への直達日射の影響で立枯木の温度場が形成され、その日射量が倒伏木よりも大きかったために、結果として地上から離れて存在する立枯木の温度の方が日中の温度が高い傾向が得られたと考えられる。また、夜間の温度差の縮小は立枯木の方が大気との熱交換効率が高いためにおきていると考えられるが、この観測では温度差の逆転に至る結果は得られなかった。日中に形成された温度差の夜間での解消量は立枯木自体の熱容量や放射冷却量等に影響を受け、特に熱容量の観点からは樹体の大きさへの依存性が高いと考えられるため、枯死木のサイズによる温度分布の変化に関してはより詳細な観測が必要であると考えられる。また日変化の中で最低値、最大値をとる時間は立枯木、倒伏木どちらもおよそ 5 時、15 時であった。本研究では以上の事柄をふまえて、立枯木と倒伏木の温度の関係を非常に単純に線形的に記述してもよいと判断した。

5-4-2. 枯死木含水率

枯死木の鉛直方向における分布の違いによって、枯死木の含水率の時系列変化が大きく異なることが明らかになった。これは、立枯木の場合、倒伏木とは異なり、土壌からの水分の供給がなく、空間上に存在することで蒸発速度が速いためであると考えられた。つまり、立枯木の方が倒伏木に比べてより乾燥しやすい環境条件にあることが伺えた。4 章において得られた含水率と枯死木呼吸量の関係では、呼吸量が最大となる含水率が $0.6\text{ m}^3\text{ m}^{-3}$ 付近であり、ここから含水率が低くなるにつれて呼吸量が低下する傾向が得られており、立枯木の含水率において呼吸量が低くなることが考えられる。よって、この章で得られた枯死木の含水率の鉛直分布は、試験地における枯死木呼吸量の空間分布を詳細に推定する際に有用な情報であると考えられた。

立枯木と倒伏木や、空中や土壌表面に設置した枯死木の分解速度が、その場所の違いにより大きく異なることが示されている (Harmon *et al.*, 1986; Yatskov 2003)。この差を生じる要因として、土壌への接触による分解者の侵入や、環境要因の違いによると考えられている (Erickson *et al.* 1985)。角材の実験により、角材の分解速度の変動の 80%以上が、角材の含水率によって説明された。これは、枯死木の長期的な分解を考える上で、特に枯死木の含水率の空間分布が重要な要因となることを示していると考えられた。

6 章 広葉樹二次林における枯死木の炭素収支の定量評価

6-1. はじめに

枯死木の炭素収支を定量評価するということは、樹木の枯死により発生した枯死木が (INPUT)、森林内への蓄積 (ΔSTORE) や、分解に伴う呼吸や細片化などの各成分 (DECMP) に分配される量を定量化するということである。

$$\text{INPUT} = \text{DECMP} + \Delta \text{STORE} \quad (6-1)$$

枯死木の分解過程は一般には、枯死木が微生物などの分解者によって無機化され CO_2 として大気中に炭素が放出される過程 (respiration)、枯死木の組織が分解者や気候要因などの影響により細片化する過程 (fragmentation)、枯死木に含まれる炭素が水分などによって溶脱する過程 (leaching) などに分けられる (Harmon *et al.* 1986, Mackensen and Bauhus, 1999)。

$$\text{DECMP} = \text{respiration} + \text{fragmentation} + \text{leaching} \quad (6-2)$$

しかし本研究においては流出水中の炭素量と難分解性炭素となって森林土壌中に吸着される炭素量が十分に小さいと仮定し、大気中への炭素の放出に着目して、枯死木の分解過程として枯死木が無機化される過程のみを対象として、その収支の評価を試みた。

$$\text{DECMP} \approx \text{respiration} \quad (6-3)$$

次に、森林内に存在する枯死木は存在状態の違いにより立枯木と倒伏木に分けることができ、立枯木と倒伏木ではその発生や分解、蓄積過程が異なる (Harmon *et al.* 1986)。したがって、枯死木の炭素収支を評価するためには、立枯木と倒伏木を別のコンパートメントとして扱い、それぞれのコンパートメントにおける炭素の蓄積や、コンパートメント間での炭素のフローを定量評価する必要がある (Tyrrell and

Crow, 1994)。この研究では、枯死木を立枯木 (snag) と倒伏木 (log) に分けたコンパートメントモデルを作成し、枯死木の発生量、分解量、現存量の定量評価を行うことにより枯死木の炭素収支を評価することを試みた。

$$\text{INPUT} = \text{DECMP}_{\text{Snag}} + \text{DECMP}_{\text{Log}} + \Delta \text{STORE}_{\text{Snag}} + \Delta \text{STORE}_{\text{Log}} \quad (6-4)$$

また、本試験地では過去の優占種であったアカマツと現在の優占種で主に構成されるアカマツ以外の樹種の枯死木を分けて扱うコンパートメントモデルを作成し、森林の遷移が枯死木の炭素収支に及ぼす影響を評価した。

6-2. 方法

6-2-1. コンパートメントモデルを用いた枯死木の炭素収支の評価

6-2-1-1. コンパートメントモデルの内容

枯死木の炭素収支を、生存木 ($\text{STORE}_{\text{Living Wood}}$)、立枯木 ($\text{STORE}_{\text{Snag}}$)、倒伏木 ($\text{STORE}_{\text{Log}}$) の 3 つのコンパートメントとコンパートメント間の炭素のフローにより構成されると定義した (図 6-1)。枯死木現存量 ($\text{STORE}_{\text{CWD Total}}$) は立枯木の現存量 ($\text{STORE}_{\text{Snag}}$) と倒伏木の現存量 ($\text{STORE}_{\text{Log}}$) の合計値である。立枯木の発生量 ($\text{INPUT}_{\text{Snag}}$) は、生存木が枯死し立ち枯れた場合の量である。倒伏木の発生量 ($\text{INPUT}_{\text{Log}}$) は、生存木が枯死し林床へ倒伏した場合の量である。枯死木発生量 ($\text{INPUT}_{\text{Total}}$) は、立枯木の発生量 ($\text{INPUT}_{\text{Snag}}$) と倒伏木の発生量 ($\text{INPUT}_{\text{Log}}$) の合計値である。立枯木の倒伏量 ($\text{FALL}_{\text{Snag}}$) は、立枯木が林床へ倒伏した場合の量である。立枯木の分解量 ($\text{DECMP}_{\text{Snag}}$) は、立枯木が分解され呼吸として炭素が放出される量である。倒伏木の分解量 ($\text{DECMP}_{\text{Log}}$) は、倒伏木が分解され呼吸として炭素が大気中に放出される量である。枯死木分解量 ($\text{DECMP}_{\text{Total}}$) は、他立枯木の分解量 ($\text{DECMP}_{\text{Snag}}$) と倒伏木の分解量 ($\text{DECMP}_{\text{Log}}$) の合計値である。

6-2-1-2. 生存木と枯死木の現存量の決定

$\text{STORE}_{\text{Living wood}}$ には後藤ら (2003) によって示された、1999 年の生存木の現存量を用いた。 $\text{STORE}_{\text{Snag}}$ 、 $\text{STORE}_{\text{Log}}$ には 3 章で得られた、2003 年の立枯木、倒伏

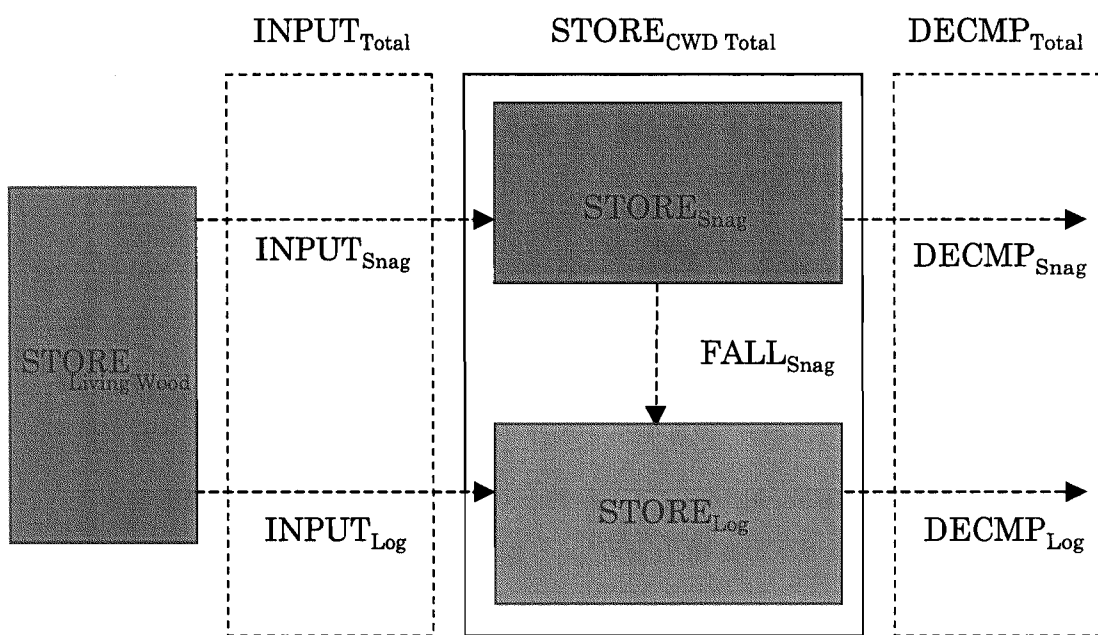


図6-1. 枯死木の炭素収支のコンパートメントモデル。破線は炭素のフローを示す。
 Compartment model of CWD carbon balance. Broken lines mean carbon flow.

