

北方落葉樹林における光合成・蒸散特性の季節変化

樹冠単層モデルを用いた解析

誌名	日本林學會誌 = Journal of the Japanese Forestry Society
ISSN	0021485X
著者名	田中, 広樹 太田, 岳史 桧山, 哲哉 Maximov, T.C.
発行元	日本林學會
巻/号	82巻3号
巻号補足	
掲載ページ	p. 259-267
発行年月	2000年8月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター

Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



論 文

北方落葉樹林における光合成・蒸散特性の季節変化 ——樹冠単層モデルを用いた解析——

田中 広樹^{*1}・太田 岳史^{2,4}・檜山 哲哉^{3,4}・Maximov, Trofim C.⁵

田中広樹・太田岳史・檜山哲哉・Maximov, T. C.: 北方落葉樹林における光合成・蒸散特性の季節変化—樹冠単層モデルを用いた解析— 日林誌 82: 259~267, 2000 北方落葉樹林における光合成・蒸散特性を明らかにするために、シベリアタイガのカラマツ林樹冠上での CO₂・H₂O フラックス観測を行った。開葉前にはフラックスは検出されず、夏期には正午または正午直前にピークを持つ日周変化が見られた。高温乾燥による光合成抑制は見られたが、蒸散抑制は明らかではなかった。また、光合成・蒸散活動は開葉の時期に急激に活性化し、夏期の終りに向かって緩やかに減衰した。更に、観測されたフラックスから気象環境の季節変化の効果を取り除き、その時点での光合成・蒸散特性を評価するために、樹冠単層モデルを用いて光合成・蒸散特性を表現する最小群落抵抗、クロロフィル密度、光量子捕捉率などのパラメータを抽出した。パラメータの変化から、開葉期の特性の変化が明瞭に表現された。蒸散活性と光合成活性には開葉後も2週間程度の成熟期があることが示唆され、クロロフィル密度のような量的特性は比較的早く定常に達することが示唆された。

キーワード: 光合成, CO₂ フラックス, 樹冠単層モデル, 蒸散, 北方落葉樹林

Tanaka, H., Ohta, T., Hiyama, T., and Maximov, T. C.: Seasonal variation of photosynthesis and transpiration properties of a boreal deciduous forest: Analysis using a single layer canopy model. J. Jpn. For. Soc. 82: 259~267, 2000 In order to clarify the properties of photosynthesis and transpiration of a boreal deciduous forest, observations of CO₂ and H₂O fluxes were carried out over a larch forest canopy in Siberian Taiga. The fluxes have not been detected when leaves have not sprouted yet, while the fluxes in summer showed diurnal change with a peak at noon or just before noon. The observed fluxes in summer suggests that high temperature and high vapor pressure deficit inhibits photosynthetic activity, but the inhibition for transpiration activity is not clear. The seasonal change of fluxes shows that photosynthesis and transpiration activities are rapidly activated at a sprouting period, and gradually inactivated toward the end of summer. In order to remove the influence of meteorological environmental change from the observed fluxes and to evaluate the properties of photosynthesis and transpiration, the parameters, such as the minimum canopy resistance, the chlorophyll density, and the fraction of the PAR availability, are calculated using a canopy single-layer model. The rapid change of each parameter at the sprouting period clearly represents the change of the properties at the sprouting period. It is suggested that there is 2-week activating period after sprouting for the properties of transpiration and photosynthetic activity, while the quantitative property, such as the chlorophyll density, quickly reaches to stationary relatively to other properties.

Key words: a boreal deciduous forest, a canopy single layer model, CO₂ flux, photosynthesis, transpiration

I. はじめに

森林-大気間の二酸化炭素 (CO₂) と水蒸気 (H₂O) の交換速度は、生理生態学、気象学、水文学における多くの課題と密接な関係をもっている。特に、いわゆる温室効果予測の不確定要素を減少させるために、森林など様々な地表面の CO₂ の供給源あるいは放出源としての特性を季節変化スケールで明らかにすることが重要である。地表面と大気とのエネルギー交換や物質交換の速度 (フラックス) を測定し、その物理過程を明らかにすることは、上記研究分野における重要な課題の一つである。しかしながら、大気-地表面間の CO₂ フラックスに関する研究としては、短期集中的な CO₂ フラックス観測と乱流現象に関する解析の結果は多く報告されてきた (e.g., Ohtaki, 1980; Anderson *et al.*, 1986; Fan *et al.*, 1990) が、長期の CO₂ フラッ

クス観測は、近年になるまでほとんど行われてこなかった。蒸発散に関する研究のレビュー (e.g., Kelliher *et al.*, 1993) では、地理的分布の広さにも関わらず、天然の針葉樹林と草原における群落スケールのフラックス測定は多くなく、主に経済的な事情によって、群落スケールにおけるほとんどの研究は人工針葉樹林と作物群落で行われていると指摘されている。

近年では、閉光路式の赤外線ガスアナライザーを用いた渦相関法によるフラックスの長期測定が盛んに行われるようになり、Greco and Baldocchi (1996), Valentini *et al.* (1996), Goulden *et al.* (1996), Black *et al.* (1996), Goulden *et al.* (1997), Suyker *et al.* (1997), 安田ら (1998) らによって、様々な地表面についての渦相関法による長期の CO₂ フラックス観測結果が報告されている。しかしながら、シベリア北方針葉樹林の広大な生態系に関

* 連絡・別刷請求先 (Corresponding author) E-mail: hiro99@kais.kyoto-u.ac.jp

¹ 京都大学大学院農学研究科 (606-8502 京都市左京区北白川追分町)

Graduate School of Agriculture, Kyoto University, Kitashirakawa Oiwake-cho, Sakyo-ku, Kyoto 606-8502, Japan.

² 岩手大学農学部 Fac. of Agric., Iwate Univ., Morioka 020-8550

³ 名古屋大学大気水圏科学研究所 Inst. for Hydrospheric-Atmospheric Sci., Nagoya Univ., Nagoya 464-8601

⁴ 地球観測フロンティア研究システム Frontier Obs. Res. System for Global Change, Tokyo 105-6791

⁵ Inst. for Biological Problems of Cryolithozone, SD, RAS, Yakutsk, RUSSIA, 677891

するデータは極めて少ない。この空白地帯を埋めるべく、1996年より GEWEX/GAME-Siberia プロジェクトがスタートし、1997年にシベリア地域の天然の北方針葉樹林においてフラックス観測が開始された。

