

樹木地上部における炭素蓄積量の年変動推定

田邊 智子^{1*}

Annual variation in aboveground biomass production

Tomoko Tanabe^{1*}

概要

樹木は、光合成により取り込んだ炭素を材料にして新しい葉や木部を生産する。生産に使われた炭素は枯死して分解されるまで樹体内に蓄積されるため、地球の炭素循環を考えるうえで長期的に炭素を留めておく要素の一つとして重要である。さらに樹木生産量は年により増減することが分かっている。そこで、生産量の年変動に影響する要因を明らかにすることは、全球的な炭素循環と気候との関係を予測する際の基礎的な情報として欠かせない。伐倒を伴わずに生産量の年変動を類推する手段として、高さ 1.3 m の幹の年輪幅を指標とした評価が広く行われてきた。しかしいくつかの先行研究から、樹木の年生産は樹形が相似形を保つように起こるわけではないことが分かり始めている。つまり、ある一つの高さの年輪幅を指標とした従来の手法では、樹木生産量の年変動を正しく評価できていない可能性がある。本稿は樹木地上部の生産量を対象に、年変動を評価するための手法に着目する。これまで用いられてきた指標について整理したうえで、それらの課題と今後の展望について解説する。

1. はじめに

人為由来で放出された CO₂ は陸域と海域が吸収し、残りが大気に蓄積される。過去 80 年間に於いて、人為由来の CO₂ 放出量と海域による吸収量はほぼ一定の右肩上がりを示すが、陸域による吸収量は顕著な年変動を示し、誤差範囲も一番大きい¹⁾。したがって、全球的な炭素循環予測を改善するためには、陸域の巨大な炭素プールである森林の炭素蓄積能を確からしく推定することが不可欠である。

大気中の CO₂ は、光合成により葉から樹木に取り込まれ、枝葉や根などの生産に使われることで樹体内に蓄積される。蓄積された炭素量は、乾燥させた樹木の重さを量ることで

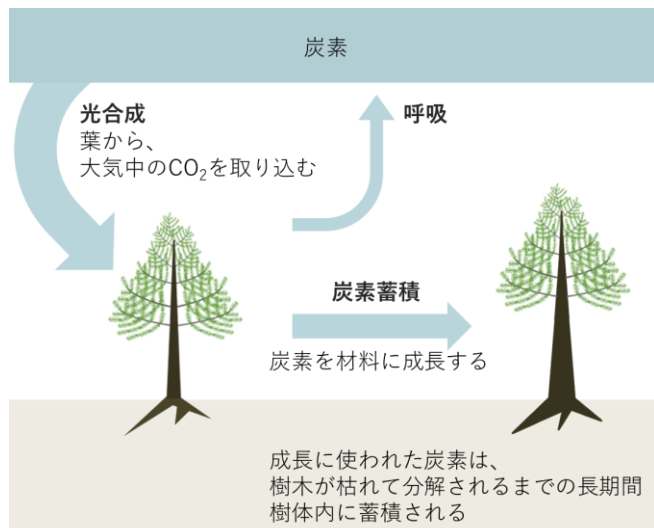


図 1：大気中の炭素が樹木に蓄積されるまでの過程

2023 年 11 月 10 日受理.

¹⁾〒611-0011 宇治市五ヶ庄 京都大学生存圏研究所 大気圏環境情報分野

* E-mail: tomoko4t@gmail.com

知ることができる²⁾。しかし重さを量るには樹木を伐る必要があるため、炭素蓄積量の年変動を計測することは難しい。そこで個体の重さを量る代わりに、毎年の体積増分を推定する方法もある³⁾。伐倒した個体の幹に沿い、複数の高さから円盤を採取して年輪幅を計測することで過去の幹体積を復元し、体積増分の年変動を算出する。体積から重量に変換する式を作成すれば、個体重の年変動データにも換算できる。データ蓄積のない林分にも適用でき⁴⁾、復元した体積増分の年変動と気候要因との解析も行われている⁵⁾。このような手法を使うことで、樹木による過去の炭素蓄積量の年変動を高い精度で推定できるものの、実際には計測が容易な高さ 1.3 m 位置（以下、胸高）の幹の年輪幅を指標とした評価が広く行われてきた⁶⁾。