木の現存量を用いた。

6-2-1-3. 枯死木発生量の決定

INPUT_{Snag}, INPUT_{Log}には3章で得られた, 1999年から2004年までの立枯木, 倒伏木の年平均発生量を用いた。また, FALL_{Snag}には3章で得られた, 2000年から2004年までの立枯木の年平均倒伏量を用いた。

6-2-1-4. 枯死木分解量の決定

本研究では, 枯死木分解量として枯死木呼吸量のみを対象としている。枯死木呼吸量の推定のために, 4章で得られた枯死木呼吸量を推定するためのモデルを用いた。このモデルは, 温度, 含水率, 直径, 材密度を変数としたモデルであり, その関数は以下のように表される。

$$R = f(T, \theta, D, \rho)$$
$$= a \exp^{(bT)} (\theta - c)(d - \theta)^g D^i \rho^j \quad (6-5)$$

R ; 枯死木呼吸量 ($\text{mgCO}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ h}^{-1}$), T ; 枯死木の温度 ($^{\circ}\text{C}$), θ ; 枯死木の空隙含水率 ($\text{m}^3 \text{ m}^{-3}$), D ; 枯死木の直径 (cm), ρ ; 枯死木の材密度 (g cm^{-3}), a, b, c, d, g, i, j は定数

5章において述べたように, 枯死木の環境要因は枯死木の存在状態の違いにより立枯木と倒伏木で異なった。倒伏木の環境要因には, 4章で得られたコナラの枯死木において2003年に測定された, 3cm深さの温度と空隙含水率の時間平均値を用いた。立枯木の環境要因の推定には, 5章で得られた倒伏木の温度と含水率から立枯木の温度と含水率を推定する関係式を用いた。用いられた関数は以下である。

$$T_{l_Snag} = 1.7677 + 1.1015 \cdot T_{l_Log} \quad (6-6)$$

$$\theta_{pore_Snag} = -0.0353 + 0.1907 \cdot \theta_{pore_Log} \quad (6-7)$$

T_{l_Snag} ; 立枯木の 3cm 深さの温度 (°C), T_{l_Log} ; 倒伏木の 3cm 深さの温度 (°C),
 θ_{pore_Snag} ; 立枯木の 3cm 深さの空隙含水率 ($\text{m}^3 \text{m}^{-3}$), θ_{pore_Log} ; 倒伏木の 3cm 深さ
 の空隙含水率 ($\text{m}^3 \text{m}^{-3}$)

枯死木の分解量は、枯死木の現存量調査の結果 (3 章) から、試験地内の枯死木ごと
 に得られた枯死木の直径、材密度、乾燥重量を用いて、2003 年の個体あたりの
 呼吸量を以下の式から求めた。

$$R_{Tree} = \sum_{i=1}^{8760} \left(f(T(t), \theta(t), D, \rho) \cdot \frac{M_C}{M_{CO_2}} \cdot \frac{1}{10^6} \cdot DW \right) \quad (6-8)$$

R_{Tree} ; 枯死木 1 本あたりの呼吸量 (kg C yr^{-1}), $T(t)$; 時間 t における枯死木の
 温度 (°C), $\theta(t)$; 時間 t における枯死木の空隙含水率 ($\text{m}^3 \text{m}^{-3}$), D ; 枯死木の
 直径 (cm), ρ ; 枯死木の材密度 (g cm^{-3}), M_C ; 炭素の分子量 (12.0), M_{CO_2} ;
 二酸化炭素の分子量 (44.01), DW ; 枯死木の乾燥重量 (kg)

森林内の枯死木呼吸量として、ha あたりの呼吸量は以下の式から求めた。

$$R_{Forest} = \frac{1}{Area} \cdot \frac{1}{10^3} \cdot \sum_{i=1}^n R_{Tree}(i) \quad (6-9)$$

R_{Forest} ; ha あたりの年間呼吸量 ($\text{tC ha}^{-1} \text{yr}^{-1}$), $Area$; 調査面積, n ; 調査面積内の枯
 死木の本数

$DECMP_{Snag}$ と $DECMP_{Log}$ には立枯木と倒伏木それぞれについて求められた ha あた
 りの呼吸量を用いた。

$$DECMP_{Snag} = R_{Forest_Snag} \quad (6-10)$$

$$DECMP_{Log} = R_{Forest_Log} \quad (6-11)$$

R_{Forest_Snag} ; 立枯木の ha あたりの呼吸量 ($tC\ ha^{-1}\ yr^{-1}$), R_{Forest_Log} ; 倒伏木の ha あたりの呼吸量 ($tC\ ha^{-1}\ yr^{-1}$)

6-2-2. 2001 年から 2004 年までの枯死木の現存量の時系列変化の評価

3 章の枯死木現存量と発生量の調査から, 2003 年の枯死木の現存量, 2001 年から 2004 年の枯死木の発生量が求められている。また, 6-2-1-4.において 2003 年の枯死木の分解量が求められている。枯死木の現存量 ($STORE_{CWD\ Total}$) は, 枯死木の発生 ($INPUT_{Total}$) による増加と, 枯死木の分解 ($DECMP_{Total}$) による減少によって変化する。つまり, 時間 t における枯死木の現存量 ($STORE_{CWD\ Total}(t)$) は以下の式で表すことができる。

$$STORE_{CWD\ Total}(t) = STORE_{CWD\ Total}(t-1) + INPUT_{Total}(t) - DECMP_{Total}(t) \quad (6-12)$$

このとき, $INPUT_{Total}$ については 2000 年から 2004 年までの実測値が得られているが, $DECMP_{Total}$ については立枯木と倒伏木それぞれにおいて 2003 年の値のみしか求められていない。そこで以下の式に示したように, 2003 年における $STORE$ と $DECMP$ の比率 (k) が 2001 年から 2004 年まで一定であると仮定し, 立枯木, 倒伏木それぞれの各年の $DECMP$ を各年の $STORE$ と k から推定し, 合計して $DECMP_{Total}(t)$ を求めた。

$$k_{Snag} = \frac{DECMP_{Snag}(2003)}{STORE_{Snag}(2003)} \quad (6-13)$$

$$k_{Log} = \frac{DECMP_{Log}(2003)}{STORE_{Log}(2003)} \quad (6-14)$$

$$DECMP_{Snag}(t) = STORE_{Snag}(t) \cdot k_{Snag} \quad (6-15)$$

$$DECMP_{Log}(t) = STORE_{Log}(t) \cdot k_{Log} \quad (6-16)$$

$$DECMP_{Total}(t) = DECMP_{Snag}(t) + DECMP_{Log}(t) \quad (6-17)$$

2001, 2002, 2004 年の $STORE_{CWD\ Total}$ と $DECMP_{Total}$ は, 上記の式 (6-12) から (6-17) を用いて 2003 年を基準に順次求めた。また, アカマツとアカマツ以外の樹種についても同様に, 2001 年から 2004 年の現存量, 分解量を推定した。

6-3. 結果

6-3-1. 年間枯死木分解量

本研究では, 枯死木分解量として枯死木呼吸量のみを対象としている。森林全体での年間枯死木分解量は, $0.50\text{tC ha}^{-1}\text{ yr}^{-1}$ であった (図 6-2)。枯死木の占有面積は森林全体の 1.8% であったので (3 章), 単位面積あたりの年平均呼吸量は $2.8\text{kg C m}^{-2}\text{ yr}^{-1}$ であった。

6-3-2. 枯死木の炭素収支 — 立枯木と倒伏木 —

試験地全体における枯死木の炭素収支において, 枯死木発生量が $0.61\text{tC ha}^{-1}\text{ yr}^{-1}$ であるのに比べ, 枯死木分解量が $0.50\text{tC ha}^{-1}\text{ yr}^{-1}$ であり, 枯死木現存量は $0.11\text{tC ha}^{-1}\text{ yr}^{-1}$ の増加傾向にあった (図 6-2)。

枯死木発生量のうち, 立枯木としての発生が $0.54\text{tC ha}^{-1}\text{ yr}^{-1}$, 倒伏木としての発生が $0.07\text{tC ha}^{-1}\text{ yr}^{-1}$ であり, 枯死木の 9 割近くは立枯木として発生した。しかし, この発生量は年変動が大きく, 調査を行った 4 年間の最小値と最大値は, 立枯木で 0.24 と $0.63\text{tC ha}^{-1}\text{ yr}^{-1}$ で約 3 倍の開き, 倒伏木では 0.01 と $0.29\text{tC ha}^{-1}\text{ yr}^{-1}$ で約 30 倍の開きがあった。

