

筑波大学構内アカマツ林床における土壤呼吸速度と 微気象環境の日変化・季節変化特性

Daily and Seasonal Changes of Soil Respiration Rates and Micrometeorological
Conditions of a Red Pine Forest Floor in University of Tsukuba

安井 弓子*・及川 武久**

Yumiko YASUI and Takehisa OIKAWA

I はじめに

近年、人間活動、特に化石燃料の大量消費に伴う大気中のCO₂濃度の増加とその気候への影響に関連して、地球上の炭素循環についての関心が高まっている。陸域生態系の炭素蓄積量と炭素フラックスを把握する上での最大の障害は、これらの量が時間的にも空間的にも大きな変動を含んでおり、正確な見積りが非常に困難な点にある(及川, 1991)。

IPCC レポート(Watson et al., 1990)によれば、土壤を含めた陸域生態系全体には、大気中の約3倍にあたる2050Pg (1Pg=10¹⁵g)の炭素が有機態として存在するが、このうちの3/4にあたる1500Pgの炭素が土壤中に蓄えられている、と見積られている。土壤中の有機物は土壤生物の働きによって分解され、CO₂の大きな放出源となる。土壤から放出されるCO₂フラックスを土壤呼吸と呼んでいる。この値は陸域生態系全体で見ると植物の呼吸と同じ50Pg/年と見積もられており(Watson et al., 1990)、土壤呼吸は地球の炭素循環において大きな役割を担っていると考えられる。しかし、Watson et al. (1990)の推定値の精度もわからず、その算出の根拠も明らかではない(及川, 1991)。特に土壤呼吸速度の測定は研究者によって異なる方法で行なわれており、測定法によって値も異なっている(桐田, 1983; 中台, 1990; 別宮, 1991)。

これまで、土壤呼吸速度を測定するために様々な測定法が開発されてきた。密閉吸収法(Walter, 1952; Haber, 1958)の測定原理は、土壤表面にチャンバーをかぶせて外気を遮断し、チャンバー内に設置したアルカリ溶液に土壤呼吸で発生したCO₂を1昼夜吸収させて、その吸収量を中和滴定で求める方法である。これを改良して、アルカリ溶液を含ませたスポンジにCO₂を吸収させるようにしたのがアルカリスポンジ吸収法(以後スポンジ法と呼ぶ; 桐田, 1971c)である。密閉法(大賀・生嶋, 1970; Crill, 1988; 別宮, 1991)はチャンバー内の空気を数分間隔で採取して、そのCO₂濃度の増加速度からフラックスを求める方法である。これらに対し、通気法(瀬戸ほか, 1977; 中台, 1990)は、チャンバー内に外気を常に一定量流して、チャンバーの入口と出口のCO₂濃度を赤外線分析計で測定して、両者の濃度差からフラックスを求める方法である。別宮(1991)は、このうち、野外における測定法として最も定着しているスポンジ吸収法と、通気法、および密閉法の精度を、一定量のグルコースの分解量を室内実験で検証した。その結果、通気法による測定値がグルコースの実分解量に最も近いことと、アルカリスポンジ吸収法による測定値が1.7倍も過大評価していることを明らかにした。しかし、通気法は電源や装置の制約のために、様々な生態系での年間を通じた連続測定例が多いとはいえない。

*筑波大学・環境科学研究科 **筑波大学・生物科学系

森林生態系における土壌呼吸速度は、各森林の植生タイプの違いによっても異なる。例えば針葉樹葉と広葉樹葉とでは分解速度に大きな差がある。前者はリグニン質を多く含むことなどから分解が遅いことが知られている (Witkamp, 1966; 河原, 1975)。また、温度、水分、土壌中の有機物含有量やその成分、地形などの影響を受けるとされる (鶴田, 1992)。このため、生態系全体の炭素循環を正確に把握するためには、様々な地域のタイプの異なる森林の土壌呼吸を定性的・定量的に解明することが必要である。特に通気法は精度の高い連続測定値が得られるので、時々刻々の土壌呼吸速度とその時の環境要因との関係を解析するうえでも有効である。

そこで本研究では、アカマツ林において、改良通気法 (中台, 1990) による土壌呼吸速度の連続測定を1年間行ない、年間の土壌呼吸量を見積もった。また、同時に林床の微気象環境も測定して、土壌呼吸速度の日変化、季節変化特性を微気象環境から解析した。

II 野外測定の方法

2. 1 測定地概要

本研究の対象地は、筑波大学水理実験センター (茨城県つくば市天王台) 南側のアカマツ林 (36°05' N, 140°06' E, 標高30m) である (図1)。この林は、面積1.7haの植栽林で、樹齢約40年のアカマツ (*Pinus densiflora* Sieb. et Zucc.) からなる。林分密度は66本/400m²、平均樹高は13.1m、平均胸高直径 (DBH) は13.7cm だった (Sugita, 1987; 宇佐美・及川, 1993)。また、この林は1980年より下刈りが中止されているため、林内には様々な植物が侵入し、定着している。低木層 (0.6~5 m) の主要な構成種はシラカシ、コナラ、ヤマウルシ、ヒサカキ、ヤマツツジであり、また草本層 (0.6m以下) はアズマネザサ、チヂミザサが優占し、シラカシやコナラの実生も多く見られる (山下・林, 1987)。

1992年2月に行った測定地の土壌断面調査の結果、土壌は火山灰を母材とする典型的な淡色黒ボク土だった。暗褐色のA層は上層20cm付近でB層と明確に区別された。B層下に、雲状斑鉄とMn結核を含む

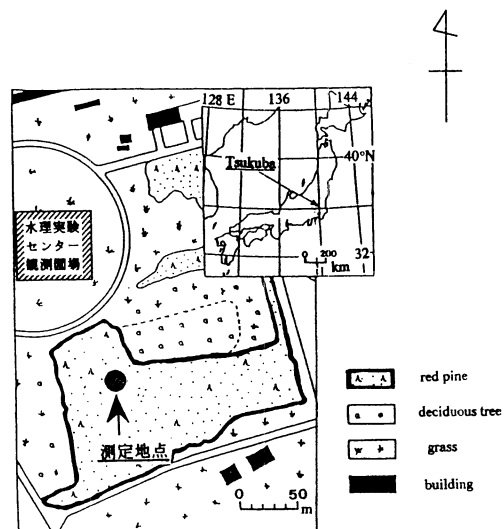


図1 測定地概要

筑波大学水理実験センター南側のアカマツ植栽林 (N 36°05', E 140°06', 標高30m)。アカマツ林の面積1.7ha、林分密度66本/400m²、平均DBHは13.7cm (1991年時点)。

埋没腐植層が確認された。この結果は、大羽ら (1978) によって報告された筑波大学農林技術センター地域の土壌断面とよく似ており、この地域の代表的な土壌と見なすことができる。

1992年11月に採集したリターの生息菌を調査した結果、落葉後に内部に生息する菌は、夏と秋の落葉では *Chaetopsina fulva* が最も優占しており、*Verticillium trifidum* がこれに次ぐ。また落葉後にコロナイズする表面生息菌は夏と秋の落葉では *Thysanophora penicillioides* が顕著であった。*Sporidesmium goidanichii* も多いが、これは分解にあまり関係しない。土壌菌類の *Trichoderma harzianum* はリターにも優占的にコロナイズしていた。*Penicillium spp.* も同様である。なお、落葉前にコロナイズしていた主な菌は *Cladosporium sp.*、*Pestalotiopsis sp.* であった。種構成、優占菌組成は暖温帯に普通に見られるタイプであったが、*Thysanophora penicillioides* の多い点が筑波地区の特徴と考えられる。

