

Environment Research and Technology Development Fund

## 環境研究総合推進費 終了研究成果報告書

アジアの森林土壌有機炭素放出の温暖化影響と  
フィードバック効果に関する包括的研究  
(2-1705)

平成29年度～令和元年度

A Comprehensive Study on Response and Feedback of Asian Forest Soil Carbon Flux to Global  
Warming

〈研究代表機関〉

国立研究開発法人国立環境研究所

〈研究分担機関〉

北海道大学

国立研究開発法人日本原子力研究開発機構

国立研究開発法人国際農林水産業研究センター

〈研究協力機関〉

弘前大学

宮崎大学

マレーシア森林研究所

中国科学院シーサンバンナ熱帯植物園

国立台湾大学

令和2年5月

## 目次

I. 成果の概要	1
1. はじめに（研究背景等）	
2. 研究開発目的	
3. 研究開発の方法	
4. 結果及び考察	
5. 本研究により得られた主な成果	
6. 研究成果の主な発表状況	
7. 研究者略歴	
II. 成果の詳細	
II-1 温暖化操作実験による土壌有機炭素放出の温暖化影響及びフィードバック効果の定量評価 （国立研究開発法人国立環境研究所）	15
要旨	
1. はじめに	
2. 研究開発目的	
3. 研究開発方法	
4. 結果及び考察	
5. 本研究により得られた成果	
6. 国際共同研究等の状況	
7. 研究成果の発表状況	
8. 引用文献	
II-2 土壌呼吸に及ぼす気候変動および攪乱の影響の検出 （北海道大学）	40
要旨	
1. はじめに	
2. 研究開発目的	
3. 研究開発方法	
4. 結果及び考察	
5. 本研究により得られた成果	
6. 国際共同研究等の状況	
7. 研究成果の発表状況	
8. 引用文献	
II-3 環境DNA法を用いた温暖化前後の土壌微生物相評価 （国立研究開発法人国際農林水産業研究センター）	59
要旨	
1. はじめに	
2. 研究開発目的	

3. 研究開発方法
4. 結果及び考察
5. 本研究により得られた成果
6. 国際共同研究等の状況
7. 研究成果の発表状況
8. 引用文献

II-4 放射性炭素 ( $^{14}\text{C}$ ) を用いた各森林生態系における有機炭素の蓄積及び分解のタイムスケールの評価	. . . . . 77
---	--------------

(国立研究開発法人日本原子力研究開発機構)

#### 要旨

1. はじめに
2. 研究開発目的
3. 研究開発方法
4. 結果及び考察
5. 本研究により得られた成果
6. 国際共同研究等の状況
7. 研究成果の発表状況
8. 引用文献

III. 英文Abstract	. . . . . 101
-----------------	---------------

参考資料：本研究で得られた観測値をモデルによる広域推定に活用するために	. . . . . 102
-------------------------------------	---------------

## I. 成果の概要

課題名 2-1705 アジアの森林土壌有機炭素放出の温暖化影響とフィードバック効果に関する包括的研究

課題代表者名 梁 乃申 (国立研究開発法人国立環境研究所 地球環境研究センター 炭素循環研究室 室長)

研究実施期間 平成29～令和元年度

研究経費 (累計額) 138,535千円

(平成29年度：46,961千円、平成30年度：44,613千円、令和元年度：46,961千円)

本研究のキーワード 地球温暖化、チャンパー、森林、アジアモンスーン地域、土壌有機炭素、土壌放射性炭素 ( $^{14}\text{C}$ )、土壌微生物、環境DNA法、土壌呼吸、温暖化操作実験

### 研究体制

- (1) 温暖化操作実験による土壌有機炭素放出の温暖化影響及びフィードバック効果の定量評価 (国立研究開発法人国立環境研究所)
- (2) 土壌呼吸に及ぼす気候変動および攪乱の影響の検出 (国立大学法人北海道大学)
- (3) 環境DNA法を用いた温暖化前後の土壌微生物相評価 (国立研究開発法人国際農林水産業研究センター)
- (4) 放射性炭素 ( $^{14}\text{C}$ ) を用いた各森林生態系における有機炭素の蓄積及び分解のタイムスケールの評価 (国立研究開発法人日本原子力研究開発機構)

### 研究協力機関

国立大学法人弘前大学

国立大学法人宮崎大学

マレーシア森林研究所

中国科学院シーサンバンナ熱帯植物園

国立台湾大学

### 1. はじめに (研究背景等)

土壌からのCO<sub>2</sub>放出量は、全球で年間約3,600億トン(2008年)と推定されており、そのうち土壌有機炭素の分解に由来するもの(微生物呼吸)は約7割を占める。この微生物呼吸の量は、人為起源の放出量の約10倍に相当するものである。そのため、温暖化によってわずかでも温度が上昇すれば、有機炭素の分解速度が顕著に増加し、地球温暖化に拍車をかける悪循環が懸念されている。欧米の研究では、1℃当たりの温暖化によって土壌の有機炭素分解が増進する割合(温暖化効果)は、数年で減少すると報告されている。しかし、本研究課題代表者らはこれまで観測例が絶対的に不足していた、湿潤なアジアモンスーン域におけるいくつかの森林生態系では、温暖化効果が長期継続することを近年明らかにしている。また、温暖化効果が長期維持する場合も、その逆の場合においても、その理由については不明な点が多く、陸域生態系炭素循環の将来予測には大きな不確実性が存在する。そのため、温暖化に対する土壌有機炭素分解の長期応答メカニズムを明らかにすることは、炭素循環の将来予測の精緻化に大きく貢献するものである。そのメカニズム解明のためには、長期的な温暖化が土壌微生物の種組成やバイオマスに与える影響を把握するための微生物学的アプローチ、温暖化によって分解が促進される有機炭素の性質を理解するための土壌化学的アプローチが必要となってくる。

## 2. 研究開発目的

本研究は、北海道の最北端から本州・九州・台湾・中国及びマレーシアまでの広域トランセクトに沿った代表的な森林において、今までの研究活動で展開してきた観測サイトを利用して、長期的な温暖化の影響を、統一的な手法を用いて、高精度に定量評価することを目的とする。加えて放射性炭素 ( $^{14}\text{C}$ ) 同位体比や微生物群集構造の分析により、温暖化影響のメカニズムやそのサイト間差の理由を解明する。

パリ協定において、日本は温室効果ガスの排出量を2030年までに26%削減することを約束し、そのうち森林整備等による $\text{CO}_2$ 吸収促進を2.6%見込んでいる。しかし、主要な $\text{CO}_2$ 排出要素である土壌の有機炭素分解が温暖化によって継続的に促進される場合、吸収源の予測を下方修正する必要がある。世界共通の長期目標として $1.5\sim 2^\circ\text{C}$ 以下の温度上昇を達成する必要性に迫られている中で、本研究の研究成果は将来予測の精度向上とそれに伴う対応方針の修正を行う上で重要な貢献が期待できる。

## 3. 研究開発の方法

### (1) 温暖化操作実験による土壌有機炭素放出の温暖化影響及びフィードバック効果の定量評価

国内外の温暖化操作実験サイトにおける既存の観測システムを維持、もしくは発展させて、連続的かつ5~10秒間隔の高解像度の観測データを得た。すべての観測サイトにおいて、国立環境研究所が開発した、大型(縦90×横90×高さ50 cm)マルチ自動開閉チャンバーシステムおよび赤外線ヒーターによる土壌昇温システムを用いて観測を行った。システムは15個のチャンバーとコントロールボックスからなる。コントロールボックスは、 $\text{CO}_2$ 分析計(LI820, Licor, Lincoln, NE, USA)、データロガー(CR1000; Campbell Scientific, Logan, UT, USA)、電磁弁マニホールド、真空ポンプから構成されている。各チャンバーの蓋には圧縮空気伸縮するシリンダが取り付けられており、測定する際には蓋が自動で閉まるようにコントロール基盤によって制御される。密閉されたチャンバー内の $\text{CO}_2$ 濃度の変化は、データロガーに記録される。各チャンバーについて、5~10秒間隔で数分間(2.5~4分)チャンバー密閉後の $\text{CO}_2$ 濃度の増加速度を記録し、土壌呼吸速度の算出に用いた。根の呼吸の影響を排除した微生物呼吸速度を評価するチャンバーについては、チャンバーの外周土壌を深さ40 cmまでチェーンソーで切断し(根切り)、切断面に塩ビ板を挿入することにより、外部からの根の侵入を防いだ。すべてのチャンバー内の地上25 cmの気温と地下5 cmの地温を、熱電対温度計を用いて計測した。一部のチャンバーについて、土壌水分(CS615, Campbell Scientific, UT, USA)を測定した。一部の根切りしたチャンバー上1.6 mの位置に赤外線ヒーター(800 W)を取り付け、チャンバー内部地下5 cmの地温を約 $2.5^\circ\text{C}$ 上昇させた。赤外線ヒーターは転倒防止スイッチに連結させており、ヒーター転倒時には自動的に消灯するよう設定している。

土壌呼吸速度( $R_s$ )や微生物呼吸速度( $R_h$ )は、(1)式を用いて算出した。

$$R_s \text{ or } R_h = \frac{P_0 V}{R S (T + 273.15)} \text{slope}_{\text{CO}_2} \quad (1)$$

ここで、 $P_0$ は大気圧(kPa)、 $V$ はチャンバー体積( $\text{m}^3$ )、 $R$ は気体定数( $8.314 \text{ Pa m}^3 \text{ K}^{-1} \text{ mol}^{-1}$ )、 $S$ はチャンバー底面積( $\text{m}^2$ )、 $T$ はチャンバー内気温( $^\circ\text{C}$ )、 $\text{slope}_{\text{CO}_2}$ は測定時間内(2.5~4分)における $\text{CO}_2$ 上昇勾配である。すべてのサイト、チャンバーについて統一したプログラムで解析を行った。

観測サイトは、下記に示すとおり国内外を合わせて7サイトである。

- (a) 最北端針広混交林サイト(北海道天塩郡幌延町宇問寒別北海道大学天塩研究林内、35年生針広混交林、 $\text{N}44^\circ 55' 15''$ 、 $\text{E}142^\circ 1' 28''$ 、標高20 m、年平均気温は $5.5^\circ\text{C}$ 、年降水量1,115 mm)
- (b) 東北地方冷温帯落葉広葉樹林サイト(青森県西津軽郡西目屋村、約70年生ミズナラ林、 $40^\circ 32' \text{N}$ 、 $140^\circ 13' \text{E}$ 、標高245 m、年平均気温 $8.4^\circ\text{C}$ 、年降水量2,579 mm)
- (c) 関東地方カシ林サイト(茨城県つくば市国立環境研究所敷地内カシ林、 $\text{N}36^\circ 3' 5''$ 、 $\text{E}140^\circ 7' 17''$ 、標高23 m、年平均気温 $13.8^\circ\text{C}$ 、年降水量約1,283 mm)

- (d) 西日本常緑カシ林サイト（東広島市鏡山、常緑カシ林、N34° 24' 26"、E132° 43' 23"、標高320 m、年平均気温 13.5°C、年降水量約1,446 mm）
- (e) 九州地方コジイ林サイト（宮崎大学田野フィールド敷地内、約55年生コジイ林、N31° 51'、E131° 18'、標高130 m、年平均気温17.4°C、年降水量2,509 mm）
- (f) 中国亜熱帯亜高山帯天然針葉樹林サイト（中国科学院昆明植物研究所麗江高山植物園構内、天然針葉樹林、N27° 08' 23"、E100° 13' 48"、標高3,188 m、年平均気温9.1°C、年降水量は1,160 mm）
- (g) 中国亜熱帯亜高山帯天然常緑広葉樹林サイト（中国雲南省景東県哀牢山自然保護区内、中国科学院哀牢山亜熱帯森林長期モニタリングサイト、常緑広葉樹林、N24° 32'、E101° 01'、標高2,480 m、年平均気温11.0°C、年降水量1,980 mm）

## (2) 土壌呼吸に及ぼす気候変動および攪乱の影響の検出

国立環境研究所が開発・推進している世界最大規模のチャンバー観測ネットワークを利用して、北海道の最北端（北緯45°）から赤道付近のマレーシアまでの広域トランセクトに沿って、5つの森林生態系（国内3サイト・海外2サイト（図3.2.1））における土壌呼吸と微生物呼吸の長期連続測定を継続し、得られた観測結果に基づいて気候変動や攪乱が森林生態系の土壌炭素放出に与える影響を定量的に評価した。国内3サイト（天塩カラマツ林サイト・苫小牧カラマツ林跡地サイト・富士北麓カラマツ林サイト）では、土壌呼吸や微生物呼吸の経年変化に及ぼす環境要因の評価を行った。これら3サイトは、自然攪乱（苫小牧：2004年台風）と人為攪乱（天塩：2003年皆伐、富士北麓：2014～2015年間伐）を受けており、これらの攪乱後の植生回復過程における土壌呼吸や微生物呼吸の変化についても評価した。台湾亜熱帯スギ林サイト、およびマレーシア低地熱帯天然林サイトでは、土壌呼吸や微生物呼吸の季節・経年変化に及ぼす環境要因の影響を解析し、短期的な気候変動（エルニーニョなど）の影響評価を行った。



図3.2.1 観測サイト：(a)天塩カラマツ林、(b)苫小牧カラマツ林跡地、(c)富士北麓カラマツ林、(d)台湾亜熱帯スギ林、(e)マレーシア低地熱帯天然林。

すべての観測サイトにおいて、国立環境研究所が開発した、自動開閉・多点連続観測式のマルチチャンネルチャンバーを用いて観測を行った。チャンバーシステムは複数個のチャンバーとコントロールボックスからなる。コントロールボックスは、二酸化炭素濃度計（LI820, Licor, Lincoln, NE, USA）、データロガー（CR1000; Campbell Scientific, Logan, UT, USA）、電磁弁、ポンプから構成されている。各チャンバーの蓋には空気圧で伸縮するシリンダが取り付けられており、測定する際には蓋が自動

で閉まるようにデータロガーによってコントロールされており、密閉されたチャンバー内の二酸化炭素濃度の変化がデータロガーに記録される。根の呼吸の影響を排除した微生物呼吸速度を評価するチャンバーについては、チャンバーの外周土壌を深さ40 cmまでチェーンソーで切断し、切断面に塩ビ板を挿入することにより、外部からの根の侵入を防いだ。すべてのサイトについて、根切り処理から数年経過しており、根切断による初期の攪乱影響期間を経過している。

### (3) 環境DNA 法を用いた温暖化前後の土壌微生物相評価

土壌中の有機炭素は土壌微生物による分解過程を経てCO<sub>2</sub>として大気中に放出される。この現象は微生物呼吸と呼ばれ、人間活動に由来するCO<sub>2</sub>放出量の約9倍に相当する。温暖化に伴う微生物呼吸量の増加は地球規模の炭素収支に多大な影響を及ぼすため、気候変動が土壌有機物の分解に強く寄与する土壌微生物群集に及ぼす影響を明らかにすることは、気候変動の将来予測やその対策において重要となる。しかしながら、様々な培地を用いて土壌微生物を培養する「従来の培養法」を用いた微生物調査では、僅かな土壌中に数億個体が存在する土壌微生物の特性（量、種組成および活性等）や気候変動への応答を把握することは極めて困難である。

サブテーマ3では、温暖化操作実験のもと、微生物呼吸が長期に渡って測定されている国内外の8つの森林に設置された微生物呼吸モニタリングサイトを中心に、リアルタイム定量PCR法、メタゲノム解析、トランスクリプトーム解析などの遺伝解析を用いて、①土壌微生物量、②土壌微生物種組成、③土壌微生物活性、および④温暖化影響など、土壌微生物群集の特性と温暖化による影響を把握することで、温暖化に対して土壌微生物相がどのような応答を示し、結果として微生物呼吸がどう変動するのかといった、一連の微生物呼吸プロセスの解明を行うとともに、微生物呼吸の広域評価に資する指標の抽出を行った。

### (4) 放射性炭素 (<sup>14</sup>C) を用いた各森林生態系における有機炭素の蓄積及び分解のタイムスケールの評価

森林生態系における土壌有機炭素の微生物分解（微生物呼吸）は地球上の炭素循環を駆動する主要なプロセスである。温暖化による微生物呼吸の増大は、大気中のCO<sub>2</sub>濃度の増加を引き起こし、温暖化の進行をさらに加速させることが懸念されている。そのため、土壌有機炭素分解の温暖化応答メカニズムの解明が、地球規模での温暖化影響を定量的に評価・予測するために必要不可欠である。特にアジアモンスーン域においては、温暖化による微生物呼吸の促進効果（温暖化効果）が長期にわたって持続することが観測されてきていることから（サブテーマ1の結果）、その原因の究明が急務の課題となっている。

サブテーマ4では、チャンバー観測ネットワークサイトにおいて、リター層と土壌（深さ20 cmまで）を採取し、土壌有機炭素の蓄積量、蓄積形態、放射性炭素 (<sup>14</sup>C) 同位体比を指標とした分解性や代謝回転のタイムスケールなどの有機炭素特性を定量的に評価することで、微生物呼吸量やその温暖化効果のサイト間の違いを規定する特性の抽出を試みた。さらに、温暖化効果の長期持続メカニズムを解明するために、長期温暖化操作実験サイトの対照区及び温暖化区における土壌有機炭素特性を評価・比較することで、約6~12年にわたる温暖化操作に対する土壌有機炭素特性の変化を把握した。

## 4. 結果及び考察

### (1) 温暖化操作実験による土壌有機炭素放出の温暖化影響及びフィードバック効果の定量評価

各観測サイトにおける土壌からの二酸化炭素排出速度には、地温が大きく寄与していた。特に冷涼な観測サイトや標高が高い観測サイトでその傾向は強く、中国亜熱帯亜高山帯天然針葉樹林サイトや中国亜熱帯亜高山帯天然常緑広葉樹林サイトでは、他の観測サイトと比して相対的に高いQ<sub>10</sub>値（微生物呼吸に関しては2.92-5.58）が確認された。一方で、二酸化炭素排出速度に対する土壌水分の影響は概して地温よりも小さかったが、夏季に降水量が少ない一部のサイト（関東地方カシ林サイト、西日本常緑カシ林サイト）では、夏季に二酸化炭素排出速度と土壌水分の間に、非常に高い相関が見られた。このことから、これらのサイトでは、夏季の水分も二酸化炭素排出速度に対する決定因子として強く影響してい

ることがうかがえた。

各観測サイトにおける1℃当たりの温暖化効果は、最北端針広混交林サイトで+21.0%から+46.1%、東北地方冷温帯落葉広葉樹林サイトで+6.2%から+18.5%、関東地方カシ林サイトで-13.7%(2006年観測開始年)から+10.3%、西日本常緑カシ林サイトで+4.2%から+13.5%、九州地方コジイ林サイト+6.8%から+17.8%、中国亜熱帯亜高山帯天然針葉樹林サイトで+13.2%から+17.4%、中国亜熱帯亜高山帯天然常緑広葉樹林サイトで+6.4%から+13.0%であった。いずれのサイトにおいても、温暖化効果の年々変動は大きいものの、温暖化効果の減少傾向は確認されず、欧米における報告とは異なる結果が得られた(図4.1.4, 8, 15, 19, 26)。

観測サイトのうち、特に最北端針広混交林サイト(図4.1.4 天塩温暖化)は特に大きな温暖化傾向を示した。本サイトは古い泥炭土壌であるため、土壌有機炭素が観測サイトのうちで最も多く含まれている。そのことが、高い温暖化効果と長期的な維持につながったものと考えられる。東北地方冷温帯落葉広葉樹林サイト(図4.1.8 白神山地)では、2016年までの温暖化効果と降雨の日数に正の相関がみられたことが明らかになっている。また、先行研究では九州地方コジイ林サイト(図4.1.19 宮崎)における温暖化効果が、夏季の降水量の増加に伴って増進する傾向が確認されている。一方で、夏季の降水量が少なく、乾燥影響を受けやすい西日本常緑カシ林サイト(図4.1.15 広島)では、他の観測サイトと比して相対的に低い温暖化効果であった。以上のことから、アジアモンスーン地域における湿潤な環境が、高い温暖化効果の長期的な維持に寄与したものと考えられる。

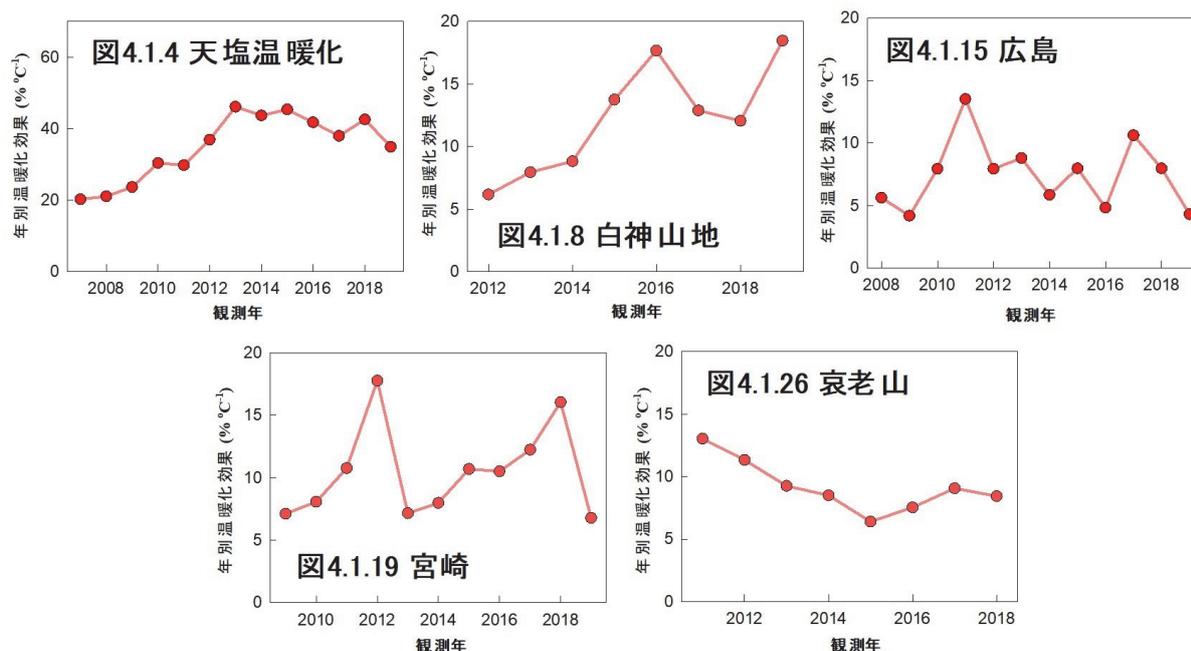


図4.1.4, 8, 15, 19, 26 各観測サイトにおける温暖化効果の年々変動

## (2) 土壌呼吸に及ぼす気候変動および攪乱の影響の検出

マレーシアサイト以外の4サイトでは、土壌呼吸と微生物呼吸は地温の上昇に対して指数関数的に上昇する季節変化が認められたものの、土壌呼吸・微生物呼吸の年平均値の経年変化と地温との間に明瞭な関係が認められたのは、富士北麓サイトのみであった。年平均地温の増加に対する土壌呼吸の増加率は18.8% °C<sup>-1</sup>、微生物呼吸量の増加率は9.6% °C<sup>-1</sup>であった(図4.2.8)。

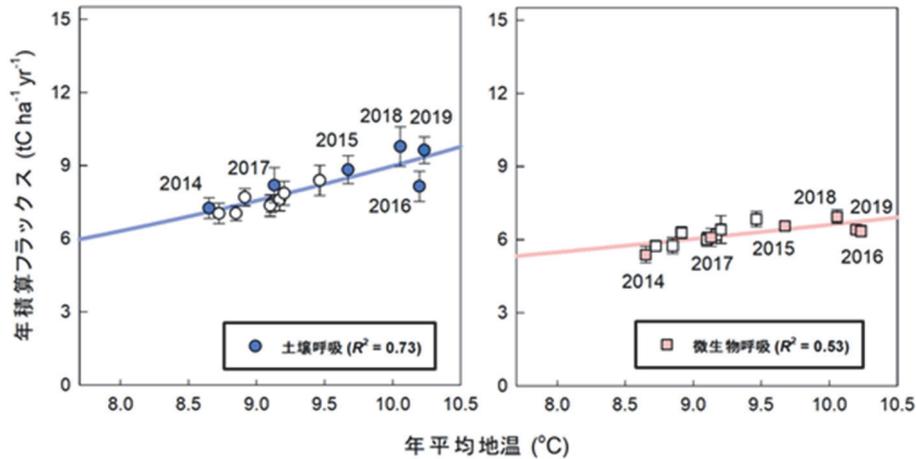


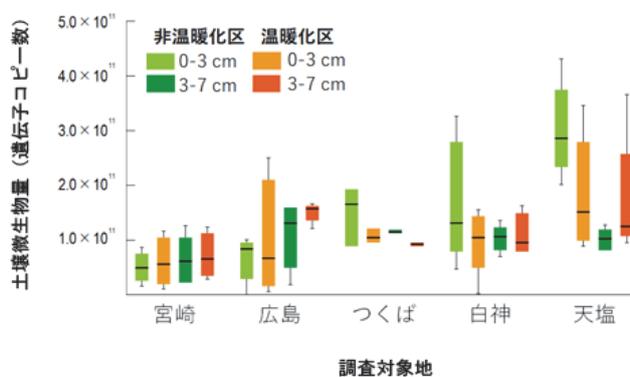
図4.2.8 富士北麓カラマツ林サイトにおける年平均地温と年積算の土壌呼吸量（左図）および微生物呼吸量（右図）との関係（2006–2019年）。色付きのシンボルは間伐後を表す

天塩サイトの土壌呼吸は、土壌水分の増加に対して減少し、林床植生の現存量の増加に対して増加する経年変化が認められ、苫小牧サイトや台湾サイトでは地温と土壌水分の経年変化との明瞭な関係は認められなかった。これらの結果から気候変動に伴う土壌呼吸や微生物呼吸の上昇は限定的であることが明らかになった。富士北麓サイトにおける観測結果から、本数伐採率39%の間伐は土壌呼吸や微生物呼吸に大きな影響を与えなかったことが明らかになった。マレーシアサイトでは地温の季節変化・経年変化がわずかであるために、地温と土壌・微生物呼吸との関係は認められなかった。一方、土壌・微生物呼吸は土壌水分の上昇によって増加し、根の影響が含まれる土壌呼吸の方が増加傾向が高かった。このことから雨季に樹木の呼吸活性や土壌分解が促進されていると考えられた。またエルニーニョに伴う乾燥により、土壌呼吸・微生物呼吸が抑制されることが明らかになった。

### （3）環境DNA 法を用いた温暖化前後の土壌微生物相評価

温暖化操作実験のもと、微生物呼吸が長期に渡って測定されている国内外の8つの森林に設置された微生物呼吸モニタリングサイトを中心に、リアルタイム定量PCR法、メタゲノム解析、トランスクリプトーム解析などの遺伝解析を用いて、①土壌微生物量、②土壌微生物種組成、③土壌微生物活性、および④温暖化影響など、微生物呼吸に強く寄与する土壌微生物の群集動態を評価した。

#### a) 土壌微生物量

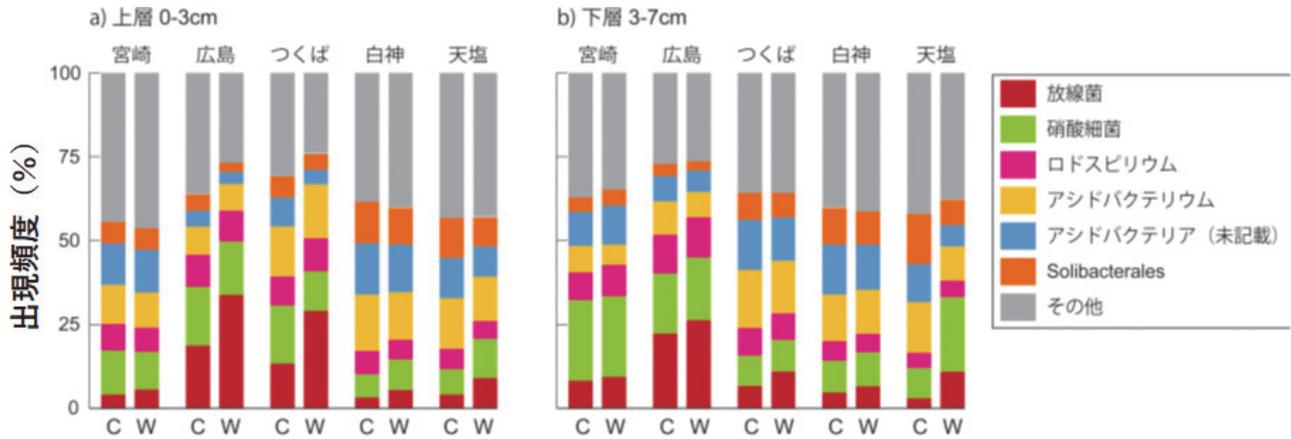


#### b) 土壌微生物出現数（属数）



図4.3.2および図4.3.4 各調査地の温暖化区(W)・非温暖化区(C)間における土壌微生物量 (a) および土壌微生物出現種数 (b) の比較

温暖化区と非温暖化区において、これら土壤微生物群集の動態を比較した結果、土壤微生物量や土壤微生物の出現数においては、どのサイトにおいても温暖化区と非温暖化区間において有意な差は見られなかった（図4.3.2および図4.3.4）。また、種組成についても土壤微生物量と同様の傾向を示し、温暖化に際して二次林や植林地で特定の種群の増加は見られたものの、種組成の大きな変化は確認できなかった（図4.3.5）。



調査サイト（非温暖化区cと温暖化区w）

図4.3.5 土壤微生物グループの出現頻度における温暖化区(W)・非温暖化区(C)の比較。

一方、トランスクリプトーム解析を用いた遺伝子発現量評価では、温暖化区と非温暖化区間で明らかに土壤微生物活性が異なり、温暖化区において細菌の運動に関わる遺伝子や、セルロースの分解に関わる遺伝子が多く発現していたのに対し、非温暖化区においては低温下の細菌の生存に不可欠な低温ショックたんぱく質(cold shock protein)に関わる複数の遺伝子の発現が特徴的にみられた（図4.3.7）。

遺伝子機能	非温暖化区			温暖化区			遺伝子発現量（リード数）
	ChC03	ChC08	ChC09	ChW10	ChW11	ChW12	
cell division protease FtsH	1101.3	1676.0	197.0	13237.9	11070.0	41946.7	
ATP-dependent helicase HrpB	318.3	4214.8	6605.0	24409.2	16790.5	76034.6	
GMP synthase (glutamine-hydrolysing)	323.3	141.6	52.1	12601.2	6.7	14215.5	
acyl-CoA thioesterase	10.1	3.3	0.0	18929.0	8.9	16309.9	
4-oxalimesaconate hydratase	20.2	668.4	2410.2	30145.6	14041.4	9910.4	
collagen, type I, alpha	2051.1	1876.9	2311.7	4929.3	17499.5	37202.9	
eukaryotic-like serine/threonine-protein kinase	5451.0	2216.1	13980.5	2066.7	889.0	20803.6	
adenylosuccinate synthase	50.5	11314.2	1657.0	282.1	11.1	15214.1	
two-component system, OmpR family, response regulator	33761.8	64157.4	72034.9	78472.5	198317.4	125646.4	
multiple sugar transport system permease protein	2935.1	9601.9	40655.4	23331.2	4638.2	4743.8	
anaerobic nitric oxide reductase transcription regulator	38652.3	11001.3	49203.3	19491.0	462.3	25249.6	
homoserine dehydrogenase	3470.6	19994.0	28256.6	4010.5	268.9	10762.1	
elongation factor Tu	11897.2	55790.4	7943.4	7607.6	4442.7	61457.8	
carbamoyltransferase	14155.4	1389.8	29757.2	30634.4	7507.4	5443.6	
exodeoxyribonuclease VII large subunit	16958.2	5449.6	12004.8	8317.0	2146.9	74000.7	
cold shock protein	2692.7	7392.4	33459.4	265.3	31.1	1304.3	
DNA-directed RNA polymerase subunit beta	11730.5	5890.9	4785.7	100.5	80.0	375.2	
lysyl-tRNA synthetase, class II	80.8	533.4	10220.3	69.8	160.0	104.2	
galactonate dehydratase	13054.1	8999.3	53720.5	25.1	6.7	181.7	
glutathione-specific gamma-glutamylcyclotransferase	2899.8	30817.6	10052.3	58.6	35.6	303.7	
tRNA Pro	14342.3	3197.3	19334.1	829.5	57.8	1566.4	
cold shock protein	39361.8	11373.4	16599.4	8.4	2.2	53.6	

図4.3.7 温暖化区・非温暖化区間における遺伝子発現量の比較（概要）

これまで、こうした温暖化が微生物呼吸に及ぼす影響については、欧米の森林を中心に報告がなされ、温暖化環境を人工的に創出して微生物呼吸量を測定した研究例では、温暖化区における微生物呼吸の温度反応曲線が非温暖化区に較べ緩やかとなること（微生物呼吸の緩速化）、こうした微生物呼吸の緩速化は温暖化に伴う土壤微生物量の減少や土壤微生物相の単一化に起因することが考えられることなどが示されてきた。

しかしながら上述のように、アジアの森林においては、①温暖化による微生物呼吸の緩速化が生じず、温暖化に伴い総微生物呼吸量が増加すること（サブテーマ1および2の結果）、②温暖化環境下におい

でも微生物呼吸量の減少をもたらすと考えられる土壤微生物種の消失や土壤微生物量の減少が生じないこと、③一方、温暖化環境下においては、土壤微生物の運動や土壤有機物の分解に係る遺伝子発現量の増加がみられるのに対し、非温暖化サイトにおいては低温環境下における生命維持に関わる遺伝子の発現量が増加すること、つまり、温暖化環境下においては土壤微生物の活性が高まることで、結果的に微生物呼吸量が増加する一方、低環境下においては生存に係る代謝に多くのエネルギーが割かれた結果、微生物呼吸量が減少することなど、最新の遺伝解析を活用することで、従来の報告とは異なる「気候変動に対する土壤微生物の応答」が明らかとなった。

こうした現象は、アジアの森林土壤が有する2つの特徴（気温における大きな日・年較差と豊富な土壤有機物量）と、そこに生息する土壤微生物の高い温度馴化に起因するものと考えられる。つまり、気温の日較差や年較差が大きなアジアの森林土壤に生息する土壤微生物は温暖化の影響（特定種の消失や微生物量の減少）を受けにくく、温暖化環境下においては行動が活性化され、豊富に蓄積された土壤有機物の分解を活発に行うことで、結果的に微生物呼吸量の増加をもたらすと考えられた。

#### （4）放射性炭素（ $^{14}\text{C}$ ）を用いた各森林生態系における有機炭素の蓄積及び分解のタイムスケールの評価

アジアモンスーン域を網羅するチャンパー観測ネットワークの中の8サイト（国内5サイト、国外3サイト）において、土壤有機炭素の蓄積量、蓄積形態、放射性炭素（ $^{14}\text{C}$ ）同位体比を指標とした分解性や代謝回転のタイムスケールなどの有機炭素特性を定量的に評価した。また、長期（約6～12年）にわたり温暖化操作実験を実施している6サイト（国内5サイトと国外1サイト）において、対照区と温暖化区の土壤有機炭素特性を評価・比較することで、温暖化による土壤有機炭素の蓄積及び動態への影響を調査した。

土壤有機炭素の蓄積量は $2.9\sim 9.3\text{ kgC m}^{-2}$ と算定され、蓄積量や蓄積の深さプロファイルはサイトによって大きく異なっていた（図4.4.1）。土壤有機炭素の $^{14}\text{C}$ 同位体比（ $\Delta^{14}\text{C}$ 値）やその深さプロファイルの分析結果から、土壤有機炭素の分解性や代謝回転のタイムスケールもまたサイトによって異なっていることが明らかになった。各サイトで観測されている年積算微生物呼吸量（サブテーマ1と2の結果）は、土壤有機炭素の蓄積量と関連性は見られなかったが、土壤中において比較的分解性が高いと考えられる粒子状有機炭素（fLF画分）の蓄積量と有意な正の相関関係が認められた（図4.4.5）。さらに、年積算微生物呼吸量を土壤有機炭素蓄積量で除することで評価した見かけの代謝回転速度と土壤有機炭素の $\Delta^{14}\text{C}$ 値の間に強い正の相関関係が見出されたことから（図4.4.6）、年積算微生物呼吸量は土壤有機炭素の蓄積量と $\Delta^{14}\text{C}$ 値をパラメーターとした関数で表すことができることが明らかになった。

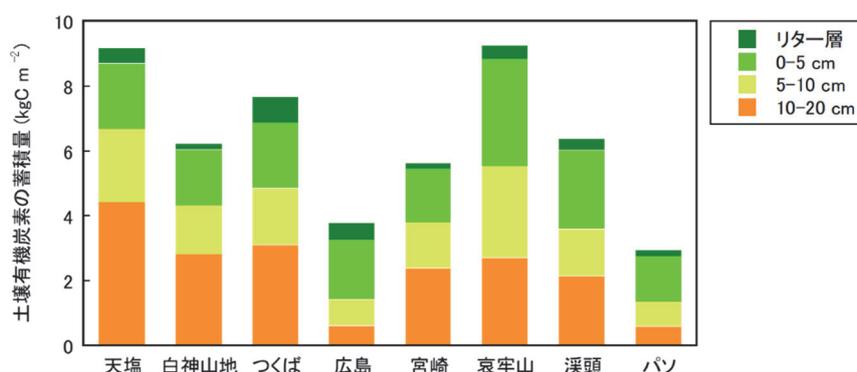


図4.4.1 国内外8サイトにおける土壤有機炭素の深さ別の蓄積量

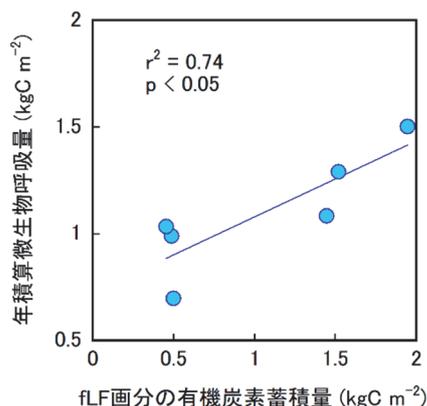


図4.4.5 年積算微生物呼吸量とfLF画分の有機炭素蓄積量との関係

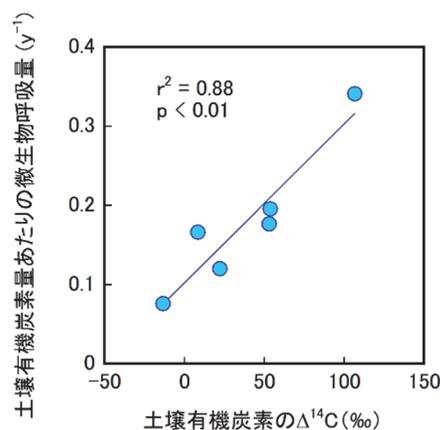


図4.4.6 土壌有機炭素量あたりの微生物呼吸量と土壌有機炭素の $\Delta^{14}\text{C}$ 値との関係

長期温暖化操作実験サイトにおける土壌有機炭素特性の評価・比較では、すべてのサイトにおいて、リター層や土壌0-5 cm層の有機炭素蓄積量に対照区と温暖化区の間で有意な差は見られなかった。深さ5 cm以深の土壌層においても、対照区と温暖化区の有機炭素蓄積量に有意な差は見られず、結果として、土壌全体（リター層と土壌0-20 cmの合計）においても両処理区で有機炭素蓄積量に有意な差は認められなかった。土壌中において比較的分解性が高いと考えられるfLF画分の有機炭素蓄積量や、 $^{14}\text{C}$ を指標とした土壌有機炭素の代謝回転のタイムスケールについても、対照区と温暖化区の間で有意な差は認められなかった。一方で、温暖化操作実験サイトにおいて観測されている温暖化による微生物呼吸の促進効果（温暖化効果）は、表層土壌0-5 cmにおける有機炭素の $\Delta^{14}\text{C}$ 値が高いほど小さくなる傾向が見出された（図4.4.12）。さらに、温度制御した室内土壌培養実験の結果より、土壌有機炭素分解の温暖化応答を予測する上でのキーパラメーターである $Q_{10}$ 値が、土壌有機炭素の $\Delta^{14}\text{C}$ 値に基づいて推定できることが明らかになった（図4.4.15）。

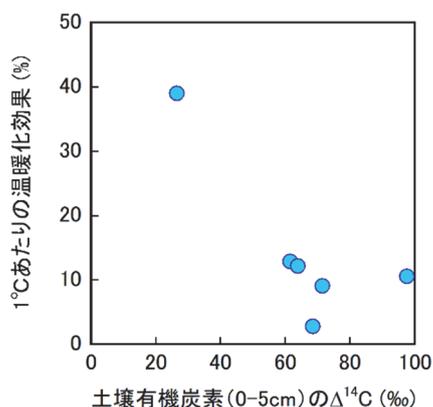


図4.4.12 温暖化効果と土壌有機炭素の $\Delta^{14}\text{C}$ 値との関係

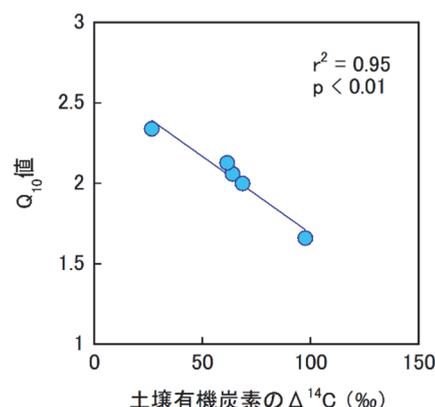


図4.4.15 土壌0-5 cm層の有機炭素の $\Delta^{14}\text{C}$ 値と培養実験で求めた $Q_{10}$ 値との関係

以上の結果から、土壌有機炭素の $^{14}\text{C}$ 同位体比は土壌有機炭素の分解性や代謝回転のタイムスケールに関する定量的な指標になりうるとともに、 $\Delta^{14}\text{C}$ 値に基づいて任意のサイトにおける微生物呼吸量やその温暖化に対する応答を推定できる可能性が示された。これによって、これまで困難であったマルチサイトに適用可能な新しい微生物呼吸予測モデルの構築とそれをを用いた広域評価への道が拓かれた。また、アジアモンスーン域に展開している温暖化操作実験サイトを活用することで、長期温暖化操作は土壌有機炭素の蓄積や分解性、代謝回転のタイムスケールにマクロ的な観点での変化をもたらしていないことがはじめて明らかになった。これによって、温暖化によって土壌有機炭素の分解量が増大してもなお土

壤中には有機炭素が豊富に蓄積していることが、アジアモンスーン域の森林土壌において微生物呼吸の温暖化効果が長期に持続するメカニズムの主要因であることが示唆された。

## 5. 本研究により得られた主な成果

### (1) 科学的意義

欧米における報告では、土壌呼吸および微生物呼吸に対する温暖化効果は、長期的な温暖化で漸減するとされていた。しかしながら本研究のサブテーマ1からは、アジアモンスーン地域の森林土壌では温暖化効果が欧米における報告よりも相対的に高く、長期間維持されることが示された。また、一部の観測サイトで降雨の日数と温暖化効果に正の相関がみられ、温暖化効果の長期維持に湿潤な環境がかかわっていることが示された。ここから、アジアモンスーン地域のように湿潤な環境下では、温暖化による微生物呼吸の増加が地球温暖化をさらに加速させる可能性が示された。

サブテーマ2で解析を行った5つのサイトの内、富士北麓カラマツ林サイトのみで、年平均地温が土壌呼吸や微生物呼吸の経年変化に影響を与え、温暖化時に土壌からの二酸化炭素放出量の増加が懸念された。富士北麓カラマツ林サイトで得られた微生物呼吸量の温暖化効果 ( $9.6\%^{\circ}\text{C}^{-1}$ ) はサブテーマ1の温暖化実験で得られた温暖化効果と同程度であった。土壌呼吸・微生物呼吸の季節変化は地温変化によって説明できるものの、これら放出量の経年変化に影響を及ぼす主要因はサイトによって大きく異なり、気候変動に伴う土壌呼吸や微生物呼吸の上昇は限定的であると考えられた。

サブテーマ3では、最新の遺伝解析手法である「次世代シーケンサーを活用したDNA・RNA解析法」とサブテーマ1やサブテーマ2で行われた「温暖化操作実験下における土壌呼吸連続測定」の異なる分野の学際研究により、これまでブラックボックスとされてきた「温暖化環境下における土壌微生物動態」の評価を行い、「温暖化が微生物呼吸に影響を及ぼす際のメカニズム」の解明を通して、気候変動影響の将来予測に新たな知見をもたらした。とりわけ土壌サンプルから抽出したRNAを対象に、次世代シーケンサーを用いて行なったトランスクリプトーム解析では、温暖化環境下においては土壌微生物の活性が高まることで、結果的に微生物呼吸量が増加する一方、低環境下においては生存に係る代謝に多くのエネルギーが割かれる結果、微生物呼吸量が減少することを明らかにするなど、気候変動影響の将来予測に貢献するだけでなく、科学的にも意義の高い成果を挙げられたと考えている。

サブテーマ4では、放射性炭素 ( $^{14}\text{C}$ ) を利用した新しい研究手法を導入することで、土壌有機炭素の動態を定量的に把握することが可能となり、アジアモンスーン域の多様な森林土壌における有機炭素特性の地域差が明らかになった。この結果と、サブテーマ1やサブテーマ2で行われた微生物呼吸とその温暖化応答の連続観測結果を融合して解析することで、これまで未解明であった「微生物呼吸とその温暖化応答を規定する土壌有機炭素特性やメカニズム」に関する新たな知見をもたらした。とりわけ土壌有機炭素の $^{14}\text{C}$ 同位体比が任意のサイトにおける微生物呼吸量やその温暖化応答を推定する上での有用なパラメーターになりうるという新しい発見は、新規土壌呼吸モデルの開発を通して気候変動影響の将来予測の高度化・広域化に貢献する科学的意義の高い成果である。

### (2) 環境政策への貢献

#### <行政が既に活用した成果>

特に記載すべき事項はない。

#### <行政が活用することが見込まれる成果>

本研究結果は、アジアモンスーン地域の森林土壌からは、温暖化によってこれまで予測されていたより多くの二酸化炭素が排出されることを示唆するものである。その場合、より一層効果的な適応策、緩和策が求められるのは自明である。本研究結果は、その様な適応策、緩和策策定のための科学的根拠を提供できるものと考えられる。例えば、本研究の先行研究結果であるTeramotoらによる論文は、既にIPCC特別報告書「気候変動と土地」に引用されている。同じく本研究の先行研究結果であるWuらによる論文は、著名な科学雑誌であるNature掲載論文に引用されている。本研究から得られた成果で

あるTeramotoらによる論文も、これまでの先行研究結果を支持する内容であり、今後より一層効果的な環境政策策定の科学的根拠として貢献できるものと考えられる。

## 6. 研究成果の主な発表状況

### (1) 主な誌上発表

<査読付き論文>

- 1) M. TERAMOTO, N. LIANG, J. ZENG, N. SAIGUSA and Y. TAKAHASHI: Agric. For. Meteorol., 247, 194-206 (2017), Long-term chamber measurements reveal strong impacts of soil temperature on seasonal and inter-annual variation in understory CO<sub>2</sub> fluxes in a Japanese larch (*Larix kaempferi* Sarg.) forest.
- 2) M. TERAMOTO, N. LIANG, M. S. ISHIDA and J. ZENG: J. Geophys. Res. Biogeosci, 123, 1161-1177 (2018), Long-term stimulatory warming effect on soil heterotrophic respiration in a cool-temperate broad-leaved deciduous forest in northern Japan.
- 3) M. TERAMOTO, N. LIANG, Y. TAKAHASHI, J. ZENG, N. SAIGUSA, R. IDE and X. ZHAO: Agric. For. Meteorol., 274, 106-117 (2019), Enhanced understory carbon flux components and robustness of net CO<sub>2</sub> exchange after thinning in a larch forest in central Japan.
- 4) L. SUN, T. HIRANO, T. YAZAKI, M. TERAMOTO and N. LIANG: Plant and Soil, 446, 471-486 (2020), Fine root dynamics and partitioning of root respiration into growth and maintenance components in cool temperate deciduous and evergreen forests.
- 5) L. SUN, K. TAKAGI, M. TERAMOTO, S. HAYAKASHI and N. LIANG: J. Agric. Meteorol., (in press), Inter-annual variation of soil respiration and its spatial heterogeneity in a cool-temperature young larch plantation in northern Japan.