一方、地球規模での気候変動の予測のためには、各地点で独立に行われる地表面フラックスの測定結果を広域スケールへ拡張する手法が不可欠である。地表面フラックスは、刻々と変化する気象要素と、地表面の光合成特性や蒸散特性などの諸特性によって変化する。このため、標準化植生指数 (NDVI) などのリモートセンシングデータとの比較解析によって広域におけるフラックスを推定するためには、各地表面のフラックスに関わる諸特性を単純な指標で表現することが必要であると考えられる。本研究では、そのために Jarvis (1976) 型の群落抵抗モデルに、光合成反応を表現するための Farquhar *et al.* (1980) 型のモデルを結合させた樹冠単層モデル (ビッグリーフモデル) を用いる。数値モデルを用いることによって、観測されたフラックスより本観測地における観測時点での光合成・蒸散特性を、モデル中のフィッティングパラメータとして抽出し、表現することが可能となる。

本論文では、第一に情報の空白地帯となっている本地域での 83 日間 (1997/08/17~1997/08/29, 1998/05/15~1998/07/23) の渦相関法によるフラックス測定の結果を示す。閉光路式の赤外線ガスアナライザーによる CO_2 濃度および水蒸気圧の測定上の問題としては、エアサンプリング時のスペクトルロスによる算出フラックスの過小評価が報告されている (e.g., Leuning and Judd, 1996) が、その補正法については未だ不確かさが残っている。更に、夜間のように比較的大気安定状態にある場合にフラックスが過小評価となる可能性が指摘されており、安定度による補正は未だ重要な課題となっている。このように、渦相関法によって観測されたフラックスの精度に関しては検討の余地が残っているが、本研究では、このスペクトルロスや安定度による効果は無視する。本論文では、誤差の大きくなると考えられる CO_2 や H_2O の年間収支に関する考察は行わず、相対的なフラックスの季節変化および日周期変化と気象環境要素との関係を議論する。更に光合成・蒸散特性抽出のために使用するビッグリーフモデルの概要を示し、本観測より得られた最小群落抵抗などのパラメータの季節変化について考察を加える。

II. 観測場所と観測方法

観測は、ロシア連邦サハ共和国ヤクーツク市より北へ約 20 km の地点に設けられた微気象観測塔で行われた ($62^\circ 08' \text{N}$, $129^\circ 75' \text{E}$, 図-1)。本観測地は永久凍土地域に位置し、北東に向かって 1.6 度の傾斜をもった極めて平坦なカラマツ (*Larix cajanderi*) が優占する森林である。本観測地における標高は 220 m (a.s.l.) であり、活動層の厚さはおよそ 1.2 m、樹冠を構成するカラマツの平均樹高は 18 m である。立木密度は 1 ha 当たり 840 本であり、プラ

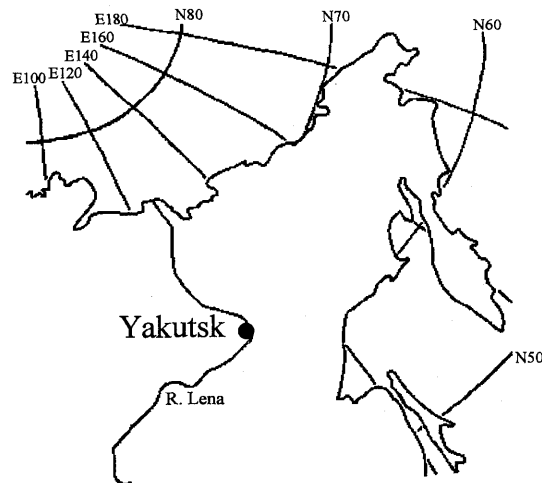


図-1. 調査地位置図
Location of study site.

ントキャノピーアナライザー (LI-COR, LAI-2000) による葉面積指数は、展葉後の夏期にはおよそ 1.2 である。また、コケモモ (*Vaccinium* spp.) が下層植生として存在し、その平均樹高は 0.05 m である。

樹冠上でのフラックス測定は、1997年8月17日から8月29日の13日間と1998年5月15日から7月23日の70日間の合計83日の間、ほぼ連続して行われた。渦相関法によるフラックス算定のための測定は、高度 32 m の樹冠上において、三次元超音波風速温度計 (KAIJO, DA-600) と閉光路式の赤外線ガスアナライザー (LI-COR, LI-6262) を用いて行われた。ガスアナライザーへのエアサンプリングは三次元超音波風速温度計に近接するようにポリエチレン製チューブ (内径 4 mm, 長さ 350 cm) を接続したサンプリング口を設置し、エアポンプを用いて、1997年は 1.5 L min^{-1} , 1998年は 1.0 L min^{-1} で行われた。渦相関法を適用するための各変動成分の測定は 10 Hz の時間間隔で行い、フラックス算出のための平均化時間は 15 分とした。鉛直風速については、15 分平均の吹き上げ角が 0 となるように補正を施した。

ところで、閉光路式ガスアナライザーでは、測定対象空気がチューブを通過し、アナライザーまで到達するのに一定の時間がかかるため、測定された濃度の時間変動は源位置での濃度変動に対して時間遅れをもつ。鉛直風速との共分散としてフラックスを算出する場合、時間遅れの修正が必要となる。 CO_2 および H_2O フラックスが十分に大きいときには、 CO_2 および H_2O は乱流渦によって輸送されていることから、これらの濃度変動は鉛直風速の変動と相関がある。濃度変動の位相を 0.1 秒づつ遅らせて、その都度、濃度変動と鉛直風速変動の相関係数を算出し、それが最大となる延滞時間を特定した。エアポンプの流量を一定とみなし、 CO_2 および H_2O フラックスが十分に大きいと考えられる晴天日の日中の平均的な時間遅れを本観測での CO_2 および H_2O データ記録の時間遅れとみなした。見積

られた時間遅れは、1997年の観測では4.0秒であり、1998年の観測では5.5秒であった。

フラックス観測と同時に樹冠上における全天日射量が短波放射計(EKO, CM-6 F)によって測定された。本研究では、フラックス算出のための平均化時間にあわせ、15分平均の値をフラックス測定時の全天日射量として用いた。また、気温および風速は超音波風速温度計により測定された値、CO₂濃度および大気水蒸気圧は赤外線ガスアナライザーにより測定された値のそれぞれ15分平均値を用いた。ただし、超音波風速温度計による測定が困難となる降雨時および降雨直後の測定プローブが乾くまでの間については計算から除外し、降雨中および降雨直後における樹冠遮断蒸発の効果はないものとした。

