森林における光合成・呼吸活動に伴う貯熱量

齋藤 琢*・玉川一郎*・村岡裕由*・小泉 博**

(* 岐阜大学・流域圏科学研究センター
 ** 早稲田大学・教育学部生物学専修)

Heat storage due to photosynthesis and respiration activities in forests

Taku M. SAITOH*, Ichiro TAMAGAWA*, Hiroyuki MURAOKA*, and Hiroshi KOIZUMI**

(*River Basin Research Center, Gifu University, 1-1 Yanagido, Gifu 501-1193, Japan)
 **Department of Biology, Faculty of Education, Waseda University,
 2-2 Wakamatsucho, Shinjuku, Tokyo 162-8480, Japan)

Abstract

This study evaluated heat storage flux or released flux due to biotic activity (S_c) in forests. First, as a case study, we investigated diurnal pattern of S_c over an evergreen coniferous forest via a three-year continuous eddy-covariance CO_2 flux measurement. We clarified that (1) in some case, S_c reached over 15% of total heat storage flux during the snow-free period (May–October), (2) S_c was 4.3 W m^{-2} on average and reached 4.9–7.0% of average sensible and latent heat fluxes during the snow-free period. Second, we estimated S_c by using net ecosystem exchange over several forest ecosystems as reported by previous studies. During the snow-free period over several forest ecosystems, the maximum S_c and daily amplitude exceed $3\text{--}12$ and $4\text{--}17 \text{ W m}^{-2}$ respectively. Those values were comparable to those of the latent heat storage flux in the air layer from the ground surface to the level of eddy-covariance measurement over several forest ecosystems as shown by previous reports. Our findings suggest that S_c cannot be always ignored. We would need to examine whether S_c can be ignored based on the circumstances of the targeted research.

Key words: Eddy-covariance, Forest, Heat storage, Photosynthesis, Respiration.

キーワード: 渦相関法, 光合成, 呼吸, 森林, 貯熱量

1. はじめに

森林における熱収支は、地表面の水循環・物質循環に影響を及ぼすだけでなく、地球規模の熱・水・物質輸送に影響を及ぼすため、森林における熱収支の実測に基づく研究 (例えば, Foken, 2008) および熱収支のモデル化の研究 (例えば, Bonan *et al.*, 1997; Sellers *et al.*, 1996) が数多く行われている。森林表面における鉛直一次元の熱収支は以下の式で表される (例えば, Bernhofer *et al.*, 2003)。

$$R_n - G - S = H + LE \quad (1)$$

ここで R_n は森林への入力を正とする純放射量 (W m^{-2}), G は地中への熱流量 (W m^{-2}), S は乱流フラックス観測高

度と地表面の間の大気、植生による貯熱量変化および生物活動による貯熱量変化 (W m^{-2}), H は大気への顕熱フラックス (W m^{-2}), LE は大気への潜熱フラックス (W m^{-2}) である。なお、積雪がある場合は、積雪の融解熱の項が考慮される。これまでの研究から、30 分程度の短い時間スケールでは、 S の最大値は 60 W m^{-2} 程度に達することが報告されており、 S が R_n の 10% 以上に達する場合もある (例えば Oliphant *et al.*, 2004)。このため、各項を独立に計測した研究では、 S を無視することによって左辺が過大評価されることが報告されており、森林の熱収支における S の重要性が指摘されてきた (例えば, Moderow *et al.*, 2009)。 S は貯熱の過程によって以下のように区分することができる。

$$S = S_H + S_{LE} + S_V + S_C \quad (2)$$

20010 年 7 月 26 日 受付, 2010 年 9 月 15 日 受理

ここで S_H は乱流フラックス観測高度と地表面の間の顕熱に関連した貯熱量変化 ($W m^{-2}$), S_{LE} は乱流フラックス観測高度と地表面の間の水蒸気量の変化に伴って生じる潜熱に関連した貯熱量変化 ($W m^{-2}$), S_V は植物体の貯熱量変化 ($W m^{-2}$), S_C は植物体の光合成・呼吸活動に伴う貯熱・放熱量変化 ($W m^{-2}$) である。これまで, S_H , S_{LE} , S_V 各項の評価や S に関する議論は多くの研究で行われてきたが, 光合成および呼吸に関連した貯熱・放熱量についてはほとんどの研究で無視されており (例えば, McCaughey, 1985; McCaughey and Saxton, 1988; Jaeger and Kessler, 1996; Vogt *et al.*, 1996; Wilson and Baldocchi, 2000; Oliphant *et al.*, 2004), ごく少数の文献 (例えば, Blanken *et al.*, 1997; Bernhofer *et al.*, 2003; Moderow *et al.*, 2009) で議論されているだけである。このため, S_C を構成する光合成に伴う貯熱量や呼吸活動に伴う放熱量に関する詳細については, ほとんど分かっていない。そこで, 本研究では, 森林における光合成に伴う貯熱および呼吸に伴う放熱に焦点を当て研究を行う。光合成に伴う貯熱量および呼吸に伴う放熱量の正味の貯熱量変化 S_{NEP} (すなわち S_C) は次式で表される。

$$S_C = S_{NEP} = S_{GPP} + S_{RE} \quad (3)$$

ここで, S_{GPP} は光合成に伴う貯熱量変化 ($W m^{-2}$), S_{RE} は呼吸に伴う貯熱量変化 ($W m^{-2}$) であり, 正の値が貯熱, 負の値が放熱である。なお, 光合成に伴う熱輸送は貯熱過程のため S_{GPP} は常にゼロ以上の値となり, 呼吸による熱輸送は放熱過程のため S_{RE} は常に負の値となる。 S_{RE} は地上部の植物体による呼吸に伴う貯熱量変化 (S_{Rabove} ; $W m^{-2}$) と地下部の土壌呼吸に伴う貯熱量変化 (S_{Rsoil} ; $W m^{-2}$) に分離可能であり以下の式で表される。

$$S_{RE} = S_{Rabove} + S_{Rsoil} \quad (4)$$

本研究では, まず, 事例研究として, 日本の代表的な植生であるスギ・ヒノキが優占する常緑針葉樹林を対象として渦相関法によって推定された3年間に渡る長期連続 CO_2 フラックスを基に, (3) 式, (4) 式の各項で表される光合成, 呼吸に伴う貯熱量, 放熱量の詳細を定量的に明らかにする。さらに, 過去の炭素交換量研究で得られた様々な森林における純生態系交換量 (NEE : Net ecosystem exchange) の値を基に S_{NEP} を推定し, 森林における S_{NEP} の代表的な値を明らかにし, 熱収支の各項と比較することで光合成, 呼吸に伴う貯熱量, 放熱量の重要性について検討する。