枯死木分解量は森林全体で, $0.50\text{tC ha}^{-1}\text{ yr}^{-1}$ であった。これを立枯木と倒伏木に分けると, それぞれ, $0.17\text{tC ha}^{-1}\text{ yr}^{-1}$ と $0.33\text{tC ha}^{-1}\text{ yr}^{-1}$ と倒伏木の分解量の方が大きかった。しかし, 枯死木の現存量については, 立枯木の方が倒伏木よりも大きく, それぞれ, 5.61tC ha^{-1} と 3.69tC ha^{-1} であった。つまり, 単位重量あたりの分解量は

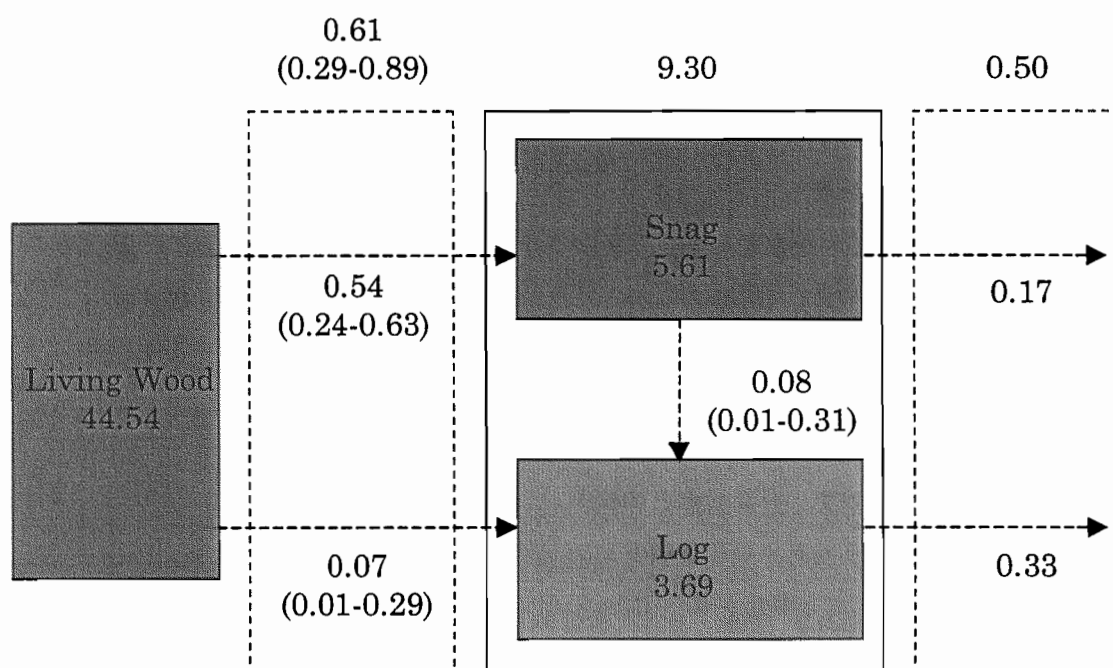


図6-2. 山城試験地における枯死木の炭素収支. ()内は2000年から2004年の最小値と最大値を示す. 破線はフローを示す. コンパートメント内の値の単位は tC ha^{-1} 、フローの値の単位は $\text{tC ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$.
Carbon balance of CWD in Yamashiro Experimental Forest. The maximum and minimum values from 2000 to 2004 were shown in parenthesis. Broken lines mean carbon flow. Units in compartments are tC ha^{-1} and flows are $\text{tC ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$.

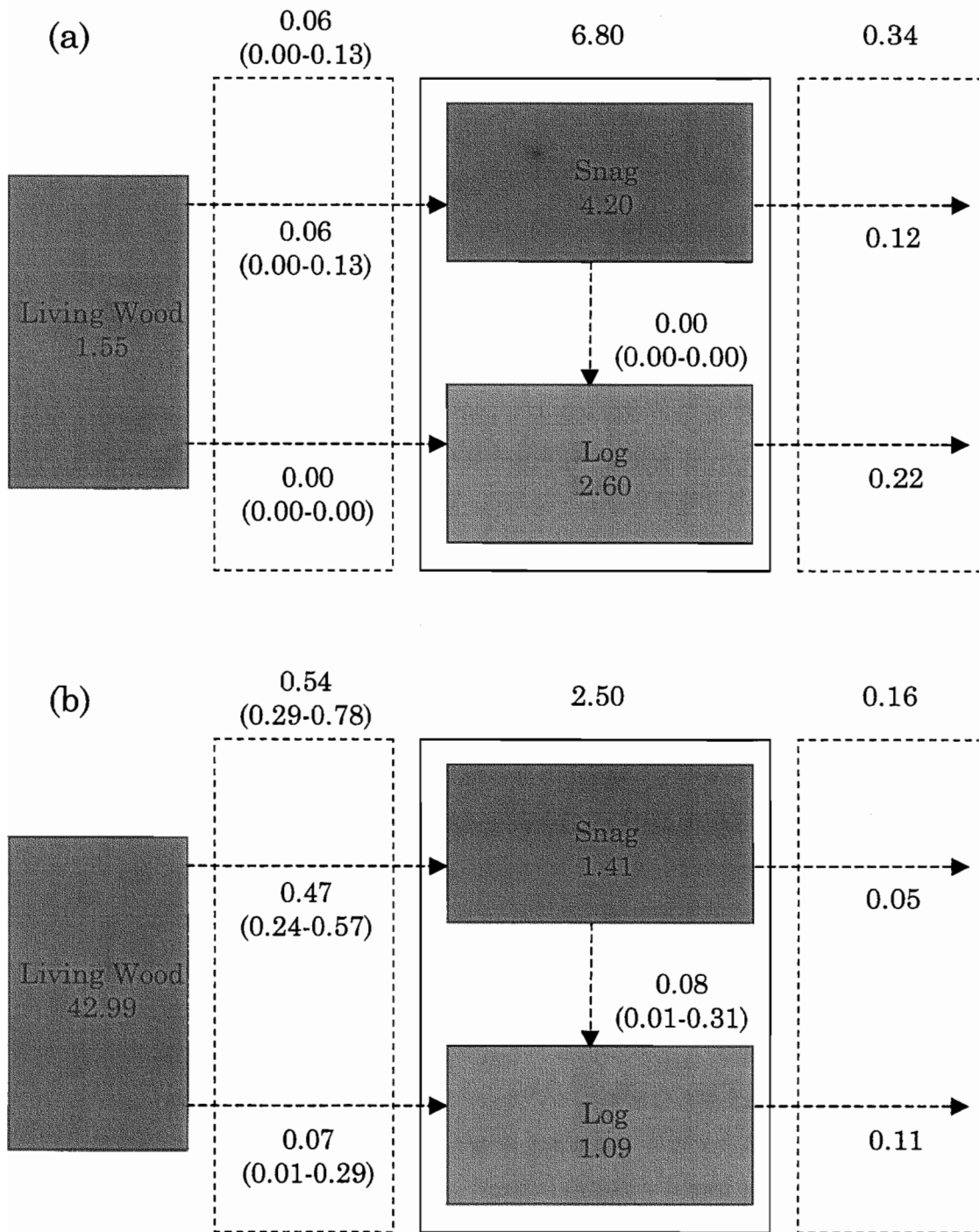


図6-3. 山城試験地における (a) アカマツと (b) アカマツ以外の樹種における枯死木の炭素収支. 破線はフローを示す. コンパートメント内の値の単位は tC ha^{-1} 、フローの値の単位は $\text{tC ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$.
CWD carbon balance of *P. densiflora* (a) and the other species (b) at Yamashiro Experimental Forest. Broken lines mean carbon flow.
Broken lines mean carbon flow. Units in compartments are tC ha^{-1} and flows are $\text{tC ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$.

倒伏木の方が大きく、立枯木の約3倍であった。

6-3-3. 枯死木の炭素収支－アカマツとその他の樹種－

アカマツとアカマツ以外の樹種における枯死木の炭素収支を図6-3に示す。アカマツの枯死木の炭素収支は、枯死木発生量が $0.06\text{tC ha}^{-1}\text{yr}^{-1}$ に対し、分解量が $0.34\text{tC ha}^{-1}\text{yr}^{-1}$ と卓越していた。また、立枯木と倒伏木どちらも分解量の方が多く、枯死木現存量はどちらも減少傾向にあった。一方で、アカマツ以外の樹種については、枯死木発生量が $0.54\text{tC ha}^{-1}\text{yr}^{-1}$ で分解量が $0.16\text{tC ha}^{-1}\text{yr}^{-1}$ であったので、枯死木現存量は増加傾向にあった。この場合、枯死木の発生量の多くが立枯木として発生するのに対し、立枯木の分解速度が遅いことや、立枯木の倒伏量が少ないことから、枯死木現存量の増加のほとんどは立枯木の蓄積の増加となって表れていた。