### (2) 主な口頭発表 (学会等)

- 1) N. LIANG, T. ARAMAKI, M. TERAMOTO: AsiaFlux Workshop 2017, Beijing, China, 2017  
“Radiocarbon (<sup>14</sup>C) as a powerful tool for studying on soil organic carbon decomposition under global warming”
- 2) M. TERAMOTO, N. LIANG, S. ISHIDA, J. ZENG and S. JIN: AsiaFlux Workshop 2017, Beijing, China, 2017  
“Long-term warming effect on heterotrophic respiration in a cool-temperate deciduous broad-leaved forest in northern Japan”
- 3) 高木健太郎、梁乃申、寺本宗正、孫力飛、K.M. RYHTI、M. AGUILOS: 日本農業気象学会2018年全国大会 (2018)  
「10年間の土壌温暖化操作が北海道北部の植林泥炭地の微生物呼吸量に与えた影響」
- 4) 孫力飛、高木健太郎、梁乃申、寺本宗正、平野高司、矢崎友嗣、崔銳: 日本農業気象学会2018年全国大会 (2018)  
「異なる施業・攪乱履歴のある三林分における土壌呼吸特性の比較」
- 5) M. TERAMOTO, T. KONDO, N. LIANG, J. ZENG, K. NAKANE, J. KOARASHI and M. ATARASHI-ANDOH: OzFkux-AsiaFlux Conference 2018, Darwin, Australia, 2018  
“Feedback of soil organic carbon decomposition to artificial soil warming”
- 6) X. ZHAO, N. LIANG, M. TERAMOTO, J. ZENG, S. B. MUSA: OzFkux-AsiaFlux Conference 2018, Darwin, Australia, 2018  
“Soil Moisture as the key Factor Controls Soil Co<sub>2</sub> Efflux in Lowland Tropical Forest Southeast Asia”
- 7) N. LIANG, M. TERAMOTO, K. TAKAGI, T. KONDO, Y. ZHANG, J. HE, Y. WANG, S. LI, J. FANG, S. PIAO, D.Y. F. LAI, M. TAKAGI, S. ISHIDA, P. CHIANG, J. ZENG, I. HARUN: The 8th East Asian Federation of Ecological Societies (EAFES) International Congress, Nagoya, Japan,

2018

“An automated chamber network for estimation of CO<sub>2</sub>/CH<sub>4</sub> sink/source of Asian terrestrial ecosystems”

- 8) K. TAKAGI, N. LIANG, K.M. RYHTI, M. AGUILOS, M. TERAMOTO: The 8th East Asian Federation of Ecological Societies (EAFES) International Congress, Nagoya, Japan, 2018  
 “Soil warming effect on the Heterotrophic respiration rate during a decadal experiment in a cool temperate forested peatland”
- 9) M. TERAMOTO, N. LIANG, K. TAKAGI, T. KONDO, M. TAKAGI, S. ISHIDA, Y. ZHANG, J. ZENG, K. NAKANE: The 8th East Asian Federation of Ecological Societies (EAFES) International Congress, Nagoya, Japan, 2018  
 “Sustained Stimulatory warming effect on soil organic carbon decomposition in Asian monsoon forests: long-term empirical validation using chamber network”
- 10) M. TERAMOTO, N. LIANG, T. KONDO, J. ZENG, K. NAKANE: Japan Geoscience Union Meeting 2018, Chiba, Japan, 2018  
 “The Influence of long term soil warming on heterotrophic respiration in an evergreen broad leaved forest in Hiroshima”
- 11) N. LIANG, P. -N. CHIANG, Y. WANG, M. TERAMOTO, K. TAKAGI, T. KONDO, J. KOARASHI, Y. ZHANG, S. LI, J. FANG, S. PIAO, D. Y. D. LAI, M. TAKAGI, S. ISHIDA, T. HIRANO, J. ZENG, Y. TAKAHASHI, M. ATARASHI-ANDOH and I. HARUN: 2018 International Long-Term Ecological Research Network (ILTER) & 12th International Long-Term Ecological Research - East Asia-Pacific Regional Network (ILTER-EAP) Joint Conference. Taichung, Taiwan, 2018  
 “Long-term response and feedback of Asian forest soil carbon flux to global warming”
- 12) K. TAKAGI, N. LIANG, M. AGUILOS, M. TERAMOTO, T. KONDO, J. KOARASHI and M. ATARASHI-ANDOH: 2018 International Long-Term Ecological Research Network (ILTER) & 12th International Long-Term Ecological Research - East Asia-Pacific Regional Network (ILTER-EAP) Joint Conference. Taichung, Taiwan, 2018  
 “Warming-induced enhancement of soil heterotrophic respiration is linearly increased by the current year’ s litterfall supply in a cool-temperate forested peatland”
- 13) M. TERAMOTO, T. KONDO, N. LIANG, J. ZENG, K. NAKANE, J. KOARASHI and M. ATARASHI-ANDOH: 2018 International Long-Term Ecological Research Network (ILTER) & 12th International Long-Term Ecological Research - East Asia-Pacific Regional Network (ILTER-EAP) Joint Conference. Taichung, Taiwan, 2018  
 “Long-term warming effect on heterotrophic respiration in a warm-temperate evergreen broad-leaved forest in western Japan”
- 14) T. KONDO, M. TERAMOTO, K. NAKANE, K. TAKAGI, J. KOARASHI, M. ATARASHI-ANDOH, M. TAKAGI, S. ISHIDA and N. LIANG: 2018 International Long-Term Ecological Research Network (ILTER) & 12th International Long-Term Ecological Research - East Asia-Pacific Regional Network (ILTER-EAP) Joint Conference, Taichung, Taiwan, 2018  
 “Response of soil microbial community to climate change”
- 15) 富松元, 梁乃申: 第66回日本生態学会 (2019)  
 「東南アジア熱帯林の土壌利用変化に対する土壌呼吸の長期モニタリング」
- 16) X. ZHAO, N. LIANG, M. TERAMOTO, J. ZENG, Z. L. YAO, S. B. MUSA: International Symposium on Agricultural Meteorology (2019)  
 “Contrasting control of soil temperature and moisture on root rhizosphere respiration and heterotrophic respiration in lowland tropic rainforest in Southeast Asia”
- 17) 寺本宗正, 梁乃申, 檜本正明, 曾継業, X. ZHAO, 富松元: 第130回日本森林学会大会 (2019)

- 「苗場山ブナ林における土壌有機炭素分解に対する温暖化影響」
- 18) 梁乃申、高橋善幸、寺本宗正、趙忻、富松元、高木健太郎、平野高司、近藤俊明、小嵐淳、安藤麻里子、石田祐宣、高木正博：第130回日本森林学会大会（2019）  
「アジアの森林土壌有機炭素放出の温暖化影響とフィードバック効果」
- 19) 近藤俊明、寺本宗正、高木健太郎、小嵐淳、安藤麻里子、高木正博、石田祐宣、梁乃申：第130回日本森林学会全国大会（2019）  
「遺伝解析による土壌微生物評価から温暖化に伴う土壌呼吸量の変動要因を探る」
- 20) 小嵐淳、安藤麻里子、高木健太郎、近藤俊明、寺本宗正、永野博彦、國分陽子、高木正博、石田祐宣、平舘俊太郎、梁乃申：第130回日本森林学会全国大会（2019）  
「温暖化は土壌に貯留する有機炭素にどのような変化をもたらすか？」
- 21) 高木健太郎、梁乃申、M. AGUILOS、K. RYHTI、寺本宗正、小林真、孫力飛、藤俊明、小嵐淳、安藤麻里子：第130回日本森林学会大会（2019）  
「10年間の地温上昇処理が道北の植林泥炭地の微生物呼吸量に与える影響」
- 22) 阿部有希子、梁乃申、寺本宗正、橋本昌司、菅原泉、丹下健：第130回日本森林学会大会（2019）  
「新たなリター供給を排除したスギ林皆伐跡地の土壌呼吸速度の6年間の変化」
- 23) 富松元、梁乃申、寺本宗正、曾継業、X. ZHAO：日本地球惑星科学連合2019年大会(2019)  
「東南アジア熱帯地域の土壌利用変化に対する土壌呼吸の長期変動」
- 24) N. LIANG, Y. ZHANG, P-N. CHIANG, D. Y. F. LAI, M. TERAMOTO, K. TAKAGI, T. KONDO, J. KOARASHI, Y. WANG, S. LI, J. FANG, S. PIAO, M. TAKAGI, S. ISHIDA, T. HIRANO, J. ZENG, Y. TAKAHASHI, M. ATARASHI-ANDOH and I. HARUN: The 2nd International Workshop on Response and Adaptation of Terrestrial Ecosystem Carbon, Nitrogen and Water Cycles to Climate Change. Yunnan, China, 2019  
“Long-term response and feedback of Asian terrestrial ecosystems carbon cycle to global warming”
- 25) J. KOARASHI, M. ATARASHI-ANDOH, K. TAKAGI, T. KONDO, M. TERAMOTO, H. NAGANO, Y. SAITO-KOKUBU, M. TAKAGI, S. ISHIDA, S. HIRADATE and N. LIANG: The 2nd International Workshop on Response and Adaptation of Terrestrial Ecosystem Carbon, Nitrogen and Water Cycles to Climate Change. Xishuangbana, China, 2019  
“Warming effects on the quantity and quality of organic carbon in Japanese forest surface soils”
- 26) M. TERAMOTO, N. LIANG, K. TAKAGI, T. KONDO, J. KOARASHI, M. ATARASHI-ANDOH, T. HIRANO, Y. TAKAHASHI, M. TAKAGI, S. ISHIDA, T. ARAMAKI, M. NARAMOTO, Y. ZHANG, D.Y.F. LAI, P. CHIANG, J. ZENG, S. PIAO, S. LI, H. TOMIMATSU, X. ZHAO, K. NAKANE, T. YAN, S. MUSA: AsiaFlux Workshop 2019, Takayama, Japan, 2019  
“Long-term soil warming effect on soil organic carbon decomposition in Asian Monsoon forests”
- 27) K. TAKAGI, N. LIANG, M. AGUILOS, K. RYHTI, M. TERAMOTO, M. KOBAYASHI, L. SUN, T. KONDO, J. KOARASHI and M. ATARASHI-ANDOH: The 2nd International Workshop on Response and Adaptation of Terrestrial Ecosystem Carbon, Nitrogen and Water Cycles to Climate Change. Yunnan, China, 2019  
“Soil warming effect on the heterotrophic respiration rate during a decadal experiment in a cool-temperate forested peatland”
- 28) 高木健太郎、梁乃申、M. AGUILOS、K. RYHTI、寺本宗正、孫力孫、近藤俊明、小嵐淳、安藤麻里子：第67回日本生態学会大会（2020）  
「12年間の地温上昇処理が道北の植林泥炭地の微生物呼吸量に与えた影響」（誌上発表）
- 29) 小嵐淳、安藤麻里子、高木健太郎、近藤俊明、寺本宗正、永野博彦、國分陽子、高木正博、石田

祐宣、平舘俊太郎、梁 乃申：第67回日本生態学会大会（2020）

「日本の森林土壌における有機炭素の蓄積と動態ならびに長期温暖化操作に対する応答」（誌上発表）

- 30) 近藤俊明、寺本宗正、高木健太郎、小嵐淳、安藤麻里子、高木正博、石田祐宣、梁乃申：第67回日本生態学会大会（2020）

「温暖化に対する土壌微生物群集の応答と微生物呼吸量への影響」（誌上発表）

- 31) 寺本宗正、近藤俊明、梁乃申、曾継業、中根周歩、小嵐淳、安藤麻里子、荒巻能史、富松元、趙昕：第67回日本生態学会大会（2020）

「土壌有機炭素分解に対する長期的な温暖化の影響評価」（誌上発表）

- 32) 高木健太郎、小池孝良、笹賀一郎、M. AGUILLOS、梁乃申、高橋善幸、三枝信子、藤沼康実：日本農業気象学会2020年全国大会（2020）

「森林伐採に伴い放出されたCO<sub>2</sub>を回収するために必要な時間」（誌上発表）

## 7. 研究者略歴

研究代表者

梁 乃申

新潟大学大学院自然科学研究科（学術博士）

現在、国立研究開発法人国立環境研究所 地球環境研究センター 炭素循環研究室 室長

研究分担者

- 1) 高橋 善幸

名古屋大学大学院理学研究科（理学博士）

現在、国立研究開発法人国立環境研究所 地球環境研究センター 陸域モニタリング推進室 主任研究員

- 2) 高木 健太郎

北海道大学農部卒業、北海道大学大学院 地球環境科学研究科 博士後期課程単位修得退学、博士（地球環境科学）

現在、北海道大学北方生物圏フィールド科学センター 准教授

- 3) 平野 高司

北海道大学大学院農学研究科修士課程修了、大阪府立大学（論文博士、農学博士）

現在、北海道大学大学院農学研究院 基礎研究部門 生物環境工学分野 生態環境物理学研究室 教授

- 4) 近藤 俊明

広島大学国際協力研究科（学術博士）

現在、国立研究開発法人国際農林水産業研究センター 生物資源・利用領域 主任研究員

- 5) 小嵐 淳

名古屋大学大学院工学研究科（工学博士）

現在、国立研究開発法人日本原子力研究開発機構 原子力科学研究部門 原子力科学研究所 原子力基礎工学研究センター 研究主幹

- 6) 安藤 麻里子

茨城大学大学院理工学研究科（理学博士）

現在、国立研究開発法人日本原子力研究開発機構 原子力科学研究部門 原子力科学研究所 原子力基礎工学研究センター 研究主幹

## II. 成果の詳細

### II-1 温暖化操作実験による土壌有機炭素放出の温暖化影響及びフィードバック効果の定量評価

国立研究開発法人国立環境研究所

地球環境研究センター 炭素循環研究室

梁 乃申、寺本 宗正

地球環境研究センター 陸域モニタリング推進室

高橋 善幸

<研究協力者>

国立研究開発法人国立環境研究所

地球環境研究センター 炭素循環研究室

富松 元・趙 昕

国立大学法人弘前大学 大学院理工学研究科

石田 祐宣

国立大学法人宮崎大学 農学部

高木 正博

国立大学法人北海道大学 大学院農学院

孫 力飛

中国科学院シーサンバンナ熱帯植物園

張 一平

国立台湾大学

江 博能

マレーシア森林研究所

Samsudin B. Musa

平成29年度～令和元年度研究経費（累計額）：84,157千円（研究経費は間接経費を含む）

（平成29年度：28,835千円、平成30年度：26,487千円、令和元年度：28,835千円）

#### [要旨]

土壌からは多量の二酸化炭素が排出されており（土壌呼吸）、全陸域における年間排出量は3600億トン（CO<sub>2</sub>換算）とも推定されている。土壌呼吸のうち、約7割は土壌微生物による土壌有機炭素の分解によるものである（微生物呼吸）。微生物呼吸は温度上昇に伴い指数関数的に増加する性質を示すため、地球温暖化によって微生物呼吸が増加し、地球温暖化を加速させることが懸念されている。それを検証するためには、フィールドにおける年単位の長期的な土壌の温暖化操作実験が必要とされるが、その様なデータは世界的にも不足している。特に、湿潤なアジアモンスーン地域においてその傾向は顕著である。そのため本研究では、アジアモンスーン地域における多様な森林生態系を網羅するチャンバー観測ネットワークおよび温暖化操作システムを活用し、長期的な温暖化が微生物呼吸に与える影響を検証した。その結果、温暖化処理によって増加した微生物呼吸の割合（温暖化効果）は、5年から14年におよぶ長期的な温暖化の後も低減する傾向を示さず、欧米における先行研究による報告よりも相対的に高い温暖化効果が維持された。本研究結果は、アジア地域の森林における湿潤な土壌からは、地球温暖化によって微生物呼吸が長期的に増加することを示唆するものである。本研究から得られた高解像なデータセットは、今後モデルや機械学習を活用することで、気候変動の将来予測に大きく貢献するものと考えられる。

#### [キーワード]

地球温暖化、微生物呼吸、陸域炭素循環、チャンバー、森林

#### 1. はじめに

土壌からは多量の二酸化炭素が排出されており（土壌呼吸）、全陸域から1年間に排出される二酸化炭素の量は、3600億トンとも推定されている<sup>1)</sup>。これは、陸域で光合成に次いで2番目に大きな炭素フラックスである<sup>2)</sup>。土壌呼吸のうち約7割は、土壌中の微生物が土壌有機炭素を分解すること（微生物呼吸）に起因する。微生物呼吸は温度上昇に対して指数関数的に増加する性質を示すため、昨今の地球温暖化によって微生物呼吸が増加して地球温暖化を加速させるという、正のフィードバックが懸念されている<sup>3)</sup>。その仮説に従えば、現在炭素の吸収源とされている陸域生態系が、将来的には炭素の排出源になる可

能性さえ示唆されている<sup>3)</sup>。

一方で、欧米における報告からは、温暖化による微生物呼吸を含む土壌呼吸の増加率（温暖化効果）は、温暖化処理が長期化することで漸減することが明らかになっている<sup>4)</sup>。それには、土壌微生物の温暖化環境下への順化や<sup>5)</sup>、温暖化によって土壌有機炭素が枯渇した可能性が挙げられている<sup>6, 7)</sup>。しかし近年、日本を含む湿潤なアジアモンスーン地域における森林土壌では、長期的な温暖化の後も低減しないという報告が挙げられた<sup>8, 9)</sup>。このように微生物呼吸の長期的な温暖化に対する応答が異なるのは、気候や植生、土壌中に含まれる有機炭素量の違いに起因するものと考えられる<sup>8, 9)</sup>。この応答（土壌有機炭素分解の温暖化応答）は、温暖化を含む気候変動の将来予測を行う上で、最も不確実性が大きいものとされている。その不確実性を低減するためには、より多くの生態系で長期的な土壌温暖化操作実験を行うことが求められる。しかしながら、その様なデータセットは世界的に不足している。特に、アジア地域における長期連続的な温暖化操作実験は報告が少なく、将来予測における不確実性の一因となっている。例えばCrowtherら<sup>10)</sup>は、49の生態系における温暖化操作実験の結果をメタ分析し、温暖化が世界の土壌有機炭素量に与える影響を評価したが、その中に含まれていたアジアのデータは中国で行われた1件の観測に基づくものだけであった。そこで本研究では、アジアモンスーン地域の冷温帯林から熱帯林を網羅するチャンバー観測ネットワークと一部の観測地に設置された温暖化操作システムを活用することで、湿潤な土壌の微生物呼吸が、長期的な温暖化に対してどのように応答するのかを定量的に評価する。

## 2. 研究開発目的

本研究は、北海道の最北端から本州・九州・中国南部までの広域トランセクトに沿った代表的な森林において、今までの研究活動で展開してきた観測サイトを利用して、微生物呼吸に対する長期的な温暖化の影響を統一的な手法を用いて、高精度に定量評価することを目的とする。

パリ協定において、日本は温室効果ガスの排出量を2030年までに26%削減することを約束し、そのうち森林整備等によるCO<sub>2</sub>吸収促進を2.6%見込んでいる。しかし、主要なCO<sub>2</sub>排出要素である土壌の有機炭素分解が温暖化によって継続的に促進される場合、吸収源の予測を下方修正する必要がある。世界共通の長期目標として1.5~2°C以下の温度上昇を達成する必要性に迫られている中で、本研究の研究成果は将来予測の精度向上とそれに伴う対応方針の修正を行う上で重要な貢献が期待できる。

## 3. 研究開発方法

国内外の温暖化操作実験サイトにおける既存の観測システムを維持、もしくは発展させて、連続的かつ5~10秒間隔の高解像度の観測データを得た。すべての観測サイトにおいて、国立環境研究所が開発した、大型（縦90×横90×高さ50 cm）マルチ自動開閉チャンバーシステムおよび赤外線ヒーターによる土壌昇温システムを用いて観測を行った。システムは15個のチャンバーとコントロールボックスからなる。コントロールボックスは、CO<sub>2</sub>分析計（LI820, Licor, Lincoln, NE, USA）、データロガー（CR1000; Campbell Scientific, Logan, UT, USA）、電磁弁マニホールド、真空ポンプから構成されている。各チャンバーの蓋には圧縮空気伸縮するシリンダが取り付けられており、測定する際には蓋が自動で閉まるようにコントロール基盤によって制御される。密閉されたチャンバー内のCO<sub>2</sub>濃度の変化は、データロガーに記録される。各チャンバーについて、5~10秒間隔で数分間（2.5~4分）チャンバー密閉後のCO<sub>2</sub>濃度の増加速度を記録し、土壌呼吸速度の算出に用いた。根の呼吸の影響を排除した微生物呼吸速度を評価するチャンバーについては、チャンバーの外周土壌を深さ40 cmまでチェーンソーで切断し（根切り）、切断面に塩ビ板を挿入することにより、外部からの根の侵入を防いだ。すべてのチャンバー内の地上25 cmの気温と地下5 cmの地温を、熱電対温度計を用いて計測した。一部のチャンバーについて、土壌水分（CS615, Campbell Scientific, UT, USA）を測定した。一部の根切りしたチャンバー上1.6 mの位置に赤外線ヒーター（800 W）を取り付け、チャンバー内部地下5 cmの地温を約2.5°C上昇させた。赤外線ヒーターは転倒防止スイッチに連結させており、ヒーター転倒時には自動的に消灯するよう設定している。

土壌呼吸速度（ $R_s$ ）や微生物呼吸速度（ $R_h$ ）は、(1)式を用いて算出した。

$$R_s \text{ or } R_h = \frac{P_0 V}{R S (T + 273.15)} \text{slope}_{\text{CO}_2} \quad (1)$$

ここで、 $P_0$ は大気圧 (kPa)、 $V$ はチャンバー体積 ( $m^3$ )、 $R$ は気体定数 ( $8.314 \text{ Pa m}^3 \text{ K}^{-1} \text{ mol}^{-1}$ )、 $S$ はチャンバー底面積 ( $m^2$ )、 $T$ はチャンバー内気温 ( $^{\circ}\text{C}$ )、slope  $\text{CO}_2$ は測定時間内 (2.5~4分)における $\text{CO}_2$ 上昇勾配である。すべてのサイト、チャンバーについて統一したプログラムで解析を行った。また、温暖化区と対照区の $R_h$ の差から、 $1^{\circ}\text{C}$ 当たりの温暖化によって増加する $R_h$ の割合 (温暖化効果)を算出した。

温度反応特性 ( $10^{\circ}\text{C}$ の地温 ( $T_s$ ) 変化に伴う呼吸速度の変化率;  $Q_{10}$ )と地温 $10^{\circ}\text{C}$ での土壌・微生物呼吸速度 ( $R_{10}$ )は、(2)式を用いて最小二乗近似より算出した。

$$R_s \text{ or } R_h = R_{10} \times Q_{10}^{\frac{T_s-10}{10}} \quad (2)$$

### 観測サイトの概要 (図3.1.1)

(1) **最北端針広混交林サイト**: 北海道大学天塩研究林における、約35年生の針広混交林 (北海道天塩郡幌延町字問寒別、 $N44^{\circ} 55' 15''$ 、 $E142^{\circ} 1' 28''$ 、標高20 m)を調査地とした (図3.1.1(a))。年平均気温は $5.5^{\circ}\text{C}$ であり、年降水量は1,115 mmである。土壌は40 cm以上にわたって有機物に富んだ古い泥炭土壌である。本サイトには2007年7月13日に土壌呼吸測定システムを設置し、温暖化処理と土壌呼吸速度の観測は積雪がない時期のみ行った。土壌呼吸区 (5反復)、根切りを行って根の影響を排除した微生物呼吸区 (5反復)、根切りを行った温暖化区 (5反復)を設置し (他の温暖化サイトでも、これら3つの処理区を同様に設置した)、無雪期における連続観測を行った。

(2) **東北地方冷温帯落葉広葉樹林サイト**: 青森県西津軽郡西目屋村の白神山地にある、約70年生のミズナラ林 ( $40^{\circ} 32' \text{ N}$ 、 $140^{\circ} 13' \text{ E}$ 、標高245 m)を調査地とした (図3.1.1(b))。年平均気温は $8.4^{\circ}\text{C}$ であり、年降水量は2,579 mmである。2011年9月から土壌呼吸測定システムを設置し、温暖化処理および土壌呼吸速度の観測を開始した。各処理区5反復を設置し、無雪期における連続観測を行った。

(3) **関東地方カシ林サイト**: 茨城県つくば市の国立環境研究所敷地内のカシ林 ( $N36^{\circ} 3' 5''$ 、 $E140^{\circ} 7' 17''$ 、標高23 m)を調査地とした (図3.1.1(c))。調査林分は、約55年生のアカマツが優占していたが、2012年以降ほぼ全てのアカマツがマツ枯れ病で枯れ、現在はシラカシが優占している。年平均気温は $13.8^{\circ}\text{C}$ であり、年降水量は約1,283 mmである。本調査地は他と異なり、まず2006年2月に対照区と温暖化区の2処理区を6反復設定し、測定を開始した。2009年7月に根非除去区に8基のチャンバー追加を行い、以降通年連続観測を行っている。

(4) **西日本常緑カシ林サイト**: 東広島市鏡山の山頂付近に分布する常緑カシ林 ( $N34^{\circ} 24' 26''$ 、 $E132^{\circ} 43' 23''$ 、標高320 m)を調査地とした (図3.1.1(d))。調査対象の林分は、1970年代後半から1980年代にかけて衰退したアカマツ林の跡地であり、その後自然再生した30年前後のアラカシ優占林である。年平均気温は $13.5^{\circ}\text{C}$ であり、年降水量は約1,446 mmである。2007年9月23日に土壌呼吸測定システムを設置して観測を開始後、2007年11月1日より温暖化処理を行った。各処理区5反復を設置し、通年連続観測を行った。

(5) **九州地方コジイ林サイト**: 宮崎大学田野フィールドの約55年生常緑広葉樹二次林 (コジイ林、 $N31^{\circ} 51'$ 、 $E131^{\circ} 18'$ 、標高130 m)を調査地とした (図3.1.1(e))。年平均気温は $17.4^{\circ}\text{C}$ 、年降水量は2,509 mmである。2008年12月中旬に土壌呼吸測定システムを設置し (各処理区5反復)、通年連続観測を開始した。

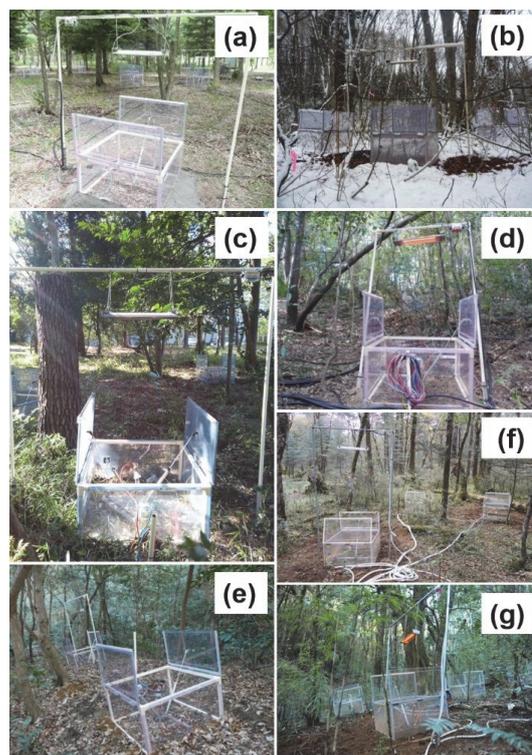


図3.1.1 温暖化操作実験サイト: (a) 最北端針広混交林サイト、(b) 東北地方冷温帯落葉広葉樹林サイト、(c) 関東地方カシ林サイト、(d) 西日本常緑カシ林サイト、(e) 九州地方コジイ林サイト、(f) 中国亜熱帯亜高山帯天然針葉樹林サイト、(g) 中国亜熱帯亜高山帯天然常緑広葉樹林サイト

(6) 中国亜熱帯亜高山帯天然針葉樹林サイト：中国科学院昆明植物研究所麗江高山植物園（雲南省麗江市）構内の天然針葉樹林(N27° 08' 23", E100° 13' 48"、標高3,188 m)を調査地とした(図3.1.1(f))。本調査地は中国南部雲南省に位置するが、亜高山帯に位置しているため、年平均気温は9.1°C、年降水量は1,160 mmとなっている。2014年8月上旬に土壤呼吸測定システムを設置し(各処理区4反復)、以降通年連続観測を行った。なお、近隣で発生した山火事の影響で、2018年後半から温暖化処理に対する地域の規制が厳しくなり、以降本サイトでは温暖化処理の継続が難しくなった。

(7) 中国亜熱帯亜高山帯天然常緑広葉樹林サイト：哀牢山自然保護区(中国雲南省景東県)内中国科学院哀牢山亜熱帯森林長期モニタリングサイト(N24° 32', E101° 01'、標高2,480 m)を調査地とした(3.1.1(g))。本調査地は天然常緑広葉樹林であり、年平均気温は11.0°C、年降水量は1,980 mmとなっている。2010年10月上旬に土壤呼吸測定システムを設置し(各処理区5反復)、2011年1月から温暖化操作実験を開始して通年連続観測を行った。

## 4. 結果及び考察

### (1) 最北端針広混交林サイト

最北端針広混交林サイトにおける観測期間は、例年4月中旬から11月下旬であり、それ以外の積雪期間はシステムを回収した。2007年7月の観測開始から2019年末までで、12年以上にわたる観測データが得られたことになる(図4.1.1)。本サイトでは、5月13日から11月8日を共通観測期間としている。共通観測期間における積算フラックスは、土壤呼吸が7.25-11.07 tC ha<sup>-1</sup>、微生物呼吸が4.79-7.92 tC ha<sup>-1</sup>、温暖化された微生物呼吸が11.37-15.81 tC ha<sup>-1</sup>の範囲で変動していた。本サイトでは、地温がフラックスの決定因子として強く働いており、地温とフラックスの顕著な指数関数的相関が見られた(図4.1.2)。その一方で、土壌水分とフラックスの相関はおおむね弱いが(図4.1.3)、2019年は微生物呼吸と土壌水分の間には負の相関が確認された。本サイトの土壌は古い泥炭土壌であるため、土壌水分の値は非常に高く、過湿な環境で微生物呼吸が減少したものと考えられる。地温が10°C上昇した時のフラックスの上昇倍率( $Q_{10}$ 値)の変動範囲は、2007年から2019年の間で、土壤呼吸が2.26-3.11、微生物呼吸が2.40-2.89、温暖化区における微生物呼吸が2.33-3.09であった。

1°C当たりの温暖化効果(温暖化による微生物呼吸速度の増加率)を年別に見ると、その変動範囲は、+21.0%から+46.1%であり(2007年から2011年までの結果は、Aguilosら(2013)<sup>11)</sup>にまとめられている)、日本国内の他の温暖化サイトと比較しても、最も大きな値を示している(図4.1.4)。本サイトでは観測から12年以上の温暖化操作を経ても、温暖化による微生物呼吸の顕著な促進的効果(温暖化効果)は衰えを見せていない。本サイトの泥炭土壌は、全温暖化サイトの中で最も有機炭素を多く含んでおり、そのことが高い温暖化効果およびその長期間にわたる温暖化効果の維持に関わっているものと考えられる。

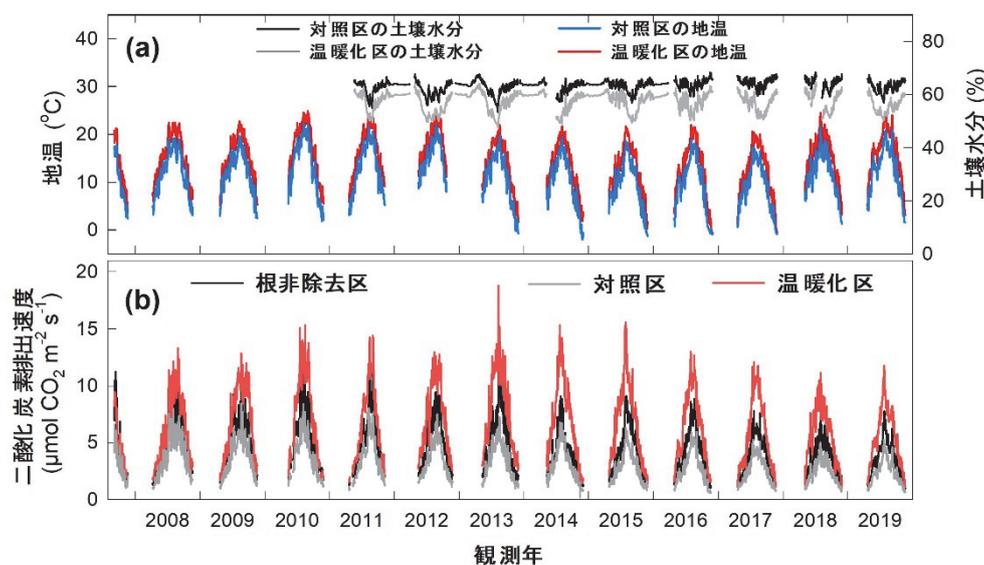


図4.1.1 最北端針広混交林サイトにおける環境データ(地温と土壌水分、a)と、各処理区におけるフラックスデータ(b)

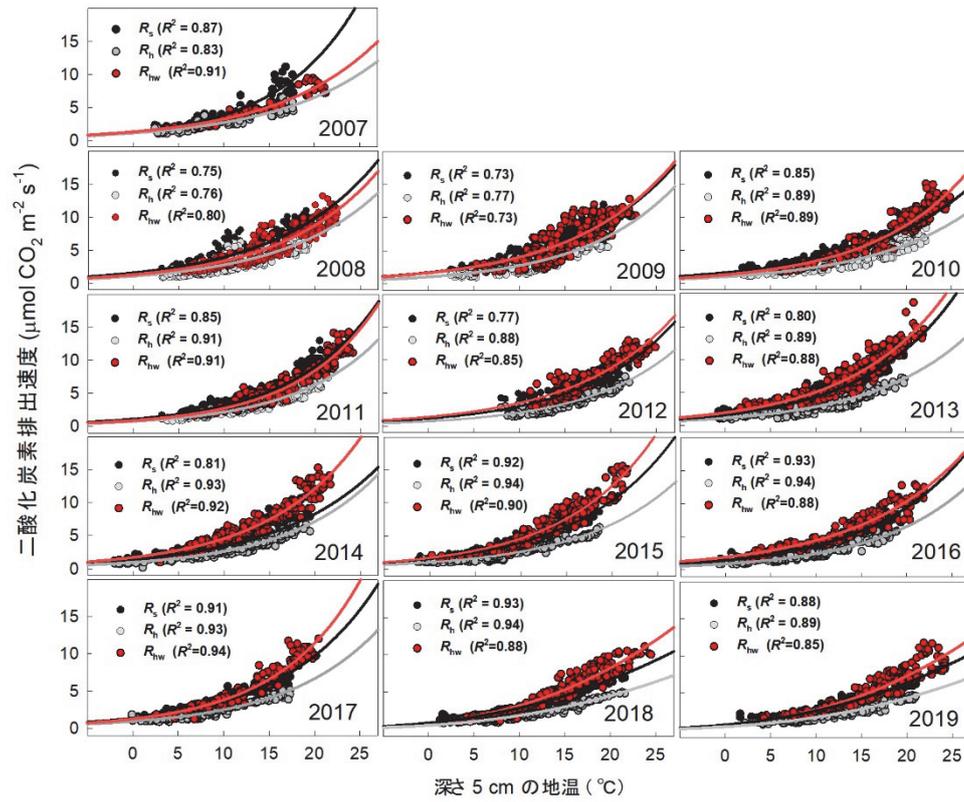


図4.1.2 最北端針広混交林サイトにおける地温と、各処理区におけるフラックスデータの相関 ( $R_s$ : 土壌呼吸 (●)、 $R_h$ : 微生物呼吸 (●)、 $R_{hw}$ : 温暖化区の微生物呼吸 (●))

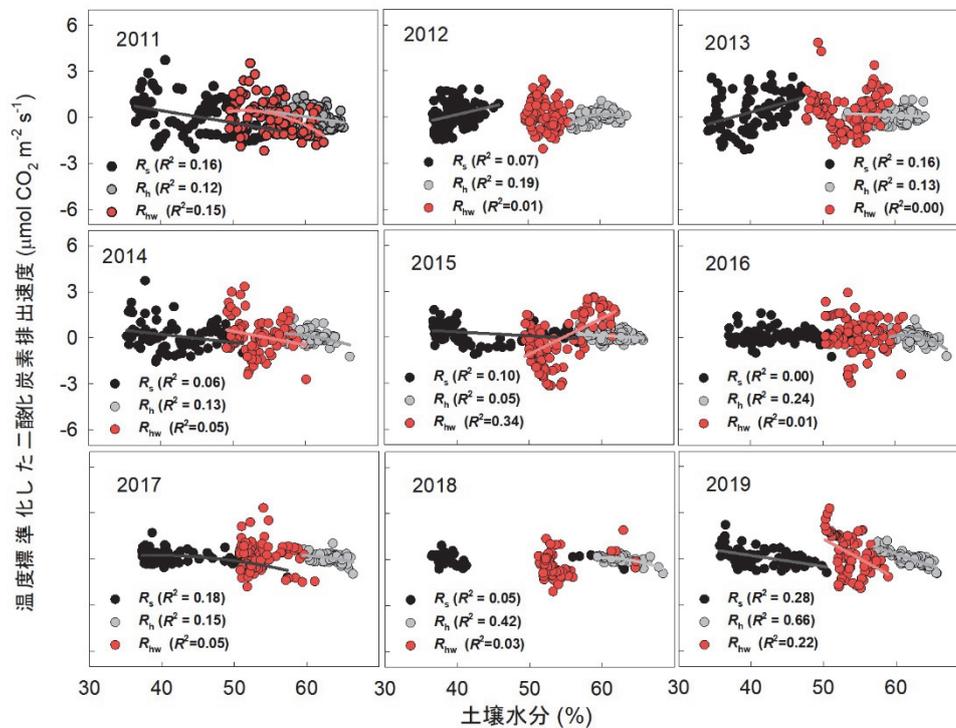


図4.1.3 最北端針広混交林サイトにおける土壌水分と、各処理区における温度標準化したフラックスデータの相関 ( $R_s$ : 土壌呼吸 (●)、 $R_h$ : 微生物呼吸 (●)、 $R_{hw}$ : 温暖化区の微生物呼吸 (●))

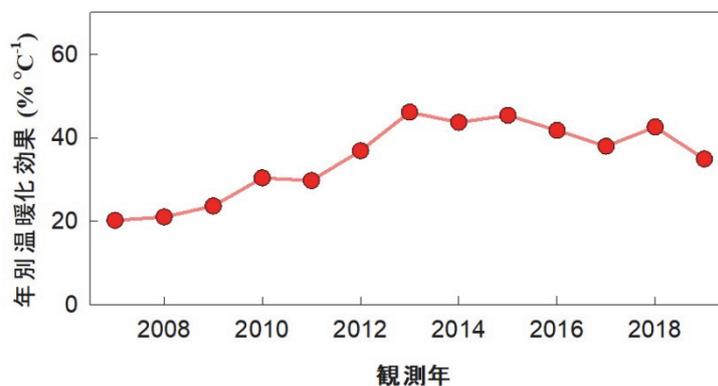


図4.1.4 最北端針広混交林サイトにおける年別温暖化効果

## (2) 東北地方冷温帯落葉広葉樹林サイト

東北地方冷温帯落葉広葉樹林サイトでは、例年5月中旬から11月下旬まで観測を行っており、それ以外の積雪期間はシステムを回収している。特に本サイトでは、6月3日から11月10日までを2012年以降の共通観測期間としている。2011年9月に観測を開始して以降、2019年で8年以上の観測データが得られたことになる(図4.1.5)。2012年から2019年の共通観測期間における積算フラックスの変動範囲は、土壌呼吸が9.33-11.18 tC ha<sup>-1</sup>、微生物呼吸が6.14-9.13 tC ha<sup>-1</sup>、温暖化された微生物呼吸が7.02-13.33 tC ha<sup>-1</sup>であった。本サイトでは、地温がフラックスの決定因子として強く働いており、毎年顕著な地温とフラックスの指数関数的相関が確認された(図4.1.6)。一方で、土壌水分とフラックスの関係性は温度と比して弱い、乾燥および過湿いずれの状況においても、フラックスは減少する傾向が見られた(図4.1.7)。Q<sub>10</sub>値の変動幅は、土壌呼吸が2.24-2.78、微生物呼吸が2.40-2.85、温暖化区における微生物呼吸が2.03-2.81であった。

本サイトでは観測から8年間の温暖化操作を経ても、微生物呼吸に対する促進的な温暖化効果が観測されている。1°C当たりの年別温暖化効果は、2012年以降+6.2%から+18.5%の間で変動していた(図4.1.8)。2012年から2016年のデータに基づいた解析結果が、2018年4月に国際科学雑誌Journal of Geophysical Research: Biogeosciencesにて公開された<sup>12)</sup>。その結果では、降雨の日数と正の相関を示す事が明らかになっており、温暖化効果に対する湿潤な環境の重要性が示された。

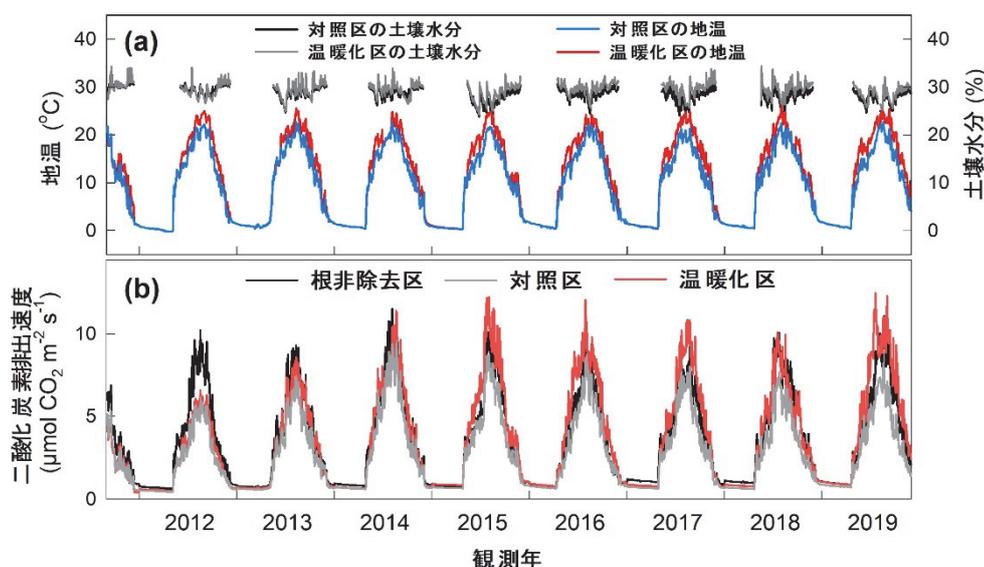


図4.1.5 東北地方冷温帯落葉広葉樹林サイトにおける環境データ(地温と土壌水分、a)と、各処理区におけるフラックスデータ(b)

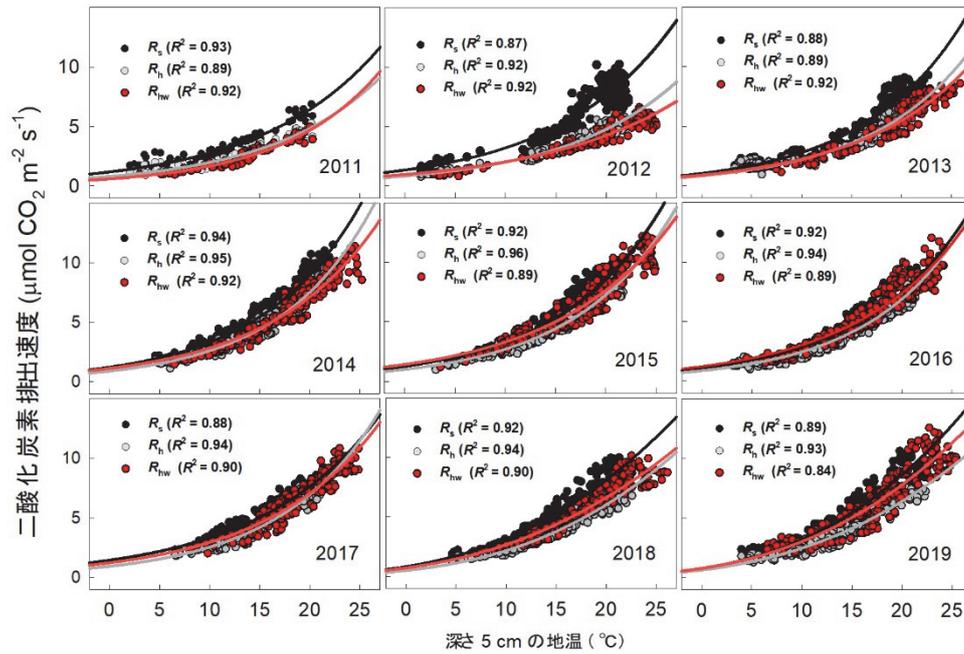


図4.1.6 東北地方冷温帯落葉広葉樹林サイトにおける地温と、各処理区におけるフラックスデータの相関 ( $R_s$ : 土壌呼吸 (●)、 $R_h$ : 微生物呼吸 (●)、 $R_{hw}$ : 温暖化区の微生物呼吸 (●))

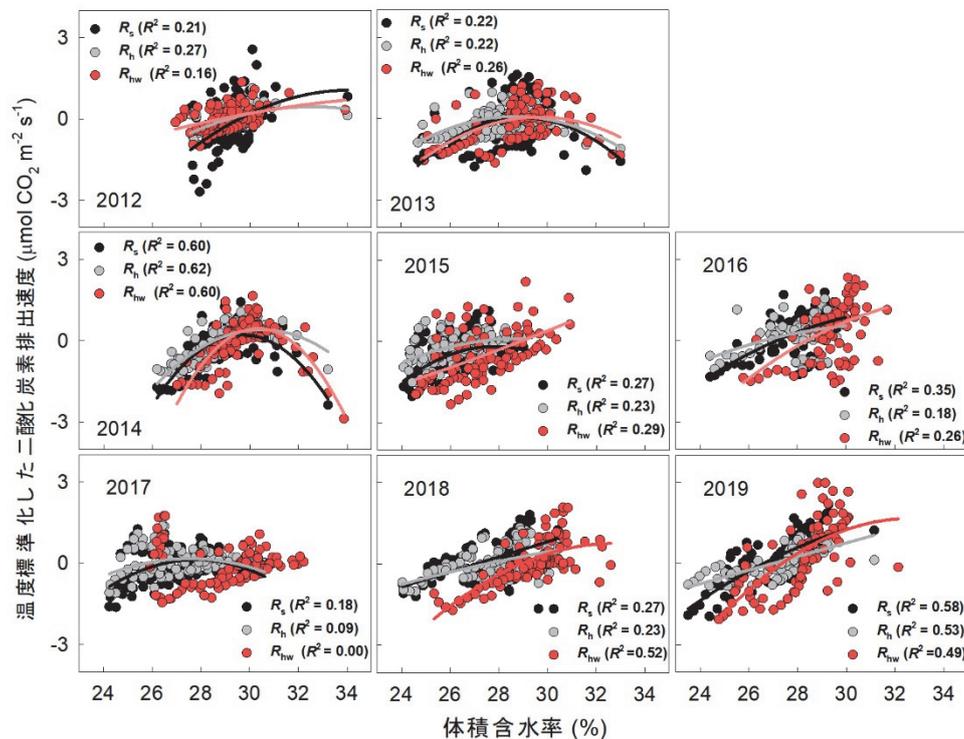


図4.1.7 東北地方冷温帯落葉広葉樹林サイトにおける土壌水分と、各処理区における温度標準化したフラックスデータの相関 ( $R_s$ : 土壌呼吸 (●)、 $R_h$ : 微生物呼吸 (●)、 $R_{hw}$ : 温暖化区の微生物呼吸 (●))

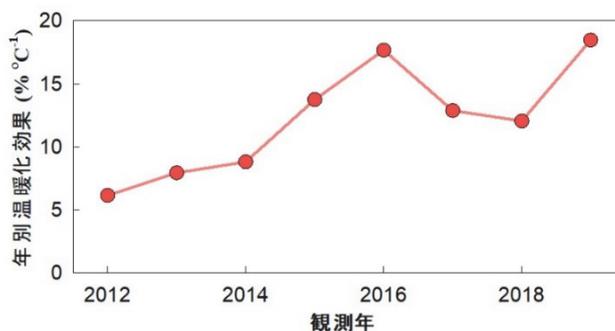


図4.1.8 東北地方冷温帯落葉広葉樹林サイトにおける年別温暖化効果

### (3) 関東地方カシ林サイト

本サイトでは、2006年2月に対照区と温暖化区の2処理区を6反復設定し、2009年7月に根非除去区に8基のチャンパー追加を行っている。2019年で、約14年のデータが得られたことになる(図4.1.9)。対照区と温暖化区を設置した2006年は、対照区のフラックスが非常に大きくなっているが、これはチャンパー周辺の根切り(攪乱)を行った影響が強くと考えられる。2007年以降は、微生物呼吸、温暖化された微生物呼吸の年積算フラックスは、それぞれ13.50-17.19 tC ha<sup>-1</sup> yr<sup>-1</sup>、14.54-19.10 tC ha<sup>-1</sup> yr<sup>-1</sup>の範囲で変動していた。また、2009年に追加した根非除去区における観測から、2009年以降における土壌呼吸の変動幅が16.03-21.18 tC ha<sup>-1</sup> yr<sup>-1</sup>であることが明らかになった。本サイトでは、フラックスの決定因子としては地温の影響が強いが(図4.1.10)、夏季の降水量によっては土壌が乾燥し、土壌水分が強く影響することがある。2010年の様に夏季の降水量が著しく少ない場合(2010年は8月に5mmという少雨を記録している)、土壌水分とフラックスの間には、著しく高い相関が見られ、フラックスの決定因子として土壌水分が強く影響していたことがうかがえた(図4.1.11)。Q<sub>10</sub>値の変動範囲に関しては、土壌呼吸が1.80-2.55、微生物呼吸が1.88-2.89、温暖化区における微生物呼吸が1.79-2.57であった。1°C当たりの年別温暖化効果は、-13.7%(2006年観測開始年)から+10.3%と、観測年によって変動の幅が非常に大きかった。それには、2006年の様に、チャンパー周辺の攪乱(根切り)が強く影響したことや、夏季の少雨による土壌乾燥が関係しているものと考えられる。

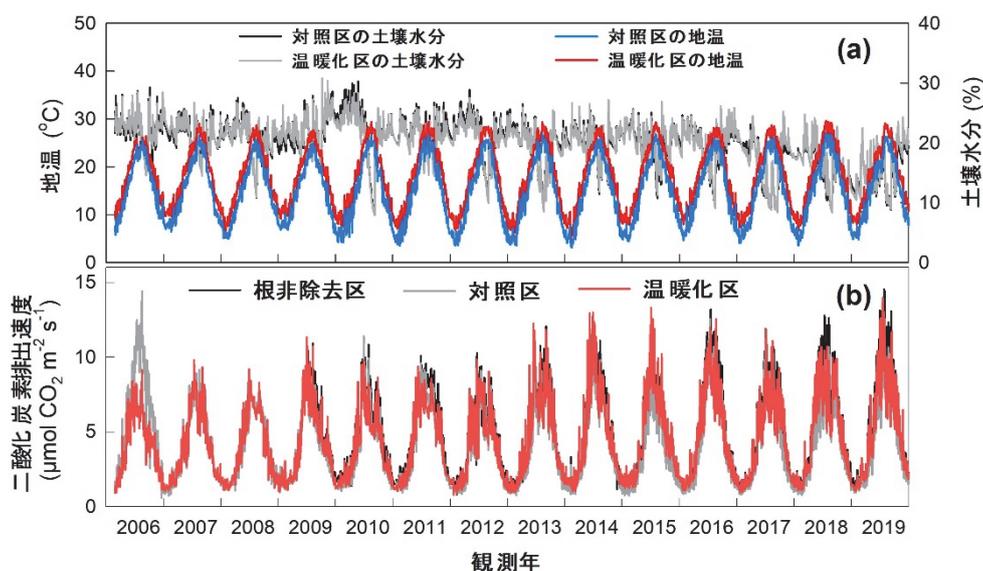


図4.1.9 関東地方カシ林サイトにおける環境データ(地温と土壌水分、a)と、各処理区におけるフラックスデータ(b)

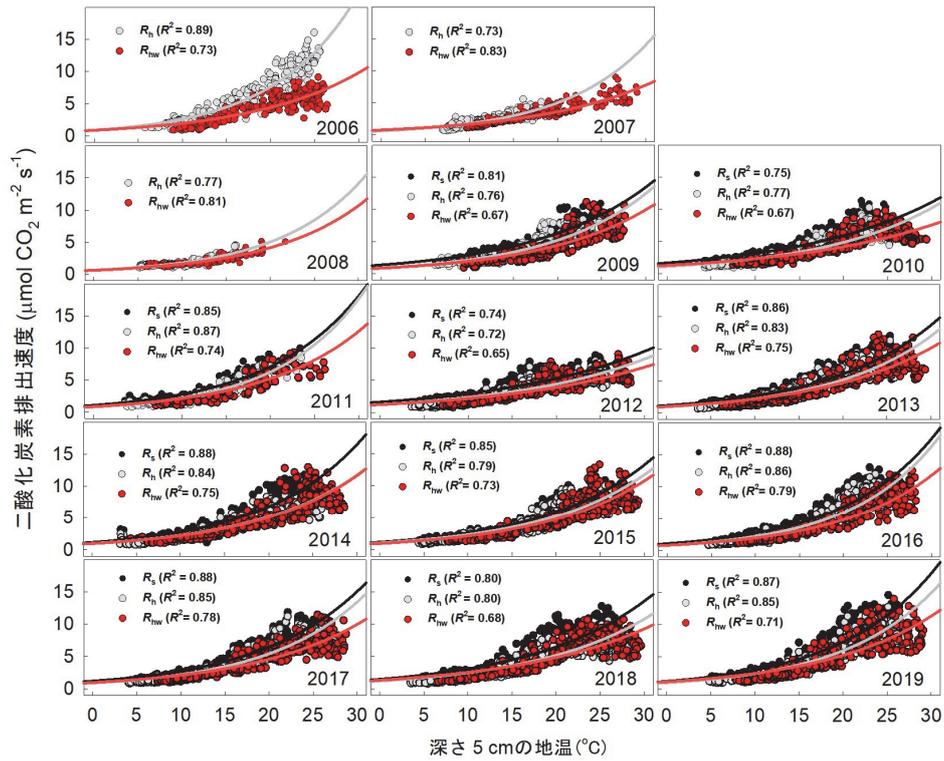


図4.1.10 関東地方カシ林サイトにおける地温と、各処理区におけるフラックスデータの相関 ( $R_s$ : 土壌呼吸 (●)、 $R_h$ : 微生物呼吸 (●)、 $R_{hw}$ : 温暖化区の微生物呼吸 (●))

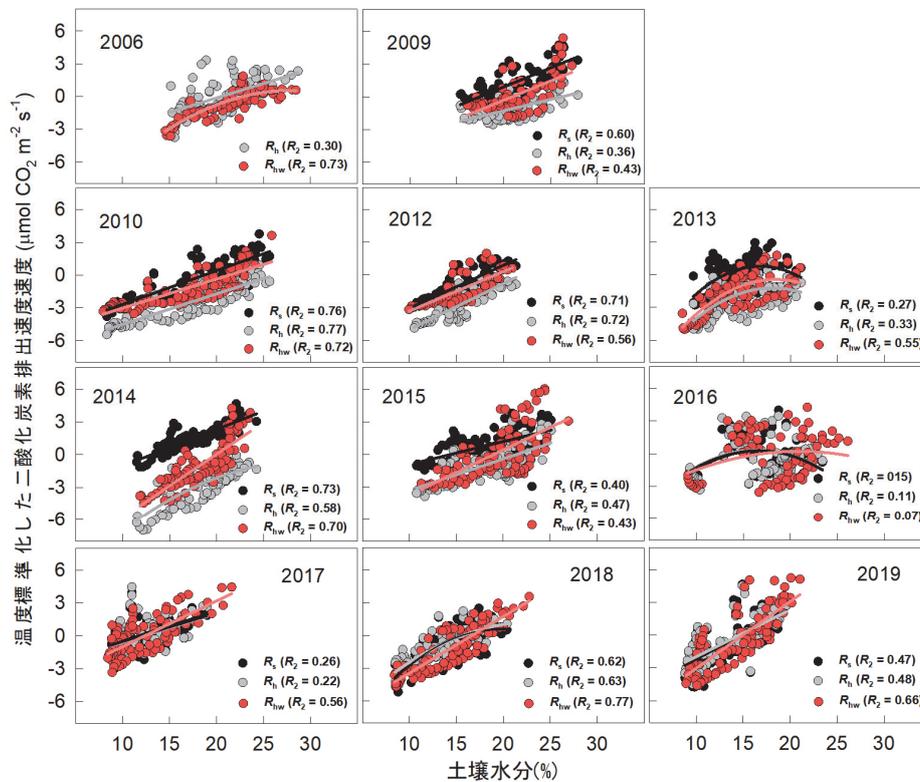


図4.1.11 関東地方カシ林サイトにおける土壌水分と、各処理区における温度標準化したフラックスデータの相関 ( $R_s$ : 土壌呼吸 (●)、 $R_h$ : 微生物呼吸 (●)、 $R_{hw}$ : 温暖化区の微生物呼吸 (●))

#### (4) 西日本常緑カシ林サイト

本サイトでは、2019年で約12年のデータが得られている（図4.1.12）。本サイトにおける各処理区の年積算フラックスは、土壌呼吸が16.82-22.54 tC ha<sup>-1</sup> yr<sup>-1</sup>、微生物呼吸が12.91-16.94 tC ha<sup>-1</sup> yr<sup>-1</sup>、温暖化された微生物呼吸が15.23-19.54 tC ha<sup>-1</sup> yr<sup>-1</sup>の範囲で変動していた。本サイトにおける土壌有機炭素量は、日本国内における他サイトと比較しても相対的に低い、フラックスは国内最大となっている。なぜ基質である有機炭素が少ない状況で、大きな土壌呼吸量や微生物呼吸量が示されるのか、本研究のサブテーマ4と協力しながら、現在も分析を進めている。本サイトでは毎年地温とフラックスの指数関数的相関が見られ（図4.1.13）、他の観測サイトと同様に、フラックスに対する地温の影響が大きかった。一方で、7月から9月の温度標準化したフラックスと土壌水分の間には、概して強い相関がみられた（図4.1.14）。そのため、降水量が少ない7月から9月にかけては、本サイトでは土壌水分がフラックスの決定因子として強く働いていたことがうかがえた。これには、本サイトにおける土壌の保水力が小さく、乾燥影響を受けやすいことも関係しているものと考えられる。2008年以降の $Q_{10}$ 値の変動範囲は、土壌呼吸が2.00-3.62、微生物呼吸が2.09-3.64、温暖化区における微生物呼吸が1.96-3.57であり、国内における他サイトと比較しても、変動範囲が大きかった。本サイトでは夏季の乾燥が強い場合には土壌呼吸や微生物呼吸が減少する傾向がみられたため、それによって $Q_{10}$ 値が低下し、大きな $Q_{10}$ 値の変動に寄与したものと考えられる。

1°C当たりの温暖化効果は、+4.2%から+13.5%の範囲で変動していた（図4.1.15）。温暖化効果が最北端針広混交林サイトや東北地方冷温帯落葉広葉樹林サイトに比して相対的に小さいことには、乾燥によって温暖化効果が夏季に低下したことが影響したものと考えられる。一方で、観測から12年間の温暖化操作を経ても、本サイトでは温暖化効果が減少傾向を示していない。土壌有機炭素量が少ない環境で長期的に温暖化効果が維持された点が、本サイトの特徴である。サブテーマ3の解析結果から、温暖化区で有機物の分解に関わる放線菌の出現頻度が有意に増加したことが明らかにされている。その点も、本サイトにおける長期的な温暖化応答メカニズムに関係しているものと考えられる。

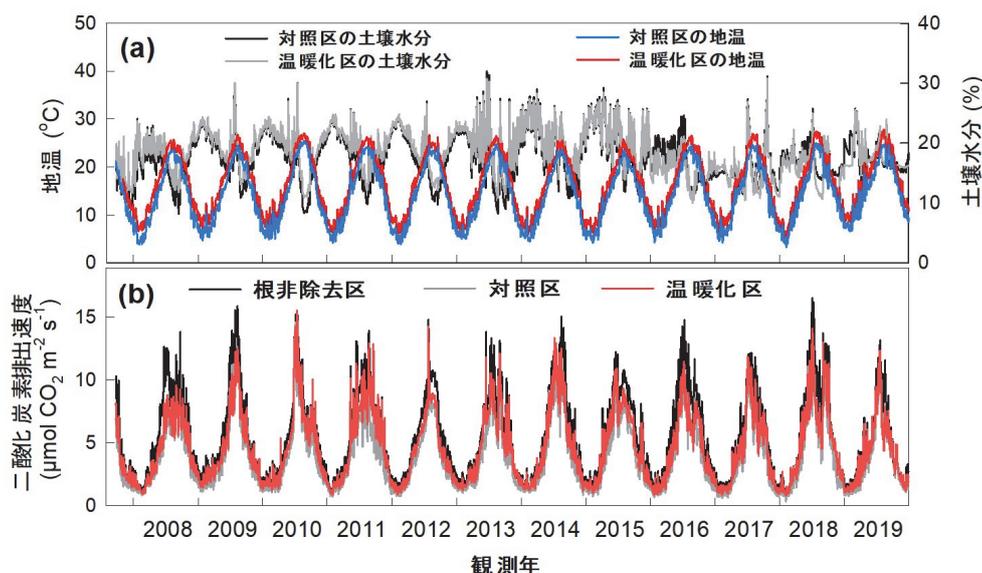


図4.1.12 西日本常緑カシ林サイトにおける環境データ（地温と土壌水分、a）と、各処理区におけるフラックスデータ（b）

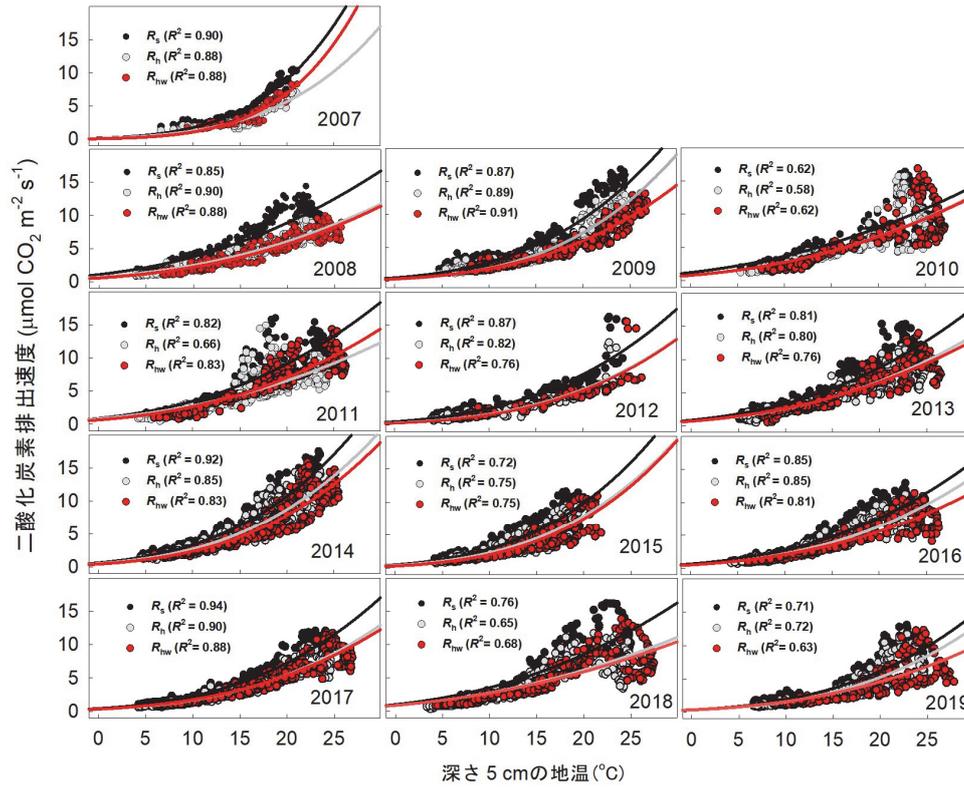


図4.1.13 西日本常緑カシ林サイトにおける地温と、各処理区におけるフラックスデータの相関 ( $R_s$ : 土壌呼吸 (●)、 $R_h$ : 微生物呼吸 (●)、 $R_{hw}$ : 温暖化区の微生物呼吸 (●))

