

B-3 アジアフラックスネットワークの確立による東アジア生態系の炭素固定量把握に関する研究

(4) 観測データベースに基づくモデル化と炭素収支の数値把握に関する研究

独立行政法人森林総合研究所

気象環境研究領域 気象研究室 大谷義一

植物生態研究領域 物質生産研究室

千葉幸弘・川崎達郎・荒木真岳

独立行政法人産業技術総合研究所

環境管理研究部門 山本 晋

環境管理研究部門 大気環境評価研究グループ

近藤裕昭・蒲生稔・村山昌平・三枝信子

平成12~14年度合計予算額 20,799千円
(うち、平成14年度予算額 7,005千円)

[要旨]

アジアフラックス観測サイトの一つである岐阜県高山市郊外の冷温帯落葉広葉樹林（高山サイト）において、1993年以降行っている空気力学的方法と1998年に開始した渦相関法を用いて、1994年から2001年にわたる8年間の生態系純生産量(NEP)を求めた[B3(1)]。得られた観測データは、分散型データベースシステム“Ecosystem Database in AIST”で公開中（一部公開準備中）である[B3(3)]。観測されたデータを用いて生態系炭素収支を推定するモデルを構築した。このモデルでは、夜間の生態系呼吸Recを気温の関数とし、光合成総生産量GPPを樹冠で吸収された光合成有効放射量APARの関数とし、生態系純生産量NEPをGPPとRecの和とする。このモデルを用いて、高山サイトの森林炭素収支各項に関する季節変化と年々変化を引き起こす要因を解析した。

同じく、アジアフラックス観測サイトに属する山梨県富士吉田市の冷温帯常緑針葉樹林（富士吉田サイト、アカマツ林）において、1999年8月以降行っている渦相関法によるタワーフラックス観測結果を解析し、森林の生態系純生産量を求めた[B3(1)]。タワーフラックス観測および、関連する微気象観測データのデータベース化にあたり、公開用データと生の観測データを機能的に関連づけタワーフラックス観測結果の解析を支援する、時系列データに特化した新たなデータベース管理システムを開発した。この観測データベースを用いて、生態系純生産量の推定モデルを作成し、生態系純生産量の年々変動とその要因について解析した。

また、富士吉田サイトのアカマツ林を対象として、群落上で計測されるCO₂フラックス観測データとの整合性を図るため、林冠光合成量と呼吸量等の物質生産プロセスを解明して、季節的な環境要因に対する応答機構を組み込んだCO₂収支モデルの開発に向け、炭素循環プロセスのパラメータの測定とその定量化を行った。観測用の樹冠アクセスタワーを利用して、当年生と1年生の針葉の光合成パラメータについて、樹冠内の位置による変異を分析して、樹冠内の光環境と葉内窒素含量が光合成速度に及ぼす効果を明らかにした。また光合成の生化学モデルで重要なパラ

メータである RuBP カルボキシラーゼ最大活性 (V_{cmax}) と最大電子伝達能力 (J_{max}) の樹冠内での違いや季節変化等についても解析して、光や温度など樹冠内の微気象要因との関連を解明した。また、葉群を支える樹冠構造とその動態の解明を目的として、枝シュートの空間構造や齡構造を解析して、樹冠の発達過程を復元・モデル化するための解析を行った。それらの結果をもとに、個体ベースの光合成量を評価し、妥当な結果が得られた。樹幹呼吸速度については樹幹部位による違いや温度依存性の分析を継続的に進めており、林冠光合成とあわせて群落 CO₂ 収支の評価に向けてデータが蓄積されつつある。

[キーワード] 冷温帯落葉広葉樹林、常緑針葉樹林、観測データベース、生態系炭素収支、年々変動

1. はじめに

政府間協議などで必要とされる科学的知見の基礎資料とするため、海外のフラックスネットワークと連携しうる東アジア地域の観測ネットワークを構築することが緊急の課題である。また、東アジア地域のフラックス観測データを統合したデータベースを構築し、観測データから東アジア生態系の炭素収支を数値的に把握する手法を確立することが、森林等による二酸化炭素吸収量評価の問題に科学的裏付けをもって対処するために特に必要とされている。本研究は、タワー観測サイトで得られる微気象やフラックスデータとともに、光合成測定、呼吸量測定、葉面積指数測定、バイオマス変化量のデータなどを蓄積しデータベース化することで、CO₂収支に関わる生態系の機能モデルの開発に資することを視野に入れている。フラックスデータの精度管理を目的として、モデルを利用して炭素収支関連観測値の欠測を補完する技術を確立することが求められ、さらに、環境条件に対する応答機構を組み込んだ森林群落のCO₂収支変動を評価するモデルの開発に向けた科学的な知見の集積が急務である。

2. 研究目的

産業技術総合研究所で継続的に行っている岐阜県高山市郊外の冷温帯落葉広葉樹林（高山サイト）において、観測データに基づいて生態系炭素収支量の推定を行うためのモデルを構築することにより、気候変化に対する生態系炭素収支の応答を定量的に明らかにする。これにより、将来予想されている気候変化に伴って東アジア地域の各種陸上生態系の炭素収支がどのような影響を受けるかという問題に関する定量的な知見を得る。

森林総合研究所で行っている、冷温帯アカマツ林（富士吉田サイト）における微気象やフラックス観測において、観測データのデータベース化を行い、それに基づき生態系炭素収支量の推定モデルを構築する。同時に、タワー観測によるフラックスの変動とリンク可能な生化学的プロセスを組み込んだCO₂収支モデルを構築するため、林冠における光合成、呼吸、バイオマス変化量のデータを蓄積・分析するとともに、光合成生産等の生理的機能を針葉～シュート～枝～個体レベルへとスケールアップするための森林構造の扱い、林冠の動態、個体成長過程等の物質生産プロセスを定量的に解明することを目的とする。

3. 研究方法

(1) 高山サイト

高山サイトで継続して行っている微気象観測とフラックス観測によって取得されたデータを公開するためのデータベースを構築し[B3(3); Ecosystem Database in AIST], このデータベースから得られるデータを用いて生態系純生産量NEP, 光合成総生産量GPP, 生態系呼吸量Recを一日ごとに算出し, 地上気温および光合成有効放射量との関係を求めた。特に, 総生産量GPPを樹冠で吸収された光合成有効放射量APARの関数とし, 総生産量の光強度依存性を表すパラメータを葉面積指数の関数として表した。葉面積指数の季節変化は, 樹冠における光合成有効放射の減衰率の観測値を用いて推定し, これらの観測値に合うような葉面積指数の経験式を作成した。ここで, 冬から春先にかけての積算温度を用いて落葉樹林の展葉開始時期を推定する方法を構築した。なお, GPPに対する土壌水分量と飽差の影響は, GPPの日積算値を解析する上では無視できるとした。乾燥ストレスの影響があまり重要でないというこのサイトの性質は, 年降水量2,000 mm以上という湿潤な気候条件に起因するものと思われる。以上の方法で, 森林樹冠上における炭素収支量(生態系純生産量 NEP)の季節変化を, 地上気温と光合成有効放射量の観測値から推定するモデルを構築した。

(2) 富士吉田サイト

①時系列データ管理システムの構築と観測データのデータベース化

時系列データに特化したデータ管理システムを新たに開発した。このシステムはWindows上に構築され, データの属性を含む要素毎のデータファイル, データやデータの属性に作用する各種プログラムとFORTRANサブルーチンライブラリ, チャート上からデータテーブルにアクセスが可能なデータ可視化ツール, さまざまな管理ファイルなどで構成されている(Appendix参照)。データベースの基本となる要素毎のデータファイルの形式を, 表1のように定義した。データの先頭部分

は, データの属性を表す32バイトのヘッダを持つ, 長さ4バイトの固定長ファイルで, これによってデータ本体から要素の識別や単位などの重要な属性が脱落するのを防いでいる。このデータ管理システムでは, データに対する修正とその操作の履歴が保存され, 原データからの再計算が容易なように配慮されていることも大きな特徴である。

異なる時間間隔や測定期間を持つタワーフラックス観測の1次解析結果および微気象観測結果を, このデータベースに投入し, データベース上

表1 時系列データベースで採用した要素別データの形式

Rec#	Type	説明
1	I*4	最大レコード数+1 (N+32+1)
2	I*4	データの時間間隔 (min)
3	I*4	開始データのJan.1,1900 00:00 からの経過時間 (min)
4	I*4	開始データの年(4桁)
5	I*4	開始データの月
6	I*4	開始データの日
7	I*4	開始データの時
8	I*4	開始データの分
9:20	C*48	データのタイトル, コメントなど
21:24	C*16	データの単位 (例: mgCO ₂ m ⁻² s ⁻¹ など)
25:26	C*8	表示時の桁数と小数点以下の桁数 (例: F8.3 など)
27:29	C*12	欠測時に参照するファイル名
30	C*4	統計処理時の許容データ率など
31:32	-	未定義
33	R*4	最初のデータ
34	R*4	2番目のデータ
:	R*4	
N+32	R*4	N番目のデータ

注) 4バイトの固定長バイナリファイル。I*4, R*4 は4バイトの整数, 4バイトの実数をそれぞれ表す。また, C*48は, 長さ48バイトの文字列を表す。データの欠測値は -1E+30 でパディングする。