次に、2001年から2004年の4年間ににおけるアカマツとアカマツ以外の樹種の枯死木現存量と分解量の時系列変化を図6-4に示す。アカマツの枯死木現存量は 7.62 から 6.75tC ha^{-1} まで徐々に減少し、試験地全体の枯死木現存量に占める割合も 82 から 69% まで減少した。これは、アカマツの枯死木の発生量がこの4年間にほとんど見られない一方で、枯死木の分解が進行したからである。アカマツ以外の樹種の枯死木現存量は、 1.62 から 3.01tC ha^{-1} と徐々に増加している。これはアカマツ以外の樹種の枯死木発生量の内のほとんどが立枯木として発生し、その分解速度が遅いため、枯死木の発生量が分解量を上回っているからである。試験地全体の枯死木量は、アカマツの減少傾向よりもその他の樹種における増加傾向が強いため、全体では徐々に増加する傾向にあった（図6-4(a)）。分解量の内部分比についても現存量で見られたのと同様に、アカマツにおいて減少し、アカマツ以外の樹種において増加していた。試験地全体の分解量については、2001年から2003年まではアカマツの減少傾向がその他の樹種の増加傾向を卓越していたために分解量が減少する傾向にあったが、2004年ではその傾向が逆転し、全体の分解量が増加する傾向にあった（図6-4(b)）。

6-4 考察

6-4-1. 広葉樹二次林における枯死木呼吸量の従属栄養呼吸への寄与

本試験地の年間の枯死木呼吸量は、 $0.50\text{tC ha}^{-1}\text{yr}^{-1}$ であった。本試験地の土壌呼

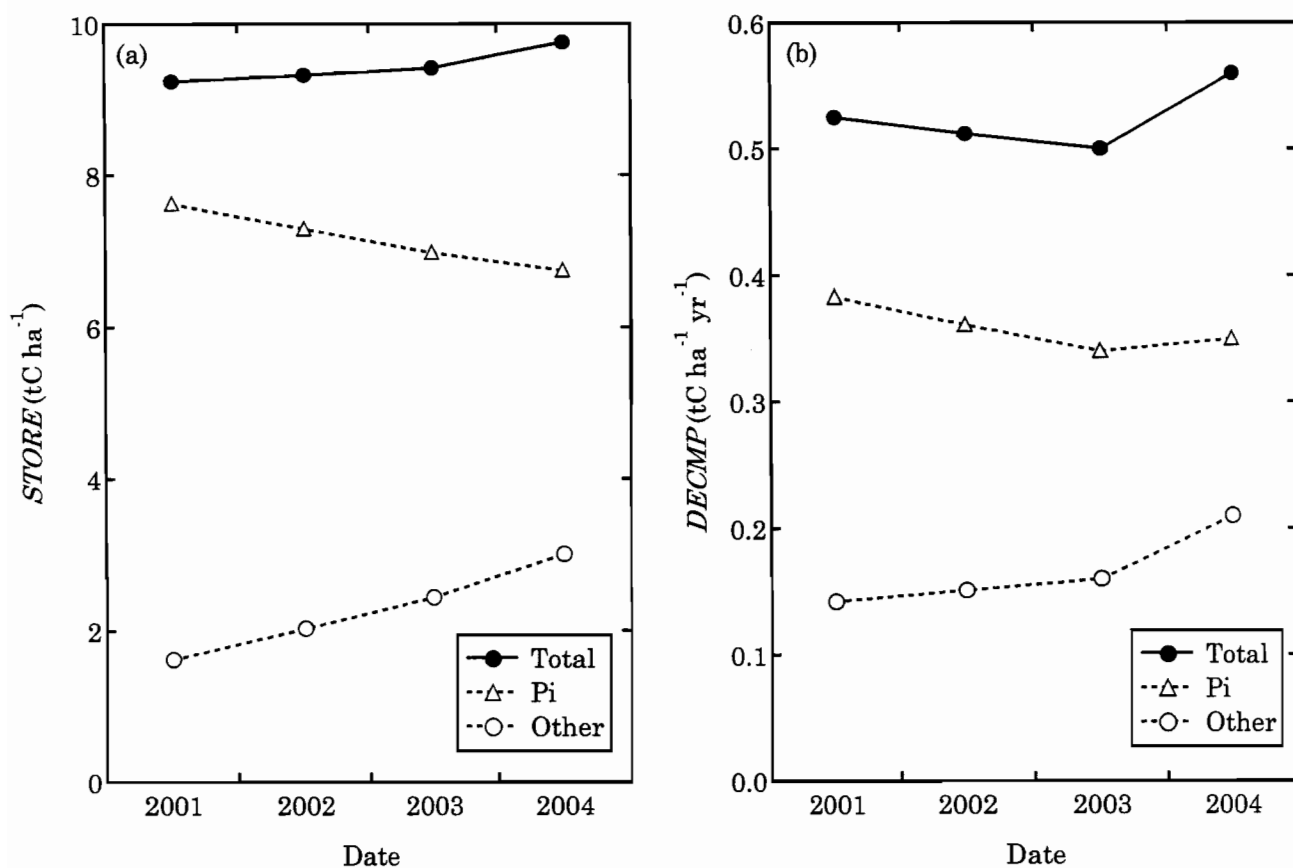


図6-4. 2001年から2004年における枯死木の現存量(a)と分解量(b)の時系列変化.
Time trends of CWD mass (a) and decomposition rate (b) from 2001 to 2004 at Yamashiro Experimental Forest.

吸量は 4.15 から 7.06tC ha⁻¹ yr⁻¹ と推定されている（玉井ら、投稿中）。この土壤呼吸には、土壤有機物と落葉落枝の分解呼吸と根呼吸が含まれるので、有機物分解呼吸のみを得るために、土壤呼吸に対する根呼吸の割合を約半分であると仮定すると（檀浦ら, 2004）、土壤有機物と落葉落枝の分解呼吸量は、2.08 から 3.53tC ha⁻¹ yr⁻¹ と推定される。つまり、従属栄養呼吸量は、土壤有機物と落葉落枝の分解呼吸量と枯死木呼吸量を合わせた 2.58 から 4.03tC ha⁻¹ yr⁻¹ と推定される。従って、この従属栄養呼吸量のうち枯死木呼吸量は約 12 から 19%を占めると推定され、枯死木呼吸量が従属栄養呼吸量に占める割合が大きいことが示された。

枯死木の占有面積は、森林全体のわずか 1.8%であった。これは、森林内での枯死木の存在が面積的には無視できる値であることを示している。しかし、この単位面積あたりの年間呼吸量は 2.8kgC m⁻² yr⁻¹ であり、土壤有機物と落葉落枝の分解呼吸の単位面積あたりの年間呼吸量が 0.21 から 0.35kgC m⁻² yr⁻¹ であるのに比べると、8 から 13 倍程度高いことを示している。つまり、森林内での枯死木の存在を精度良く推定することが、従属栄養呼吸の推定に影響を与えたと考えられた。

6-4-2. 枯死木の炭素収支における枯死木の空間分布の影響

枯死木の存在状態と呼吸量の関係から、倒伏木の現存量よりも立枯木の現存量のほうが大きいにもかかわらず、倒伏木からの呼吸量が大きく、単位重量あたりの呼吸量は倒伏木の方が大きく、立枯木の約 3 倍であった。これは、立枯木の環境要因、とくに含水率が倒伏木よりも低いことにより、枯死木の分解速度が大きく減少したためである。よって、森林内の枯死木の現存量を定量化し、枯死木分解量を推定する場合には、枯死木の存在状態の記述、つまり、立枯木か倒伏木かの記述を行い、それぞれを分けて評価する必要があると考えられた。

また、枯死木の発生量の年変動は、観測を行った 4 年間に於いて、立枯木で約 3 倍の開き、倒伏木で約 30 倍の開きがあった。この発生量の年変動幅の立枯木と倒伏木における違いは、倒伏木の発生に対して攪乱などがより大きく影響するからであると考えられた。倒伏木の分解量は倒伏木の現存量により変化し、倒伏木の現存量は倒伏木の発生量により変化する。よって、枯死木の炭素循環を考える上では、倒伏木の発生のメカニズムを解明することが重要になると考えられた。

6-4-3. 枯死木の炭素収支における森林状態の変化による影響

本試験地の枯死木分解量 $0.50\text{tC ha}^{-1}\text{yr}^{-1}$ のうち、68%をアカマツの枯死木分解量が占めた。本研究では、枯死木分解量は枯死木呼吸量を意味している。したがって、数十年前に枯死したアカマツの枯死木から放出される呼吸量が、現在の森林の枯死木呼吸量の多くの部分を占めているということを示している。枯死木呼吸量は従属栄養呼吸の一部として森林の炭素循環を構成する重要な要素である。現在の枯死木呼吸量に過去の樹木の枯死による影響が大きいといことは、つまり、現在の森林の炭素循環の構成要素として、過去に生じた枯死木からの呼吸が寄与していることを示している。

現在の枯死木の炭素循環は、過去の松枯れによって生じたアカマツの枯死木と、アカマツ以外の樹種による枯死木の炭素収支の複合によって成っている。このアカマツの枯死木は、2001年から2004年の枯死木の現存量の推移によると、現在は減少傾向にある。しかし、アカマツの枯死木は現存量、分解量ともに、現在でもアカマツ以外の樹種を卓越している。つまり、現在の枯死木の炭素収支の大きな部分は、数十年前に枯死したアカマツの枯死木の分解による影響が大きい。しかし、アカマツの枯死木の発生量がほとんどみられないことから、このアカマツの枯死木の炭素収支は縮小傾向にあることがわかる。その一方で、アカマツ以外の樹種による枯死木の炭素収支は徐々に拡大する傾向にあった。よって、現在の枯死木の炭素収支は、アカマツの枯死木が優占する収支から、松枯れ以降に発達したアカマツ以外の樹種の枯死木が優占する収支へと移行する段階にあると考えられた。