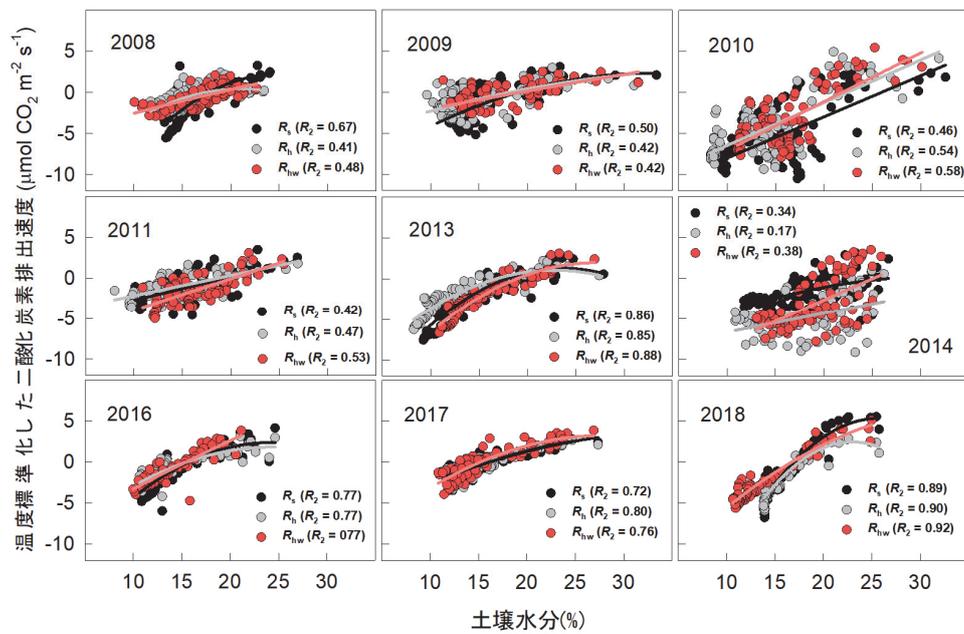


図4.1.14 西日本常緑カシ林サイトにおける土壌水分と、各処理区における温度標準化したフラックスデータの相関 ( $R_s$ : 土壌呼吸 (●)、 $R_h$ : 微生物呼吸 (●)、 $R_{hw}$ : 温暖化区の微生物呼吸 (●))

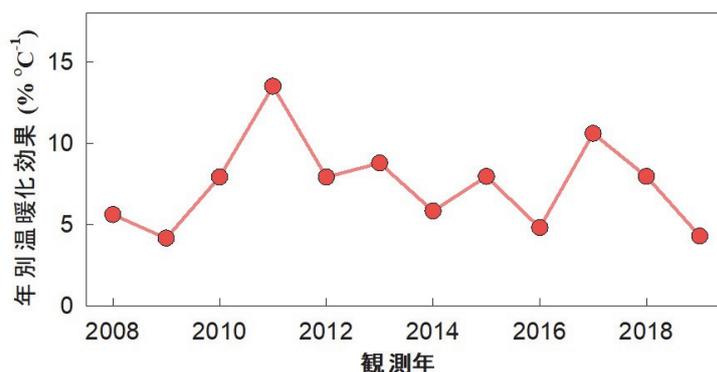


図4. 1. 15 西日本常緑カシ林サイトにおける年別温暖化効果

### (5) 九州地方コジイ林サイト

本サイトでは、2009年以降約11年のデータが得られている（図4. 1. 16）。本サイトにおける各処理区の年積算フラックスは、土壤呼吸が12.64-18.41 tC ha<sup>-1</sup> yr<sup>-1</sup>、微生物呼吸が9.30-13.33 tC ha<sup>-1</sup> yr<sup>-1</sup>、温暖化された微生物呼吸が10.86-15.10 tC ha<sup>-1</sup> yr<sup>-1</sup>の範囲で変動していた。本サイトでは、毎年顕著な地温とフラックスの指数関数的相関が見られ、フラックスの決定因子として地温の影響が強いことがうかがえた（図4. 1. 17）。その一方で、夏季（特に8月）の降水量が著しく少なかった2013年および2016年などは、土壤水分とフラックスの非常に強い相関が見られた（図4. 1. 18）。これらのことから、湿潤な環境（年降水量は約2,500 mm）にある本サイトにおいては、フラックスの決定因子として温度の影響が大きい、夏季の降水量と土壤水分も、年によっては強く影響することがうかがえた。Q<sub>10</sub>値の変動範囲は、土壤呼吸が2.34-2.97、微生物呼吸が2.36-2.94、温暖化区における微生物呼吸が2.23-3.02であった。

1°C当たりの年別温暖化効果は+6.8%から+17.8%であり（図4. 1. 19）、9年間の温暖化操作後も、温暖化による微生物呼吸の促進的効果は減少傾向を示していない。本サイトでは、7月から9月の降水量が、年別温暖化効果と正の相関を示すことが明らかになっている<sup>9)</sup>。そのため、微生物呼吸に対する促進的な温暖化効果が長期にわたって維持されているのには、年間降水量約2,500 mmという湿潤な環境が影響しているものと考えられる。

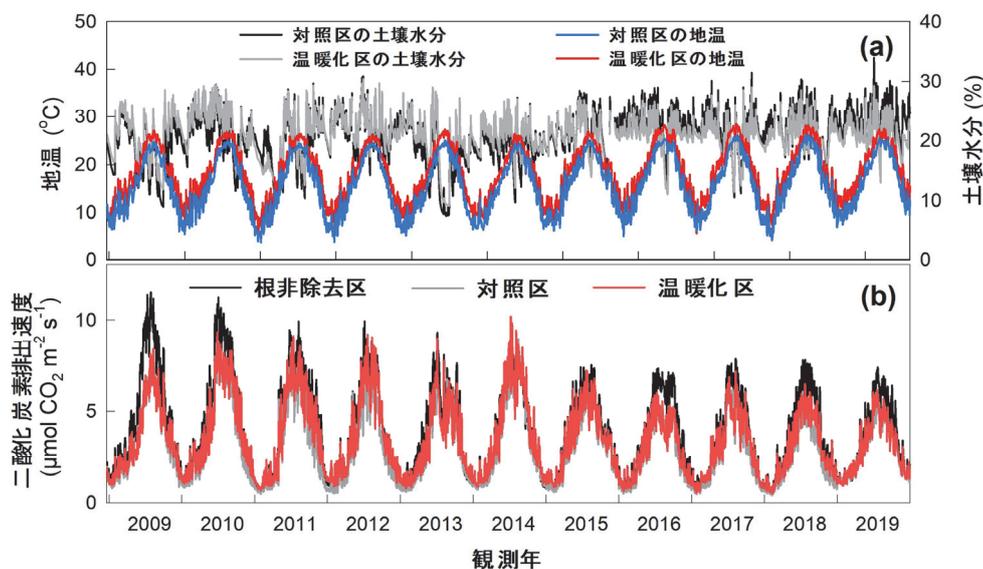


図4. 1. 16 九州地方コジイ林サイトにおける環境データ（地温と土壤水分、a）と、各処理区におけるフラックスデータ（b）

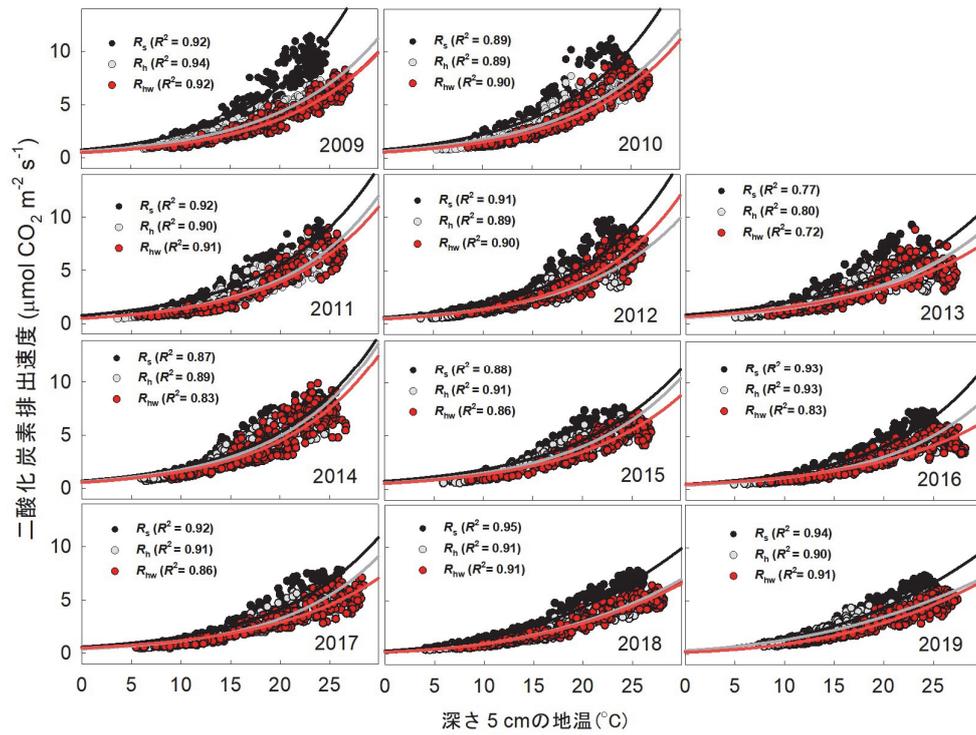


図4.1.17 九州地方コジイ林サイトにおける地温と、各処理区におけるフラックスデータの相関 ( $R_s$ : 土壌呼吸、 $R_h$ : 微生物呼吸、 $R_{hw}$ : 温暖化区の微生物呼吸)

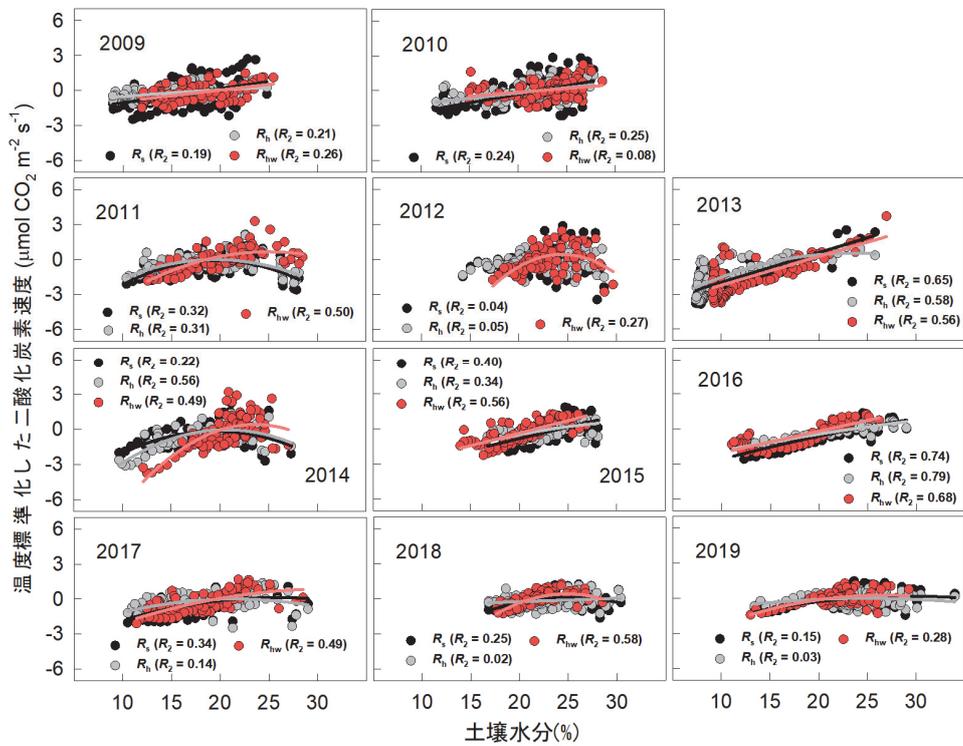


図4.1.18 夏季(7-9月)の九州地方コジイ林サイトにおける土壌水分と、各処理区におけるフラックスデータの相関 ( $R_s$ : 土壌呼吸、 $R_h$ : 微生物呼吸、 $R_{hw}$ : 温暖化区の微生物呼吸)

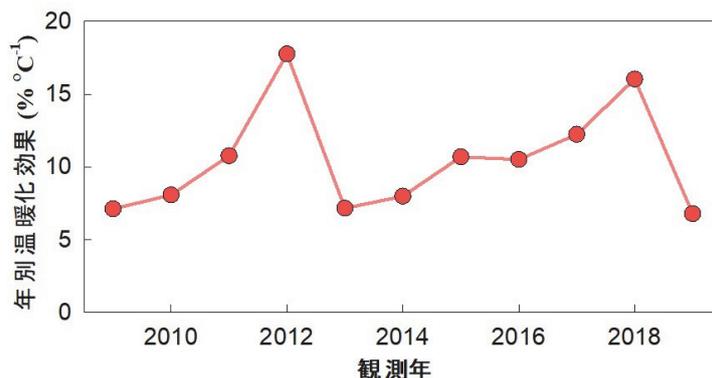


図4.1.19 九州地方コジイ林サイトにおける年別温暖化効果

#### (6) 中国亜熱帯亜高山帯天然針葉樹林サイト

本サイトでは、約5年半のデータが得られている(図4.1.20)。本サイトにおける各処理区の年積算フラックスは、土壌呼吸が $6.05\text{--}6.70\text{ tC ha}^{-1}\text{ yr}^{-1}$ 、微生物呼吸が $4.81\text{--}5.57\text{ tC ha}^{-1}\text{ yr}^{-1}$ 、温暖化された微生物呼吸が $5.33\text{--}8.29\text{ tC ha}^{-1}\text{ yr}^{-1}$ の範囲で変動していた。本サイトは高標高で低温のため、フラックスに対する温度の影響が非常に強かった(図4.1.21)。一方で、フラックスに対する土壌水分の影響は、2015年を除いて非常に弱かった(図4.1.22)。2015年は4月から7月上旬にかけて、例外的に土壌水分が20%程度まで落ち込んだため、土壌水分とフラックスの間にある程度の相関が見られた。 $Q_{10}$ 値の変動範囲は、土壌呼吸が $3.03\text{--}4.65$ 、微生物呼吸が $3.17\text{--}5.41$ 、温暖化区における微生物呼吸が $2.46\text{--}4.57$ であり、他のサイトと比較しても高い温度敏感性を示した。

$1^{\circ}\text{C}$ 当たりの年別温暖化効果の変動範囲は $+13.2\%$ から $+17.4\%$ であり、高い $Q_{10}$ 値を反映して大きな温暖化効果を示した。なお、近隣で発生した山火事の影響で、2018年後半から温暖化処理に対する地域の規制が厳しくなり、以降本サイトでは温暖化処理の継続が難しくなった。

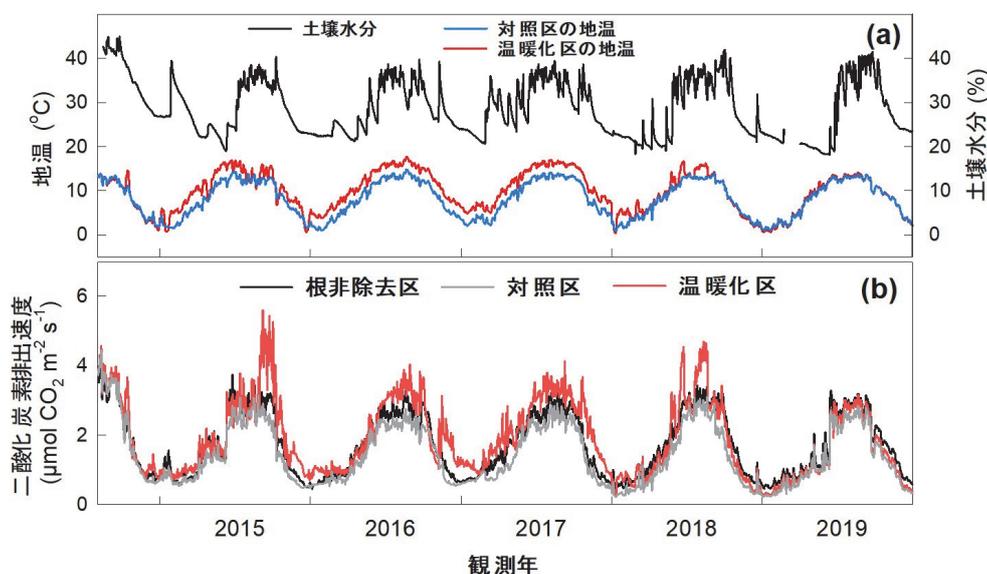


図4.1.20 中国亜熱帯亜高山帯天然針葉樹林サイトにおける環境データ(地温と土壌水分、a)と、各処理区におけるフラックスデータ(b)

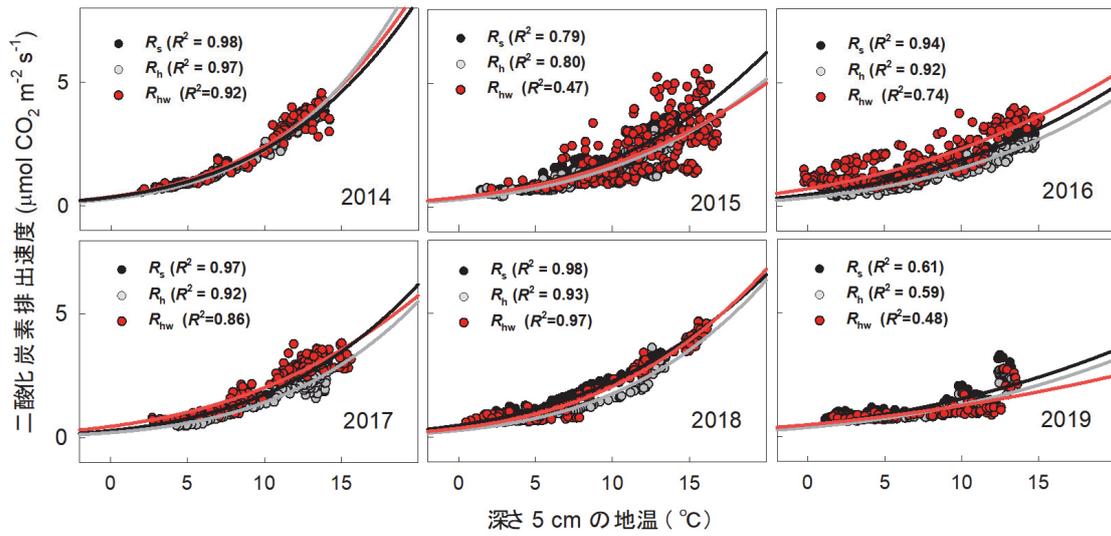


図4.1.21 中国亜熱帯亜高山帯天然針葉樹林サイトにおける地温と、各処理区におけるフラックスデータの相関 ( $R_s$ : 土壌呼吸、 $R_h$ : 微生物呼吸、 $R_{hw}$ : 温暖化区の微生物呼吸)

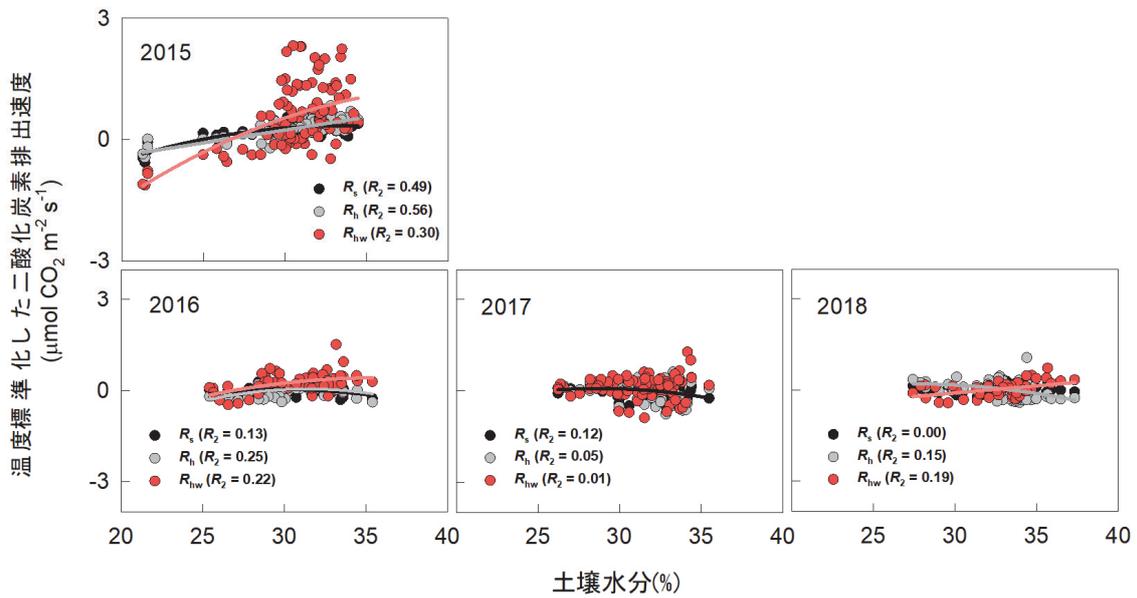


図4.1.22 夏季(7-9月)の中国亜熱帯亜高山帯天然針葉樹林サイトにおける土壌水分と、各処理区におけるフラックスデータの相関 ( $R_s$ : 土壌呼吸、 $R_h$ : 微生物呼吸、 $R_{hw}$ : 温暖化区の微生物呼吸)

### (7) 中国亜熱帯亜高山帯天然常緑広葉樹林サイト

本サイトでは、約9年間のデータが得られている（図4.1.23）。なお、2019年5月以降システムが稼働していたものの、環境データおよびフラックスデータの変動が例年のデータとは大きく異なり、システムトラブルによるエラー値が含まれる可能性が考えられた。その補正に関しては現在検討中であり、下記に示す定量的な評価（年積算値、 $Q_{10}$ 値、温暖化効果）や水分反応の分析に関しては、2019年のデータは除いてある。

本サイトにおける各処理区の年積算フラックスは、土壌呼吸が10.97-13.17 tC ha<sup>-1</sup> yr<sup>-1</sup>、微生物呼吸が9.64-11.13 tC ha<sup>-1</sup> yr<sup>-1</sup>、温暖化された微生物呼吸が11.11-13.40 tC ha<sup>-1</sup> yr<sup>-1</sup>の範囲で変動していた。Tanら（2013）<sup>13)</sup> に報告されている様に、本サイトではフラックスに対する温度の影響が非常に強く、地温とフラックスの間には、毎年顕著な指数関数的相関が見られた（図4.1.24）。一方で、土壌水分とフラックスの相関は、地温とフラックスの相関と比して弱いものであった（図4.1.25）。 $Q_{10}$ 値の変動範囲は、土壌呼吸が3.38-6.45、微生物呼吸が2.92-5.58、温暖化区における微生物呼吸が3.21-5.65であり、観測サイトの中で最も高い値を記録した。

1°C当たりの温暖化効果は+6.4%から+13.0%の範囲で変動していた（図4.1.26）本サイトに置ける2014年までのデータに関しては、Wuら（2016）<sup>8)</sup> に報告されている。本サイトでは、7年間の温暖化処理の後も、温暖化効果は低減する傾向を見せていない。これには、本サイトの豊富な土壌有機炭素量と、湿潤な環境が関係しているものと考えられる。

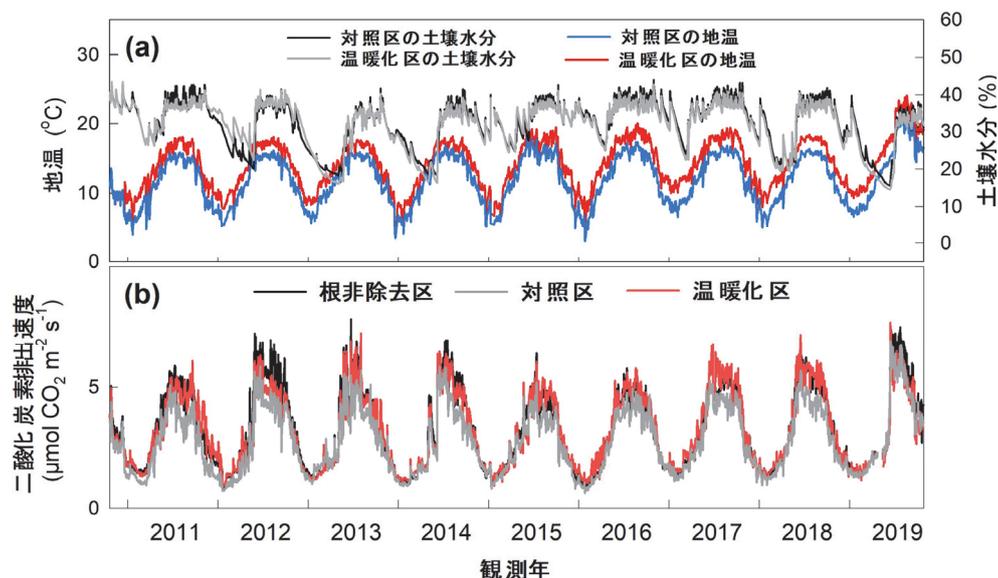


図4.1.23 中国亜熱帯亜高山帯天然常緑広葉樹林サイトにおける環境データ（地温と土壌水分、a）と、各処理区におけるフラックスデータ（b）

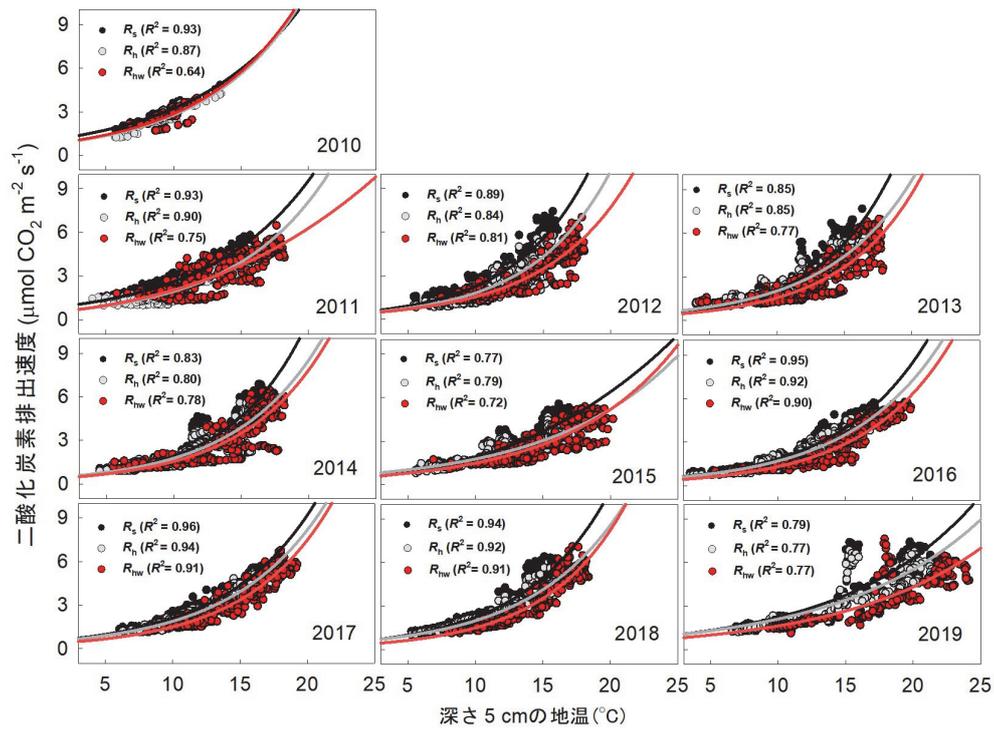


図4.1.24 中国亜熱帯亜高山帯天然常緑広葉樹林サイトにおける地温と、各処理区におけるフラックスデータの相関 ( $R_s$ : 土壌呼吸、 $R_h$ : 微生物呼吸、 $R_{nw}$ : 温暖化区の微生物呼吸)

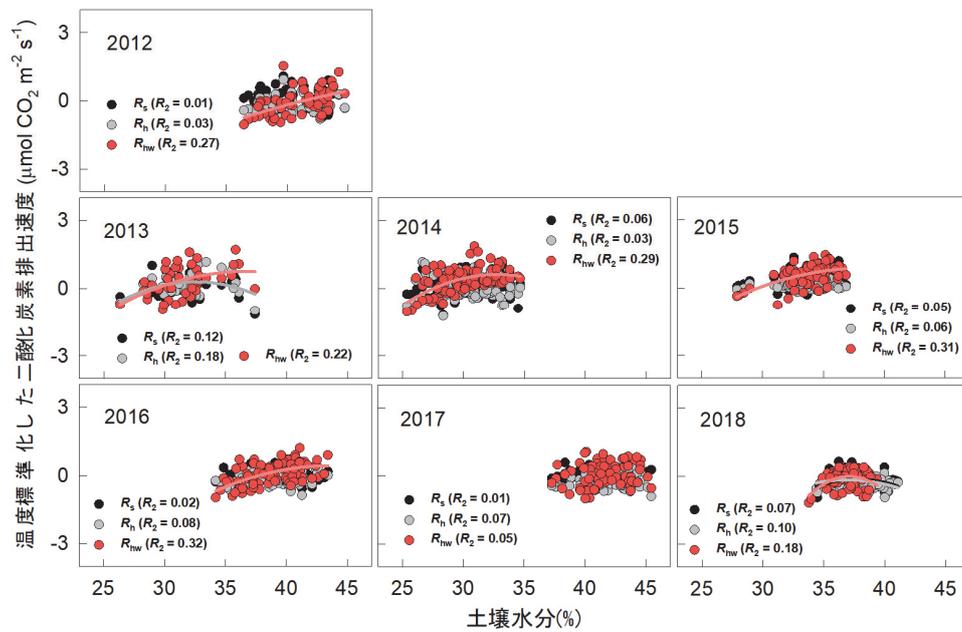


図4.1.25 夏季(7-9月)の中国亜熱帯亜高山帯天然常緑広葉樹林サイトにおける土壌水分と、各処理区におけるフラックスデータの相関 ( $R_s$ : 土壌呼吸、 $R_h$ : 微生物呼吸、 $R_{nw}$ : 温暖化区の微生物呼吸)



図4. 1. 26 中国亜熱帯亜高山帯天然常緑広葉樹林サイトにおける年別温暖化効果

## 5. 本研究により得られた成果

### (1) 科学的意義

欧米における報告では、土壌呼吸および微生物呼吸に対する温暖化効果は、長期的な温暖化で漸減するとされていた。しかしながら本研究からは、アジアモンスーン地域の森林土壌では温暖化効果が欧米における報告よりも相対的に高く、長期間維持されることが示された。また、一部の観測サイトで降雨の日数と温暖化効果に正の相関がみられ、温暖化効果の長期維持に湿潤な環境がかかわっていることが示された。ここから、アジアモンスーン地域のように湿潤な環境下では、温暖化による微生物呼吸の増加が地球温暖化をさらに加速させる可能性が示された。

また本研究では、1時間サイクルの非常に高解像なデータが、各観測サイトから5年から14年におよぶ長期間にわたって得られている。これほど長期間の土壌温暖化操作実験に関する多地点のデータセットは、データが不足しているアジア地域では他に類を見ないものである。本データセットにモデルや機械学習を適用することで、土壌呼吸や微生物呼吸の広域評価や気候変動下における将来予測の精緻化に大きく貢献できるものと考えられる。

### (2) 環境政策への貢献

#### <行政が既に活用した成果>

特に記載すべき事項はない。

#### <行政が活用することが見込まれる成果>

本研究結果は、アジアモンスーン地域の森林土壌からは、温暖化によってこれまで予測されていたより多くの二酸化炭素が排出されることを示唆するものである。その場合、より一層効果的な適応策、緩和策が求められるのは自明である。本研究結果は、その様な適応策、緩和策策定のための科学的根拠を提供できるものと考えられる。例えば、本研究の先行研究結果であるTeramotoらによる論文<sup>9)</sup>は、既にIPCC特別報告書「気候変動と土地」に引用されている。同じく本研究の先行研究結果であるWuらによる論文<sup>8)</sup>は、著名な科学雑誌であるNature掲載論文<sup>14)</sup>に引用されている。本研究から得られた成果であるTeramotoらによる論文<sup>12)</sup>も、これまでの先行研究結果を支持する内容であり、今後より一層効果的な環境政策策定の科学的根拠として貢献できるものと考えられる。

## 6. 国際共同研究等の状況

本サブテーマは、マレーシア森林研究所 (FRIM)、中国科学院シーサンバンナ熱帯植物園、国立台湾大学との共同研究体制を構築し、研究活動を推進した。また、サブテーマ1 (国立環境研究所) は、2019年3月4日、FRIMと新たに「熱帯森林科学と環境科学に関する共同研究協定 (NIES-FRIM MoU)」を締結し、共同研究体制の一層の活性化に貢献した。

## 7. 研究成果の発表状況

### (1) 誌上発表

#### <論文 (査読あり) >

- 1) M. TERAMOTO, N. LIANG, M. S. ISHIDA and J. ZENG: J. Geophys. Res. Biogeosci, 123, 1161-1177 (2018), Long-term stimulatory warming effect on soil heterotrophic respiration in a cool-temperate broad-leaved deciduous forest in northern Japan.

#### <その他誌上発表 (査読なし) >

特に記載すべき事項はない。

### (2) 口頭発表 (学会等)

- 1) N. LIANG, T. ARAMAKI, M. TERAMOTO: AsiaFlux Workshop 2017, Beijing, China, 2017  
“Radiocarbon ( $^{14}\text{C}$ ) as a powerful tool for studying on soil organic carbon decomposition under global warming”
- 2) M. TERAMOTO, N. LIANG, S. ISHIDA, J. ZENG and S. JIN: AsiaFlux Workshop 2017, Beijing, China, 2017  
“Long-term warming effect on heterotrophic respiration in a cool-temperate deciduous broad-leaved forest in northern Japan”
- 3) 高木健太郎、梁乃申、寺本宗正、孫力飛、K. M. RYHTI、M. AGUILOS: 日本農業気象学会2018年全国大会 (2018)  
「10年間の土壌温暖化操作が北海道北部の植林泥炭地の微生物呼吸量に与えた影響」
- 4) 孫力飛、高木健太郎、梁乃申、寺本宗正、平野高司、矢崎友嗣、崔銳: 日本農業気象学会2018年全国大会 (2018)  
「異なる施業・攪乱履歴のある三林分における土壌呼吸特性の比較」
- 5) M. TERAMOTO, T. KONDO, N. LIANG, J. ZENG, K. NAKANE, J. KOARASHI and M. ATARASHI-ANDOH: OzFkux-AsiaFlux Conference 2018, Darwin, Australia, 2018  
“Feedback of soil organic carbon decomposition to artificial soil warming”
- 6) X. ZHAO, N. LIANG, M. TERAMOTO, J. ZENG, S. B. MUSA: OzFkux-AsiaFlux Conference 2018, Darwin, Australia, 2018  
“Soil Moisture as the key Factor Controls Soil  $\text{CO}_2$  Efflux in Lowland Tropical Forest Southeast Asia”
- 7) N. LIANG, M. TERAMOTO, K. TAKAGI, T. KONDO, Y. ZHANG, J. HE, Y. WANG, S. LI, J. FANG, S. PIAO, D.Y. F. LAI, M. TAKAGI, S. ISHIDA, P. CHIANG, J. ZENG, I. HARUN: The 8th East Asian Federation of Ecological Societies (EAFES) International Congress, Nagoya, Japan, 2018  
“An automated chamber network for estimation of  $\text{CO}_2/\text{CH}_4$  sink/source of Asian terrestrial ecosystems”
- 8) K. TAKAGI, N. LIANG, K. M. RYHTI, M. AGUILOS, M. TERAMOTO M: The 8th East Asian Federation of Ecological Societies (EAFES) International Congress, Nagoya, Japan, 2018  
“Soil warming effect on the Heterotrophic respiration rate during a decadal experiment in a cool temperate forested peatland”
- 9) M. TERAMOTO, N. LIANG, K. TAKAGI, T. KONDO, M. TAKAGI, S. ISHIDA, Y. ZHANG, J. ZENG J, K. NAKANE: The 8th East Asian Federation of Ecological Societies (EAFES) International Congress, Nagoya, Japan, 2018  
“Sustained Stimulatory warming effect on soil organic carbon decomposition in Asian monsoon forests: long-term empirical validation using chamber network”

- 10) M. TERAMOTO, N. LIANG, T. KONDO, J. ZENG, K. NAKANE: Japan Geoscience Union Meeting 2018, Chiba, Japan, 2018  
 “The Influence of long term soil warming on heterotrophic respiration in an evergreen broad leaved forest in Hiroshima”
- 11) N. LIANG, P. -N. CHIANG, Y. WANG, M. TERAMOTO, K. TAKAGI, T. KONDO, J. KOARASHI, Y. ZHANG, S. LI, J. FANG, S. PIAO, D. Y. D. LAI, M. TAKAGI, S. ISHIDA, T. HIRANO, J. ZENG, Y. TAKAHASHI, M. ATARASHI-ANDOH and I. HARUN: 2018 International Long-Term Ecological Research Network (ILTER) & 12th International Long-Term Ecological Research - East Asia-Pacific Regional Network (ILTER-EAP) Joint Conference. Taichung, Taiwan, 2018  
 “Long-term response and feedback of Asian forest soil carbon flux to global warming”
- 12) K. TAKAGI, N. LIANG, M. AGUILOS, M. TERAMOTO, T. KONDO, J. KOARASHI and M. ATARASHI-ANDOH: 2018 International Long-Term Ecological Research Network (ILTER) & 12th International Long-Term Ecological Research - East Asia-Pacific Regional Network (ILTER-EAP) Joint Conference. Taichung, Taiwan, 2018  
 “Warming-induced enhancement of soil heterotrophic respiration is linearly increased by the current year’s litterfall supply in a cool-temperate forested peatland”
- 13) M. TERAMOTO, T. KONDO, N. LIANG, J. ZENG, K. NAKANE, J. KOARASHI and M. ATARASHI-ANDOH: 2018 International Long-Term Ecological Research Network (ILTER) & 12th International Long-Term Ecological Research - East Asia-Pacific Regional Network (ILTER-EAP) Joint Conference. Taichung, Taiwan, 2018  
 “Long-term warming effect on heterotrophic respiration in a warm-temperate evergreen broad-leaved forest in western Japan”
- 14) T. KONDO, M. TERAMOTO, K. NAKANE, K. TAKAGI, J. KOARASHI, M. ATARASHI-ANDOH, M. TAKAGI, S. ISHIDA and N. LIANG: 2018 International Long-Term Ecological Research Network (ILTER) & 12th International Long-Term Ecological Research - East Asia-Pacific Regional Network (ILTER-EAP) Joint Conference, Taichung, Taiwan, 2018  
 “Response of soil microbial community to climate change”
- 15) 富松元, 梁乃申: 第66回日本生態学会 (2019)  
 「東南アジア熱帯林の土壌利用変化に対する土壌呼吸の長期モニタリング」
- 16) X. ZHAO, N. LIANG, M. TERAMOTO, J. ZENG, Z. L. YAO, S. B. MUSA: International Symposium on Agricultural Meteorology (2019)  
 “Contrasting control of soil temperature and moisture on root rhizosphere respiration and heterotrophic respiration in lowland tropic rainforest in Southeast Asia”
- 17) 寺本宗正, 梁乃申, 檜本正明, 曾継業, X. ZHAO, 富松元: 第130回日本森林学会大会 (2019)  
 「苗場山ブナ林における土壌有機炭素分解に対する温暖化影響」
- 18) 梁乃申, 高橋善幸, 寺本宗正, 趙忻, 富松元, 高木健太郎, 平野高司, 近藤俊明, 小嵐淳, 安藤麻里子, 石田祐宣, 高木正博: 第130回日本森林学会大会 (2019)  
 「アジアの森林土壌有機炭素放出の温暖化影響とフィードバック効果」
- 19) 近藤俊明, 寺本宗正, 高木健太郎, 小嵐淳, 安藤麻里子, 高木正博, 石田祐宣, 梁乃申: 第130回日本森林学会全国大会 (2019)  
 「遺伝解析による土壌微生物評価から温暖化に伴う土壌呼吸量の変動要因を探る」
- 20) 小嵐淳, 安藤麻里子, 高木健太郎, 近藤俊明, 寺本宗正, 永野博彦, 國分陽子, 高木正博, 石田祐宣, 平舘俊太郎, 梁乃申: 第130回日本森林学会全国大会 (2019)  
 「温暖化は土壌に貯留する有機炭素にどのような変化をもたらすか？」
- 21) 高木健太郎, 梁乃申, M. AGUILOS, K.M. RYHTI, 寺本宗正, 小林真, 孫力飛, 藤俊明, 小嵐淳, 安藤麻里子: 第130回日本森林学会大会 (2019)

- 「10年間の地温上昇処理が道北の植林泥炭地の微生物呼吸量に与える影響」
- 22) 阿部有希子, 梁乃申, 寺本宗正, 橋本昌司, 菅原泉, 丹下健: 第130回日本森林学会大会 (2019)  
「新たなリター供給を排除したスギ林皆伐跡地の土壌呼吸速度の6年間の変化」
- 23) 富松元, 梁乃申, 寺本宗正, 曾継業, X. ZHAO: 日本地球惑星科学連合2019年大会(2019)  
「東南アジア熱帯地域の土壌利用変化に対する土壌呼吸の長期変動」
- 24) N. LIANG, Y. ZHANG, P. -N. CHIANG, D. Y. F. LAI, M. TERAMOTO, K. TAKAGI, T. KONDO, J. KOARASHI, Y. WANG, S. LI, J. FANG, S. PIAO, M. TAKAGI, S. ISHIDA, T. HIRANO, J. ZENG, Y. TAKAHASHI, M. ATARASHI-ANDOH and I. HARUN: The 2nd International Workshop on Response and Adaptation of Terrestrial Ecosystem Carbon, Nitrogen and Water Cycles to Climate Change. Yunnan, China, 2019  
“Long-term response and feedback of Asian terrestrial ecosystems carbon cycle to global warming”
- 25) J. KOARASHI, M. ATARASHI-ANDOH, K. TAKAGI, T. KONDO, M. TERAMOTO, H. NAGANO, Y. SAITO-KOKUBU, M. TAKAGI, S. ISHIDA, S. HIRADATE and N. LIANG: The 2nd International Workshop on Response and Adaptation of Terrestrial Ecosystem Carbon, Nitrogen and Water Cycles to Climate Change. Xishuangbana, China, 2019  
“Warming effects on the quantity and quality of organic carbon in Japanese forest surface soils”
- 26) M. TERAMOTO, N. LIANG, K. TAKAGI, T. KONDO, J. KOARASHI, M. ATARASHI-ANDOH, T. HIRANO, Y. TAKAHASHI, M. TAKAGI, S. ISHIDA, T. ARAMAKI, M. NARAMOTO, Y. ZHANG, D.Y.F. LAI, P. CHIANG, J. ZENG, S. PIAO, S. LI, H. TOMIMATSU, X. ZHAO, K. NAKANE, T. YAN, S. MUSA: AsiaFlux Workshop 2019, Takayama, Japan, 2019  
“Long-term soil warming effect on soil organic carbon decomposition in Asian Monsoon forests”
- 27) K. TAKAGI, N. LIANG, M. AGUILOS, K. RYTHI, M. TERAMOTO, M. KOBAYASHI, L. SUN, T. KONDO, J. KOARASHI and M. ATARASHI-ANDOH: The 2nd International Workshop on Response and Adaptation of Terrestrial Ecosystem Carbon, Nitrogen and Water Cycles to Climate Change. Yunnan, China, 2019  
“Soil warming effect on the heterotrophic respiration rate during a decadal experiment in a cool-temperate forested peatland”
- 28) 高木健太郎、梁乃申、M. AGUILOS、K. M. RYHTI、寺本宗正、孫力孫、近藤俊明、小嵐淳、安藤麻里子: 第67回日本生態学会大会 (2020)  
「12年間の地温上昇処理が道北の植林泥炭地の微生物呼吸量に与えた影響」(誌上発表)
- 29) 小嵐淳、安藤麻里子、高木健太郎、近藤俊明、寺本宗正、永野博彦、國分陽子、高木正博、石田祐宣、平舘俊太郎、梁乃申: 第67回日本生態学会大会 (2020)  
「日本の森林土壌における有機炭素の蓄積と動態ならびに長期温暖化操作に対する応答」(誌上発表)
- 30) 近藤俊明、寺本宗正、高木健太郎、小嵐淳、安藤麻里子、高木正博、石田祐宣、梁乃申: 第67回日本生態学会大会 (2020)  
「温暖化に対する土壌微生物群集の応答と微生物呼吸量への影響」(誌上発表)
- 31) 寺本宗正、近藤俊明、梁乃申、曾継業、中根周歩、小嵐淳、安藤麻里子、荒巻能史、富松元、趙昕: 第67回日本生態学会大会 (2020)  
「土壌有機炭素分解に対する長期的な温暖化の影響評価」(誌上発表)
- 32) 高木健太郎、小池孝良、笹賀一郎、M. AGUILOS、梁乃申、高橋善幸、三枝信子、藤沼康実: 日本農業気象学会2020年全国大会 (2020)  
「森林伐採に伴い放出されたCO<sub>2</sub>を回収するために必要な時間」(誌上発表)

### (3) 知的財産権

特に記載すべき事項はない。

### (4) 「国民との科学・技術対話」の実施

- 1) 国立環境研究所一般公開I（主催：国立環境研究所、「潜入！実験フィールドツアー（森は二酸化炭素を吸い続ける？）」、2017年7月22日、参加者4組計約50名）：7月22日（土）の国立環境研究所夏の一般公開において、サブテーマ1はフィールドツアーの特別企画を開催した。ツアーは午前と午後の2回ずつ行い、気温30℃を越す暑さのなか、子どもから大人まで計約50名が参加した。参加者は、関東地方カシ林（つくば市、国立環境研究所構内）において行っている温暖化操作実験を体験した。
- 2) 国立環境研究所一般公開II（主催：国立環境研究所、「植物の二酸化炭素吸収と土壌の二酸化炭素放出」、2017年7月22日、参加者4組計約50名）：7月22日（土）の国立環境研究所夏の一般公開（来場者4,800名強）において、サブテーマ1はプロジェクトに実際に使用しているチャンバーシステムを利用して実験を行った。来場者達は、呼気（二酸化炭素濃度が高い空気）をチャンバーに吹き込み、植物の二酸化炭素吸収と土壌の二酸化炭素排出を検証した。
- 3) 千葉県立木更津高等学校における特別授業（梁代表）「熱帯雨林の種の多様性 ～マレーシア熱帯雨林（FRIMやプトラ大学構内）の観察に備えて～」（2017年10月2日、聴講者約55名）
- 4) 四街道市市民大学講座の受講者に対する研究紹介（主催：サブテーマ1、2017年10月3日、参加者計約20名）：一般市民の生涯学習を推進している、四街道市市民大学の受講者20名に対し、関東地方カシ林（つくば市、国立環境研究所構内）において行っている温暖化操作実験を紹介した。
- 5) 一般公開シンポジウム「地球の温暖化と森林土壌からの炭素の放出」（主催：北海道大学天塩研究林、2017年10月30日、幌延町間寒別生涯学習センター多目的ホール、観客約45名）にて講演を行った。
- 6) 国立台湾大学農学部演習林における特別授業（梁代表）「森林の温暖化緩和機能」（2018年3月6日、聴講者約60名）
- 7) 東京農業大学の学生に対する研究紹介（主催：サブテーマ1、2018年5月11日、参加者計約50名）：観測研究に興味のある東京農業大学の学生に対し、関東地方カシ林（つくば市、国立環境研究所構内）において観測機器や研究内容の紹介を行った。
- 8) 国立環境研究所一般公開（主催：国立環境研究所、「植物の二酸化炭素吸収と土壌の二酸化炭素放出」、2018年7月21日、参加者約50名）：7月21日（土）の国立環境研究所夏の一般公開（来場者5,320名）において、サブテーマ1はプロジェクトに実際に使用しているチャンバーシステムを利用して実験を行った。来場者達は、呼気（二酸化炭素濃度が高い空気）をチャンバーに吹き込み、植物の二酸化炭素吸収と土壌の二酸化炭素排出を検証した。
- 9) 一般公開シンポジウム「森林土壌が握る地球の将来土の中の炭素が温暖化を加速する？」（主催：日本原子力研究開発機構原子力基礎工学研究センター、2018年7月25日、東海村産業・情報プラザ「アイヴィル」、観客約40名）にて講演を行った。
- 10) 明治大学学生に対する研究紹介（主催：サブテーマ1、2018年11月6日、参加者学生教員計9名）：観測研究に興味のある明治大学の学生に対し、国立環境研究所において観測機器や研究内容の紹介を行った。
- 11) 国立環境研究所春の環境講座「大潜入！あなたの知らない温暖化研究の世界」（主催：国立環境研究所、2019年4月20日、参加者約50名）：サブテーマ1は「あなたの知らない土から出るCO<sub>2</sub>の世界」として、関東地方カシ林（つくば市、国立環境研究所構内）においてプロジェクトに実際に使用しているチャンバーシステムを利用して研究紹介を行った。また、その様子はニコニコ生放送で配信された。
- 12) 日本学術会議 公開シンポジウム「環境変動にともなう生態系の応答を測る」（主催：日本学術会議 農学委員会 農業生産環境工学分科会、環境学委員会 環境科学分科会、2019年5月16日、参加者

- 93名)、サブテーマ1は、「森林土壌は温暖化を加速するのか?」という内容で講演を行った。
- 13) 関西学院千里国際高等部見学対応(主催:国立環境研究所、2019年7月2日、参加者学生教員計14名):観測研究に興味のある関西学院千里国際高等部の生徒に対し、サブテーマ1は関東地方カシ林(つくば市、国立環境研究所構内)において観測機器や研究内容の紹介を行った。
  - 14) 国立環境研究所一般公開(主催:国立環境研究所、「植物の二酸化炭素吸収と土壌の二酸化炭素放出」、2019年7月20日、参加者約50名):7月20日(土)の国立環境研究所夏の大会(来場者6,165名)において、サブテーマ1はプロジェクトに実際に使用しているチャンバーシステムを利用して実験を行った。来場者達は、呼気(二酸化炭素濃度が高い空気)をチャンバーに吹き込み、植物の二酸化炭素吸収と土壌の二酸化炭素排出を検証した。
  - 15) アウトドアブランドパタゴニア社員見学対応(主催:国立環境研究所、2019年8月20日、参加者4名):サブテーマ1は産学連携模索のため、アウトドアブランドであるパタゴニア社員に対し、関東地方カシ林(つくば市、国立環境研究所構内)において観測機器および研究内容の紹介を行った。
  - 16) アウトドアブランドパタゴニア社員およびスポーツアンバサダー見学対応(主催:国立環境研究所、2019年9月27日、参加者13名):サブテーマ1は産学連携模索のため、アウトドアブランドであるパタゴニア社員およびパタゴニアスポーツアンバサダーに対し、関東地方カシ林(つくば市、国立環境研究所構内)において観測機器および研究内容の紹介を行った。
  - 17) 茨城県立太田第一高等学校見学対応(主催:国立環境研究所、2019年10月10日、参加者40名):茨城県立太田第一高等学校の生徒および教員に対し、サブテーマ1は関東地方カシ林(つくば市、国立環境研究所構内)において観測機器や研究内容の紹介を行った。
  - 18) ハカセ喫茶Vol.18「気候喫茶」(主催:独立行政法人環境再生保全機構/環境省、2019年12月7日、北広島町芸北文化ホール、観客約60名)にて講演を行った。

#### (5) マスコミ等への公表・報道等

- 1) 2017年9月30日「環境儀」の発行:国立環境研究所が出版する環境儀 66号、「土壌呼吸は温暖化を加速するのか?~アジアの森林土壌が握る膨大な炭素の将来~」
- 2) 2017年10月6日 国立環境研究所よりプレスリリース「土壌は温暖化を加速するのか?—アジアの森林土壌が握る膨大な炭素の将来」国立環境研究所「環境儀」第66号の刊行について(お知らせ)」
- 3) 東奥日報(2018年4月17日、19面、「白神山地 温暖化で土壌CO<sub>2</sub>増加」)
- 4) 陸奥新報(2018年4月17日、3面、「白神山地 温暖化で二酸化炭素増」)
- 5) 2018年4月16日 国立環境研究所および弘前大学共同プレスリリース(日本語版)「白神山地でも温暖化によって土壌から排出される二酸化炭素が増加—長期の疑似温暖化実験で土壌有機物の分解が促進される」(日本語タイトル)
- 6) 2018年4月16日 国立環境研究所よりプレスリリース(英語版)「Global Warming Stimulates CO<sub>2</sub> Emissions from Forest Soil in Shirakami-Sanchi  
-Increased soil organic carbon decomposition based on a soil warming experiment-」
- 7) 月刊ビジネスアイエネコ11月号(2019年10月28日発行、p32-35、未来の扉「林床部の“炭素収支”観測法を確立、世界に広がる観測の輪、温暖化の予測に貢献」)
- 8) 日刊工業新聞(2019年9月18日、17頁、「森林施業に対する森林の炭素収支の回復力」)  
サブテーマ2との共同研究成果



## (6) その他

- 1) 第8回東アジア生態学連合大会における国際シンポジウム「Response and feedback of Asian terrestrial ecosystems to global warming」の主催（主催：梁乃申、2018年4月21-22日、名古屋大学、講演者6名、参加者約290名）
- 2) 第130回日本森林学会大会企画シンポジウム「森林土壌は温暖化を加速するのか？」の主催（主催：寺本宗正、丹下健、梁乃申、2019年3月20日、新潟コンベンションセンター「朱鷺メッセ」、講演者7名、参加者約50名）

## 8. 引用文献

- 1) B. BOND-LAMBERTY and A. THOMSON: *Nature*, 464, 579-582 (2010), Temperature-associated increases in the global soil respiration record.
- 2) J. W. RAICH AND W. H. SCHLESINGER: *Tellus*, B, 44, 81-99 (1992), The global carbon-dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate.
- 3) P. M. COX, R. A. BETTS, C. D. JONES, S. A. SPALL and I. J. TOTTERDELL: *Nature*, 408, 184-187 (2000), Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model.
- 4) J. M. MELILLO, P. A. STEUDLER, J. D. ABER, K. NEWKIRK, H. LUX, F. P. BOWLES, C. CATRICALA, A. MAGILL, T. AHRENS, and S. MORRISSEAU: *Science*, 298, 2173-2176 (2002), Soil warming and carbon-cycle feedbacks to the climate system.
- 5) T. W. CROWTHER and M. A. BRADFORD: *Ecol. Lett.*, 16, 469-477 (2013), Thermal acclimation in widespread heterotrophic soil microbes.
- 6) P. E. ELIASSON, R. E. MCMURTRIE, D. A. PEPPER, M. STROMGREN, S. LINDER and G. I. AGREN: *Global Change Biol.*, 11, 167-181 (2005), The response of heterotrophic CO<sub>2</sub> flux to soil warming.
- 7) W. KNORR, I. C. PRENTICE, J. I. HOUSE and E. A. HOLLAND: *Nature*, 433, 298-301 (2005), Long-term sensitivity of soil carbon turnover to warming.
- 8) C. WU, N. LIANG, L. SHA, X. XU, Y. ZHANG, H. LU, L. SONG, Q. SONG and Y. XIE: *Sci. Rep.*, 6, Article number 21561 (2016), Heterotrophic respiration does not acclimate to continuous warming in a subtropical forest.
- 9) M. TERAMOTO, N. LIANG, M. TAKAGI, J. Y. ZENG and J. GRACE: *Sci. Rep.*, 6, Article number 35563 (2016), Sustained acceleration of soil carbon decomposition observed in a 6-year warming experiment in a warm-temperate forest in southern Japan.
- 10) T. W. CROWTHER et al.: *Nature*, 540, 104-108 (2016), Quantifying global soil carbon losses in response to warming.
- 11) M. AGUILOS, K. TAKAGI, N. LIANG, Y. WATANABE, M. TERAMOTO, S. GOTO, Y. TAKAHASHI, H. MUKAI and K. SASA: *Tellus*, B, 65, Article number 20792 (2013), Sustained large stimulation of soil heterotrophic respiration rate and its temperature sensitivity by soil warming in a cool-temperate forested peatland.
- 12) M. TERAMOTO, N. LIANG, M. S. ISHIDA and J. ZENG: *J. Geophys. Res. Biogeosci.*, 123, 1161-1177 (2018), Long-term stimulatory warming effect on soil heterotrophic respiration in a cool-temperate broad-leaved deciduous forest in northern Japan.
- 13) Z. H. TAN et al.: *J. Geophys. Res. Atmos.*, 118, 2981-2990 (2013), Soil respiration in an old-growth subtropical forest: Patterns, components, and controls.
- 14) N. VAN GESTEL et al.: *Nature*, 554, E4-E5 (2018), Predicting soil carbon loss with warming.