で時系列間隔の調整、測器交換時の連続性の確保、異常値の検出・除去、欠測値の補完などの処理を行い、解析に供した。データ管理システムが稼働したことから、タワーフラックス観測と関連する微気象観測におけるデータ処理の流れを図1のように整理し、ルーティン化を指向したが、タワーフラックスデータのQuality controlはそのルーティン処理に多くの課題が残存し、また測器の経時変化の影響除去や、一部の欠測値補完に用いる要素間の関係式の整備などにも、解決すべき問題を残しているため、データ自体はまだ暫定的な要素を多く含んでいる。

このような問題点はあるものの生態系炭素収支に関する解析を進める必要があり、データベース化された気温、放射量 (APAR) と生態系正味CO₂ 交換量 (NEE) データを用いて、森林生態系の呼吸量、総生産量との関係を解析し、準経験モデルによる生態系純生産量の推定を行った。モデルへの入力データ (気温、APAR) の欠測値は、データベース上に整備された補助観測系による観測値、AMeDAS (河口湖) データによる推定値の順に参照して補完を行った。

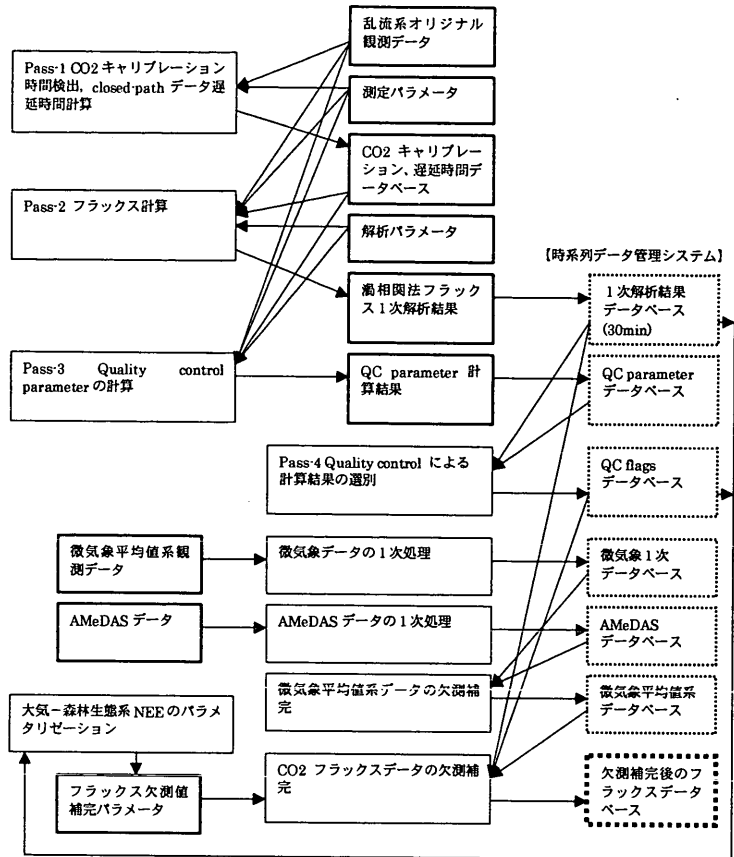


図1 タワーフラックス観測におけるデータ処理の流れ

②機能モデルの構築に向けた生態系構成要素の光合成、呼吸量の観測

山梨県環境科学研究所構内の天然生アカマツ林 (樹高約20m) に設置されている樹冠アクセス用の観測タワーを利用して、測定タワーに囲まれた樹高19.8m、胸高直径27.4cmの二股木を測定木として、以下の調査を行った。

ア. 幹の成長経過

タワー内部の調査個体に直径バンドを高さ2メートルおきに設置し、樹幹直径成長の季節変化を継続的に測定した。

イ. 葉群の光合成・呼吸測定

林冠上層でのフラックス観測データと比較しつつ個体レベルの物質生産機構をモデル化するため、アカマツ林の樹冠内の個葉光合成および呼吸速度に関する日変化・季節変化を測定するとともに、樹冠内の位置による変異を明らかにするため、樹冠を上層 (地面から18m)、中間層1 (同16.0m)、中間層2 (同15.5m)、下層 (同14.5m) に区分し、各層を水平的に1-4個所に分けた。2001年7月に、光合成蒸散測定装置 (Li-6400, Li-cor社) を用いて、各個所に分布している1年生の針葉の大気CO₂濃度下での光一光合成速度、光合成飽和光下でのCO₂濃度一光合成速度を測定した。光一光合成速度曲線を非直角双曲線で近似し、量子収率 (ϕ)、光飽和条件下での光合成速度 (A_{max})

及び暗呼吸速度 (R_d) を求めた。細胞間隙 CO_2 濃度—光合成速度曲線からFarquhar and Caemmerer (1982)²⁾の生化学モデルを用いて、RuBPカルボキシラーゼ最大活性 (V_{cmax}) と最大電子伝達能力 (J_{max}) を求めた。

ウ. 林冠構造と葉群動態の調査

陽樹冠上層、陰樹冠下層の一次枝について、3次元デジタイザを用いて年枝ごとの分岐位置を測定して一次枝の形状を把握し、年枝ごとの着葉範囲の長さ、着葉数、シュート直径等を現地で計測した。また隣接する別個体のアカマツ樹冠から高さや明るさの異なる位置の枝をサンプル採取し、1針葉当たりの平均乾燥重量を計測した。なお、樹冠内各個所にPARセンサーを設置して、光強度を1分ごとに測定し30分ごとの平均値を記録した。また光合成パラメータと樹冠内の光環境の相関解析を行い、樹冠構造との対応関係を解析するため、当年枝の全長・着葉長・仰角、全天空写真による枝直上の局所的な光環境を調査した。全天空写真はHemiview2.1で処理し、ISFを計算した。なお、個体あたりの葉量および枝量を推定するため、全1次枝について着生位置と元口径を測定した。

エ. 木部呼吸速度の測定

樹幹表面からの CO_2 放出量(木部呼吸)の測定には、Li-cor社製LI-6400の土壌呼吸チャンバーを用いた。樹幹表面の形状にあわせて塩ビ管を切削加工して樹幹に接着したものを土壌呼吸チャンバーのガイドとし、木部呼吸の測定位置(地上高2mと15m)に装着した。木部呼吸の測定は、2002年7月から11月にかけて3回実施し、測定位置の樹幹の温度は熱電対でモニターした。

4. 結果・考察

(1) 高山サイト

① 観測された生態系純生産量の年々変動

図2に1994年から2001年までに観測された高山サイトの生態系純生産量(NEP)を示す。測定手法は、二点傾度法(1994-2000)と渦相関法(1998-2001)である³⁾⁴⁾。過去8年間の年間NEPは平均 $224 \pm 82 \text{ gC m}^{-2}$ であること、年によって 100 gC m^{-2} 以上の大きな違いがあることなどが分かった。過去8年間に観測された年々のNEPの値を比較すると、1998年と2000年におけるNEPの値は 300 gC m^{-2} 以上と他の年に比べて大きく、特に1998年のNEPが過去8年間の間で最大であった。

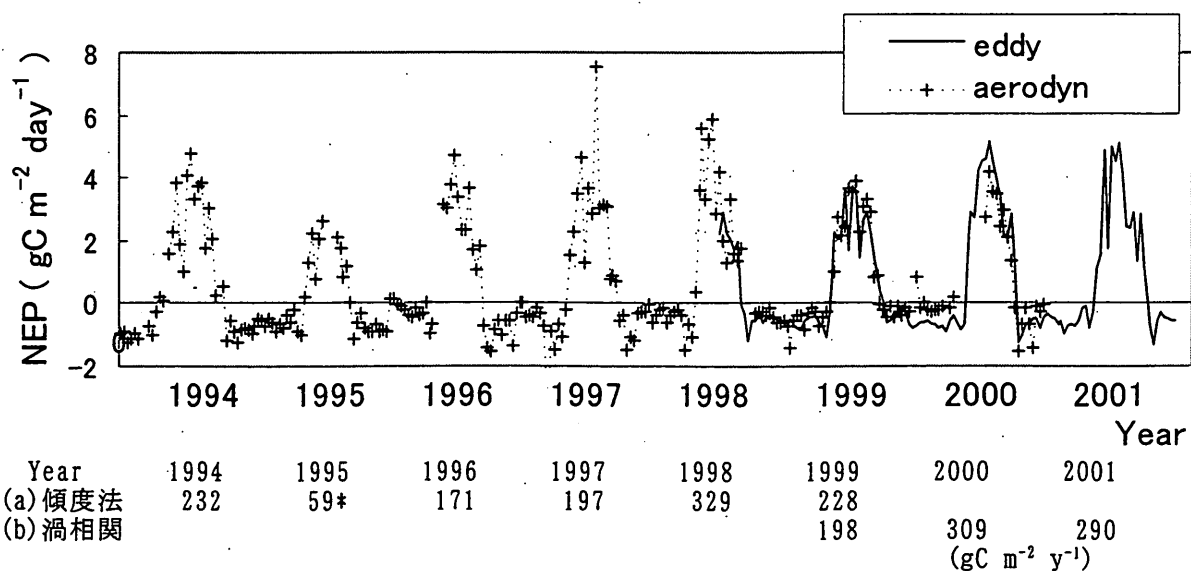


図2 1994~2001年におけるNEPの長期変化。図は30日間の移動平均をかけた値。図の下に示す数値(a)~(b)は年間値で、(a)2点傾度法、(b)渦相関法である。