7 章 総合考察

森林生態系の炭素循環における枯死木呼吸の寄与

近年、問題視されている地球温暖化は、大気中の温室効果ガス、特に CO_2 の濃度上昇により引き起こされると考えられ、2005 年 2 月 16 日の京都議定書の発効により、温室効果ガスの大気中への放出を抑えるための国際的な取り組みが始まったばかりである。森林生態系の主な構成要素である植物は、光合成によって大気中の CO_2 を吸収し、植物自身の維持や成長のために消費した残りによって自身を構成し、成長を続け、場合によっては北米において見られるような老齢で巨大な樹木を擁する森林の存在を可能にする (Grier and Logan, 1977)。しかし、このようにして植物体に吸収された CO_2 をそのまま森林の CO_2 吸収と考えられるだろうか？いや、そんなことはない。なぜなら、植物も、その寿命は樹種や環境によって大きく異なるが、いずれ枯死するからである。枯死した植物は、バクテリアや菌類、土壤動物などの分解者にエネルギーを供給し、植物を構成していた炭素は分解者の体内で酸化され、大気中に CO_2 として放出、つまり大気中へ戻ってしまうのである。森林生態系による正味の炭素の吸収量を知りたいのならば、光合成による炭素の固定量 (GPP) と、呼吸による炭素の放出量 (R_E) の差し引きである生態系純生産量 (NEP) を求めなければならない (Landsberg and Gower, 1997)。近年の微気象学的、生態学的な測定から、両者の値はどちらも同じ程度に大きく、両者の差を求める場合に、固定量、放出量のどちらについてもその推定精度が、森林の炭素固定量の評価に大きく影響を及ぼすことが示されている (たとえば Field *et al.*, 2001; Chambers *et al.*, 2004)。特に従属栄養呼吸 (R_h) は測定時点の生存部分の現存量とは異なった基質量を持っていると考えられ、その評価は NEP の長期変動を考えるにあたって大きな影響を与える。

NEP は GPP と R_E の差し引きによって求められるが、GPP は植物の葉による光合成のみから成る一方で、 R_E は葉、幹、根といった生きている植物体の呼吸 (R_a) や、枯死した植物体が分解される際に放出される呼吸 (R_h) といった様々なプロセスからの呼吸によって構成される。本研究では、この R_h の構成要素である枯死木の分解呼吸に着目した。枯死木呼吸は、 R_h の構成要素であるにもかかわらず、 R_h

を推定するにあたり、土壌有機物や落葉落枝の分解呼吸のみを対象とした研究が多く、 R_h の評価時に枯死木呼吸量が含まれないことが多い。これは枯死木の発生が空間的にも時間的にも極めて不規則であり、長期にわたる調査期間や、比較的広い調査対象面積が必要であるなど、その推定に大きな労力を必要とするからであろう。しかし、これまでに行われたいくつかの枯死木呼吸量を対象とした研究から、 R_h に対して枯死木呼吸の占める割合が無視できないものであること (Chambers *et al.*, 2001)、さらに枯死木の現存量の違いにより R_h に対して枯死木呼吸の占める割合が大きく変動することが示されている (Bond-Lamberty *et al.*, 2003)。本研究から得られた枯死木呼吸量は $0.50 \text{ tC ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ であり、枯死木呼吸を含む R_h に対して、12 から 19% を占めることが示された。枯死木呼吸を推定し、 R_h に占める割合を求めた研究は極めて少なく、Chambers *et al.* (2004) によるアマゾンの熱帯林での報告によると、枯死木呼吸が R_h に占める割合は 22% と、本研究と同様の値を示していた。報告が少ないために、本研究で得られた結果を位置づけることは難しいが、少なくとも、森林の R_h の推定には量的に無視できない枯死木呼吸量の組み込みが不可欠であり、NEP の推定を精度良く行うために考慮に入れるべき構成要素であると示すことができた。

枯死木の炭素収支

枯死木は樹木の枯死によって発生した後、分解者によって分解された残りが、枯死木現存量として森林内に蓄積していく。また、枯死木の分解量は、枯死木の現存量と単位重量あたりの枯死木分解量によって規定される。したがって、枯死木の発生量、分解量、現存量それぞれを定量評価することではじめて、枯死木の炭素収支を評価することができるようになる。これまで行われてきた枯死木に関する定量的な研究では、枯死木の現存量を取り上げることが多く、枯死木の現存量の推移を考える場合に、枯死木の発生量や分解量について触れることが多かった (Spies *et al.*, 1988; Sturtevant *et al.*, 1997)。

枯死木の現存量に関する研究は北米を中心に報告が多くあり、攪乱の影響を論じる場合が少なくない。攪乱やその後の森林の成立にしたがって、森林の成立年数と枯死木現存量の間に U 字型の関係などが見いだされている (Spies *et al.*, 1988; Sturtevant *et al.*, 1997; Spetich *et al.*, 1999)。これは、攪乱により多くの枯死木が生

じると、その後数十年は分解によって現存量が減少するが、その後新たに成立した森林からの枯死木の供給が徐々に増加し枯死木の分解量を卓越すると、枯死木現存量が増加していくということを示している。また Janisch and Harmon (2002) は、攪乱により枯死木現存量が増加すると、その後数十年の間に枯死木からの分解呼吸が多く放出され NPP を卓越することにより、NEP がマイナスとなる時期が生じることをシミュレーションにより示している。本試験地には、過去の優占樹種であったと考えられるアカマツの枯死木が、試験地の枯死木現存量全体の 2/3 以上を占め、その大部分は現在から約 30 年近く前に生じた松枯れの被害によるものであると考えられた。しかし、ここ 5 年のアカマツの枯死木の炭素収支は、分解量が発生量の 5 倍以上と大きく、枯死木の現存量が減少する傾向にある。一方で、現在の生存木の優占樹種から主になる、アカマツ以外の樹種の枯死木の炭素収支は、枯死木の分解量に比べて発生量の方が多いため、枯死木現存量は増加傾向にある。また、アカマツ以外の樹種の枯死木現存量の増加傾向が、アカマツの枯死木の減少傾向を卓越しており、試験地全体としては枯死木の現存量は増加傾向にある。以上のことから、30 年近く前に発生したと考えられる松枯れという攪乱は、アカマツの枯死木を大量に発生させ、その後のアカマツの枯死木が分解される際に枯死木呼吸として CO_2 を放出させ、数十年に渡って森林の NEP を減じたのではないかと想像された。また、松枯れから 30 年近くたった現在は、松枯れ以降に成長したアカマツ以外の樹種による枯死木の現存量の増加がアカマツの枯死木の減少を卓越し、枯死木現存量が増加を始めた段階にあると考えられた。北米における報告では、攪乱によって生じた枯死木の現存量の減少から、新たに成立した樹木の枯死木による現存量の増加に移行する時期は、攪乱から約 60 年から 120 年後であると報告され (Spies et al., 1988; Sturtevant et al., 1997; Spetich et al., 1999)、本試験地における結果よりもだいぶ長い時間をかけて移行していることがわかる。森林のタイプや気候の違いなどにより直接比較することはむずかしいが、枯死木の大きさや、枯死木の分解に影響する環境要因の違いが移行にかかる年数を変化させていると思われ、本試験地のように森林の現存量が比較的小さく、温度と水分条件が分解に適した環境であれば、攪乱により影響が及ぼされる期間が 30 年と短くなるのではないかと想像された。いずれにしても、攪乱の影響は数十年から 100 年以上の長期に渡って維持されることが示され、枯死木の炭素収支の変化は、森林の炭素循環に長期的に影響を及ぼす

ことが示唆された。

枯死木の現存量は、攪乱の強度によって大きく変化する (Fahey, 1983; Sprugel, 1985)。2000 年から 2004 年の枯死木発生量調査から、2004 年の枯死木、特に倒伏木の発生量が他の年に比べて約 30 倍も増加した。これは、2004 年は台風の上陸数が多く、風雨の強い日が多かったために、枯死木の発生量が増加したと考えられた。2004 年の攪乱の強度は、松枯れと比較して、強度が小さいと考えられたが、発生量を 30 倍も変化させたということは、枯死木の炭素収支を大きく変化させる可能性を示していると考えられた。以上のことから、枯死木の炭素収支は松枯れといった比較的強度の強い攪乱による数十年単位での影響と、台風などのような強度の弱い攪乱による年変動的な影響があると考えられた。攪乱の強度は、イベントの内容などにより連続的に変化すると考えられるので、両者の攪乱を分離することは難しいだろう。枯死木の発生メカニズムは攪乱によって偶発的な要素が強いため、その解明のためには、大面積を対象とした毎木調査、枯死判別調査を行うことが必要であると思われる。そのために割かなければならない労力は膨大なものであると考えられるが、その他の簡便な方法の模索も含め、枯死木発生量のメカニズムの解明に取り組むことは、森林全体の炭素収支を定量評価するためには不可欠であると考えられた。