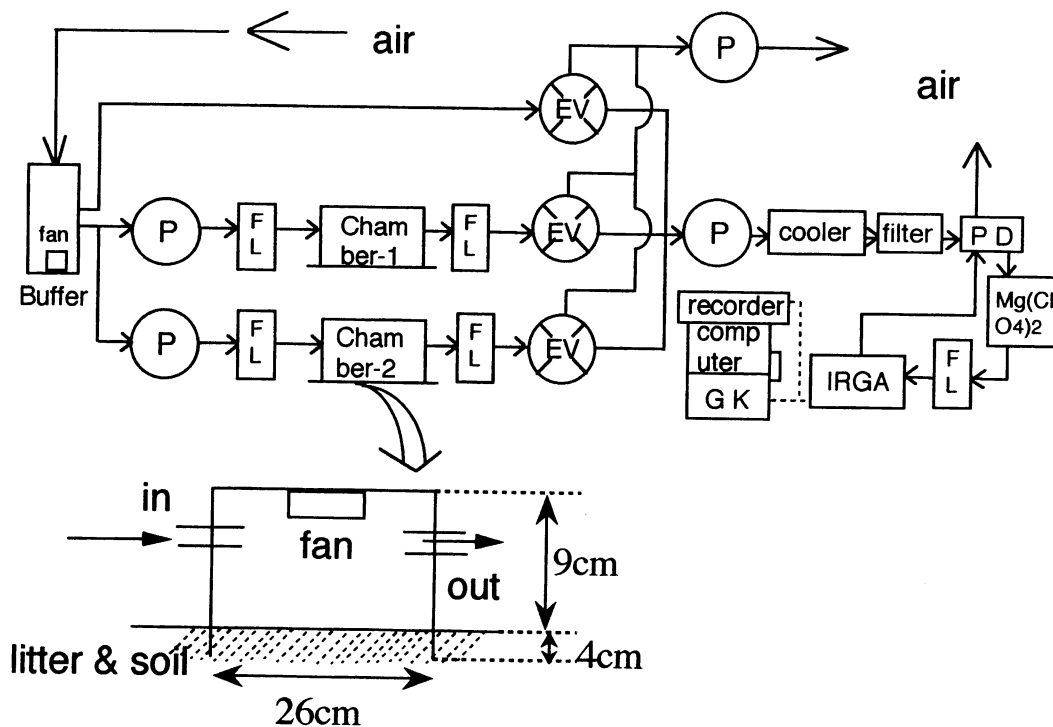


図2 林内に組んだ通気法による土壌呼吸速度測定システム

P, ポンプ; FH, 流量計; EV, 電磁弁; PD, パーマピュアドライヤー; IRGA, 赤外線ガス分析計; GK, データロガー。

林床から引いて Buffer 内でファンで攪拌した空気を、流量 $2.0 \text{ l} \cdot \text{min}^{-1}$ でチャンバーに通気し、さらにチャンバー内でもファンで攪拌した空気を流量 $0.6 \text{ l} \cdot \text{min}^{-1}$ で IRGA に流し、 CO_2 濃度を分析。

2. 2 野外測定

a. 土壌呼吸速度の測定

アカマツ林内に、通気法による土壌呼吸速度の測定システムを中台(1990)に準じて組んだ。図2は測定システムの模式図である。測定地点は林道から外れ、人の通らない場所に2点(Chamber 1, Chamber 2: 以下 C1, C2)設けた。C1は林冠が粗でリター層が1~3 cm, C2は林冠が密でリター層が2~5 cmあった。土壌呼吸測定用のチャンバーは直径21 cm, 高さ13 cmの塩化ビニール製の円筒形で、下端4 cmを林床に埋めた。林床から約50 cmの高さの外気を、20 lのポリタンクに引き込んで中のファンで攪拌して CO_2 濃度を一様にし、流速 $2.0 \text{ l} \cdot \text{min}^{-1}$ でチャンバー内に送った。チャンバーから引く空気の流速は、土壌中の空気を吸引しないように、 $1.5 \text{ l} \cdot$

min^{-1} とした。ポリタンクに引いた外気と、チャンバー内から引いた空気は、パーマピュアドライヤーと過塩素酸マグネシウムで除湿した後、赤外線ガス分析計(以下 IRGAと表記: YOKOGAWA, IR-21)で CO_2 濃度を測定した。各装置の連絡には内径8 mm, 肉厚2 mmの軟質塩ビ管を用いた。測定時にはチャンバーに蓋をかぶせ、ビニールテープで止めておくが、この蓋にはファンが取り付けられており、チャンバー内の空気を攪拌した。測定時以外は、チャンバー内へのリターフォールや降水を妨げないように、蓋を外したまま放置した。

IRGAによる測定では、除湿を完全に行う必要があるため、測定日は雨天時を避け、1991年12月から1992年11月までの1年間、原則的に24時間以上の連続測定を1週間~10日に一度の割合で延べ60日間

行った。測定はデータロガー (ESD, グリーンキット100) とパソコン (NEC, PC 9801 98note SX) を結んだシステム (ESD, DL 200) で制御して、測定値を2分毎にフロッピーディスクに記録、蓄積させた。記録されたチャンバーの入口と出口のCO₂濃度から、(1)式で土壤呼吸速度SR (mgCO₂m⁻²hr⁻¹) を計算した。

$$SR = 11.76 \times 10^{-2} m \cdot v / S \quad (1)$$

ここでmはチャンバーの入口と出口のCO₂濃度差 (ppm), vはチャンバーに流す空気の流速 (2.0 l · min⁻¹), Sはチャンバーの底面積 (36.6 × 10⁻³ m²) である。

b. 微気象環境の測定

C1, C2地点の地温は、地中3cmと10cmにそれぞれ埋め込んだ銅-コンスタンタン熱電対で土壤呼吸の測定と同時にモニターした。

土壤含水量を求めるために、土壤呼吸速度の測定をした日に、直径2cmのアクリル管で5~8cmの深さまで採取した土壤試料を、現場で腐植層とA層とに分けてビニール袋に密封し、実験室に持ち帰った。実験室で湿重量を測定した後、80℃で乾燥させた。重量減少がなくなったところで取り出し、土壤含水量を求めた。含水量の表記には、水分量を湿重量に対する百分率で表した、含水率WC (%) を用いた。

$$WC = 100 \times (FW - DW) / FW \quad (2)$$

ここで、FWは土壤の湿重量、DWは乾燥重量を表わす。C1, C2地点と林内の一点 (A地点) の3地点で3点ずつ土壤を採取して含水率を測定したところ、この3地点間で値に有意差がなかったため、測定期間中の含水率は常にA地点で採取した3点の土壤試料から求めた。

林内雨を測定するために、直径21cmのロートを取付けた2lのポリ瓶を林内に設置した。雨の降った翌日に瓶に溜まった水量を測定して、前日の雨量とした。

2. 3 土壤呼吸速度の比較測定

異なる測定法による土壤呼吸速度の測定値を比較するために、2.2で行なった通気法による測定と並行して、密閉法とスポンジ法による土壤呼吸速度の測定を、1992年11月に2回、12月に1回行った。

a. 密閉法

密閉法による測定は、別宮 (1991) に準じた。密閉法は密閉容器内の空気を一定時間毎に採取し、容器内CO₂濃度の増加速度から土壤呼吸速度を求める方法である。空気の採取は、一つのチャンバーにつき10~30分で終わるため、通気法の測定を一時中断して、同一チャンバーから空気を採取した。チャンバーの蓋には密閉法用に直径2cmの穴を開け、そこにゴム製マットを貼り、採血針 (テルモ、マルチプル針) を固定した。チャンバー内の空気の採取には、バイアル瓶 (日電理化学硝子株式会社, SVF-5) を真空ポンプで真空状態にしたもの (以下真空バイアル瓶と呼ぶ) を用いた。この瓶は蓋がゴム製の内蓋とプラスチック製の外蓋からなる二重構造になっている。チャンバーの蓋の採血針に真空バイアル瓶の内蓋を突き刺して、チャンバー内の空気を5秒間吸引した。その後すぐにバイアル瓶の外蓋を閉めた。チャンバーの蓋をしてから20分以内に、空気の採取を3~10分間隔で4~5回行った。