## II-2 土壌呼吸に及ぼす気候変動および攪乱の影響の検出

国立大学法人北海道大学

北方生物圏フィールド科学センター天塩研究林  
北海道大学大学院農学院

高木健太郎  
平野高司

<研究協力者>

国立大学法人弘前大学 大学院理工学研究科

石田祐宣

国立大学法人宮崎大学 農学部

高木正博

国立大学法人北海道大学 大学院農学院

孫 力飛

中国科学院シーサンバンナ熱帯植物園

張 一平

国立台湾大学

江 博能

マレーシア森林研究所

Samsudin B. Musa

平成29年度～令和元年度研究経費（累計額）：17,901千円（研究経費は間接経費を含む）  
（平成29年度：5,967千円、平成30年度：5,967千円、令和元年度：5,967千円）

### 【要旨】

土壌呼吸や微生物呼吸は、温度の上昇によって指数関数的に増加する季節変化を示すことが多いため、温暖化によってわずかでも温度が上昇すれば、有機炭素の分解速度が顕著に増加し、地球温暖化に拍車をかける悪循環が懸念されている。本研究では、国立環境研究所が開発・推進している世界最大規模のチャンバー観測ネットワークを利用して、北海道の最北端（北緯45°）から赤道付近のマレーシアまでの広域トランセクトに沿って、5つの森林生態系（国内3サイト・海外2サイト）における土壌呼吸と微生物呼吸の長期連続測定を継続し、得られた観測結果に基づいて気候変動や攪乱が森林生態系の土壌炭素放出に与える影響を定量的に評価した。国内3サイト（天塩カラマツ林サイト・苫小牧カラマツ林跡地サイト・富士北麓カラマツ林サイト）では、土壌呼吸や微生物呼吸の経年変化に及ぼす環境要因の評価を行った。これら3サイトは、自然攪乱（苫小牧：2004年台風）と人為攪乱（天塩：2003年皆伐、富士北麓：2014～2015年間伐）を受けており、これらの攪乱後の植生回復過程における土壌呼吸や微生物呼吸の変化についても評価した。台湾亜熱帯スギ林サイト、およびマレーシア低地熱帯天然林サイトでは、土壌呼吸や微生物呼吸の季節・経年変化に及ぼす環境要因の影響を解析し、短期的な気候変動（エルニーニョなど）の影響評価を行った。

マレーシアサイト以外の4サイトでは、土壌呼吸と微生物呼吸は地温の上昇に対して指数関数的に上昇する季節変化が認められたものの、土壌呼吸・微生物呼吸の年平均値の経年変化と地温との間に明瞭な関係が認められたのは、富士北麓サイトのみであった。年平均地温の増加に対する土壌呼吸の増加率は18.8% °C<sup>-1</sup>、微生物呼吸量の増加率は9.6% °C<sup>-1</sup>であった。天塩サイトの土壌呼吸は、土壌水分の増加に対して減少し、林床植生の現存量の増加に対して増加する経年変化が認められ、苫小牧サイトや台湾サイトでは地温や土壌水分の経年変化との明瞭な関係は認められなかった。これらの結果から気候変動に伴う土壌呼吸や微生物呼吸の上昇は限定的であることが明らかになった。富士北麓サイトにおける観測結果から、本数伐採率39%の間伐は土壌呼吸や微生物呼吸に大きな影響を与えなかったことが明らかになった。マレーシアサイトでは地温の季節変化・経年変化がわずかであるために、地温と土壌・微生物呼吸との関係は認められなかった。一方、土壌・微生物呼吸は土壌水分の上昇によって増加し、根の影響が含まれる土壌呼吸の方が増加傾向が高かった。このことから雨季に樹木の呼吸活性や土壌分解が促進されていると考えられた。またエルニーニョに伴う乾燥により、土壌呼吸・微生物呼吸が抑制されることが明らかになった。

### 【キーワード】

土壌呼吸、微生物呼吸、気候変動、攪乱、チャンバーネットワーク

## 1. はじめに

健全な森林は光合成を行うことによってCO<sub>2</sub>を吸収しているのと同時に、植物の呼吸や微生物による土壌炭素の分解（微生物呼吸）によってCO<sub>2</sub>を排出しており、光合成と呼吸のわずかな差によって森林生態系の正味の炭素吸収・放出量が決まっている。植物の呼吸のうち、根から放出され土壌表面より放出されるものを根呼吸とよび、根呼吸と微生物呼吸を加えたものが土壌呼吸と定義されている。土壌呼吸の量は、全球で年間約3,600億トン（2008年）と推定されており、そのうち微生物呼吸は約7割を占める<sup>1)</sup>。この微生物呼吸量は、人為起源のCO<sub>2</sub>放出量の約10倍に相当するものである。

地球の平均気温は過去100年間に約0.7℃上昇しており、最も低いCO<sub>2</sub>排出予想を用いる場合でも、21世紀末には平均気温が0.9～2.3℃、最も高い排出予想を用いる場合は3.2～5.4℃上昇することが予測されている<sup>2)</sup>。北方林やツンドラ植生を含む高緯度地帯では、1970年から2005年にかけて、地表気温が10年あたり0.4℃の割合で上昇しており、特に冬季の気温の上昇が顕著である<sup>3) 4)</sup>。

これまで、様々な陸域生態系において土壌呼吸や微生物呼吸の研究が行われてきており、特にその季節変化や環境変動に対する応答が明らかにされている。これらの呼吸は、一般的に温度の上昇によって指数関数的に増加する季節変化を示すことが多い<sup>5)</sup>、温暖化によってわずかでも温度が上昇すれば、有機炭素の分解速度が顕著に増加し、地球温暖化に拍車をかける悪循環が懸念されている<sup>6) 7)</sup>。

一方で、土壌呼吸の測定方法やお互いに密接に影響を及ぼし合う根呼吸と微生物呼吸の分離方法は研究によって様々な手法が用いられており、違う手法を用いて得られる研究知見を比較することは不確実性を伴う。さらには温度を含む物理環境の長期経年変化に伴う呼吸の反応については知見が限られており、季節変化で見られるような温度反応を長期温度変化にそのまま適用可能かどうか定かではない。これらの問題に対して、統一手法を用いた長期連続観測結果の解析に基づく知見が必要とされている。

温暖化に伴って、台風や熱波、竜巻、洪水や豪雪、干ばつ、冷夏や猛暑などの極端気象が増加することも予測されている<sup>2)</sup>。これらの極端気象は一般的に生態系の破壊や樹木の枯死、成長の抑制など負の効果を引き起こすことが報告されている。このような大規模攪乱イベントは森林生態系の炭素循環を大きく変える可能性が指摘されているが、長期観測に基づいた定量評価例は限られている。

## 2. 研究開発目的

本サブテーマでは、国立環境研究所が開発・推進している世界最大規模のチャンバー観測ネットワークを利用して、北海道の最北端（北緯45°）から赤道付近のマレーシアまでの広域トランセクトに沿って、森林生態系における土壌呼吸と微生物呼吸の連続測定を継続するとともに、得られた観測結果に基づいて、気候変動や攪乱が森林生態系の土壌炭素放出に与える影響を定量的に評価する。

長期観測を行っている国内3サイト（天塩カラマツ林サイト・苫小牧カラマツ林跡地サイト・富士北麓カラマツ林サイト）は、自然的攪乱（苫小牧：2004年台風）と人為的攪乱（天塩：2003年皆伐、富士北麓：2014～2015年間伐）を受けており、土壌呼吸や微生物呼吸の経年変化に及ぼす環境要因の評価を行うとともに、攪乱後の植生回復過程における土壌呼吸や微生物呼吸の変化についても評価する。台湾亜熱帯スギ林サイト、およびマレーシア低地熱帯天然林サイトでは、土壌呼吸や微生物呼吸の季節・経年変化に及ぼす環境要因の影響を解析し、エルニーニョなどの短期的な気候変動の影響評価も行う。

## 3. 研究開発方法

### (1) 観測サイトの概要

#### 1) 天塩カラマツ林サイト

冷温帯針広混交林を2003年に皆伐した後に植林された若齢カラマツ植林地（45° 2' N、142° 5' E、標高66 m）において、植林カラマツの成長に伴う土壌呼吸の変化を明らかにすることを目的として、2003年より観測を行っている（N=8）。年平均気温は5.1℃、年降水量は949 mmである。2017年時点で14年生の植林カラマツに加えて、矮性竹である下層植生のササや天然更新した若齢シラカンバが優占している。2017年に測定されたカラマツの平均胸高直径は7.8cm、本数密度570本/haであった。2015年以降は土壌呼吸（N=5）に加え、根の影響を排除した微生物呼吸（N=5）について、各チャンバー30分間隔で無雪期に

おける連続観測を行っている。

## 2) 苫小牧カラマツ林跡地サイト

2004年の台風によって倒壊したカラマツ林 (42° 44' N、141° 31' E、標高125 m) において、倒木や表層土壌を除去した後に、自然の植生遷移に伴う土壌呼吸と微生物呼吸の変化を明らかにすることを目的として、倒壊前の2000年より観測を行っている。年平均気温は7.1℃、年降水量は1437 mmである。植生回復初期はオオアワダチソウやエゾイチゴ等の草本が優占していたが、近年は草本に加えて若齢シラカンバが優占している。2005年に測定された2 m以上の樹木の本数密度は2360本/haであった。2010年以降は、土壌呼吸 (N=5) と微生物呼吸 (N=5) に加え、土壌と草本植生の正味二酸化炭素交換 (N=3) について、各チャンバー1時間間隔で無雪期における連続観測を行っている。

## 3) 富士北麓カラマツ林サイト

2017年時点で67年生の温帯カラマツ林 (35° 26' 37" N、138° 45' 53" E、標高1,100 m) において、2006年より土壌呼吸 (N=8)、微生物呼吸 (N=8)、土壌と草本植生の正味二酸化炭素交換 (N=8) について、各チャンバー2時間間隔で連続観測を行っている。年平均気温は9.7℃、年降水量は1540 mmである。2006年に測定された樹高、平均胸高直径、本数密度はそれぞれ、21.9 m、31.8 cm、428本/haであった。林床にはオシダが優占している。2014年5月と2015年3月に本数伐採率39%の間伐を行っている。

## 4) 台湾亜熱帯スギ林サイト

亜熱帯の76年生 (2016年) スギ林 (23° 39' N、120° 47' E、標高1,250 m) において、2011年より土壌呼吸量 (N=6) と微生物呼吸量 (N=6) を、各チャンバー30分間隔で通年連続観測している。

## 5) マレーシア低地熱帯天然林サイト

マレーシア半島部ネグリセンビラン州にあるパソ保護林内 (2° 58' N、102° 18' E、標高100 m) の原生の熱帯雨林において、2010年より、土壌呼吸量 (N=8) と微生物呼吸量 (N=8) を、各チャンバー1時間間隔で通年連続観測している。このサイト周辺を含めて東南アジアの低緯度地域では、例年10月～翌年の1月にかけて雨季となり、その後乾季となる。2015年10月～2016年2月にかけては強いエルニーニョイベントが発生し、土壌乾燥程度も大きかった。



図3.2.1 観測サイト：(a)天塩カラマツ林、(b)苫小牧カラマツ林跡地、(c)富士北麓カラマツ林、(d)台湾亜熱帯スギ林、(e)マレーシア低地熱帯天然林。

## (2) 観測方法

すべての観測サイトにおいて、国立環境研究所が開発した、自動開閉・多点連続観測式のマルチチャンネルチャンバー<sup>8)</sup>を用いて観測を行った(図3.2.2)。チャンバーシステムは複数個のチャンバーとコントロールボックスからなる。コントロールボックスは、二酸化炭素濃度計(LI820, Licor, Lincoln, NE, USA)、データロガー(CR1000; Campbell Scientific, Logan, UT, USA)、電磁弁、ポンプから構成されている。各チャンバーの蓋には空気圧で伸縮するシリンダが取り付けられており、測定する際には蓋が自動で閉まるようにデータロガーによってコントロールされており、密閉されたチャンバー内の二酸化炭素濃度の変化がデータロガーに記録される。各チャンバーについて、5~10秒間隔で数分間チャンバー密閉後の二酸化炭素濃度の増加速度を記録し、土壌表面からの二酸化炭素の放出速度の算出に用いた。土壌呼吸速度と微生物呼吸速度を計測するチャンバーの大きさは、国内3サイトでは底面積0.81 m<sup>2</sup>、高さ50cmのチャンバーを用い、台湾亜熱帯スギ林サイトとマレーシア低地熱帯天然林サイトでは、底面積0.325 m<sup>2</sup>のチャンバーを使用した。植生の二酸化炭素交換速度を計測するチャンバーについては、植生高にあわせてチャンバーの高さを調節した。根の呼吸の影響を排除した微生物呼吸速度を評価するチャンバーについては、チャンバーの外周土壌を深さ40 cmまでチェーンソーで切断し、切断面に塩ビ板を挿入することにより、外部からの根の侵入を防いだ。すべてのサイトについて、根切り処理から数年経過しており、根切断による初期の攪乱影響期間を経過している。すべてのチャンバーについて、呼吸速度の計測時に、チャンバー内の気温と5cm深地温を熱電対を用いて計測し、一部のチャンバーについて、土壌体積含水率(CS615, Campbell Scientific, UT, USA)を測定した。すべてのサイトは、生態系レベルの物質循環を計測している観測タワーに隣接しており、ここで観測されている一般気象データと植生データも解析に使用した。土壌呼吸速度および微生物呼吸速度の算出式は、サブテーマ1に示された式(1)を用いた。また、土壌呼吸速度および微生物呼吸速度における温度感受性の指標である $Q_{10}$ 値に関しては、サブテーマ1で示された式(2)を用いた。

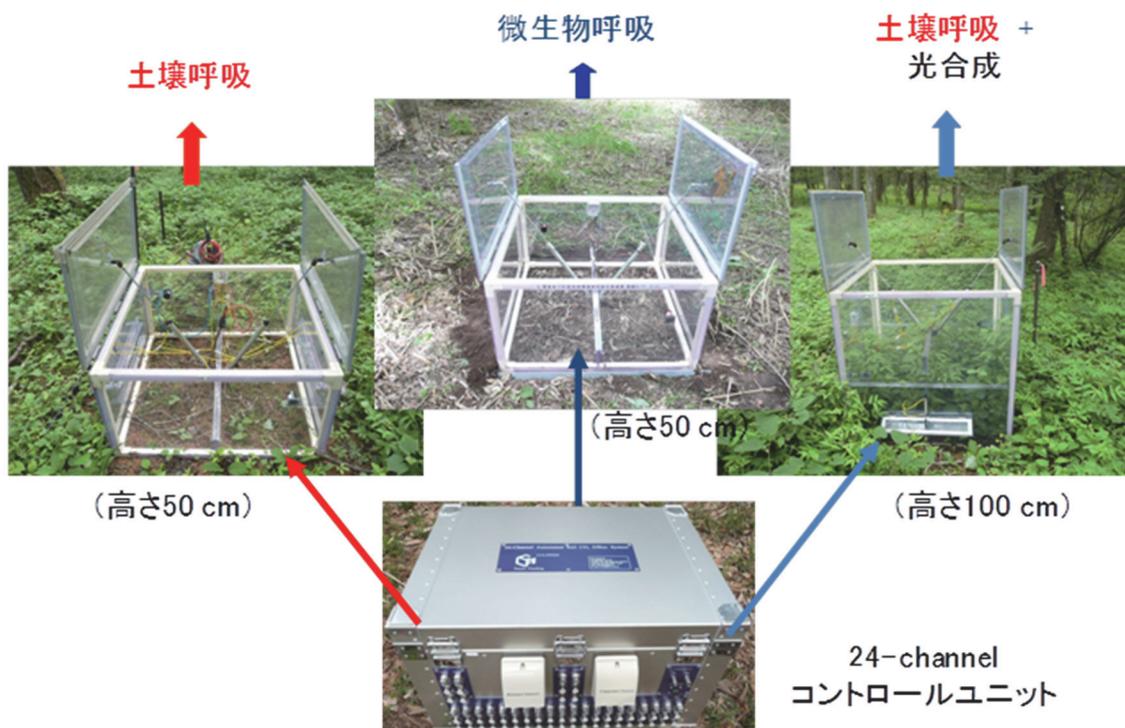


図3.2.2 観測システム

## 4. 結果及び考察

### (1) 天塩カラマツ林サイト

天塩カラマツ林サイトにおける2017～2019年の3年間の無雪期間における土壌呼吸の平均値(±経年標準偏差)は $5.80 \pm 0.41 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ であるのに対し、微生物呼吸は $2.34 \pm 0.06 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ であり、土壌呼吸量に占める微生物呼吸量の割合(40%)が低かった(図4.2.1)。天塩サイトでは、ササが密に生育しているため、根呼吸の割合(60%)がとても高いと考えられた。土壌・微生物呼吸は地温の上昇に伴い指数関数的に増加し、土壌呼吸の $Q_{10}$ と $R_{10}$ の3年間の平均(±経年標準偏差)はそれぞれ、 $2.20 \pm 0.07$ と $1.83 \pm 0.19 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 、微生物呼吸の $Q_{10}$ と $R_{10}$ の3年間の平均はそれぞれ、 $2.41 \pm 0.10$ と $0.63 \pm 0.05 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ であった。従って微生物呼吸の低下は、温度反応特性の低下ではなく、主に $10^\circ\text{C}$ における呼吸速度の低下によって起きていることが明らかになった。

2004～2014年にかけての土壌呼吸の経年変化(図4.2.2)の解析によって、土壌水分が多い年に $R_{10}$ の減少に伴い土壌呼吸が減少するが、地温の経年変動の影響はほとんど見られないことが明らかになった<sup>9)</sup>(図4.2.3)。土壌水分の増加は、 $\text{CO}_2$ の分解や拡散を抑制する直接的な影響を与える他、降雨日や曇天日の増加により、植物の根呼吸を抑制した影響も考えられた。

林床を覆っているササの葉面積指数が高い年には、 $Q_{10}$ の増加に伴い土壌呼吸が増加する傾向が認められたことから、ササのバイオマスの経年変化は根呼吸の $Q_{10}$ の変化を介して、土壌呼吸を変化させると考えられた<sup>9)</sup>。

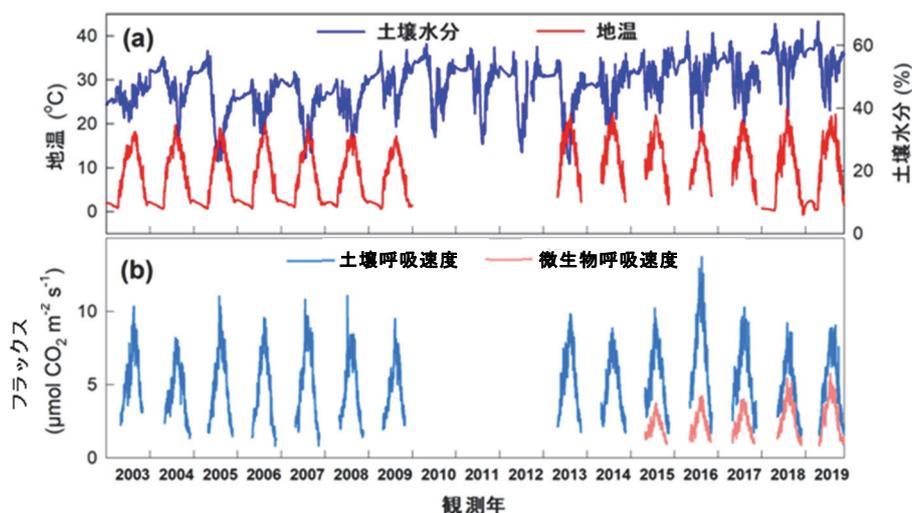


図4.2.1 天塩カラマツ林サイトにおける(a)地温、土壌水分、および(b)土壌呼吸、微生物呼吸の経年変化。

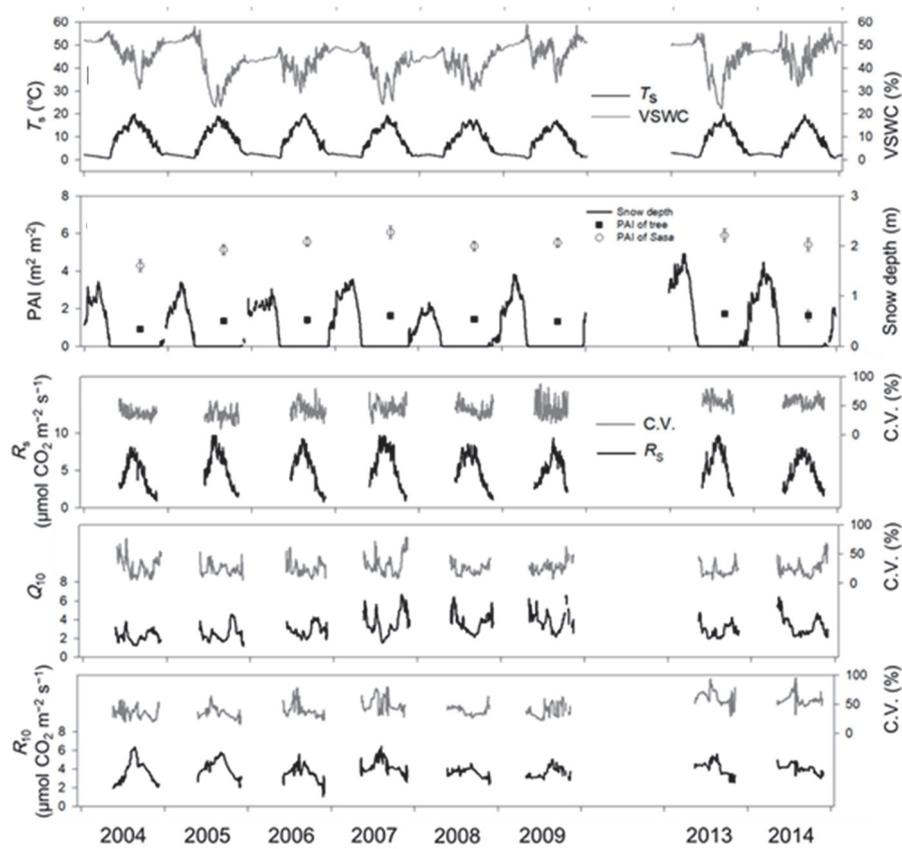


図4.2.2 天塩カラマツ林サイトにおける2004–2014年の地温 ( $T_s$ )、土壌水分 (VSWC)、葉面積指数 (PAI)、積雪深、土壌呼吸速度 ( $R_s$ )、 $Q_{10}$ 、 $R_{10}$ の経年変化。 $R_s$ 、 $Q_{10}$ 、 $R_{10}$ については、複数チャンバー間の変動係数 (C.V.) も示す。

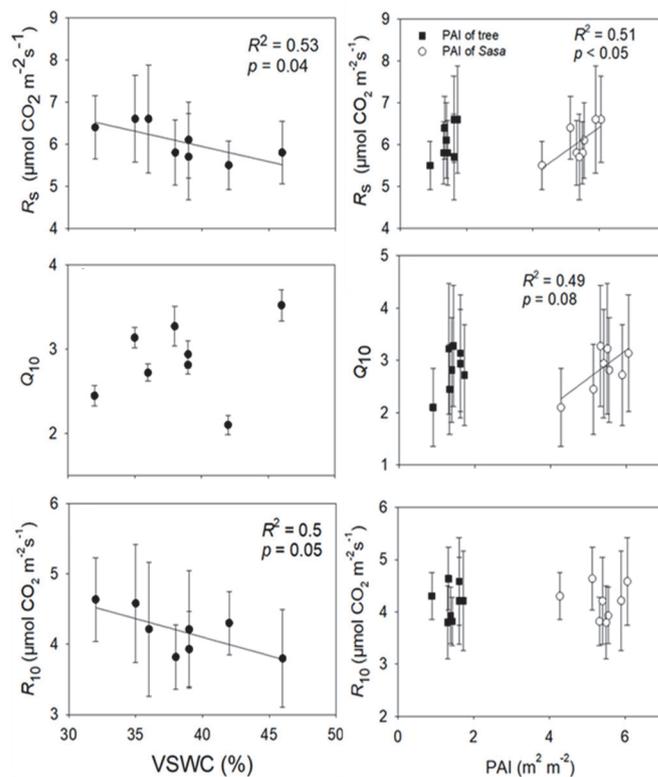


図4.2.3 天塩カラマツ林サイトにおける2004–2014年の土壌水分 (VSWC) (左図)および葉面積指数 (PAI ●はカラマツ林で○はササ) (右図)と土壌呼吸速度 ( $R_s$ )、 $Q_{10}$ 、 $R_{10}$ の関係。

## (2) 苫小牧カラマツ林跡地サイト

苫小牧カラマツ林跡地サイトにおける2017～2019年の3年間の無雪期間における土壌呼吸速度の平均値(±経年標準偏差)は $2.99 \pm 0.19 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ であるのに対し、微生物呼吸は $2.68 \pm 0.09 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ であり、土壌呼吸に占める微生物呼吸の割合が90%を占めた(図4.2.4)。これは、苫小牧サイトが台風による攪乱跡地であり、植生の根呼吸が少ないことによるものと考えられた。

土壌呼吸の $Q_{10}$ と $R_{10}$ の3年間の平均(±経年標準偏差)はそれぞれ、 $3.15 \pm 0.19$ と $0.44 \pm 0.03 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 、微生物呼吸の $Q_{10}$ と $R_{10}$ の3年間の平均はそれぞれ、 $3.16 \pm 0.15$ と $0.49 \pm 0.07 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ であり、土壌呼吸と根呼吸で温度反応特性や $10^\circ\text{C}$ における呼吸速度にほとんど違いが見られなかった。地温の季節変化と土壌呼吸速度・微生物呼吸速度の季節変化の間には明瞭な指数関係が認められるものの(図4.2.5)、2010年～2019年の各年の土壌呼吸や微生物呼吸の無雪期測定期間中の平均値と、同期間の地温の平均値との間には有意な関係は認められなかった( $r^2 < 0.26$ )。土壌水分については、季節変化(図4.2.6)・経年変化共に土壌呼吸や微生物呼吸との有意な関係は認められなかった( $r^2 < 0.1$ )。

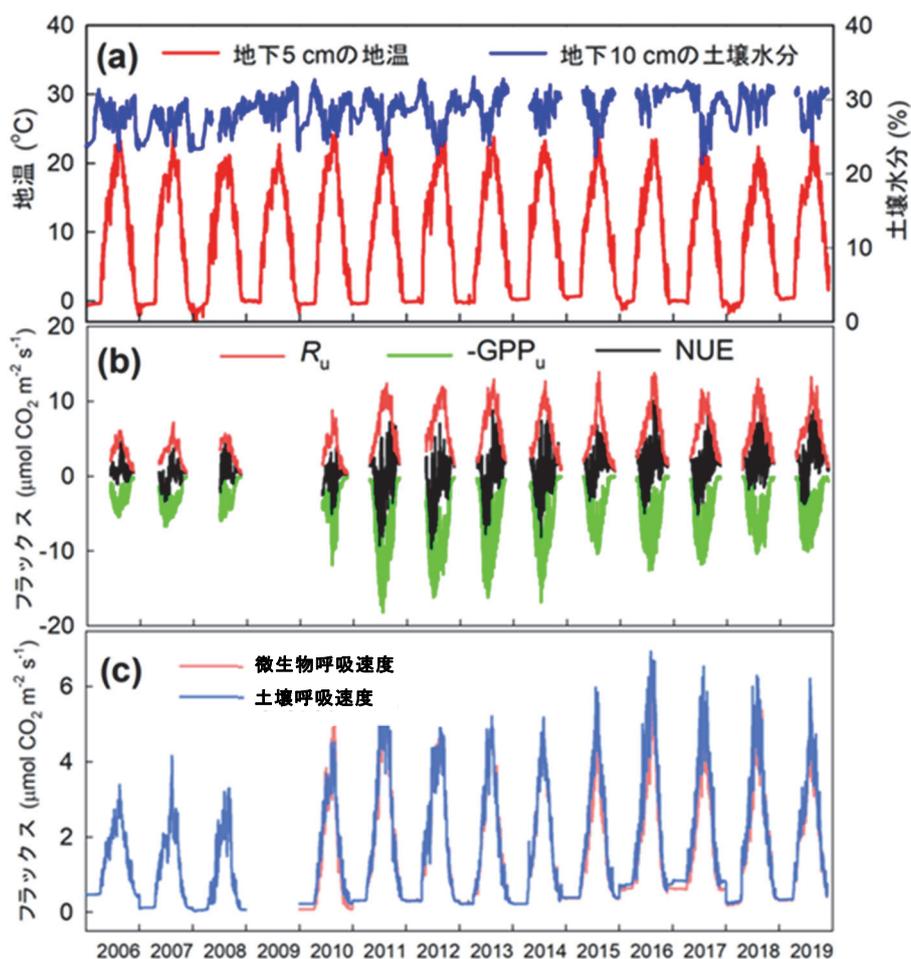


図4.2.4 苫小牧カラマツ林跡地サイトにおける (a) 地温、土壌水分、(b) 林床部呼吸 ( $R_u$ )、林床部光合成 ( $-GPP_u$ )、林床部 $\text{CO}_2$ 交換 (NUE)、および (c) 土壌呼吸、微生物呼吸、の経年変化。

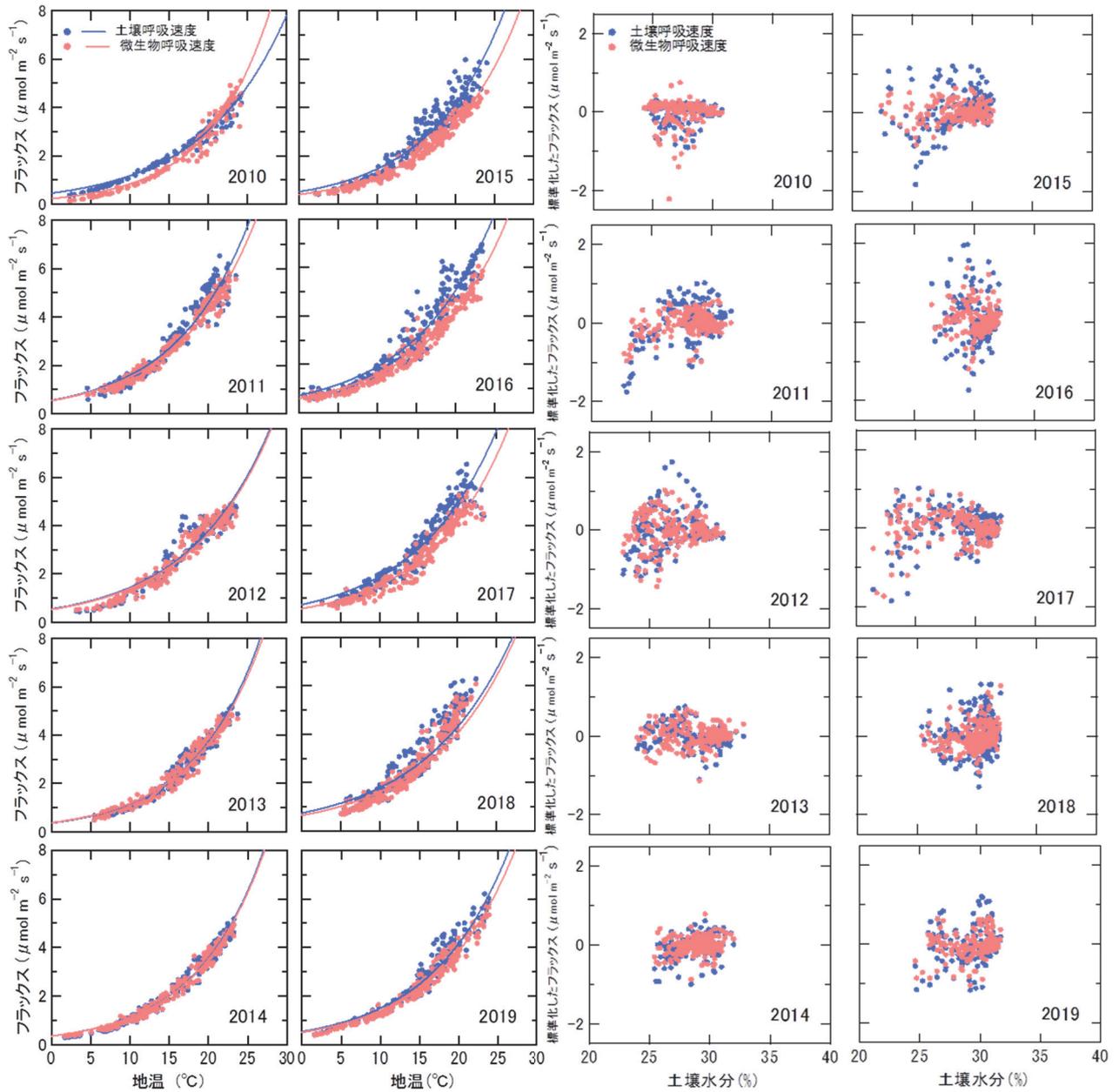


図4.2.5 苫小牧カラマツ林跡地サイトにおける各年の地温と土壌呼吸および微生物呼吸との関係

図4.2.6 苫小牧カラマツ林跡地サイトにおける各年の土壌水分と温度で標準化された土壌呼吸および微生物呼吸との関係。全ての年において、有意な関係は見られない ( $r^2 < 0.1$ )

### (3) 富士北麓カラマツ林サイト

富士北麓カラマツ林サイトにおける2017～2019年の3年間の土壌呼吸速度の平均値(±経年標準偏差)は $2.43 \pm 0.23 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ であるのに対し、微生物呼吸は $1.71 \pm 0.12 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ であり、土壌呼吸に占める微生物呼吸の割合が70%であった(図4.2.7)。

土壌呼吸の $Q_{10}$ と $R_{10}$ の3年間の平均(±経年標準偏差)はそれぞれ、 $3.19 \pm 0.45$ と $0.40 \pm 0.10 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 、微生物呼吸の $Q_{10}$ と $R_{10}$ の3年間の平均はそれぞれ、 $3.41 \pm 0.24$ と $0.50 \pm 0.07 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ であり、土壌呼吸と根呼吸で温度反応特性や $10^\circ\text{C}$ における呼吸速度に明瞭な違いがなかった。

年間の土壌呼吸量は $9.2 \pm 0.88 \text{ tC ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ と推定され、そのうち70%の $6.5 \pm 0.44 \text{ tC ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ を微生物呼吸、残りの30%を根呼吸が占めていた。植生チャンバーの $\text{CO}_2$ フラックス(林床部 $\text{CO}_2$ 交換)は年間 $8.42 \pm 0.19 \text{ tC ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ の放出であり、林床植生の光合成を含めた状態であっても林床は正味で $\text{CO}_2$ を放出していた。この原因としては、樹冠によって日射が遮られ林床に到達する光の量が少なく、林床植物の光合成活動が土壌呼吸速度を上回るまでには至らなかったと考えられた<sup>10)</sup>。

2006年から2019年の観測結果を利用して、各年の年積算土壌呼吸量・微生物呼吸量と環境要因との関係を解析したところ、土壌呼吸・微生物呼吸ともに間伐に伴う直接的な影響は認められず、年平均地温が高い年に年積算呼吸量が多くなる傾向が認められた<sup>11)</sup>(図4.2.8)。年平均気温の $1^\circ\text{C}$ の変化に対して年積算土壌呼吸量は18.8%、年積算微生物呼吸量は9.6%増加した。この結果より国内3サイトの内、富士北麓カラマツ林サイトについてのみ、温暖化時には土壌炭素の分解が促進される可能性が考えられた。

2014年の間伐に伴い、林床の光環境が改善し、林床植物の光合成の増加傾向が認められる一方、地温の上昇に伴う林床呼吸量の増加により、純炭素交換量には大きな変化が認められなかった。

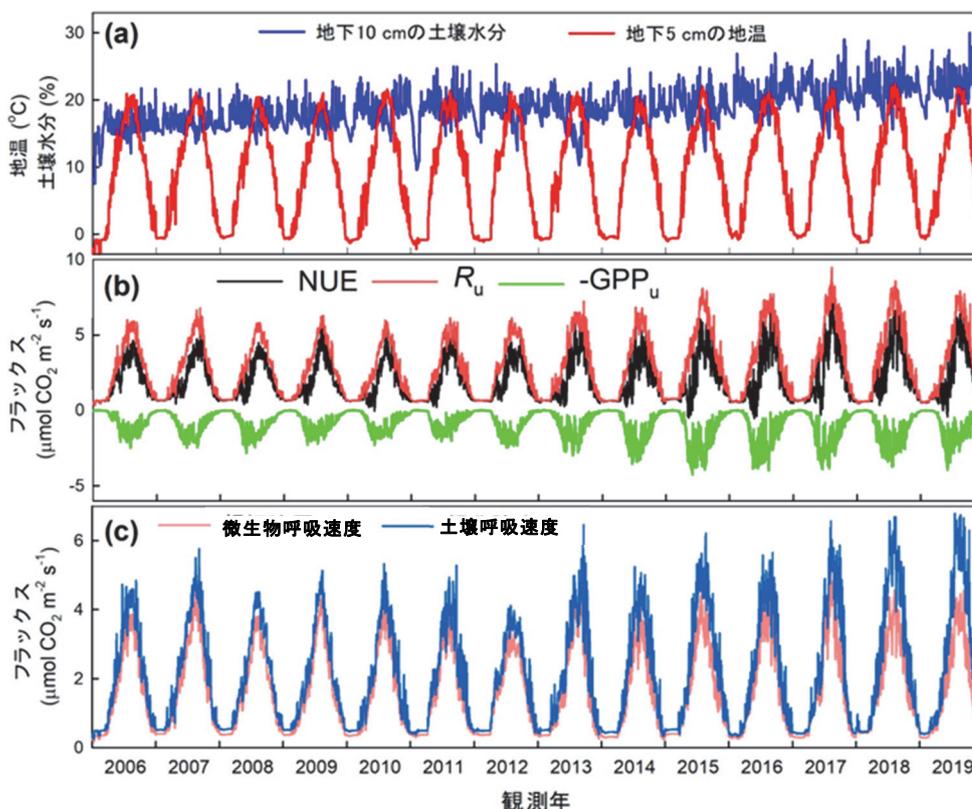


図4.2.7 富士北麓カラマツ林サイトにおける (a) 地温、土壌水分、(b) 林床部呼吸 ( $R_u$ )、林床部光合成 ( $-GPP_u$ )、林床部 $\text{CO}_2$ 交換 (NUE)、および (c) 土壌呼吸、微生物呼吸、の経年変化。

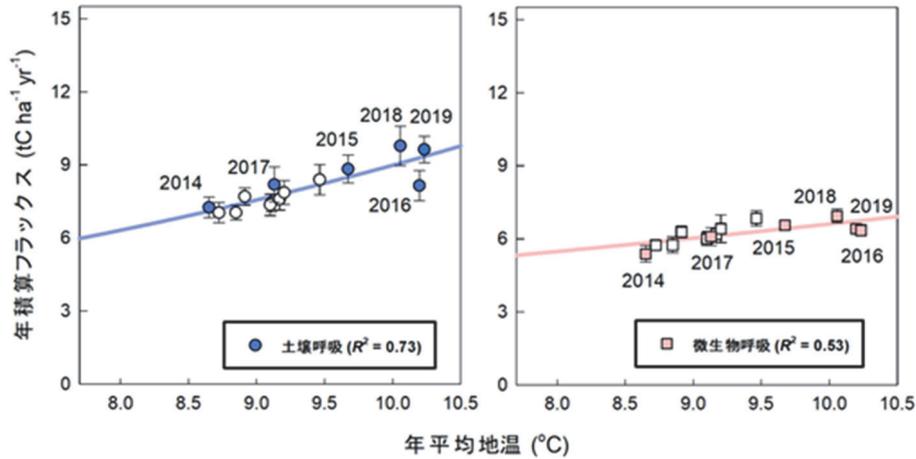


図4.2.8 富士北麓カラマツ林サイトにおける年平均地温と年積算の土壌呼吸量（左図）および微生物呼吸量（右図）との関係（2006–2019年）。色付きのシンボルは間伐後を表す。

#### (4) 国内3サイトの比較

国内3サイトの2015年～2019年の5年間の年積算土壌呼吸、微生物呼吸、両者の残渣としての根呼吸を比較した結果、年積算微生物呼吸量の平均値（±年標準偏差）は、天塩、苫小牧、富士北麓でそれぞれ、 $5.90 \pm 0.46$ 、 $6.72 \pm 0.34$ 、 $6.77 \pm 0.24$   $\text{tC ha}^{-1} \text{yr}^{-1}$ であり、3サイト間で明瞭な違いが見られないのに対して、根呼吸量はそれぞれ、 $9.98 \pm 1.70$ 、 $1.15 \pm 0.53$ 、 $2.48 \pm 0.56$   $\text{tC ha}^{-1} \text{yr}^{-1}$ と天塩が他2サイトの4倍以上も多く、このため、両者の和である土壌呼吸量は天塩（ $15.87 \pm 1.79$   $\text{tC ha}^{-1} \text{yr}^{-1}$ ）が他2サイトの1.7～2倍（苫小牧と富士北麓でそれぞれ、 $7.87 \pm 0.47$ 、および $9.25 \pm 0.76$   $\text{tC ha}^{-1} \text{yr}^{-1}$ ）多くなった（図4.2.9）。天塩ではササが密生しているため、根呼吸量が多いと考えられた。

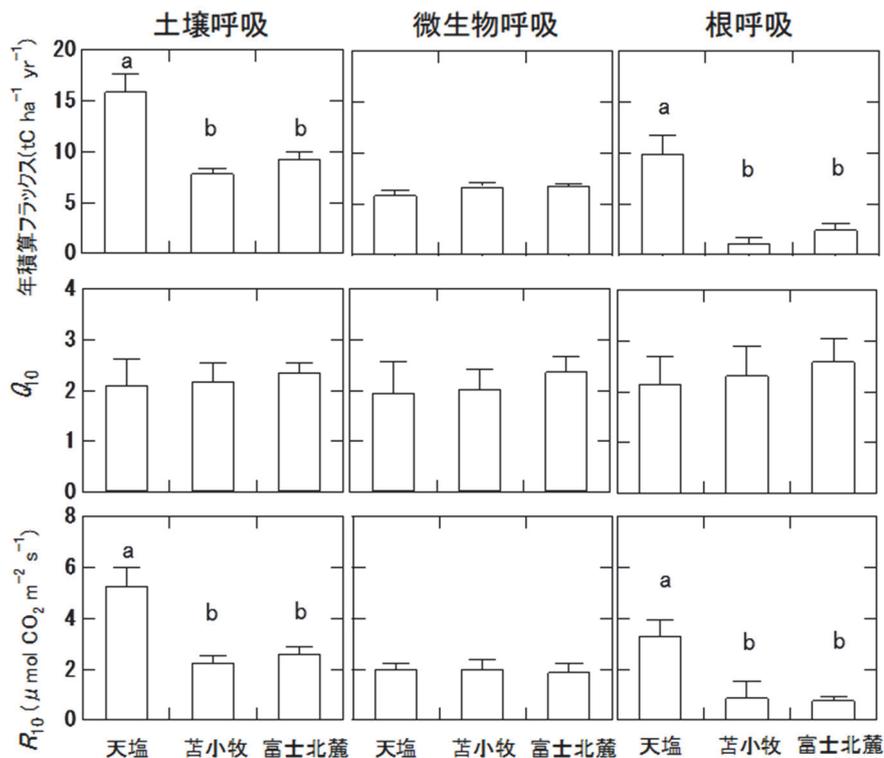


図4.2.9 国内3サイト（天塩・苫小牧・富士北麓）における年積算土壌呼吸量、微生物呼吸量、根呼吸量の5年平均値（2015–2019年）と経年標準偏差、および土壌呼吸、微生物呼吸、根呼吸の $Q_{10}$ と $R_{10}$ の5年平均値と経年標準偏差。アルファベットの違いは有意差があることを示す。

微生物呼吸の $Q_{10}$ と $R_{10}$ や根呼吸の $Q_{10}$ には3サイト間で大きな違いがみられず、根呼吸の $R_{10}$ について、天塩が他の2サイトに比べて有意に高かった。微生物呼吸の $Q_{10}$ と $R_{10}$ に有意なサイト間差が見られなかったことから、微生物呼吸量の3サイト間差は、温度等の物理環境の違いが大きく影響していると考えられた。天塩における根量の増加は、温度変化に対する根呼吸の反応( $Q_{10}$ )ではなく、ある温度(ここでは $10^{\circ}\text{C}$ )における根呼吸速度( $R_{10}$ )の増加を介して、年積算根呼吸量を増加させていることが明らかになった。国内3サイトの年積算根呼吸量と無雪期平均の林床植物の葉面積指数との間には有意な線形関係が認められた(図4.2.10)。

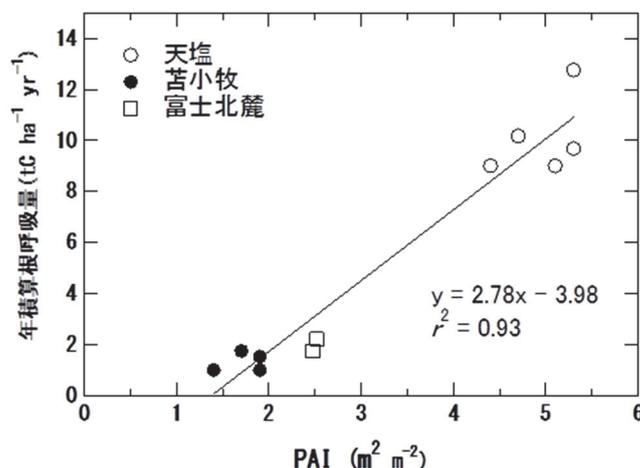


図4.2.10 国内3サイトにおける無雪期平均の林床植物の葉面積指数 (PAI) と年積算根呼吸量との関係。

#### (5) 台湾亜熱帯スギ林サイト

台湾亜熱帯スギ林サイトにおける2017~2019年の3年間の土壌呼吸速度の平均値(±経年標準偏差)は $2.73 \pm 0.35 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ であるのに対し、微生物呼吸は $2.42 \pm 0.26 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ であり、土壌呼吸量に占める微生物呼吸量の割合が91%を占めた(図4.2.11)。これは、苫小牧サイトと同様に林床植生が少ないことによると考えられる。

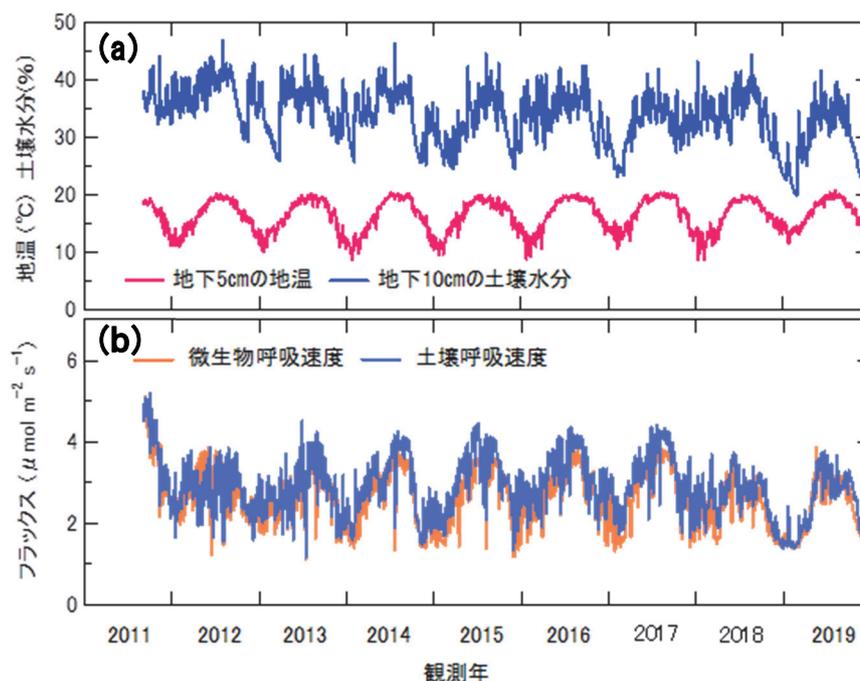


図4.2.11 台湾亜熱帯スギ林サイトにおける (a) 地温、土壌水分、および (b) 土壌呼吸、微生物呼吸の経年変化。

土壌呼吸の $Q_{10}$ と $R_{10}$ の3年間の平均（±経年標準偏差）はそれぞれ、 $2.17 \pm 0.77$ と $0.88 \pm 0.48 \mu \text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 、微生物呼吸の $Q_{10}$ と $R_{10}$ の3年間の平均はそれぞれ、 $2.32 \pm 0.64$ と $0.67 \pm 0.34 \mu \text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ であり、経年変動が大きいいため、土壌呼吸と根呼吸で温度反応特性や $10^\circ\text{C}$ における呼吸速度に明瞭な違いが見られなかった。

土壌呼吸や微生物呼吸は季節変動の中で地温との関係が見られるものの（図4.2.12）、年平均土壌呼吸速度や微生物呼吸速度の経年変化と地温や土壌水分との経年変化の間には明瞭な関係が認められなかった（ $R^2 < 0.05$ ）。

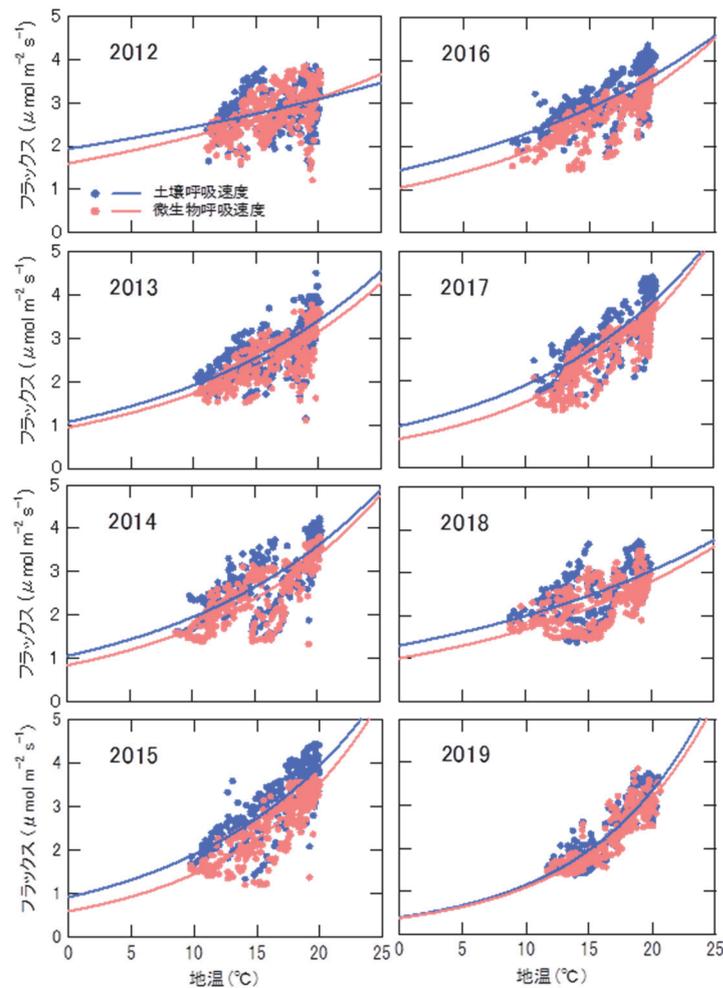


図4.2.12 台湾亜熱帯スギ林サイトにおける各年の地温と土壌呼吸および微生物呼吸の関係。

#### (6) マレーシア低地熱帯天然林サイト

マレーシア低地熱帯天然林サイトにおける2017～2019年の3年間の土壌呼吸速度の平均値（±経年標準偏差）は $18.12 \pm 1.95 \mu \text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ であるのに対し、微生物呼吸は $11.75 \pm 1.13 \mu \text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ であり、土壌呼吸量に占める微生物呼吸量の割合が65%を占めた（図4.2.13）。年間を通じて地温の変動が少ないため、土壌呼吸速度と微生物呼吸速度の温度依存性は明瞭ではなかった。一方、このサイトでは、例年10月～翌年1月頃までの雨季とその後の乾季とに気候が明瞭に分かれる。観測年によっては、土壌・微生物呼吸速度は土壌水分の上昇によって増加する傾向が見られ、根の影響が含まれる土壌呼吸速度の方が増加傾向が高かった（図4.2.14）。この理由として土壌有機炭素の分解が促進されるのに加えて、樹木の呼吸活性が促進されている可能性が考えられた。2015年の10月から翌年2月にかけてのエルニー

ニヨは、この期間（雨季）の強い乾燥をもたらし、2016年前半の土壌呼吸と微生物呼吸を抑制する傾向が認められた。そのため2016年は特に土壌水分と土壌呼吸・微生物呼吸との関係が明瞭に認められた。マレーシアサイトの総土壌呼吸に占める根呼吸の割合は34～44%であり、天塩サイトよりは少ないものの、他のサイトと比較して高かった。この理由としては、東南アジア熱帯雨林の地下部バイオマスが大きい（～232 t/ha）<sup>12)</sup>事が考えられた。

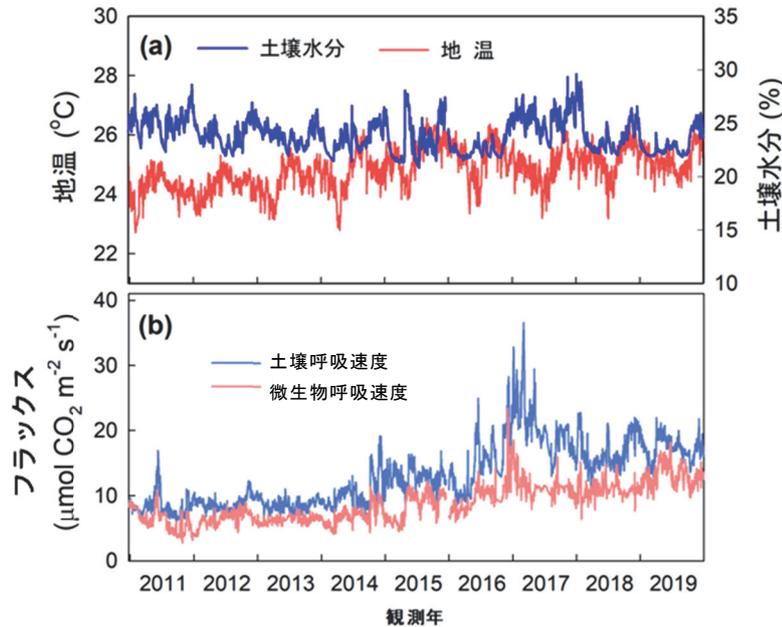


図4.2.13 マレーシア低地熱帯天然林サイトにおける (a) 地温、土壌水分、および (b) 土壌呼吸、微生物呼吸の経年変化。

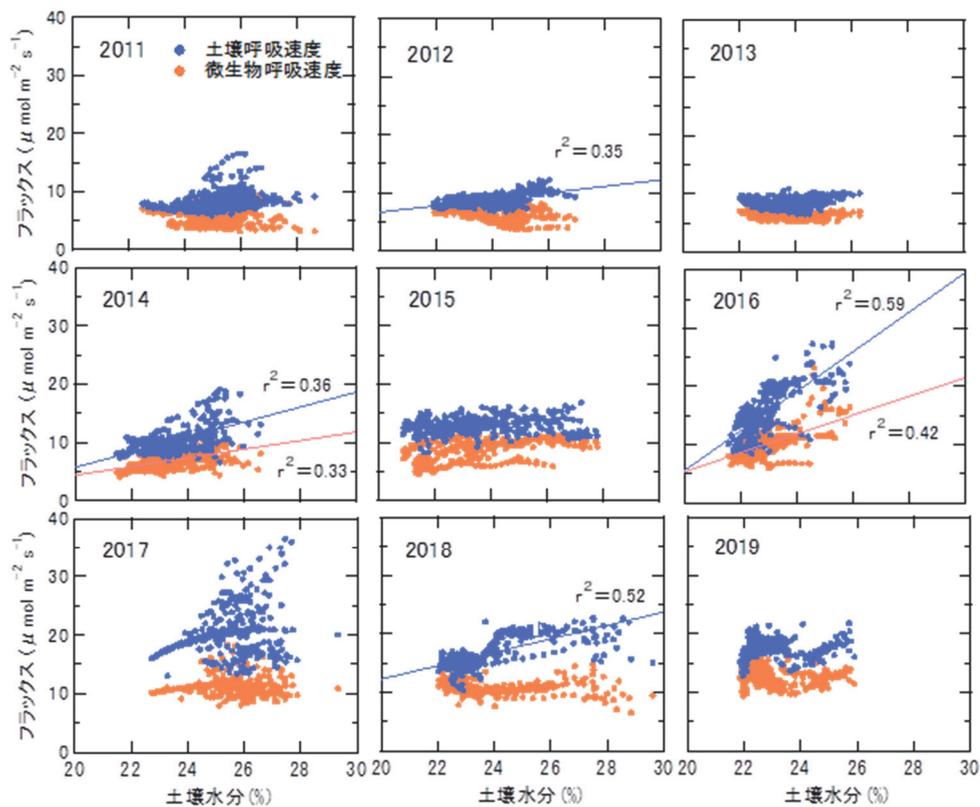


図4.2.14 マレーシア低地熱帯天然林サイトにおける、各年の土壌水分と土壌呼吸および微生物呼吸の関係。決定係数 ( $r^2$ ) が $>0.3$ のもののみ示す。

## 5. 本研究により得られた成果

### (1) 科学的意義

統一された観測・解析システムを用いた土壌炭素放出量の統合研究例は世界的にみても少なく、長期連続観測データを用いたサイト間比較解析結果は、森林土壌からの二酸化炭素放出量の広域評価や将来予測を行う上で貴重な情報である。温度変化のほとんどない熱帯のサイト以外では、土壌呼吸・微生物呼吸の季節変化は地温変化によって説明できるものの、これら放出量の経年変化に影響を及ぼす主要因はサイトによって大きく異なり、気候変動に伴う土壌呼吸や微生物呼吸の上昇は限定的であると考えられた。天塩カラマツ林サイトやマレーシア低地熱帯天然林サイトでは、土壌呼吸の年々変動は、植生バイオマスや土壌水分の経年変化の影響を強く受けていた。唯一富士北麓カラマツ林サイトでは、年平均地温が土壌呼吸や微生物呼吸の経年変化に影響を与え、温暖化時に土壌からの二酸化炭素放出量の増加が懸念された。富士北麓カラマツ林サイトで得られた微生物呼吸量の温暖化効果 ( $9.6\% \text{ } ^\circ\text{C}^{-1}$ ) はサブテーマ1の温暖化実験で得られた温暖化効果と同程度であった。

### (2) 環境政策への貢献

#### <行政が既に活用した成果>

特に記載すべき事項はない。

#### <行政が活用することが見込まれる成果>

本研究により定量化された土壌呼吸量や微生物呼吸量と温度・環境反応特性はアジアの土壌呼吸量の広域評価やその将来予測のためのモデルチューニングや推定結果の検証データとして活用されることが見込まれる。

## 6. 国際共同研究等の状況

本サブテーマは、マレーシア森林研究所 (FRIM)、中国科学院シーサンバンナ熱帯植物園、国立台湾大学との共同研究体制を構築し、研究活動を推進した。

## 7. 研究成果の発表状況

### (1) 誌上発表

#### <論文 (査読あり) >

- 1) M. TERAMOTO, N. LIANG, J. ZENG, N. SAIGUSA and Y. TAKAHASHI: Agric. For. Meteorol., 247, 194-206 (2017), Long-term chamber measurements reveal strong impacts of soil temperature on seasonal and inter-annual variation in understory CO<sub>2</sub> fluxes in a Japanese larch (*Larix kaempferi* Sarg.) forest.
- 2) M. TERAMOTO, N. LIANG, Y. TAKAHASHI, J. ZENG, N. SAIGUSA, R. IDE and X. ZHAO: Agric. For. Meteorol., 274, 106-117 (2019), Enhanced understory carbon flux components and robustness of net CO<sub>2</sub> exchange after thinning in a larch forest in central Japan.
- 3) L. SUN, T. HIRANO, T. YAZAKI, M. TERAMOTO and N. LIANG: Plant and Soil, 446, 471-486 (2020), Fine root dynamics and partitioning of root respiration into growth and maintenance components in cool temperate deciduous and evergreen forests.
- 4) L. SUN, K. TAKAGI, M. TERAMOTO, S. HAYAKASHI and N. LIANG: J. Agric. Meteorol., (in press), Inter-annual variation of soil respiration and its spatial heterogeneity in a cool-temperature young larch plantation in northern Japan.