2. 方 法

2.1 観測サイト

事例研究の対象とした観測サイトは岐阜県高山市から約13 km 東に位置する AsiaFlux TKC サイト ($36^{\circ} 08' N$, $137^{\circ} 22' E$; 800 m a.s.l.) である。本地域は冷温帯に属し, 冬季 (11 月～4 月) には降雪がある。高山市内のアメダス観測地点 (560 m a.s.l.) の過去20年の平均気温および年降水量は $11.2^{\circ}C$ および 1723 mm であり, ともに明瞭な季節変化を示す。観測は TKC サイトの中心に位置する約30 m のタワーとその周辺の0.15 ha の生態系プロットで行われた。TKC サイトでは, 2005年3月より微気象計測を, 2005年9月より渦相関法によるタワーフラックス計測を連続的に行っている。本研究では, 2005年11月～2008年10月の期間のデータを用いて解析を行った。サイトの周辺2 km $\times$ 2 km は40～50年生のスギ・ヒノキが優占する常緑針葉樹林である。ただし, タワー北側方向には, 落葉広葉樹林, 農地, 家屋などが点在しており, 常緑針葉樹林のフェッチは, 100～1000 m である。本研究では十分なフェッチが得られない渦相関法によるフラックスデータは除外し解析を行った。詳細については Saitoh *et al.* (2010) を参照されたい。TKC サイトの植物体面積指数の年平均値は $4.9 \sim 5.2 m^2 m^{-2}$ であり, 季節変化は小さい。タワー周辺の樹高は約20 m, 樹冠はほとんど閉じており, 密な森林といえる (Lee *et al.*, 2008)。

2.2 観測方法

2.2.1 微気象観測

高度30 m の観測タワー頂上において光量子センサー (LI-190SZ, Li-Cor, Lincoln, NE) によって光合成有効放射量 (Q_d) を計測した。また, 観測タワー8高度 (30.2, 22.8, 18.4, 14.7, 10.6, 6.5, 3.6, 1.3 m) で温湿度プローブ (HMP45A, Vaisala, Vantaa, Finland) を用いて温度・湿度を計測した。土壌中の深度0.05 m では, 温度プローブ (Model 107, Campbell Scientific, Logan, UT) によって地温を計測し, 土壌呼吸量推定に利用した。これらのデータは5秒間隔で取得し1分おきに CR23X データロガー (Campbell Scientific) に蓄積した。本研究では, 30分平均値として整理したデータを NEE , 総一次生産量 (GPP : Gross primary production) および生態系呼吸量 (RE : Ecosystem respiration) の推定の際に利用した。

2.2.2 タワーフラックス観測

S_{NEP} , S_{GPP} , S_{RE} の推定のために渦相関法による CO_2 フラックス計測を行い, NEE , GPP , RE の値を得た。 NEE は, 樹冠上 CO_2 フラックスと貯留 CO_2 フラックス

の和によって算出された。ここで、樹冠上 CO_2 フラックスとは、渦相関法によって得られたフラックス値であり、貯留 CO_2 フラックスとは渦相関法フラックス計測高度と地表面の間の CO_2 濃度の時間変化によって得られるフラックス値である。高度 30 m の観測タワー頂上 (樹冠上約 10 m) に設置された 3 次元超音波風速温度計 (R3-50, Gill Instruments, Hampshire, UK) とオープンパス式赤外線 $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ 分析計 (LI-7500, Li-Cor, Lincoln, NE) により樹冠上フラックス計測をサンプリング周波数 10 Hz で行い、30 分間隔の樹冠上 CO_2 フラックスを算出した。その際、 H および LE も算出した。貯留 CO_2 フラックスを得るため、観測タワーにおいて渦相関法計測高度以下の CO_2 濃度鉛直プロファイル計測を行った。ダイヤフラムポンプ、電磁弁、除湿器、流量安定装置、プログラマブルデータロガーからなる自動大気サンプリング装置により 8 高度 (30.2, 22.8, 18.4, 14.7, 10.6, 6.5, 3.6, 1.3 m) からサンプル空気を取得し、クローズドパス式赤外線 CO_2 分析計 (Li-Cor, LI-820) により 30 分間隔で CO_2 濃度の分析を行った。これら 8 高度の CO_2 濃度データと同高度の気温データにより 30 分毎の貯留 CO_2 フラックスを算出した。

樹冠上 CO_2 フラックスと貯留 CO_2 フラックスの和によって得られた NEE データを基に NEE , GPP , RE の欠測値補完を行い、2005 年 11 月から 2008 年 10 月の NEE , GPP , RE の欠測値補完済みデータセットを作成し本研究の解析に用いた。欠測値補完には、一般的に用いられる年間を通した夜間 NEE に対する温度依存性曲線と月毎の光 - 光合成曲線を用いた。夜間 NEE に関しては、摩擦速度が 0.35 m s^{-1} 以上のデータを採用し (Saitoh *et al.*, 2010), 幅広い温度幅に対応可能な以下の Lloyd and Taylor (1994) 式を用いて RE の欠測値補完を行った。

$$RE = R_{\text{ref}} \exp \left\{ E_0 \left(\frac{1}{56.02} - \frac{1}{T - 227.13} \right) \right\} \quad (5)$$