採取した空気のCO₂濃度を測定したシステムは農業環境技術研究所植生生態研究室から借用した。赤外線分析計 (Fuji Electric, ZRC) とCO₂フリーガスのボンベをビニールチューブで接続し、間に流量計とシリコン製のゴム栓を設置した。このガスラインに、CO₂フリーガスを流速0.5 l · min⁻¹で流し、注射器でバイアル瓶内の空気5mlのうち2mlを水で置換しながら吸引した空気試料を、ゴム栓から素早く注入した。CO₂濃度はIRGAに接続したチャート式記録計 (Graphtec, Model SR6312: 感度200mV, チャートスピード120mm hr⁻¹) に記録されたパルスの長さから次のように求めた。すなわち、既知のCO₂濃度ガスと記録計のパルスの長さとの関係から予め作成した検量線の回帰式

$$[CO_2] = 11.84 h - 19.20 \quad (r = 0.99) \quad (3)$$

を用いてCO₂濃度を計算した。ここで[CO₂]はCO₂濃度 (ppm), hは最大パルス長 (mm) である。

b. アルカリスポンジ吸収法

測定法は桐田 (1971c) に準じた。C1, C2に近接して、直径12.6cm, 高さ23cmの塩化ビニル製のチャンバー (以下C1', C2' と表記) の下端を、リター層下に4cmまで埋め込んだ。CO₂吸収剤とし

て1N KOH 溶液25mlを含ませたスポンジ(直径11.6 cm, 厚さ1.5cm)をチャンバーの上端から6 cmの所に作った針金の台の上に置いた. 通気法による測定と並行して24時間の積算値としての土壌呼吸速度測定を行なった. 測定終了後に現場でスポンジを絞って溶液を回収し, このうち5 mlを0.1N HCl 溶液で中和滴定した.

Ⅲ 結果

3. 1 アカマツ林床における土壌呼吸速度と微気象環境

a. 土壌呼吸速度と地温, CO₂濃度の日変化

土壌呼吸速度と地温, CO₂濃度の1992年10月28日の日変化を図3に示した. 土壌呼吸速度は, 正午から午後にかけて極大値を示し, 夜明けに極小値を示した. 地中3 cmの地温も同じ時刻に極大値と極小値をもち, 土壌呼吸速度と地中3 cmの地温の日変化はよく一致していた. 地中10 cmの地温は日変化の振幅が小さく, 極大値と極小値はともに地中3 cmの地温よりも2~4時間遅れて現われた. 林床のCO₂濃度は夜中から夜明けにかけて極大値を示し, 正午から午後にかけて極小値を示した. これは夜間には土壌呼吸や植物の呼吸で出されたCO₂が林床に溜まり, 日中は光合成のためにCO₂濃度が減少するためである.

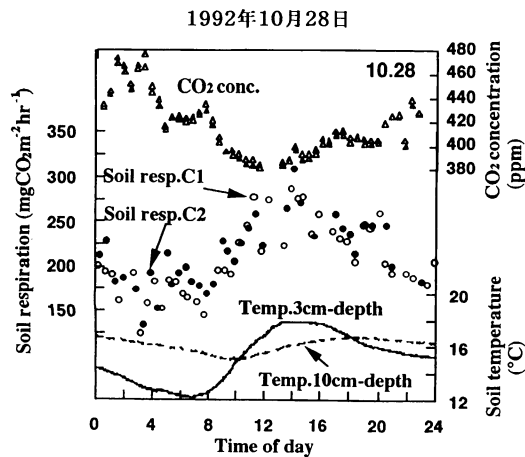


図3 土壌呼吸速度と林床のCO₂濃度と地温の日変化

図4は土壌含水率が腐植層・A層ともに25%に低下した9月の, 土壌呼吸速度と地温の日変化を示している. 地中3 cmの地温が22℃~29℃の間で日変化したにもかかわらず, 土壌呼吸速度には図3に示したような日変化が認められず, 土壌が乾燥した時には, 地温との明瞭な対応関係が消失した.

b. 林床の微気象環境と土壌呼吸速度の季節変化

測定日ごとの土壌呼吸速度の日変化を合計して, 日積算の土壌呼吸速度を求めた. 図5に示したように, 土壌呼吸速度は冬に低く, 夏に高い傾向があった. 最低値はC1では3月7日の0.7 g CO₂ m⁻² day⁻¹, C2では2月26日の0.5 g CO₂ m⁻² day⁻¹であった. 一方, 最高値はC1では7月10日の12.1 g CO₂ m⁻² day⁻¹, C2では10月の10.3 g CO₂ m⁻² day⁻¹であった.

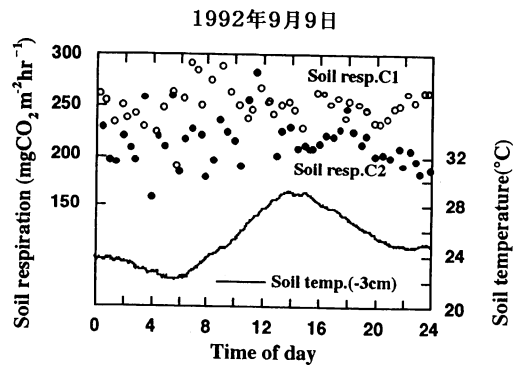


図4 土壌が乾燥している時の土壌呼吸速度と地中3 cmの地温の日変化

9月9日は, A層, 腐植層ともに含水率が25%以下に低下した.

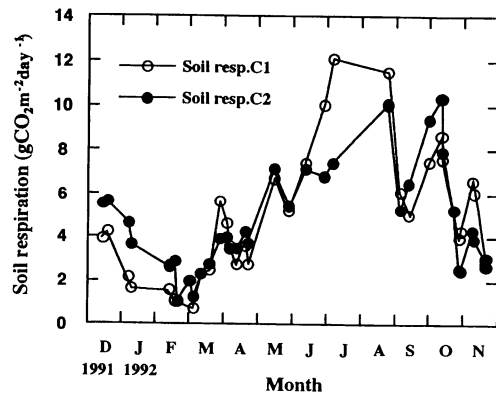


図5 土壌呼吸速度の日積算値の季節変化

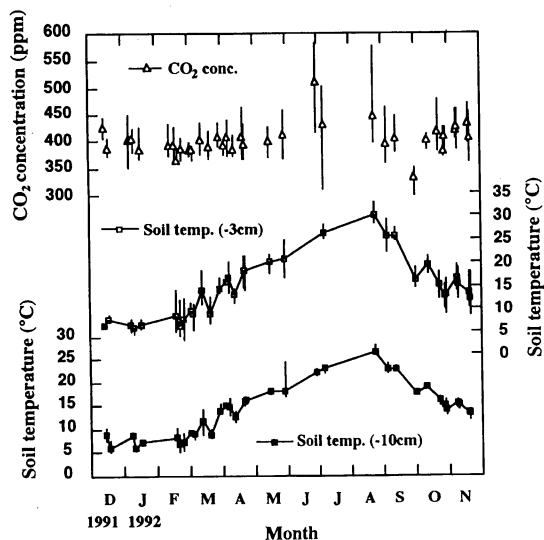


図6 測定地点における日平均CO₂濃度と日平均地温の季節変化

プロットは測定日の日平均値を示し、縦棒は最高値と最低値の幅を表す。
地温はC1地点での測定値を示す。

表1 水理実験センター草地圃場の月平均気温、月平均地温、月降水量

水理実験センター気象日報(1991年12月~1992年11月)より作成。気温は地上160cm、地温は地中2cmで測定。

| 月 | 気温(°C) | 地温(°C) | 降水量(mm) |
|-----------|--------|--------|---------|
| 1991 Dec. | 5.4 | 8.7 | 25.1 |
| 1992 Jan. | 2.9 | 6.0 | 70.2 |
| Feb. | 2.9 | 6.2 | 50.8 |
| Mar. | 8.1 | 10.4 | 176.4 |
| Apr. | 12.9 | 15.2 | 169.5 |
| May | 15.1 | 18.5 | 111.9 |
| Jun. | 17.9 | 21.7 | 171.6 |
| Jul. | 23.1 | 25.3 | 88.7 |
| Aug. | 25.1 | 27.7 | 67.1 |
| Sep. | 20.6 | 24.5 | 137.5 |
| Oct. | 14.9 | 18.2 | 223.1 |
| Nov. | 9.8 | 13.0 | 135.4 |