#### <その他誌上発表 (査読なし) >

- 1) 三枝信子、柴田英昭編：森林と地球環境変動、共立出版社、116-145 (2019)  
「第5章 北方林への気候変動の影響 (執筆担当：高木健太郎)」

## (2) 口頭発表 (学会等)

- 1) K. TAKAGI, N. LIANG, K.M. RYHTI, M. AGUILOS and M. TERAMOTO: Joint conference of AsiaFlux Workshop 2017 and the 15th anniversary celebration of ChinaFLUX, Beijing, China, 2017  
“Increasing soil warming effect on the soil heterotrophic respiration rate during a decadal experiment in a cool-temperate forested peatland in northern Japan”
- 2) L. SUN, T. YAZAKI, T. HIRANO, M. TERAMOTO and N. LIANG: Joint conference of AsiaFlux Workshop2017 and the 15th anniversary celebration of ChinaFLUX, Beijing, China, 2017  
“Fine-root dynamics and root respiration in cool-temperate forests in Hokkaido”
- 3) 梁乃申、寺本宗正、高木健太郎、平野高司、石田祐宣、高木正博、近藤俊明: Japanflux10周年記念集会 (2018)  
「チャンパーネットワークを用いた地球規模の温暖化影響の解明」
- 4) 高木健太郎、梁乃申、寺本宗正、孫力飛、K.M. RYHTI、M. AGUILOS: 日本農業気象学会2018年全国大会 (2018)  
「10年間の土壌温暖化操作が北海道北部の植林泥炭地の微生物呼吸量に与えた影響」
- 5) 孫力飛、高木健太郎、梁乃申、寺本宗正、平野高司、矢崎友嗣、崔鋭: 日本農業気象学会2018年全国大会 (2018)  
「異なる施業・攪乱履歴のある三林分における土壌呼吸特性の比較」
- 6) R. CUI, T. HIRANO, L. SUN, M. TERAMOTO and N. LIANG: International Symposium on Agricultural Meteorology 2018, Fukuoka, 2018  
“Linkage between fine-root dynamics and root respiration in a young deciduous forest in northern Japan”
- 7) K. TAKAGI, N. LIANG, K.M. RYHTI, M. AGUILOS and M. TERAMOTO: 8th EAFES International Congress, Nagoya, Japan, 2018  
“Soil warming effect on the heterotrophic respiration rate during a decadal experiment in a cool-temperate forested peatland”
- 8) N. LIANG, M. TERAMOTO, K. TAKAGI, T. KONDO, Y. ZHANG, J. HE, Y. WANG, S. LI, J. FANG, S. PIAO, D.Y. F. LAI, M. TAKAGI, S. ISHIDA, P. CHIANG, J. ZENG, and I. HARUN: The 8th East Asian Federation of Ecological Societies (EAFES) International Congress, Nagoya, Japan, 2018  
“An automated chamber network for estimation of CO<sub>2</sub>/CH<sub>4</sub> sink/source of Asian terrestrial ecosystems”
- 9) K. TAKAGI, K. HIRAYAMA, M. HAYASHI, N. SAIGUSA, K. OKADA, R. SAMESHIMA and H. OGUMA: Ozflux-AsiaFlux Joint Conference, Darwin, Australia, 2018  
“Forest structure predicts its decadal carbon budget in a cool-temperate forest”
- 10) K. TAKAGI, N. LIANG, M. AGUILOS, M. TERAMOTO, T. KONDO, J. KOARASHI and M. ATARASHI-ANDO: 2018 International Long-Term Ecological Research Network (ILTER) & 12th International Long-Term Ecological Research - East Asia-Pacific Regional Network (ILTER-EAP) Joint Conference, Taichung, Taiwan, 2018  
“Warming-induced enhancement of soil heterotrophic respiration is linearly increased by the current year’s litterfall supply in a cool-temperate forested peatland”
- 11) N. LIANG, P. -N. CHIANG, Y. WANG, M. TERAMOTO, K. TAKAGI, T. KONDO, J. KOARASHI, Y. ZHANG, S. LI, J. FANG, S. PIAO, D. Y. D. LAI, M. TAKAGI, S. ISHIDA, T. HIRANO, J. ZENG, Y. TAKAHASHI, M. ATARASHI-ANDOH and I. HARUN: 2018 International Long-Term Ecological Research Network (ILTER) & 12th International Long-Term Ecological Research - East Asia-Pacific Regional Network (ILTER-EAP) Joint Conference, Taichung, Taiwan, 2018  
“Long-term response and feedback of Asian forest soil carbon flux to global warming”

- 12) T. KONDO, M. TERAMOTO, K. NAKANE, K. TAKAGI, J. KOARASHI, M. ATARASHI-ANDOH, M. TAKAGI, S. ISHIDA and N. LIANG: 2018 International Long-Term Ecological Research Network (ILTER) & 12th International Long-Term Ecological Research - East Asia-Pacific Regional Network (ILTER-EAP) Joint Conference, Taichung, Taiwan, 2018  
 “Response of soil microbial community to climate change”
- 13) 高木健太郎: 第25回大気環境学会北海道東北支部総会(2018)  
 「北海道北部の森林における物質循環長期モニタリング」
- 14) 高木健太郎、梁乃申、M. AGUILOS、K.M. Ryhti、寺本宗正、小林真、孫力飛、近藤俊明、小嵐 淳、安藤麻里子: 第130回日本森林学会全国大会 (2019)  
 「10年間の地温上昇処理が道北の植林泥炭地の微生物呼吸量に与える影響」
- 15) 梁乃申、高橋善幸、寺本宗正、趙忻、富松元、高木健太郎、平野高司、近藤俊明、小嵐淳、安藤麻里子、石田祐宣、高木正博: 第130回日本森林学会全国大会 (2019)  
 「アジアの森林土壌有機炭素放出の温暖化影響とフィードバック効果」
- 16) 近藤俊明、寺本宗正、高木健太郎、小嵐淳、安藤麻里子、高木正博、石田祐宣、梁乃申: 第130回日本森林学会全国大会 (2019)  
 「遺伝解析による土壌微生物評価から温暖化に伴う土壌呼吸量の変動要因を探る」
- 17) 小嵐淳、安藤麻里子、高木健太郎、近藤俊明、寺本宗正、永野博彦、國分陽子、高木正博、石田祐宣、平舘俊太郎、梁乃申: 第130回日本森林学会全国大会 (2019)  
 「温暖化は土壌に貯留する有機炭素にどのような変化をもたらすか？」
- 18) 高木健太郎、小林真: 日本農業気象学会2019年全国大会(2019)  
 「北海道北部厳冬期積雪下の森林土壌内のCO<sub>2</sub>濃度の挙動」
- 19) R. CUI, T. HIRANO, L. SUN, M. TERAMOTO and N. LIANG; International Symposium on Agricultural Meteorology 2019, Shizuoka, Japan, 2019  
 “Partitioning root respiration into the growth and maintenance components of fine roots in a young larch forest”
- 20) K. TAKAGI, N. LIANG, M. AGUILOS, K. M. RYHTI, M. TERAMOTO, M. KOBAYASHI, L. SUN, T. KONDO, J. KOARASHI and M. ATARASHI-ANDOH: The 2nd International Workshop on Response and Adaptation of Terrestrial Ecosystem Carbon, Nitrogen and Water Cycles to Climate Change, Xishuangbana, China, 2019  
 “Soil warming effect on the heterotrophic respiration rate during a decadal experiment in a cool-temperate forested peatland”
- 21) N. LIANG, Y. ZHANG, P. -N. CHIANG, D. Y. F. LAI, M. TERAMOTO, K. TAKAGI, T. KONDO, J. KOARASHI, Y. WANG, S. LI, J. FANG, S. PIAO, M. TAKAGI, S. ISHIDA, T. HIRANO, J. ZENG, Y. TAKAHASHI, M. ATARASHI-ANDOH and I. HARUN: The 2nd International Workshop on Response and Adaptation of Terrestrial Ecosystem Carbon, Nitrogen and Water Cycles to Climate Change. Xishuangbana, China, 2019  
 “Long-term response and feedback of Asian terrestrial ecosystems carbon cycle to global warming”
- 22) J. KOARASHI, M. ATARASHI-ANDOH, K. TAKAGI, T. KONDO, M. TERAMOTO, H. NAGANO, Y. SAITO-KOKUBU, M. TAKAGI, S. ISHIDA, S. HIRADATE and N. LIANG: The 2nd International Workshop on Response and Adaptation of Terrestrial Ecosystem Carbon, Nitrogen and Water Cycles to Climate Change. Xishuangbana, China, 2019  
 “Warming effects on the quantity and quality of organic carbon in Japanese forest surface soils”
- 23) K. TAKAGI, M. AGUILOS, N. SAIGUSA, N. LIANG, Y. TAKAHASHI, T. KOIKE, K. SASA and Y. FUJINUMA: AsiaFlux Workshop 2019, Takayama, Japan, 2019

“18 years to compensate all CO2 emission after a clearcut harvesting in a cool-temperate forest”

M. TERAMOTO, N. LIANG, K. TAKAGI, T. KONDO, J. KOARASHI, M. ATARASHI-ANDOH, T. HIRANO, Y. TAKAHASHI, M. TAKAGI, S. ISHIDA, T. ARAMAKI, M. NARAMOTO, Y. ZHANG, D.Y.F. LAI, P. CHIANG, J. ZENG, S. PIAO, S. LI, H. TOMIMATSU, X. ZHAO, K. NAKANE, T. YAN and S. MUSA: AsiaFlux Workshop 2019, Takayama, Japan, 2019

“Long-term soil warming effect on soil organic carbon decomposition in Asian Monsoon forests”

- 24) 高木健太郎、梁乃申、M. AGUILOS、K. RYHTI、寺本宗正、孫 力飛、近藤俊明、小嵐淳、安藤麻里子：第67回日本生態学会大会（2020）

「12年間の地温上昇処理が道北の植林泥炭地の微生物呼吸量に与えた影響」（誌上発表）

- 25) 小嵐淳、安藤麻里子、高木健太郎、近藤俊明、寺本宗正、永野博彦、國分陽子、高木正博、石田祐宣、平舘俊太郎、梁 乃申：第67回日本生態学会大会（2020）

「日本の森林土壌における有機炭素の蓄積と動態ならびに長期温暖化操作に対する応答」（誌上発表）

- 26) 近藤俊明、寺本宗正、高木健太郎、小嵐淳、安藤麻里子、高木正博、石田祐宣、梁乃申：第67回日本生態学会大会（2020）

「温暖化に対する土壌微生物群集の応答と微生物呼吸量への影響」（誌上発表）

- 27) 高木健太郎、小池孝良、笹賀一郎、M. AGUILOS、梁乃申、高橋善幸、三枝信子、藤沼康実：日本農業気象学会2020年全国大会（2020）

「森林伐採に伴い放出されたCO2を回収するために必要な時間」（誌上発表）

- 28) R. CUI, T. HIRANO, L. SUN, M. TERAMOTO and N. LIANG: International Symposium on Agricultural Meteorology 2020, Sakai, Japan, 2020

“Dynamics of soil respiration in a young larch plantation”（誌上発表）

### （3）知的財産権

特に記載すべき事項はない。

### （4）「国民との科学・技術対話」の実施

- 1) 横浜国立大学の遠隔地生態学実習における研究紹介（2017年8月30日、参加者計約25名）
- 2) 幌延町および問寒別小中学校を対象にしたミズナラ植樹事業における森林の二酸化炭素吸収についての説明（主催：幌延町、2017年10月10日、参加者計約40名）
- 3) 問寒別小中学校の職場体験における森林の二酸化炭素吸収についての説明（2017年10月13日、参加者計1名）
- 4) 一般公開シンポジウム「地球の温暖化と森林土壌からの炭素の放出」の主催（2017年10月30日、幌延町問寒別生涯学習センター多目的ホール、観客45名）
- 5) 一般公開シンポジウム「地球の温暖化と森林土壌からの炭素の放出」における講演（高木健太郎、「天塩研究林で行われている野外実験」、2017年10月30日、幌延町問寒別生涯学習センター多目的ホール、観客45名）
- 6) 一般公開シンポジウム「森林土壌が握る地球の将来—土の中の炭素が温暖化を加速する？」における講演（高木健太郎、「二酸化炭素を吸収する森林、しない森林」、2018年7月25日、東海村産業・情報プラザ「アイヴィル」、観客約40名）
- 7) ハカセ喫茶Vol.18「気候喫茶」における講演（高木健太郎、「二酸化炭素を吸収する森、しない森」、2019年12月7日、北広島町芸北文化ホール、観客約60名）

## (5) マスコミ等への公表・報道等

- 1) 日刊工業新聞(2019年9月18日、17頁、「森林施業に対する森林の炭素収支の回復力」)  
サブテーマ1との共同研究成果
- 2) 北海道新聞(2019年11月15日、全道版、3頁、「日本最北北大天塩研究林一人と樹木の関係探る」)



日刊工業新聞17頁

## (6) その他

- 1) 第8回東アジア生態学連合大会における国際シンポジウム「Soil Respiration in Asian Forests under Climate Change」の主催（主催：高木 健太郎、近藤 俊明、小嵐 淳、2018年4月21-22日、名古屋大学、講演者6名、参加者約290名）

## 8. 引用文献

- 1) B. BOND-LAMBERTY and A. THOMSON: Nature, 464, 579-582 (2010), Temperature-associated increase in the global soil respiration record.
- 2) IPCC: Climate Change 2013, Cambridge University Press (2013) The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.
- 3) ACIA : Impacts of a Warming Arctic: Arctic Climate Impact Assessment, Cambridge University Press, pp. 139 (2004)
- 4) J. HANSEN, M. SATO, R. RUEDY, K. LO, D.W. LEA and M. MEDINA-ELIZADE: Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A., 103, 14288-14293 (2006), Global temperature change.
- 5) J. LLOYD and J.A. TAYLOR: Funct. Ecol. 8, 315-323 (1994), On the temperature dependence of soil respiration.
- 6) P. M. COX, R.A. BETTS, C.D. JONES, S.A. SPALL and I.J. TOTTERDELL: Nature 408, 184-187 (2000), Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model.
- 7) B. BOND-LAMBERTY, V.L. BAILEY, M. CHEN, C.M. GOUGH and R. VARGAS: Nature, 560, 80-83 (2018) Globally rising soil heterotrophic respiration over recent decades.
- 8) N. LIANG, T. HIRANO, Z.M. ZHENG, J. TANG and Y. FUJINUMA: Biogeosciences, 7, 3447-3457 (2010), Soil CO<sub>2</sub> efflux of a larch forest in northern Japan.
- 9) L. SUN, K. TAKAGI, M. TERAMOTO, S. HAYAKASHI and N. LIANG: J. Agric. Meteorol., (in press), Inter-annual variation of soil respiration and its spatial heterogeneity in a cool-temperature young larch plantation in northern Japan.

- 10) M. TERAMOTO, N. LIANG, Y. TAKAHASHI, J. ZENG, N. SAIGUSA, R. IDE and X. ZHAO: *Agric. For. Meteorol.*, 274, 106-117 (2019), Enhanced understory carbon flux components and robustness of net CO<sub>2</sub> exchange after thinning in a larch forest in central Japan.
- 11) M. TERAMOTO, N. LIANG, J. ZENG, N. SAIGUSA and Y. TAKAHASHI: *Agric. For. Meteorol.*, 247, 194-206 (2017), Long-term chamber measurements reveal strong impacts of soil temperature on seasonal and inter-annual variation in understory CO<sub>2</sub> fluxes in a Japanese larch (*Larix kaempferi* Sarg.) forest.
- 12) K. NIIYAMA, T. KAJIMOTO, Y. MATSUURA, T. YAMASHITA, N. MATSUO, Y. YASHIRO, A. RIPIN, A.R. KASSIM and N.S. NOOR: *J. Tropical Ecol.*, 26, 271 - 284 (2010), Estimation of root biomass based on excavation of individual root systems in a primary dipterocarp forest in Paso Forest Reserve, Peninsular Malaysia.

## II-3 環境DNA法を用いた温暖化前後の土壤微生物相評価

国立研究開発法人国際農林水産業研究センター 生物資源・利用領域

近藤 俊明

<研究協力者>

国立大学法人弘前大学 大学院理工学研究科

石田祐宣

国立大学法人宮崎大学 農学部

高木正博

国立大学法人北海道大学 大学院農学院

孫 力飛

中国科学院シーサンバンナ熱帯植物園

張 一平

国立台湾大学

江 博能

マレーシア森林研究所

Samsudin B. Musa

平成29～令和元年度研究経費（累計額）：18,537千円（研究経費は間接経費を含む）

（平成29年度：6,179千円、平成30年度：6,179千円、令和元年度：6,179千円）

### 【要旨】

陸上生態系の土壌中には、大気中で二酸化炭素（CO<sub>2</sub>）として存在している炭素の約2倍に相当する15,500億トンの炭素が、土壌表層から僅か1メートルまでの範囲に有機物として堆積し、土壌微生物による分解過程を経てCO<sub>2</sub>として大気中に放出される。この現象は微生物呼吸と呼ばれ、人間活動に由来するCO<sub>2</sub>放出量の約9倍に相当する。そのため、気候変動に伴って土壌有機物の分解速度が僅かでも変動すれば、地球上の炭素収支は多大な影響を受け、更なる気候変動が生じる可能性があると考えられている。そのため、土壌有機物の分解に強く寄与する土壌微生物群集に気候変動が及ぼす影響を明らかにすることは、気候変動の将来予測やその対策において重要となる。しかしながら、様々な培地を用いて土壌微生物を培養する従来の培養法を用いた微生物調査では、僅かな土壌中に数億個体が存在する土壌微生物の特性（量、種組成および活性等）や気候変動への応答を把握することは極めて困難であった。

サブテーマ3では、温暖化操作実験のもと、微生物呼吸が長期に渡って測定されている国内外の8つの森林に設置された微生物呼吸モニタリングサイトを中心に、リアルタイム定量PCR法、メタゲノム解析、トランスクリプトーム解析などの遺伝解析を用いて、①土壌微生物量（バイオマス量）、②土壌微生物種組成、③土壌微生物活性、および④温暖化影響など、土壌微生物群集の特性と温暖化による影響を把握することで、温暖化に対して土壌微生物相がどのような応答を示し、結果として微生物呼吸がどう変動するのかといった、一連の微生物呼吸プロセスの解明を行った。

こうした温暖化が微生物呼吸に及ぼす影響については、これまで欧米の森林を中心に報告がなされ、将来生じる温暖化環境を人工的に創出して微生物呼吸量を測定した研究例では、温暖化区における微生物呼吸の温度反応曲線が非温暖化区に比べ緩やかとなること（微生物呼吸の緩速化）、こうした微生物呼吸の緩速化は温暖化に伴う土壌微生物量の減少や土壌微生物相の単一化に起因することが考えられることなどが示されている。しかしながら、本研究の結果、アジアの森林においては、①温暖化による微生物呼吸の緩速化が生じず、温暖化に伴い総微生物呼吸量が増加すること、②温暖化環境下においても微生物呼吸量の減少をもたらすと考えられる土壌微生物種の消失や土壌微生物量の減少が生じないこと、③温暖化環境下においては、土壌微生物の運動や土壌有機物の分解に係る遺伝子発現量が増加していることから、温暖化が土壌微生物活性を高め、結果的に微生物呼吸量が増加すること、一方、低環境下においては生存に係る代謝に多くのエネルギーが割かれた結果、微生物呼吸量が減少することなど、最新の遺伝解析を活用することで、従来の報告とは異なる「気候変動に対する土壌微生物の応答」が明らかとなった。こうした現象は、アジアの森林土壌が有する2つの特徴（気温における大きな日・年較差と豊富な土壌有機物量）と、そこに生息する土壌微生物の高い温度馴化に起因するものと考えられる。つまり、気温の日較差や年較差が大きなアジアの森林土壌に生息する土壌微生物は温暖化の影響（特定種の消失や微生物量の減少）を受けにくく、温暖化環境下においては豊富に蓄積された土壌有機物の分解を活発に行うことで、結果的に微生物呼吸量の増加をもたらすと考えられた。

### 【キーワード】

メタゲノム解析、土壌微生物動態、温度馴化、トランスクリプトーム解析、次世代シーケンス

## 1. はじめに

森林や草原および水田・耕作地に代表される農地など、陸上生態系の土壌中には、大気中で二酸化炭素 ( $\text{CO}_2$ ) として存在している炭素の約2倍に相当する15,500億トンの炭素が、土壌表層から僅か1メートルまでの範囲に有機物として蓄積している。植物の落葉・落枝・枯死根や、動物の排せつ物や死骸などに由来する膨大な量の土壌有機物は、菌類や細菌類に代表される土壌微生物による分解過程を経て $\text{CO}_2$ として大気中に放出され（微生物呼吸）、植物根の呼吸（根呼吸）に伴う土壌からの $\text{CO}_2$ の放出と併せて「土壌呼吸」と呼ばれている。

最近のNature誌における報告では、地球上の全陸域からの土壌呼吸量は年間あたり約980億 $\text{tCy}^{-1}$ のほり、そのうちの約70%にあたる696億 $\text{tCy}^{-1}$ が土壌微生物による土壌有機物の分解、すなわち微生物呼吸に由来すると推定されている（Bond-Lamberty & Thomson 2010<sup>1)</sup>）。これは発電・輸送およびプラスチック製品の製造における化石燃料の使用など、人間活動に伴って大気中に放出される $\text{CO}_2$ 量（78億 $\text{tCy}^{-1}$ ）の約9倍に相当するものである。そのため、気候変動に伴って土壌有機物の分解速度が僅かでも変動すれば、地球上の炭素収支は多大な影響を受け、結果として更なる気候変動が生じる可能性があると考えられている。

実際、こうした微生物呼吸量と土壌温度との関係については、森林（e.g. Teramoto et al. 2016<sup>2)</sup>, Teramoto et al. 2018<sup>3)</sup>）や草原（e.g. Bahn et al. 2008<sup>4)</sup>）および農地など、これまで様々な生態系を対象に研究がなされており、気温の低い冬季に比べ、気温の高い夏季において微生物呼吸量が増え、土壌温度の上昇に伴って微生物呼吸速度が指数関数的に増加することが広く知られている（図1.3.1右）。こうした知見に基づくシミュレーション解析では、温暖化に伴う土壌からの $\text{CO}_2$ 放出量の増加によって、更なる温暖化と微生物呼吸量の増加が生じ（正のフィードバック効果）、結果として森林をはじめとする一部の生態系では21世紀の後半までに $\text{CO}_2$ の吸収源から放出源へと転換することが予想されている。

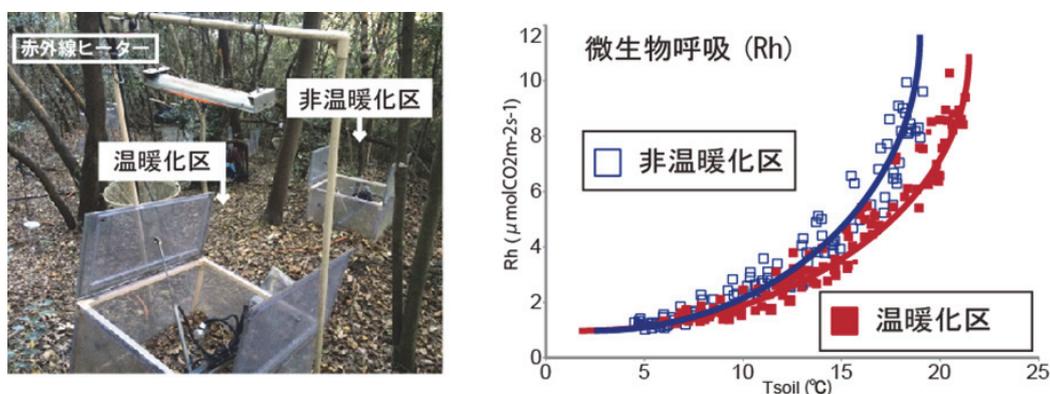


図1.3.1 温暖化操作実験の様子と結果の概念図。【左図】広島大学に設置された土壌呼吸測定サイト。【右図】温暖化（+2.5°C）が微生物呼吸量に及ぼす影響に関する概念図（広島大学に設置された土壌呼吸測定サイトデータに基づき作成）。

一方、野外環境下において、赤外線ヒーター等を使用して将来生じうる温暖化環境を人工的に創出し（図1.3.1左）、微生物呼吸量を測定した研究例では、非温暖化区（コントロール区）に比べ、温暖化区において総微生物呼吸量の増加が見られるものの、温暖化区における微生物呼吸の温度反応曲線は非温暖化区に比べ緩やかとなり（図1.3.1右）、温暖化に伴う土壌からの $\text{CO}_2$ 放出量の増加は従来の予測よりも小さくなることが欧米の研究サイトを中心に明らかとなりつつある（e.g. Karhu et al. 2014<sup>5)</sup>）。しかしながら、サブテーマ1「温暖化操作実験による土壌有機炭素放出の温暖化影響及びフィードバック効果の定量評価」およびサブテーマ2「土壌呼吸に及ぼす気候変動および攪乱影響の検出」で報告がなさ

れたように、湿潤なアジア域の森林においては、こうした微生物呼吸の緩速化は見られず、微生物呼吸に対する温暖化効果が維持されること、また、その度合いは生態系ごとに異なることなどが明らかになりつつある。つまり、気候変動に対し、森林生態系が将来的に吸収源として機能するのか、あるいは放出源へと転換するのかといった疑問の解明は依然憶測の域を出ていない状況と言える。

このように、微生物呼吸や地球規模の炭素収支に対する温暖化の影響予測が定まらない理由として、気候変動に対する土壌微生物の応答、すなわち土壌微生物量や土壌微生物種組成および土壌微生物活性の変化の評価が困難なことが挙げられる。例えば、温暖化操作実験下における微生物呼吸の緩速化は、温度の上昇に対する土壌微生物群集における種組成の変化、つまり土壌微生物群集の温度馴化に起因する可能性があることが欧米を中心に多くの研究で指摘されているものの (e. g. Karhu et al. 2014<sup>5)</sup>)、1グラムあたり数億の土壌微生物が存在すると考えられている土壌中において、様々な培地を用いて土壌微生物を培養する従来の培養法を用いた微生物調査では、温度馴化の指標となる土壌微生物群集における種組成や量の変化を正確に評価することは困難である。

こうしたなか、近年の遺伝解析技術の進歩により、土壌微生物の培養・単離の過程を経ることなく、土壌中に存在する土壌微生物から直接DNAやRNAを抽出し、その解析を通して、実際の野外環境下における土壌微生物量、土壌微生物種組成および土壌微生物活性を正確に評価できつつある。例えば、土壌中の土壌微生物から抽出したDNAを対象に、土壌微生物群に共通するシングルコピーの遺伝子領域において定量PCR (Quantitative Polymerase Chain Reaction) を行うことで、土壌中に存在する土壌微生物のバイオマス量を遺伝子のコピー数から間接的に把握することができる (Tanaka et al. 2010<sup>6)</sup>)。

また、土壌微生物から抽出したDNAを対象に、PCR法を用いて特定の遺伝子領域を増幅した後、その塩基配列を解読することで、塩基配列情報から土壌中に生息する土壌微生物種の特定ができる。この方法は、単離に成功した生物種を直接観察することができる培養法に較べると、生物種個々の情報量は少ないものの、これまで培養できなかつた大多数の生物種の存在や量を評価できるだけでなく、DNA塩基配列情報を用いた系統解析に基づいて未知の生物種の生態的特性や動態を推定できるといった優れた利点を持つ。さらに近年開発が目覚ましい次世代シーケンサーを活用することで、土壌サンプルあたり数万～数十万の土壌微生物の同定・定量が可能になる (Torsvik & Ovreas 2002<sup>7)</sup>)。

さらにDNAと併せて土壌中の土壌微生物からRNAを抽出し、ゲノム情報をもとに各遺伝子のRNA発現量を解析することで、土壌中の土壌微生物群集において、どのような遺伝子や代謝系が活性化しているのか、つまり野外環境下における土壌微生物活性を把握できるようになりつつある。

サブテーマ3では、北海道の最北端から赤道付近のマレーシアまでの広域トランセクトに沿って、長期に渡り微生物呼吸や温暖化影響が観測されてきた国内外の観測サイトにおいて、上述した最新の遺伝解析手法を用いて土壌微生物特性を把握することで、これまでブラックボックスとされてきた「温暖化環境下における土壌微生物の応答」の解明を行うものである。「温暖化が微生物呼吸に影響を及ぼす際のメカニズム」の解明を通して、気候変動影響の将来予測に新たな知見をもたらすことを主たる研究目的とする。

## 2. 研究開発目的

サブテーマ3では、北海道の最北端から赤道付近のマレーシアまでの広域トランセクトに沿って、大型マルチ自動開閉チャンバーシステムを用いて長期に渡り微生物呼吸や温暖化影響が観測されてきた国内外の8つの観測サイト (国内5サイト、国外3サイト) において、土壌微生物特性と微生物呼吸の関係に係る以下の3つの研究を行う。

- (1) 次世代シーケンサー等を活用した最新の遺伝解析手法を用いて、温暖化操作実験区を含む大型マルチ自動開閉チャンバー内の土壌を対象に、①土壌微生物量 (バイオマス量)、②土壌微生物の種組成、および③土壌微生物活性、の3つを評価する。
- (2) また、非温暖化区 (コントロール区) および温暖化区において、①土壌微生物量 (バイオマス量)、

②土壌微生物の種組成、および③土壌微生物活性の比較を行い、土壌微生物特性に対する温暖化の影響を明らかにする。

(3) 異なる森林生態系における土壌微生物特性および気候変動への応答の違いを明らかにすることで、微生物呼吸の広域評価に資する指標の抽出を行う。

これら3つの研究課題を通して得られた情報をもとに、土壌微生物特性と微生物呼吸の関係を明らかにすることで、温暖化に対して土壌微生物相がどのような応答を示し、結果として微生物呼吸がどう変動するのかといった一連の微生物呼吸プロセスの解明を行う。

### 3. 研究開発方法

サブテーマ3では、北海道の最北端から赤道付近のマレーシアまでの広域トランセクトに沿って、大型マルチ自動開閉チャンバーシステムを用いて長期に渡り微生物呼吸や温暖化影響が観測されてきた国内外の8つの観測サイト（国内5サイト、国外3サイト）において、メタゲノム解析やトランスクリプトーム解析等の最新の遺伝解析技術を用いて、チャンバー内の土壌から抽出したDNAおよびRNAの解析を行うことで、微生物呼吸に強く関わる土壌微生物特性（①土壌微生物量、②土壌微生物の種組成、および③土壌微生物活性）を把握した。また、非温暖化区（コントロール区）および温暖化区における土壌微生物特性の比較から土壌微生物特性に対する温暖化の影響を明らかにした。最終的に、得られた結果をもとに、温暖化に対して土壌微生物相がどのような応答を示し、結果として微生物呼吸がどう変動するのかといった、一連の微生物呼吸プロセスの解明を行うとともに、微生物呼吸の広域評価に資する指標の抽出を行った。

#### (1) 調査対象地

調査は国立環境研究所を中心に、大型マルチ自動開閉チャンバーシステムを用いて長期に渡り微生物呼吸や温暖化影響が観測されてきた国内外の8つの観測サイト（国内5サイト、国外3サイト）において行った（表3.3.1）。

このうち国内については、北海道の最北端針広混交林サイト（図内略称：天塩温暖化）、青森県の東北地方冷温帯落葉広葉樹林サイト（白神山地）、茨城県の関東地方カシ林サイト（つくば）、広島県の西日本常緑カシ林サイト（広島）および宮崎県の九州地方コジイ林サイト（宮崎）の5サイトを対象とし、国外においては、中国・雲南省の中国亜熱帯亜高山帯天然常緑広葉樹林サイト（哀牢山）、台湾・南投県の台湾亜熱帯人工林サイト（溪頭）およびマレーシア・ネグリスンビラン州のマレーシア熱帯低地天然林サイト（パツ）の3サイトを対象とした（表3.3.1）。なお、これら国内外の8サイトのうち、台湾亜熱帯人工林サイトおよびマレーシア熱帯低地天然林サイトを除く、国内5サイトおよび国外1サイトの計6サイトにおいては、一部のチャンバーにおいて温暖化操作実験のための赤外線ヒーターが設置され（図3.3.1a）、チャンバー周辺の地温（深さ5cm）が温暖化操作を行っていないチャンバーに較べて約2.5℃高くなっている。

将来生じうる気候変動が土壌微生物量（バイオマス量）、土壌微生物の種組成、および土壌微生物活性など、微生物呼吸に強く寄与する土壌微生物特性に及ぼす影響に関する調査は、長期に渡り温暖化操作実験が行われている国内の5サイトを中心に重点的に行い、微生物呼吸の広域評価に資する指標の抽出へ向け、国外の3サイトにおいても土壌微生物量（バイオマス量）および土壌微生物の種組成の評価を行った。

表3.3.1 調査対象地および解析対象としたチャンバー数

調査サイト名	図内略称	緯度経度	チャンバー数 (土壌サンプル数)	
			非温暖化区	温暖化区
最北端針広混交林サイト	天塩温暖化	N44°55', E142°01'	5 (20)	5 (20)
東北地方冷温帯落葉広葉樹林サイト	白神山地	N40°32', E140°13'	5 (20)	5 (20)
関東地方カシ林サイト	つくば	N36°03', E140°07'	5 (20)	5 (20)
西日本常緑カシ林サイト	広島	N34°24', E132°43'	5 (20)	5 (20)
九州地方コジイ林サイト	宮崎	N31°51', E131°18'	5 (20)	5 (20)
中国亜熱帯亜高山帯天然常緑広葉樹林サイト	哀牢山	N24°32', E101°01'	3 (12)	3 (12)
台湾亜熱帯人工林サイト	溪頭	N23°39', E120°47'	5 (20)	0 (0)
マレーシア熱帯低地天然林サイト	パソ	N2°58', E102°18'	5 (20)	0 (0)

## (2) 土壌サンプルの採集および土壌からのDNAおよびRNAの抽出

大型マルチ自動開閉チャンバーシステムを用いて、長期に渡り微生物呼吸や温暖化影響が観測されてきた国内の5つの観測サイト（最北端針広混交林サイト、東北地方冷温帯落葉広葉樹林サイト、関東地方カシ林サイト、西日本常緑カシ林サイト、および九州地方コジイ林サイト）において、最も気温が上昇する2017年8月に、根切り処理を施した各サイトそれぞれ10基のチャンバー（温暖化処理：5基、非処理：5基）から、土壌サンプラーを用いて遺伝解析に使用する土壌サンプル（直径1.5cm、深さ10cm程度）を採取した（図3.3.1a, b）。また、温暖化操作実験が行われている国外の1サイト（中国亜熱帯亜高山帯天然常緑広葉樹林サイト）および台湾亜熱帯人工林サイトとマレーシア・ネグリスンビラン州のマレーシア熱帯低地天然林サイトの2サイトにおいても同手法を用いて土壌サンプルの採集を行った。土壌サンプルの採集は、チャンバー内の環境不均一性を考慮し、それぞれチャンバー内の4ヶ所から行い、採集した土壌サンプルは深さの異なる2つの層（上層0-3cm、下層3-7cm）に分割した。採集した土壌サンプルはドライアイス上で保管、あるいは実験室に持ち帰った後にディープフリーザー（-20℃）を用いて急速に冷凍することで土壌微生物相の変化を抑制した。

土壌中に存在する土壌微生物由来のDNAの抽出はQIAGEN社のDNeasy PowerLyzer PowerSoil Kitを用いて行ない、土壌微生物量を評価するためのリアルタイム定量PCR解析および土壌微生物組成を明らかにするためのメタゲノム解析に使用した。なお、サンプル間で土壌微生物量や土壌微生物組成を行うことから、DNA抽出に使用した土壌サンプル量はサンプルあたり乾燥重量換算で0.25gに統一した。

また、土壌中に存在する土壌微生物由来のRNAの抽出はQIAGEN社のRNeasy PowerSoil Total RNA Kitを用いて行ない、土壌微生物活性を評価するためのトランスクリプトーム解析に使用した。なお、DNAを対象としたリアルタイム定量PCR解析やメタゲノム解析と同様に、トランスクリプトーム解析においてもサンプル間で遺伝子発現量の比較を行うことから、RNA抽出に使用した土壌サンプル量はサンプルあたり乾燥重量換算で2.0gに統一した。

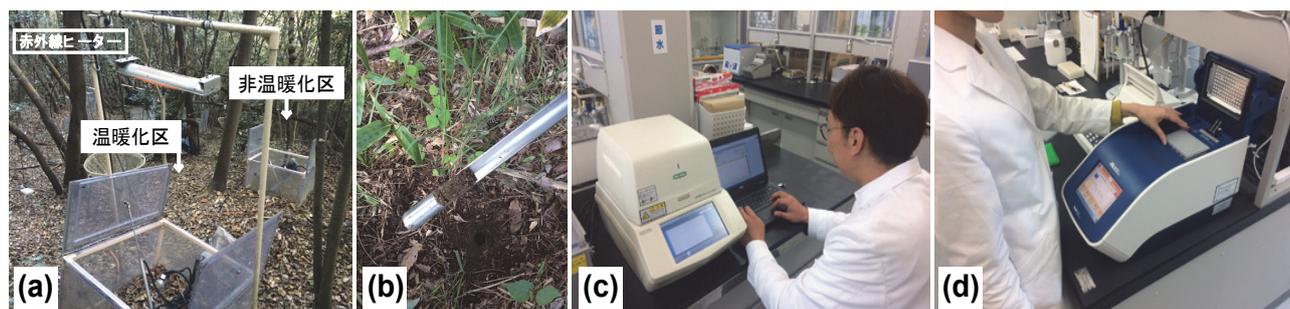


図3.3.1 土壌微生物調査方法：(a)調査区、(b)土壌サンプリング、(c)定量PCR、(d)DNA増幅

### (3) リアルタイム定量PCR法を用いた土壤微生物量の測定

リアルタイム定量PCR法を用いて土壤微生物量（細菌）の測定を行った（図3.3.1c）。リアルタイム定量PCR法は、これまで2〜4日間の培養を必要とした従来の培地を用いた定量法に比べ、PCR法を用いてターゲット遺伝子領域の増幅過程を蛍光物質によりリアルタイムでモニタリングし、鋳型DNA量を測定することで、土壤微生物量を迅速かつ高精度に測定できる方法である（Heid et al. 1996<sup>8)</sup>）。

本サブテーマでは、菌種間での保存性が高く、染色体上に低コピー（1または2コピー）で存在するたんぱく質伸長因子 *Tu* (*Tuf*) 遺伝子を検出対象とした（Tanaka et al. 2010<sup>6)</sup>）。リアルタイム定量PCRはBio-Rad社のCFX96 Touch™ Real-Time PCR Detection Systemを用いて行ない、初期変性（95℃30秒）の後、変性（95℃5秒）・伸長（60℃30秒）サイクルを35回繰り返すことで行った。なお、リアルタイム定量PCRは正確性を期すために、土壤サンプル当たり3度の反復実験を行った。

### (4) メタゲノム法を用いた土壤微生物相評価

次世代シーケンサーを用いたメタゲノム法により、各土壤サンプルにおける土壤微生物相の評価を行った。

まず、Invitrogen社製のQuant-iT dsDNA Assay Kitを用いて各土壤サンプルから抽出した二本鎖DNAの定量を行った後、Beckman Coulter社製のAMPureXPを用いてDNAの精製を行った。その後、16SrRNA (V3-V4領域) についてPCR増幅を行った後（図3.3.1d）、再度AMPureXP (Beckman Coulter社製) を用いてPCR産物の精製を行い、PCR反応液に含まれていたプライマーやdNTP等を除去した。最終的に得られる塩基配列情報がどの土壤サンプルに由来するのかを把握するため、精製したPCR産物に各サンプルに固有のindex配列を付与した後、再度AMPureXP (Beckman Coulter社製) を用いて精製を行い、シーケンスライブラリーを作成した。最終的にアジレント・テクノロジー株式会社社製のAgilent TapeStationを用いて上述のシーケンスライブラリーの品質確認を行った後、イルミナ社製の次世代シーケンサー (MiSeq) を用いて塩基配列情報を取得した。

得られた塩基配列情報をもとに、DDBJ 16S ribosomal RNAデータベースを用いたBlast検索により個々の微生物種の同定を行った。その際、塩基配列が97%以上一致するものについては同一種 (Operational Taxonomic Unit) とみなした。

### (5) トランスクリプトーム法を用いた土壤微生物活性の評価

次世代シーケンサーを用いたRNAシーケンス (RNA-Seq) によるトランスクリプトーム解析を行い、各土壤サンプルにおける土壤微生物活性の把握および温暖化影響の評価を行った。

RNAはDNAに比べ分解されやすく、様々な分解酵素が含まれる土壤を対象としたRNA抽出においては、サンプル採集後に保管・輸送の工程を経ることなく、迅速に実験を行う必要がある。そのため、トランスクリプトーム法を用いた土壤微生物活性の評価においては、こうした条件を満たす関東地方カシ林サイト（茨城県つくば市）を調査対象地とし、温暖化区および非温暖化区のそれぞれ3チャンバーから土壤採集及びRNA抽出を行い、実験・解析に使用した。

まず、Promega社製のtotal RNA Quantus Fluorometer と QuantiFluor RNA systemを用いて、抽出したRNAの濃度測定を行った後、Agilent Technologies社製のAgilent RNA 6000 pico kit を用いてその品質チェックを行った。siTOOLS Biotech 社製のriboPool kitを用いてバクテリア由来のrRNAを除去した後、MGI社製のMGIEasy RNA Directional Library Prep Setを用いたライブラリーの作成を行った。作製されたライブラリー溶液 について、Thermo Fisher Scientific社製のQubit 3.0 FluorometerおよびdsDNA HS Assay Kit、Advanced Analytical Technologies社製の dsDNA 915 Reagent Kitを用いて、濃度測定と品質チェックを行った後、MGI社製のDNBSEQ-G400システムを用いてRNAシーケンスを行った。

得られたRNAデータのうち、クオリティ値が20未満の塩基、および75塩基以下の断片長の配列とそのペ

ア配列をSickle(ver. 1.33) (Joshi & Fass, 2011<sup>9)</sup>)を用いて除外した後、trinity (ver. 2.8.4) (Manfred et al. 2011<sup>10)</sup>)を用いて、de novo transcriptome assemblyを行った。Bowtie2 (ver. 2.3.5.1)を用いて、アセンブルされた配列のマッピングを行った後、featureCounts (ver. 1.6.3)を用いて、マッピングされたリード数をカウントした。また、Prokka (ver 1.14.5)を用いて、アセンブルされた配列から遺伝子を推定するとともに、KEGGデータベースをもとにその機能予測を行った。温暖化が土壤微生物活性に及ぼす影響を明らかにするため、温暖化区と非温暖化区において遺伝子発現パターンの比較を行った。

#### (6) 微生物呼吸の広域評価へ向けた土壤微生物特性と微生物呼吸との関係の評価

微生物呼吸の広域評価へ向け、国内5サイトで得られたデータに基づき、土壤微生物特性（土壤微生物量および土壤微生物出現数）と微生物呼吸（微生物呼吸速度および年積算微生物呼吸量）との関係の評価した。

### 4. 結果及び考察

#### (1) リアルタイム定量PCR法を用いた土壤微生物量の測定

微生物呼吸の広域評価、および温暖化影響の評価を目的に、微生物呼吸に強く影響をもたらす土壤微生物量の地理的パターンを明らかにするとともに、温暖化が土壤微生物量に及ぼす影響を明らかにした。

まず、土壤微生物量の地理的パターンを明らかにするため、国内外の8サイトにおいて、リアルタイム定量PCR法を用いて土壤微生物量の測定を行い、サイト間で比較を行った（図4.3.2）。その結果、植生や環境が大きく異なる国外のサイトにおいては明瞭な関係が見られなかったものの、国内の5サイトのみに着目すると、森林生態系の自然度（原生林、二次林、人工林）に関わりなく、南（宮崎・九州地方コジイ林サイト）から北（北海道・最北端針広混交林サイト）に向かって土壤微生物量が有意に増加する傾向が確認できた（ $P < 0.05$ 、図4.3.1）。

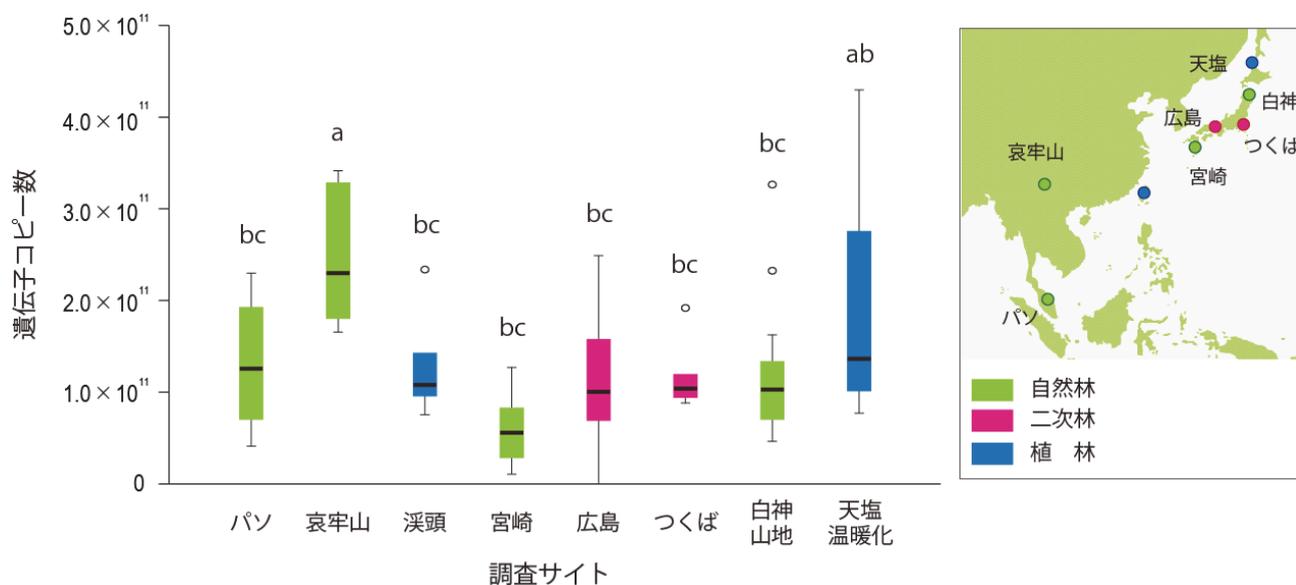


図4.3.1 国内外8サイトにおける土壤微生物量の比較。

天塩温暖化：最北端針広混交林サイト、白神山地：東北地方冷温帯落葉広葉樹林サイト、つくば：関東地方カシ林サイト、広島：西日本常緑カシ林サイト、宮崎：九州地方コジイ林サイト、溪頭：台湾亜熱帯人工林サイト、哀牢山：中国亜熱帯亜高山帯天然常緑広葉樹林サイト、パソ：マレーシア熱帯低地天然林サイト

また、将来生じうる温暖化が、微生物呼吸に強く影響をもたらす土壤微生物量に及ぼす影響を明らかにするため、長期にわたり温暖化操作実験が行われ、解析に十分な土壤サンプルが収集できた国内の5サイト（最北端針広混交林サイト、東北地方冷温帯落葉広葉樹林サイト、関東地方カシ林サイト、西日本常緑カシ林サイトおよび九州地方コジイ林サイト）において、土壤層ごとに温暖化区と非温暖化区における土壤微生物量を比較した（図4.3.2）。

その結果、最北端針広混交林サイトや東北地方冷温帯落葉広葉樹林サイトなど、北部サイトの表層土壤において温暖化区における土壤微生物量の低下が見られたものの、これら2サイトを含む5サイトすべてにおいて、温暖化区と非温暖化区間で土壤微生物量に有意な差は確認できなかった（図4.3.2）。

これまで欧米の森林を中心に、温暖化操作実験下における微生物呼吸の緩速化が報告されており、こうした微生物呼吸の緩速化をもたらす要因として、温度の上昇に対する特定の土壤微生物種の消失や土壤微生物量の減少が考えられてきたが、日本の森林生態系においては、こうした他地域の森林生態系で報告される温暖化に伴う土壤微生物量の減少は生じていないことが明らかとなった。

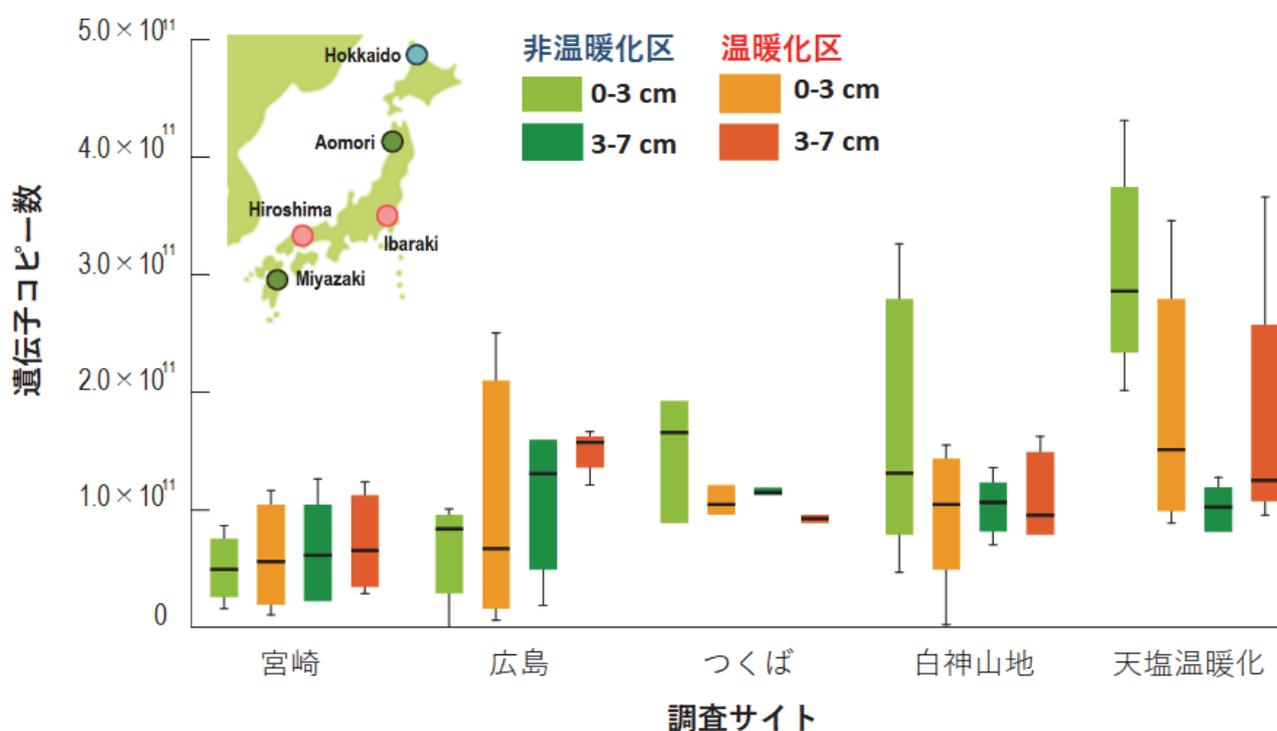


図4.3.2 国内5サイトにおける温暖化区・非温暖化区間の土壤微生物量の比較。

天塩温暖化：最北端針広混交林サイト、白神山地：東北地方冷温帯落葉広葉樹林サイト、つくば：関東地方カシ林サイト、広島：西日本常緑カシ林サイト、宮崎：九州地方コジイ林サイト

