

論文 (Original article)

補間・推定方法の違いが森林の二酸化炭素吸収・ 放出量算出値に与える影響 —札幌および富士吉田森林気象試験地 タワーフラックスデータの検証— 溝口 康子^{1)*}、山野井 克己¹⁾

要旨

世界各地の様々な植生で渦相関法を用いたフラックス観測が行われ、観測データを元に純生態系生産量 (NEP)、総一次生産量 (GPP) および生態系呼吸量 (RE) が求められている。NEP の欠測値補間および GPP、RE の算出には多くの方法が提案されている。方法の違いによる影響を把握するため、台風攪乱によって森林構造が大きく変化した落葉広葉樹林の札幌森林気象試験地と常緑針葉樹林の富士吉田森林気象試験地のデータを用いて比較検証および再解析を行った。補間に用いるための値の推定方法の違いによる影響は大きく、特に RE は大きな差が生じた。サイト毎に方法の違いによる影響は異なるため、各サイト個別に様々な手法を用いて値を算出し、値の不確実性の把握を行う必要がある。日中の RE 推定を光合成光量子束密度 (PPFD) と NEP の関係を用いて 4 種類の方法で求め、夜間の気温と NEP の関係式から日中の RE を推定した場合との比較を行った。方法によって値にばらつきはあるものの、分解による CO₂ 放出量の多い札幌サイトでは両者の差は小さかったが、富士吉田サイトでは日中の RE 推定を PPFD と NEP の関係から求めた場合の方が小さかった。日中の RE 推定を PPFD と NEP の関係を用いて行うことにより、対象サイトの日中の葉呼吸低下の影響の有無を把握できることが示された。

キーワード：生態系呼吸量、総一次生産量、純生態系生産量、データセットの期間、回帰式、タワーフラックス観測

1. はじめに

陸域生態系において渦相関法により純生態系生産量 (NEP) を連続的に測定できるようになった 1990 年代後半から、様々な気候帯・植生域で CO₂ フラックス観測が行われるようになってきている。このような観測サイトの情報を集約している FLUXNET のウェブサイト (<https://fluxnet.fluxdata.org/>) には、2017 年 2 月現在、世界で 900 を越えるサイトが登録されている。各サイト個別で行われる解析以外にも、多地点データを集約した統合解析 (例えば Hirata et al. 2008)、あるいは生態系プロセスモデル (例えば Ito 2008) や広域推定モデル (例えば Ichii et al. 2017) の教師・検証データとしても観測データは利用されている。

フラックス観測は 30 分単位の連続データ取得が可能だが、機器トラブルや、降雨中や風速が弱く乱流構造が十分発達していない条件下では欠測が生じるため、NEP の年間値等を求めるためには欠測値補間が必要となる。また、生態系における CO₂ の吸収および放出量、いわゆる総一次生産量 (GPP) および生態系呼吸量 (RE) は、フラックス観測データから直接ではなく NEP を用いて算出するため、それぞれを求めるために多くの算出方法が

提案されている (Falge et al. 2001, Reichstein et al. 2005 など)。特に日中の RE は、直接的に測定することができないため、様々な方法による推定が行われている。一般的には夜間の気温と -NEP (すなわち RE) の関係を日中にも適用し、日中の気温を用いて推定されることが多い (Hirata et al. 2008 など)。ただし、葉呼吸の光による抑制が知られており (Kok 1949, Sharp et al. 1984 など)、夜間のデータから得られる温度との関係性より小さい値になると指摘されている (Wehr et al. 2016)。そのため、日中の光の量と NEP の関係から推定する方法も提案されているが (Jassal et al. 2007, Bruhn et al. 2011)、直接日中の RE を測定することはできないため、これらの手法の検証も十分ではない。

補正、品質管理、補間や推定方法の違いによって NEP、GPP、RE の算出値は異なることから (例えば Saigusa et al. 2013)、統一的な手法の提案が行われている (Isaac et al. 2017, Wutzler et al. 2018 など)。しかし、これまで様々な方法で求められた値が解析に用いられ、現在でもその状況は変わらない。サイト間比較のためには統一的な手法を用いることは、手法による差によって起こる不確実性を除去するためには有効と考えられるが、サ