ここで R_{ref} は参照温度 (283.15 K) における RE , E_0 は気体定数と活性化エネルギーの比 (K), T は渦相関法計測高度における気温 (K) である。本研究では、各年の 1 月から 12 月のデータを用いて (5) 式のパラメータを定義した。なお、2005 年 11 月～12 月の欠測値補完については、2005 年 9 月から 2006 年 8 月のデータを用いてパラメータを定義した。 GPP の欠測値補完を行うために、 RE と NEE の差から得られる 30 分毎の GPP と Q_d の値を利用し、次式に示す Michaelis-Menten 曲線 (例えば, Aubinet *et al.*, 2001) を用いて各月のパラメータを定義した。

$$F_{\text{GPP}} = \frac{A_{\text{max}} Q_d}{Q_d + A_{\text{max}} / a_s} \quad (6)$$

ここで、 A_{max} は群落スケールの最大光合成速度 ($\mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), a_s は曲線の初期勾配を表すパラメータである。本研究で用いた渦相関法計測のクオリティチェック、フラックス算出プロセスおよび欠測値補完済みの NEE , RE , GPP の推定方法の詳細については, Saitoh *et al.* (2010) を参照されたい。また、 S_{NEP} , S_{GPP} , S_{RE} の推定精度を調べるために、渦相関法による欠測値補完済み炭素収支量推定の際に生じる誤差についての検討を行った (例えば, Baldocchi *et al.*, 2003)。結果として、炭素収支量推定の際に生じる誤差が S_{NEP} , S_{GPP} , S_{RE} の推定精度に与える影響は Fig. 1 ～ Fig. 3 および Table 1, Table 2 において $\pm 0.5 \text{ W m}^{-2}$ (CO_2 換算では約 $\pm 1 \mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) 以内であった。

2.2.3 貯熱量の推定

光合成に伴うグルコース生成の化学式は次式で表すことができる。

その際、1 mol のグルコースの生成に必要なエネルギーは $2.87 \times 10^6 \text{ J}$ である (Moderow *et al.*, 2009)。結果として、 $1 \mu \text{ mol CO}_2$ の固定に利用されるエネルギーは $0.478 \text{ J } \mu \text{ mol}^{-1}$ となり、本研究ではこの値を S_{GPP} 推定の際の熱換算係数 (μ) として採用した。なお、 μ は、文献によって異なる値が採用されており、 $0.469 \sim 0.479 \text{ J } \mu \text{ mol}^{-1}$ の値を取るが (Blanken *et al.*, 1997; Bernhofer *et al.*, 2003; Oncley *et al.*, 2007; Moderow *et al.*, 2009), その誤差は 2.5% 以内である。また、NEP および呼吸に伴う貯熱量に関しても同様の μ を利用可能であり (Blanken *et al.*, 1997; Bernhofer *et al.*, 2003), S_{NEP} , S_{RE} , S_{Rabove} , S_{Rsoil} の算出の際にも S_{GPP} と同様の μ を用いた。

本研究では、2.2.2 項で得られた NEE , GPP , RE の 30 分値と μ を用いて以下の式より、 S_{NEP} , S_{GPP} , S_{RE} を推定した。

$$S_{\text{NEP}} = -\mu NEE \quad (8)$$

$$S_{\text{GPP}} = \mu GPP \quad (9)$$

$$S_{\text{RE}} = -\mu RE \quad (10)$$

また、土壌呼吸量に単位換算係数および μ を乗じること (4) 式の S_{Rsoil} を得た。土壌呼吸量推定には、TKC サイトの観測値を基に得られた以下の式 (Lee and

Koizumi, 2009)を用いた。

$$R_{\text{soil}} = 116.78 \times \exp(0.080 \times T_{\text{soil}}) (R^2 = 0.64) \quad (11)$$

ここで、 R_{soil} は土壌呼吸量 ($\text{mgCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$)、 T_{soil} は深度 5 cm の地温 ($^{\circ}\text{C}$) である。また、 S_{Rabove} を (4) 式より、 S_{RE} と S_{Rsoil} の残差として得た。

S_{C} との比較に用いた S_{H} 、 S_{LE} 、 S_{V} は次のように推定した。 S_{H} および S_{LE} は渦相関法計測高度以下の気温および水蒸気密度の時間変化によって推定した (Oliphant *et al.* 2004)。その際、気温および水蒸気密度は渦相関法計測高度以下 8 高度の気温・湿度計測から得られた値を用いた。 S_{V} は次式により推定した (例えば、Moore and Fisch, 1986)。

$$S_{\text{V}} = S_{\text{stem}} + S_{\text{bl}} \quad (12)$$

ここで、 S_{stem} は幹による貯熱量 (W m^{-2}) であり、 S_{bl} は枝葉による貯熱量である (W m^{-2})。 S_{stem} は幹の形状を円錐形と想定した熱拡散方程式を基に推定した (Kondo *et al.*, 1991)。なお、境界条件として幹の表面温度に代えて 6 高度の気温 (18.4, 14.7, 10.6, 6.5, 3.6, and 1.3 m) を利用した (例えば、Kondo *et al.*, 1991)。 S_{bl} は気温変化によく対応することから、 S_{bl} は、樹冠付近の 18.4 m 高度の気温の時間変化にバイオマス量と比熱量を乗じることによって推定した (例えば、Moore and Fisch, 1986)。

3. 結 果

3.1 TKC サイトにおける貯熱量・放熱量の日変化

Fig. 1 によれば、TKC サイトの降雪期間 (11 月～4 月) および無降雪期間 (5 月～10 月) における S_{NEP} および S_{GPP} は、正午前 (11 時～12 時) に最大値をとり、この時刻に貯熱量が最大となった。一方、 S_{RE} は、13 時 30 分～14 時に最小値をとり、この時刻の放熱量が最大となった。結果として S_{NEP} 、 S_{GPP} の最大値が現れる時刻、 S_{RE} の最小値が現れる時刻に期間による相異はなかった。 S_{GPP} は常にゼロ以上の値をとり、その最大値は降雪期間で 4.0 W m^{-2} 、無降雪期間で 11.4 W m^{-2} であった。一方、 S_{RE} は常に負の値をとり、その最小値は降雪期間で -1.3 W m^{-2} 、無降雪期間で -4.9 W m^{-2} であり、その最大値は降雪期間で -0.6 W m^{-2} 、無降雪期間で -2.9 W m^{-2}

Fig. 1. Mean diurnal variations of S_{NEP} , S_{GPP} and S_{RE} during (a) snowfall period (November–April) and (b) snow-free period (May–October) at the TKC site. Each value was taken from ensemble means of each period by using continuous data from November 2005 to October 2008. Vertical bar shows standard deviation.