② モデル計算による生態系純生産量

観測されたNEPの年々変動の要因について考察するため、生態系純生産量(NEP)を光と温度条件から推定する経験モデルを作成した。モデル計算には下記に記す式を用いた。

$$NEP = GPP - R_{ec} \quad (1)$$

$$R_{ec} = A \cdot Q^{(T-10)/10} \quad (2)$$

$$GPP = \frac{b \cdot APAR}{1 + a \cdot APAR} \quad (3)$$

ここで、(2)式におけるAとQは生態系呼吸の温度依存性を表すパラメータで、 $A=0.17 \text{ mol m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ 、 $Q = 2.57$ である。また、(3)式におけるaとbはGPPの光依存性を表すパラメータ、APARは樹冠において吸収された光合成有効放射量である。特に、bは群落レベルの光利用効率、 b/a は光が十分に強いときのGPPの最大値を表す。パラメータaとbは、観測データを月別に(3)式に回帰することによって求められた。パラメータの季節的な変化を表2に示す。

図3に1998年から2001年までの生態系純生産量(NEP)の観測値と計算による推定値を示し、NEPの季節変動と年々

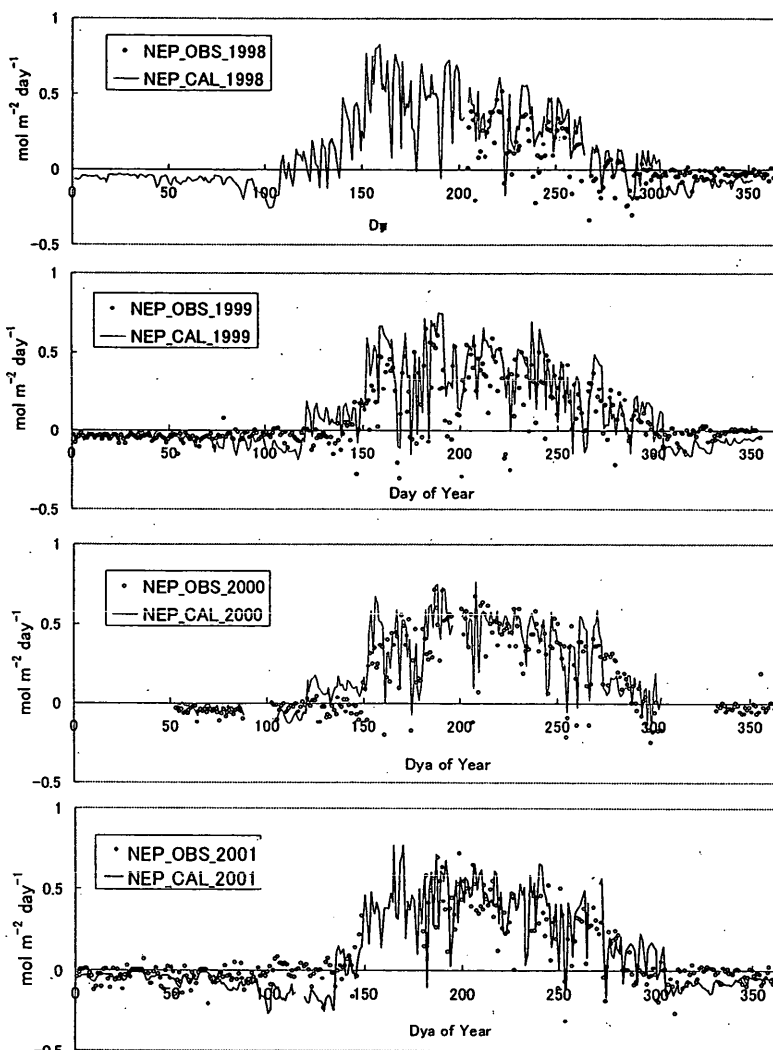


図3 1998～2001年におけるNEPの季節変化と年々変化（日積算）。記号は観測値，実線は経験モデルによる計算値である。

表2. GPPの光依存性を表す実験式に用いられるパラメータの月別値。回帰式の相関係数と葉面積指数をあわせて示す。各種パラメータは、観測値を式(3)に回帰することによって求めた。

	B ($\text{mol-CO}_2 \text{ mol-photon}^{-1}$)	b/a ($\text{mol m}^{-2} \text{ day}^{-1}$)	r^2	LAI
August 1998	0.070	1.02	0.61	2.5-3.1
September 1998	0.045	0.92	0.83	1.0-2.5
October 1998	0.044	0.37	0.51	0.4-1.0
May 1999	0.057	0.34	0.36	0.1-2.0
June 1999	0.042	0.94	0.73	2.0-2.5
July 1999	0.055	1.20	0.47	2.5-3.0

変動について考察する。各年とも6月から7月にかけてNEPは年間最大となった。また、9月以降になると光合成有効放射と葉面積指数の低下に伴ってNEPは急速に減少した。モデルによる計算結果は、展葉・落葉時期の前後に一部問題点があるものの、観測されたNEPの季節変化の概要をほぼ良好に再現した。1998年は春季に平年に比べて気温が高く展葉開始が早かったが、8月以降に曇天、雨天日が多く8,9月のNEPはその他の年に比べて低く抑えられた。一方、2000年の8月は晴天日が多く、安定した高いNEPが観測された。

図4に1998年と1999年に観測された光合成有効放射量と気温を示すとともに、経験モデルで推定されたGPP, RecおよびNEPを示す。結果を以下にまとめる。

(a) 1998年と1999年の光合成有効放射量を比較すると、両年ともDay of year (DOY) 170-180 (6月下旬)に入力放射量が著しく低下する時期がある。これはちょうど梅雨期に相当する。この時期、放射量の低下は梅雨期の前後に比べると50%程度にも及ぶ。放射量低下は、同時期のGPPを20-40%程度低下させるとともに、NEPを30-50%低下させた。

(b) DOY 180-240 (7-8月)の光合成放射量は大きく変動し、年によっても著しく異なる。この放射量変動のパターンはGPPとNEPの変動パターンに直接的な影響を及ぼした。

(c) 1998年と1999年の気温を比較すると、1998年のDOY 90-120 (4月)の気温が1999年に比べて著しく(3-5℃程度)高かった。この高温は同時期のRecを増大させたほか、展葉開始時期を例年に比べて20日以上早くした。このことにより、

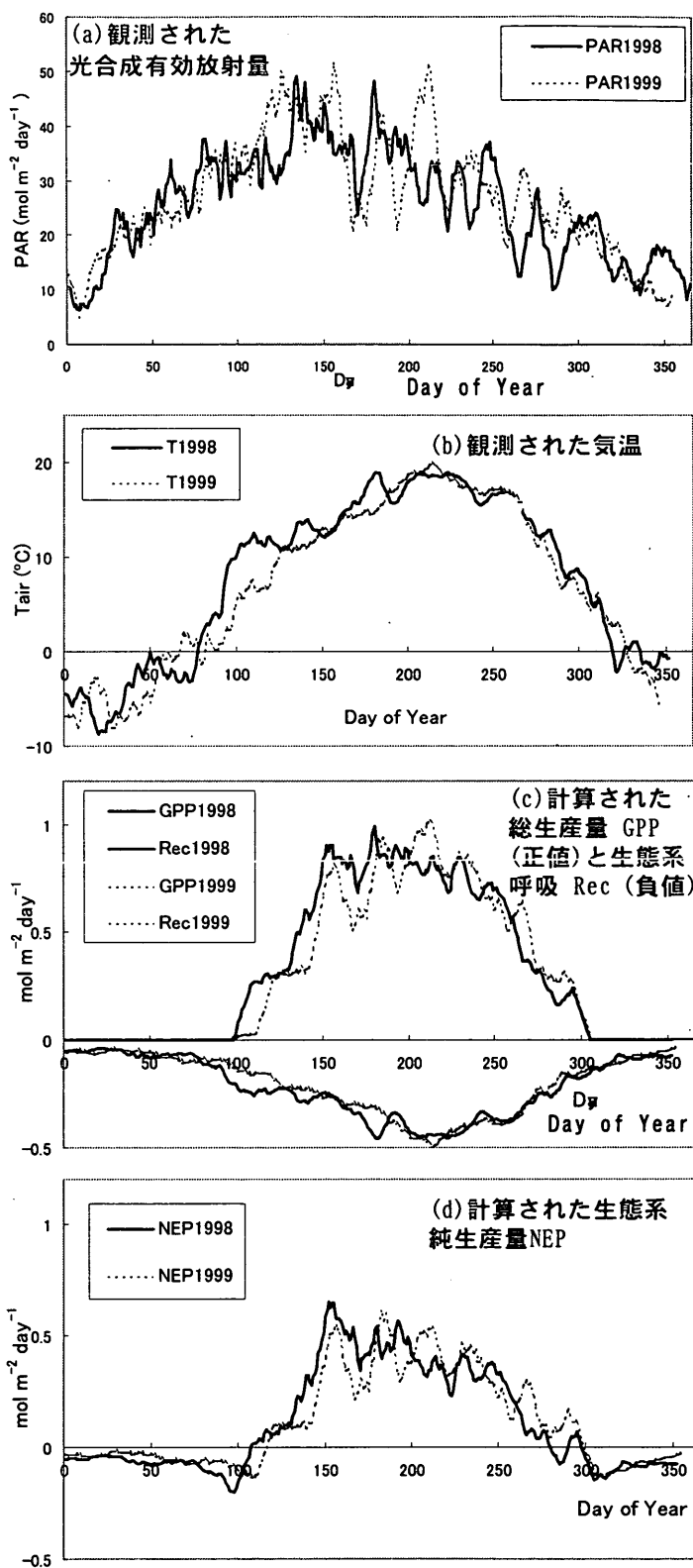


図4 1998年と1999年に観測された光合成有効放射量と気温、および計算された光合成総生産量、生態系呼吸、生態系純生産量を示す(10日間の移動平均)。

生育期間前半のGPPとNEPは1999年に比べて高い値を維持した。

1998年の高山サイトでは、4月の気温が他の年に比べて特に高く、その結果1998年の展葉開始日は例年に比べて20日以上早かった。このことが1998年前半のGPPとNEPを大きく増加させたことが観測とモデル計算結果から確認された。一方、高い気温は土壌呼吸と植物呼吸を増加させる。1998年春から夏にかけて生態系呼吸は高い値を維持したが、呼吸量増加に比べて光合成生産量増加の効果の方が大きかったため、結果として1998年春季の高温はNEPの増加を引き起こしたと考えられる。