枯死木の分解量を定量化した研究は多く存在し、これらのほとんどが重量減少量による評価であった (Harmon *et al.* 1986)。枯死木の重量減少は、枯死木が微生物などの分解者によって無機化され CO_2 として大気中に炭素が放出される過程や (respiration)、枯死木の組織が分解者や気候要因などの影響により細片化する過程 (fragmentation)、枯死木に含まれる炭素が水分などによって溶脱する過程 (leaching) などのいくつかの過程の積算値を示している (Harmon *et al.* 1986, Mackensen and Bauhus, 1999)。このように、枯死木の分解過程は機構の異なるいくつかの過程により構成されているので、重量減少量の定量化のみでは枯死木の分解過程を詳細に理解することはできず、枯死木の分解過程をモデリングする場合などには、それぞれの過程を別にとりあげて検討しなければならない。本研究においては、枯死木の分解過程として枯死木が無機化される過程のみを対象とし、枯死木の呼吸量と環境要因や基質特性との関係の検討を行った。枯死木呼吸のみに着目した研究は他にもいくつか存在し、本研究と同様に環境要因や基質特性との関係を検

討しているが、その蓄積は十分であるとは言い難い。枯死木に限らず、土壌有機物や落葉落枝といった枯死有機物の分解過程は、光合成の機構の解明に比べて、後れをとっている。光合成が、同一の生化学反応を基本としていることに比べ、分解過程においては、その主なる執行者が様々な種類の微生物や土壌動物であることにより、機構の解明へのハードルは高いと想像できる。しかし、分解過程は、同化された炭素が異化される過程であり、光合成と同等の影響を森林の炭素循環に及ぼす過程であるため (Landsberg and Gower, 1997)、枯死有機物の分解過程は今後、その機構の解明を進めていくべき分野として捉えることが重要であると考えられた。

要約

1 章では、森林生態系の炭素循環の概要を述べ、森林の炭素固定量を決定する際に必要とされるパラメータの 1 つである枯死有機物からの分解呼吸量を定量化する必要性について述べた。そして、枯死有機物からの分解呼吸量を定量化するためには、土壌有機物や落葉落枝、枯死木といった各要素からの分解呼吸量を定量化する必要があるが、そのうちの枯死木については、分布の非一様性や分解呼吸量の測定の高難さから、土壌有機物や落葉落枝に比べて分解プロセスの定量化が立ち遅れている現状について述べた。以上のことを踏まえて、この研究における目的を枯死木の炭素収支の定量化とモデルの構築とし、研究の流れを説明した。

2 章では、本研究を行った山城試験地の概要を述べた。山城試験地を含む周辺は、明治期までは高い人為的影響とせき悪な土壌条件のために長期間にわたってはげ山化していたが、明治以降に治山工事が行われ、その後アカマツの優占する森林となったと考えられている。しかし、現在は生存木としてのアカマツは少なく、コナラやソヨゴの優占する広葉樹二次林となっており、倒伏や立ち枯れの状態のアカマツの枯死木が多く存在していることを述べた。

3 章では、枯死木の現存量と発生量の定量化を試みた。1.7ha の試験地において、直径 3cm 以上の枯死木の現存量調査を行い、枯死木現存量の定量評価を行った。また、1.7ha の試験地の毎木調査の結果をもとに、1994 年から 2004 年の 5 期間において樹木の枯死を判別し、枯死木の発生量とその年変動を定量評価した。枯死木現存量は 9.30 tC ha^{-1} であった。枯死木現存量にアカマツの枯死木が占める割合は 73% と高く、また腐朽度の高い枯死木にアカマツの枯死木が占める割合が高かったことなどから、過去に生存木として多く存在したアカマツは数十年前に枯死し分解されることにより、現在まで森林の炭素循環に影響を与えてきたと考えられた。枯死木の発生量は、 $0.61 \text{ tC ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ であった。枯死木発生量は落葉落枝の発生量に比べて大きな年変動を示した。また、倒伏木の年変動は立枯木の年変動に比べて大きく、最大値と最小値の間に約 30 倍の開きがあった。台風の上陸数が多かった 2004

年に倒伏木の発生量が多く発生していることから、枯死木、特に倒伏木の発生には攪乱の影響が大きいことが伺え、枯死木の発生量の定量化には長期的な観測が必要になることが考えられた。

4章では、様々な枯死木からの呼吸量やその時系列変化を推定するために、環境要因や枯死木の基質特性を組み込んだ呼吸量推定モデルを作成した。様々な環境要因や基質特性を持つ枯死木サンプルを作成し、呼吸量を測定した。環境要因として温度と含水率を、基質特性として直径と材密度を用い、各要因と枯死木呼吸との関係に既存の関係式を組み込み、呼吸量推定モデルを作成した。このモデルは、呼吸量の変動の53%を説明し、また単一の枯死木呼吸量の連続観測から得られた呼吸量の時系列変化も再現することが可能であった。

5章では、枯死木の環境要因の森林内での空間分布特性を調べた。枯死木は森林内の空間の水平方向、鉛直方向に様々な分布する。特に、立枯木や倒伏木では、存在高さの違いや林床面との接触程度が異なり、温度や含水率の時系列変動特性が異なると考えられた。そこで、立枯木と倒伏木の温度と含水率を連続測定し、それらの関係を検討した。温度、含水率ともに、立枯木と倒伏木の温度、含水率ともにその関係は線形的であり、立枯木の温度は倒伏木に比べて平均で約1.7℃高く、含水率は1/5と、特に含水率に大きな差が見られた。環境要因の空間分布が枯死木の長期的な分解速度に与える影響を評価するために、角材を様々な場所や高さに設置し、分解実験を行った。その結果から、枯死木の長期的な分解速度は空間分布を示し、その分布には含水率の空間分布による影響が大きかったことが示された。枯死木の空間分布に応じた環境要因の空間分布の変動は、特に含水率に大きいことが示され、環境要因の空間分布を把握し、枯死木呼吸量推定に組み込むべきであると考えられた。

6章では、枯死木の炭素収支を、生存木、立枯木、倒伏木の各コンパートメントと、コンパートメント間での炭素のフローで示されるコンパートメントモデルを構築することで、定量評価を試みた。このモデルのパラメータの決定には、3章で求められた枯死木の現存量と発生量や、4章で得られた枯死木呼吸量の推定モデル、

5 章で得られた枯死木の環境要因の空間分布を用いて得られた枯死木分解量を用いた。また、過去の優占種であったアカマツとそれ以外の樹種について別のコンパートメントにすることにより、現在、過去の優占種における枯死木の炭素収支の定量評価を行った。枯死木分解量は、本研究では枯死木呼吸量を意味するが $0.50\text{tC ha}^{-1}\text{yr}^{-1}$ であり、従属栄養呼吸全体の 12 から 19% を占めると推定された。また、枯死木の炭素収支には、立枯木や倒伏木といった枯死木の空間分布によって枯死木の発生や分解のパターンが異なることから、立枯木と倒伏木を分けて評価する必要があると考えられた。また、本研究を行った広葉樹二次林の枯死木の炭素収支には、約 30 年前に発生した松枯れという攪乱の影響が現在も見られたが、松枯れ以後に成長した樹木の枯死が増加しており、現在は松枯れによって生じた枯死木の炭素収支を卓越する段階にあると考えられた。

7 章では、総合考察を行った。森林生態系の炭素循環における枯死木呼吸の寄与として、枯死木呼吸量が従属栄養呼吸全体の 12 から 19% を占めるという結果が得られたことから、枯死木呼吸は森林の従属栄養呼吸の推定において量的に組み込むべき要素であることを示すことができた。広葉樹二次林における枯死木の炭素収支を定量評価した結果から、枯死木の炭素収支の変動には、松枯れといった比較的強度の高い攪乱による数十年単位での影響と、台風などの強度の低い攪乱による年変動的な影響があると考えられ、枯死木の炭素収支を定量評価する場合には、枯死木の発生メカニズムの定量評価が重要となることが考えられた。枯死木の分解過程は複数の過程によって構成されているため、その機構は複雑であると考えられるが、森林の炭素循環への寄与を評価するためには、機構の解明やモデル化を進めていくべきであると考えられた。

引用文献

- Agee J. K. and Huff M. H. (1987) Fuel succession in a western hemlock Douglas-fir forest. *Canadian Journal of Forest Research* 17: 697-704.
- Ando T., Chiba K., Nishimura T. and Tanimoto T. (1977) Temperate fir and hemlock forests in Shikoku. *JIBP Synthesis* vol. 16: 213-245.
- 浅野猪久夫 (1982) 木材の事典. 朝倉書店.
- Berg B. and McClaugherty C. (2003) Plant litter: decomposition, humus formation, carbon sequestration. Springer-Verlag, Heidelberg, Berlin.
- Bond-Lamberty B., Wang C. and Gower S. T. (2003) Annual carbon flux from woody debris for a boreal black spruce fire chronosequence. *Journal of Geophysical Research* 108 D3: 8220.
- Busse M. D. (1994) Downed bole-wood decomposition in lodgepole pine forests of central Oregon. *Soil Science Society of American Journal* 58: 221-227.
- Chambers J. Q., Higuchi, N., Schimel J. P., Ferreira L. V. and Melack J. M. (2000) Decomposition and carbon cycling of dead trees in tropical forests of the central Amazon. *Oecologia* 122: 380-388.
- Chambers J. Q., Schimel J. P. and Nobre A. D. (2001) Respiration from coarse wood litter in central Amazon forests. *Biogeochemistry* 52: 115-131.
- Chambers J. Q., Tribuzy E. S., Toledo L. C., Crispim B. F., Higuchi N., Santos J. D., Araújo A., Kruijt B., Nobre A. D., Trumbore S. E. (2004) Respiration from a tropical forest ecosystem: partitioning of sources and low carbon use efficiency. *Ecological Applications* 14 (4) : S72-S88.
- Currie W.S. and Nadelhoffer K. J. (2002) The Imprint of Land-use History: Patterns of Carbon and Nitrogen in Downed Woody Debris at the Harvard Forest. *Ecosystems* 5: 446-460.
- Curtis P. S., Hanson P. J., Bolstad P., Barford C., Randolph J. C., Schmid H. P. and Wilson K. B. (2002) Biometric and eddy-covariance based estimates of annual carbon storage in five eastern North American deciduous forests.