## (2) 次世代シーケンシング法を用いた土壤微生物種数の評価

微生物呼吸の広域評価および温暖化が微生物呼吸に及ぼす影響の評価を目的に、微生物呼吸に強く影響をもたらす土壤微生物について、出現種数や種組成の地理的パターンを明らかにするとともに、温暖化が及ぼす影響を明らかにした。

まず、微生物呼吸の広域評価に向け、土壤微生物種の地理的分布パターンを明らかにするため、国内外の8サイトにおいて、リアルタイム定量PCR法を用いて土壤微生物の出現数（目、属、種レベル）の測定を行い、サイト間で比較を行った（図4.3.3）。その結果、サイトの環境を規定する緯度経度に関わりなく、自然林に較べ二次林（関東地方カシ林サイトおよび西日本常緑カシ林サイト）や植林地（台湾亜熱帯人工林サイト）において、目、属、種数が有意に低いことが確認できた（ $P < 0.05$ 、図4.3.3）。

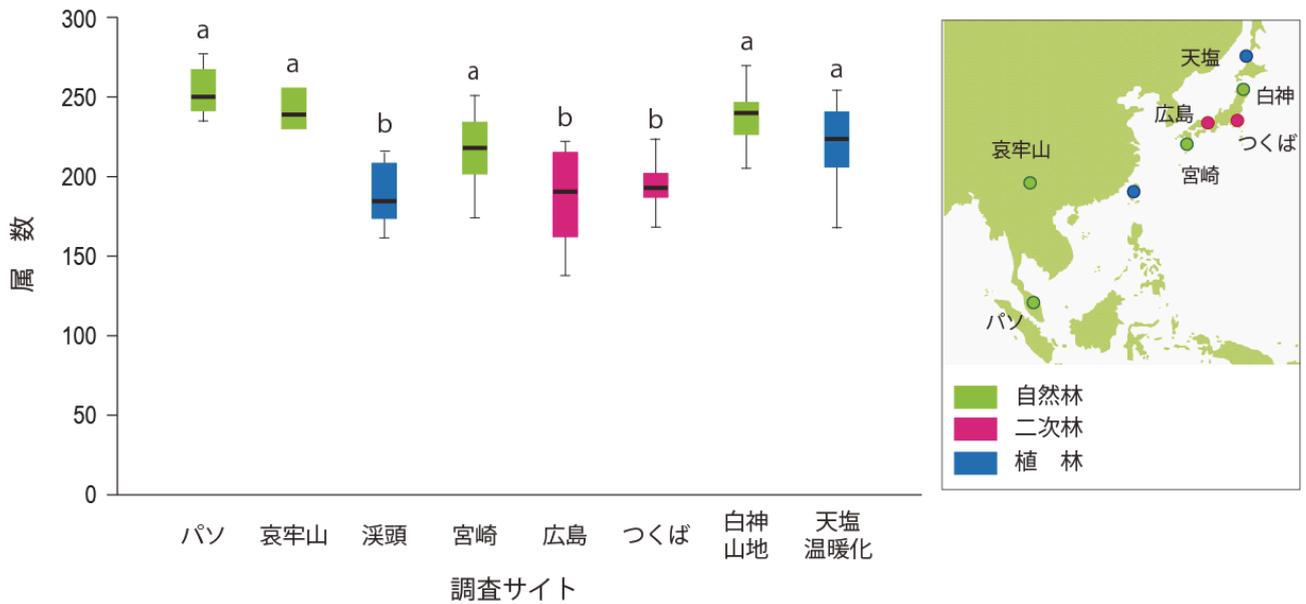


図4.3.3 国内外8サイトにおける土壌微生物出現数（属数）。

また、将来生じうる温暖化が土壌微生物種の出現に及ぼす影響を明らかにするため、長期にわたり温暖化操作実験が行われ、解析に十分な土壌サンプルが収集できた国内の5サイトにおいて、土壌層ごとに温暖化区と非温暖化区における土壌微生物種ごとの出現数（目、属、種数）を比較した（図4.3.4）。その結果、土壌微生物量と同様にすべてのサイトにおいて目、属、種数に有意な差は確認できず、温暖化に伴う土壌呼吸の緩速化が見られる欧米の森林のような特定種の消失は見られなかった（図4.3.4）

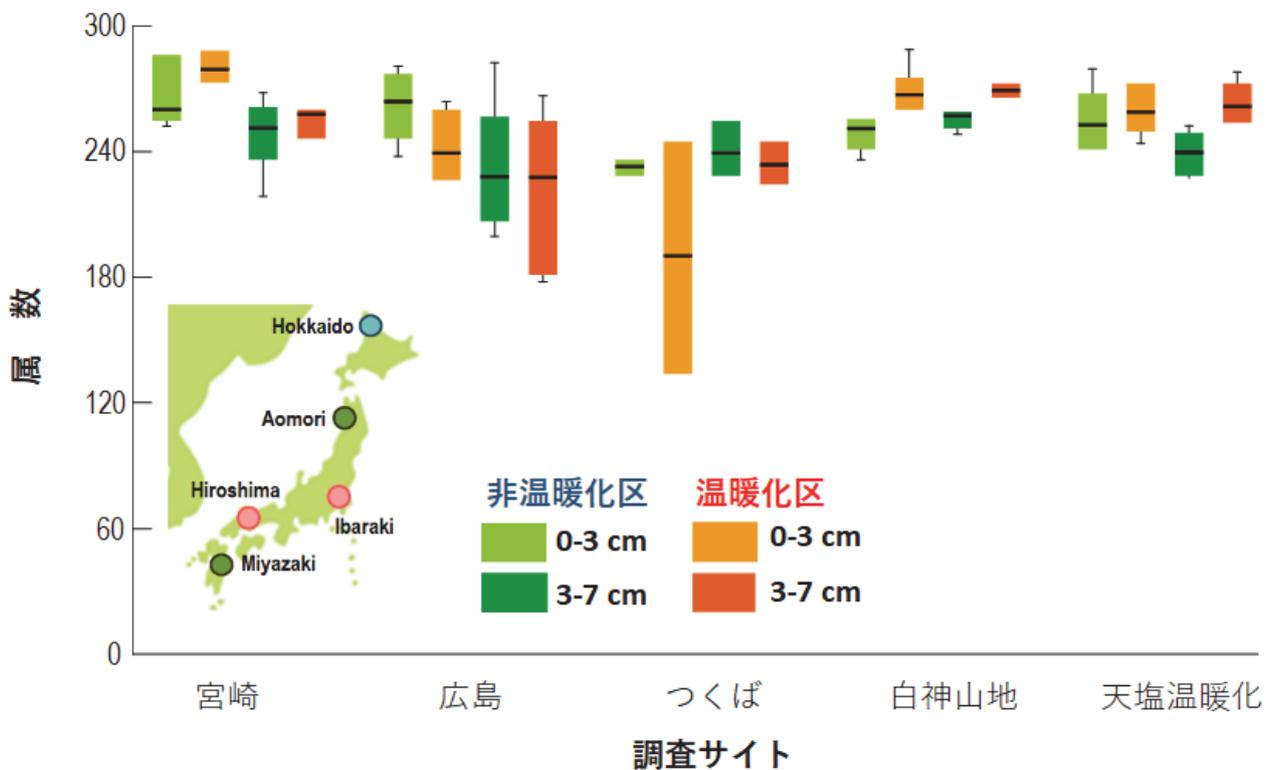


図4.3.4 国内5サイトにおける温暖化区・非温暖化区間の土壌微生物種組成（属数）の比較。

天塩温暖化：最北端針広混交林サイト、白神山地：東北地方冷帯落葉広葉樹林サイト、つくば：関東地方カシ林サイト、広島：西日本常緑カシ林サイト、宮崎：九州地方コジイ林サイト

温暖化が土壤微生物種組成に及ぼす影響をより詳細に明らかにするため、上述の5サイトにおいて、土壤層ごとに温暖化区と非温暖化区における土壤微生物グループ(目レベル)の出現頻度を比較した結果、自然林(九州地方コジイ林サイトおよび東北地方冷温帯落葉広葉樹林サイト)においては温暖化に対応した特定の土壤微生物グループの増加や減少は確認できなかったものの(図4.3.5)、二次林(西日本常緑カシ林サイトおよび関東地方カシ林サイト)および人工林(最北端針広混交林サイト)では、特定の土壤層(西日本常緑カシ林サイトおよび関東地方カシ林サイト:上層0-3cm、最北端針広混交林サイト:下層3-7cm)において温暖化に対応した放線菌の有意な増加が確認できた( $P < 0.05$ 、図4.3.5)。さらに人工林(最北端針広混交林サイト)では、放線菌に加え硝酸細菌の有意な増加も確認された( $P < 0.05$ 、図4.3.5)。つまり、原始的な森林に比べ、人為影響の強い二次林や人工林では、温暖化に応じた特定の微生物グループの増加が生じやすく、とりわけ他の細菌に比べ多様な有機物の分解に関わる放線菌の増加は、微生物呼吸量の変動にも影響を及ぼすことが示唆された。

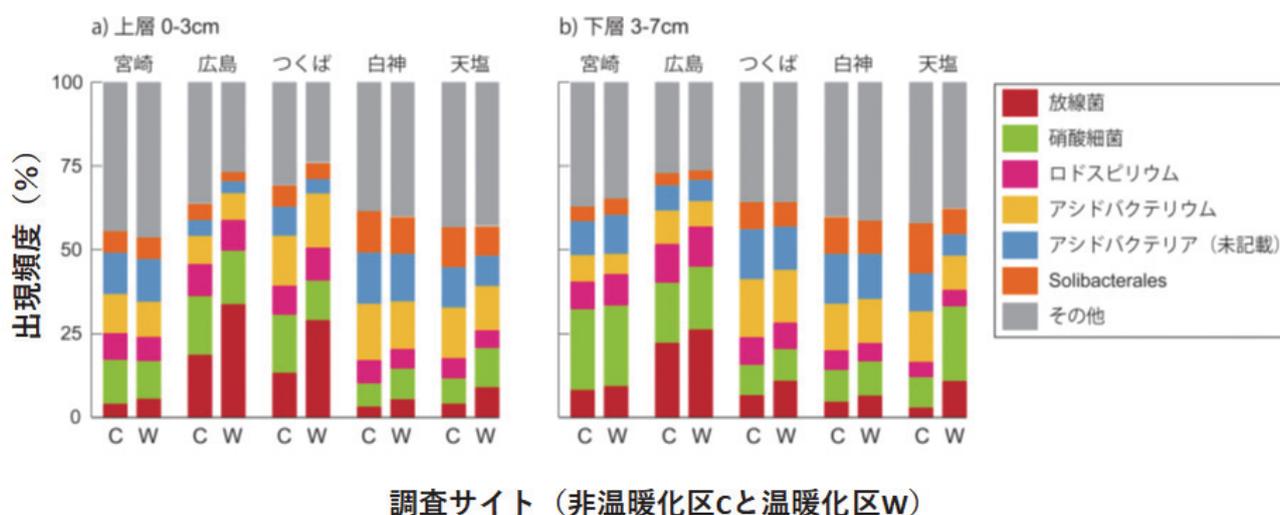


図4.3.5 国内5サイトにおける土壤微生物グループの出現頻度における温暖化区(W)・非温暖化区(C)の比較. a)上層、b)下層.

天塩:最北端針広混交林サイト、白神:東北地方冷温帯落葉広葉樹林サイト、つくば:関東地方カシ林サイト、広島:西日本常緑カシ林サイト、宮崎:九州地方コジイ林サイト

こうした傾向は気温が最も上昇する夏期に特徴的なものなのか、あるいは年間を通じて見られる特徴であるのかを明らかにするため、西日本常緑カシ林サイト(二次林)において、春、夏、秋、冬の4時期を対象に土壤層ごとに温暖化区と非温暖化区における土壤微生物グループ(目レベル)の出現頻度を比較した結果、春期の土壤下層を除くすべてにおいて温暖化に伴う放線菌の増加が見られ、とりわけ気温が下がる秋期から冬期にかけて出現頻度が上昇する傾向が見られた(図4.3.6)。

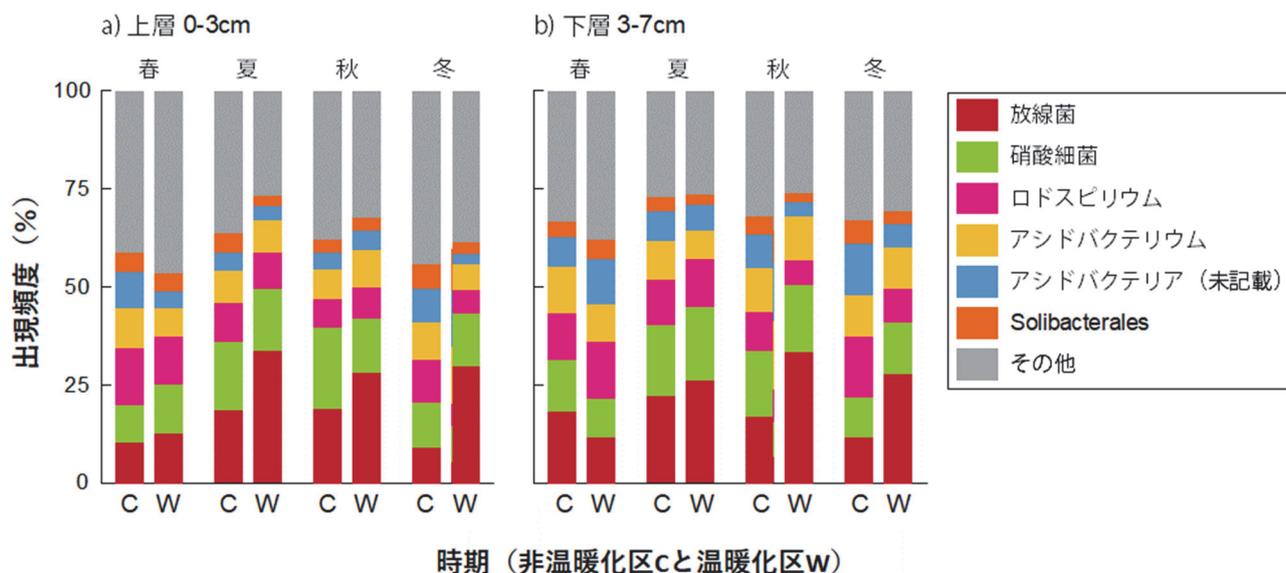


図4.3.6 西日本常緑カシ林サイト（広島）における土壌微生物グループ出現頻度の季節変化。  
非温暖化区:C、温暖化区:W

#### (5) トランスクリプトーム法を用いた土壌微生物活性の評価

土壌サンプルから抽出したRNAを対象に、次世代シーケンサーを用いたトランスクリプトーム解析により、温暖化が土壌微生物活性に及ぼす影響を明らかにした。

関東地方カシ林サイト（茨城県つくば市）に設置された温暖化操作実験サイトにおいて、温暖化区および非温暖化区の計6つのチャンバーから土壌を採取し、RNAシーケンスを行った結果、チャンバーあたり平均66,315,274.3の高品質の塩基配列データが得られた。最終的に全チャンバーにおいて630,299の遺伝子を特定した。個々のチャンバーごとに、全リード数における特定遺伝子のリード数の割合が0.5%を超える遺伝子137座について、温暖化区と非温暖化区においてリード数、すなわち遺伝子発現量の比較を行った。

一般に、野外の土壌中には多様な土壌微生物種が存在し、RNAを分解する多様な物質も含まれるため、特定種を対象とした研究や、シャーレ上で培養した土壌微生物を対象とした研究に比べ、リボソームRNAの除去や遺伝子機能の特定が困難となる。そのため、本研究においても多くのリボソームRNAの発現が検出されるとともに、遺伝子機能が特定できないものも多く確認された。しかしながら、温暖化が土壌微生物活性に及ぼす影響を示すいくつかの遺伝子発現を検出することができた。

遺伝子発現解析の結果、温暖化区において特徴的に発現する遺伝子47座、非温暖化区において特徴的に発現する遺伝子51座、温暖化区および非温暖化区の両方でみられる39座が確認できた（図4.3.7）。温暖化区では、細菌の運動に関わる遺伝子（ATP-dependent helicase HrpB）や、セルロースの分解に関わる遺伝子（4-oxalomesaconate hydratase）が非温暖化区に比べ多く発現していた。これは、温暖化区においては特定の土壌微生物群の行動活性の増加や土壌有機物の分解の促進が生じていることを示すものである。

一方、非温暖化区においては低温下の細菌の生存に不可欠な低温ショックたんぱく質（cold shock protein）に関わる複数の遺伝子の発現が特徴的にみられた。今回解析対象とした土壌は1月下旬の冬季に採集したものであることから、気温が下がる冬季においては生存に関わる代謝にエネルギーが割かれ、結果として行動活性や土壌有機物の分解が抑制されると考えられた。

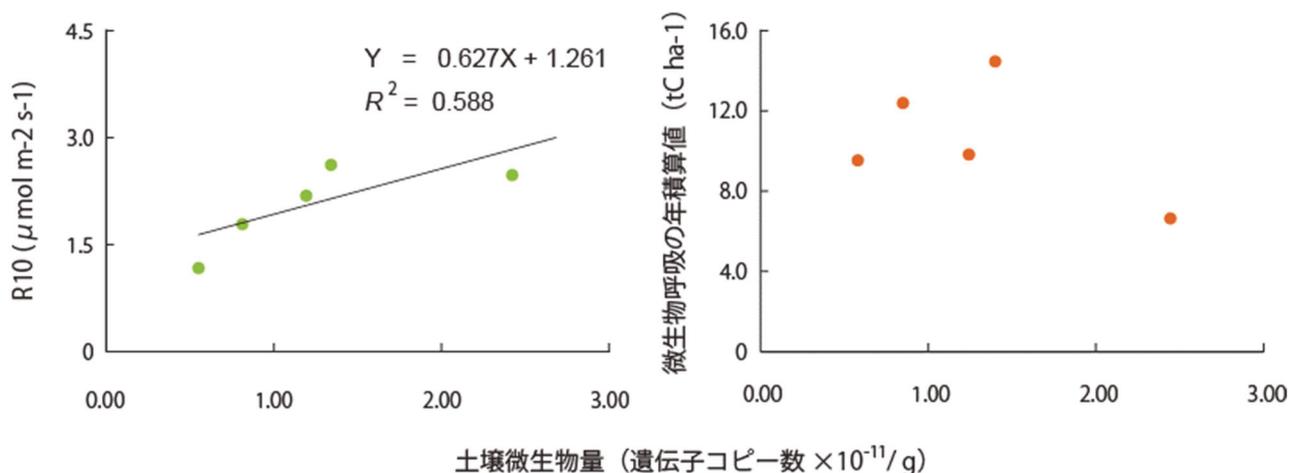


## (6) 微生物呼吸の広域評価に向けた土壌微生物特性と微生物呼吸との関係の評価

微生物呼吸の広域評価へ向け、国内5サイトで得られたデータに基づき、土壌微生物特性（土壌微生物量および土壌微生物出現数）と微生物呼吸（微生物呼吸速度および年積算微生物呼吸量）との関係の評価した。

その結果、土壌微生物量と微生物呼吸速度との間に比較的強い関係が見られた（図4.3.8a:  $r^2 = 0.588$ ）。先述のように土壌微生物量は、リアルタイム定量PCR法を用いることで、迅速かつ安価に定量することが可能であり、多くの調査地や時期を対象とした解析を行うことができる。そのため、土壌微生物量は微生物呼吸の広域化評価へ向けた有効かつ利用可能な指標となると考えられた。一方、土壌微生物出現数と微生物呼吸については、どの組み合わせにおいても有意な相関は見られなかった（図4.3.8b）。しかしながら、微生物呼吸への寄与は個々の土壌微生物ごとに異なることが予想され、微生物呼吸の広域評価の高度化にあたっては土壌微生物の種組成も考慮した詳細な検討必要であると考えられた。

## a) 土壌微生物量と微生物呼吸速度および微生物呼吸量の年積算値との関係



## b) 土壌微生物出現数と微生物呼吸速度および微生物呼吸量の年積算値との関係

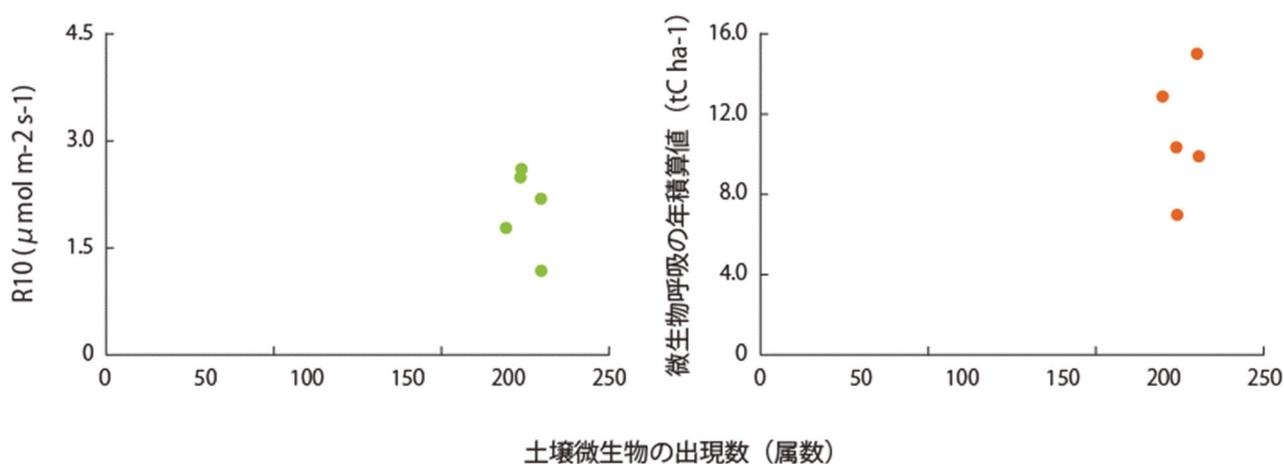


図4.3.8 国内5サイトの非温暖化区を対象とした土壌微生物特性（土壌微生物量および土壌微生物出現数）と微生物呼吸量（微生物呼吸速度および微生物呼吸量年積算値）の関係

## (7) まとめ：温暖化環境下における土壌微生物動態と微生物呼吸量

これまで温暖化が微生物呼吸に及ぼす影響については、欧米の森林を中心に報告がなされ、将来生じうる温暖化環境を人工的に創出して微生物呼吸量を測定した研究例では、温暖化区における微生物呼吸の温度反応曲線が非温暖化区に較べ緩やかとなること（微生物呼吸の緩速化）、こうした微生物呼吸の緩速化は温暖化に伴う土壌微生物量の減少や土壌微生物相の単一化に起因することが考えられることなどが示されてきた。一方、サブテーマ1およびサブテーマ2で報告がなされたように、アジアの森林においてはこうした温暖化に伴う微生物呼吸の緩速化は生じず、長期間にわたって温暖化効果が維持されることが明らかとなった。こうした温暖化に対する微生物呼吸の応答の違いは、気候や土壌特性などの環境的要因に加え、微生物呼吸に強く関わる土壌微生物の応答によっても起因することが考えられる。

そこで、サブテーマ3では、温暖化操作実験のもと、微生物呼吸が長期に渡って測定されている国内外の8つの森林に設置された微生物呼吸モニタリングサイトを中心に、リアルタイム定量PCR法、メタゲノム解析、トランスクリプトーム解析などの遺伝解析を用いて、①土壌微生物量（バイオマス量）、②土壌微生物種組成、③土壌微生物活性、および④温暖化影響など、土壌微生物特性と温暖化による変化を把握することで、温暖化に対して土壌微生物相がどのような応答を示し、結果として微生物呼吸がどう変動するのかといった、一連の微生物呼吸プロセスの解明を行った。

その結果、アジアの森林においては、①温暖化による微生物呼吸の緩速化が生じず、温暖化に伴い総微生物呼吸量が増加すること（サブテーマ1および2の結果）、②温暖化環境下においても微生物呼吸量の減少をもたらすと考えられる土壌微生物量の減少は生じず、土壌微生物種の消失も限定的であること、③温暖化環境下においては、土壌微生物の運動や土壌有機物の分解に係る遺伝子発現量の増加がみられるのに対し、非温暖化サイトにおいては低温環境下における生命維持に関わる遺伝子の発現量が増加すること、つまり、温暖化環境下においては土壌微生物の活性が高まることで、結果的に微生物呼吸量が増加する一方、低環境下においては生存に係る代謝に多くのエネルギーが割かれた結果、微生物呼吸量が減少することなど、最新の遺伝解析を活用することで、従来の報告とは異なる「気候変動に対する土壌微生物の応答」が明らかとなった。

こうした現象は、アジアの森林土壌が有する2つの特徴（気温における大きな日・年較差と豊富な土壌有機物量）と、そこに生息する土壌微生物の高い温度馴化に起因するものと考えられる。つまり、気温の日較差や年較差が大きなアジアの森林土壌に生息する土壌微生物は温暖化の影響（特定種の消失や微生物量の減少）を受けにくく、温暖化環境下においては行動や分解行動が活性化され、豊富に蓄積された土壌有機物の分解を活発に行うことで、結果的に微生物呼吸量の増加をもたらすと考えられた。

## 5. 本研究により得られた成果

### (1) 科学的意義

森林生態系が将来に渡ってCO<sub>2</sub>吸収源として機能するのか、あるいは温暖化に伴って土壌有機物分解が促進し、更なる温暖化と微生物呼吸の増加が生じることで放出源へと転換するのか（正のフィードバック効果）といった疑問に対する回答は、未だ憶測の域を出ていない。

サブテーマ3では、最新の遺伝解析手法である「次世代シーケンサーを活用したDNA・RNA解析法」とサブテーマ1やサブテーマ2で行われた「温暖化操作実験下における土壌呼吸連続測定」の分野を超えた学際研究により、これまでブラックボックスとされてきた「温暖化環境下における土壌微生物動態」の評価を行ったもので、「温暖化が微生物呼吸に影響を及ぼす際のメカニズム」の解明を通して、気候変動影響の将来予測に新たな知見をもたらしたものと言える。

とりわけ土壌サンプルから抽出したRNAを対象に、次世代シーケンサーを用いて行なったトランスクリプトーム解析では、温暖化環境下においては土壌微生物の活性が高まることで、結果的に微生物呼吸量が増加する一方、低環境下においては生存に係る代謝に多くのエネルギーが割かれる結果、微生物呼吸量が減少することを明らかにするなど、気候変動影響の将来予測に貢献するだけでなく、科学的にも

意義の高い成果が挙げられたと考えている。

## (2) 環境政策への貢献

### <行政が既に活用した成果>

特に記載すべき事項はない。

### <行政が活用することが見込まれる成果>

サブテーマ3では、温暖化操作実験のもと、微生物呼吸が長期に渡って測定されている国内外の微生物呼吸モニタリングサイトにおいて、最新の遺伝解析手法を用いて、微生物呼吸に強く関わる土壌微生物群集の特性や温暖化による影響を把握することで、温暖化に対して土壌微生物相がどのような応答を示し、結果として微生物呼吸がどう変動するのかといった、一連の微生物呼吸プロセスの解明を行った。その結果、アジアの森林においては、これまで欧米の森林を中心に報告されてきた知見とは異なり、気候変動に伴う土壌微生物種の消失や土壌微生物量の減少は生じず、温暖化に伴い土壌微生物の活性が高まることで、結果的に微生物呼吸量の増加が長期に渡って維持されることが明らかとなった。こうした成果は、地球規模の気候変動予測の高度化や、それに対応した様々な政策の策定において、重要な知見をもたらすものであると考える。

また、気候変動が土壌微生物の種組成に及ぼす影響評価では、自然林に比べ、二次林において微生物呼吸に強く関わる土壌微生物相の変化が生じやすいことが明らかとなった。微生物呼吸量は人間活動に由来するCO<sub>2</sub>放出量の約9倍に相当するため、気候変動に伴って土壌有機物の分解速度が僅かでも変動すれば、地球上の炭素収支は多大な影響を受け、更なる気候変動が生じる可能性があると考えられている。つまり、土壌微生物種組成が変化しやすい二次林においては、気候変動に伴い土壌有機物の分解速度が大きく変動し、更なる気候変動をもたらす要因となる可能性がある。そのため、本サブテーマで得られた成果は、森林管理政策の策定において、気候変動抑止の観点から新たな視点や指標をもたらすものと考えられる。

## 6. 国際共同研究等の状況

- 1) JICA-JST SATREPS「オイルパーム農園の持続的土地利用と再生を目指したオイルパーム古木への高付加価値化技術の開発（研究代表者：小杉昭彦、副代表者：近藤俊明）」、Sudesh Khmer 他・マレーシア科学大学・マレーシア、マレーシア側機関代表
- 2) 文部科学省科学研究費 基盤B「オイルパーム農園から放出される膨大な量の温室効果ガスと温暖化の影響（研究代表者：近藤俊明、研究分担者：梁 乃申）」、Lee Soon Leong 他・マレーシア森林研究所・マレーシア、研究協力者
- 3) 本サブテーマは、マレーシア森林研究所（FRIM）、中国科学院シーサンバンナ熱帯植物園、国立台湾大学との共同研究体制を構築し、研究活動を推進した。

## 7. 研究成果の発表状況

### (1) 誌上発表

#### <論文（査読あり）>

特に記載すべき事項はない。

#### <その他誌上発表（査読なし）>

特に記載すべき事項はない。

### (2) 口頭発表（学会等）

- 1) M. TERAMOTO, T. KONDO, N. LIANG, J. ZENG, K. NAKANE, J. KOARASHI and M. ATARASHI-ANDOH:

- OzFkux-AsiaFlux Conference 2018, Darwin, Australia, 2018  
 “Feedback of soil organic carbon decomposition to artificial soil warming”
- 2) N. LIANG, P-N. CHIANG, Y. WANG, M. TERAMOTO, K. TAKAGI, T. KONDO, J. KOARASHI, Y. ZHANG, S. LI, J. FANG, S. PIAO, D.Y.D. LAI, M. TAKAGI, S. ISHIDA, T. HIRANO, J. ZENG, Y. TAKAHASHI, M. ATARASHI-ANDOH and I. HARUN: 2018 International Long-Term Ecological Research Network (ILTER) & 12th International Long-Term Ecological Research - East Asia-Pacific Regional Network (ILTER-EAP) Joint Conference. Taichung, Taiwan, 2018  
 “Long-term response and feedback of Asian forest soil carbon flux to global warming”
- 3) K. TAKAGI, N. LIANG, M. AGUILOS, M. TERAMOTO, T. KONDO, J. KOARASHI and M. ATARASHI-ANDOH: 2018 International Long-Term Ecological Research Network (ILTER) & 12th International Long-Term Ecological Research - East Asia-Pacific Regional Network (ILTER-EAP) Joint Conference. Taichung, Taiwan, 2018  
 “Warming-induced enhancement of soil heterotrophic respiration is linearly increased by the current year’s litterfall supply in a cool-temperate forested peatland”
- 4) T. KONDO, M. TERAMOTO, K. NAKANE, K. TAKAGI, J. KOARASHI, M. ATARASHI-ANDOH, M. TAKAGI, S. ISHIDA and N. LIANG: 2018 International Long-Term Ecological Research Network (ILTER) & 12th International Long-Term Ecological Research - East Asia-Pacific Regional Network (ILTER-EAP) Joint Conference. Taichung, Taiwan, 2018  
 “Response of soil microbial community to climate change”
- 5) M. TERAMOTO, T. KONDO, N. LIANG, J. ZENG, K. NAKANE, J. KOARASHI and M. ATARASHI-ANDOH: 2018 International Long-Term Ecological Research Network (ILTER) & 12th International Long-Term Ecological Research - East Asia-Pacific Regional Network (ILTER-EAP) Joint Conference. Taichung, Taiwan, 2018  
 “Long-term warming effect on heterotrophic respiration in a warm-temperate evergreen broad-leaved forest in western Japan”
- 6) 梁乃申、高橋善幸、寺本宗正、趙忻、富松元、高木健太郎、平野高司、近藤俊明、小嵐淳、安藤麻里子、石田祐宣、高木正博：第130回日本森林学会大会（2019）  
 「アジアの森林土壌有機炭素放出の温暖化影響とフィードバック効果」
- 7) 高木健太郎、梁乃申、M. AGUILOS、K. M. RYHTI、寺本宗正、小林真、孫力飛、近藤俊明、小嵐淳、安藤麻里子：第130回日本森林学会大会（2019）  
 「10年間の地温上昇処理が道北の植林泥炭地の微生物呼吸量に与える影響」
- 8) 近藤俊明、寺本宗正、高木健太郎、小嵐淳、安藤麻里子、高木正博、石田祐宣、梁乃申：第130回日本森林学会大会（2019）  
 「遺伝解析による土壌微生物評価から温暖化に伴う土壌呼吸量の変動要因を探る」
- 9) 小嵐淳、安藤麻里子、高木健太郎、近藤俊明、寺本宗正、永野博彦、國分陽子、高木正博、石田祐宣、平舘俊太郎、梁乃申：第130回日本森林学会大会（2019）  
 「温暖化は土壌に貯留する有機炭素にどのような変化をもたらすか？」
- 10) J. KOARASHI, M. ATARASHI-ANDOH, K. TAKAGI, T. KONDO, M. TERAMOTO, H. NAGANO, Y. SAITO-KOKUBU, M. TAKAGI, S. ISHIDA, S. HIRADATE and N. LIANG: The 2nd International Workshop on Response and Adaptation of Terrestrial Ecosystem Carbon, Nitrogen and Water Cycles to Climate Change. Yunnan, China, 2019  
 “Warming effects on the quantity and quality of organic carbon in Japanese forest surface soils”
- 11) N. LIANG, Y. ZHANG, P-N. CHIANG, D. Y. F. LAI, M. TERAMOTO, K. TAKAGI, T. KONDO, J. KOARASHI, Y. WANG, S. LI, J. FANG, S. PIAO, M. TAKAGI, S. ISHIDA, T. HIRANO, J. ZENG, Y. TAKAHASHI, M. ATARASHI-ANDOH and I. HARUN: The 2nd International Workshop on Response and

Adaptation of Terrestrial Ecosystem Carbon, Nitrogen and Water Cycles to Climate Change. Yunnan, China, 2019

“Long-term response and feedback of Asian terrestrial ecosystems carbon cycle to global warming”

- 12) K. TAKAGI, N. LIANG, M. AGUILOS, K. RYTHI, M. TERAMOTO, M. KOBAYASHI, L. SUN, T. KONDO, J. KOARASHI and M. ATARASHI-ANDOH: The 2nd International Workshop on Response and Adaptation of Terrestrial Ecosystem Carbon, Nitrogen and Water Cycles to Climate Change. Yunnan, China, 2019

“Soil warming effect on the heterotrophic respiration rate during a decadal experiment in a cool-temperate forested peatland”

- 13) M. TERAMOTO, N. LIANG, K. TAKAGI, T. KONDO, J. KOARASHI, M. ATARASHI-ANDOH, M. TAKAGI, S. ISHIDA, M. NARAMOTO, Y. ZHANG, L. SHA, D.Y.F. LAI, J. ZENG and K. NAKANE: AsiaFLUX 2019, Takayama, Japan, 2019

“Long-term soil warming effect on soil organic carbon decomposition in Asian Monsoon forests”

- 14) 小嵐淳、安藤麻里子、高木健太郎、近藤俊明、寺本宗正、永野博彦、國分陽子、高木正博、石田祐宣、平舘俊太郎、梁乃申：第67回日本生態学会大会（2020）

「日本の森林土壌における有機炭素の蓄積と動態ならびに長期温暖化操作に対する応答」

- 15) 高木健太郎、梁乃申、M. AGUILOS、K. M. RYHTI、寺本宗正、孫力孫、近藤俊明、小嵐淳、安藤麻里子：第67回日本生態学会大会（2020）

「12年間の地温上昇処理が道北の植林泥炭地の微生物呼吸量に与えた影響」

- 16) 近藤俊明、寺本宗正、高木健太郎、小嵐淳、安藤麻里子、高木正博、石田祐宣、梁乃申：第67回日本生態学会大会（2020）

「温暖化に対する土壌微生物群集の応答と微生物呼吸量への影響」

- 17) 寺本宗正、近藤俊明、梁乃申、曾継業、中根周歩、小嵐淳、安藤麻里子、荒巻能史、富松元、趙昕：第67回日本生態学会大会（2020）

「土壌有機炭素分解に対する長期的な温暖化の影響評価」

### （3）知的財産権

特に記載すべき事項はない。

### （4）「国民との科学・技術対話」の実施

- 1) 一般公開シンポジウム「地球の温暖化と森林土壌からの炭素の放出」（主催：北海道大学天塩研究林、2017年10月30日、幌延町問寒別生涯学習センター多目的ホール、観客約45名）にて講演
- 2) 一般公開シンポジウム「森林土壌が握る地球の将来土の中の炭素が温暖化を加速する？」（主催：日本原子力研究開発機構原子力基礎工学研究センター、2018年7月25日、東海村産業・情報プラザ「アイヴィル」、観客約40名）にて講演
- 3) JSTグローバルサイエンスキャンパス事業「持続可能な発展を導く科学技術人材育成コンソーシアム GSC広島：世界を舞台とした教育プログラムと地域の産学官連携による人材育成」における異分野融合シンポジウム（主催：広島大学、2019年11月9日、広島大学総合科学部、参加者30名）にて講義
- 4) 土浦第一高等学校「企業・研究所、官公庁訪問」（2019年11月22日、国際農林水産業研究センター、参加者30名）にて講演
- 5) ハカセ喫茶Vol.18「気候喫茶」（主催：独立行政法人環境再生保全機構／環境省、2019年12月7日、北広島町芸北文化ホール、観客約60名）にて講演

## (5) マスコミ等への公表・報道等

特に記載すべき事項はない。

## (6) その他

- 1) 第8回東アジア生態学連合大会における国際シンポジウム「Soil Respiration in Asian Forests under Climate Change」の主催（主催：高木 健太郎、近藤 俊明、小嵐 淳、2018年4月21-22日、名古屋大学、講演者6名、参加者約290名）

## 8. 引用文献

- 1) B. BOND-LAMBERTY and A. THOMSON: *Nature*, 464, 579-582 (2010), Temperature-associated increases in the global soil respiration record.
- 2) M. TERAMOTO, N. LIANG, M. TAKAGI, J. ZENG AND J. GRACE: *Scientific Reports*, 6, 35563 (2016), Sustained acceleration of soil carbon decomposition observed in a 6-year warming experiment in a warm-temperate forest in southern Japan.
- 3) M. TERAMOTO, N. LIANG, S. ISHIDA and J. ZENG: *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 123, 1161-1177 (2018), Long-term stimulatory warming effect on soil heterotrophic respiration in a cool-temperate broad-leaved deciduous forest in northern Japan.
- 4) M. BAHN, M. RODEGHIERO, M. ANDERSON-DUNN, S. DORE, C. GIMENO, M. DRÖSLER, M. WILLIAMS, C. AMMANN, F. BERNINGER, C. FLECHARD, S. JONES, M. BALZAROLO, S. KUMAR, C. NEWSELY, T. PRIWITZER, A. RASCHI, R. SIEGWOLF, S. SUSILUOTO, J. TENHUNEN, G. WOHLFAHRT and A. CERNUSCA: *Ecosystems*, 11, 1352-1367 (2008), Soil respiration in European grasslands in relation to climate and assimilate supply.
- 5) K. KARHU, M. D. AUFFRET, J. A. J. DUNGAIT, D. W. HOPKINS, J. I. PROSSER, B. K. SINGH, J.-A. SUBKE, P. A. WOOKEY, G. I. AGREN, M.-T. SEBASTIÀ, F. GOURIVEAU, G. BERGKVIST, P. MEIR, A. T. NOTTINGHAM, N. SALINAS and I. P. HARTLEY: *Nature*, 513, 81-84 (2014), Temperature sensitivity of soil respiration rates enhanced by microbial community response.
- 6) Y. TANAKA, H. TAKAHASHI, U. SIMIDU and B. KIMURA: *Journal of Food Protection*, 73, 670-9 (2010), Design of a new universal Real-Time PCR System targeting the *Tuf* gene for the enumeration of bacterial counts in food.
- 7) V. TORSVIK and L. OVREAS: *Current opinion in microbiology*, 5, 240-245 (2002), Microbial diversity and function in soil: from genes to ecosystems.
- 8) C. A. HEID, J. STEVENS, K. J. LIVAK and P. M. WILLIAMS: *Genome Research*, 6, 986-994 (1996), Real time quantitative PCR.
- 9) N. A. JOSHI and J. N. FASS: SICKLE: A sliding-window, adaptive, quality-based trimming tool for FastQ files (Version 1.33) [Software], (2011), Available at <https://github.com/najoshi/sickle>.
- 10) G. G. MANFRED, B. J. HAAS, M. YASSOUR, J. Z. LEVIN, D. A. THOMPSON, I. AMIT, X. ADICONIS, L. FAN, R. RAYCHOWDHURY, Q. ZENG, Z. CHEN, E. MAUCALI, N. H. ACOHEN, A. GNIRKE, N. RHIND, F. DI PALMA, B. W. BIRREN, C. NUSBAUM, K. LINDBLAD-TOH, N. FRIEDMAN and A. REGEV: *Nature Biotechnology*, 29, 644-652 (2011), Trinity: reconstructing a full-length transcriptome without a genome from RNA-Seq data.

## Ⅱ-4 放射性炭素 ( $^{14}\text{C}$ ) を用いた各森林生態系における有機炭素の蓄積及び分解のタイムスケールの評価

国立研究開発法人日本原子力研究開発機構

原子力科学研究部門 原子力基礎工学研究センター

小嵐 淳・安藤 麻里子

<研究協力者>

国立研究開発法人日本原子力研究開発機構

原子力科学研究部門 原子力基礎工学研究センター

永野 博彦

国立大学法人弘前大学 大学院理工学研究科

石田祐宣

国立大学法人宮崎大学 農学部

高木正博

国立大学法人北海道大学 大学院農学院

孫 力飛

中国科学院シーサンバンナ熱帯植物園

張 一平

国立台湾大学

江 博能

マレーシア森林研究所

Samsudin B. Musa

平成29年度～令和元年度研究経費（累計額）：17,940千円（研究経費は間接経費を含む）

（平成29年度：5,980千円、平成30年度：5,980千円、令和元年度：5,980千円）

### [要旨]

森林生態系における土壌有機炭素の微生物分解（微生物呼吸）は地球上の炭素循環を駆動する主要なプロセスである。温暖化による微生物呼吸の増大は、大気中の $\text{CO}_2$ 濃度の増加を引き起こし、温暖化の進行をさらに加速させることが懸念されている。そのため、土壌有機炭素分解の温暖化応答メカニズムの解明が、地球規模での温暖化影響を定量的に評価・予測するために必要不可欠である。特にアジアモンスーン域においては、温暖化による微生物呼吸の促進効果が長期にわたって持続することが観測されてきていることから、その原因の究明が急務の課題となっている。本研究では、アジアモンスーン域の多様な森林生態系を網羅するチャンパー観測ネットワークサイトにおいて、土壌有機炭素の蓄積量、蓄積形態、放射性炭素 ( $^{14}\text{C}$ ) 同位体比を指標とした分解性や代謝回転のタイムスケールなどの有機炭素特性を定量的に評価することで、年間の微生物呼吸量やその温暖化効果のサイト間の違いを $^{14}\text{C}$ をはじめとした土壌有機炭素特性によって説明できることを示した。さらに、長期温暖化操作実験サイトにおいて、対照区と温暖化区における土壌有機炭素特性の比較を行い、6～12年にわたる温暖化操作によって土壌有機炭素特性は変化していないことを明らかにした。このことから、温暖化によって土壌有機炭素の分解量が増大してもなお土壌中には有機炭素が豊富に蓄積していることが、アジアモンスーン域の森林土壌において微生物呼吸の温暖化効果が長期に持続するメカニズムの主要因であることが示された。本研究の成果は、微生物呼吸量の広域評価や温暖化応答予測が可能となる新規モデルの開発につながるものである。

### [キーワード]

土壌有機炭素、放射性炭素 ( $^{14}\text{C}$ )、蓄積量、代謝回転、長期温暖化影響

### 1. はじめに

土壌から放出される二酸化炭素 ( $\text{CO}_2$ ) の量は、全球で年間約3600億トンにのぼると推定されており、そのうちの約7割が土壌中に蓄積している有機炭素の微生物による分解（微生物呼吸）に起因するものであると見積もられている。この微生物呼吸の量は、人為的な活動を起源とする $\text{CO}_2$ 放出量の約10倍に相当する。そのため、温暖化による気温の上昇によって土壌有機炭素の微生物による分解が促進されることで、土壌からの $\text{CO}_2$ 放出量が増大し、温暖化の進行がさらに加速するという悪循環が懸念されている。したがって、温暖化に対して土壌有機炭素がどのように応答するかを把握することが、陸域生態系における炭素循環のみならず地球環境の将来を正しく予測する上での鍵となっている。

土壌有機炭素分解の温暖化に対する応答は、地域（気候帯、生態系、土壌タイプなど）によって大きく異なる。欧米の研究では、温暖化に伴う土壌有機炭素分解の促進効果は温暖化開始から数年程度で低下することが報告されている<sup>1)</sup>。一方で、本研究プロジェクトのサブテーマ1では、これまで観測例が乏しかったアジアモンスーン域の森林生態系における温暖化操作実験を継続してきており、その観測結果によって、アジアモンスーン域の森林土壌では温暖化に伴う微生物呼吸の増大が長期にわたって持続することが明らかになってきた<sup>2-5)</sup>。しかしながら、このような土壌有機炭素の温暖化に対する応答がどのようなメカニズムによって引き起こされ、またどのような要因によって規定されているのかについては未だ不明な点が多く、これらに関する科学的知見の集積とそれに基づくメカニズムの解明が地球規模での温暖化影響を評価・予測するにあたっての喫緊の課題となっている。

放射性炭素 ( $^{14}\text{C}$ ) は、土壌有機炭素の動態を定量的に把握する上で極めて強力なトレーサーとなりうる<sup>6-8)</sup>。光合成によって植物に固定された後に土壌に供給される有機炭素は、その年の大気中 $\text{CO}_2$ の $^{14}\text{C}$ 同位体比を有していることから、土壌有機炭素の $^{14}\text{C}$ 同位体比は、有機炭素が土壌に供給された時期や土壌中における代謝回転の時間に応じて、大気中 $\text{CO}_2$ の $^{14}\text{C}$ 同位体比の変化を累積的に反映するかたちで決定される。1950~60年代前半に行われた大気圏核実験によって、大気中 $\text{CO}_2$ の $^{14}\text{C}$ 同位体比は、自然由来の $^{14}\text{C}$ の生成と放射性壊変によって形成される平衡状態レベルよりも大きく増大した（図1.4.1）<sup>9-11)</sup>。この核実験由来 $^{14}\text{C}$ による大気中 $\text{CO}_2$ の $^{14}\text{C}$ 同位体比の変化は、土壌中において数十年スケールで循環する有機炭素の存在を検出するための有用な手段を提供しうる<sup>6-8)</sup>。 $^{14}\text{C}$ 同位体比は、1950年（核実験前）の大気中 $\text{CO}_2$ の $^{12}\text{C}$ に対する $^{14}\text{C}$ の比 ( $^{14}\text{C}/^{12}\text{C}$ ) を基準にして、それとの差を千分率によって $\Delta^{14}\text{C}$ 値（単位：‰）として表記される。したがって、土壌有機炭素が主として核実験以降に土壌に供給された有機炭素によって構成される場合は、その $\Delta^{14}\text{C}$ 値は正の値を示すことになる。一方で、土壌有機炭素が分解性が乏しく長期にわたって土壌中に滞留している場合は、その $\Delta^{14}\text{C}$ 値は $^{14}\text{C}$ の放射性壊変（半減期5730年）の影響を反映して負の値を示し、土壌中に滞留している時間の長さに応じてその値は低下する。このように、土壌有機炭素の $\Delta^{14}\text{C}$ 値は土壌有機炭素の分解性や安定性、代謝回転のタイムスケールに関する定量的な指標となることから、本研究では土壌有機炭素に対して $^{14}\text{C}$ 分析を適用する。

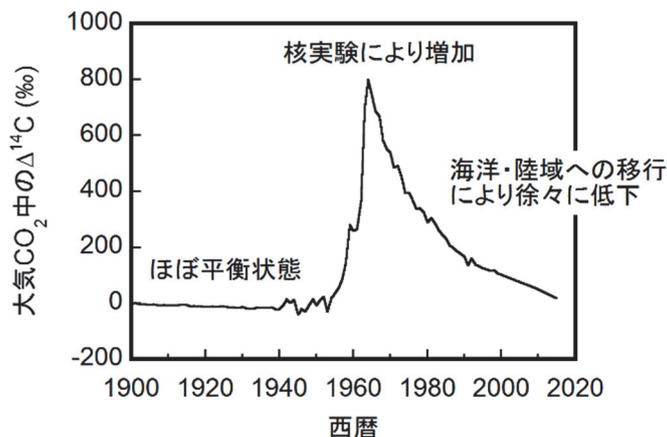


図1.4.1 大気中 $\text{CO}_2$ の $\Delta^{14}\text{C}$ 値の経年変化

## 2. 研究開発目的

本研究では、北海道の最北端（北緯 $45^\circ$ ）から赤道付近のマレーシアまでのアジアモンスーン域を網羅した広域トランセクトに沿って成立している多様な森林生態系（冷温帯林、温帯林、亜熱帯林、亜高山帯林、及び熱帯林）において、土壌に蓄積している有機炭素の量や蓄積形態、 $^{14}\text{C}$ 分析に基づく代謝回転速度などの特性を定量評価する。これらの森林サイトではチャンバー観測ネットワークが構築されており、各サイトにおいてマルチ自動開閉チャンバーを用いた微生物呼吸の連続測定が実施されている（サブテーマ1及び2）。さらに、いくつかの森林サイトにおいては、赤外線ヒーターを用いた土壌昇温システムを導入して、温暖化による微生物呼吸の促進効果についても長期（約6~12年間）にわたって評価されてきている（サブテーマ1）。そのため、本研究において、これらの森林サイトにおける土壌有機炭素特性を把握することにより、観測されている微生物呼吸量やその温暖化に対する応答との関連性やサイ

ト間差を説明する要因を解析することが可能となる。これに加えて、本研究では、温暖化操作実験に伴う土壌有機炭素特性の変化を調査する。その結果に基づいて、温暖化に対する土壌有機炭素分解の長期応答メカニズムの解明を目指すとともに、アジアモンスーン域の森林土壌において観測されている温暖化効果が長期に持続する原因の究明に迫る。本研究によって得られる知見は、アジアモンスーン域の森林土壌における微生物呼吸の広域にわたる評価及び温暖化応答予測が可能となる新規微生物呼吸モデルの開発に資するものであり、地球炭素循環の将来予測の精度向上において重要な貢献が期待できる。

### 3. 研究開発方法

#### (1) 土壌試料の採取と処理

本研究プロジェクトを通して構築・維持してきているチャンパー観測ネットワークサイトのうち、温暖化操作実験を実施している国内5サイト（天塩温暖化、白神、つくば、広島、宮崎サイト）及び国外1サイト（中国の哀牢山）、ならびに温暖化操作実験を実施していない国外2サイト（台湾の溪頭、マレーシアのパソ）の計8サイト（図3.4.1）において、土壌有機炭素の蓄積・分解性プロファイルを明らかにするために、2017年～2019年に土壌試料の採取を行った。各サイトにおける土壌試料の採取時期や温暖化操作実験の開始時期に関する情報を表3.4.1に示す。



図3.4.1 調査サイト

(赤プロット：温暖化操作実験を実施しているサイト、青プロット：未実施のサイト)

表3.4.1 調査サイト（国内5、国外3）における土壌採取時期及び温暖化操作実験開始時期

サイト	略称	土壌採取	温暖操作開始	温暖化期間
最北端針広混交林	天塩温暖化	2017年10月	2007年 8月	10年 2ヶ月
東北地方冷温帯落葉広葉樹林	白神山地	2017年 9月	2011年10月	5年11ヶ月
関東地方カシ林	つくば	2018年 2月	2006年 3月	11年11ヶ月
西日本常緑カシ林	広島	2017年 6月	2007年 1月	9年 5ヶ月
九州地方コジイ林	宮崎	2017年 6月	2009年 1月	8年 5ヶ月
中国亜熱帯亜高山帯天然常緑広葉樹林	哀牢山	2019年 5月	2010年12月	8年 5ヶ月
台湾亜熱帯人工林	溪頭	2018年10月	未実施	未実施
マレーシア熱帯低地天然林	パソ	2018年 1月	未実施	未実施

温暖化操作実験を実施している6サイト（国内5サイトと哀牢山サイト）においては、温暖化操作による土壌有機炭素動態への影響を解明することを目的として、温暖化区（根切処理＋昇温処理）と対照区（根切処理のみ）のチャンバー内からリター層（面積：20 cm×20 cm）を採取し、さらにコアサンプラーを用いて土壌コア（直径：10 cm、深さ：20 cm程度）を採取した（図3.4.2）。サイト内及び各処理区内のばらつきを考慮するために、各サイトにおいて、温暖化区及び対照区のチャンバー各3基ずつを任意に選定し、試料を採取した。リター試料については、乾燥した後、枝等を取り除き、ミキサーにより粉碎して均質な試料を得た。土壌コアについては、深さの異なる3つの層（0-5 cm、5-10 cm、10-20 cm）に分割し、それぞれ乾燥させた後に2 mmのふるいに通し、さらに細根をピンセットを用いて丁寧に取り除いた（図3.4.3）。

温暖化操作実験を実施していない国外2サイト（溪頭とパソ）については、チャンバー外の任意の場所において土壌を掘削し、リター層を上述の方法で採取した後、土壌断面から土壌試料を深さごと（0-5 cm、5-10 cm、10-20 cm）に採取した（図3.4.4）。土壌のバルク密度を測定するために、別途、容積100 cm<sup>3</sup>の採土管を用いて各層から土壌試料を採取した。サイト内のばらつきを考慮するために、サイト内の3ヶ所で土壌掘削を実施し、それぞれの断面から試料を採取した。採取したリター試料及び土壌試料は、上述の方法により処理した。



図3.4.2 チャンバー内におけるリター及び土壌試料の採取

（左図）対照区と温暖化区のチャンバー、（中央図）リター試料の採取、（右図）土壌試料の採取



図3.4.3 土壌試料の処理

（左図）土壌コアの深さごとの分割、（中央図）ふるいがけ、（右図）細根の除去



図3.4.4 土壌掘削による土壌試料の採取（チャンバー外）  
（左図）土壌掘削、（中央図）土壌層ごとの土壌試料の採取、（右図）採取した土壌層

## （2）土壌有機炭素蓄積量の測定

リター及び土壌（<2 mm）試料の炭素含有量を元素分析計（vario PYRO cube、Elementar、Germany）を用いて測定し、以下の式により各層の有機炭素蓄積量（kgC m<sup>-2</sup>）を算出した。

$$SOC_L = C_L \cdot M_L$$

$$SOC_S = C_S \cdot B \cdot (1-g/100) \cdot d$$

ここで、SOC<sub>L</sub>とSOC<sub>S</sub>はそれぞれリター層と土壌層の有機炭素蓄積量（kgC m<sup>-2</sup>）、C<sub>L</sub>とC<sub>S</sub>はそれぞれリター試料と土壌試料の炭素含有量（kgC kg<sup>-1</sup>）、M<sub>L</sub>はリター層のリター密度（kg m<sup>-2</sup>）、Bはバルク密度（kg m<sup>-3</sup>）、gは礫分含有率（%）、dは土壌層の厚さ（m）である。バルク密度と礫分（>2 mm）含有率は、チャンバー内から採取した土壌については土壌コアの土壌試料の乾燥重量（<2 mmと> 2 mmの両方）と容積に基づいて算出し、土壌断面から採取した土壌については採土管（容積100 cm<sup>3</sup>）の土壌試料の乾燥重量（<2 mmと> 2 mmの両方）に基づいて算出した。