気候に季節性のある地域において、樹木が肥大成長を行った履歴は、年輪として毎年樹体内に記録される。幹の肥大成長は、単年度の試料採取から過去の肥大量を数十年にわたり復元でき、年輪年代学的手法を用いることで年輪形成年を正確に知ることができる⁷⁾。また年輪幅の年変動は地域ごとに似通った変動を示すことから⁷⁾、気候の影響を強く受けているとされる。そこで、胸高の年輪幅のパターンと、季節や月別で区切った平均気温や合計降水量との網羅的な統計解析により、生産量に影響すると思われる気象要因の抽出が行われてきた⁶⁾。

一方、胸高の幹肥大量が多い年に、幹伸長量や枝肥大量も多いとは限らないことが分かり始めている^{8,9)}。つまり、樹木の年生産は樹形が相似形を保つように起こるわけではないと考えられる。胸高のようなある一つの高さの年輪幅を指標とした従来の手法では、樹木個体全体の生産量の年変動を確からしく評価できていない可能性がある。

2. 木部生産量の年変動

樹木に取り込まれた炭素は、頂端分裂組織で行う伸長成長と形成層で行う肥大成長に使われると、木部として長期間樹体内に蓄積される。樹木生産量の年変動は主に肥大量を指標として評価されてきたが、伸長量も樹木生産量の気候応答解析の指標として使われている。

2.1 伸長量の年変動

一年に一度冬芽を形成して幹枝を伸長させる樹種は、伸長した後も冬芽の付け根位置に芽鱗痕が残る。隣り合った二つの芽鱗痕間の長さを計測することで、幹や枝の過去の伸長量とその変動を一年単位で復元することができる（図 2）。このように計測される幹の伸長量は、生育地域の気候と高い関係があることが確認され、気候応答解析が行われている^{8,10-12)}。枝の伸長量に関しても、低木性樹木において伸長量の年変動が個体間¹³⁾や異なる地域の山岳間¹⁴⁾で強く同調しており、広域に共通して作用する気象要因が伸長量に大きく作用している可能性が考えられている。高木性樹木の枝においても、伸長量の年変動が個体内や個体間の様々な枝で同調していることから¹⁵⁾、林分内の各個体に共通する環境要因が伸長量を強く規定している可能性が考えられる。

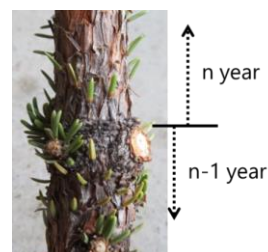


図 2：クロトウヒ (*Picea mariana*) の幹に残る芽鱗痕

2.1 肥大量と伸長量の関係

幹の長さ（樹高）と太さ（胸高直径）はアロメトリー関係にあることが知られているが¹⁶⁻¹⁸⁾、両者の増加量は環境に対して異なる応答をすることも分かりつつある。たとえば幹の肥大量は、林分密度の影響を強く受ける¹⁹⁾。林分密度の影響は、ヨーロッパアカマツ (*Pinus sylvestris*) の幹肥大量で大きく、幹伸長量で小さいことが明らかになった²⁰⁾。また被陰環境下で生育したトドマツ (*Abies sachalinensis*) では、幹が伸長または肥大のいずれかしかしない年があることが報告されている²¹⁾。炭素分配の優先順位はその年の環境に応じて変化するのかもしれない。さらに幹伸長量と肥大量の年変動は、ヨーロッパブナ (*Fagus sylvatica*)²²⁾では似たパターンを示すものの、ヨーロッパアカマツ²³⁾や