(1) 富士吉田サイト

①森林群落の純生産量の推定

観測されたNEPの変動の要因について検討する目的で、生態系純生産量(NEP)を光と温度条件から推定する準経験モデルを作成した。

$$-NEP = NEE = F_c + S_c \quad (4)$$

$$NEP = GPP - R_e \quad (5)$$

$$R_e = b \cdot Q_{10}^{T_a/10} \quad (6)$$

$$GPP = \frac{A_{g\max} \cdot Q_p}{(A_{g\max} / \alpha) + Q_p} \quad (7)$$

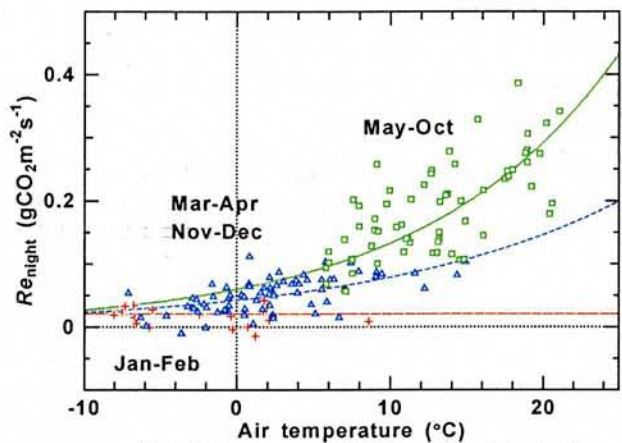


図5 富士吉田サイトの夜間NEEデータから求めた、気温 T_a と生態系呼吸量 R_e の関係
 +:1月～2月、 Δ :3月～4月および11月～12月、 \square :5月～10月

ここに、 NEE は生態系正味 CO_2 交換量、 F_c はタワーフラックス観測による群落上の CO_2 フラックス（下向き輸送を正）、 S_c は群落内の CO_2 貯留変化量、 GPP は群落総生産量、 R_e は生態系呼吸量、 Q_p は放射量、 T_a は群落上の気温をそれぞれ表す。(6)式における b 、 Q_{10} は、生態系呼吸量の温度依存性を表すパラメータ、(6)式における $A_{g\max}$ 、 α は、群落総生産量の光強度依存性を表すパラメータである。光強度には、群落で吸収された光合成有効波長域放射量(APAR)を用い、 $Q_p = APAR = PPFD^{\downarrow} - PPFD^{\uparrow} - PPFD_f^{\downarrow}$ で定義した。ここに、 $PPFD$ は光合成有効波長域放射量で、 $PPFD^{\downarrow}$ 、 $PPFD^{\uparrow}$ 、 $PPFD_f^{\downarrow}$ はそれぞれ群落上の下向き(入射)、群落上の上向き(反射)、群落下部の下向きPPFDを表す。

ア. 生態系呼吸量

夜間は、 $GPP=0$ となるため、タワーフラックス観測による $-NEE$ が、生態系呼吸量を表す。夜間の NEE は、 F_c を算出する基礎となる群落上の w' (鉛直風速の変動成分)と c' (CO_2 濃度の変動成分)の共分散の定常性、および、 S_c を算出する基礎となる CO_2 濃度自体の定常性に問題がある場合が多く、夜間の NEE の測定値は大きくばらつくことが多い。ここでは、観測で得られた夜間(午後8時から翌日の4時まで)の30分ごとの NEE データ(2002年)について、標準偏差を用いたデータ選別を加え、気温と夜間呼吸量の関係を解析した。その結果は図5のようになり、夜間呼吸量の気温依存性を、a)「5月～10月」、b)「3月～4月および11月～12月」、c)「1月～2月」の3つのグループに分類した。

グループは、a) 温度増加に対して呼吸量も比較的大きく増加、b) 温度増加に対して呼吸量も増加するがa)よりは増加割合が小、c) 呼吸量が温度依存性をほとんど持たないことでそれぞれ特徴づけられる。グループc)は、林床が積雪に覆われる期間にほぼ相当する。グループa)とb)の相違は、アカマツの新葉が5月に展葉し10月に古い葉の一部が落葉する、また群落内に混交する落葉広葉樹林の葉もほぼこの時期に開葉・落葉するといった、群落の葉面積変化(サブ課題1の報告を参照)に対応しているように思われる。冬季の積雪期間についての取り扱いと、

表3 生態系呼吸量を表すパラメータの季節変化

期間	B	Q ₁₀
1月～2月、積雪期間	0.0214	1
3月～4月、11月～12月の無積雪期間	0.0434	1.87
5月～10月	0.0611	2.19

これらの要因については、今後さらに検討を加えたい。生態系呼吸量の推定において、期間ごとの係数は、表3のように与えた。

イ. 生態系総生産量
生態系総生産量(GPP)は、サブ課題1

で実施したパラメタリゼーションを用いて、気温とAPAR観測値から(7)式で推定した。2000年～2002年について、GPP推定値からRe推定値を差し引いて求めたNEE推定値と、タワーフラックス観測によるNEE観測値との関係を、5日の移動平均値で示すと図6のようになり、両者の季節変動は概ね良い対応を示した。推定の過程で得られたGPP、ReとNEPの変化を、APAR、気温とともに、図7に示す(2001年および2002年、5日の移動平均値)。年間のAPARは、2001年と2002年とあまり違いはないが、10日間程度の時間スケールで見た年内変動は両年で大きく異なっており、その違いは暖候季に顕著である。2002年は暖冬に続き春の訪れも早かったのに対応して、1月～4月の気温が2002年より高く経過した。気温パラメタリゼーションの結果からも示唆されるように、Reは気温に、またGPPはAPARと気温に影響されて季節変化する。季節内変動もそれぞれの影響を受けるが、NEPの季節内変動への影響という点では、ReよりもGPPの変化が強く影響した。2002年は2001年に比べて大きなNEPを示した(サブ課題1を参照)が、Reは両年であまり変わらないことから、おもにAPARの年内変動によるGPPの違

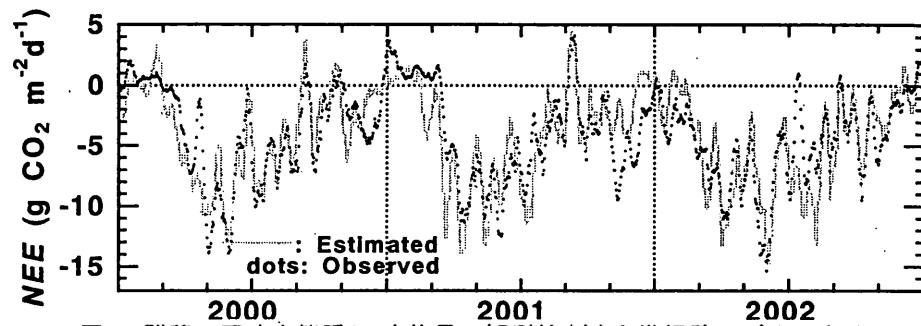


図6 群落の正味生態系CO₂交換量の観測値(点)と準経験モデルによる計算値(実線)。

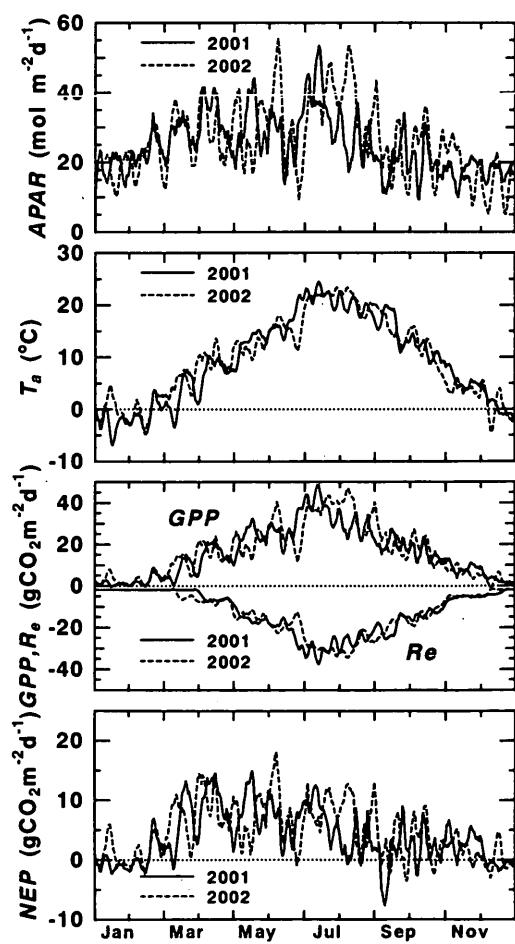


図7 APAR、気温の変動と、モデルによる生態系呼吸量、生態系総生産量の推定値

いが、年間のNEPに相違をもたらしたと考えられる。

ピークで比較すると、GPP、Reの絶対値はNEPの約3倍にも達し、このサイト（常緑針葉樹林）のNEPは大きな量の差し引きによって決まっていることがうかがえる。これから観測値のデータ処理に関する重要な示唆が得られる。つまり、Re、GPPのパラメタリゼーションに問題があると、NEP推定に大きな不確実性を持ち込むことになる。さかのぼって、パラメタリゼーションの基礎となるタワーフラックス観測のデータ処理における精度管理と、精度管理におけるデータの取捨選択が非常に重要になってくる。