Fig. 2. The monthly mean values of S_{NEP} , S_{GPP} and S_{RE} from November to October at the TKC site. Each value was taken from ensemble means of each month by using continuous data from November 2005 to October 2008.

であった。結果として、無降雪期の S_{NEP} の振幅 10.4 W m^{-2} 、 S_{GPP} の振幅 11.4 W m^{-2} 、 S_{RE} の振幅 2.0 W m^{-2} のいずれの値も降雪期の S_{NEP} の振幅 3.8 W m^{-2} 、 S_{GPP} の振幅 4.0 W m^{-2} 、 S_{RE} の振幅 0.7 W m^{-2} と比較して大きな値であった。一方で、 S_{LE} の最大値は、降雪期間で

Table 1. The half-annual mean values of S_{NEP} , S_{GPP} , S_{RE} , S_{Rsoil} , and S_{Rabove} in snowfall and snow-free periods at the TKC site. Numbers in parentheses indicate standard deviation.

period	S_{NEP} (W m^{-2})	S_{GPP} (W m^{-2})	S_{RE} (W m^{-2})	S_{Rsoil} (W m^{-2})	S_{Rabove} (W m^{-2})
Snowfall	0.4 (0.5)	1.3 (0.9)	-0.9 (0.4)	-0.4 (0.1)	-0.5 (0.4)
Snow-free	0.6 (0.5)	4.3 (0.8)	-3.7 (1.0)	-1.3 (0.4)	-2.4 (0.7)

Fig. 3. (a) Relationship between the mean daily maximum value of S_{NEP} and that of S_{GPP} and (b) relationship between the mean daily amplitude of S_{NEP} and that of S_{GPP} at the TKC site. The maximum values and amplitude were taken from mean diurnal variations of S_{NEP} and S_{GPP} in each month during the study period.

Table 2. The maximum and minimum S_{NEP} taken from mean diurnal variations during the observation period in several forest ecosystems. The S_{NEP} was estimated by using NEE values based on equation (8), except Bernhofer *et al.* (2003).

Source	Forest type ^{c)}	Canopy height (m)	Leaf area index (m ² m ⁻²)	Age (yr)	Observation period	Max. and min. values of S_{NEP} (W m ⁻²)	
This study	ECF	20	5 ^{d)}	40–50	snowfall (3-yr)	3	–1
This study	ECF	20	5 ^{d)}	40–50	snow-free (3-yr)	7	–4
Anthoni <i>et al.</i> (1999)	ECF	33	2	–250	late summer (10d)	5	–3
Baldocchi and Vogel (1996) ^{a)}	ECF	14	2	75–90	Sep. (1d)	4	–1
Bernhofer <i>et al.</i> (2003) ^{b)}	ECF	19	6	45	Jul. (31d)	6	–
Bernhofer <i>et al.</i> (2003) ^{b)}	ECF	29	8	113	Jul. (31d)	5	–
Bernhofer <i>et al.</i> (2003) ^{b)}	ECF	6.8	8	15	Jul. (31d)	7	–
Bernhofer <i>et al.</i> (2003) ^{b)}	ECF	29	7	110	Jul. (31d)	3	–
Dolman <i>et al.</i> (2002)	ECF	15	2	–	Jun.-Jul. (10d)	8	–4
Jarvis <i>et al.</i> (1997)	ECF	10–11	5	–	May-Sep. (114d)	4	–1
Hollinger <i>et al.</i> (1998)	ECF	15–18	1	–125	Jul. (14d)	3	–1
Aubinet <i>et al.</i> (2001) ^{a)}	MF	27–35	–	35–61	Sep. (1d)	10	–2
Baldocchi and Vogel (1996) ^{a)}	DBF	24	5	50	Aug. (1d)	8	–7
Goulden <i>et al.</i> (1996) ^{a)}	DBF	20–24	–	50–70	Aug.-Sep. (3d)	9	–2
Valentini <i>et al.</i> (1996) ^{a)}	DBF	20	–	90	Jun. (1d)	12	–3
Valentini <i>et al.</i> (1996) ^{a)}	DBF	20	–	90	Aug. (1d)	8	–2
Grace <i>et al.</i> (1996)	TRF	30	4	–	May-Jun. (44d)	7	–4
Malhi <i>et al.</i> (1998)	TRF	30	5–6	–	Jan.-Mar. (89d)	9	–4
Malhi <i>et al.</i> (1998)	TRF	30	5–6	–	Jul.-Aug. (46d)	7	–3
Malhi <i>et al.</i> (1998)	TRF	30	5–6	–	Oct.-Nov. (32d)	7	–3
Vourlitis <i>et al.</i> (2001)	TRF	28–30	4	–	Feb.-Apr. (6d)	10	–7
Vourlitis <i>et al.</i> (2001)	TRF	28–30	4	–	Aug.-Sep. (29d)	4	–2
Vourlitis <i>et al.</i> (2001)	TRF	28–30	4	–	Oct.-Nov. (37d)	4	–2
Yasuda <i>et al.</i> (2003)	TRF	35–45	6	–	March (3d)	11	–2

a) S_{NEP} was estimated by using NEE values without storage CO_2 flux.

b) S_{NEP} values reported by Bernhofer *et al.* (2003).

c) ECF: Evergreen coniferous forest; MF: Mixed forest; DBF: Deciduous broad-leaf forest; TRF: Tropical rain forest

d) Plant area index (m² m⁻²)