## （3）土壌有機炭素の蓄積形態の評価

各サイトにおける土壌有機炭素の蓄積形態を調べるために、土壌試料を比重の違いに基づいて3つの異なる画分に分別した<sup>12)</sup>。分画には、比重を1.6 g cm<sup>-3</sup>に調整した重液（ポリタングステン酸ナトリウム溶液、SPT）を使用した。土壌試料を遠沈管に取り、SPT溶液を加え、やさしく攪拌した後に遠心分離をかけ、溶液内で浮遊する成分（比重 <1.6 g cm<sup>-3</sup>）を濾過により回収した（図3.4.5）。この低比重画分（fLF）は比較的鉱物フリーの状態で存在している粒子状有機炭素が主体であると考えられる。次に、fLFを取り除いた後の土壌試料に対してSPT溶液を加え、超音波処理を行うことで土壌団粒を破壊し、遠心分離後に溶液内で浮遊する成分（比重 <1.6 g cm<sup>-3</sup>）を濾過により回収した。この低比重画分（mLF）は団粒形成等によって土壌中で保持されている有機炭素が主体であると考えられる。最後に、残った試料（比重 >1.6 g cm<sup>-3</sup>）を回収した。この高比重画分（HF）は土壌粒子等の土壌鉱物と強く結合している有機炭素が主体であると考えられる。このようにして得られたそれぞれの画分に対して元素分析計を用いて炭素含有量の測定を行い、炭素蓄積量を算定した。

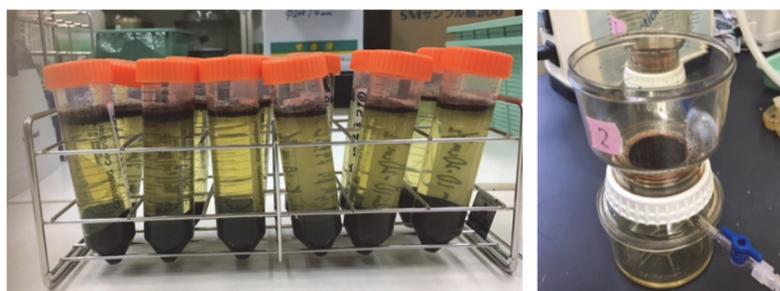


図3.4.5 比重分画による土壌有機炭素の蓄積形態調査  
（左図）低比重画分の分離、（右図）濾過による回収

#### (4) 土壤有機炭素の $^{14}\text{C}$ 同位体比の測定

リター及び土壤試料に含まれる有機炭素の $^{14}\text{C}$ 同位体比 ( $\Delta^{14}\text{C}$ ) を、日本原子力研究開発機構の加速器質量分析装置 (JAEA-AMS-TONO-5MV、またはJAEA-AMS-MUTSU) を用いて測定した。試料を酸化銅、銀箔等とともに真空下でガラス管内に封入し、燃焼することで発生した $\text{CO}_2$ を真空ラインを用いて精製・回収した。精製した $\text{CO}_2$ を水素還元法によってグラファイト化し、加速器質量分析のためのグラファイトターゲットを作成した<sup>7)</sup>。一部の試料については、自動グラファイト化装置 (AGE3、Ionplus AG、Switzerland) を用いてグラファイトの作成を行った。スズカップに包んだ試料を元素分析計で燃焼し、発生した $\text{CO}_2$ をゼオライトカラムで分離した後、自動グラファイト化装置に導入することでグラファイトを作成した<sup>13)</sup>。

#### (5) 土壤の培養実験

土壤有機炭素の分解性の深さプロファイルと分解の温度反応特性を調べるために、国内5サイトのチャンバー外の任意の場所において、図3.4.4に示す方法で土壤試料を深さごと (0-5 cm、5-10 cm、10-20 cm) に採取し、冷蔵状態で実験室に持ち帰った。土壤試料を湿潤状態のまま4 mmのふるいを通し、細根を除去した後、土壤の水分量を最大含水量の60%に調整した。この土壤を培養容器 (容積0.94L) に入れ、培養容器内の空気を $\text{CO}_2$ フリーの空気で置換して封をし、恒温培養器を用いて $20^\circ\text{C}$ 及び $30^\circ\text{C}$ の条件下で培養した (図3.4.6)。培養容器内の $\text{CO}_2$ 濃度をガスクロマトグラフ装置 (GC-2014、島津製作所) を用いて測定し、 $\text{CO}_2$ 濃度の上昇に基づいて土壤有機炭素の分解によって放出された炭素量を定量した。その後、培養容器内を $\text{CO}_2$ フリーの空気で再度置換した。この操作を一定期間ごとに繰り返し行うことで、100日間におよぶ培養期間中における土壤炭素の放出量を評価した。また、表層土壤 (0-5 cm) について、培養初期段階において放出された $\text{CO}_2$ を真空引きしたステンレスボトルを用いて培養容器から回収し、上述の方法で $\text{CO}_2$ を精製・グラファイト化し、その $\Delta^{14}\text{C}$ 値をJAEA-AMS-TONO-5MVを用いて測定した。



図3.4.6 土壤の培養実験

(上段左) 培養容器に入れた土壤試料、(上段中央) 恒温培養器の内部、(上段右) 異なる温度設定の恒温培養器、(下段左) ガス採取、(下段中央)  $\text{CO}_2$ 濃度測定、(下段右)  $^{14}\text{C}$ 分析のためのガス回収

## 4. 結果及び考察

### (1) 土壤有機炭素の蓄積及び分解性の地域特性

国内外8サイトにおける土壤有機炭素の深さ別の蓄積量を図4.4.1に示す。ここで、温暖化操作実験を行っているサイトについては、対照区の結果を示している。土壤有機炭素の蓄積量は $2.9\sim 9.3 \text{ kgC m}^{-2}$

と算定され、サイトによって大きく異なっていた。土壌有機炭素の蓄積量は、日本の最北端に位置する天塩温暖化サイトや火山灰を由来とする黒ボク土のつくばサイト、中国の亜高山帯に位置する哀牢山サイトで大きく、これらのサイトにおける蓄積量は全世界平均の蓄積量 ( $5.1 \text{ kgC m}^{-2}$ )<sup>14)</sup>の1.5~1.8倍に相当した。一方、火山灰の影響が乏しい非火山灰土壌である広島サイトや、熱帯に位置するパソサイトでは、土壌有機炭素の蓄積量が小さく、全世界平均を大きく下回った。サイトの土壌有機炭素蓄積量と年平均気温との間に負の相関関係 ( $r^2=0.54$ ,  $p<0.05$ ) が認められ、気温が低いサイトほど土壌有機炭素の蓄積量が大きかった (図4.4.2)。この関係を説明する要因として、気温の低いサイトでは土壌微生物による有機炭素の分解が抑制されやすいことが挙げられる。年降水量は気温とともに土壌微生物の活動に影響を及ぼす土壌環境要因となりうるが、土壌有機炭素蓄積量との間に関連性は認められなかった。

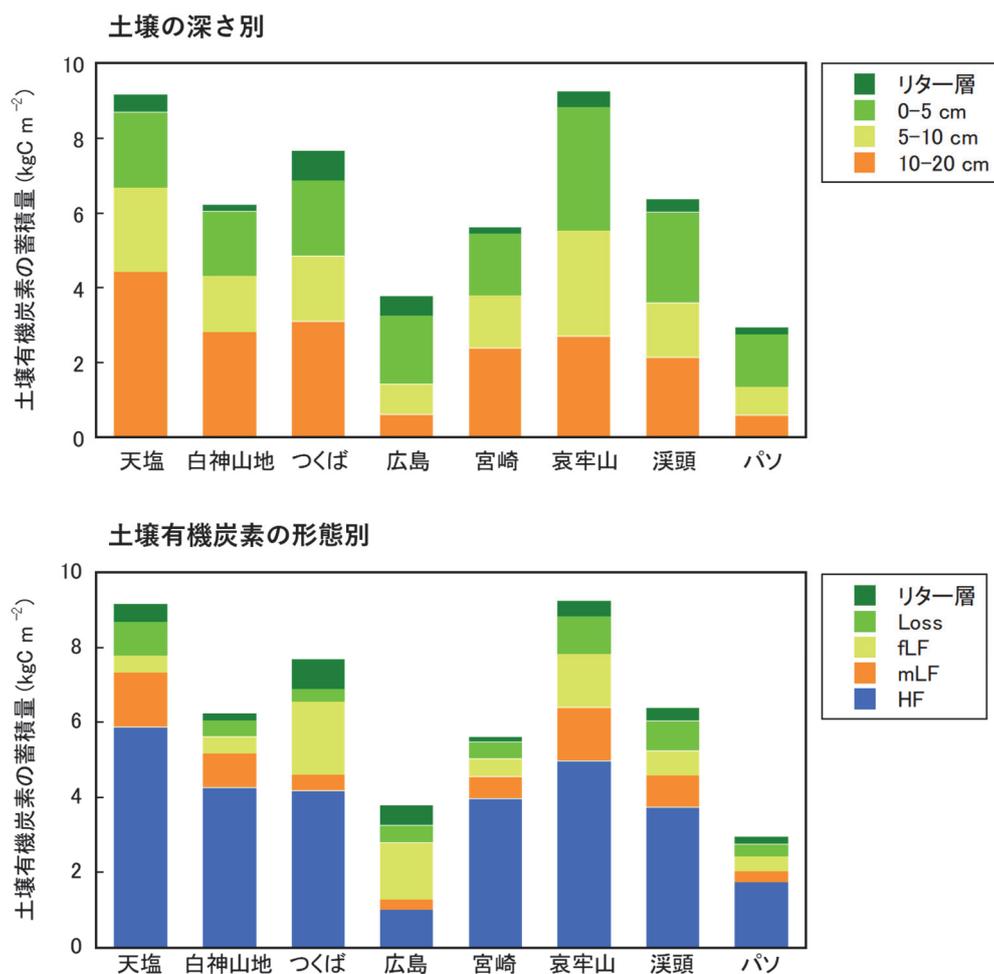


図4.4.1 国内外8サイトにおける土壌有機炭素の蓄積量の比較  
(上図) 土壌の深さ別、(下図) 土壌有機炭素の形態別

土壌有機炭素の蓄積量を深さ別に評価した結果 (図4.4.1の上図) から、炭素蓄積量の大きいサイト (天塩温暖化、つくば、哀牢山) の間でもその蓄積プロファイルが異なっていることが明らかになった。土壌深さ10-20 cmにおける有機炭素の蓄積量は、哀牢山サイトでは全蓄積量の約29%であるのに対し、天塩温暖化サイトやつくばサイトでは40~48%と高く、土壌下層での有機炭素の蓄積が卓越している。つくばサイトの蓄積プロファイルについては、活性アルミニウムと有機物の複合体形成により有機炭素が腐植として土壌中に多量に集積することで、有機炭素に富む厚い腐植層をもつという火山灰土壌特有の性質を反映していると考えられる。天塩温暖化サイトでは、年間を通して地下水位が高く、特に土壌下層は嫌気的な環境であることから、土壌下層において微生物による有機炭素の分解が抑制されていることが

示唆される。一方で、土壤有機炭素の蓄積量が小さい広島サイトとパソサイトでは、蓄積プロファイルは類似しており、表層0-5 cmでは有機炭素の蓄積は相対的に大きいものの、深さ5 cm以深では蓄積量が激減している。このような土壤有機炭素の蓄積量と蓄積プロファイルから、これらのサイトでは、リターフォールによって土壤に供給された有機炭素はリター層及び表層土壤において比較的速やかに分解されていることが示唆される。

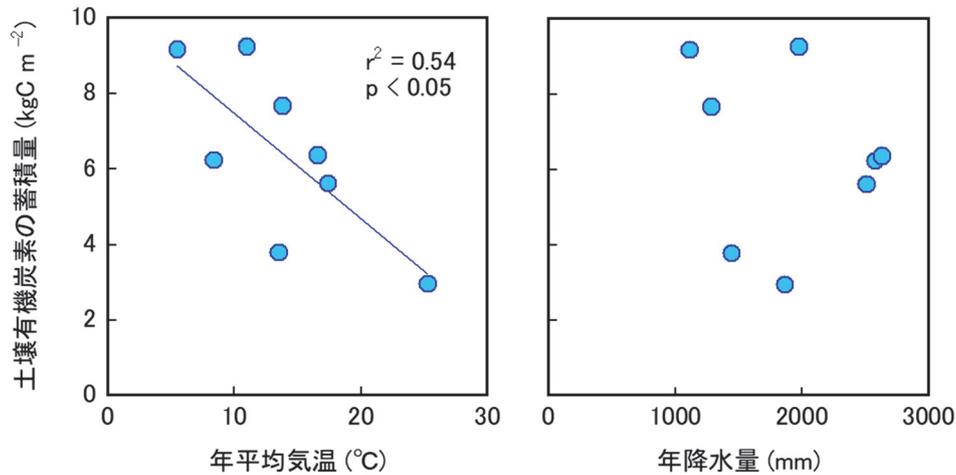


図4.4.2 土壤有機炭素の蓄積量と年平均気温（左図）及び年降水量（右図）との関係

土壤有機炭素の蓄積量を形態別に評価した結果（図4.4.1の下図）から、有機炭素の各形態の蓄積量がサイトによって異なることが明らかになった。広島、つくば、哀牢山サイトでは、fLF画分とLoss画分（分画においてSPT溶液中に溶解してしまった有機炭素）をあわせた有機炭素の量が2.0~2.4 kgC m<sup>-2</sup>と大きいことから、これらのサイトでは比較的分解しやすい状態で蓄積している有機炭素が多いと想定される。この傾向は、特に広島サイトで顕著であり、fLF画分とLoss画分の有機炭素量が全有機炭素蓄積量の50%以上を占めていた。土壤有機炭素の蓄積量は、全8サイトを通して、mLF画分やHF画分の有機炭素量と強い正の相関関係が見られた（mLFに対して $r^2=0.72$ 、 $p<0.01$ 、HFに対して $r^2=0.85$ 、 $p<0.01$ 、mLF+HFに対して $r^2=0.87$ 、 $p<0.01$ 、図4.4.3）。このことから、土壤有機炭素と土壤粒子や土壤鉱物との相互作用が土壤中における炭素蓄積量を規定する主要なプロセスとなっていることが示唆された。土壤有機炭素の蓄積量と、fLF画分やLoss画分の有機炭素量の間には有意な相関（有意水準5%）は認められなかった。

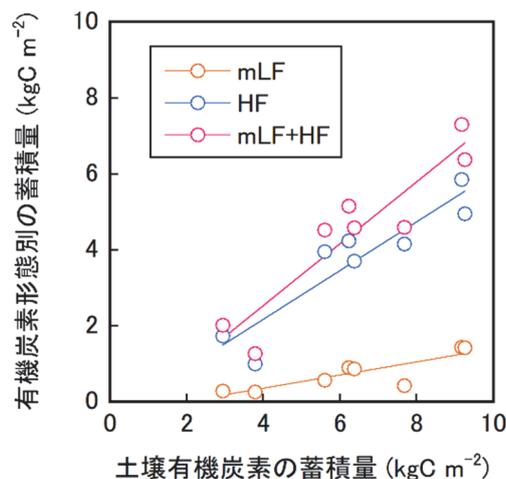


図4.4.3 土壤有機炭素蓄積量とmLF及びHF画分の有機炭素量との関係

各サイトにおける土壤有機炭素の $^{14}\text{C}$ 同位体比 ( $\Delta^{14}\text{C}$ ) の深さプロファイルを図4.4.4に示す。土壤有機炭素の $\Delta^{14}\text{C}$ 値やその深さ分布はサイト間で大きく異なっており、土壤有機炭素の蓄積量のみならずその分解性や代謝回転のタイムスケールもまたサイトによって異なっていることが明らかになった。リター層の $\Delta^{14}\text{C}$ 値は2.7~38.4‰であり、サイト間で若干の違いは見られるものの概ね同程度の値を示した。大気中 $\text{CO}_2$ の $\Delta^{14}\text{C}$ 値の経年変化(図1.4.1)を考慮すると、リター層を構成する有機炭素は数年以内にリターフォールによって供給された有機炭素を主体としていると推察でき、いずれのサイトにおいても炭素の代謝回転が速いことが示唆される。一方で、土壤有機炭素の $\Delta^{14}\text{C}$ 値とその深さプロファイルは、土壤中における有機炭素の動態を反映して、サイトによって大きく異なっている。天塩サイトでは、土壤有機炭素の $\Delta^{14}\text{C}$ 値が低く、深さ5 cm以深で負の値を示したことから、土壤有機炭素は $^{14}\text{C}$ の放射性壊変(半減期5730年)が認められるほど長く土壤中に留まっていることがわかる。天塩サイトの深さ10-20 cmにおける土壤有機炭素の平均の $^{14}\text{C}$ 年代は約400年前と推定され、この土壤における有機炭素の分解性の低さと炭素蓄積能力の高さが示された。これとは対照的に、広島サイトでは、すべての深さにおいて高い $\Delta^{14}\text{C}$ 値を示した。これは、1950~60年代前半に行われた核実験を由来とする $^{14}\text{C}$ を含む比較的新しい有機炭素の存在割合が、古い( $^{14}\text{C}$ 放射性壊変の影響が認められる)有機炭素と比較して大きいことを意味している。したがって、この土壤は有機炭素を長く保持する能力が乏しく、多くの有機炭素が数十年程度のタイムスケールで代謝回転していると推察される。この結果は、広島サイトにおいて有機炭素の蓄積量が小さいこと(図4.4.1)と良く整合する。つくば、宮崎、白神山地、パソサイトでは、すべての深さにおいて $\Delta^{14}\text{C}$ 値が正の値を示したことから、1950年以降に供給された有機炭素が相当量存在していると考えられる<sup>8)</sup>。これらのサイトでは、 $\Delta^{14}\text{C}$ 値の深さプロファイル、すなわち、古い有機炭素と新しい有機炭素の蓄積割合の深さプロファイルが類似していた。これと比較して、白神山地や哀牢山サイトでは、深さとともに土壤有機炭素の $\Delta^{14}\text{C}$ 値が顕著に低下していたことから、深さとともに核実験由来 $^{14}\text{C}$ を含む(すなわち代謝回転の比較的速い)有機炭素の構成割合が低下し、結果として深さとともに有機炭素全体としての分解性や代謝回転速度が低下していると考えられた<sup>7)</sup>。

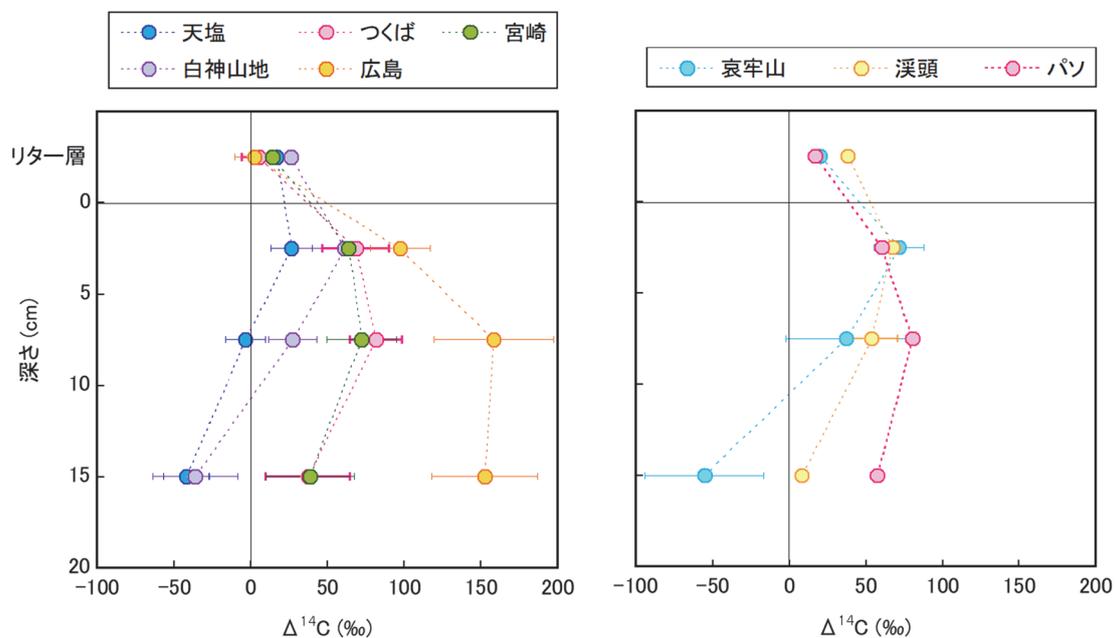


図4.4.4 国内外8サイトにおける土壤有機炭素の $\Delta^{14}\text{C}$ の深さプロファイル

以上のように、アジアモンスーン域の広域トランセクトに沿って成立している多様な森林生態系において、土壤有機炭素の蓄積量及びその深さプロファイルのみならず、土壤有機炭素の蓄積形態や代謝回転のタイムスケールなどの有機炭素特性もまた生態系によって大きく異なっていることが明らかになっ

た。このことから、これらの土壌は、有機炭素分解によるCO<sub>2</sub>放出ポテンシャル（例えば、土壌有機炭素量あたりの微生物呼吸量）やその温暖化をはじめとした気候変化に対する応答も異なることが示唆された。

## （2）微生物呼吸量を規定する土壌有機炭素特性

土壌有機炭素の微生物による分解によって土壌から放出されるCO<sub>2</sub>の量（微生物呼吸量）がどのような土壌有機炭素特性によって規定されているのかを明らかにすることは、多様な森林生態系における炭素循環を包括的に理解する上で必要不可欠である。そこで、本研究では、チャンバー観測ネットワークの利点を活かして、各サイト（全8サイトのうち、溪頭とパソを除く6サイト）において2017年に観測された微生物呼吸量（サブテーマ1及び2の成果）と、土壌有機炭素の蓄積プロファイルや代謝回転のタイムスケールとの関連性について解析した。

年積算微生物呼吸量は、統計的に有意ではないものの、有機炭素蓄積量（リター層と土壌0-20 cm層）の大きい土壌ほど小さい傾向が見られた（図4.4.5の左図）。しかしながら、土壌有機炭素蓄積量が最も大きい天塩温暖化サイトにおいて最も小さな年積算微生物呼吸量が観測されたことが、この傾向を導く要因となっていると考えられる。一方、年積算微生物呼吸量は、同様に統計的に有意ではないものの、リター層の有機炭素蓄積量の大きい土壌ほど大きいという、土壌有機炭素蓄積量との関係と逆の傾向が見られた（図4.4.5の中央図）。リター層の有機炭素は、土壌中の有機炭素と比較して代謝回転が数年程度と速い（ $\Delta^{14}\text{C}$ 値によっても示されている）、すなわち有機炭素量あたりの微生物呼吸量が大きいために、その有機炭素蓄積量は土壌中の有機炭素蓄積量と比較して小さいものの、年積算微生物呼吸量への寄与は相対的に大きいことが想定される。土壌中の有機炭素については、比較的分解性が高いと考えられるfLF画分の有機炭素に着目すると、その蓄積量と年積算微生物呼吸量の間には有意な正の相関関係（ $r^2=0.74$ ,  $p<0.05$ ）が認められた（図4.4.5の右図）。リター層の有機炭素と同様に、土壌中においてfLF画分の主体である粒子状有機炭素の分解が、土壌中におけるCO<sub>2</sub>生成において重要な役割を果たしている可能性が示唆された。

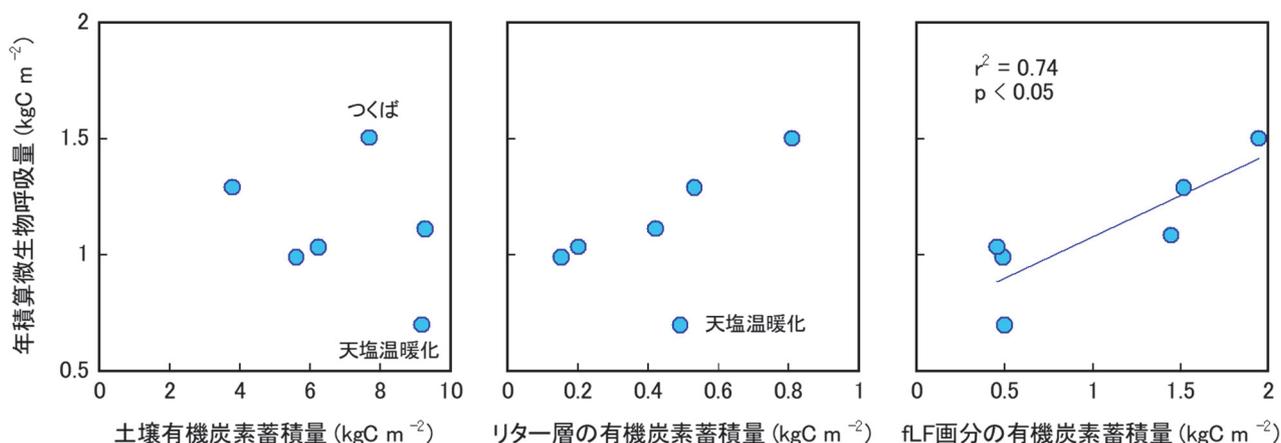


図4.4.5 年積算微生物呼吸量と土壌有機炭素特性（左図：土壌有機炭素蓄積量（リター層と土壌0-20 cm層）、中央図：リター層の有機炭素蓄積量、右図：土壌中のfLF画分の有機炭素蓄積量）との関係

土壌有機炭素の $\Delta^{14}\text{C}$ 値は、1963年をピークとする核実験由来の<sup>14</sup>Cの混入による<sup>14</sup>C同位体比の増加や、<sup>14</sup>C放射性壊変による<sup>14</sup>C同位体比の減少を反映して決定されるため、土壌有機炭素の新しさや古さ、すなわち土壌有機炭素の平均の代謝回転速度の指標となりうる。そこで、各サイトに対して、マルチ自動開閉チャンバーシステムによって連続測定された年積算微生物呼吸量を土壌有機炭素蓄積量(kgC m<sup>-2</sup>)で除することで土壌有機炭素量あたりの微生物呼吸量（または、見かけの代謝回転速度、単位はy<sup>-1</sup>）を算出し、土壌有機炭素の $\Delta^{14}\text{C}$ 値（リター層と土壌0-20 cm層の各層に対する測定結果に基づいて算出した土

壤有機炭素全体に対する値)との関連性を解析した。その結果、両者の間に強い正の相関関係 ( $r^2=0.87$ 、 $p<0.01$ 、図4.4.6) が認められたことから、年積算微生物呼吸量は土壤有機炭素の蓄積量と  $\Delta^{14}\text{C}$  値の関数として以下の式によって評価できることが明らかになった。

$$R_h = (a + b \times \Delta^{14}\text{C}) \times \text{SOC}$$

ここで、 $R_h$ は年積算微生物呼吸量 ( $\text{kgC m}^{-2} \text{y}^{-1}$ )、SOCは土壤有機炭素蓄積量 ( $\text{kgC m}^{-2}$ )、 $\Delta^{14}\text{C}$ は土壤有機炭素の  $\Delta^{14}\text{C}$  値 (‰)、 $a$ と $b$ は定数 ( $a = 0.106$ 、 $b = 0.00151$ ) である。この関係式は、土壤有機炭素の蓄積量と  $^{14}\text{C}$  同位体比が年積算微生物呼吸量のサイト間の違いを説明するための有力な土壤有機炭素特性となりうることを示している。この結果は、任意のサイトにおいてこれらの土壤有機炭素特性を把握することによって、チャンバーによる連続的な観測を行うことなく年積算微生物呼吸量の推定が可能になることを意味しており、土壤呼吸予測モデルの高度化と広域化につながる新しい知見を提示している。

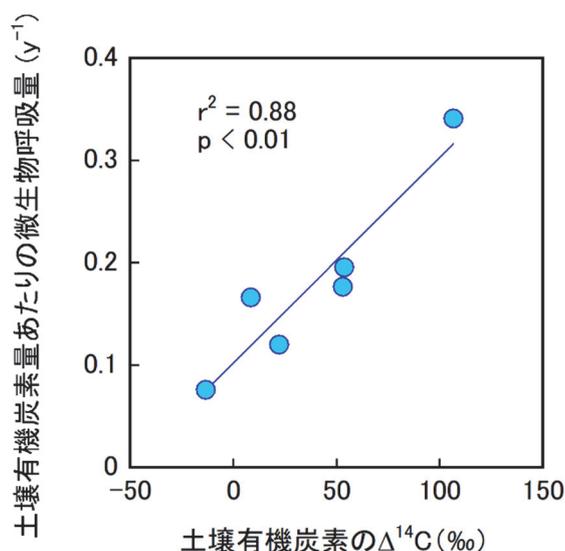


図4.4.6 土壤有機炭素量あたりの微生物呼吸量と土壤有機炭素の  $\Delta^{14}\text{C}$  値との関係

### (3) 長期温暖化操作による土壤有機炭素の蓄積及び動態への影響

長期にわたる温暖化操作が土壤有機炭素の蓄積や動態にどのような影響を及ぼしたかについて定量的に評価することは、温暖化による微生物呼吸の促進効果 (温暖化効果) のメカニズムや持続性を解明する上で極めて重要である。本研究では、長期 (約6~12年) にわたって温暖化操作実験を実施している6つのサイト (国内5サイトと哀牢山サイト、表3.4.1) において、対照区と温暖化区の土壤有機炭素特性を詳細に比較することで、温暖化による土壤有機炭素の蓄積及び動態への影響を調査した。

土壤有機炭素の蓄積量を対照区と温暖化区で比較した結果を図4.4.7に示す。温暖化区では地上1.6 mの位置に赤外線ヒーターを設置することで地上から土壤を常時温めており、土壤深さ5 cmにおける温度は対照区と比較して2~3℃程度上昇していた。このような温暖化操作によって、主に地上部のリター層や表層土壤層 (0~5 cm) において有機炭素の微生物による分解が促進されることが考えられたために、これらの層において有機炭素蓄積量への温暖化影響が検出されうると想定していた。しかしながら、いずれのサイトにおいても、リター層や土壤0~5 cm層の有機炭素蓄積量に対照区と温暖化区の間で有意な差 (有意水準5%) は見られなかった。深さ5 cm以深の土壤層においても、対照区と温暖化区の有機炭素蓄積量に有意な差は見られず (広島サイトの10~20 cm層を除く)、結果として、土壤全体 (リター層と土壤0~20 cmの合計) においても両処理区で有機炭素蓄積量に有意な差は認められなかった。したがって、温暖化操作による土壤有機炭素蓄積量への影響は検出されなかった。

長期温暖化操作による土壤有機炭素蓄積量への影響は認められなかったものの、長期温暖化操作は土

壤に蓄積している有機炭素の形態や分解性などの質に変化をもたらしている可能性が考えられた。そこで、比較的分解しやすい（すなわち、温暖化によって蓄積量が増えやすい）と考えられるfLF画分の有機炭素の蓄積量について、対照区と温暖化区で比較した結果を図4.4.8に示す。広島やつくばサイトの表層0-5 cm土壌において、有機炭素蓄積量が温暖化区で減少している傾向が見られたものの、各処理区内での蓄積量のばらつき（空間的ばらつき）を考慮するとその差は統計的に有意であるとは認められなかった。すべてのサイトにおいて土壌全体（0-20cm）のfLF画分の有機炭素蓄積量に温暖化区と対照区の間で有意な差は認められず、長期温暖化操作によるfLF画分の有機炭素蓄積量への影響は検出されなかった。

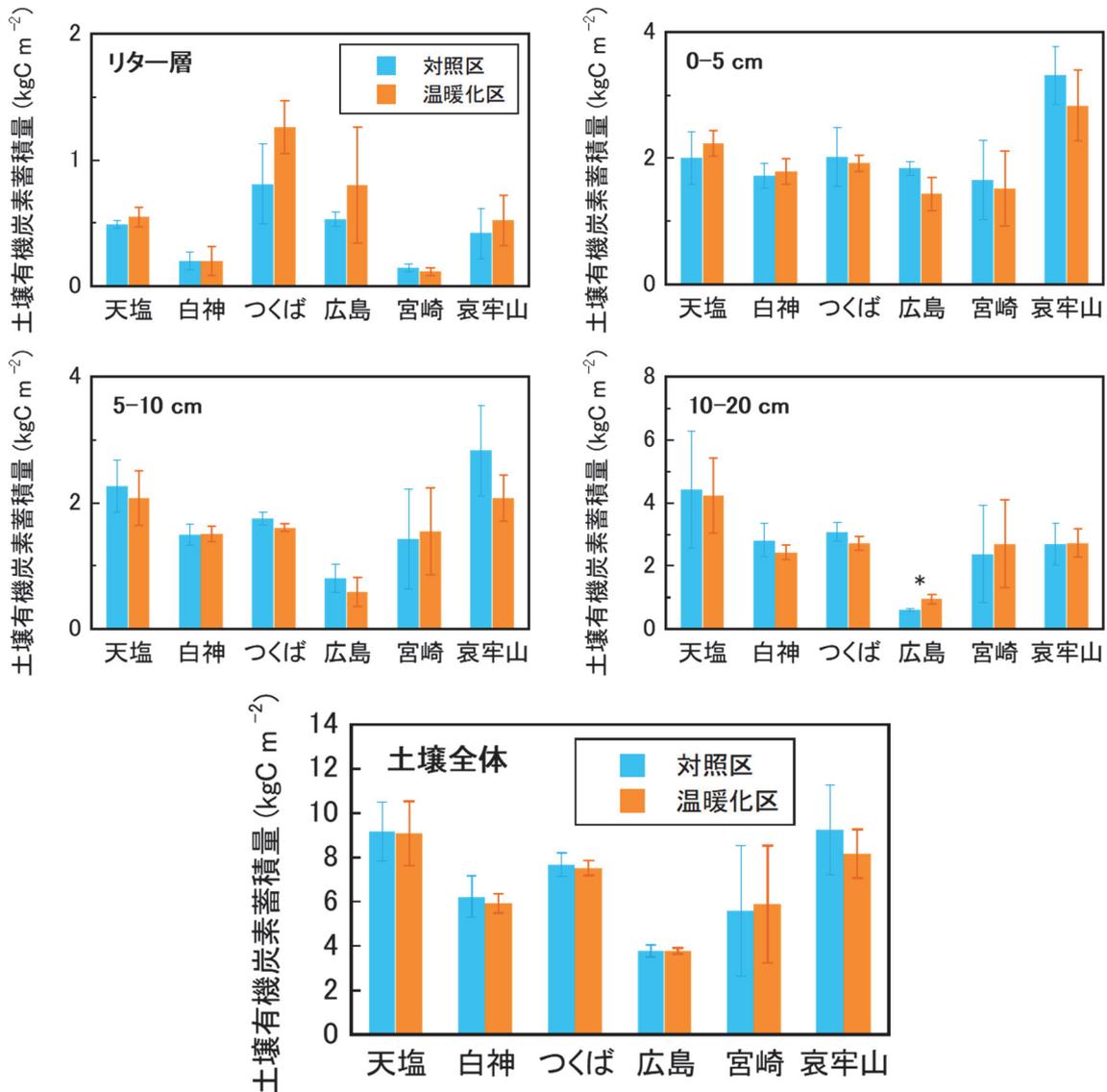


図4.4.7 温暖化操作実験サイトの対照区と温暖化区における土壌有機炭素蓄積量の比較  
(図中の\*印は、有意水準5%で有意差ありを意味する)

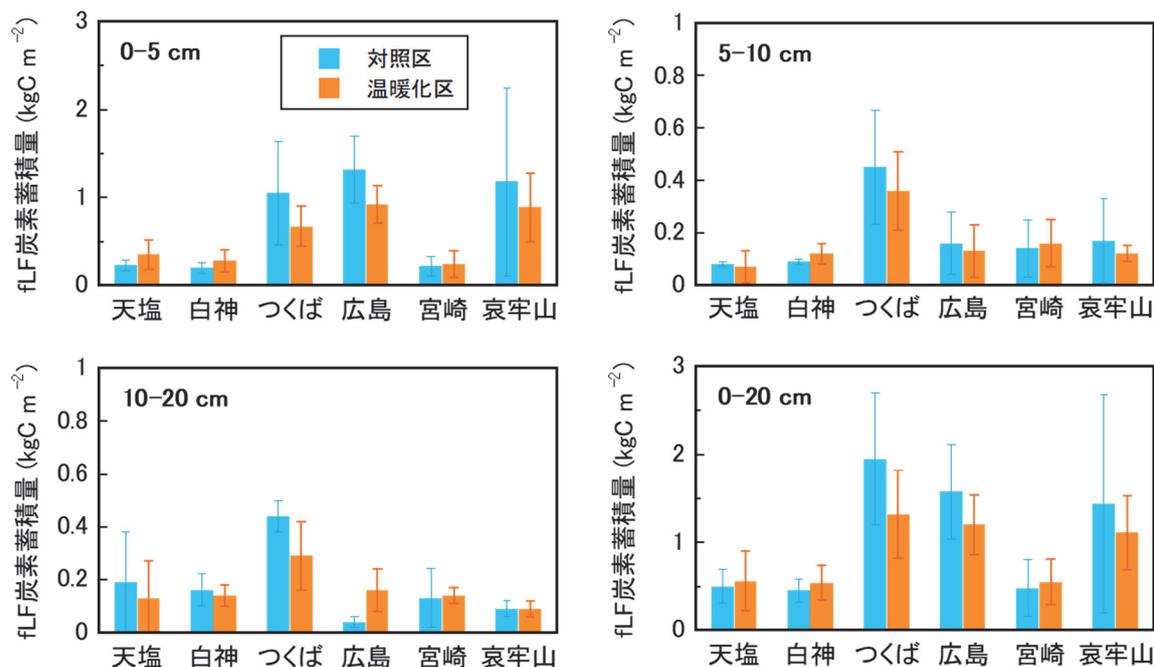


図4.4.8 温暖化操作実験サイトの対照区と温暖化区におけるfLF画分の土壤有機炭素の蓄積量の比較

長期温暖化操作による土壤有機炭素の $\Delta^{14}\text{C}$ 値への影響を調べた結果を図4.4.9に示す。全般的に、リター層を含むすべての土壤プロファイルにおいて、土壤有機炭素の $\Delta^{14}\text{C}$ 値は、対照区と温暖化区の間で有意な差(有意水準5%)は認められなかった。そのため、長期温暖化操作は土壤有機炭素の分解性や代謝回転のタイムスケールにマクロ的な観点での変化をもたらしていないことが示唆された。しかしながら、いくつかのサイトにおいては、土壤深さ5 cm以深において温暖化区の土壤有機炭素の $\Delta^{14}\text{C}$ 値が対照区のそれよりも低くなっている傾向が見られた。大気中 $\text{CO}_2$ の $\Delta^{14}\text{C}$ 値の経年変化(図1.4.1)を考慮すると、これらの土壤層では温暖化区において $\Delta^{14}\text{C}$ 値の高い有機炭素、すなわち核実験の影響をより強く反映している有機炭素の分解が促進された可能性が考えられた。広島サイトの土壤0-5 cm層においては、温暖化区の有機炭素の $\Delta^{14}\text{C}$ 値は対照区のそれと比較して有意に高い値を示した。この結果は、温暖化区において $\Delta^{14}\text{C}$ 値が相対的に低い有機炭素の分解が増大したことを示唆するものであるが、広島サイトにおける対照区と温暖化区の $\Delta^{14}\text{C}$ プロファイルの変化は物理的プロセスに起因して生じた可能性があり、これについては次項において考察する。

以上のように、日本の最北端から中国の哀牢山までを網羅したアジアモンスーン域の広域トランセクト内の6つの温暖化操作実験サイトすべてにおいて、約6~12年にわたる長期温暖化操作による土壤有機炭素の蓄積量や蓄積形態、 $^{14}\text{C}$ を指標とした代謝回転速度などの有機炭素特性への明確な影響は検出されなかった。

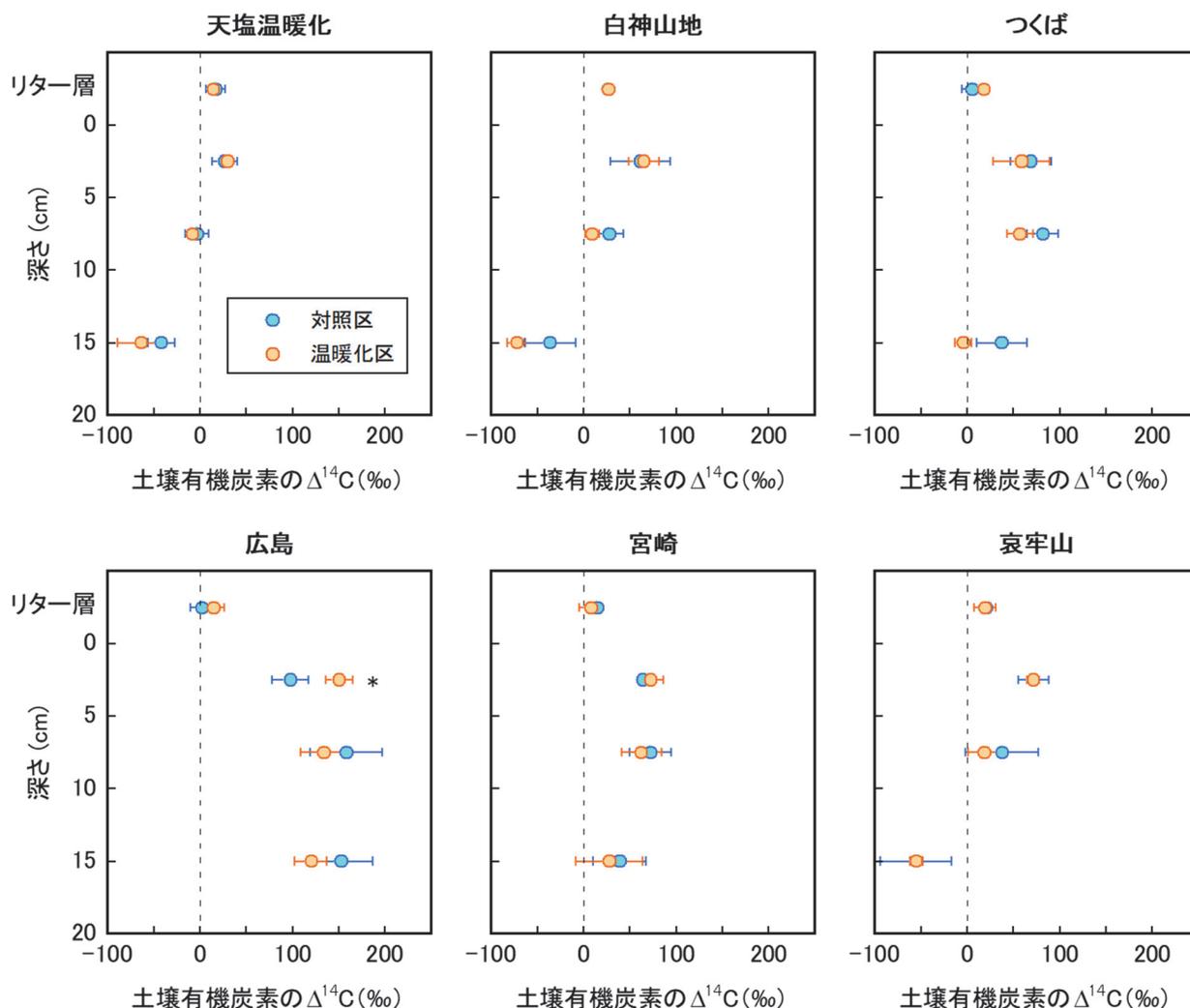


図4. 4. 9 温暖化操作実験サイトの対照区と温暖化区における土壤有機炭素の $\Delta^{14}\text{C}$ プロファイル

#### (4) アジアモンスーン域において温暖化による微生物呼吸の促進効果が長期に持続するメカニズム

マルチ自動開閉チャンバーシステムを用いた微生物呼吸の連続測定によって、すべてのサイトにおいて温暖化操作による微生物呼吸の増大（温暖化効果）が観測されており、さらにその温暖化効果は欧米の土壤に対する既存の報告<sup>1)</sup>と比較して長期にわたって持続することが明らかになってきた（サブテーマ1の成果）<sup>2-5)</sup>。すなわち、アジアモンスーン域の土壤は、温暖化に伴って、従来予測されているよりも多くの $\text{CO}_2$ を放出する可能性があるということになる。したがって、アジアモンスーン域の土壤における温暖化効果の長期持続メカニズムを明らかにすることは、温暖化と地球炭素循環の相互的なフィードバック効果を正しく理解する上で重要である。

前項で示したように、すべての温暖化操作実験サイトにおいて、長期温暖化操作による土壤有機炭素特性の変化は認められなかった。しかしながら、温暖化に対する土壤有機炭素分解の長期応答メカニズムを明らかにするためには、本研究で得られた土壤有機炭素特性に関する分析結果を、微生物呼吸に対する温暖化効果の観測結果（サブテーマ1の成果）と合わせて考察し、土壤炭素収支について定量的な観点で評価する必要がある。表3. 4. 2に6つの温暖化操作実験サイトにおいて、対照区と温暖化区で2017年に観測された年積算微生物呼吸量を示す。この表では、温暖化操作開始から土壤採取実施までの期間を温暖化期間として示すとともに、この期間中における対照区と温暖化区の微生物呼吸量の差を、2017年の両処理区における年積算微生物呼吸量の差に温暖化期間を乗じることで求めて示している。この差は、温暖化区において、温暖化操作を開始してから土壤採取実施までの期間に、対照区と比較して余剰に土壤から放出された炭素の積算量を意味する。すなわち、それぞれのサイトの温暖化区の土壤有機炭素蓄

積量は、土壌採取実施時点において、対照区の蓄積量と比較してこの量に相当する分だけ減少していると推定できる。このようにして推定した温暖化区における土壌有機炭素蓄積量を、実際に観測された有機炭素蓄積量とともに図4.4.10に示す。

表3.4.2 対照区と温暖化区の年積算微生物呼吸量と温暖化期間における差

サイト	対照区の年積算 微生物呼吸量 (kgC m <sup>-2</sup> y <sup>-1</sup> )	温暖化区の年積算 微生物呼吸量 (kgC m <sup>-2</sup> y <sup>-1</sup> )	温暖化期間	温暖化期間における 対照区と温暖化区の 微生物呼吸量の差 (kgC m <sup>-2</sup> )
天塩温暖化	0.70	1.43	10年 2ヶ月	7.47
白神山地	1.04	1.44	5年11ヶ月	2.38
つくば	1.50	1.63	11年11ヶ月	1.47
広島	1.29	1.57	9年 5ヶ月	2.65
宮崎	0.99	1.10	8年 5ヶ月	0.88
哀牢山	1.11	1.34	8年 5ヶ月	1.91

年積算微生物呼吸量は2017年における観測値

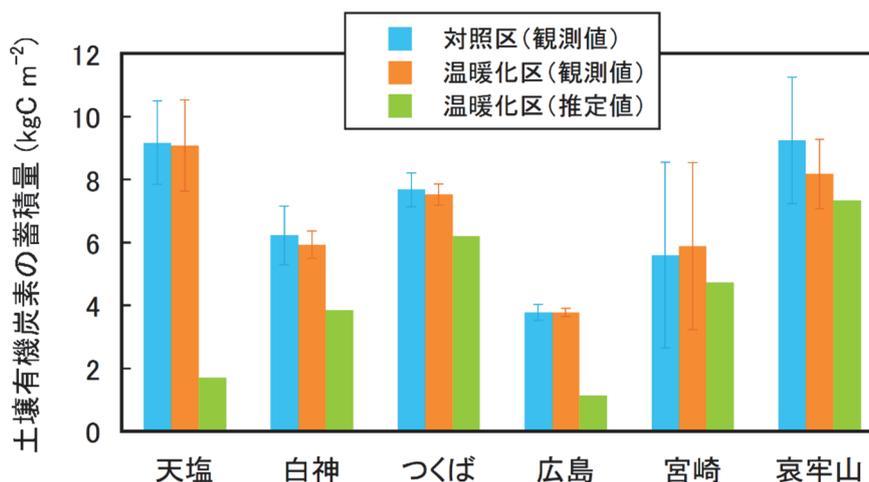


図4.4.10 対照区と温暖化区における土壌有機炭素蓄積量の観測値と推定値

図4.4.10の結果から、つくば、宮崎、哀牢山サイトについては、温暖化区において実測された土壌有機炭素蓄積量は合理的であると考えることができ、長期にわたる温暖化操作によって土壌有機炭素の分解・放出が促進されてもなお、土壌中の有機炭素の蓄積量は依然として十分に維持されていることがわかる。つまり、これらのサイトでは、温暖化によって土壌有機炭素の分解量が増えても、土壌中には有機炭素が豊富に残存しているために分解速度（微生物呼吸量）の低下が生じなかったと考えることができる。さらに、この結果は、これまで観測されている温暖化効果が今後も持続していく可能性があることを示唆するものである。

一方で、天塩温暖化サイトや広島サイトでは、温暖化操作によって増大した微生物呼吸量を考慮すると、温暖化区における土壌有機炭素の蓄積量は対照区の蓄積量と比較して大きく減少しているはずであるが、温暖化区に対する実測結果では土壌有機炭素の蓄積量の減少は見られなかった。したがって、この土壌炭素収支のアンバランスを引き起こしている原因を究明することが、特にこれらのサイトにおける温暖化効果の長期持続メカニズムに関する理解を深める上で重要である。ここでは、対照区と温暖化区における土壌有機炭素の $\Delta^{14}\text{C}$ プロファイルの分析結果(図4.4.9)に基づいて、土壌炭素収支のアンバ

ランスを引き起こしている可能性のあるプロセス（広島サイトでは物理的プロセス、天塩温暖化サイトでは生物化学的プロセス）について考察する。

広島サイトでは、温暖化区の土壤中における有機炭素の $\Delta^{14}\text{C}$ 値は、対照区の $\Delta^{14}\text{C}$ 値を土壌プロファイル全体で上方にシフトさせたような値をとっているように見える。広島サイトの温暖化区では、特に温度上昇の影響が大きい表層土壌において有機炭素の分解が促進されることで、表層土壌層が物理的に消失し、地表面が低下したと考えると、このような対照区と温暖化区間の土壌有機炭素の $\Delta^{14}\text{C}$ プロファイルの変化を良く説明できる（図4.4.11）。この場合、対照区と温暖化区において採取した地表面から深さ20 cmまでの土壌コアはもともとの深さ（対象とする土壌層）が異なっていることになるため、温暖化区において実際には温暖化操作による土壌有機炭素蓄積量の減少が生じていたとしても、両処理区の有機炭素蓄積量の差に基づいてそれを定量的に評価することは困難となる。広島サイトでは、特に土壌表層（0-5 cm）において有機炭素の多くが粒子状有機炭素の形態で蓄積している（図4.4.1）ことから、他のサイトの土壌と比較して鉱物粒子が乏しく、有機炭素分解による表層土壌の物理的な消失（つぶれ）が生じやすいと考えられる。

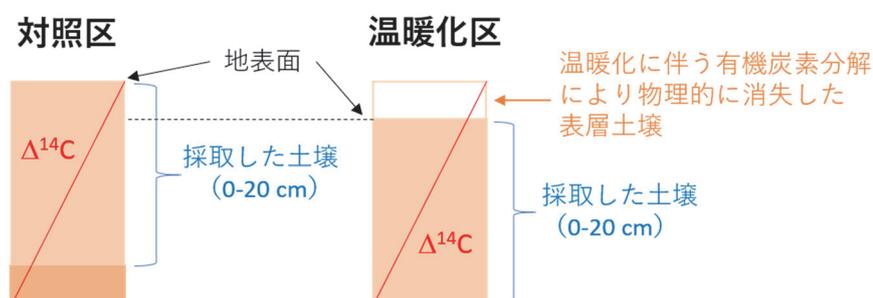


図4.4.11 温暖化に伴う表層土壌の物理的消失に伴う土壌有機炭素の $\Delta^{14}\text{C}$ プロファイル変化の概念図

天塩温暖化サイトでは、深さ10 cmまでの土壌層においては有機炭素の $\Delta^{14}\text{C}$ 値は対照区と温暖化区で極めて類似した値を示したが、10-20 cm層においては統計的に有意ではないものの、温暖化区における有機炭素の $\Delta^{14}\text{C}$ 値は対照区のそれよりも低い値を示した（図4.4.9）。このことから、温暖化によって深い土壌層（下層土壌）における有機炭素分解が促進され、その結果として、温暖化区において微生物呼吸量が増大した可能性が示唆される。温暖化が下層土壌の有機炭素分解を促進する具体的なメカニズムについては現時点で未解明であるが、地下水位が高く、土壌水分が多く、土壌下層で嫌気的な環境になりやすいというこのサイトの特徴を考慮すると、例えば、温暖化に伴って土壌が乾燥することで下層土壌が好氣的雰囲気へと転じたために、そこでの微生物による有機炭素分解が促進されたというメカニズムが想定できる。また、土壌有機炭素の蓄積量の変化を伴わない $\text{CO}_2$ 放出量増大のメカニズムとして、温暖化区における土壌動物（アリなど）の個体数の増加や活発化による影響なども想定されることから、これらのメカニズムに関しては今後さらなる調査・検証が必要である。

以上のことから、アジアモンスーン域の森林土壌において、温暖化による微生物呼吸の促進効果（温暖化効果）が欧米の森林土壌と異なり長期にわたって持続する主な要因は、アジアモンスーン域における豊富な土壌有機炭素蓄積によるものであると結論づけることができる。日本の最北端から中国の哀牢山までを網羅した広域トランセクト内の多様な森林生態系のすべての土壌において、約6~12年におよぶ長期温暖化操作による土壌有機炭素蓄積量の減少は認められなかったことから、これらの土壌においてはこれまで観測されている温暖化効果は緩和されることなく今後も継続していくことが予想される。

##### （5）温暖化による微生物呼吸の促進効果を規定する土壌有機炭素特性

温暖化による微生物呼吸の促進効果（温暖化効果）がどのような土壌有機炭素特性によって規定されているのかを明らかにすることは、温暖化に対する陸域炭素循環の応答の広域評価やフィードバック効

果を精度良く予測する上で必要不可欠である。そこで、本研究では、温暖化操作実験サイト（6サイト）において2017年に観測された温暖化効果（サブテーマ1の成果）と、土壤有機炭素特性との関連性について解析した。

温暖化効果（温度上昇1℃あたりの微生物呼吸速度の増加率として定義）は、統計的に有意ではないものの、有機炭素蓄積量の大きい土壤ほど大きい傾向が見られた（図4.4.12の左図）。しかしながら、土壤有機炭素蓄積量が最も大きい天塩温暖化サイトにおいて最も大きな温暖化効果が観測されたことが、この傾向を導く要因となっていると考えられた。温暖化効果は、表層土壤0-5 cmにおける有機炭素の $\Delta^{14}\text{C}$ 値が高いほど小さくなる傾向（ $p=0.06$ 、図4.4.12の右図）が見られたことから、平均として代謝回転の遅い（分解性の低い）有機炭素で構成されている土壤ほど温暖化による影響を受けやすいという可能性が示唆された。この傾向は、温暖化効果と土壤炭素蓄積量との関係と同様に、天塩温暖化サイトにおける観測結果に大きく依存していると考えられるが、両者の関連性が成立しているとできるならば、温暖化効果は表層土壤0-5 cmの有機炭素の $\Delta^{14}\text{C}$ 値の関数として以下のように表されることになる。

$$E_w = a - b \times \Delta^{14}\text{C}$$

ここで、 $E_w$ は温暖化効果（%）、 $\Delta^{14}\text{C}$ は表層土壤の有機炭素の $\Delta^{14}\text{C}$ 値（‰）、 $a$ と $b$ は定数（ $a = 42.7$ 、 $b = 0.435$ ）である。この関連性の妥当性・有効性について、今後さらなる観測データの拡充を図り検証していく必要がある。

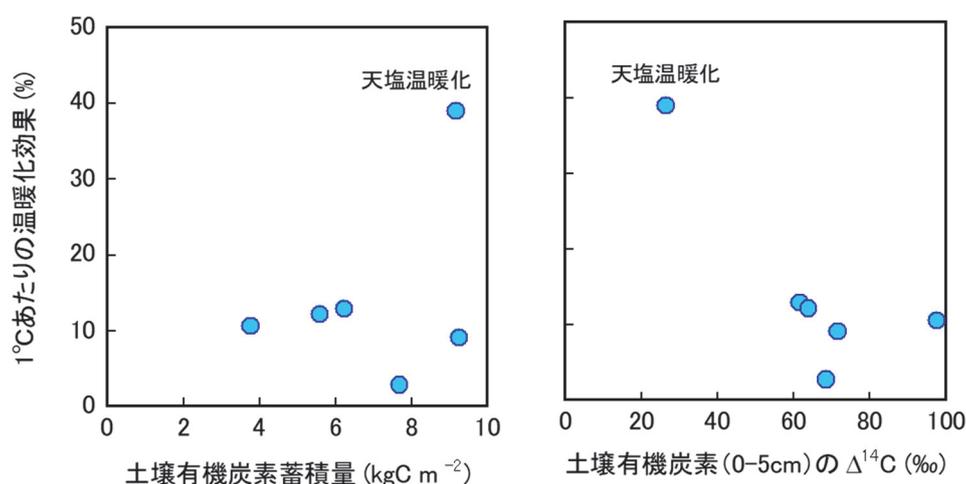


図4.4.12 温暖化効果と土壤有機炭素特性（左図：土壤有機炭素蓄積量（リター層と土壤0-20 cm層）、右図：土壤0-5 cm層の有機炭素の $\Delta^{14}\text{C}$ 値）との関係