その他の水文・気象要素の測定については、Ohta and Hiyama (1998)を参照のこと。

III. 観 測 結 果

1. エネルギー収支

森林樹冠上におけるエネルギー収支は次式のように記述される。

$$R_n = H + \lambda E + G + J \quad (1)$$

ここで、 R_n は正味放射量、 H は顕熱フラックス、 λE は潜熱フラックス、 G は地中貯熱変化量、 J は樹冠内における貯熱変化量である。日単位での樹冠内貯熱変化量は無視できるものとして、日有効エネルギー量($R_n - G$)と渦相関法によって測定された日積算の熱フラックス($H + \lambda E$)を比較したところ、以下の関係式を得た。

$$R_n - G = 0.752(H + \lambda E) \quad (2)$$

すなわち、渦相関法によって測定された熱フラックスは、有効エネルギーの75.2%程度であり、(1)式が成立せず、一定の割合で過小となった。本観測より得られた比率は、他地域において報告されている60~90% (e.g., Verma *et al.*, 1986; Lee and Black, 1993; Kelliher *et al.*, 1997; Constantin *et al.*, 1998)の範囲に入っている。このようにエネルギー収支式が成り立たない原因は、上述の通り、渦相関法による観測の精度の問題や、鉛直一次元でのみ熱

輸送が起こるものとする測定原理上の仮定に起因する可能性があるが、これらの究明は今後の大きな課題であり、将来解明されなければならない。本研究では、現在のところ最も精度の高い測定法と考えられる渦相関法による測定値を用いて、以下の議論を行う。

2. 日周期変化

図-2に各季節の代表的な晴天日におけるCO₂およびH₂Oフラックスの日変化とともに日射量、気温、飽差の日変化を示し、それぞれの日の気温、飽差、潜熱フラックス、CO₂吸収速度の最大値を表-1にまとめる。開葉前(1998/05/21, 05/22)にはほとんどフラックスは検知され

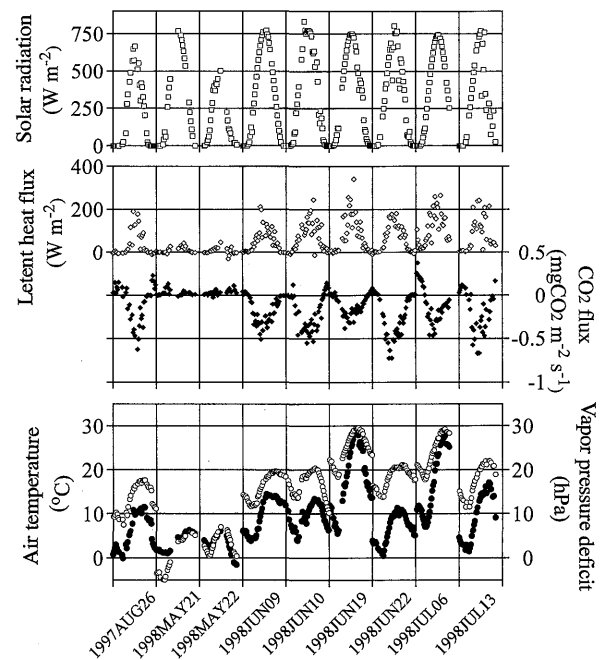


図-2. CO₂およびH₂Oフラックス、日射量、気温、飽差の日変化

Diurnal courses of CO₂ and H₂O fluxes, solar radiation, air temperature, and vapor pressure deficit. □, Solar radiation; ○, Air temperature; ◆, CO₂ flux; ●, Vapor pressure deficit; ◇, Latent heat flux.

表-1. 各晴天日における気温、飽差、潜熱フラックス、CO₂吸収速度の最大値

Maximum value of air temperature, vapor pressure deficit, latent heat flux, and CO₂ uptake on each fine day.

Condition	Date	Maximum air temperature (°C)	Maximum vapor pressure deficit (hPa)	Maximum latent heat flux (W m ⁻²)	Maximum CO ₂ uptake (mg m ⁻² s ⁻¹)
The end of summer	1997/8/26	17.7	11.6	191	0.62
Before sprouting	1998/5/21	6.0	6.3	46	0.01
	1998/5/22	7.0	6.0	49	0.02
After sprouting	1998/6/9	19.7	14.5	212	0.51
	1998/6/10	20.5	13.4	246	0.55
Hot condition	1998/6/19	29.5	28.4	341	0.38
	1998/7/6	29.3	27.7	265	0.46
Cool condition	1998/6/22	21.2	11.4	181	0.72
	1998/7/13	22.1	17.1	241	0.67

ず、開葉直後 (1998/06/09, 1998/06/10) には、正午または正午直前にピークをもつ放物線状の変化を示し、日最大潜熱フラックスおよび日最大 CO_2 吸収速度は、それぞれ 200 W m^{-2} および $0.5 \text{ mg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ を超え、ピーク値は夏期の間、同規模で維持された。

夏期について更に詳細にみると、比較的冷涼多湿な日 (1998/06/22, 07/13) と比較的高温乾燥な日 (1998/06/19, 07/6) の間に、検出された CO_2 フラックスの値に明瞭な差異がみられた。すなわち、冷涼多湿条件下における CO_2 吸収速度は、高温乾燥条件下に比べて大きかった。しかしながら、 H_2O フラックスについては、 CO_2 フラックスにおいてみられたような差異はみられない。この結果は高温および乾燥によって光合成活動は著しく抑制されるが蒸散活動の抑制はほとんど起こっていない可能性を暗示する。気孔を介して起こる植物体からの蒸散は、気孔内外での水蒸気圧の勾配にしたがって、気孔の開度に応じて、その強度が決まると考えられる。したがって、高温あるいは乾燥にともなう気孔閉塞による効果が、水蒸気移動の機動力としての飽差の相違によって打ち消され、結果的に H_2O フラックスが同程度となった可能性も考えられ、それぞれの効果を分離して検討する必要がある。

3. 季節変化

任意時刻におけるフラックスの5日平均値を次式により算出し、5日平均の CO_2 および H_2O フラックスの変化を図-3に示した。また、日射量、気温、飽差、 CO_2 濃度についても同様に5日平均の日変化を図-3に示した。

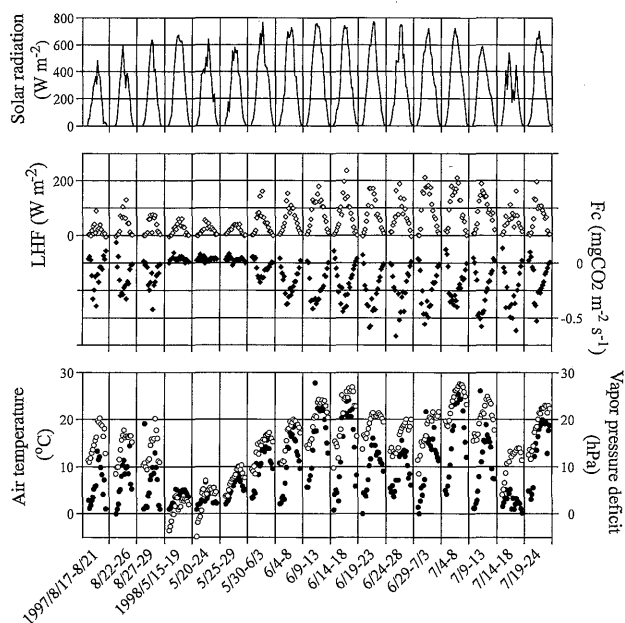


図-3. 5日平均の CO_2 および H_2O フラックス、日射量、気温、飽差の季節変化

Seasonal change of 5-day averaged CO_2 and H_2O fluxes, solar radiation, air temperature, and vapor pressure deficit.