②光合成パラメータの時間的空間的バリエーション

調査対象個体（樹高19.8 m、樹冠長5.3 m）の樹冠を上層、中層、下層に区分して、各層ごとに光合成測定用のシュートを選び、光-光合成曲線の日変化を測定した。樹冠内の最大葉齢は4年だったが、ほとんどは2年葉までであった。葉齢によって光合成能は明確に異なることが知られており、光合成の測定にあたっては1年葉と2年葉を分けて行った。光強度は樹冠上層から下層まで垂直的に減衰するだけでなく、同一の層にあっては樹冠の外側から内側へと減衰する（図8）。樹冠上層の内側の光強度は、下層と同程度の低い値を示した。樹冠上層から下層にかけて、 A_{max} が低下し（図9）、量子収率も低下する傾向が見られた。しかし、暗呼吸速度は樹冠内において

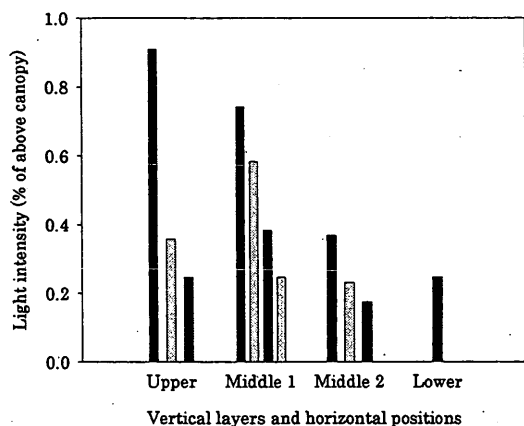


図8 . Light attenuation within a tree crown of *Pinus densiflora* in July, 2001. For upper and middle layers, the bars on the left and the right side represent the outer and the inner crown respectively.

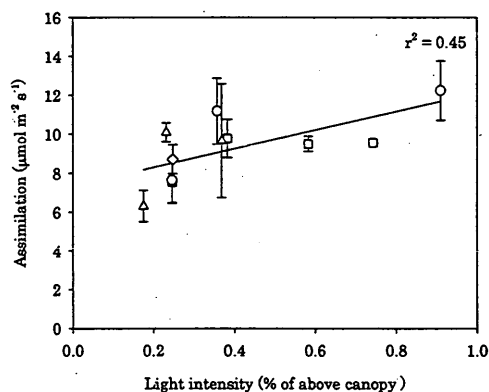


図9 Variation of light-saturated photosynthetic rates for 1-year-old needles within a tree crown of *Pinus densiflora*. Each symbol represents mean and SE of three samples. Circles: upper crown; Squares: middle crown 1; Triangles: middle crown 2; Diamond: lower crown.

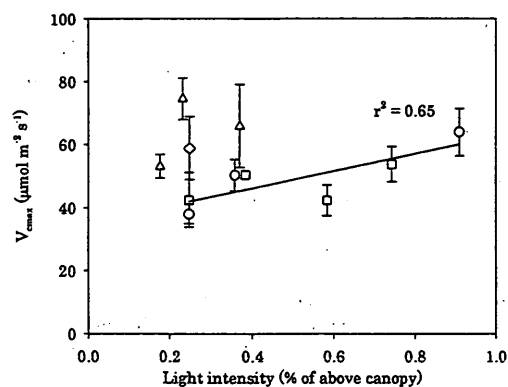


図10 Variation of the maximum rate of carboxylation at Rubisco (V_{max}) for 1-year-old needles within a tree crown of *Pinus densiflora*. Data of Upper and middle 1 were used in linear regression. For further details see legend of Fig.2.

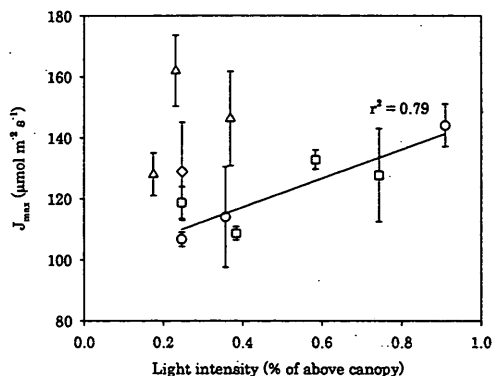


図11 Variation of the maximum rate of electron transport (J_{max}) for 1-year-old needles within a tree crown of *Pinus densiflora*. Data of upper and middle 1 were used in linear regression. For further details see legend of Fig.2.

る変化は見られなかった。

樹冠内における A_{max} の変化は光強度と高い相関が認められた ($r^2 = 0.45, P < 0.05$)。一方、樹冠上層から下層にかけて、 V_{cmax} (図10) 及び J_{max} (図11) の低下は見られなかった。しかし、上層と中間層1だけに注目すると、これらのパラメータが光強度と高い相関を示した ($V_{cmax}: r^2 = 0.65, P < 0.05; J_{max}: r^2 = 0.79, P < 0.01$)。これは、図8に示したように上層における光の減衰が大きいためであり、また、窒素など栄養養分の分配、シュート内の自己庇陰と関係があると考えられる。

また上層の外側にある針葉の長さ、面積、比葉面積は下層の外側の針葉より値が大きく、層内においては樹冠の外側にある針葉が内側の針葉より大きかった。これらの結果から、アカマツ針葉の形態特性が光環境の変化に適応していることがわかった。

以上の結果から、アカマツのような水平的に幅広く針葉を分布している場合、個葉の光合成パラメータに基づいて森林生態系における CO_2 収支を推定するには、光合成能力の垂直変化だけではなく、水平変化も取り込むことが不可欠であると考えられる。

③葉群構造 (空間分布・齢構造)

葉群の空間分布とその動態は樹冠における光合成生産を明らかにする上で重要である。そこで、アカマツ樹冠内の枝シュートの3次元構造を3次元デジタイザを用いて調査した。樹冠内の全ての枝の3次元構造を再現するのが理想ではあるが、各シュートの年枝・節間長・節間直径等をすべて決定していく作業となるため、樹冠の上部から下部までの代表的な枝のみを計測した。計測した3次元構造を図12に例示する。全ての年枝について、分岐位置や葉齢構造とその空間分布 (図13)、各年枝の仰角や節間長の頻度分布などを測定し、樹冠内における光環境との対応等についても解析を進めている。特に、アカマツでは枝シュートの年齢をさかのぼることが可能であるので、樹冠構造の発達過程を復元することも可能と考えられる。

樹冠の発達過程に伴って、枝同士あるいは針葉同士の相互被陰が進み、すでに述べたように、葉群空間分布は垂直方向だけではなく水平方向にも階層化が進む。葉齢は、光合成生産を左右する要因であるが、樹冠内の相互被陰や窒素および光資源の利用戦略を反映して、樹冠表面から内部に向かって、一定の傾向で変化していくことが明らかである。

④光合成量のスケールアップ

以上のような、葉群・葉齢の空間的分布構造をもとにして、光合成パラメータを決定して、個葉レベルの光合成を個体レベルへとスケールアップした。その際、

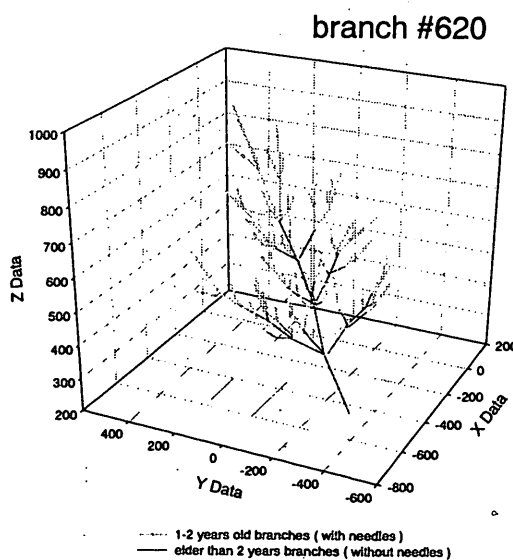


図12 アカマツ枝の三次元構造(例)



図13 葉齢構造の垂直分布

樹冠を上層 (>18.0 m)、中間層 (16.0 - 18.0 m)、下層 (<16.0 m) に区分し、さらに各層を樹冠の外側、中間、内側に分けてPPFDを測定した。すでに述べた葉齢ごとの光合成パラメータをこの区分に従って割り当てた。最終的には、樹冠構造に応じた光条件等を関数化することによって、群落光合成をシミュレートすることになるが、今回は樹冠内の葉量分布割合を、樹冠の外側、中間、