原稿受付：令和 2 年 8 月 28 日 原稿受理：令和 3 年 6 月 15 日

1) 森林総合研究所 北海道支所

* 森林総合研究所 北海道支所 〒062-8516 北海道札幌市豊平区羊ヶ丘 7

イト個別で最も適した方法は、植生や気象条件、測定システム、データ取得率などサイトの状況によって異なる。このため各サイトで手法の違いによってどの程度値に差が生じるのか、適用されている手法で得られた値はどの程度不確実性があるのかを把握することは重要である。

本研究では、NEP の補間および GPP、RE の算出方法の違いによる影響を把握するため、フラックスデータの補正および品質管理方法を同じ手順で行っている植生タイプの異なる 2 サイトのデータを用い、NEP の補間方法および GPP、RE 算出方法の違いによる不確実性の検証を行う。

2. 方法

2.1 試験地

本研究では落葉広葉樹林の札幌森林気象試験地 (AsiaFlux site code: SAP; 2004、2005 年を除く 2000~2017 年まで) の 16 年間、および常緑針葉樹林の富士吉田森林気象試験地 (同: FJY; 2000~2008 年まで) の 9 年間のデータを用いて解析を行った。

SAP (42°59'13"N, 141°23'07"E, 180 m a.s.l.) は北海道札幌市中心部の南に位置する森林総合研究所北海道支所構内に広がる再生二次林である。主要樹種はシラカンバ (*Betula platyphylla*)、ミズナラ (*Quercus crispula*)、ハリギリ (*Kalopanax septemlobus*) など、林床にはチシマザサ (*Sasa kurilensis*)、クマイザサ (*Sasa senanensis*) が繁茂している。2003 年時点で胸高直径 5 cm 以上の立木密度は 672 本 ha⁻¹、最上層を構成するシラカンバの平均樹高は 21.5 m だった (宇都木ら 2004, 溝口ら 2018)。年平均気温は 7.3℃、年降水量は 800~1300 mm、冬期は最大 1 m 前後の積雪があり、積雪期間は概ね 12 月上旬から 4 月上旬までである (溝口ら 2014, 溝口・山野井 2015a, b)。2004 年 9 月、台風 18 号による風倒被害が発生し、樹木のバイオマス量は約 4 割減となり、大きく森林構造は変化した (Yamanoi et al. 2015)。また、2010 年には冠雪害、2014 年にはカシワマイマイによる虫害が発生している。

FJY (35°27'17"N, 138°45'44"E, 1030 m a.s.l.) は山梨県富士吉田市、富士山北麓の剣丸尾溶岩流台地に広がるアカマツ (*Pinus densiflora*) 林で、ミズナラ、コナラ (*Quercus serrata*) などの高木、亜高木のソヨゴ (*Ilex pedunculosa*)、下層には低木のミツバツツジ (*Rhododendron dilatatum*) などが見られる。1999 年時点で胸高直径 5 cm 以上の立木密度は 2556 本 ha⁻¹、最上層を構成するアカマツの平均樹高は 18.6 m だった。林床は溶岩が数多く露出しており、草本類は少ない (大塚ら 2003, Ohtsuka et al. 2013)。年平均気温は 9.5℃、平均年降水量は 1955 mm (Mizoguchi et al. 2011)、冬期は 12 月下旬から 4 月初旬にかけて積雪があるが、最大積雪深は 50 cm 以下のことが多い。

SAP および FJY では 1999 年夏から試験地内に建設された観測タワー (高さはそれぞれ 42 m および 32 m) 上で、超音波風速温度計 (SAT: DA-600, Sonic, Tokyo, Japan) お