フランスカイガンショウ (*Pinus pinaster*)²⁴⁾では両者に一年のタイムラグがあり、低木のハイマツ (*Pinus pumila*) では相関がないことが示されている²⁵⁾。そしてマツ科のいくつかの樹種では、幹の伸長量と肥大量はそれぞれ異なる気象要因の影響を受けている可能性が示唆された^{9,23,26-29)}。このように、伸長量と肥大量は環境条件に対して異なる応答をする傾向にある。つまり各成長量は、それぞれ異なる要因の影響を受けている可能性があるといえる。これらの研究結果は、樹木の年成長は樹形が相似形を保つように起こるわけではないことを示すとともに、どこかひとつの成長量を指標とした場合、樹木全体の生産量の年変動と気候応答を正しく推定できない可能性を示唆している。樹木生産量が年により変化する要因を明らかにするためには、まず一年あたりの樹木生産量を確からしく推定する必要がある。

3. 葉生産量の年変動

樹木は葉から CO₂ を吸収する。葉生産量は森林の炭素吸収能を決定する要因のひとつであり、その年変動を推定できれば、気候変動にともない森林の同化器官量がどのように変化するかを推察できる。落葉樹木に対しては、林床への落葉を定期的に回収することで葉生産量の年変動を推定することができる。しかし常緑樹木においては、一年にいちど全ての葉を落とすといったことがなく、葉寿命も不明瞭であるため、葉生産量の年変動を推定することが難しい。個体の葉現存量が定常状態であると仮定すれば、ある年の葉生産量は落葉量と等しいとみなせるため、落葉樹木と同じ手法で常緑樹木の葉生産量の年変動を推定できるものの、大きな誤差を生む可能性も指摘されている³²⁻³⁴⁾。

3.1 常緑樹木の葉生産量の年変動を推定する方法

全天空写真³⁵⁾やリモートセンシング³⁶⁾を用いた手法では、2年間の葉面積指数 (LAI) の差を計算することで、ある年の葉生産量を推定する。これらの主な課題は、推定された LAI が幹や枝などの木質要素の影響も反映していることにある³⁷⁻³⁹⁾。またこの手法は、葉が樹冠内でランダムに分布するという仮定が含まれる。しかし、特に針葉樹の樹冠では針葉が枝の周りに固まっているため、ランダムに分布しているとは言い難い⁴⁰⁾。針葉が密集する度合いを評価して推定に加える必要があり³⁵⁾、その過程に応じて LAI の推定値も変化することが指摘されている^{39,41)}。とはいえ、葉生産量の年変動を広域で推定する際には、これらの画像を用いた推定が有用である。

Kurkela と Jalkanen は、ニードルトレース法 (NTM) と呼ばれる方法を開発し、過去の針葉生産と針葉損失の年変動、および針葉寿命の推定を行った⁴²⁾。NTM は、針葉が幹に付いている間は、付け根の維管束が毎年年輪内に埋め込まれることに着目した手法である。幹の樹皮側から髄側にかけて縦断面を薄く切りながら、各年輪内に残る維管束痕の数を数えることで針葉生産量等の年変動を推定する。この手法により、ヨーロッパアカマツ^{10,28,42,43)}およびドイツトウヒ (*Picea abies*)^{44,45)}の幹における針葉の生産動態が復元されてきた。同様の手順で枝の針葉動態も復元できれば、樹木個体レベルの葉生産量の年変動が推定可能となる。

クロトウヒ (*Picea mariana*) を対象とした研究では、過去の葉生産量を推定する指標として当年枝長に着目している¹⁵⁾。クロトウヒの針葉は当年枝の軸上に並んでいるため (図 3a)、当年枝長はその年の葉生産量に直結していることが考えられた。実際に両者の間には明瞭な線形関係が認められ、当年枝長は葉生産量の指標として有用であることが明らかとなった。また過去の当年枝長は、芽鱗痕