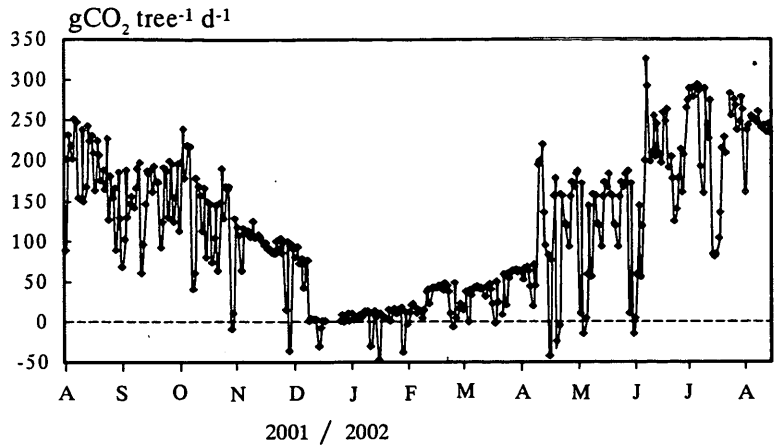


図14 林木個体あたりの日光合成速度の季節変動 (推定結果)

内側についてそれぞれ3 : 3 : 1とした。個葉の光合成速度~PPFD関係について、温度条件を20 - 25℃に調整した上で、光-光合成速度曲線を非直角双曲線(次式)で近似して、量子収率(φ)、最大光合成速度(A_{max})及び暗呼吸速度(R_d)を求めた。

今回は温度、飽差、水ストレスなどの影響を考慮せず、光条件の実測データから、アカマツ個体

$$A = \frac{\phi I + A_{\max} - \sqrt{(\phi I + A_{\max})^2 - 4\phi I A_{\max} \theta}}{2\theta} - R_d \quad (8)$$

のCO₂固定量を試算した(図14)。その結果、調査対象個体の年間光合成量は、炭素換算で10.4 kgC tree⁻¹ yr⁻¹となり、樹幹の直径成長および樹高成長などから計算される個体レベルの重量成長量と比較しても、ほぼ妥当な値が得られた。

⑤木部呼吸量

測定木2個体について、全測定期間を通じた樹幹の呼吸速度と幹温度との関係を図15に示す。すべての測定位置で、温度の上昇とともに呼吸速度は指数関数的に増大した。測定位置2mでは15mに比べて明確に呼吸量が小さかった。直径バンドによって計測された幹の肥大成長も同様に樹幹下部ほど小さく、肥大成長量が呼吸速度に大きく関与すると考えられる。図15にはすべての測定日のデータを一括して示したが、木部

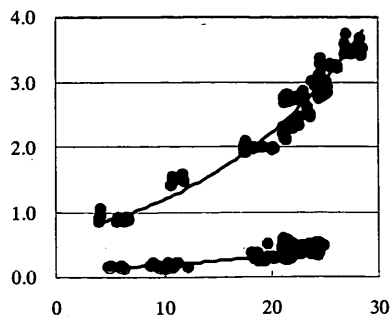


図15 幹呼吸速度の温度依存性
地上高15mおよび2mでの測定値

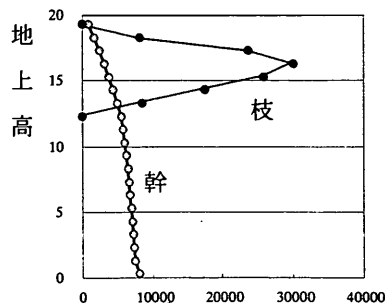


図16 木部表面積の垂直分布

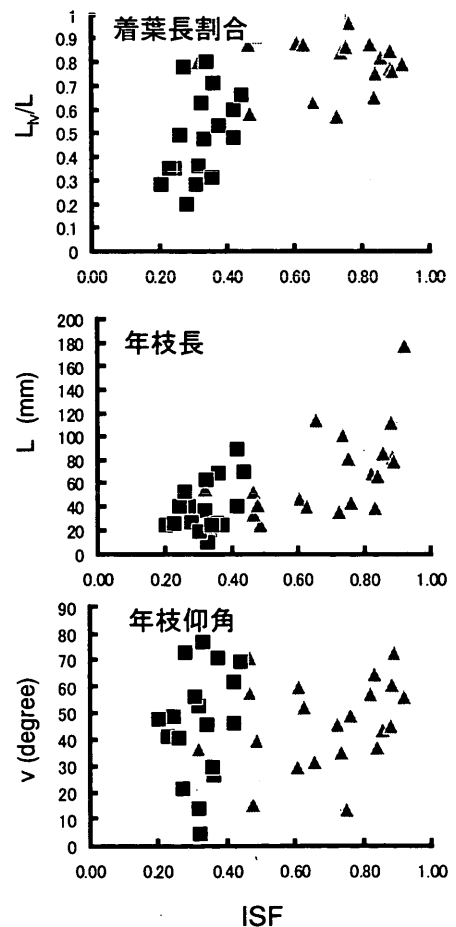


図17 光条件と枝構造の関係
▲は上層枝、■は下層枝

呼吸の温度依存性は地上高ごとにほぼ同一と見なせるようであり、季節的な変化も認められなかった。しかし、測定開始が夏以降秋までに限られており、今後、気温上昇期や低温時期などの呼吸測定データを蓄積して、その季節的な変化や環境要因との相互関係を明らかにする必要がある。

木部呼吸量を林分レベルへとスケールするためには、上述したような木部の部位別の変異に関係する要因を明らかにする必要があるが、そのほかに個体あたりの木部量（重量ベースあるいは面積ベース）の評価が不可欠である。試みに、枝および幹の表面積を算出しその垂直分布を推定した（図16）。樹高20m近いアカマツ個体の樹冠全体の枝表面積は、樹幹表面積とほぼ一致した。樹幹に比べて枝のほうが成長等の代謝活性が高いと考えられるため、木部呼吸量としては枝による呼吸消費量の評価が重要である。

⑥枝構造と局所的環境との関係

一次枝の構造と、一次枝に含まれる全ての二次枝先端で計測された局所的環境(ISF:Indirect Site Factor)をもとに、一次枝直上のISFマップを作成した。図17に、ISFに対する当年枝の着葉枝長の比率・全長・垂直角の関係を示す。当年枝の全長に占める着葉範囲の割合(着葉長割合)とISFとの相関が比較的高かった。樹冠上層の当年枝ではISFが0.5以上であり、着葉長割合がほぼ1で当年枝の全体が針葉に覆われていた。一方ISFが0.5以下になる樹冠下層では、ISFが小さいほど着葉長割合も低下した。また当年枝全体でシュート長を見ると、上層・下層に関係なく、ISFが大きいほどシュート長は長くなる傾向があった。つまり当年枝の環境は、全長や垂直角といった枝自身の形状よりも、着葉枝長比率という着葉形態との相互関係がより強く働いていると考えられた。

5. 本研究により得られた成果

(1) 高山サイト

アジアフラックス観測サイトの一つである国内の冷温帯落葉広葉樹林について、樹冠上の炭素収支を再現することのできるモデルを構築した。モデルでは一日毎の光合成総生産量と生態系呼吸、および生態系純生産量を推定する。また、展葉開始日を積算温度の関数とすることにより、春季の気温変動が落葉樹林の展葉開始時期に与える影響を考慮している。観測開始後1年間のデータを使ってモデルパラメータを決定し、合計3年半にわたる観測結果と比較したところ、展葉・落葉開始前後のパラメータに改良すべき点があるものの、モデルは観測された炭素収支の季節変化を良く再現することを確認した。またモデル計算と観測値の双方の結果から、春先に特に気温が高かった1998年の生育期間前半には、展葉開始日がその他の年に比べて20日以上早くそれがGPPとNEPを増加させたことがわかった。また、生育期間の短い冷温帯林では夏季の天候（特に入力放射量）の年々変動に炭素収支が敏感であることなどがわかった。今後は、高山サイトで確認されたNEPの年々変動の特徴が、国内および東アジアの落葉樹林帯で共通に見られる性質であるかどうか、年々変動を引き起こす要因とその感受度が気候帯や植物群系によってどのように変化するかなどを観測データから明らかにするとともに、観測によって得られる年々変動を各種生態系モデルの結果と比較することによりモデルの応答を検証することなどが課題である。

(2) 富士吉田サイト

アジアフラックス観測サイトに属する冷温帯常緑針葉樹林のタワーフラックス・微気象観測データを対象に、時系列データに特化した新たなデータ管理システムを開発し、データベース化を

行った。この観測データベースを用いて、生態系純生産量の推定モデルを作成し、生態系純生産量の年々変動とその要因について解析した。3年間の生態系純生産量の推定を行った結果、推定値は観測値の季節変化、年々変動を概ね再現できることが分かった。生態系純生産量の年々変動は、年間の気温、放射量の総量ではなく季節内変動の積み重ねによって生じていた。季節内変動は、生態系呼吸量よりも生態系総生産量が大きく、総生産量の最大値に影響する気温の緩やかな変化が総生産量のおおまかな季節変化を決め、その中の小さな変動は主に光条件の変化によって生じていた。この生態系の純生産量は、大きな総生産量と大きな呼吸量との差によって生じている可能性があり、季節内変動等をより詳細に検討するためには、パラメタリゼーションの精度向上、その基礎となる観測データの精度管理が重要であることが示された。

森林生態系における内的あるいは外的要因による二酸化炭素収支への影響を評価するためには、生理的反応（光合成や呼吸など）のメカニスティックなモデル化が不可欠である。特に、光合成過程のモデル化に関しては、生化学プロセスモデル(1, 2)の適用が望ましい。これによって光合成反応の再現性・予測性が格段に向上する。本課題では、タワー観測によるCO₂フラックスの変動要因を定量的に説明するため、そうした生化学的あるいは生産生態学的パラメータの収集と定量化に取り組み、アカマツ林光合成の生化学的プロセスにおいてキーとなるパラメータの時間的空間的変異を明らかにし、葉群構造をもとにした群落光合成の環境応答をシミュレートすることが可能となった。