$$F(t) = \frac{\sum_{d=d_0}^{d_0+n} F_{d,t}}{N} \quad (3)$$

ここで、 $F(t)$ は $n(=5)$ 日間 (d_0 から d_0+n) の時刻 t における平均フラックス ($\text{mg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)、 N はデータの数、 $F_{d,t}$ は日付 d 時刻 t におけるフラックス ($\text{mg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) である。また、表-2に5日ごとの日平均フラックスを示した。計算される平均フラックスは、前述したように降雨中および降雨直後の値が除かれていることに注意する必要がある。すなわち、算出される平均フラックスは無降雨日の平均であり、そのまま積算して純光合成量と蒸散量とするのは危険である。そのため、本論文では森林群落の環境応答活動の活性度の指標としてのみ取り扱う。光合成活動と蒸散活動は開葉の時期 (1998/05/30 から 1998/06/08) に急激に活性化し、夏期の終りに緩やかに減衰した。

IV. モデルの概要

1. 各フラックスの基礎式

前節では、観測結果にもとづいた森林群落の光合成および蒸散特性の定性的な記述を行った。気象条件の異なる他の季節や他地域の森林との比較を行う場合や衛星画像データとの比較を行う場合などには、これらの特性をその時点での気象条件から独立した客観的な指標を用いて表現することが必要である。そこで、本研究では、数値モデルを用いて、観測されたフラックスから光合成および蒸散特性を表現するパラメータの抽出を試みる。

はじめにモデルの概要を述べる。本モデルは森林を大きな1枚の葉とみなした、いわゆるビッグリーフ型のモデルである。運動量、顕熱、潜熱、 CO_2 は、大気とビッグリーフとの間でのそれぞれの差と輸送抵抗に応じて輸送さ

表-2. 5日平均の CO_2 および H_2O フラックス
Mean CO_2 and H_2O fluxes for five days.

	Periods	H_2O exchange (mm day^{-1})	CO_2 exchange ($\text{mgC m}^{-2} \text{ day}^{-1}$)
1997	16-Aug~20-Aug	0.49	-79
	21-Aug~25-Aug	0.66	-94
	26-Aug~30-Aug	0.66	-126
1998	15-May~19-May	0.55	65
	20-May~24-May	0.37	60
	25-May~29-May	0.47	81
	30-May~03-Jun	0.92	-29
	04-Jun~08-Jun	1.51	-209
	09-Jun~13-Jun	2.47	-404
	14-Jun~18-Jun	2.30	-346
	19-Jun~23-Jun	2.05	-327
	24-Jun~28-Jun	1.88	-369
	29-Jun~03-Jul	2.14	-355
	04-Jul~08-Jul	2.66	-295
	09-Jul~13-Jul	2.50	-301
	14-Jul~18-Jul	1.48	-311
	19-Jul~23-Jul	1.90	-274

れるものとし、それぞれのフラックスを次式のように表す。

$$\tau = \frac{\rho_a U}{R_a} \quad (4)$$

$$H = \frac{\rho_a C_p (T - T_a)}{R_a} \quad (5)$$

$$\lambda E = \frac{\rho_a C_p (e_s(T) - e_a)}{\gamma(R_a + R_c)} \quad (6)$$

$$F_c = \frac{m_{CO_2} P (C_c - C_a)}{R(T + 273)(1.6^{2/3} R_a + 1.6 R_c)} + E \times 10^3 \frac{C_c + C_a}{2} \times 10^{-6} \quad (7)$$

ここで、 τ は運動量フラックス ($\text{g m}^{-1} \text{s}^{-2}$)、 H は顕熱フラックス (W m^{-2})、 E は H_2O フラックス ($\text{g H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$)、 F_c は CO_2 フラックス ($\text{mg CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)、 U は風速 (m s^{-1})、 T はビッグリーフ温度 ($^{\circ}\text{C}$)、 T_a は気温 ($^{\circ}\text{C}$)、 $e_s(T)$ は温度 T における飽和水蒸気圧 (hPa)、 e_a は大気の水蒸気圧 (hPa)、 C_c はビッグリーフ内部 CO_2 濃度 (mmol mol^{-1})、 C_a は大気 CO_2 濃度 ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)、 R_a は空気力学的抵抗 (s m^{-1})、 R_c は群落抵抗 (s m^{-1})、 ρ_a は空気密度 (g m^{-3})、 C_p は定圧比熱 ($\text{J g}^{-1} \text{K}^{-1}$)、 γ は乾湿計定数 ($\text{hPa } ^{\circ}\text{C}^{-1}$)、 λ は水の気化潜熱 (J g^{-1})、 m_{CO_2} は CO_2 の分子量 ($\approx 0.044 \text{ mg } \mu\text{mol}^{-1}$)、 R は気体定数 ($8.31, \text{J mol}^{-1} \text{K}^{-1}$)、 P は大気圧 ($\approx 1,013 \text{ hPa}$)である。(4)式においては、仮想葉内の風速を0と仮定している。また、(7)式においては、蒸散による気孔での対流の影響を考慮している (Jaman, 1974; von Caemmerer and Farquhar, 1981)。ビッグリーフ内部 CO_2 濃度 (C_c)は、ビッグリーフ上に仮定された気孔内における CO_2 濃度を意味し、群落を構成する個々の葉における気孔内の CO_2 濃度の代表値であると考えられる。また、ビッグリーフ温度 (T)は樹冠温度に対応するものと考えられる。

2. 群落抵抗サブモデル

群落抵抗は、ビッグリーフ上の気孔抵抗と考えることができる。したがって、群落抵抗の環境に対する応答は、個葉における気孔抵抗あるいは、気孔抵抗の逆数である気孔コンダクタンスの応答と同様であると仮定し、個葉についての気孔コンダクタンスモデル (Jarvis, 1976; 小杉ら, 1995)を仮想葉に拡張して用いる。