日平均の地温とCO₂濃度の季節変化を、図6に示した。C1、C2の両測定地点間での地温の差は常に1°C未満しかなかったため、図にはC1の値のみを示した。地中3cmで測定した日平均地温の最高は8月28日の30.0°C、最低は1月11日の6.0°Cだった。地中10cmで測定した日平均地温の季節変化は地中3cmの地温のそれよりも小さく、最高は8月28日の26.5°C、最低は1月18日の7.0°Cだった。日変化の幅も地中10cmの地温は小さかった。高さ50cmの林床のCO₂濃度には、明確な季節変化は認められなかったが、夏に高い傾向が見られ、日変化の幅も大きかった。日平均CO₂濃度の最高は7月10日の509ppm、最低は10月6日の331ppmだった。

林内雨と土壌含水率の季節変化を図7に示した。C1上の林冠がC2上の林冠よりも粗であったために、C1の林内雨はC2よりも常に多かった。測定

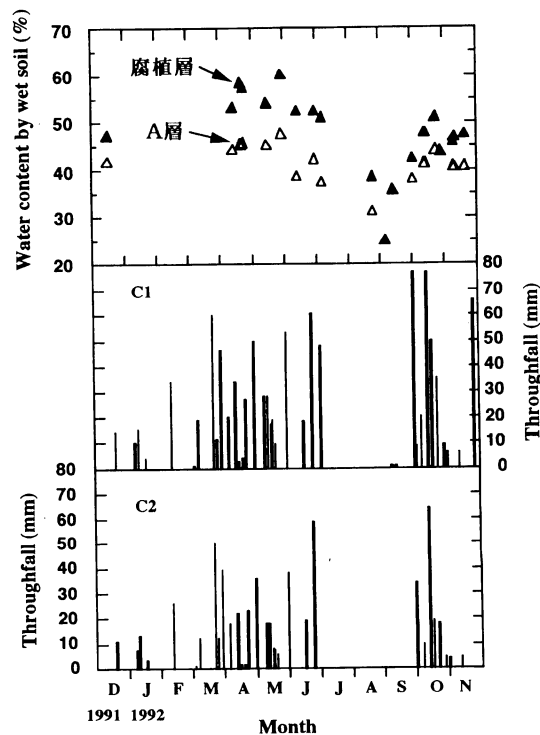


図7 林内雨と土壌含水率の季節変化
土壌含水率=(FW-DW)×100/FD
FD, 湿重量; DW, 乾重量。

を行なった期間のほとんどの間、土壌含水率は腐植層で40%以上、A層でも30%以上だった。しかし、9月9日には7、8月の雨不足（表1参照）の影響で、両層ともに25%に下がった。その後9月末から降水量が増え、10月6日には含水率が腐植層で43%、A層で38%に回復して、以後は両層共に40%以上になった。

水理実験センター草地圃場でルーチン観測されている地上160cmの気温、地中2cmの地温、降水量の記録から、1991年12月から1992年11月までの月平均気温、月平均地温、月降水量を求め、表1に示した。1991年12月～1992年3月、7、8月の降水量が100mm未満であり、少なかったことがわかる。

c. 土壌呼吸速度と地温との関係

土壌含水率が極端に低下した9月を除いて、土壌呼吸速度の日変化も（図3）、季節変化も（図5）、地中3cmの地温と、一般に高い相関を示した。1991年12月から1992年11月までの地温と土壌呼吸速度の全

ての測定記録をまとめると、C1、C2両地点とも土壌呼吸速度は地温と共に指数関数的に増大した（図8）。なお、ここに示した土壌呼吸速度は2分毎に記録された値の一測定間隔内（10～20分）平均値である。Q₁₀はC1で2.5、C2で1.8だった。しかし実際には、季節によって土壌水分などの地温以外の条件は異なる。例えば、7、8月は降水量が100mm未満と少なかったために（表1）、9月の土壌は大変乾燥していたが、10月になると急に降水量が増えた。林内雨で見ると、7～9月の合計がC1で126mm、C2で34mmしかなかったが、10月だけでC1で205mm、C2で119mmと著しく増大した（図7）。このような環境の季節変化によって、土壌の状態は、生物的にも物理化学的にも大きく異なると思われる。このため、土壌呼吸速度と地温との関係を詳しく解析するために、図8に示した測定値を各月に分けて、両者の関係を直線回帰して（図9）、その回帰式と寄与率（r²）を表2にまとめた。C1における8月と9月、C2

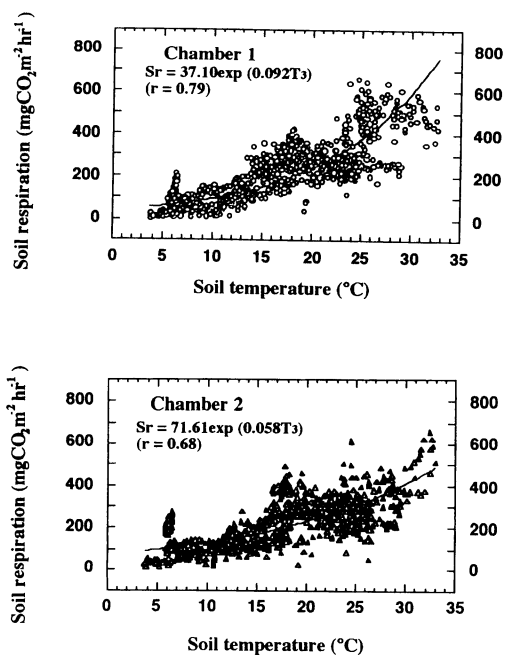


図8 土壌呼吸速度と地中3cmの地温の関係

1991年12月から1992年11月までの地温と土壌呼吸速度の全ての測定記録をまとめたもの。

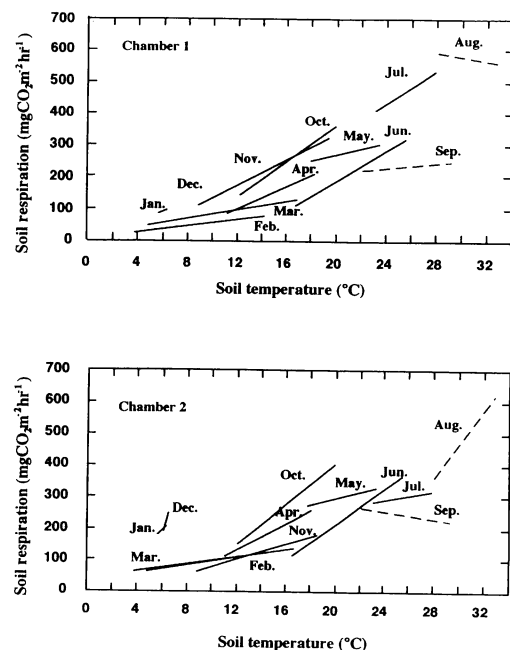


図9 月毎の土壌呼吸速度と地温との関係

図8に示した測定点を月毎に分けて直線回帰を行なった。破線は有意水準1%で有意でなかったものを示す。

表2 各月毎の土壤呼吸速度と地温の直線回帰式とその寄与率

° は、有意水準1%で有意だったものを示す。

C1の8、9月とC2の7、8月は回帰式が有意ではなく、C1の8月とC2の9月では回帰式が負になった。

| Month | | Chamber 1 | 寄与率 | Chamber 2 | 寄与率 |
|-------|-------|-------------------------|------------|------------------------|------------|
| Dec. | n=182 | $y=148.7x-783.4^\circ$ | $r^2=0.51$ | $y=165.9x-836.3^\circ$ | $r^2=0.49$ |
| Jan. | n=189 | $y=18.15x-22.25^\circ$ | $r^2=0.04$ | $y=38.47x-40.27^\circ$ | $r^2=0.13$ |
| Feb. | n=213 | $y=5.178x-22.25^\circ$ | $r^2=0.69$ | $y=5.808x+37.12^\circ$ | $r^2=0.21$ |
| Mar. | n=425 | $y=6.764x+14.67^\circ$ | $r^2=0.28$ | $y=6.047x+32.29^\circ$ | $r^2=0.27$ |
| Apr. | n=288 | $y=17.91x-118.8^\circ$ | $r^2=0.81$ | $y=20.99x-128.5^\circ$ | $r^2=0.67$ |
| May | n=288 | $y=9.787x+70.82^\circ$ | $r^2=0.13$ | $y=10.14x+88.8^\circ$ | $r^2=0.14$ |
| Jun. | n=287 | $y=25.52x-285.0^\circ$ | $r^2=0.46$ | $y=28.49x-365.7^\circ$ | $r^2=0.51$ |
| Jul. | n=266 | $y=26.26x-201.4^\circ$ | $r^2=0.08$ | $y=7.619x+104.2^\circ$ | $r^2=0.01$ |
| Aug. | n=142 | $y=-68.37x+782.3^\circ$ | $r^2=0.01$ | $y=53.68x-1148^\circ$ | $r^2=0.44$ |
| Sep. | n=85 | $y=3.740x+141.5^\circ$ | $r^2=0.05$ | $y=-5.78x-395.3^\circ$ | $r^2=0.05$ |
| Oct. | n=275 | $y=27.93x-194.8^\circ$ | $r^2=0.64$ | $y=32.27x-237.5^\circ$ | $r^2=0.49$ |
| Nov. | n=85 | $y=19.99x-62.78^\circ$ | $r^2=0.64$ | $y=12.17x-41.27^\circ$ | $r^2=0.45$ |