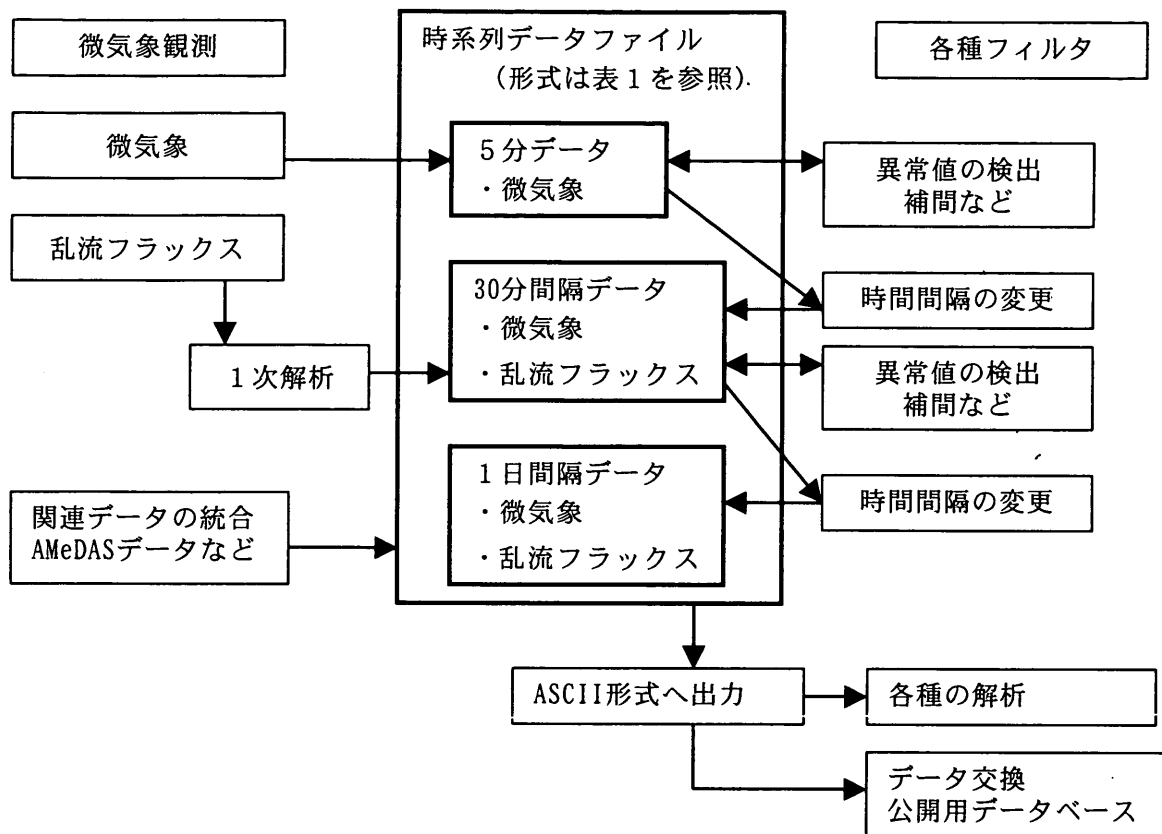
また、アカマツ林の林分構造とその動態とリンクさせたCO₂収支の評価に向けて、光合成を担う樹冠動態を記述するための樹形発達モデルを視野に、枝シュートレベルの空間構造や齡構造等の解析、年輪データによる過去の成長履歴の復元に向けた解析が進んでおり、当該アカマツ林における長期的な成長変動とCO₂フラックスの動態とを統合・評価する見通しが得られつつある。

6. 引用文献

- 1) Baldocchi D.D. & Harley P.C. (1995) Scaling carbon dioxide and water vapor exchange from leaf to canopy in a deciduous forest. II. Model testing and application. *Plant, Cell and Environment* 18, 1157-1173.
- 2) Farquhar G.D. & von Caemmerer S. (1982) Modelling of photosynthetic response to environment. In *Encyclopedia of Plant Physiology, New Series, Vol. 12B: Physiological Plant Ecology II* (eds O.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond & H. Ziegler), pp. 549-587. Springer-Verlag, Berlin.
- 3) Saigusa N., Yamamoto S., Murayama S., Kondo H., and Nishimura N. (2002): Gross primary production and net ecosystem production of a cool-temperate deciduous forest estimated by the eddy covariance method., *Agricultural and Forest Meteorology*, 112, 203-215.
- 4) Yamamoto S, Murayama S, Saigusa N., and Kondo H. (1999) Seasonal and inter-annual variation of CO₂ flux between a temperate forest and the atmosphere in Japan. *Tellus*, 50B, 402-413.

Appendix 時系列データ管理システムとデータベースの概要

(1) 時系列データベースの概念と処理の流れ



(2) 時系列データに作用するフィルタ・プログラム

DBXS.FOR 演算	時系列データ処理の制御と処理履歴の管理 多項式作用 要素間演算 直線補間 集計（合計、平均、加重平均など） 時間間隔の変更
異常値検出	異常値検出（絶対値、標準偏差）、欠測値化 異常値検出（放射量）、欠測値化 他要素の異常値検出結果の反映 他要素を参照して欠測値を補完
属性変更 データ作成・追加	ヘッダの編集（要素の説明、単位、表示フォーマットなど） データの新規作成 ASCIIデータの追加 ASCIIデータへの出力
GUI	時系列データのヘッダ表示と内容の簡易表示 データのチャート表示、対応するテーブル表示、手作業による異常値の書き出し、チャート印刷など ASCIIデータへの出力 など

(3) 時系列データベース取り扱いのためのFORTRANサブルーティンライブラリ

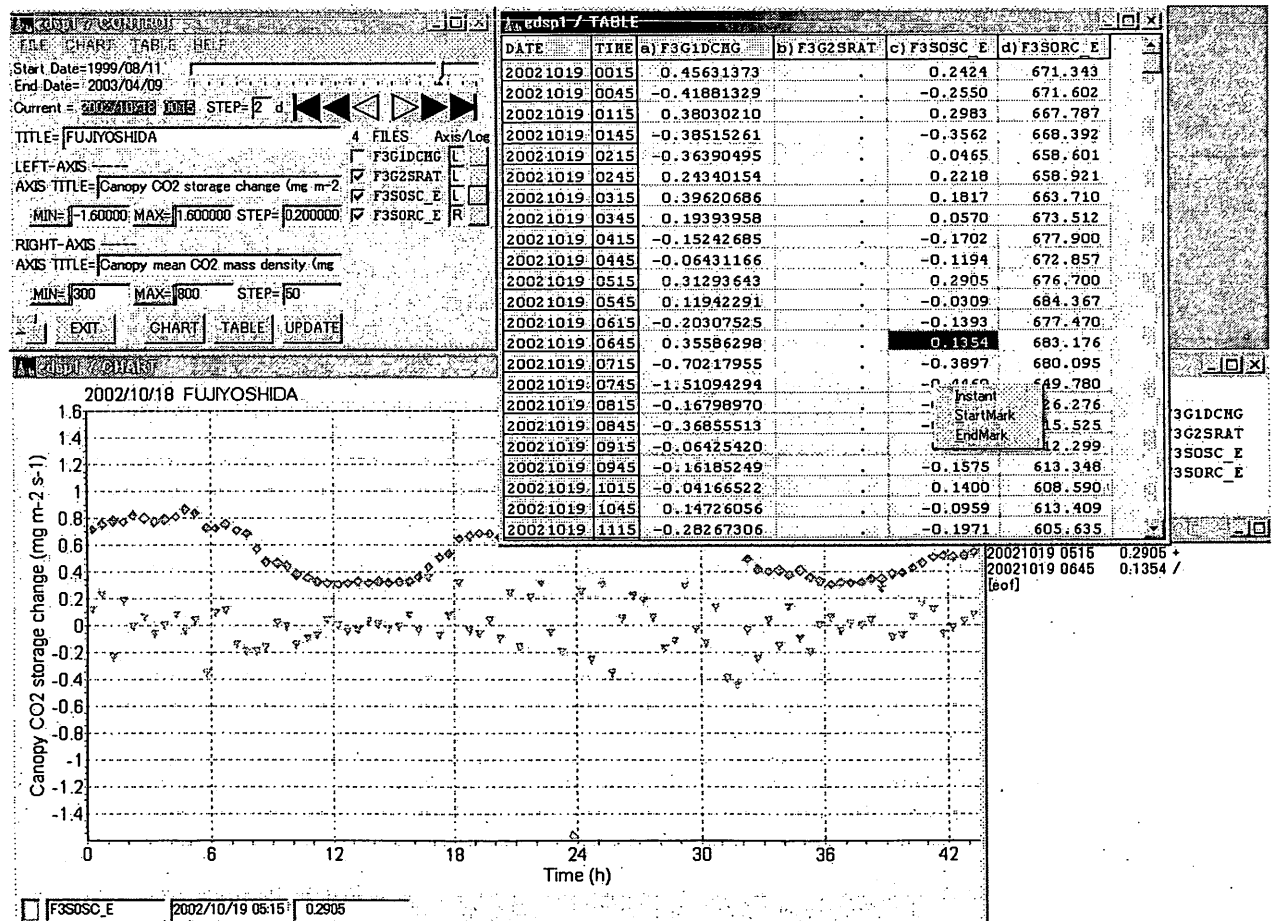
- ・時系列データのヘッダ情報取得と出力
- ・データ部分の入出力（単要素、複数要素）
- ・時系列ラベルとレコード番号の相互変換
- ・時刻計算ルーティン