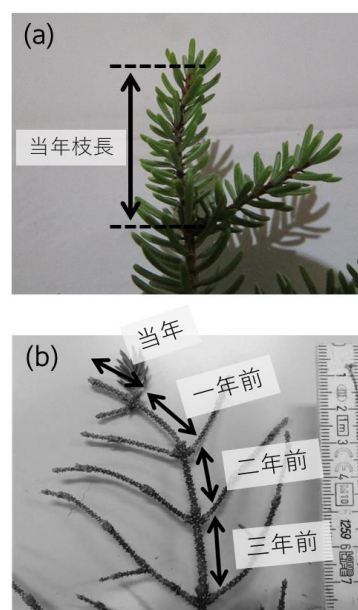


図 3: (a) 針葉が当年枝の軸上に並ぶ様子、(b) 当年枝長の年変動を計測する様子

を判別することで（図 3b）最大 20 年以上復元でき、それらの年変動は個体内の異なる枝間で同調していた。つまり、計測した年変動を枝レベルから個体レベルへとスケールアップできることを示唆している。これらの結果は、過去のデータ蓄積がない林分においても、単年度のサンプリングから過去の葉生産量の年変動を個体レベルで推定できることを意味している。高緯度や高標高地域の広域で優占する、林冠の閉鎖していないさまざまなマツ科常緑針葉樹林への適用が期待できる。また、推定された葉生産量の年変動は、翌年の幹肥大量と正の相関が認められた。一方で決定係数が非常に低いことから、従来の樹木生産量の指標である胸高の幹肥大量から葉生産量の変動を推定することは現実的でないことも明らかとなった¹⁵⁾。同化器官と木部とでは、生産量に大きく影響する要因が異なるのかもしれない。

3. おわりに

樹木による炭素蓄積量には年変動がある。それらの要因を明らかにするためには、一年分の樹木生産量を定量評価することがまず重要である。一方で、樹木生産量の年変動評価をする際に長らく指標とされてきた胸高の幹肥大量は、木部の伸長量や葉生産量の増減とは必ずしも対応していないことが分かり始めた。樹木は限られた炭素を各器官に分配しているため、ある器官の成長量の増減は、他器官の成長量の増減と密接に関係している可能性が考えられる。胸高の肥大量と他の成長量との定量的関係が分かれば、従来の手法で推定された年変動を、より確からしい値に変換できるようになるかもしれない。また各成長量に影響する要因をそれぞれ明らかにすることで、環境変化に対して樹木生産量がどのように増減するかといった問いに対して、個体レベルの全体像が明らかになるだろう。

参考文献

- 1) Friedlingstein, P. *et al.* Global carbon budget 2022. *Earth Syst. Sci. Data Discuss.* **2022**, 1–159, 2022.
- 2) Gower, S. T. *et al.* Net primary production and carbon allocation patterns of boreal forest ecosystems. *Ecol. Appl.* **11**, 1395–1411, 2001.
- 3) Osawa, A., Abaimov, A. P. & Zyryanova, O. A. Reconstructing structural development of even-aged larch stands in Siberia. *Can. J. For. Res.* **30**, 580–588, 2000.
- 4) Sovanchandara, H., Murakami, D., Fujii, S., Aizawa, S. & Osawa, A. Correction of stand variable estimates obtained by the stand reconstruction technique: can stump information improve the predictions? *Sib. Lesn. Zurnal/Siberian J. For. Sci.* 25–45, 2018.
- 5) Niazai, A. *et al.* Application of a u-w method for the detection of boreal forest response to environmental changes in Canada. *J. For. Res.* **26**, 1–11, 2021.
- 6) Cook, E. R. & Kairiukstis, L. A. *Methods of dendrochronology: applications in the environmental sciences. Methods of dendrochronology: applications in the environmental sciences*, Springer Science & Business Media, 1990.
- 7) Kaennel, M. & Schweingruber, F. H. *Multilingual glossary of dendrochronology*, Paul Haupt Publishers, Berne, Switzerland, 1995.
- 8) Mäkinen, H. & Colin, F. Predicting branch angle and branch diameter of Scots pine from usual tree measurements and stand structural information. *Can. J. For. Res.* **28**, 1686–1696, 1998.
- 9) Vennetier, M. *et al.* Climate change impact on tree architectural development and leaf area. *Clim. Chang. realities, impacts over ice cap, sea Lev. risks. Rijeka, Croat. InTech* 103–126, 2013.
- 10) Pensa, M. & Jalkanen, R. Variation in needle longevity of *Pinus sylvestris* L. is related to needle-fascicle production rate. *Tree Physiol.* **25**, 1265–1271, 2005.
- 11) Lindholm, M., Ogurtsov, M., Aalto, T., Jalkanen, R. & Salminen, H. A summer temperature proxy from height increment of Scots pine since 1561 at the northern timberline in Fennoscandia. *Holocene* **19**, 1131–1138, 2009.
- 12) Guan, B. T., Wright, W. E., Chung, C.-H. & Chang, S.-T. ENSO and PDO strongly influence Taiwan spruce height