2.2 W m⁻², 無降雪期間で 7.5 W m⁻²であり, S_H , S_V の最大値は降雪期間, 無降雪期間で明瞭な違いはなく 16.9 ~ 23.3 W m⁻²であった。また, 降雪期間, 無降雪期間における $S_H + S_{LE} + S_V$ は日の出から日の入り頃まで正の値をとり, $S_H + S_{LE} + S_V$ の最大値は両期間ともに 40 W m⁻² 程度であった。

3.2 TKC サイトにおける貯熱量・放熱量の平均値

Fig. 2 によれば, S_{GPP} , S_{RE} は明瞭な季節変化を示し, 夏季に最大の貯熱量, 放熱量となった。一方で, S_{NEP} は 4 月 ~ 6 月に高い正の値を示した。

Table 1 によれば, S_{NEP} , S_{GPP} , S_{RE} , S_{Rsoil} , S_{Rabove} のすべての項で, 降雪期間より無降雪期間においてその絶対値は大きかった。最も大きな値は無降雪期における S_{GPP} であり 4.3 W m⁻² に達した。また, S_{NEP} は降雪期間, 無降雪期間ともに正の値を示した。

3.3 TKC サイトにおける S_{NEP} と S_{GPP} の関係

S_{NEP} と S_{GPP} の関係は S_C と他の貯熱項を比較する際の重要な情報となるため, Fig. 3 に両者の関係を示す。 S_{GPP} の各月の平均日最大値は S_{NEP} の各月の平均日最大値より約 70% 大きな値を示した (Fig. 3a)。また, S_{GPP} の各月の平均日振幅は S_{NEP} の各月の平均日振幅より約 9% 大きな値を示した (Fig. 3b)。さらに, その散布図のパラツキは非常に小さく ($R^2 = 0.95 \sim 0.99$), 両者の関係は季節によらずほぼ一定であった。

3.4 様々な森林サイトにおける S_{NEP}

Table 2 に TKC サイトにおける S_{NEP} および文献検索の結果得られた NEE 値から (8) 式を用いて推定した S_{NEP} の最大値・最小値をまとめた。なお, 一部の S_{NEP} 値 (Table 2 参照) は樹冠上 CO_2 フラックスの値から推定しており, この場合, S_{NEP} の最大値は数% ~ 30% 程度過小評価される (例えば, Antoni *et al.*, 1999; Yasuda *et al.*, 2003)。TKC サイトの結果を除いて 22 件の S_{NEP} の最大値および 18 件の S_{NEP} の最小値が得られた。なお, これらの文献からは冬季の結果は得られず, Table 2 の値はすべて無降雪期間のものである。これらの報告から得られた, S_{NEP} の最大値は 3 ~ 12 W m⁻², 最小値は -1 ~ -7 W m⁻² であり, S_{NEP} の振幅は 4 ~ 17 W m⁻² であった。また, S_{NEP} の最大値, 最小値, 振幅の平均値は, 6.7 W m⁻², -2.9 W m⁻², 9.6 W m⁻² であり, TKC サイトの無降雪期間における値に近かった。

4. 考 察

4.1 貯熱量・放熱量の日変化

TKC サイトでは, 降雪期間においても S_{NEP} , S_{GPP} が明瞭な日変化を示した。その理由として, TKC サイトは冷温帯に位置するものの降雪期間であっても常に雪に覆

われているわけではなく光合成活動が行われている点が挙げられる (Satioh *et al.*, 2010)。落葉があり冬季に光合成活動がない落葉広葉樹林では, TKC サイトと異なり, 落葉期間中に S_{GPP} は常にゼロとなり, S_{NEP} の日変化は小さいと思われる。TKC サイトにおける無降雪期間については, 光合成活動が活発なため降雪期間と比較して S_{NEP} , S_{GPP} の日変化がより大きくなったと考えられる。 S_{NEP} , S_{GPP} と比較すると S_{RE} の振幅は小さいがその日変化は明瞭であった。また, 無降雪期間では, 降雪期間に比べて放熱量が多かった。これは, 無降雪期間で, (1) 光合成活動が活発になり植物体の成長呼吸が増加した影響 (Amthor, 2000), (2) 地温が高く微生物による分解が促進された影響 (例えば Lee *et al.*, 2008), によるものと考えられる。冷温帯から温帯に属する様々な森林において春季から秋季に光合成活動, 呼吸活動が活発になることが知られており (例えば, Saigusa *et al.*, 2008), 冷温帯から温帯に属する森林では同様の貯熱, 放熱の傾向を示すと思われる。

ところで, 観測に基づいて (2) 式右辺の各貯熱項を推定し, それらの和から S を推定する場合, S_C 以外の項の取り扱いによって S_C の推定方法に違いが生じるため注意を必要とする。例えば, S_V や S_H をその温度変化によって推定した場合, 地上部呼吸に伴う放熱 (すなわち S_{Rabove}) はこれらの温度変動によってすでに考慮されていると考えることができる。このため, S_C の推定の際には重複して考慮しないように S_{Rabove} を無視する必要がある (例えば Blanken *et al.*, 1997)。同様に, G を地温変化によって推定した場合 (すなわち地中の貯熱量を考慮した場合), 地下部の呼吸に伴う放熱 (すなわち S_{Rsoil}) は, 地温変化によって推定された G によってすでに考慮されている。このため, S_C の推定の際には S_{Rsoil} を無視する必要がある (例えば, Moderow *et al.*, 2009)。 G の推定手法としては, 熱流板とその埋設深度上部の地温変化によって G を推定する方法も一般的である。 S_{Rsoil} を構成する微生物呼吸と根呼吸に伴う放熱は多くの森林で深度が浅いほど大きいことが知られており (Luo and Zhou, 2006), 熱流板とその埋設深度上部の地温変化によって G を推定した場合も S_{Rsoil} のほとんどは G によってすでに考慮されているとみなすべきであろう。 S_{Rabove} , S_{Rsoil} 両者を無視した場合, 結果として S_C は S_{GPP} と等しいと考えることができる (例えば, Moderow *et al.*, 2009)。実際に, S の推定を行っている多くの研究 (例えば, Oliphant *et al.*, 2004) では, S_V , S_H はその温度変化によって推定し, G は熱流板とその埋設深度上部の地温変化によって推定している。TKC サイトにおいても S_V , S_H , G を温度変化により推定している。このため, TKC サイトで S_C を S , S_H , S_{LE} などと