における7月と9月は回帰式が有意でなく、C1の8月とC2の9月では回帰係数が負になった。

d. 土壤呼吸速度と土壤含水率との関係

7、8月の月降水量が100mm未満と少なかったために(表1, 林内雨は0mm)含水率が大きく落ち込んだ9月には(図4), 土壤呼吸速度も低下した(図5, 9)。腐植層、A層ともに含水率が25%に落ちた9月9日の日平均地温は25.3°Cで、この日の日積算土壤呼吸速度はC1で6.08 g CO₂m⁻²day⁻¹, C2で5.22 g CO₂m⁻²day⁻¹だったが、日平均地温が25.9°Cの7月10日の日積算土壤呼吸速度はC1で12.1 g CO₂m⁻²day⁻¹, C2で7.4 g CO₂m⁻²day⁻¹だった。9月9日は7月10日と地温に0.6°Cの差しかなかったにもかかわらず、9月の日積算土壤呼吸速度は7月の値に対して、C1で50%, C2で71%に落ちていた。

このように、林床の土壤含水率が腐植層で40%以上、A層で30%以上のときには、土壤呼吸に対する地温の影響が強く、含水率の影響を見いだすことは難しかったが、腐植層、A層ともに含水率が30%未満に低下すると、顕著な土壤呼吸速度の抑制が見られた。

e. 年間の土壤呼吸量の推定

試験地のアカマツ林床からの土壤呼吸による年間のCO₂放出量を、先に求めた土壤呼吸速度と地温との関係式から推定した。

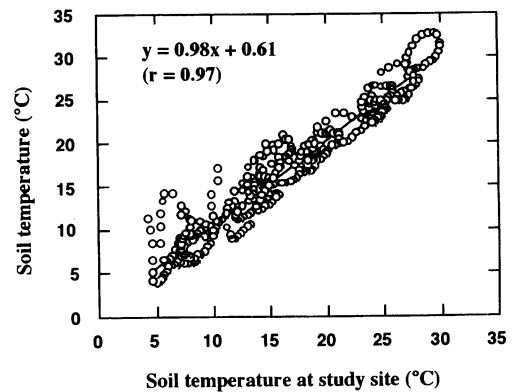


図10 水理実験センター草地圃場の1時間毎の地温とアカマツ林の地温との関係

草地圃場の地温は深さ2cmで測定し、アカマツ林では3cmで測定したもの。1991年12月15日～1992年11月26日の、林床で土壤呼吸速度を測定した延べ60日間の地温の関係を示す。

地温の測定は土壤呼吸速度の測定時にしか行っていないので、測定日以外の林床の地温(地中3cm)を、隣接する水理実験センター草地圃場(図1)でルーチン測定されている1時間毎の地温データ(地中2cm)から推定した。両者の間には高い正の相関があり、直線で回帰できた(図10)。この回帰式から1991年12月1日～1992年11月30日まで、毎日1時間毎の林床の地温を推定した。

1時間毎の地中3cmの地温T3(°C)からその時の土壌呼吸速度SR(mgCO₂m⁻²hr⁻¹)を推定するために、次の2つの方法を用いた。その1つは、図8に示した指数関数式

$$SR(T3) = 37.10 \exp(0.092 T3) \dots C1(4-1)$$

$$SR(T3) = 71.61 \exp(0.058 T3) \dots C2(4-2)$$

から求める方法であり、もう1つは、表2に示した月毎の直線回帰式(以下5式と記述)を用いた。

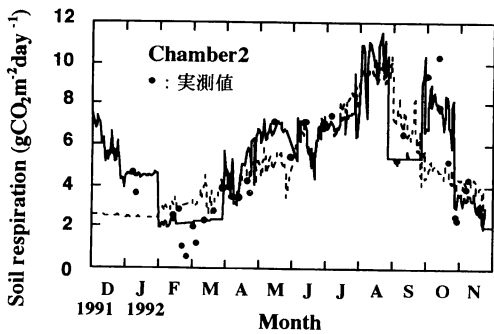
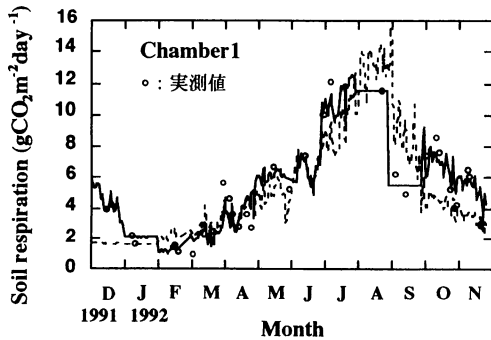


図11 土壌呼吸速度の実測値と推定値

破線は、年間で求めた土壌呼吸速度と地温の関係式(4式)による推定値を示し、実線は月毎に求めた土壌呼吸速度と地温の関係式(5式)による推定値を示す。

これらの式から1991年12月1日から1992年11月30日までの1時間毎の土壌呼吸速度を推定し、それを積算して1日毎の土壌呼吸速度を求めた。地温と土壌呼吸速度との間の回帰式(表2)が有意水準1%で有意でなかった月(C1の8月と9月、C2の7月と9月)については、その月の実測の土壌呼吸速度の平均値を用いた。

図11に2つの方式で求めた1日毎の土壌呼吸速度の実測値を推定値とともに示した。4式を用いると、9月の乾燥による土壌呼吸速度の低下や、10月の降水による土壌呼吸速度の上昇を表すことができない。5式を用いると、月毎に温度以外の環境要因の影響も考慮できるが、月毎に異なる式を用いるために、月の境界で不自然な不連続が生じてしまう。

4式から求めた、年間の土壌呼吸によるCO₂放出量の推定値は、C1で2.02kgCO₂m⁻²、C2でも同じく2.02kgCO₂m⁻²だった。5式から求めた、年間のCO₂放出量の推定値は、C1で1.91kgCO₂m⁻²、C2で1.81kgCO₂m⁻²となった。図5に示したように、日積算の土壌呼吸速度は1991年12月~1992年2月まではC2が常に大きく、逆に7、8月はC1がかなり大きく、その他の月はあまり差がなかった。このように2点間での季節変化は異なるが、4式を用いても、5式を用いても年間のCO₂放出量の推定値はほぼ同じになった。このため、図8に示した土壌呼吸速度と地温の年間のデータで、呼吸速度および地温がC1、C2によって異なるかどうかを、二変量分散分析を行った結果(表3)、この2点間に有意差はなかった。

3.2 土壌呼吸速度の比較測定

アカマツ林床で3通りの測定法による土壌呼吸速度の比較測定を1992年11月上旬と中旬、12月上旬の3回行った。図12に示したように、スポンジ法では、

表3 土壌呼吸速度と地温に対する測定地点の影響についての2変量分析表

| Statistics | Value | d. f. 1 | d. f. 2 | F-value | P-value |
|------------------------|---------|---------|---------|---------|---------|
| Wilks' Λ | 1.00000 | 2 | 1960 | 0.089 | 0.9148 |
| Roy's Greatest Root | 0.00009 | 2 | 1960 | 0.089 | 0.914 |
| Hotelling-Lawley Trace | 0.00009 | 2 | 1960 | 0.089 | 0.914 |
| Pillai Trace | 0.00009 | 2 | 1960 | 0.089 | 0.914 |