- growth. *For. Ecol. Manage.* **267**, 50–57, 2012.
- 13) Takahashi, K. Shoot growth chronology of alpine dwarf pine (*Pinus pumila*) in relation to shoot size and climatic conditions: A reassessment. *Polar Biosci.* 123–132, 2006.
 - 14) Sano, Y., Matano, T. & Ujihara, A. Growth of *Pinus pumila* and climate fluctuation in Japan. *Nature* **266**, 159–161, 1977.
 - 15) Tanabe, T., Epron, D. & Dannoura, M. A new approach to identify the climatic drivers of leaf production reconstructed from the past yearly variation in annual shoot lengths in an evergreen conifer (*Picea mariana*). *Trees* 1–12, 2021.
 - 16) Poorter, L., Bongers, L. & Bongers, F. Architecture of 54 moist-forest tree species: Traits, trade-offs, and functional groups. *Ecology* **87**, 1289–1301, 2006.
 - 17) Bontemps, J.-D., Hervé, J.-C. & Dhôte, J.-F. Dominant radial and height growth reveal comparable historical variations for common beech in north-eastern France. *For. Ecol. Manage.* **259**, 1455–1463, 2010.
 - 18) Iida, Y. *et al.* Wood density explains architectural differentiation across 145 co-occurring tropical tree species. *Funct. Ecol.* **26**, 274–282, 2012.
 - 19) Assmann, E. *The principles of forest yield study: studies in the organic production, structure, increment and yield of forest stands.* Oxford, 1970.
 - 20) Mäkinen, H., Nöjd, P. & Isomäki, A. Radial, height and volume increment variation in *Picea abies* (L.) Karst. stands with varying thinning intensities. *Scand. J. For. Res.* **17**, 304–316, 2002.
 - 21) Yasuda, Y., Utsumi, Y., Tashiro, N., Koga, S. & Fukuda, K. Cessation of annual apical growth and partial death of cambium in stem of *Abies sachalinensis* under intensive shading. *J. Plant Res.* **131**, 261–269, 2018.
 - 22) Bouriaud, O., Bréda, N., Dupouey, J.-L. & Granier, A. Is ring width a reliable proxy for stem-biomass increment? A case study in European beech. *Can. J. For. Res.* **35**, 2920–2933, 2005.
 - 23) Mäkinen, H. The suitability of height and radial increment variation in *Pinus sylvestris* (L.) for expressing environmental signals. *For. Ecol. Manage.* **112**, 191–197, 1998.
 - 24) Rubio-Cuadrado, Á., Bravo-Oviedo, A., Mutke, S. & Del Río, M. Climate effects on growth differ according to height and diameter along the stem in *Pinus pinaster* Ait. *iForest-Biogeosciences For.* **11**, 237, 2018.
 - 25) Takahashi, K. & Aoki, K. Effects of climatic conditions on annual shoot length and tree-ring width of alpine dwarf pine *Pinus pumila* in central Japan. *J. Plant Res.* **128**, 553–562, 2015.
 - 26) Mäkinen, H. Effect of stand density on the branch development of silver birch (*Betula pendula* Roth) in central Finland. *Trees* **16**, 346–353, 2002.
 - 27) Mäkinen, H., Jyske, T. & Nöjd, P. Dynamics of diameter and height increment of Norway spruce and Scots pine in southern Finland. *Ann. For. Sci.* **75**, 28, 2018.
 - 28) Pensa, M., Sepp, M. & Jalkanen, R. Connections between climatic variables and the growth and needle dynamics of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in Estonia and Lapland. *Int. J. Biometeorol.* **50**, 205–214, 2006.
 - 29) Levanič, T. *et al.* The climate sensitivity of Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.] in the southeastern European Alps. *Trees* **23**, 169, 2009.
 - 30) Fritts, H. C. *Tree rings and climate.* Academic Press, 1976.
 - 31) Cook, E. R. & Peters, K. Calculating unbiased tree-ring indices for the study of climatic and environmental change. *The Holocene* **7**, 361–370, 1997.
 - 32) Gower, S. T., Kucharik, C. J. & Norman, J. M. Direct and indirect estimation of leaf area index, f_{APAR} , and net primary production of terrestrial ecosystems. *Remote Sens. Environ.* **70**, 29–51, 1999.
 - 33) Ge, R. *et al.* Underestimated ecosystem carbon turnover time and sequestration under the steady state assumption: A perspective from long-term data assimilation. *Glob. Chang. Biol.* **25**, 938–953, 2019.
 - 34) Clark, D. A. *et al.* Measuring net primary production in forests: concepts and field methods. *Ecol. Appl.* **11**, 356–370, 2001.
 - 35) Weiss, M., Baret, F., Smith, G. J., Jonckheere, I. & Coppin, P. Review of methods for in situ leaf area index (LAI) determination Part II. Estimation of LAI, errors and sampling. *Agric. For. Meteorol.* **121**, 37–53, 2004.
 - 36) Zheng, G. & Moskal, L. M. Retrieving leaf area index (LAI) using remote sensing: theories, methods and sensors.