群落抵抗 (R_c)を、光合成有効放射量 ($Q, \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)、葉温 ($T, ^{\circ}\text{C}$)、飽差 (D, hPa)の関数とし、次式で表す。

$$R_c = \frac{R_{c \min}}{f(Q)g(T)h(D)} \quad (8)$$

$$f(Q) = \frac{Q}{q + \frac{1}{a R_{c \min}}} \quad (9)$$

$$g(T) = \left(\frac{T - T_n}{T_o - T_n} \right) \left(\frac{T_x - T}{T_x - T_o} \right)^{\frac{T_x - T_o}{T_o - T_n}} \quad (10)$$

$$h(D) = 1 - bD \quad (11)$$

ただし、

$$T < T_n \text{ および } T > T_x \text{ のとき } g(T) = 0$$

$$D > 1/b \text{ のとき } h(D) = 0$$

ここで、 $R_{c \min}$ 、 a 、 T_o 、 T_n 、 T_x 、 b は、群落ごとに固有のパラメータであり、それぞれ、最小群落抵抗、光合成有効放射量の増加に対する群落抵抗の初期減少率、最適温度、最低限界温度、最高限界温度、飽差の増大に対する群落抵抗の増加率に関連した値である。これらの値は蒸散特性を表現する固有パラメータと考えることができる。光合成有効放射量、葉温、飽差の関数 f 、 g 、 h は、それぞれ、0から1の間の値を変動する関数である。したがって、群落抵抗 (R_c)は、 $R_{c \min}$ から無限大まで変動する。

3. 光合成サブモデル

CO_2 フラックス (F_c)を算定するために、Kosugi (1996)によって改良された生化学的光合成モデル (Farquhar *et al.*, 1980)をビッグリーフに拡張して適用する。生化学的光合成モデルは C_3 植物の純光合成速度を算定するためのモデルである。生化学的光合成モデルでは、 CO_2 フラックス、すなわち、純光合成速度 ($A = -F_c$)は、PCR (Photosynthetic Carbon Reduction) 回路の回転速度 (リブローズニリン酸 (RuP_2) のカルボキシル化速度) (V_c)を用いて、次式のように表される。

$$A = m_{CO_2} V_c \left(1 - \frac{p(\Gamma^*)}{p(C_c)} \right) - R_d \quad (12)$$

ここで、 V_c は、PCR回路における RuP_2 カルボキシル化速度 ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)、 R_d は暗呼吸速度 ($\text{mg m}^{-2} \text{s}^{-1}$)、 $p(X)$ は X の分圧 (Pa)、 Γ^* はミトコンドリアの呼吸による CO_2 放出分を除いた場合の CO_2 補償点 ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)である。 CO_2 補償点における CO_2 分圧 ($p(\Gamma^*)$)および、ビッグリーフ内部 CO_2 分圧 ($p(C_c)$)は、次式より算出される。

$$p(\Gamma^*) = \frac{K_c p(O) V_{o \max}}{2 K_o V_{c \max}} \left(\approx 2205 \frac{K_c}{K_o} \right) \quad (13)$$

$$p(C_c) = P \times \frac{C_c}{1000000} \quad (14)$$

ここで、 K_c と K_o はそれぞれ CO_2 と O_2 についてのRubisco Michaelis-Menten定数 (Pa)、 $p(O)$ はビッグリーフ内部における O_2 分圧 ($\approx 21,000 \text{ Pa}$)、 $V_{c \max}$ はPCR回路におけるカルボキシル化の最高速度 ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)、 $V_{o \max}$ はPCO (Photosynthetic Carbon Oxygenation) 回路における酸化の最高速度 ($= 0.21 V_{c \max}$, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)である。

また、PCR回路におけるカルボキシル化速度 (V_c)は、 RuP_2 が再生されるのにかかる時間、すなわち、電子伝達系の反応速度によって決まる速度 (W_j , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)、カルボキシル化において RuP_2 が飽和してしまうことによって制限される速度 (W_c , $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)、リン酸塩の供給不足が起こることによって制限される速度 (W_p , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)のうちの最小値であるとして、次式のように表される。

$$V_c = \min\{W_j, W_c, W_p\} \quad (15)$$

ただし、

$$W_j = \frac{\epsilon(1-f)Q}{4.5 + 10.5 \frac{p(\Gamma^*)}{p(C_c)}} \quad (16)$$

$$W_c = V_{c \max} \frac{p(C_c)}{p(C_c) + K_c \left(1 + \frac{21000}{K_o}\right)} \quad (17)$$

$$W_p = \frac{V_{c \max}}{2} \quad (18)$$

ここで、 $\epsilon(1-f)$ は葉緑体の光量子の捕捉率、 Q は光合成有効放射量である。パラメータ K_c , K_o , R_d , $V_{c \max}$ は、温度に依存し、それぞれの関係は、以下のように与える (Farquhar *et al.*, 1980; Sharpe and DeMichele, 1977; Collatz *et al.*, 1991)

$$K_c = K_{c25} \exp\left\{\frac{(T-25) \times 59356}{(25+273)R(T+273)}\right\} \quad (19)$$

$$K_o = K_{o25} \exp\left\{\frac{(T-25) \times 35948}{(25+273)R(T+273)}\right\} \quad (20)$$

$$R_d = R_{d25} \frac{\exp\left\{\frac{(T-25) \times 66405}{(25+273)R(T+273)}\right\}}{1 + \exp\{1.3(T-55)\}} \quad (21)$$

$$V_{c \max} = V_{c \max 25} \frac{\exp\left\{\frac{(T-25) \times 58520}{(25+273)R(T+273)}\right\}}{1 + \exp\left\{\frac{703(T+273) - 220000}{R(T+273)}\right\}} \quad (22)$$

ただし、Kosugi (1996) と同様に、

$$K_{c25} = 46(Pa) \quad (23)$$

$$K_{o25} = 33000(Pa) \quad (24)$$

$$V_{c \max 25} = \rho k_c E_t \approx 218.9\rho \quad (25)$$

と仮定する。ここで、 K_{c25} , K_{o25} , R_{d25} , $V_{c \max 25}$ は 25°C における K_c , K_o , R_d , $V_{c \max}$ であり、 ρ はクロロフィル密度 (gChl m^{-2})、 k_c は単位時間当たりの PCR 回路の回転数 (RuP_2 カルボキシ化周期) (2.5 s^{-1} と仮定)、 E_t は酵素の総濃度 ($87.3 \mu\text{mol gChl}^{-1}$ と仮定) である。以上の式から、純光合成速度 (A) は、光合成有効放射量 (Q)、ビッグリーフ内 CO_2 濃度 (C_c)、ビッグリーフの温度 (T) の関数として表される。パラメータ ρ , R_{d25} , $\epsilon(1-f)$ は、個々の群落に固有の値であり、光合成特性を表現すると考える。その他の環境条件を一定として、 ρ および $\epsilon(1-f)$ が変化した場合の光合成速度と光合成有効放射量の関係を図-4 に示す。 ρ は一定環境下における光合成速度の光飽和に關係する値であり、 $\epsilon(1-f)$ は光合成有効放射量の増大に対する光合成速度の増加率に關係する値である。