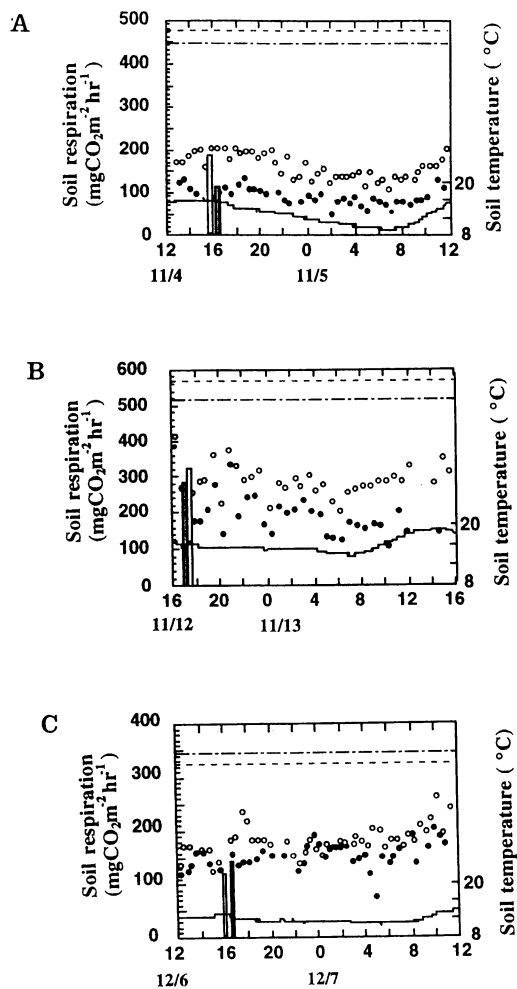


図12 通気法、密閉法、スポンジ法の同時測定によるアカマツ林床の土壌呼吸速度の比較

○, 通気法 C1; ●, 通気法 C2; □, 密閉法 C1; ■, 密閉法 C2. 破線はスポンジ法 C1, 鎖線はスポンジ法 C2 の値を示し, 実線は地温を示す. 密閉法は, 通気法による連続測定を一時中断して, チャンバーを密閉法用に切替えて, 同一地点

24時間の積算値しか求められないので, その平均値を直線で描いた. 密閉法では短期間内の土壌呼吸速度が出るので, これを棒で描いた. 通気法によって求めた土壌呼吸速度の日変化の幅は小さかったので, 日平均値を求めて他の測定法の値と比べた. いずれの日もスポンジ法の測定値は通気法の測定値よりも高く, C1で1.7~2.9倍, C2で2.2~4.2倍であった.

土壌呼吸速度の小さい時(11月14~15日, 12月6~7日)に, スポンジ法の測定値が通気法の測定値に比べてより大きくなる傾向があった. 一方, 密閉法と通気法の値を比べる際には, 本来通気法の値もチャンバーを密閉法に切り替えた前後の瞬間値で比べると望ましいが, その時の通気法の測定値の安定性が必ずしも良くなかったため, ここでは日平均値と比較した. 密閉法の測定値は, 通気法による測定値に対し, C1で0.6~1.2倍, C2で0.9~1.6倍の範囲にあった.

IV 考察

4. 1 土壌呼吸速度の日変化および季節変化

土壌呼吸速度の日変化については, 耕地や裸地では, 朝に極小値, 午後に極大値を持つ顕著な日変化が報告されている(矢吹, 1963; Seto, 1982). 森林については, 測定に最も多く用いられてきたアルカリ吸収法が丸一日といった長時間の積算値しか得られないので, 土壌呼吸速度の日変化の報告例はあまり多くはない. Witkamp (1969) は混交林で夜明け前に極小値, 午後に極大値を持つ日変化を報告しているが, その幅は10%程度と極めて小さい. 林内では, 地温や表層土の含水率の日変化が小さく, 比較的恒常な環境条件が保たれているために, 耕地や裸地よりも変化が少ないといわれている(Haber, 1958; 桐田, 1971). 本研究では, 土壌含水率が極端に低くない時には, 図3に示したように, 土壌呼吸速度は夜明け前に極小値, 午後に極大値を持つ明確な日変化を示し, その変化は地中3cmの地温の日変化とよく一致していた. アカマツ林は典型的な陽樹林であり, その被覆率は比較的低いため, 地温の日変化も認められ, 土壌呼吸速度の日変化も現れ易いと思われる.

また土壌呼吸速度の季節変化については, 地温に対応して, 夏に高く, 冬に低い季節変化を示すことは, 多くの研究で報告されている(桐田, 1971; 河原, 1976; Dorr & Munnich, 1987; Crill, 1991). 本研究でも図5に示したように, 同様の結果が得られた.

4. 2 土壌呼吸速度と環境要因との関係

土壌呼吸速度と環境要因との関係を明らかにすることは、土壌呼吸速度を予測する上で大変有用である。環境要因の中でも、温度との相関が強いことは、これまで多くの研究で指摘されている。Witkamp (1966) は、リターからの CO₂ 放出速度に影響を与える要因として、温度、リターの含水率、リター中のバクテリアのコロニー数を取り上げて調べた結果、最も相関があったのは温度であり、次がバクテリアのコロニー数であるとしている。瀬戸 (1978a) は野外実験と室内実験から、林床からの CO₂ 発生を律速する環境要因は、土壌の温度と水溶性の炭素源であることを示している。

ここで得られた土壌呼吸速度 SR (mg CO₂ m⁻² hr⁻¹) は、他の多くの研究で行われているように (桐田, 1971d; 瀬戸ら, 1978a; Nakane, 1984; Tsutsumi et al., 1985), 1 年を通じて地温 t (°C) の関数として、(4-1), (4-2) 式という指数関数式で回帰できた (図 9 参照)。

Nakane (1984) は、スポンジ法を用いて広島県高尾山の斜面ふもとと中腹のアカマツ林で地温と土壌呼吸速度の測定を行ない、ふもとで $Q_{10}=2.6$ を、中腹で $Q_{10}=2.1$ を報告している。Tsutsumi et al. (1985) は、滋賀県比叡山のヒノキ人工林の 3 つの林分で、 Q_{10} はいずれもほぼ 2 であったとしている。本研究においても Q_{10} は C1 で 2.5, C2 で 1.8 と、これに近い値であった。

土壌呼吸速度を地温だけに関係づけることは簡便な方法であるが、地温以外の環境要因の影響を考慮し、より高い精度の推定値を得るためには、本研究で行なったように、月毎に、あるいは季節毎に土壌呼吸速度と温度との関係を求めた方がよい。しかしそのためには、季節毎に数多くの測定を繰り返す必要がある。これまで野外の測定に多く用いられてきたアルカリ吸収法では、丸 1 日程度の長期の積算値しか得られなかったが、今回用いた通気法では土壌呼吸の瞬間値が連続して得られるために、月毎に分けた解析が可能となった。図 9 と表 2 に示した地温に対する月毎の土壌呼吸速度の直線回帰式と寄与率 (r^2) を見ると、C1 における 8 月と 9 月、C2 にお

ける 7 月と 9 月は回帰式が有意でなく、C1 の 8 月と C2 の 9 月では回帰係数が負だった。これは、高温と雨不足のために土壌が乾燥したことが原因であろう。

土壌呼吸速度の温度依存性の原因としては、土壌生物の活性の温度依存性が挙げられる。Crill (1991) は、室内実験で、土壌呼吸速度の温度依存性が土壌試料にオートクレーブをかけるとなくなったことから、これが生物的な要因に基づいているとした。また、瀬戸 (1977) は、高温は微生物活性を高めるのみではなく、物理化学的に CO₂ の拡散を促進して土壌呼吸速度に影響を及ぼす、としている。本研究からは、土壌呼吸速度の温度依存性の要因について直接言えることはない。しかし土壌含水率が低くなった 8~9 月に、土壌呼吸速度の日変化に温度依存性が見られなくなったことから、この反応における微生物活性の役割が大きいと思われる。土壌微生物は、生存に関しては耐乾性がかなり高いことが一般に知られているが (石沢・鈴木, 1973), 活性は乾燥によって大きく抑制されることが示されている (Soulides & Allison, 1961)。