Sensors **9**, 2719–2745, 2009.

- 37) Neumann, H. H., Den Hartog, G. & Shaw, R. H. Leaf area measurements based on hemispheric photographs and leaf-litter collection in a deciduous forest during autumn leaf-fall. *Agric. For. Meteorol.* **45**, 325–345, 1989.
- 38) Kucharik, C. J., Norman, J. M. & Gower, S. T. Measurements of branch area and adjusting leaf area index indirect measurements. *Agric. For. Meteorol.* **91**, 69–88, 1998.
- 39) Leblanc, S. G. & Fournier, R. A. Hemispherical photography simulations with an architectural model to assess retrieval of leaf area index. *Agric. For. Meteorol.* **194**, 64–76, 2014.
- 40) Gower, S. T. & Norman, J. M. Rapid estimation of leaf area index in conifer and broad-leaf plantations. *Ecology* **72**, 1896–1900, 1991.
- 41) Gonsamo, A., Walter, J.-M. N. & Pellikka, P. Sampling gap fraction and size for estimating leaf area and clumping indices from hemispherical photographs. *Can. J. For. Res.* **40**, 1588–1603, 2010.
- 42) Kurkela, T. & Jalkanen, R. Revealing past needle retention in *Pinus* spp. *Scand. J. For. Res.* **5**, 481–485, 1990.
- 43) Jalkanen, R., Aalto, T. & Kurkela, T. Development of needle retention in Scots pine (*Pinus sylvestris*) in 1957–1991 in northern and southern Finland. *Trees* **10**, 125–133, 1995.
- 44) Sander, C. & Eckstein, D. Reconstruction of the foliation of *Picea abies* by means of needle traces. *Scand. J. For. Res.* **9**, 311–315, 1994.
- 45) Sander, C. & Eckstein, D. Foliation of spruce in the Giant Mts. and its coherence with growth and climate over the last 100 years. *Ann. For. Sci.* **58**, 155–164, 2001.

著者プロフィール



田邊 智子 (Tomoko Tanabe)

<略歴> 2016年信州大学農学部森林科学科卒業／2022年京都大学地球環境学舎資源循環学廊博士後期課程修了(地球環境学博士)／同年同大学農学研究科ポスドク／同年森林総合研究所関西支所ポスドク／2023年京大生圏研究所ミッション専攻研究員、現在に至る。<研究テーマと抱負> 木部の伸長量と肥大量に着目した樹木生産量と気候の関係解明 <趣味> のんびりお茶や珈琲をいれること。