V. モデルによる特性指数の抽出

1. 計算の手順

光合成および蒸散特性を表すと考えられるモデル中のパラメータ (特性指数) は観測されたフラックスデータを用いて最適化される。はじめに観測値を用いて空気力学的抵抗 (R_a) とビッグリーフ温度 (T) を次式より算出する。次式は (4) 式および (5) 式を変形したものである。

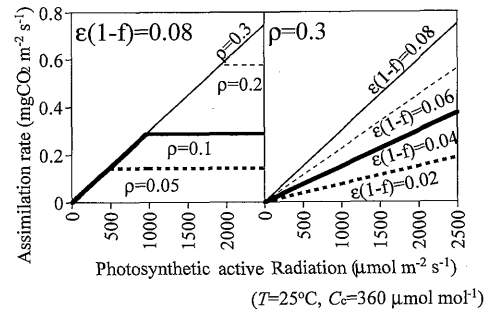


図-4. ρ と $\epsilon(1-f)$ の違いによる光合成速度と光合成有効放射量の関係

Relationship between assimilation rate and photosynthetic active radiation for different ρ and $\epsilon(1-f)$.

$$R_a = \frac{\rho_a U}{\tau} \quad (26)$$

$$T = T_a + \frac{R_a}{\rho_a C_p} H \quad (27)$$

さらに、観測された日射量 (S) より、次式を用いて光合成有効放射量 (Q) を見積る。次式は、経験的に求められた S (W m^{-2}) と Q ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) の晴天時の関係式である (e.g., Jones, 1992)。

$$Q = -2.5S \quad (28)$$

算出された R_a , T および Q を用いて、群落抵抗サブモデルおよび (6) 式より潜熱フラックスを計算する。ただし、 S がゼロのときに群落抵抗 (R_c) が無限大になるなど、 S が非常に小さい場合には最適化が困難となるため、計算に用いるデータは、 $S > 10 \text{ W m}^{-2}$ の場合のみとする。このとき算出されるフラックスと観測された潜熱フラックスとが最もよく一致するように群落抵抗サブモデル中のパラメータを最適化する。次に、観測された CO_2 フラックス (F_c) および H_2O フラックス (E) を用いて、(7) 式を変形した次式よりビッグリーフ内 CO_2 度を算出する。

$$C_c = C_a + \frac{F_c - E \cdot C_a \times 10^{-6}}{\frac{m_{\text{CO}_2} P}{RT(1.6^{2/3} R_a + 1.6 R_c)} + \frac{E \times 10^{-6}}{2}} \quad (29)$$

算出された C_c と T および Q を用いて光合成サブモデルにより計算される純光合成速度が観測された CO_2 フラックスと最もよく一致するようにモデル中のパラメータを最適化する。最適化には修正マルカート法 (Marquardt, 1963) に基づいた非線型最小自乗法を用いる。

以上の手順により、運動量フラックス、顕熱フラックス、 H_2O フラックス、 CO_2 フラックス、日射量、気温、水蒸気圧、大気 CO_2 濃度、風速の観測データから、表-3 にまとめた九つのモデルパラメータを同定する。ただし、測定されたフラックスデータの精度には、上述の通り将来解明されなければならない問題を含んでおり、同定されるパラメータはそれらの問題を含んだままであることに注意する必要がある。したがって、本研究では、観測される

表-3. モデル中の固有パラメータ

Parameters in the model.

Parameters	Descriptions
$R_{c\ min}$	Minimum canopy resistance
a	Initial slope at $S=0$ of the $S-R_{c\ min}/R_c$ curve
T_x	Maximum canopy temperature
T_o	Optimum canopy temperature
T_n	Minimum canopy temperature
b	Decline rate of the $D-R_{c\ min}/R_c$ line
ρ	Density of chlorophyll
R_{d25}	Dark respiration rate at 25°C
$\epsilon(1-f)$	Fraction of the incident PAR available for PCR/PCO cycles

データから森林のもつ光合成・蒸散特性を抽出する手法を提示することを主眼とし、同定されるパラメータの絶対値については議論しない。以下では、本手法を用いて、同定されるパラメータの相対的な季節変化について考察を加える。

2. モデルパラメータの同定

本研究では、最適化の便宜上、 a 、 T_x 、 T_o 、 T_n 、 b 、 R_{d25} は全期間を通じて一定と仮定し、 $R_{c\ min}$ 、 ρ 、 $\epsilon(1-f)$ の三つのパラメータが季節変化するものとする。はじめに、光合成および蒸散活動が活発に行われていたと考えられる夏期中期の1998/06/14～07/23の期間についてパラメータの最適化を行った。 T_o を0.0～30.0に制限して行われた最適化の結果では、 $T_x = -234.8$ 、 $T_o = 0.0$ 、 $T_n = 190.2$ という結果を得た。この結果は、(8)式の関数 $g(T)$ が通常の温度範囲($-5.0 < T < 50.0$)でほとんど変化しないことを意味する。一方、図-5に示す通り、ビッグリーフ温度(T)と飽差(D)は、期間中、ほぼ1対1対応を示す。このことは、それぞれの効果の分離が非常に困難であることを意味する。本研究では、ビッグリーフ温度と(6)式に潜熱フラックスなどを代入し計算された群落抵抗の関係(図-6)を考慮して $T_x = 50.0$ 、 $T_n = -5.0$ を固定し、更に飽差の効果をビッグリーフ温度の効果に含めるものとして(すなわち $b=0$ と仮定して)、最適温度(T_o)を見積った。その後、ビッグリーフ温度の効果に含みきれなかった飽差の効果を考慮するため、改めて b を同定した。同定されたパラメータを用いて再計算されたフラックスと観測されたフラックスの相関係数と誤差平均は、それぞれ、 CO_2 フラックスで0.43、 $0.16 \text{ mg m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 、 H_2O フラックスで0.54、 50 W m^{-2} であり、概ね良好な再現値が得られている。

次に、光合成および蒸散特性の季節変化を明らかにするために測定期間を1997/08/17～29、1998/05/15～30、05/31～06/03、06/04～06/07、06/08～06/10、06/11～06/13、06/14～07/02、07/03～07/23の8期間に分割し、小期間ごとに $R_{c\ min}$ 、 ρ 、 $\epsilon(1-f)$ の三つのパラメータの同定を行った。同定されたパラメータを用いて再計算されたフラックスと観測されたフラックスの相関係数と誤差平均を表-4にまとめる。それぞれ小期間ごとの誤差は、夏期中

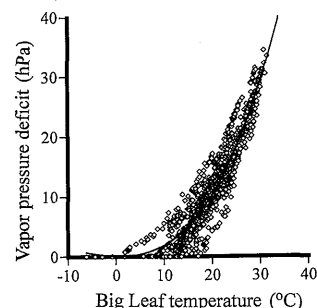


図-5. 夏期中期のビッグリーフ温度と飽差の関係
Relationship between Big Leaf temperature and vapor pressure deficit.