温度だけでなく、土壌水分が土壌呼吸速度に影響を及ぼすかどうかは、従来の研究ではまちまちである。例えば、吉田・坂井 (1963) や Ino & Monsi (1969) は土壌水分が土壌呼吸速度に大きく影響するとしており、Nakane (1984) はリター層の呼吸と含水率との関係を実験的に明らかにしている。しかし林床における測定では、土壌水分や降水量は土壌呼吸速度にあまり影響しないという報告例も多い (Ross & Roberts, 1970; 桐田, 1971d; 瀬戸ほか, 1978)。本研究では、9 月に腐植層と A 層の含水率が共に 30% 以下という非常に乾燥したために、呼吸速度の顕著な抑制が観察され (図 6), 地温に対応した土壌呼吸の日変化も消失した (図 5)。先に述べたように、アカマツ林の被覆率が比較的低いため、被覆率が高い極相林などに比べて林床環境の日変化が大きい。降水量不足による含水率の低下、その土壌呼吸速度への影響も、大きいものと思われる。このように極端に乾燥したときには、土壌呼吸量を温度との関係式のみから推定するのは望ましくない。

4.3 土壌呼吸によるCO₂の年間放出量

4式から求めた、年間の土壌呼吸量の推定値は、C1で1.91kg CO₂m⁻²、C2で1.81kg CO₂m⁻²だった。5式から月毎に求めて積算した年間の土壌呼吸量の推定値は、C1でも、C2でも2.02kg CO₂m⁻²となった。先に述べたように、5式は月毎に分けることで地温以外の要因の影響を評価しているため、4式で求めた推定値よりも5式から求めた推定値の方が、より真の値に近いと考えられる。

河原(1976)は埼玉県赤沼のアカマツ林の土壌呼吸速度で、1.73kg CO₂m⁻²という低い値を報告しているのに対し、Nakane(1984)は広島県高尾山の斜面ふもとのアカマツ林で4.61kg CO₂m⁻²、中腹で3.62kg CO₂m⁻²という大きな値を報告している。河原(1976)やNakane(1984)と本研究の土壌呼吸速度の測定値の違いは測定法によるものと思われる。河原(1976)が用いているアルカリ吸収法は、CO₂吸収剤としてシャーレに入れたKOH溶液を用いているが、この方法で求めた土壌呼吸速度の測定値は、通気法による測定値よりも小さくなることが知られている(Kucera & Kirham, 1971)。これは、CO₂吸収面(KOH液表面)がCO₂放出面(土壌表面)に対して反対の方向であること、CO₂吸収面積が土壌の表面積より小さいことなどによる。一方、Nakane(1984)が用いたスポンジ法の測定値は、通気法による測定値よりも過大に出ることが報告されている(桐田, 1983; 中台, 1990; 別宮, 1991)。また今回同じ林床において行なった比較測定でも同様であった(図13)。

通気法を用いた本研究での年間の土壌呼吸速度の測定値は、アルカリ吸収法で得られた測定値(河原, 1976)よりも約10%大きく、スポンジ法で得られた測定値(Nakane, 1984)よりも約45~55%も小さかった。このことは、上に述べた測定法による測定値の違いについての従来の知見と一致する。

4.4 異なる測定法による測定値の違い

桐田(1983)が野外で行なった通気法とスポンジ法との比較実験では、スポンジ法による値が通気法の値を30%ほど上回っていた。また、中台(1990)が農業環境技術研究所の耕地土壌で5月に行なった

比較実験では、スポンジ法による値が通気法の値の1.9倍だった。別宮(1991)は耕地において3月~7月に行なった比較実験で、スポンジ法による値が通気法の値の常に1.5~2.5倍を示し、特に土壌呼吸速度の低い3月にはスポンジ法による値が通気法の値の2.5~9.5倍にもなることを報告している。今回アカマツ林床で11~12月に行なった比較実験でも、図13に示したように、いずれの日もスポンジ法の測定値は通気法の値よりも高く、C1で1.7~2.9倍、C2で2.2~4.2倍と、中台(1990)や別宮(1991)の結果に近かった。アカマツ林床においても、耕地土壌と同様に、スポンジ法の値は通気法の値よりも大きくなることは確かである。

この通気法とスポンジ法による値の違いを、中台(1990)と別宮(1991)は、スポンジ法のチャンバー内が低CO₂濃度となることで土壌呼吸が促進され、過大評価になるものとした。しかし、別報(安井ほか, 1993)で示したように、11月のアカマツ林床の表層土壌試料を用いた室内実験では、試料からのCO₂放出速度とCO₂濃度との間には、明瞭な関係が認められなかった。このため、アカマツ林床の土壌呼吸速度においてスポンジ法の測定値が通気法の測定値よりも大きくなる原因として、微生物の呼吸以外にも、チャンバー下部側面からのCO₂拡散等についても、今後さらに検討する必要がある。

スポンジ法に対して、密閉法では、瞬間値しか求められないが、通気法による値の日平均値と近い値が出た。しかし、これは土壌呼吸速度が比較的low、日変化幅の小さい冬季に行なっているため、土壌呼吸速度の日変化が大きいときであれば、密閉法で求められる土壌呼吸速度の瞬間値から、日平均値を推定するには、日変化を考慮しなければいけないだろう。

V まとめ

1991年12月から1992年11月まで、筑波大学水理実験センター南側のアカマツ林床で、通気法による土壌呼吸速度測定を行なった。その結果、土壌呼吸速度と最も強い相関があったのは、地中3cmの地温だった。土壌呼吸は、地中3cmの地温に対応した、日変化、季節変化を示した(図3, 5)。しかし、

土壌含水率が腐植層、A層ともに30%以下となった9月には、地温の日変化に伴った土壌呼吸速度の日変化は現われず(図4)、日平均の地温のほぼ等しい7月に比べて、土壌呼吸速度は著しく低下した(図6)。このことから、土壌呼吸速度の温度依存性が適当な土壌水分の存在下で生じるものであり、土壌呼吸速度が乾燥によっても大きく抑制されることが明らかになった。

このように、土壌呼吸速度の温度依存性は他の環境要因の影響で季節的に異なると思われるので、本研究では月毎に分けて両者の相関を見た(図9、表2)。こうすることによって、乾燥やその後の降水等、地温以外の環境要因の影響を月毎に反映させることができた。土壌呼吸速度と温度との相関を見るためには、月毎に多数の測定値を得る必要がある。本研究で用いた通気法では、土壌呼吸の瞬間値を連続して得ることができ、また、アカマツ林床では土壌呼吸速度の日変化幅が大きかったために、これが可能となった。

地温との関係式から求めた、アカマツ林床における年間の土壌呼吸量の推定値は、広島県のアカマツ林でNakane(1984)がスポンジ法によって求めた推定値よりも45~55%も小さかった。この差が生じた原因は、地域や気候の違いよりも、測定法の違いが大きいと思われる。1992年11~12月に、同じアカマツ林床において近接して設置したチャンバーで土壌呼吸速度を測定しても、スポンジ法の測定値は通気法の測定値よりも常に高く、C1で1.7~2.9倍、C2で2.2~4.2倍だった(図13)ことから、推察できる。

通気法は装置の関係から多点測定が困難であるため、今後、林全体の土壌呼吸量を正確に見積るためには、通気法と並行した多点測定が必要である。別宮(1991)が確立した真空バイアル瓶を用いた密閉法は簡便で、多点測定が容易であり、同時測定を行った1992年11~12月の土壌呼吸速度測定値も、通気法の測定値に対してC1で0.6~1.2倍、C2で0.9~1.6倍と、大きくは違わなかった(図13)。ただし、密閉法は土壌呼吸速度の瞬間値を求める方法なので、土壌呼吸が大きな日変化を示す場合には1日に数回は測定を繰り返す必要がある。