比較する場合は、 S_c は S_{GPP} に等しいと考えるべきであり、本稿 4.1 ～ 4.3 節ではこの考えに基づき議論を展開した。

TKC サイトでは S_{GPP} の各月の平均日最大値および振幅は S_{NEP} の各月の平均日最大値および振幅より常に大きな値を示し、とくに各月の平均日最大値に関しては、 S_{GPP} が S_{NEP} の 170 % に達した (Fig. 3)。実際、(3) 式より S_{GPP} の平均日最大値は S_{NEP} の平均日最大値より観測サイトによらず常に大きくなる。また、 S_{GPP} の振幅と S_{NEP} の振幅の差は、その両者の関係から日中の S_{RE} と夜間の S_{RE} の差に依存する。一般的に夜間の生態系呼吸量より日中の生態系呼吸量が大いことを考慮すると (例えば Amthor, 2000)、森林タイプによらず S_{GPP} の振幅は S_{NEP} の振幅より大きくなる。ただし、その関係は森林毎に異なることが予想される。これら S_{NEP} と S_{GPP} の関係を考慮すると、様々な森林における無降雪期間における S_c の最大値およびその振幅は本稿で提示した S_{NEP} の最大値 3 ～ 12 $W m^{-2}$ 、 S_{NEP} の振幅 4 ～ 17 $W m^{-2}$ よりも少なくとも同値かまたは大きくなると考えることができる。

TKC サイトにおける S_c (ここでは S_{GPP}) は降雪期間、無降雪期間ともに正午前に最大となった (Fig. 1)。一方、同期間の $S_H + S_{LE} + S_V$ は日の出から日の入り頃まで正の値をとり、それ以外の時間は負の値をとる。このため、 S_c を考慮することによって、 S の振幅は増加すると考えられる。TKC サイトの降雪期間、無降雪期間における $S_H + S_{LE} + S_V$ の最大値は両期間ともに 40 $W m^{-2}$ 程度であり、本研究で得られた S_c を考慮することによって降雪期間、無降雪期間における S の最大値は 43 $W m^{-2}$ 、49 $W m^{-2}$ となる。このとき、 S のうち S_c が占める割合は降雪期間では 10 % 以下であるが、無降雪期間では 15 % 以上に達した。これら結果は、 S の推定の際に必ずしも S_c を無視してよいとは言えないことを示唆する。 S の推定の目的に応じて S_c を無視することが可能かどうか十分検討することが必要であろう。

4.2 貯熱量・放熱量の平均値

TKC サイトにおける S_{GPP} 、 S_{RE} は夏季に最大の貯熱量、放熱量となるが、 S_{NEP} は春から初夏に高い正の値を示した (Fig. 2)。東南アジアの冷温帯から温帯に属する様々な森林においては、欧米の森林と比較して夏季の乾燥ストレスの影響が小さいため、 GPP 、 RE が夏季に最大値となる明瞭な季節変化を示すことが知られている (Saigusa *et al.*, 2008)。このため、東南アジアの冷温帯から温帯に属する森林では S_{GPP} 、 S_{RE} の季節変化はその絶対値に違いはあるものの、本研究で得られた結果と同様の貯熱量、放熱量の季節変化を示すと思われる。一方で、 NEP の季節変化は森林タイプ毎に異なり、春季から初夏に NEP が最大値を取る特徴は常緑針葉樹林や混交林で見ること

ができる (Saigusa *et al.*, 2008)。このため、本研究サイトのように春から初夏に S_{NEP} が最大となる森林は限定的であると考えられる。

S_c に関連する貯留項の特徴として期間平均値がゼロにならないという点が挙げられる (Table 1)。TKC サイトの無降雪期間におけるインバランス補正済みの H 、 LE の期間平均値は 62.2 ～ 88.5 $W m^{-2}$ であり、 S_{GPP} の期間平均値 4.3 $W m^{-2}$ は H および LE の 4.9 ～ 7.0 % に達する。また、全球数値予報モデルに対する要求として、放射量に関連した観測精度は 1 $W m^{-2}$ 程度が理想とされ、現実的には 10 $W m^{-2}$ 程度の精度が求められている (World Meteorological Organization., 2010)。本研究で得られた結果は、これらの値と比較しても決して小さい値ではない。一方で、 R_n 、 H 、 LE の観測値は 5-20 % 程度の誤差を持つとされる (Foken, 2008)。これらを考慮すると、熱収支モデルに S_c を組み込むべきか否かは、状況によって異なると思われる。

4.3 各貯留項との比較

ここでは、 S_c と (2) 式の S_c 以外の貯留項との比較を行うため、平均日最大値について考える。TKC サイトにおける S_c (ここでは S_{GPP}) の平均日最大値は、降雪期間で 4.0 $W m^{-2}$ 、無降雪期間で 11.4 $W m^{-2}$ であった。また、様々な森林における主に夏季の S_{NEP} の最大値は 3 ～ 12 $W m^{-2}$ であり、これらの森林における S_c の最大値は S_{NEP} の最大値と同値以上と考えられる。一方で、TKC サイトにおける S_{LE} の最大値は、降雪期間で 2.2 $W m^{-2}$ 、無降雪期間で 7.5 $W m^{-2}$ であり、 S_H 、 S_V の最大値は降雪期間、無降雪期間で明瞭な違いはなく 16.9-23.3 $W m^{-2}$ であった。また、Ohkubo and Kosugi (2008) は様々な森林における S_{LE} および S_H の日最大値を文献検索により得た。その結果、(1) S_{LE} の日最大値は、冬季で 4 ～ 5 $W m^{-2}$ (平均 4.3 $W m^{-2}$)、それ以外の季節では、8 ～ 27 $W m^{-2}$ (平均 10.7 $W m^{-2}$) であり、(2) S_H の日最大値は冬季で 5 ～ 15 $W m^{-2}$ (平均 10.7 $W m^{-2}$)、それ以外の季節では、13 ～ 41 $W m^{-2}$ (平均 22.2 $W m^{-2}$) であることを示した。これらの結果は、 S_c の最大値は S_H 、 S_V と比較すると小さいが、 S_{LE} と同程度かそれ以上の値となりえることを示している。