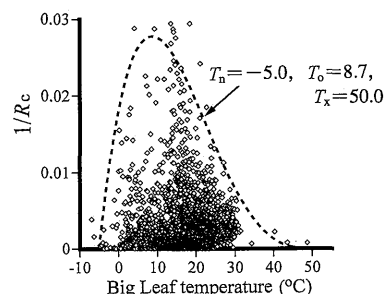


図-6. 夏期中期のビッグリーフ温度と群落抵抗の関係
Relationship between Big Leaf temperature and canopy resistance.

表-4. 観測フラックスと計算フラックスの相関係数および平均誤差

Correlation coefficient and mean error between observed fluxes and calculated fluxes.

Periods	Correlation coefficients		Mean errors	
	H ₂ O flux	CO ₂ flux	H ₂ O flux	CO ₂ flux
1997/8/17～8/29	0.50	0.50	28	0.11
1998/5/15～5/30	0.55	0.76	26	0.09
1998/5/31～6/3	0.43	0.56	26	0.11
1998/6/4～6/7	0.67	0.45	27	0.11
1998/6/8～6/10	0.70	0.60	27	0.10
1998/6/11～6/13	0.81	0.58	27	0.11
1998/6/14～7/3	0.84	0.86	22	0.08
1998/7/4～7/23	0.90	0.87	23	0.07
1998/6/14～7/23	0.54	0.43	50	0.16

期をまとめて取り扱った場合の誤差よりも小さくなっており、再現精度が上がっている。

3. パラメータの季節変化

図-7に $R_{c\ min}$ の季節変化を、プラントキャノピーアナライザを用いて観測された開葉期におけるLAIの変化とともに示す。ただし、それぞれの変化の傾向を比較するために、 $R_{c\ min}$ の軸の大小を入れ替えて表示している。群落抵抗サブモデル中のパラメータである $R_{c\ min}$ は、その時点の森林における最適環境条件下での R_c を意味する。すな

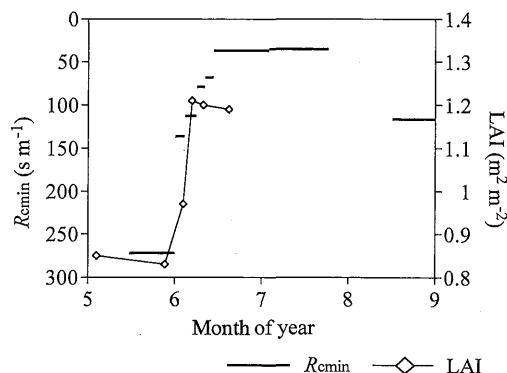


図-7. $R_{c \min}$ と LAI の季節変化
Seasonal change of $R_{c \min}$ and LAI.

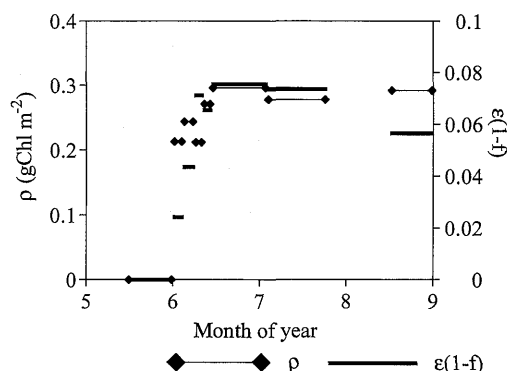


図-8. ρ と $\epsilon(1-f)$ の季節変化
Seasonal change of ρ and $\epsilon(1-f)$.

わち、 $R_{c \min}$ はその時点での最適環境条件下における最大蒸散速度に関連する指数であり、その時点での気象環境条件からは独立した森林の蒸散活動に関する特性を表現する指数と考えることができる。開葉期である6月上旬には、LAIの増加にともなって $R_{c \min}$ が急激に低下した。その後、およそ2週間の間、 $R_{c \min}$ は緩やかに低下し夏期の半ばに極小値を示した。このことは、森林の蒸散に関する機能が、開葉期に急激に活性化し、開葉完了後にも2週間程度の間、緩やかに成熟することを示唆している。さらに夏期の終りに向けて、緩やかに $R_{c \min}$ は増大し、森林の蒸散機能の緩やかな衰退が読み取れる。

図-8に ρ 、 $\epsilon(1-f)$ の季節変化を示す。 ρ および $\epsilon(1-f)$ は、光合成サブモデル中のパラメータであり、光合成活動に関する特性を表現する指数と考えられる。モデル中で ρ はクロロフィル密度を示すパラメータであることから、単位面積当たりのクロロフィル量、葉量、葉面積などの量的な特性に関連した指数であると考えられる。 ρ とは対照的に、 $\epsilon(1-f)$ は葉緑体の光量子の捕捉率を示すパラメータであることから、森林の透過、反射といった分光特性のような質的な特性に関連した指数であると考えられる。どちらの指数もLAIの急激な増加にともなって開葉期に急激に増大し、夏期の終りには減少する。 ρ は開葉後

直ちに増大し、開葉初期(05/31~06/03)にピーク値の70%を超えるのに対し、 $\epsilon(1-f)$ は開葉後期(06/08~08/10)まで比較的ゆっくりと増大する。このことは、森林の光合成特性のうち、葉面積のような量的な特性は開葉後、比較的素早く定常に達するが、分光特性のような質的な特性には開葉後2週間程度の成熟期が存在することを示唆する。

VI. おわりに

森林における光合成および蒸散特性の季節変化を明らかにするために、シベリアタイガのカラマツ林樹冠上で CO_2 および H_2O フラックスの測定を行った。その結果、 CO_2 および H_2O フラックスの季節変化が明瞭に観測された。すなわち、下向き CO_2 フラックスおよび上向き H_2O フラックスは、開葉期に急激に増大し、夏期の間極大となり、夏期の終りに低下した。また、夏期には、高温または乾燥による光合成活動の抑制がみられたが、蒸散抑制は明瞭にはみられなかった。

観測結果から、群落抵抗サブモデルと光合成サブモデルを組み込んだビッグリーフモデルを用いて、森林の光合成および蒸散特性を表すパラメータを導いた。それぞれのパラメータは開葉期に急激に変化し、開葉期における森林の特性の急激な変化が示唆された。また、光合成および蒸散活性は、開葉後2週間程度の間、成熟することが示唆され、クロロフィル密度のような量的な特性は、開葉後比較的素早く定常に達することが示唆された。

本研究では、気象要素の季節変化だけでなく、森林の光合成および蒸散特性の季節変化によっても、森林樹冠上の CO_2 および H_2O フラックスが季節変化することをモデル中のパラメータを用いて明らかにし、それぞれの特性をモデル中のパラメータとして定量的に表現した。本論文では、シベリア地域のカラマツ林におけるパラメータを導いたが、今後の課題として、さらに多くの地点において同様の解析を行うと同時に、NDVIなどのリモートセンシングデータとの比較を行うことが必要である。それによって、広域フラックス推定のためのモデルの有効性を検証することができると考えられる。