生態系全体の土壌呼吸量を推定するには、通気法による土壌呼吸速度の終日測定と、密閉法による多点測定を併用することが望ましい。また、生態系相互の土壌呼吸量の比較に際しては、測定法相互の測定値の比較、検討をする必要がある。スポンジ法による測定値が通気法による測定値よりも大きくなることはわかったが、その原因はまだ検討の余地がある。また、その差も、生態系や季節によって異なることが予想される。今後、様々な生態系において、測定法に関する検討を行ない、これまで主にスポンジ法で得られてきた土壌呼吸速度測定値の全面的な見直しを行なって、地球規模での炭素循環を正確に見積ることが、緊急の重要な研究課題である。

謝 辞

本研究を行うにあたり、筑波大学応用生物化学系の東照雄助教授には、測定地の土壌調査に関して懇切なる助言とご指導をいただいた。筑波大学菅平高原実験センターの徳増征二助教授には、測定地のリター生息菌の同定をしていただいた。水理実験センターの杉田倫明博士には、水理実験センターの気象データ使用に際してお世話になった。また、論文の中で、測定地の地温を推定するために、水理実験センターの気象日報のデータを使わせていただいた。筑波大学陸域生態研究室の皆さんには多くの助言と励ましをいただいた。以上の方々を始め、本研究に係わった全ての方々には心より感謝するとともに、厚くお礼申し上げます。

引用文献

- 石沢修一・鈴木達彦(1973):生態学講座 24. 土壌微生物の生態 10-90, 共立出版
- 宇佐美哲之・及川武久(1993):アカマツ林内の光微環境とシラカシ稚樹の成長特性. 筑波大学水理実験センター報告 17, 79-89.
- 及川武久(1991):気候変動と生物圏扶養能力 地学雑誌 100, 843-850
- 大賀宣彦・生嶋功(1970):土壌呼吸測定法についての二、三の知見. 日本生態学会第17会大会講演要旨集, 55.
- 大羽裕・永塚鎮男・富川昭男(1978):農林技術セ

- ンター地域の土壤理化学性. 筑波の環境研究, 3, 125-130
- 河原輝彦 (1975): リターの分解について II 2 種類の落葉混合が分解速度に及ぼす影響. 日生態誌, 25, 71-75.
- (1976): リターの分解について IV 土壤呼吸量中の根の呼吸量の推定. 日林誌, 58, 353-359
- 桐田博充 (1971a): 野外における土壤呼吸の測定—密閉吸収法の検討. II KOH 量が測定値に与える影響. 日生態誌, 21, 43-42.
- (1971b): 野外における土壤呼吸の測定—密閉吸収法の検討. III カバーの底面積と CO₂ 吸収面が測定値に与える影響. 日生態誌, 21, 43-47
- (1971c): 野外における土壤呼吸の測定—密閉吸収法の検討. IV スポンジを利用した密閉吸収法の開発. 日生態誌, 21, 119-127
- (1971d): 照葉樹林の土壤呼吸に関する研究. 日生態誌, 21, 37-42
- ・穂積和夫 (1971): 野外における土壤呼吸の測定—密閉吸収法の検討. I KOH 量が測定値に与える影響. 生理生態, 14, 23-31
- (1983): 3. 5. 4 土壤呼吸, 170-172. 野村総合研究所編, 地球規模における二酸化炭素循環の測定法及びオゾン濃度の測定法に関する調査
- 瀬戸昌之・丹下勲・田崎忠良 (1977): 赤外線ガス分析を用いた土壤呼吸速度の測定法について. 植物群落の物質代謝による環境保全に関する基礎的研究論文集, 147-150
- ・松前恭子・----- (1978a): 林床における二酸化炭素の発生速度の季節変化と土壤の生物および環境条件に関するいくつかの考察. 生物環境調節, 16, 103-108
- ・宮沢武重・----- (1978b): いくつかの土壤における二酸化炭素の発生速度と土壤の温度および水溶性有機物量との関係. 生物環境調節, 16, 109-112
- (1980): 土壤の二酸化炭素の放出速度と土壤の含水率および土壤溶液中の溶存有機炭素量との関係. 日生態誌, 30, 385-391
- 鶴田治雄 (1992): 土壤生態系のガス代謝と地球環境 5. 二酸化炭素. 土肥誌, 63, 237-244
- 中台利枝 (1990): 耕地の土壤呼吸速度に関する実験的研究. 筑波大学環境科学研究科修士論文, pp 53
- 中根周歩 (1980): 三タイプの極相林における土壤有機物の循環比較と総合的考察. 日生態誌, 30, 155-172
- (1986): 森林生態系における炭素循環. 日生態誌, 36, 29-39
- 別宮由紀子 (1991): 耕地生態系における土壤呼吸および炭素収支に関する研究. 筑波大学環境科学研究科修士論文, pp 81
- 安井弓子 (1993): アカマツ林床の土壤呼吸速度の日変化・季節変化特性と微気象環境. 筑波大学環境科学研究科修士論文, pp 68
- ・安田恵子・及川武久 (印刷中): アカマツ林床の土壤試料の分解に対する CO₂ 濃度の影響の実験的解析 筑波大学水理実験センター報告
- 山下寿之・林一六 (1987): 茨城県筑波におけるアカマツ林からシラカシ林への遷移過程の解明. 筑波大学農林技術センター演習林報告 3, 59-82
- Crill, P. M., K. B. Bartlett, R. C. Harriss, E. Gorham, E. S. Verry, D. I. Sebacher, L. Madzar and W. Sanner (1988): Methane flux from Minnesota peatlands. *Global Biogeochem. Cycles*, 2, 371-384
- (1991): Seasonal patterns of methane uptake and carbon dioxide release by a temperate woodland soil. *Global Biogeochem. Cycles*, 5, 319-334
- Dorr, H. and Munnich, K. O. (1987): Annual variation in soil respiration in selected areas of the temperate zone. *Tellus*, 39B, 114-121
- Harber, W. (1958): Ökologische Untersuchung der

- Bodenatmung mit einer Übersicht über frühere Bearbeitungen, insbesondere deren Methoden. *Flora*, **146**, 109–157
- Kucera, C. L. and Kirkham, D. R. (1971): Soil respiration studies in tallgrass prairies in Missouri. *Ecology*, **52**, 913–915
- Nakane, K., Tsubota, H. and Yamamoto, M. (1984): Cycling of soil carbon in a Japanese red pine forest I. Before a clear-felling. *Bot. Mag. Tokyo*, **97**, 39–60
- , ----- and ----- (1986): Cycling of soil carbon in a Japanese red pine forest II Changes occurring in the first year after a clear-felling. *Ecol. Res.*, **1**, 47–58
- Post, W. M., Emanuel, W. R., Zinke, P. J. and Stangenberger, A. G. (1982): Soil carbon pools and world life zones. *Nature*, **298**, 156–159
- Seto, M. (1982): A preliminary observation on CO₂ evolution from soil in situ measured by an air current method—an example on rainfall and plowing sequences—*Jpn. J. Ecol.* **32**, 535–538
- Soulides, D. A. and Allison, F. E. (1961): Effect of drying and freezing soils on carbon dioxide production, available mineral nutrients, aggregation and bacterial population. *Soil Sci.*, **91**, 291–298
- Sugita, M. (1987): Evaporation from a pine forest. Environ. Res. Center, Univ. Tsukuba, **10**, 1–60
- Tsutsumi, T., Nishitani, Y. and Sakai, M. (1985): On the effects of soil fertility on the rate of soil respiration in a forest. *Jpn. J. Ecol.* **35**, 207–214
- Walter, H. (1952): Eine einfache Methode zur ologischen Erfassung des CO₂-Faktors am Standort. *Ber. deutsch. bot. Ges.* **65**, 175–182
- Watson, R. T., Rodhe, H., Oeschger and Siegenthaler, U. (1990): 1. Greenhouse Gases and Aerosols. ed. J. T. Houghton et al., "Climate Change, The IPCC Scientific Assessment", 1–40. Cambridge University Press, New York
- Witkamp, M. (1966): Rate of carbon dioxide evolution from the forest floor. *Ecology*, **47**, 492–494
- Woodwell, G. M. (1987): Forests and climate; surprise in store. *Oceanus*, **29**, 71–75