渦相関法計測を基にした熱収支の研究には、有効エネルギー ($R_n - G - S$) と乱流フラックス (渦相関法によって計測された H と LE の和) は理論的には等しくなるが、実際の観測結果では両者が等しくならないという熱収支のインバランス問題があり、この問題を常に考慮する必要がある (Foken, 2008)。本研究の結果は、熱収支のインバランス問題について日中と夜間に分けて短い時間スケールで解析する場合、 S_c が無視できるほど小さいとは限らな

いことを示す。少なくとも S 算出に与える S_c の影響が無視できるほど小さいかを十分に検討したうえで S_c を無視する必要がある。

5. まとめ

本研究では、これまであまり調査されてこなかった森林における光合成・呼吸活動に伴う貯熱量について検討した。常緑針葉樹林を対象とした渦相関法による CO_2 フラックス計測に基づいた事例研究から、(1) 無降雪期間における日中の S_c は S の 15% 以上に達することがある。(2) S_c の 5 月から 10 月の平均値は 4.3 W m^{-2} であり、この値は H および LE の 4.9 ~ 7.0% に達する、ことが分かった。また、様々な森林の無降雪期間における S_c の日最大値および日変化の振幅はそれぞれ $3 \sim 12 \text{ W m}^{-2}$ および $4 \sim 17 \text{ W m}^{-2}$ より大きな値となり、 S_{LE} の日最大値および振幅と同程度となりえることが示された。これらの結果は、 S_c は必ずしも無視できるほど小さいとは限らないことを示唆する。森林の貯熱量やその周辺に関連した研究では、対象とする研究の状況にあわせて、 S_c を無視することが可能か十分に検討することが必要であろう。

謝 辞

岐阜大学流域圏科学研究センター・高山試験地の車戸憲二氏および宮本保則氏には野外観測における研究の実際において様々な面で便宜をはかっていただいた。また、本論文の査読者の方々には適切な助言をいただいた。ここに記して深甚の謝意を表します。なお、本研究は日本学術振興会 (JSPS) の岐阜大学 21 世紀 COE プログラム「衛星生態学創生拠点」および日中韓フォーサイト事業 (JSPS・NRF・NSFC) の助成を受けて行われたものである。関係者各位に感謝いたします。

References

- Amthor, J. S., 2000: The McCree-de Wit-Penning de Vries-Thornley respiration paradigms: 30 years later. *Ann. Bot.*, **86**, 1–20.
- Anthoni, P. M., Law, B. E., and Unsworth, M. H., 1999: Carbon and water vapor exchange of an open-canopied ponderosa pine ecosystem. *Agric. For. Meteorol.*, **95**, 151–168.
- Aubinet, M., Chermanne, B., Vandenhaute, M., Longdoz, B., Yernaux, M., and Laitat, E., 2001: Long term carbon dioxide exchange above a mixed forest in the Belgian Ardennes. *Agric. For. Meteorol.*, **108**, 293–315.
- Baldocchi, D. D., 2003: Assessing the eddy covariance technique for evaluating carbon dioxide exchange rates of ecosystems: past, present and future. *Global Change Biol.*, **9**, 479–492.
- Baldocchi, D. D., and Vogel, C. A., 1996: Energy and CO_2 flux densities above and below a temperate broad-leaved forest and a boreal pine forest. *Tree Physiol.*, **16**, 5–16.
- Bernhofer, C., Aubinet, M., Clement, R., Grelle, A., Grunwald, T., Ibrom, A., Jarvis, P., Rebmann, C., Schulze, E. -D., and Tenhunen, J. D., 2003: Spruce forests (Norway and Sitka spruce, including douglas fir): carbon and water fluxes, balances, ecological and ecophysiological determinants. In *Fluxes of Carbon, Water and Energy of European Forests, Ecological Studies, Vol. 163*. (ed. By Valentini, R.). Springer, Heidelberg, pp. 99–123.
- Blanken, P. D., Black, T. A., Yang, P. C., Neumann, H. H., Nesic, Z., Staebler, R., den Hartog, G., Novak, M. D., and Lee, X., 1997: Energy balance and canopy conductance of a boreal aspen forest: partitioning overstory and understory components. *J. Geophys. Res.*, **102**, 28915–28927.
- Bonan, G. B., Davis, K. J., Baldocchi, D., Fitzjarrald, D., and Neumann, H., 1997: Comparison of NCAR LSM1 land surface model with BOREAS aspen and jack pine tower fluxes. *J. Geophys. Res.*, **102**, 29065–29075.
- Dolman, A. J., Moors, E. J., and Elbers, J. A., 2002: The carbon uptake of a mid latitude pine forest growing on sandy soil. *Agric. For. Meteorol.*, **111**, 157–170.
- Foken, T., 2008: The energy balance closure problem: an overview. *Ecol. Appl.*, **18**, 1351–1367.
- 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.
- Grace, J., Malhi, Y., Lloyd, J., McIntyre, J., Miranda, A. C., Meir, P., and Miranda, H. S., 1996: The use of eddy covariance to infer the net carbon dioxide uptake of Brazilian rain forest. *Global Change Biol.*, **2**, 209–218.
- Hollinger, D. Y., Kelliher, F. M., Schulze, E. -D., Bauer, G., Arneth, A., Byers, J. N., Hunt, J. E.,