など、開発された時系列データベースをFORTRANから取り扱うためのハンドラを多数用意。

(4) 時系列データに対するデータ管理作業の例

この例では、チャート上でのデータの確認作業を示す。チャート上で異常が発見された場合は、データをテーブル上で再確認し、必要ならその値を時系列ラベルとともにファイルに出力する。ファイルに書き出されたデータを、元のファイルに作用させることで、異常値を欠測値化するのに使用される。同一のファイルに対してこの処理を行うことも可能であるが、通常はデータのバージョンを1進めた別ファイルに結果を保存する。同時にファイルの変更履歴が更新される。

異常値を欠測値化したデータは、最も信頼性の高い観測データとして、各種のパラメタリゼーションの入力データとして使用される。また、欠測値を補完して連続性が確保されたデータは、モデルへの入力データとして使用される。



7. 国際共同研究等の状況

本研究の観測サイトはアジアにおける温室効果ガスフラックス観測ネットワーク（アジアフラックス）の一つと位置付けられている。現在、アジアフラックスに参加する研究機関と協同し、定期的に打ち合わせを行ってデータの品質管理やデータベース構築手法に関する情報交換を行っている。また、本研究で得られた各種観測データは、分散型データベースシステム“Ecosystem Database in AIST”により公開中（高山、一部公開準備中）、あるいは公開準備中（富士吉田）であると同時に、FLUXNETで構築されたデータベースにも参加してデータ登録を行っている。

8. 研究成果の発表状況

(1) 誌上発表（学術誌・書籍）

<学術誌（査読あり）>

- ① 三枝信子：微量気体のフラックス、気象研究ノート、vol.199, 124-129(2001)

「オープンパス型とクローズドパス型の赤外分析計を用いたフラックス観測の比較」

- ② H.Kondo, N.Saigusa, S.Murayama and S.Yamamoto: Journal of the Meteorological Society of Japan, 79, 11-21(2001)

“A numerical simulation of the daily variation of CO₂ in the central part of Japan”

- ③ N.Saigusa, S.Yamamoto, S.Murayama, H.Kondo, M.Gamo: Proceedings of International Workshop for Advanced Flux Network and Flux Evaluation, 145-148(2001)

“A long-term flux measurement over a cool-temperate deciduous forest by the eddy covariance method”

- ④ S.Yamamoto, N.Saigusa, S.Murayama, H.Kondo: Proceedings of International Workshop for Advanced Flux Network and Flux Evaluation, 5-10(2001)

“Long-term results of flux measurement from a temperate deciduous forest site (Takayama)”

- ⑤ 川崎達郎・千葉幸弘・荒木真岳・韓慶民：アカマツ枝の3次元構造と居所的環境の関係。第53回日林関東支論，91-92, 2001.

- ⑥ N.Saigusa, S.Yamamoto, S.Murayama, H.Kondo, and N.Nishimura: Agricultural and Forest Meteorology, 112, 203-215(2002)

“Gross primary production and net ecosystem production of a cool-temperate deciduous forest estimated by the eddy covariance method”

- ⑦ 千葉幸弘、気温変動下における森林生態系 CO₂ 収支、第54回日林関東支論. 157-158, 2002.

<学術誌（査読なし）>

- ① Chiba, Y. Forestry and CO₂ absorption by forests. Farming Japan, 37, 18-20, 2003

- ② 千葉幸弘. 地球温暖化を防止するための森林施業の意義と課題、山林1425、17-24、2003

<書籍>

- ①竹内均監修：地球環境調査計測事典(第1巻 陸上編)、フジテクノシステム、792-803(2002)

「第4編 第3章 第3節 植物群落の水・熱・CO₂フラックス測定法(執筆担当：三枝信子)」

<報告書類等>

① N. Saigusa, S. Yamamoto, S. Murayama, M. Gamo, H. Kondo, Y. Fujinuma, T. Hirano: Supplement to EOS, Transactions, American Geophysical Union, Vol. 82, No. 47, B42D-02(2001)

“Net CO₂ Exchanges over Contrastive Forest Ecosystems in Japan: Reponses to Temperature Variability”

② N. Saigusa, S. Yamamoto, S. Murayama, H. Kondo, Y. Fujinuma, and T. Hirano: Extended Abstracts, Sixth International Carbon Dioxide Conference, Vol. 1, TE26, 329-331(2001)

“Long-term measurements of net CO₂ exchanges over contrastive forest ecosystems in Japan”

③ N. Saigusa, S. Yamamoto, S. Murayama, H. Kondo: Abstracts for International Symposium at Gifu University, Evaluation of Terrestrial Carbon Storage and Dynamics by In-situ and Remote Sensing measurements, 62-66(2002)

“Seasonal and inter-annual variation of Gross primary production and net ecosystem exchange at a cool temperate deciduous forest in Takayama”

(2) 口頭発表

① N. Saigusa, S. Yamamoto, S. Murayama, H. Kondo: International workshop for Advanced Flux Network and Flux evaluation, Sapporo, Japan, 2000

“A long-term flux measurement over a cool-temperate deciduous forest by the eddy covariance method.”

② N. Saigusa, S. Yamamoto, S. Murayama, H. Kondo, : American Meteorological Society, 24th Conference on Agricultural and Forest Meteorology, 210-211, Davis, USA, (2000)

“Gross primary production and net ecosystem exchange of a cool-temperate deciduous forest estimated by the eddy covariance method.”

③ 三枝信子・蒲生稔・山本晋・村山昌平・近藤裕昭：第48回日本生態学会(2001)

「冷温帯落葉広葉樹林における生育期間の年々変動」

④ N. Saigusa, S. Yamamoto, S. Murayama, M. Gamo, H. Kondo, Y. Fujinuma, and T. Hirano: AGU 2001 Fall meeting, San Francisco, USA, (2001)

“Net CO₂ Exchanges over Contrastive Forest Ecosystems in Japan: Reponses to Temperature Variability”

⑤ Kawasaki, T. (川崎達郎)、Chiba, Y. (千葉幸弘)、Araki, M. (荒木眞岳)、, IUFRO "Canopy processes" workshop, Linking the complexity of forest canopies to ecosystem and landscape function. Oregon, USA., 30, (2001)

“The spatial branching structure at the crown of *Pinus densiflora*, measured with 3-D digitizer. (3次元デジタイザで計測したアカマツ樹冠の分枝構造)”

⑥ 川崎達郎、千葉幸弘、荒木眞岳、韓慶民, 第3回富士山セミナー(山梨県環境科学研究所), 2, (2001)

「アカマツ枝の3次元構造と局所的な光環境の関係」

- ⑦ 韓慶民、川崎達郎、千葉幸弘、第3回富士山セミナー(山梨県環境科学研究所), 4, (2001)
「富士アカマツ林における個葉の光合成に関するパラメーターの樹冠内変化」
- ⑧ 三枝信子・山本晋・村山昌平・近藤裕昭：日本気象学会2002年秋季大会(2002)
「冷温帯落葉広葉樹林における生態系純生産量の長期変動」
- ⑨ N.Saigusa, S.Yamamoto, S.Murayama, H.Kondo: International Symposium at Gifu University, Evaluation of Terrestrial Carbon Storage and Dynamics by In-situ and Remote Sensing measurements, Gifu, Japan (2002)
“Seasonal and inter-annual variation of Gross primary production and net ecosystem exchange at a cool temperate deciduous forest in Takayama”
- ⑩ 韓慶民、川崎達郎、千葉幸弘：日本生態学会大会講演要旨集, 49, 154, (2002)
「富士山アカマツ林における炭素固定量の推定 I.個葉の光合成に関するパラメーターの樹冠内変化」
- ⑪ 韓慶民・川崎達郎・千葉幸弘：第49回日本生態学会大会講演要旨集, pp.154 (2002)
富士山アカマツ林における炭素固定量の推定 I.個葉の光合成に関するパラメータの樹冠内変化
- ⑫ 韓慶民・川崎達郎・千葉幸弘：第113回日本林学会大会学術講演集, pp.537 (2002)
富士山アカマツ林における炭素固定量の推定 II.個葉の光合成に関するパラメータの季節変化.
- ⑬ 川崎達郎、千葉幸弘、荒木真岳、韓慶民：日本生態学会大会講演要旨集, 49, 154 (2002)
アカマツ樹冠内の光環境の異なる一次枝の3次元構造と着葉形態
- ⑭ 三枝信子・山本晋・村山昌平・近藤裕昭：第50回日本生態学会(2003)
「微気象学的方法によって測定された冷温帯林における生態系純生産量の年々変動」
- ⑮ 川崎達郎、千葉幸弘、荒木真岳、韓慶民：日林学術講, 114, 266 (2003)
富士山フラックスサイトにおけるアカマツ成木の樹皮呼吸
- ⑯ 韓慶民・川崎達郎・荒木真岳・千葉幸弘：日林学術講, 114, 263, (2003)
富士山アカマツ林における炭素固定量の推定III. 個葉から林分へのスケールアップ

(3) 出願特許

なし

(4) 受賞等

なし

(5) 一般への公表・報道等

なし

9. 成果の政策的な寄与・貢献について

現時点での直接的な寄与は特になし