- Agricultural and Forest Meteorology 113: 3-19.
- Dannoura M., Kominami Y., Suzuki M., Miyama T., Goto Y., Tamai K., and Kanazawa Y. (2003) Measurement of root respiration according to root thickness-observation in Yamashiro Experimental Forest (5). Proceedings of International Workshop on Flux Observation and Research in Asia 167-168.
- 檀浦正子・鈴木麻友美・上村真由子・金澤洋一・小南裕志・深山貴文・玉井幸治・後藤義明 (2004) 直径の違いを考慮した根呼吸量の推定. 第 155 回 日本林学会大会学術講演集 pp510.
- Drewitt G. B., Black T. A., Nesic Z., Humphreys E. R., Jork E. M., Swanson R., Ethier G. J., Griffis T. and Morgenstern K. (2002) Measuring forest floor CO₂ fluxes in a Douglas-fir forest. Agricultural and Forerst Meteorology 110: 299-317.
- Erickson H. E., Edmonds R. L. and Peterson C. E. (1985) Decomposition of logging residues in Douglas-fir, western hemlock, Pacific silver fir, and ponderosa pine ecosystems. Canadian Journal of Forest Research 15: 914-921.
- Fahey T. J. (1983) Nutrient dynamics of aboveground detritus in lodgepole pine (*Pinus contorta* ssp. *Latifolia*) ecosystems, southeastern Wyoming. Ecological Monograph 53: 51-72.
- Fan S., Gloor M., Mahlman J., Pacala S., Sarmiento J., Takahashi T. and Tans P. (1998) A large terrestrial carbon sink in North America implied by atmospheric and oceanic carbon dioxide data and models. Science 282: 442-446.
- Field C. B. and Kaduk K. (2004) The carbon balance of an old-growth forest: Building across approaches. Ecosystems 7: 525-533.
- Fogel R. and Cromack K. Jr. (1977) Effect of habitat and substrate quality on Douglas fir litter decomposition in western Oregon. Canadian Journal of Botany 55: 1632-1640.
- 後藤義明・小南裕志・深山貴文・玉井幸治・金澤洋一 (2003) 京都府南部地方に

おける広葉樹二次林の地上部現存量及び純生産量. 森林総合研究所研究報告 387: 115-147.

Gower S. T. (2003) Patterns and mechanisms of the forest carbon cycle. *Annual Review of Environmental Resources* 28: 169-204.

Grier C. C. and Logan R. S. (1977) Old-growth *Pseudotsuga menziesii* communities of a western Oregon watershed: biomass distribution and production budgets. *Ecological Monographs* 47: 373-400.

Harmon M. E. and Cromack K. Jr. (1987) Coarse woody debris in mixed-conifer forests, Sequoia National Park, California. *Canadian Journal of Forest Research* 17: 1265-1272.

Harmon M. E., Franklin J. F., Swanson F. J., Sollins P., Gregory S. V., Lattin J. D., Anderson N. H., Cline S. P., Aumen N. G., Sedell J. R., Lienkaemper G. W., Cromack K. Jr. and Cummins K. W. (1986) Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecological Research* 15: 133-302.

Haynes B. E. and Gower S. T. (1995) Belowground carbon allocation in unfertilized and fertilized red pine plantations in northern Wisconsin. *Tree Physiology* 15: 317-325.

IPCC (2000) Special report on Land use, land-use change, and forestry. Cambridge University Press, UK.

Irvine J. and Law B. E. (2002) Contrasting soil respiration in young and old-growth ponderosa pine forests. *Global Change Biology* 8: 1183-1194.

Janisch J. E. and Harmon M. E. (2002) Successional changes in live and dead wood carbon stores: implications for net ecosystem productivity. *Tree Physiology* 22: 77-89.

Jenkinson D. S. (1990) The turnover of organic carbon and nitrogen in soil. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B. Biological Science* 329: 361-368.

河原輝彦 (1985) 森林生態系における炭素の循環—リターフォール量とその分解速度を中心として—. 林業試験場研究報告 334: 21-52.

- 吉良竜夫 (1976) 陸上生態系. 生態学講座 2. 共立出版.
- Kira T., Kirita H., Ogawa H., Hozumi K. and Yoda K. (1973) Comparative study of carbon cycling in moist tropical and warm temperate forests. In "Planned Utilization of the Lowland Tropical Forests (Proceedings, Pacific Science Association Pre-Congress Conference at Cipayung, Bogor, Indonesia, 1971" (ed. S. Partoatmodjo) pp214-230. Standing Committee on Pacific Botany, Pacific Science Association, Bogor.
- Kirschbaum M. U. F. (1995) The temperature dependence of soil organic matter decomposition, and the effect of global warming on soil organic C storage. *Soil Biology and Biochemistry* 27: 753-760.
- Kirschbaum M. U. F., Paul K. I. (2002) Modelling C and N dynamics in forest soils with a modified version of the CENTURY model. *Soil Biology and Biochemistry* 34: 341-354.
- Kominami Y., Miyama T., Tamai K., Nibuhiro T. and Goto Y. (2003) Characteristics of CO₂ flux over a forest on complex topography. *Tellus* 55B: 313-321.
- 近藤純正 (2000) 地表面に近い大気の科学. 東京大学出版会.
- Laiho R. and Prescott C. E. (2004) Decay and nutrient dynamics of coarse woody debris in northern coniferous forests: a synthesis. *Canadian Journal of Forest Research* 34: 763-777.
- Landsberg J. J. and Gower S. T. (1997) Applications of physiological ecology to forest management. Academic Press, San Diego, CA.
- Lambert R. C., Lang G. E. and Reiners W. A. (1980) Loss of mass and chemical change in decaying boles of a subalpine balsam fir forest. *Ecology* 61: 1460-1473.
- Liang N., Inoue G. and Fujinuma Y. (2003) A multichannel automated chamber system for continuous measurement of forest soil CO₂ efflux. *Tree Physiology* 23: 825-832.
- Liang N., Nakadai T., Hirano T., Qu Laiye., Koike T., Fujinuma Y. and Inoue G. (2004) In situ comparison of four approaches to estimating soil CO₂

- efflux in a noethern larch (*Larix kaempferi* Sarg.) forest. Agricultural and Forest Meteorology 123: 97-117.
- Lloyd J. and Taylor J. A. (1994) On the temperature dependence of soil respiration. Functional Ecology 8: 315-323.
- Mackensen J. and Buhus J. (1999) The decay of coarse woody debris. National Carbon Accounting System, Technical Report No.6, Australian Greenhouse Office, Commonwealth of Australia, Canberra.
- Marra J. L. and Edmonds R. L. (1994) Coarse woody debris and forest floor respiration in an old-growth coniferous forest on the Olympic Peninsula, Washington, USA. Canadian Journal of Forest Research 24: 1811-1817.
- Marra J. L. and Edmonds R. L. (1996) Coarse woody debris and soil respiration in a clearcut on the Olympic Peninsula, Washington, U.S.A. Canadian Journal of Forest Research 26: 1337-1345.
- Means J. E., Cromack K. Jr. and MacMillan P. C. (1985) Comparison of decomposition models using wood density of Douglas-fir logs. Canadian Journal of Forest Research 15: 1092-1098.
- Mielnick P. C. and Dugas W. A. (2000) Soil CO₂ flux in a tallgrass prairie. Soil Biology and Biochemistry 32: 221-228.
- Miyama T., Kominami Y., Tamai K., Nobuhiro T. and Goto Y. (2003) Automated foliage chamber method for long-term measurement of CO₂ flux in the uppermost canopy. Tellus 55B: 322-330.
- Nay S. M., Mattson K. G. and Bormann B. T. (1994) Biases of chamber methods for measuring soil CO₂ efflux demonstrated with a laboratory apparatus. Ecology 75: 2460-2463.
- Nobuhiro T., Tamai K., Kominami Y., Miyama T., Goto Y., and Kanazawa Y. (2003) Development of the IRGA enclosed-chamber system for soil CO₂ efflux measurement and its application to a spatial variation measurement. Journal of Forest Research 8: 297-301.
- 岡本憲和・渡辺政俊・中井勇・古野東洲 (1990) 上賀茂試験地におけるマツ枯れについて－発生から 1988 年までの被害の経緯－. 京都大学農学部演習林

集報 20: 26-43.