よびクロズドパス赤外線ガスアナライザー (IRGA: LI-6262, LI-COR, Nebraska, USA) を用いて渦相関法により CO₂ フラックス (F_c : $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) 測定を行っている。森林キャノピー内の貯留変化量 (S_c : $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) は SAT 設置高度 (SAP: 28 m、FJY [2006 年 10 月まで]: 25 m、[2006 年 11 月以降]: 27 m) より下 5 高度から空気を吸引し、IRGA を用いて濃度変化を測定することにより求めた。気温は SAP、FJY それぞれ 30 m、23 m の高度に通風式シールドを用いた温湿度計 (HMP45D, Vaisala, Finland) を、光合成光量子束密度 (PPFD) は観測タワー最上部で光量子センサ (LI-190, LI-COR, Nebraska, USA) を設置し測定した。気象データが欠測の場合、気温はバックアップシステムのデータ、あるいは近くの気象観測地点のデータを用いて補間 (Mizoguchi et al. 2011, 溝口ら 2014)、PPFD が欠測の場合、年毎に求めた日射量との関係式から PPFD を推定し補間した。測定の詳細は SAP、FJY それぞれ Yamanoi et al. (2015)、Mizoguchi et al. (2012) を参照頂きたい。

2.2 データ処理方法

1) 渦相関法によるフラックス計算と補間・推定手順の概要

CO₂ フラックス (F_c) の算出は渦相関法を用い、一般的に行われている補正および品質管理を行った (Kaimal et al. 1968, Webb et al. 1980, McMillen 1988, Leuning and Moncrieff 1990, Foken and Wichura 1996, Vickers and Mahrt 1997, Lee et al. 2004)。さらに、フラックスを過小評価しやすい乱流構造が十分に発達していない条件下のデータは摩擦速度を判定基準として取り除いた (Goulden et al. 1996, Massman and Lee 2002 など)。摩擦速度の閾値は SAP の攪乱前は 0.29 m s⁻¹、攪乱後は 0.31 m s⁻¹ (Yamanoi et al. 2015)、FJY は 0.12 m s⁻¹ (Mizoguchi et al. 2012) とした。

補間方法としては、日平均化法や Look-up table 法などが適用されることも多いが (Falge et al. 2001)、本研究では、観測で得られたフラックスデータと関連する気象データとの関係式の変数を、対象とする期間の 30 分データから統計フリーソフト R (R Core Team 2020) を用いて線形回帰あるいは非線形回帰により導出した。得られた変数の値と気象データから得られる値を用いて 30 分データの欠測値補間を行った。

2) 生態系純生産量 (NEP)

タワーフラックス観測データを用いて NEP ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) は式 (1) により得られる。

$$\text{NEP} = -(F_c + S_c) \quad (1)$$

NEP は光合成光量子束密度 PPFD ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) を変数とした曲線を用いて表すことができる。欠測値補間のための NEP の推定式として直角双曲線の式 (2) が以前はよく用いられてきたが (例えば Saigusa et al. 2002)、現在では式 (3) の非直角双曲線が適用されることも多い (例えば Yasuda et al. 2012)。

$$NEP = \frac{\psi \cdot PPFD \cdot P_{\max}}{P_{\max} + \psi \cdot PPFD} - RE_d \quad (2)$$

$$NEP = \frac{\psi \cdot PPFD + P_{\max} - \sqrt{(\psi \cdot PPFD + P_{\max})^2 - 4\psi \cdot PPFD \cdot \theta \cdot P_{\max}}}{2\theta} - RE_d \quad (3)$$

ここで、 ψ は曲線の初期勾配、 P_{\max} は最大光合成速度 ($\mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)、 θ は曲線の凸度、 RE_d は日中の生態系呼吸量 ($\mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) を表す。

回帰するために使用するデータの期間 (データセット期間) を 7、15、21 および 29 日間の 4 種類、得られた係数はそれぞれデータセット期間の中心日の値とし、データセットは 1 日ずらして毎日係数を求めた。係数が得られなかった場合および負の値などの外れ値

の場合は、データセット期間内で値の存在する中で中心日に最も近い日の係数、その値がない場合は前年の同じ日の係数を用いた。PPFD を用いて NEP を推定する 2 種類の式と 4 種類のデータセット期間、合計 8 通りの方法を適用し (Table 1)、観測された気象データを用いて NEP を推定した。

3) 生態系呼吸量 (RE)

生態系呼吸量 (RE) は温度の上昇とともに増加することが知られており、下記の式 (4) に示すような温度が 10 °C 上昇したときに値が何倍になるかを示す温度係数 Q_{10} を用いた指数関数式や、Lloyd and Taylor (1994) が提唱した修正アレニウス式 (式 5) で表すことができる。

Table 1. 日中の純生態系生産量 (NEP) を推定する際のデータセット期間と式
Periods of a dataset and regression equations when estimating the daytime net ecosystem production (NEP).