本研究は、GEWEX/GAME-Siberiaプロジェクトのもとと実行された。GAMEコミュニティの全てのメンバーの皆様、GAME-Siberia平地タイガ観測班の皆様には深く感謝致します。特に、筑波大学の安成哲三教授、名古屋大学の福嶋義宏教授、北海道大学の大畑哲夫教授、凍土地域生物問題研究所(IBPC)のDr. B. Ivanov教授から多くの支援と協力を賜ったことに感謝致します。さらに、本論文を纏めるにあたってご指導たまわった京都大学農学研究科の谷 誠教授、大手信人助教授、小杉緑子助手に心より感謝致します。

引用文献

- Anderson, D. E., Verma, S. B., Clement, R. J., Baldocchi, D. D., and Matt, D. R. (1986) Turbulence spectra of CO₂, water vapor, temperature and velocity over a deciduous forest. *Agric. For. Meteorol.* 38: 81-99.
- Black, T. A., Hartog, G. D., Neumann, H. H., Blanken, P. D., Yang, P. C., Russell, C., Nesic, Z., Lee, X., Chen, S. G., Staebler, R., and Novak, M. D. (1996) Annual cycles of water vapour and carbon dioxide fluxes in and above a boreal aspen forest. *Global Change Biol.* 2: 219-229.
- Collatz, G. J., Ball, J. T., Grivet, C., and Berry, J. A. (1991) Physiological and environmental regulation of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration, a model that includes a laminar boundary layer. *Agric. For. Meteorol.* 54: 107-136.
- Constantin, J., Inclan, M. G., and Raschendorfer, M. (1998) The energy budget of a spruce forest: field measurements and comparison with the forest-land-atmosphere model (FLAME). *J. Hydrol.* 212-213: 22-35.
- Fan, S. M., Wofsy, S. C., Bakwin, P. S., and Jacob, D. J. (1990) Atmosphere-biosphere exchange of CO₂ and O₃ in the Amazon forest. *J. Geophys. Res.* 95 (D-10): 16851-16864.
- Farquhar, G. D., von Caemmerer, S., and Berry, J. A. (1980) A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta* 149: 78-90.
- Goulden, M. L., Munger, J. W., Fan, S. M., Daube, B. C., and Wofsy, S. C. (1996) Measurements of carbon sequestration by long-term eddy covariance: Methods and a critical evaluation of accuracy. *Global Change Biol.* 2: 169-182.
- Goulden, M. L., Daube, B. C., Fan, S. M., Sutton, D. J., Bazzaz, A., Munger, J. W., and Wofsy, S. C. (1997) Physiological responses of a black spruce forest to weather. *J. Geophys. Res.* 102(23): 28987-28996.
- Greco, S. and Baldocchi, D. D. (1996) Seasonal variations of CO₂ and water vapour exchange rates over a temperate deciduous forest. *Global Change Biol.* 2: 183-197.
- Jaman, P. D. (1974) The diffusion of carbon dioxide and water vapour through stomata. *J. Exp. Bot.* 25: 927-936.
- Jarvis, P. G. (1976) The interpretation of the various in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *Phil. Trans. R. Soc. London Ser. B-Biol. Sci.* 273: 593-610.
- Jones, H. G. (1992) Plants and microclimate. A quantitative approach to environmental plant physiology. Second ed. 428 pp, Cambridge University Press, London, Cambridge, New York.
- Kelliher, F. M., Leuning, R., and Schulze, E. D. (1993) Evaporation and canopy characteristics of coniferous forests and grasslands. *Pecologia* 95: 153-163.
- Kelliher, F. M., Hollinger, D. Y., Schulze, E. D., Vygodskaya, N. N., Byers, J. N., Hunt, J. E., McSevny, T. M., Milukova, I., Sogatchev, A., Varlargin, A., Ziegler, W., Arneth, A., and Bauer, G. (1997) Evaporation from an eastern Siberian larch forest. *Agric. For. Meteorol.* 85: 135-147.
- 小杉緑子・小橋澄治・柴田昌三 (1995) 数種常緑広葉樹における気孔コンダクタンスのモデル化. *日緑工誌* 7: 420-429.
- Kosugi, Y. (1996) Leaf-scale analysis of the CO₂ and H₂O exchange processes between trees and the atmosphere. Ph. D. Dissertation, Fac. of Agric., Kyoto Univ. 128 pp.
- Lee, X. and Black, T. A. (1993) Atmospheric turbulence within and above a Douglas-fir stand-Part II: Eddy fluxes of sensible heat and water vapor. *Boundary-Layer Meteorol.* 64: 369-389.
- Leuning, R. and Judd, M. J. (1996) The relative merits of open-and closed-path analysers for measurement of eddy fluxes. *Global Change Biol.* 2: 241-253.
- Marquardt, D. W. (1963) An algorithm for least-squares estimation of non-linear parameters. *J. Soc. Ind. Appl. Math.* 11: 431-441.
- Ohta, T. and Hiyama, T. (1998) An observation system for one-dimensional water and heat exchanges at larch forest site near Yakutsk City. *Res. Rep. IHAS* 4: 31-35.
- Ohtaki, E. (1980) Turbulent transport of carbon dioxide over a paddy field. *Boundary-Layer Meteorol.* 43: 231-245.
- Sharpe, P. J. H. and DeMichele, D. W. (1977) Reaction kinetics of poikilotherm development. *J. Theor. Biol.* 64: 649-670.
- Suyker, A. E., Verma, S. B., and Arkebauer, T. J. (1997) Season-long measurement of carbon dioxide exchange in a boreal fen. *J. Geophys. Res.* 102 (D 24): 29021-29028.
- Valentini, R., DeAngelis, P., Matteucci, G., Monaco, R., Dore, S., and Mugnozza, G. E. S. (1996) Seasonal net carbon dioxide exchange of a beech forest with the atmosphere. *Global Change Biol.* 2: 199-207.
- Verma, S. B., Baldocchi, D. D., Anderson, D. E., Matt D. R., and Clement R. J. (1986) Eddy fluxes of CO₂, water vapor and sensible heat over a deciduous forest. *Boundary-Layer Meteorol.* 36: 71-91.
- von Caemmerer, S. and Farquhar, G. D. (1981) Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta* 153: 376-387.
- 安田幸生・渡辺 力・大谷義一・岡野通明・中山敬一 (1998) 落葉広葉樹林上における CO₂ フラックスの季節変化. *水文・水資源学会誌* 11: 575-585.

(2000年1月17日受付, 2000年5月8日受理)