- McSeveny, T. M., Kobak, K. I., and Milukova, I., 1998: Forest atmosphere carbon dioxide exchange in eastern Siberia. *Agric. For. Meteorol.*, **90**, 291–306.
- Jaeger, L., and Kessler, A., 1996: The HartX Period May 1992, Seen against the background of twenty years of energy balance climatology at the Hartheim pine plantation. *Theor. Appl. Climatol.*, **53**, 9–21.
- Jarvis, P. G., Massheder, J. M., Hale, S. E., Moncrieff, J. B., Rayment, M., and Scott, S. L., 1997: Seasonal variation of carbon dioxide, water vapor, and energy exchanges of a boreal black spruce forest. *J. Geophys. Res.*, **102**, 28953–28966.
- Kondo, J., Nakazono, M., Yamazaki, T., and Kuwagata, T., 1991: Heat storage in forest trees. *TENKI*, **38**, 123–127.
- Lee, M. -S., Lee, J. -S., and Koizumi, H., 2008: Temporal variation in CO₂ efflux from soil and snow surfaces in a Japanese cedar (*Cryptomeria japonica*) plantation, central Japan. *Ecol. Res.*, **23**, 777–785.
- Lee, N. -Y., and Koizumi, H., 2009: Estimation of the number of sampling points required for the determination of soil CO₂ efflux in two types of plantation in a temperate region. *J. Ecol. Field Biol.*, **32**, 67–73.
- Lloyd, J., and Taylor, J. A., 1994: On the temperature dependence of soil respiration. *Funct. Ecol.*, **8**, 315–323.
- Luo, Y. and Zhou, X., 2006: *Soil respiration and the environment*. Academic Press, San Diego, pp. 310.
- Malhi, Y., Nobre, A. D., Grace, J., Kruijt, B., Pereira, M. G. P., Culf, A., and Scott, S., 1998: Carbon dioxide transfer over a Central Amazonian rain forest. *J. Geophys. Res.*, **103**, 31593–31612.
- McCaughey, J. H., 1985: Energy balance storage terms in a mature mixed forest at Petawawa, Ontario—a case study. *Boundary-Layer Meteorol.*, **31**, 89–101.
- McCaughey, J. H., and Saxton, W. L., 1988: Energy balance storage terms in a mixed forest. *Agric. For. Meteorol.*, **44**, 1–18.
- Moore, C. J., and Fisch, G., 1986: Estimating heat storage in stems. *Agric. For. Meteorol.*, **38**, 147–169.
- Moderow, U., Aubinet, M., Feigenwinter, C., Kolle, O., Lindroth, A., Mölder, M., Montagnani, L., Rebman, C., and Bernhofer, C., 2009: Available energy and energy balance closure at four coniferous forest sites across Europe. *Theor. Appl. Climatol.*, **98**, 397–412.
- Ohkubo, S., and Kosugi, Y., 2008: Amplitude and seasonality of storage fluxes for CO₂, heat and water vapour in a temperate Japanese cypress forest. *Tellus B*, **60**, 11–20.
- Oliphant, A. J., Grimmond, C. S. B., Zutter, H. N., Schmid, H. P., Su, H. -B., Scott, S. L., Offerle, B., Randolph, J. C., and Ehman, J., 2004: Heat storage and energy balance fluxes for a temperate deciduous forest. *Agric. For. Meteorol.*, **126**, 185–201.
- Onckley, P., Foken, T., Vogt, R., Kohsiek, W., DeBruin, H., Bernhofer, C., Christen, A., van Gorsel, E., Grantz, D., Feigenwinter, C., Lehner, I., Liebethal, C., Liu, H., Mauder, M., Pitacco, A., Ribeiro, L., and Weidinger, T., 2007: The energy balance experiment EBEX-2000. Part I: overview and energy balance. *Boundary-Layer Meteorol.*, **123**, 1–28.
- Saigusa, N., Yamamoto, S., Hirata, R., Ohtani, Y., Ide, R., Asanuma, J., Gamo, M., Hirano, T., Kondo, H., Kosugi, Y., Li, S. -G., Nakai, Y., Takagi, K., Tani, M., and Wang, H., 2008: Temporal and spatial variations in the seasonal patterns of CO₂ flux in boreal, temperate, and tropical forests in East Asia. *Agric. For. Meteorol.*, **148**, 700–713.
- Saitoh, T. M., Tamagawa, I., Muraoka, H., Lee, N. -Y. M., Yashiro, Y., and Koizumi, H., 2010: Carbon dioxide exchange in a cool-temperate evergreen coniferous forest over complex topography in Japan during two years with contrasting climates. *J. Plant Res.*, **123**, 473–483.
- Sellers, P. J., Randall, D. A., Collatz, G. J., Berry, A. J., Field, C. B., Dazlich, D. A., Zhang, C., Collelo, G. D., and Bounoua, L., 1996: A revised land surface parameterization (SiB2) for atmospheric GCMs, Part I: Model Formulation. *J. Climate.*, **9**, 676–705.
- Valentini, R., De Angelis, 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.
- Vogt, R., Bernhofer, C., Gay, L. W., Jaeger, L., and Parlow, E., 1996: The available energy over a Scots pine plantation: What's up for partitioning?. *Theor. Appl. Climatol.*, **53**, 23–31.
- Vourlitis, G. L., Filho, N. P., Hayashi, M. M. S., Nogueira, J. D. S., Caseiro, F. T., and Campero Jr, J. H., 2001: Seasonal variations in the net ecosystem CO₂ exchange of a mature Amazonian transitional tropical forest (cerradão). *Funct. Ecol.*, **15**, 388–395.
- Wilson, K. B., and Baldocchi, D. D., 2000: Seasonal and interannual variability of energy fluxes over a broadleaved temperate deciduous forest in North America. *Agric. For. Meteorol.*, **100**, 1–8.
- World Meteorological Organization., 2010: Database of observational requirements. <http://www.wmo.int/pages/prog/sat/Databases.html> <referred on 20/07/2010>.
- Yasuda, Y., Ohtani, Y., Watanabe, T., Okano, M., Yokota, T., Liang, N., Tang, Y., Nik, A. R., Tani, M., and Okuda, T., 2003: Measurement of CO₂ flux above a tropical rain forest at Pasoh in Peninsular Malaysia. *Agric. For. Meteorol.*, **114**, 235–244.