### （6）温暖化による土壤有機炭素分解メカニズム

国内の5つのサイトにおいて深さ別に採取した土壤を20℃で培養した場合の、培養期間中（100日間）における土壤炭素の放出割合を図4.4.13に示す。ここで、土壤炭素の放出割合は、土壤中に含まれる有機炭素のうち培養期間中に分解によって $\text{CO}_2$ として放出された炭素の割合（%）として定義しており、土壤有機炭素の分解性（より厳密には、易分解性有機炭素の存在割合）を表す指標となりうる。各サイトの土壤炭素の放出割合を比較すると、広島サイトで顕著に大きく、他のサイトと比較して易分解性有機炭素の割合が多いと考えられる。土壤炭素放出割合の深さによる違いを見ると、広島サイトではいずれの深さにおいても高い分解性を示したのに対して、他のサイトでは分解性は土壤の深さとともに低下している。これらの結果は、各サイトにおける土壤有機炭素の蓄積量や蓄積形態（図4.4.1）、 $\Delta^{14}\text{C}$ プロファイル（図4.4.4）から推察された土壤有機炭素動態と良く合致している。

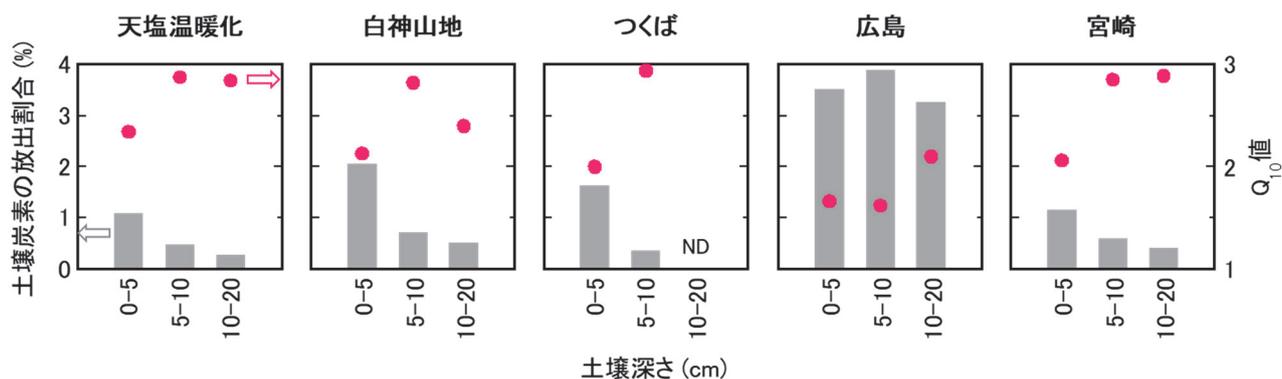


図4.4.13 培養100日間（20℃）で放出された土壤炭素の割合とQ<sub>10</sub>値  
（棒グラフは土壤炭素の放出割合、丸プロットはQ<sub>10</sub>値を表す）

図4.4.13には、各土壤に対する有機炭素分解の温度反応特性についてもQ<sub>10</sub>値（温度が10℃上昇したときの分解速度の増加倍率）として示している。このQ<sub>10</sub>値は、培養100日間において、温度30℃で培養した場合の土壤炭素放出割合と温度20℃で培養した場合の土壤炭素放出割合の比として算出したものである。すべての土壤において30℃における土壤炭素放出割合は20℃におけるそれよりも高く、温度の上昇によって土壤有機炭素の分解が促進されることが培養実験においても確認された。しかしながら、その温度反応特性はサイトや土壤深さによって異なっていた。分解性の高い有機物が多いと考えられる広島サイトの土壤ではQ<sub>10</sub>値が1.6～2.1であったのに対し、他のサイトの土壤では2.0～2.9と高い値を示した。また、サイト全体を通して、Q<sub>10</sub>値は表層土壤0-5 cm層で低く、5 cm以深で高くなる傾向が見られた。すべてのサイトと土壤深さを通して土壤炭素の放出割合とQ<sub>10</sub>値の間に有意な負の相関関係（ $r^2=0.77$ ,  $p<0.01$ 、図4.4.14）が認められたことから、サイトや土壤深さに関わらず、土壤炭素の放出割合（易分解性有機炭素の割合）が低い土壤ほどQ<sub>10</sub>値が高いことが明らかになった。さらに、土壤有機炭素の代謝回転速度の指標となる $\Delta^{14}\text{C}$ 値とQ<sub>10</sub>値の間にも有意な負の相関関係（土壤0-5 cm層に対して $r^2=0.95$ ,  $p<0.01$ 、すべての深さに対して $r^2=0.35$ ,  $p<0.05$ 、図4.4.15）が認められ、特に表層0-5 cm土壤においては有機炭素全体としての代謝回転が相対的に遅いほど温度上昇に対する応答が大きくなることが明らかになった。土壤0-5 cm層について得られた図4.4.14に示す関係は下の式で表すことができる。

$$Q_{10} = a - b \times \Delta^{14}\text{C}$$

ここで、Q<sub>10</sub>は土壤有機炭素分解におけるQ<sub>10</sub>値、 $\Delta^{14}\text{C}$ 値は土壤有機炭素の $\Delta^{14}\text{C}$ 値（‰）、aとbは定数（ $a = 2.64$ ,  $b = 0.00954$ ）である。この知見は、生化学的に分解しにくい基質（有機化合物）ほど温度上昇に対する分解速度の上昇が大きくなるという酵素反応速度理論<sup>15)</sup>と定性的に整合する。以上の結果から、温暖化に対する微生物呼吸の応答を予測する上でのキーパラメーターであるQ<sub>10</sub>値<sup>16)</sup>を、土壤有機炭素の $\Delta^{14}\text{C}$ 値に基づいて推定できる可能性が見出された。

さらに、培養実験において土壤から放出されたCO<sub>2</sub>の $\Delta^{14}\text{C}$ 値を測定することによって、土壤有機炭素の分解メカニズムに関するより詳細な知見を得ることに成功した。土壤から放出されたCO<sub>2</sub>の $\Delta^{14}\text{C}$ 値は培養温度によって変化し、天塩温暖化サイトを除くすべてのサイトにおいて、20℃の条件下と比較して30℃の条件下で高くなった（図4.4.16）。つまり、30℃の条件下では $\Delta^{14}\text{C}$ の高い土壤有機炭素の分解が相対的に増大したことを意味している。この結果は、各々の森林表層土壤において、ごく最近に土壤に供給された新しい有機炭素よりも、より以前（ただし過去50年以内）に供給された古い有機炭素のほうが、温暖化に対してより敏感に応答することを示唆するものである。この有機炭素分解メカニズムに関する新しい知見に基づくと、土壤に蓄積している有機炭素のうち、とりわけ50年程度で代謝回転している有機炭素の量を把握することが、温暖化効果の大きさや持続性を評価・予測する上で重要であると考えられる。

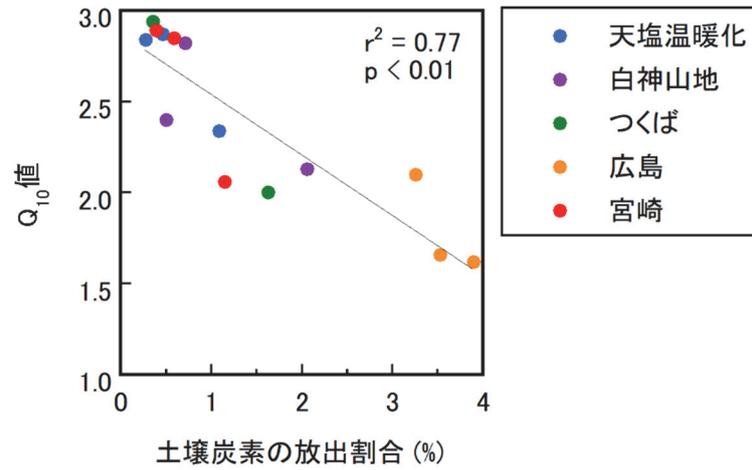


図4.4.14 培養実験における土壌炭素の放出割合と $Q_{10}$ 値の関係

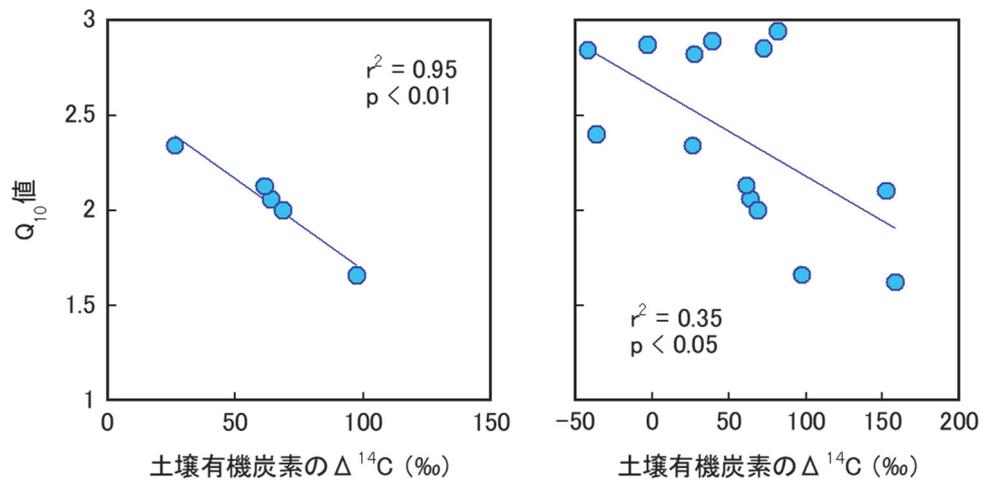


図4.4.15 土壌有機炭素の $\delta^{14}\text{C}$ 値と培養実験で求めた $Q_{10}$ 値の関係  
(左図) 土壌0-5 cm層、(右図) すべての土壌層

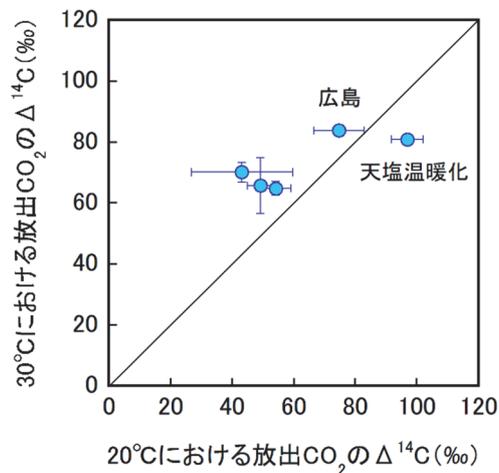


図4.4.16 培養温度20°Cと30°Cにおいて土壌から放出されたCO<sub>2</sub>の $\delta^{14}\text{C}$ 値の比較

## 5. 本研究により得られた成果

### (1) 科学的意義

放射性炭素の同位体比 ( $\Delta^{14}\text{C}$ ) が土壌有機炭素の分解性や代謝回転のタイムスケールに関する定量的な指標となりうることを利用して、アジアモンスーン域の多様な森林生態系における土壌有機炭素の蓄積・分解特性の違いを初めて明らかにすることができた。この土壌有機炭素特性と各サイトにおいて観測されている微生物呼吸量やその温暖化影響との関連性を解析し、 $\Delta^{14}\text{C}$ 値が年積算微生物呼吸量やその温暖化による促進効果のサイト間の違いを説明するための有力なパラメーターとなることを見出すことができた。この成果は、アジアモンスーン域の任意の森林土壌における微生物呼吸量やその温暖化影響を、年間を通じての連続測定を行うことなく、土壌有機炭素の蓄積量と  $\Delta^{14}\text{C}$ 値に基づいて推定できる可能性を示すものであり、マルチサイトに適用可能な新しい土壌呼吸予測モデルの構築とそれをを用いた広域評価への道が拓かれた。

長期温暖化操作実験サイトを活用することによって、アジアモンスーン域においては、6～12年間にわたる温度上昇が土壌有機炭素特性に顕著な変化をもたらしていないことを明らかにした。つまり、温度上昇に伴って土壌有機炭素の分解・放出量が増大したにもかかわらず、土壌有機炭素が豊富に残存している状況が維持されていた。このような土壌有機炭素の豊富な蓄積が、アジアモンスーン域の森林土壌において微生物呼吸の温暖化による促進効果が長期に持続する主要因であることを明らかにすることができた。

### (2) 環境政策への貢献

#### <行政が既に活用した成果>

特に記載すべき事項はない。

#### <行政が活用することが見込まれる成果>

アジアモンスーン域の多様な森林生態系における微生物呼吸の温暖化効果の長期的な持続は、これらの地域における土壌有機炭素の豊富な蓄積に起因していることが明らかになったことから、土壌有機炭素の蓄積量が大きい地域においては従来の温暖化応答予測を上回る  $\text{CO}_2$  放出が想定される。そのため、従来の温暖化対策よりも、一層効果的な対策が必要になることが考えられる。一方で、微生物呼吸量やその温暖化に対する促進効果が、 $^{14}\text{C}$ をはじめとした土壌有機炭素特性によって推定できる可能性が示されたことから、さらなる科学的基礎データ集積のための研究の進展が期待できる。それによって、土壌からの  $\text{CO}_2$  放出量の広域評価や将来予測の高精度化が実現し、全球規模の温暖化影響予測の定量評価の精度向上につなげることができる。

## 6. 国際共同研究等の状況

本サブテーマは、マレーシア森林研究所 (FRIM)、中国科学院シーサンバンナ熱帯植物園、国立台湾大学との共同研究体制を構築し、研究活動を推進した。

## 7. 研究成果の発表状況

### (1) 誌上発表

#### <論文 (査読あり) >

- 1) H. NAGANO, M. ATARASHI-ANDOH and J. KOARASHI: Soil Sci. Plant Nutr., 65, 525-533 (2019), Effect of dry-wet cycles on carbon dioxide release from two different volcanic ash soils in a Japanese temperate forest.

#### <その他誌上発表 (査読なし) >

特に記載すべき事項はない。

### (2) 口頭発表 (学会等)

- 1) J. KOARASHI: The 8th East Asian Federation of Ecological Societies (EAFES) International

- Congress, Nagoya, Japan, 2018  
 “Stability and degradability of organic carbon in Japanese forest soils revealed by radiocarbon analysis”
- 2) M. TERAMOTO, T. KONDO, N. LIANG, J. ZENG, K. NAKANE, J. KOARASHI and M. ATARASHI-ANDOH: OzFkux-AsiaFlux Conference 2018, Darwin, Australia, 2018  
 “Feedback of soil organic carbon decomposition to artificial soil warming”
- 3) N. LIANG, P. -N. CHIANG, Y. WANG, M. TERAMOTO, K. TAKAGI, T. KONDO, J. KOARASHI, Y. ZHANG, S. LI, J. FANG, S. PIAO, D. Y. D. LAI, M. TAKAGI, S. ISHIDA, T. HIRANO, J. ZENG, Y. TAKAHASHI, M. ATARASHI-ANDOH and I. HARUN: 2018 International Long-Term Ecological Research Network (ILTER) & 12th International Long-Term Ecological Research - East Asia-Pacific Regional Network (ILTER-EAP) Joint Conference. Taichung, Taiwan, 2018  
 “Long-term response and feedback of Asian forest soil carbon flux to global warming”
- 4) K. TAKAGI, N. LIANG, M. AGUILOS, M. TERAMOTO, T. KONDO, J. KOARASHI and M. ATARASHI-ANDOH: 2018 International Long-Term Ecological Research Network (ILTER) & 12th International Long-Term Ecological Research - East Asia-Pacific Regional Network (ILTER-EAP) Joint Conference. Taichung, Taiwan, 2018  
 “Warming-induced enhancement of soil heterotrophic respiration is linearly increased by the current year’s litterfall supply in a cool-temperate forested peatland”
- 5) T. KONDO, M. TERAMOTO, K. NAKANE, K. TAKAGI, J. KOARASHI, M. ATARASHI-ANDOH, M. TAKAGI, S. ISHIDA and N. LIANG: 2018 International Long-Term Ecological Research Network (ILTER) & 12th International Long-Term Ecological Research - East Asia-Pacific Regional Network (ILTER-EAP) Joint Conference. Taichung, Taiwan, 2018  
 “Response of soil microbial community to climate change”
- 6) J. KOARASHI, M. ATARASHI-ANDOH, S. ISHIZUKA, S. HIRADATE and Y. SAITO-KOKUBU: 2018 International Long-Term Ecological Research Network (ILTER) & 12th International Long-Term Ecological Research - East Asia-Pacific Regional Network (ILTER-EAP) Joint Conference. Taichung, Taiwan, 2018  
 “Quantitative understanding of the heterogeneity of soil organic carbon degradability for predicting long-term response of soil carbon to warming”
- 7) M. TERAMOTO, T. KONDO, N. LIANG, J. ZENG, K. NAKANE, J. KOARASHI and M. ATARASHI-ANDOH: 2018 International Long-Term Ecological Research Network (ILTER) & 12th International Long-Term Ecological Research - East Asia-Pacific Regional Network (ILTER-EAP) Joint Conference. Taichung, Taiwan, 2018  
 “Long-term warming effect on heterotrophic respiration in a warm-temperate evergreen broad-leaved forest in western Japan”
- 8) 永野博彦、安藤麻里子、小嵐淳：日本土壤肥料学会2018年度大会（2018）  
 「乾燥-湿潤サイクルが火山灰土壌の二酸化炭素放出に及ぼす影響」
- 9) 梁乃申、高橋善幸、寺本宗正、趙忻、富松元、高木健太郎、平野高司、近藤俊明、小嵐淳、安藤麻里子、石田祐宣、高木正博：第130回日本森林学会大会（2019）  
 「アジアの森林土壌有機炭素放出の温暖化影響とフィードバック効果」
- 10) 高木健太郎、梁乃申、M. AGUILOS、K.M. RYHTI、寺本宗正、小林真、孫力飛、藤俊明、小嵐淳、安藤麻里子：第130回日本森林学会大会（2019）  
 「10年間の地温上昇処理が道北の植林泥炭地の微生物呼吸量に与える影響」
- 11) 近藤俊明、寺本宗正、高木健太郎、小嵐淳、安藤麻里子、高木正博、石田祐宣、梁乃申：第130回日本森林学会大会（2019）  
 「遺伝解析による土壌微生物評価から温暖化に伴う土壌呼吸量の変動要因を探る」

- 12) 小嵐淳、安藤麻里子、高木健太郎、近藤俊明、寺本宗正、永野博彦、國分陽子、高木正博、石田祐宣、平舘俊太郎、梁乃申：第130回日本森林学会大会（2019）  
「温暖化は土壌に貯留する有機炭素にどのような変化をもたらすか？」
- 13) 堅田元喜、福島慶太郎、小嵐淳、山口高志、渡辺誠、永野博彦、中山理智、舘野隆之輔：第130回日本森林学会大会（2019）  
「空間的に不均一な窒素沈着は天然生落葉広葉樹林の窒素・炭素動態に影響するか？」
- 14) 永野博彦、安藤麻里子、小嵐淳：第66回日本生態学会大会（2019）  
「乾燥-湿潤サイクルがCO<sub>2</sub>放出速度の温度依存性に及ぼす影響：火山灰土壌に着目して」
- 15) J. KOARASHI, M. ATARASHI-ANDOH, K. TAKAGI, T. KONDO, M. TERAMOTO, H. NAGANO, Y. SAITO-KOKUBU, M. TAKAGI, S. ISHIDA, S. HIRADATE and N. LIANG: The 2nd International Workshop on Response and Adaptation of Terrestrial Ecosystem Carbon, Nitrogen and Water Cycles to Climate Change. Yunnan, China, 2019  
“Warming effects on the quantity and quality of organic carbon in Japanese forest surface soils”
- 16) N. LIANG, Y. ZHANG, P. -N. CHIANG, D. Y. F. LAI, M. TERAMOTO, K. TAKAGI, T. KONDO, J. KOARASHI, Y. WANG, S. LI, J. FANG, S. PIAO, M. TAKAGI, S. ISHIDA, T. HIRANO, J. ZENG, Y. TAKAHASHI, M. ATARASHI-ANDOH and I. HARUN: The 2nd International Workshop on Response and Adaptation of Terrestrial Ecosystem Carbon, Nitrogen and Water Cycles to Climate Change. Yunnan, China, 2019  
“Long-term response and feedback of Asian terrestrial ecosystems carbon cycle to global warming”
- 17) K. TAKAGI, N. LIANG, M. AGUILOS, K. RYTHI, M. TERAMOTO, M. KOBAYASHI, L. SUN, T. KONDO, J. KOARASHI and M. ATARASHI-ANDOH: The 2nd International Workshop on Response and Adaptation of Terrestrial Ecosystem Carbon, Nitrogen and Water Cycles to Climate Change. Yunnan, China, 2019  
“Soil warming effect on the heterotrophic respiration rate during a decadal experiment in a cool-temperate forested peatland”
- 18) H. NAGANO, M. ATARASHI-ANDOH and J. KOARASHI: Japan Geoscience Union Meeting 2019, Chiba, Japan, 2019  
“Laboratory examination of combined effects of temperature rising and increased water fluctuation on CO<sub>2</sub> release from volcanic ash soils”
- 19) M. TERAMOTO, N. LIANG, K. TAKAGI, T. KONDO, J. KOARASHI, M. ATARASHI-ANDOH, M. TAKAGI, S. ISHIDA, M. NARAMOTO, Y. ZHANG, L. SHA, D. Y. F. LAI, J. ZENG and K. NAKANE: AsiaFLUX 2019, Takayama, Japan, 2019  
“Long-term soil warming effect on soil organic carbon decomposition in Asian Monsoon forests”
- 20) H. NAGANO, M. ATARASHI-ANDOH and J. KOARASHI: AGU Fall Meeting 2019, San Francisco, USA, 2019  
“Laboratory incubation experiment to examine the effects of increased water fluctuation on CO<sub>2</sub> release from volcanic ash soils in a Japanese temperate forest”
- 21) 小嵐淳、安藤麻里子、高木健太郎、近藤俊明、寺本宗正、永野博彦、國分陽子、高木正博、石田祐宣、平舘俊太郎、梁乃申：第67回日本生態学会大会（2020）  
「日本の森林土壌における有機炭素の蓄積と動態ならびに長期温暖化操作に対する応答」
- 22) 高木健太郎、梁乃申、M. AGUILOS、K. M. RYHTI、寺本宗正、孫力孫、近藤俊明、小嵐淳、安藤麻里子：第67回日本生態学会大会（2020）  
「12年間の地温上昇処理が道北の植林泥炭地の微生物呼吸量に与えた影響」

- 23) 近藤俊明、寺本宗正、高木健太郎、小嵐淳、安藤麻里子、高木正博、石田祐宣、梁乃申：第67回日本生態学会大会（2020）  
「温暖化に対する土壌微生物群集の応答と微生物呼吸量への影響」
- 24) 寺本宗正、近藤俊明、梁乃申、曾継業、中根周歩、小嵐淳、安藤麻里子、荒巻能史、富松元、趙昕：第67回日本生態学会大会（2020）  
「土壌有機炭素分解に対する長期的な温暖化の影響評価」
- 25) 堅田元喜、福島慶太郎、小嵐淳、山口高志、渡辺誠、永野博彦、中山理智、舘野隆之輔、黄瀬佳之：第131回日本森林学会大会（2020）  
「森林炭素・窒素循環研究：学術分野を超えた連携は必要か？」

### (3) 知的財産権

特に記載すべき事項はない。

### (4) 「国民との科学・技術対話」の実施

- 1) 一般公開シンポジウム「地球の温暖化と森林土壌からの炭素の放出」（主催：北海道大学天塩研究林、2017年10月30日、幌延町問寒別生涯学習センター多目的ホール、観客約45名）にて講演
- 2) 一般公開シンポジウム「森林土壌が握る地球の将来土の中の炭素が温暖化を加速する？」（主催：日本原子力研究開発機構原子力基礎工学研究センター、2018年7月25日、東海村産業・情報プラザ「アイヴィル」、観客約40名）にて講演
- 3) 一般公開シンポジウム「第15回むつ海洋・環境科学シンポジウム」（主催：公益財団法人日本海洋科学振興財団むつ海洋研究所、日本原子力研究開発機構青森研究開発センター、国立研究開発法人海洋研究開発機構むつ研究所、公益財団法人日本分析センターむつ分析科学研究所、青森県下北地域県民局、むつ市、2019年11月29日、プラザホテルむつ、観客約200名）にて講演
- 3) ハカセ喫茶Vol.18「気候喫茶」（主催：独立行政法人環境再生保全機構／環境省、2019年12月7日、北広島町芸北文化ホール、観客約60名）にて講演

### (5) マスコミ等への公表・報道等

特に記載すべき事項はない。

### (6) その他

- 1) 第8回東アジア生態学連合大会における国際シンポジウム「Soil Respiration in Asian Forests under Climate Change」の主催（主催：高木 健太郎、近藤 俊明、小嵐 淳、2018年4月21-22日、名古屋大学、講演者6名、参加者約290名）

## 8. 引用文献

- 1) J. M. MELILLO, P. A. STEUDLER, J. D. ABER, K. NEWKIRK, H. LUX, F. P. BOWLES, C. CATRICALA, A. MAGILL, T. AHRENS, and S. MORRISSEAU: *Science*, 298, 2173-2176 (2002), Soil warming and carbon-cycle feedbacks to the climate system.
- 2) M. AGUILOS, K. TAKAGI, N. LIANG, Y. WATANABE, M. TERAMOTO, S. GOTO, Y. TAKAHASHI, H. MUKAI and K. SASA: *Tellus*, B, 65, Article number 20792 (2013), Sustained large stimulation of soil heterotrophic respiration rate and its temperature sensitivity by soil warming in a cool-temperate forested peatland.
- 3) M. TERAMOTO, N. LIANG, M. TAKAGI, J. Y. ZENG and J. GRACE: *Sci. Rep.*, 6, Article number 35563 (2016), Sustained acceleration of soil carbon decomposition observed in a 6-year warming experiment in a warm-temperate forest in southern Japan.
- 4) M. TERAMOTO, N. LIANG, S. ISHIDA and J. ZENG: *J. Geophys. Res. Biogeosci.*, 123, 1161-1177

- (2018), Long-term stimulatory warming effect on soil heterotrophic respiration in a cool-temperate broad-leaved deciduous forest in northern Japan.
- 5) C. WU, N. LIANG, L. SHA, X. XU, Y. ZHANG, H. LU, L. SONG, Q. SONG and Y. XIE: *Sci. Rep.*, 6, Article number 21561 (2016), Heterotrophic respiration does not acclimate to continuous warming in a subtropical forest.
  - 6) S. TRUMBORE: *Ecol. Applic.*, 10, 399-411 (2000), Age of soil organic matter and soil respiration: Radiocarbon constraints on belowground C dynamics.
  - 7) J. KOARASHI, M. ATARASHI-ANDOH, S. ISHIZUKA, S. MIURA, T. SAITO and K. HIRAI : *Glob. Change Biol.*, 15, 631-642 (2009), Quantitative aspects of heterogeneity in soil organic matter dynamics in a cool-temperate Japanese beech forest: a radiocarbon-based approach.
  - 8) J. KOARASHI, W. C. HOCKADAY, C. A. MASIELLO and S. E. TRUMBORE: *J. Geophys. Res.*, 117, Article number G03033 (2012), Dynamics of decadal cycling carbon in subsurface soils.
  - 9) M. STUIVER, P. J. REIMER and T. F. BRAZIUNAS: *Radiocarbon*, 40, 1127-1151 (1998), High-precision radiocarbon age calibration for terrestrial and marine samples.
  - 10) Y. YAMADA, K. YASUIKE, K. ITOH, N. KIRIYAMA, K. KOMURA and K. UENO: *J. Radioanal. Nucl. Chem.*, 227, 37-41 (1998), Carbon-14 dating of tree rings for tritium measurement.
  - 11) Y. YAMADA, K. YASUIKE and K. KOMURA: *J. Radioanal. Nucl. Chem.*, 6, 17-20 (2005), Temporal variation of carbon-14 concentration in tree-ring cellulose for the recent 50 years.
  - 12) J. KOARASHI, S. NISHIMURA, M. ATARASHI-ANDOH, K. MUTO and T. MATSUNAGA: *Sci. Rep.*, 9, Article number 7034 (2019), A new perspective on the  $^{137}\text{Cs}$  retention mechanism in surface soils during the early stage after the Fukushima nuclear accident.
  - 13) Y. SAITO-KOKUBU, N. FUJITA, M. MIYAKE, T. WATANABE, C. ISHIZAKA, N. OKABE, T. ISHIMARU, A. MATSUBARA, A. NISHIZAWA, T. NISHIO, M. KATO, H. TORAZAWA and N. ISOZAKI : *Nucl. Instr. Meth. Phys. Res. Sect. B*, 456, 271-275 (2019), Current status of JAEA-AMS-TONO in the 20th year.
  - 14) E. G. JOBBÁGY and R. B. JACKSON: *Ecol. Applic.*, 10, 423-436 (2000), The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation.
  - 15) E. A. DAVIDSON and I. A. JANSSENS: *Nature*, 440, 165-173 (2006), Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change.
  - 16) D. S. JENKINSON, D. E. ADAMS, A. WILD: *Nature*, 351, 304-306 (1991), Model estimates of  $\text{CO}_2$  emissions from soil in response to global warming.

## III. 英文Abstract

**A Comprehensive Study on Response and Feedback of Asian Forest Soil Carbon Flux to Global Warming**

Principal Investigator: Naishen LIANG

Institution: National Institute for Environmental Studies (NIES)

16-2 Onogawa, Tsukuba-City, Ibaraki 305-8506, JAPAN

Tel: +81-29-850-2774 / Fax: +81-29-850-2960

E-mail: liang@nies.go.jp

Cooperated by: Hokkaido University, Japan International Research Center for Agricultural Sciences, Japan Atomic Energy Agency

## [Abstract]

Key Words: Global warming, Chamber, Microbiota, Soil organic carbon,  $^{14}\text{C}$ 

There is large uncertainty in the long-term feedback of soil organic carbon (SOC) decomposition (heterotrophic respiration,  $R_h$ ) to global warming. Elaboration of the feedback contributes to a more accurate prediction of future climate change. In this study, we evaluated the feedback of  $R_h$  to global warming and examined the mechanism by analyzing soil microbiota and SOC characteristics under long-term soil warming treatment.

We conducted soil warming experiments and soil  $\text{CO}_2$  efflux measurements at seven forest sites. In the soil warming experiments, the increased ratio of  $R_h$  due to  $1^\circ\text{C}$  soil temperature rise (warming effect) was relatively high compared with previous reports in Europe and America, and no decreasing tendency of the warming effect was confirmed after the long-term soil warming treatment. Abundant SOC and humid environment were possible factors associated with the long-term sustained warming effect.

Long-term continuous measurements of soil  $\text{CO}_2$  efflux were conducted at five forest sites along a latitudinal gradient in East Asia. Four of the five sites showed a typical exponential response to the soil temperature in their seasonal variations. However, only the soil  $\text{CO}_2$  efflux observed at a temperate larch forest showed a significant response to the inter-annual temperature variation. The warming effect of the  $R_h$  was  $9.6\% \text{ } ^\circ\text{C}^{-1}$ , which is within the range observed in our warming experiments.

Based on DNA and RNA analyses using a next-generation sequencing technology, we evaluated the effects of global warming on soil microbial community dynamics (microbial biomass, species composition, and microbial activity) which are strongly related to  $R_h$ . The metagenome and RNA-seq analyses clarified that global warming activated the microbial decomposition of SOC and brought about the subsequent increase of  $R_h$ , whereas it brought about no changes in the microbial biomass and species composition.

The site-to-site variabilities in the  $R_h$  and the response of  $R_h$  to warming can be explained by the  $^{14}\text{C}$  signature of SOC, a quantitative indicator of the SOC turnover in the soils. The investigation at long-term soil warming experiment sites revealed no detectable change in the SOC characteristics, suggesting that the warming-induced increase in the  $R_h$  will continue over the next decades due to the abundant accumulation of SOC in this region.

Our study suggests that more  $\text{CO}_2$  will be released from the soil to the atmosphere under global warming than we previously expected. The results of this study will contribute to establishing efficient environmental policies for mitigation and adaptation to future climate change.

参考資料：本研究で得られた観測値をモデルによる広域推定に活用するために

本研究では、多量の良質な土壌呼吸に関する観測データが得られた。本節では、それらの観測データを土壌呼吸の広域推定および将来予測に今後活用するために、これまで提案されている経験モデルに関して取りまとめる。

土壌呼吸の連続測定における欠測値の補完や広域推定を行う場合には、経験モデルを使用することが最も一般的である。サイトベースで開発されたモデルは、観測サイトの土壌温度、土壌水分、もしくは土壌温度と土壌水分の両方を説明変数とする関数とする場合が多い。一方、土壌呼吸を広域推定する場合、モデルの入力変数として、土壌温度ではなく、よりデータを整備しやすい気温を変数とする場合が多い。一部のモデルは気温に加え、土壌水分の代わりに降水量の二つの変数を利用する。これまでに提案された土壌呼吸モデルは下記の通りである。多種多様なモデルが提案されてきていることからわかるように、各々のモデルは主としてサイト固有に適用できるものであり、様々な生態系における土壌に対して適用できる普遍的なモデルは未開発である。これが、土壌呼吸の広域推定に関する不確実性の大きな要因となっており、信頼性の高い広域推定の妨げとなっている。

1. 温度のみを変数とするモデル ( $R_s$ は土壌呼吸、 $T$ は深さ5 cmの土壌温度を意味する)

No	モデル	説明	出典
1	$R_s = a \exp^{bT}$	指数関数式(定数は $a$ と $b$ )	van' t Hoff (1884)
2	$R_s = a \exp^{E/RT}$	活性化エネルギー( $E$ )を組み込んだ指数関数式(アレニウス式、 $R$ は気体定数: $8.314 \text{ J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$ ) (定数は $a$ と $E$ )	Arrhenius (1898)
3	$R_s = R_0 Q_{10}^{\frac{T-T_0}{10}}$	$10^\circ\text{C}$ の温度変化に対する $R_s$ の変化率( $Q_{10}$ : $R_s/R_0$ )を組み込んだ指数関数式(定数は、 $Q_{10}$ と $R_0$ : $T_0$ における $R_s$ )	van' t Hoff (1898)
4	$R_s = a(T+10)^b$	低温域で敏感な $R_s$ を考慮した、べき乗関数式(定数は $a$ と $b$ )	Kucera and Kirkham (1971)
5	$R_s = R_{10} + a(T-10)^2$	$10^\circ\text{C}$ における $R_s$ ( $R_{10}$ )を定数とした二次関数式(定数は $a$ と $R_{10}$ )	Holthausen and Caldwell (1980)
6	$R_s = \frac{(T-T_{\min})^2}{(T_{\text{ref}}-T_{\min})^2}$	$R_s$ が0となる仮想温度( $T_{\min}$ )を定数とした二次関数式(定数は $T_{\min}$ と $T_{\text{ref}}$ )	Ratkowsky <i>et al.</i> (1982)
7	$R_s = \frac{1}{a+b^{-(T-10)/10}} + c$	$R_s$ の最小値が $c$ 、最大値が $(1/a+c)$ とするロジスティック関数(定数は $a$ , $b$ , $c$ )	Schlentner and Van Cleve (1985)
8	$R_s = a \exp^{bT+cT^2}$	2次の指数関数式(定数は $a$ , $b$ , $c$ )	O' Connell (1990)
9	$R_s = \frac{1}{a+b^{-(T-10)/10}}$	$R_s$ の最小値が0、最大値が $(1/a)$ となるロジスティック関数(定数は $a$ と $b$ )	Jenkinson (1990)
10	$R_s = a+bT$	直線関数式(定数は $a$ と $b$ )	Rochette <i>et al.</i> (1991)
11	$R_s = R_{\text{ref}} \exp^{E_0 \left( \frac{1}{T_{\text{ref}}-T_0} - \frac{1}{T-T_0} \right)}$	改良アレニウス式(定数は $T_{\text{ref}}$ , $E_0$ , $R_{\text{ref}}$ , $T_0=227.13 \text{ K}$ , ここで $R_{\text{ref}}$ は温度( $T_{\text{ref}}$ (K))における $R_s$ )	Lloyd and Taylor (1994)
12	$R_s = a(T-T_{\min})^b$	$R_s$ が最小値となる $T_{\min}$ を組み込んだ、べき乗関数式(定数は $a$ , $b$ , $T_{\min}$ )	Lomander <i>et al.</i> (1998)
13	$R_s = (A_1 A_2 A_3)^z R_{\text{max}}$	温度範囲(最高= $T_{\text{max}}$ , 最低= $T_{\min}$ )と $R_s$ が最大( $R_{\text{max}}$ )となる温度( $T_{\text{opt}}$ )を組み込んだ式、(定数は $A_1$ , $A_2$ , $A_3$ , $R_{\text{max}}$ , $z$ )ここで $A_1 = (T_{\text{max}} - T)/(T_{\text{max}} - T_{\text{opt}})$ , $A_2 = (T - T_{\min})/(T_{\text{opt}} - T_{\min})$ , $A_3 = (T_{\text{opt}} - T_{\min})/(T_{\text{max}} - T_{\text{opt}})$ .	Frank <i>et al.</i> (2002)

2. 土壌水分のみを変数とするモデル ( $R_s$ は土壌呼吸)

No	モデル	変数	観測手法	出典
14	$R_s = \frac{(c_0 - c_b) D_0 k \theta^3}{s}$	$c_0, c_b$ =細胞表面および土壌の溶質濃度; $D_0$ =拡散係数; $k$ =定数; $\theta$ =体積含水率; $s$ =バクテリア細胞の直径	培養実験	Papendick and Campbell (1981)
15	$R_s = a \times \ln(-\psi) + b$	$\Psi$ =水ポテンシャル	培養実験	Orchard and Cook (1983) Davidson <i>et al.</i> (2000)
16	$R_s = \text{Min} \left\{ \begin{array}{l} \alpha(\theta_v)^f \\ \beta(\varepsilon - \theta_v)^g \end{array} \right.$	$\theta_v$ =体積含水率. $\varepsilon$ =圃場含水量	培養実験	Skopp <i>et al.</i> (1990)
17	$R_s = (a + WF) + (b \times WF^2) + c$	$WF$ = 水で満たされている土壌間隙率	培養実験	Doran <i>et al.</i> (1991)
18	$R_s = 383.63(\theta_v - 0.1)(0.7 - \theta_v)^{2.66}$	$\theta_v$ =体積含水率	アメリカにおける野外観測	Mielnick and Dugas (2000)
19	$R_s = \exp \left( -\exp^{(p-q(\theta))} \right)$	$\theta$ =体積含水率	ベルギーにおける野外観測	Janssens <i>et al.</i> (2001)
20	$R_s = 0.664 \frac{W - 25.0}{7.88 + (W - 25.0)}$	$W$ =重量含水率	アメリカにおける野外観測	Liu <i>et al.</i> (2002a)

3. 温度と土壌水分を変数とするモデル ( $R_s$ は土壌呼吸を意味する)

No	モデル	変数	観測手法	出典
21	$R_s = 0.88 \pm 0.013W \times T$	$W$ = 重量含水率; $T$ = 温度	アメリカにおける野外観測	Wildung <i>et al.</i> (1975)
22	$R_s = \frac{W}{a_1 + W} \frac{a_2}{a_2 + W} a_3 a_4 \frac{T - 10}{10}$	$W$ = 重量含水率; $T$ = 温度	野外観測	Bunnell <i>et al.</i> (1977); Schlentner and Van Cleve (1985); Carlyle and Bathan (1988)
23	$R_s = c \exp \left( \frac{E}{RT} + \frac{\alpha W_t}{W_t + b} \right)$	$W_t$ = 地下水位までの深さ; $T$ = 温度; $R$ = 気体定数; $E$ = 疑似活性エネルギー	アメリカにおける野外観測	Oberbauer <i>et al.</i> (1992)
24	$R_s = \frac{k\theta R_{\max}}{k\theta + R_{\max}} q^{T/10} \left( 1 - \frac{C_f}{100} \right)$	$\theta$ = 体積含水率; $T$ = 温度; $R_{\max} = \theta = 100\%$ における最大の $R_s$	アメリカにおける野外観測	Hanson <i>et al.</i> (1993)
25 注	$R_s = a \exp^{bT} \left[ 1 - \left( 1 - \frac{\theta}{c} \right)^2 \right]$	$T$ = 温度; $\theta$ = 体積含水率	日本における野外観測	Nakane (1994)
26	$R_s = \alpha \exp^{\beta T} (\chi M)$	$T$ = 温度 $M$ = 土壌水分	アメリカにおける野外観測	Gulledge and Schimel (2000)

	$R_s = \alpha \exp^{\beta T} - (M - \delta)^2$ $R_s = \alpha \exp^{\beta T} \frac{M}{M + \varepsilon}$			
27	$R_s = 13.6 \exp^{0.087T} (\theta - 0.1)(0.7 - \theta)^{1.46}$	$T$ = 温度; $\theta$ = 体積含水率	アメリカにおける 野外観測	Mielnick and Dugas (2000)
28	$R_s = R_{ref} f(T_{soil}) g(\theta)$	$R_{ref} = f(T_{soil})$ と $g(\theta)$ が 1 の時の $R_s$ ; $f(T_{soil})$ = 温度関 数; $g(\theta)$ = 土壌 水分関数	フランスおよび イタリアにおけ る野外観測	Reichstein <i>et al.</i> (2002)
29	$R_s = 0.2439\theta^{0.4199} T^{0.5581}$	$\theta$ = 体積含水率; $T$ = 温度	アメリカにおけ る野外観測	Qi <i>et al.</i> (2002)
30	$R_s = (c \exp^{d\psi_s}) \exp^{b(T_s - 10)}$	$\psi_s$ = 水ポテンシ ヤル; $T_s$ = 温度	アメリカにおけ る野外観測	Lavigne <i>et al.</i> (2004)

注：日本人研究者が開発したモデル。

#### 4. 植生情報を含めた多変量の土壌呼吸モデル ( $R_s$ は土壌呼吸を表する)

No	モデル	変数	観測手法	出典
31	$R_s = R_{ref}(LAI_{max}) f(T_{soil}, \theta) g(\theta)$	$LAI_{max}$ = 観測サイト の最大LAI; $R_{ref}(LAI_{max})$ = 一定 温度、土壌水分の 制限無、 $LAI_{max}$ に おける $R_s$ ; $f(T_{soil},$ $\theta)$ = 圃場容水量と 土壌水分の比率に よって $R_s$ を抑制す る温度関数; $g(\theta)$ = 土壌水分 が直接的 $R_s$ を抑制 する関数	アメリカおよび ヨーロッパにお ける野外観測	Reichstein <i>et al.</i> (2003)

5. 土壌呼吸の広域化：これまで日本人研究者が土壌呼吸の広域化を行った3つの研究例があった ( $R_s$  は土壌呼吸を意味する)

No	モデル	土壌呼吸のサブモデル	研究対象	出典
32	陸域生態系プロセスモデル (VISIT) : 土壌呼吸に関するサブモデルは、Lloyd and Taylor (1994) 式を用いる $R_s = R_{ref} \exp^{E_0 \left( \frac{1}{T_{ref} - T_0} - \frac{1}{T - T_0} \right)}$	$E_0 = 308.56 \text{ K}^{-1}$ 、 $T_0$ = $-46^\circ \text{ C}$ もしくは $227.13 \text{ K}$ ; $T_{ref}$ は、参照温度 (一 般的に $10^\circ \text{ C}$ or $283.13 \text{ K}$ ) ; $T$ は地 温、なおVISITは アメダスの日平均 気温を使う。従っ て、 $R_{ref}$ は、気温 $T_{ref} = 283.13 \text{ K}$ のと きの土壌呼吸速度 ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) である。	日本：植生タイ プ毎	(Ito <i>et al.</i> , 2010)
33	半経験式モデル： $R_s = \alpha \exp^{\beta T} \frac{M}{M + \varepsilon}$	$T$ ( $^\circ \text{ C}$ ) は月平均 気温; $\alpha$ ( $\text{gC m}^{-2}$ $\text{d}^{-1}$ ) と $K$ ( $\text{cm mol}^{-1}$ )	日本及び全球： 植生タイプ毎	(Hashimoto <i>et al.</i> , 2015)

	の修正案として $R_s = \alpha \times e^{(\beta T + \gamma T^2)} \times \frac{\varepsilon P + (1 - \varepsilon) P_{m-1}}{K + \varepsilon P + (1 - \varepsilon) P_{m-1}}$	<sup>1)</sup> は係数； $\beta$ と $\gamma$ は、温度に関わる係数； $\varepsilon$ は降雨に関わる係数； $P$ と $P_{m-1}$ は、それぞれ当月と前月の降雨量 (cm)		
34	半経験式モデル： $R_s = \alpha \exp^{\beta T}$	$T$ (°C) は、MODIS 衛星によって観測された4 kmグリッドの地表面の日平均温度。	日本及び全球：植生タイプ毎	(Adachi <i>et al.</i> , 2017)

## 6. 本研究における個別サイトの欠測値の補完方法

本研究では、ニューラルネットワークモデル (Artificial Neural Network, ANN) を用いて各サイトの欠測値の補完を行った。ANNは、人間の脳神経における情報伝達ネットワークに基づく機械学習モデルの一種である。多量のデータがあり、なおかつデータの傾向 (データを説明する理論) が明確でない場合、ANNによる推定は有効である。

フィードフォワードニューラルネットワーク (FNN) はANNの一種である。多くのFNNは、入力層 (Input)、隠れ層 (Hidden)、出力層 (Output) の3層構造である。それぞれの層は、いくつかのニューロンから構成されている。各ニューロンは、下層から受けた入力値を、全て上層 (出力側) のニューロンに伝達する。同じ

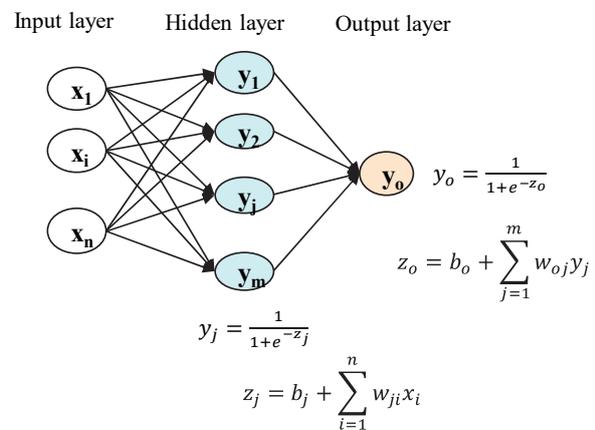


図4.0.1 ニューラルネットワークモデルの概念図

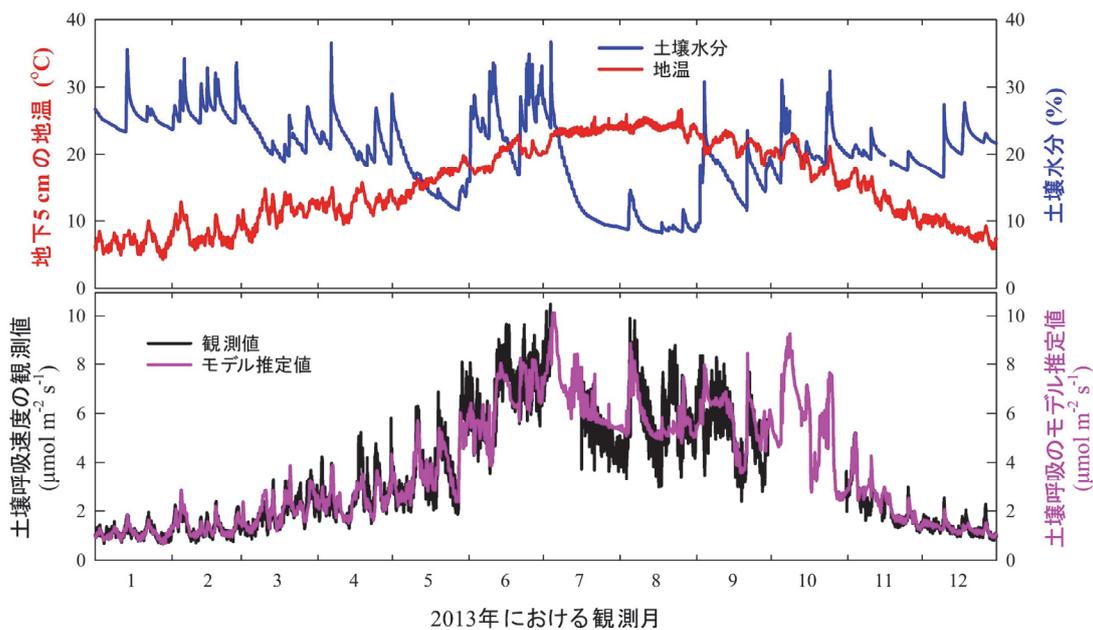


図4.0.2 ニューラルネットワークモデルを用いて補完した宮崎サイトの土壌呼吸

層におけるニューロン間での伝達はない(図4.5.1)。本研究は、主にFNNを活用し、各サイトにおいて個別チャンバーの欠測値を補完した。補完に使う変数は、地温と土壌水分の1時間平均値、及び時間関数( $\cos(\text{Day})$ ,  $\sin(\text{Day})$ )の三つである。図4.5.2は、FNNを用いて宮崎サイトの2013年の欠測値を補完した例を示したものである。

### 7. 広域推定を可能にする新規土壌呼吸モデルの構築

温度反応特性(10°Cの地温( $T_s$ )変化に伴う呼吸速度の変化率; $Q_{10}$ )と地温10°Cにおける微生物呼吸速度( $R_{10}$ )を組み込むことにより、微生物呼吸速度( $R_h$ )は(1)式(Lloyd and Taylor, 1994)により表すことができる。

$$R_h = R_{10} \times e^{E_0 \left( \frac{1}{283.13 - T_0} - \frac{1}{T - T_0} \right)}, \quad Q_{10} = e^{\left[ \frac{10E_0}{(T+10-T_0)(T-T_0)} \right]} \quad (1)$$

ここで、 $E_0$ は活性化エネルギー( $K^{-1}$ )、 $T_0$ は227.13 °K (-46° C);  $T$ は深さ5 cmの地温である。2-1705及び先行研究における本モデルはアジアモンスーン域の森林土壌に最も適合し、特に冬の低温期間の土壌呼吸をうまく再現できることが確認された。また、土壌水分への反応が強いサイトについては、体積含水率( $\theta$ ; 0-1の値をとる)を変数とし、最大で1となる標準化関数 $f(\theta) = (1 - (1 - \theta/b)^2)$ を用いることにより(2)式により表すことができる。ここで、 $b$ は土壌水分に関する経験定数である。

$$R_h = R_{10} \times e^{E_0 \left( \frac{1}{283.13 - T_0} - \frac{1}{T - T_0} \right)} \times \left[ 1 - \left( 1 - \frac{\theta}{b} \right)^2 \right] \quad (2)$$

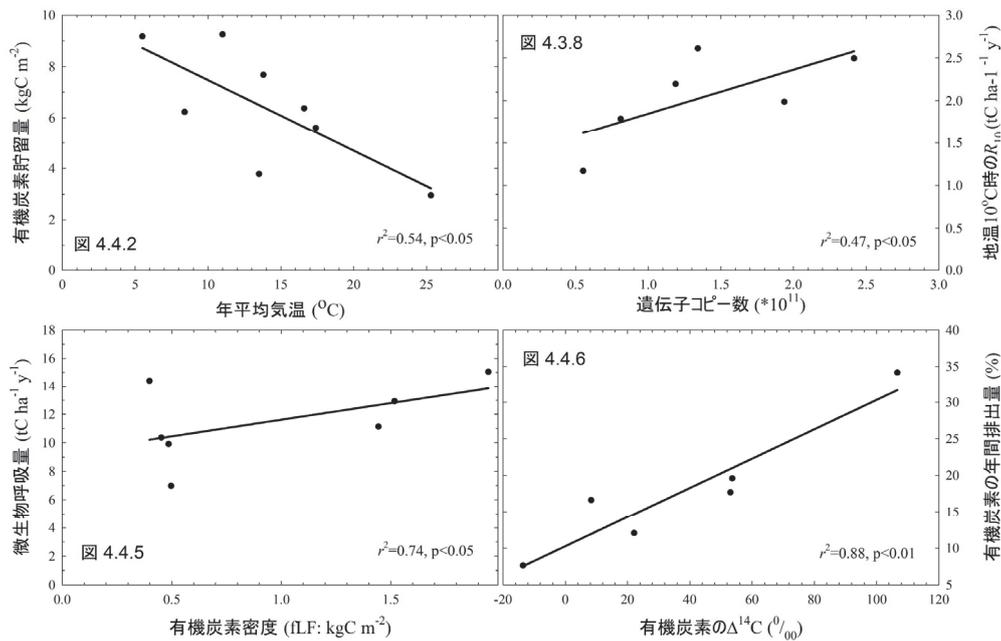


図4.3.8, 4.4.2, 4.4.5, 4.4.6 本研究(2-1705)の各サブテーマにおける実測したパラメーター間の相関

また、 $R_{10}$ や $Q_{10}$ については、これまで個別のサイトにおける観測結果に基づいて、経験定数として算出していた。本研究の成果より、 $R_{10}$ は土壌微生物量( $G_s$ : 遺伝子コピー数 $\times 10^{-11}/g$ )、あるいは、リター層+0-20 cm深の土壌有機炭素の $\Delta^{14}C$ [‰]を用いて、以下の式により推定できることが明らかになった(図4.3.8, 4.4.2, 4.4.5, 4.4.6)。

$$R_{10} = 0.515 \times G_s + 1.333, \quad r^2 = 0.47 \quad (3)$$

$$R_{10} = -0.0075 \times \Delta^{14}C + 2.3302, \quad r^2 = 0.37 \quad (4)$$

これらの関係式から、 $R_{10}$ は土壌表層（0~20 cm）の有機炭素密度（SOC）や微生物のバイオマス（遺伝子コピー数）、及び土壌有機炭素の $\Delta^{14}C$ などに関係することが明らかになった。

$$R_{10} = R_c \times SOC \times G_s^p \times \Delta^{14}C \quad (5)$$

ここで、 $R_c$ は、土壌有機炭素密度（SOC）や微生物のバイオマス（遺伝子コピー数）、及び土壌有機炭素の $\Delta^{14}C$ などに関わる係数である。従って、広域的な土壌呼吸をより精確に反映できるモデルは、(2)式から修整した以下の式(6)となる。

$$R_h = R_{10}(SOC, G_s, \Delta^{14}C) \times e^{E_0 \left( \frac{1}{283.13 - T_0} - \frac{1}{T - T_0} \right)} \times \left[ 1 - \left( 1 - \frac{\theta}{b} \right)^2 \right] \quad (6)$$

また、(6)式は以下の(7)式に書き換えられる。

$$\ln R_h = \ln R_c + E_0 \left( \frac{1}{56} - \frac{1}{T - T_0} \right) + \ln \left[ 1 - \left( 1 - \frac{\theta}{b} \right)^2 \right] + \ln SOC + \ln G_s + \ln \Delta^{14}C \quad (7)$$

これらの関連性の妥当性・有効性について、今後さらなる観測データの拡充を図り検証していく必要がある。

#### 引用文献

- M. ADACHI, A. ITO, S. YONEMURA, AND W. TAKEUCHI: J. Environ. Manage., 200, 97-104 (2017), Estimation of global soil respiration by accounting for land-use changes derived from remote sensing data.
- S. HASHIMOTO *et al.*: Biogeosciences, 12, 4121-4132 (2015), Global spatiotemporal distribution of soil respiration modeled using a global database.
- A. ITO, K. ICHII AND T. KATO: Ecol. Res., 25, 1033-1044 (2010), Spatial and temporal patterns of soil respiration over the Japanese Archipelago: a model intercomparison study.