- Olson J. S. (1963) Energy storage and the balance of procedures and decomposers in ecological systems. *Ecology* 44: 322-331.
- Raymond Hunt Jr E., Lavigne M. B. and Franklin S. E. (1999) Factors controlling the decline of net primary production with stand age for balsam fir in Newfoundland assessed using an ecosystem simulation model. *Ecological Modeling* 122: 15-164.
- Rayner A. D. M. and Boddy L. (1988) Fungal decomposition of wood: Its biology and Ecology. John Wiley and Sons. New York.
- Ross D. J. and Tate K. R. (1993) Microbial C and N, and respiratory activity, in litter and soil of southern beech (*Nothofagus*) forest: distribution and properties. *Soil Biology and Biochemistry* 25: 477-483.
- Ryan M. G. Gower S. T., Hubbard R. M., Waring R. H., Gholz H. L., Cropper W. P. Jr., and Running S. W. (1995) Woody tissue maintenance respiration of four conifers in contrasting climates. *Oecologia* 101: 133-140.
- Shulze E. D., Lloyd J., Kelliher F. M., Wirth C., Rebmann C., Luhker B., Mund M., Knohl A., Milyukova I. M., Schulze W., Ziegler W., Varlagin A. B., Sogachev A. F., Valentini R., Dore S., Grigoriev S. Kole O., Panfyorov M. I., Tchebakova N. and Vygodskaya N. N. (1999) Productivity of forests in the Eurosiberian boreal region and their potential to act as a carbon sink - a synthesis. *Global Change Biology* 5: 703-722.
- Sippola A-L., Siitonen J. and Kallio R. (1998) Amount and quality of coarse woody debris in natural and managed coniferous forests near the timberline in Finnish Lapland. *Scandinavian Journal of Forest Research* 13: 204-214.
- Sollins P. (1982) Input and decay of coarse woody debris in coniferous stands in western Oregon and Washington. *Canadian Journal of Forest Research* 12: 18-28.
- Spies T. A., Franklin J. F. and Thomas T. B. (1988) Coarse woody debris in Douglas-fir forests of western Oregon and Washington. *Ecology* 69: 1689-

1702.

- Spetich M. A., Shifley S. R. and Parker G. R. (1999) Regional distribution and dynamics of coarse woody debris in Midwestern old-growth forests. *Forest science* 45: 302-313.
- Sprugel D. G. (1985) Changes in biomass components through stand development in wave-regenerated balsam fir forest. *Canadian Journal of Forest Research* 15: 269-278.
- Sturtevant B. R., Bissonette J. A., Long J. N. and Roberts D. W. (1997) Coarse woody debris as a function of age, stand structure, and disturbance in boreal Newfoundland. *Ecological Applications* 7: 702-712.
- Tamai K., Miyama T., Kominami Y. and Goto Y. (2005) Temporal fluctuations in the CO₂ efflux on a forest floor - The case of extremely immature forest soil-. *Journal of Agricultural Meteorology* (in Press) .
- 玉井幸治・小南裕志・深山貴文・後藤義明 (投稿中) 山地小流域における多点通年観測に基づいた土壌呼吸量と地温, 土壌含水率の関係ー京都府南部における風化カコウ岩地域の場合ー.
- Tyrrell L. E. and Crow T. R. (1994) Dynamics of dead wood in old-growth hemlock-hardwood forests of northern Wisconsin and northern Michigan. *Canadian Journal of Forest Research* 24: 1672-1683.
- Valentini R., Matteucci G., Dolman A. J., Schulze E. D., Rebmann C., Moors E. J., Granier A., Gross P., Jensen N. O., Pilegaard K., Lindroth A., Grelle A., Bernhofer C., Grünwald T., Aubinet M., Ceulemans R., Kowalski A. S., Vesala T., Rannik Ü., Berbigier P., Loustau D., Guðmundsson J., Thorgeirsson H., Ibrom A., Morgenstern K., Clement R., Moncrieff J., Montagnani L., Minerbi S. and Jarvis P. G. (2000) Respiration as the main determinant of carbon balance in European forests. *Nature* 404: 861-865.
- Wang C., Bond-Lamberty B. and Gower S. T. (2002) Environmental controls on carbon dioxide flux from black spruce coarse woody debris. *Oecologia* 132: 374-381.

- Wang Y. P. and Polglase P. J. (1995) Carbon balance in the tundra, boreal forest and humid tropical forest during climate change: Scaling up from leaf physiology and soil carbon dynamics. *Plant Cell and Environment* 18: 1226-1244.
- Whittaker R. H. and Likens G. E. (1975) The Biosphere and Man. *In* Primary production of the biosphere. 305-328, Springer.
- Yatskov M. Haemon M. E. and Krakina D. N. (2003) A chronosequence of wood decomposition in the boreal forests of Russia. *Canadian Journal of Forest Research* 33: 1211-1226.
- Yoneda T. (1975) Studies on the rate of decay of wood litter on the forest floor II. Dry weight loss and CO₂ evolution of decaying wood. *Japanese Journal of Ecology* 25: 132-140.
- Yoneda T. (1980) Studies on the rate of decay of wood litter on the forest floor III. Effect of moisture content on CO₂ evolution from decaying wood. *Japanese Journal of Ecology* 30: 55-62.
- Yoneda T. (1982) Studies on the rate of decay of wood litter on the forest floor IV. Turnover of live and dead woody organs in forest ecosystems-An assessment based on the changes in the frequency distribution of their diameter. *Japanese Journal of Ecology* 32: 333-346.
- 米田健 (1986) 森林における枯死材の分解 *日本生態学会誌* 36: 117-129.
- Yoneda T., Yoda K. and Kira T. (1977) Accumulation and decomposition of big wood litter in Pasoh Forest, West Malaysia. *Japanese Journal of Ecology* 27: 53-60.
- Yoneda T. and Kirita H. (1978) Fall rate, accumulation and decomposition of wood litter. "Biological Production in a Warm-Temperate Evergreen Oak Forest of Japan ; JIBP Synthesis vol. 18: 258-272.
- Yoneda T., Yoda K. and Kira T. (1977) Accumulation and decomposition of big wood litter in Pasoh forest, west Malaysia. *Japanese Journal of Ecology* 27: 53-60.

謝辞

本研究を行うにあたり、多くの方々にご指導を頂きました。

神戸大学大学院自然科学研究科の金澤洋一教授には、研究室配属以来、多くのご指導と貴重なご意見を賜りました。同じく石井弘明助手には、研究を進め本論文をまとめるにあたり適切なご指導を頂戴し、枯死木研究の本場である北米へ連れて行って頂きました。森林総合研究所の小南裕志氏には、著者が博士課程に進学以来、本研究の構想からデータの解析、論文執筆に至るまで懇切なるご指導を頂き、大変多くのことを学ばせていただきました。同じく後藤義明氏、玉井幸治氏、深山貴文氏、金子真司氏、古澤仁美氏、千葉幸弘氏、近口貞介氏、植山真司氏には、山城試験地や、森林総合研究所における著者の研究活動において有用なご助言や協力を頂き、またあたたかく見守って下さいました。農学部生物環境制御学科の阿江教治教授、理学部生物学科の角野康郎教授、農学部植物資源学科の中西テツ教授には本論文の審査の過程で貴重なご意見を頂きました。また、日本森林技術協会からは学術奨励金を頂きました。ここに深く感謝いたします。

森林資源学研究室の檀浦正子さんとは、学内だけにとどまらず様々な時間を共有でき、研究やその他多くのことを学ばせて頂き、またいろんな場面で支えてもらいました。森林資源学研究室のメンバーのBudi Adiさん、Maleque Md. Abdulさん、木村仁さん、包俊生さん、佐々木泰三さん、新格日勸さん、森陽一郎さん、岩崎絢子さん、角谷友子さん、吉村謙一さん、Ika Heriansyahさん、竹田史代さん、斎藤悦子さん、新見晶代さん、鈴木大智さん、浜田昇吾さんには、著者の調査の手伝いや、研究の合間の息抜き、その他諸々の仕事を快く引き受けて頂きました。また、森林資源学研究室を卒業された櫻井知さん、嶋田敬子さん、田中真紀子さん、延廣竜彦さん、真下慶子さん、日野修吾さん、藤崎泰治さん、鈴木麻友美さん、大森丈司さん、岡林真由さん、中山絵理さん、相村英範さん、佐藤詩織さん、坂口朋未さん、喜多康夫さんとは多くの研究活動を共有することができました。またその他にも、研究を進めるにあたり多くの方々に助言を頂き、様々なことを学ばせて頂きました。ここに深く感謝いたします。

そして最後に、このように研究活動が続けることができたのは、父と母と弟の理解と協力があつたからこそです。ほんとうにどうもありがとうございました。