記号 Symbol	推定式を求めるときに 使用するデータ期間 Period of dataset	式 Equation	参考文献 Reference
DR07	7days	直角双曲線 Rectangular curve (2)	Saigusa et al. (2002) and so forth
DR15	15days		
DR21	21days		
DR29	29days		
DN07	7days	非直角双曲線 Non-rectangular curve (3)	Yasuda et al. (2012) and so forth
DN15	15days		
DN21	21days		
DN29	29days		

Table 2. 生態系呼吸量 (RE) を推定する際のデータセット期間と式
Periods of a dataset and regression equations when estimating ecosystem respiration (RE) using nighttime data

記号 Symbol	推定式を求めるときに 使用するデータ期間 Period of dataset	式 Equation	参考文献 Reference
NE07	7days	指数関数 Exponential function (4)	Saigusa et al. (2002) and so forth
NE15	15days		
NE21	21days		
NE29	29days		
NE3S or NE4S	3 or 4seasons*		
NEYR	a year		
NA07	7days	修正アレニウスの式 Modified Arrhenius function (5)	Lloyd and Taylor (1994), Hirata et al. (2008) and so forth
NA15	15days		
NA21	21days		
NA29	29days		
NA3S or NA4S	3 or 4seasons*		
NAYR	a year		

* 札幌 (SAP) では 1 年を着葉期、ササが雪に覆われる多雪期、多雪期以外の落葉期の 3 区分: 3S を適用。林床のササが積雪で埋まる冬期は日中のデータも含まれる。富士吉田 (FJY) では 1 年を積雪期、無雪期の 1 ~ 3 月、4 ~ 9 月、10 ~ 12 月の 4 区分: 4S を適用。

* Sapporo meteorology research site (SAP): 3S of foliation, defoliation, and abundant snow seasons when dwarf bamboo is covered with snow. The daytime data are also considered when dwarf bamboo is covered with snow. Fujiyosida meteorology research site (FJY): 4S of snow and no-snow seasons between January and March, April and September, October and December.

$$RE = RE_{T_{ref}} \cdot Q_{10}^{(T_a - T_{ref})/10} \quad (4)$$

$$RE = RE_{T_{ref}} \exp \left(\frac{E_0}{R} \cdot \left(\frac{1}{T_{ref} - T_0} - \frac{1}{T_a - T_0} \right) \right) \quad (5)$$

ここで、 T_{ref} は基準温度 (K)、 $RE_{T_{ref}}$ は基準温度の時の RE、 T_a は気温 (K)、 E_0 は活性化エネルギー (J)、 R は気体常数 ($8.314 \text{ J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$)、 T_0 は (227.13 K) である。本研究では、 T_{ref} を 273.15 、 278.15 、 283.15 K の 3 種類で計算し、残差平方和の最も小さい 273.15 K を T_{ref} として採用した。

夜間、あるいは落葉広葉樹林の積雪期などは光合成が行われないことから、

$$RE = -NEP \quad (6)$$

の関係が成り立つ。夜間の RE はこの関係を用い、式 (4)、(5) で使用するデータの期間 (データセット期間) を 7、15、21 および 29 日間それぞれで帰し、得られた係数はデータセット期間の中心日の値とし、期間を 1 日ずつずらして毎日変数を求める方法で行った。係数が得られなかった場合および負の値などの外れ値の場合は、データセット期間内の値で中心日に最も近い日の係数、値がない場合は前年の同じ日の係数を用いた。さらに、年毎および積雪期や着葉の有無等を考慮した季節毎にも帰した (Table 2)。季節区分は過去の解析方法に倣い、SAP の場合は 3 シーズン (Yamanoi et al. 2015)、FJY の場合は 4 シーズン (Mizoguchi et al. 2012) とした。この夜間の関係式から RE を推定する方法を N タイプと呼ぶことにする。

日中の生態系呼吸量 (RE_d) も夜間の気温と RE の関係を適用し、日中の気温を夜間のデータから得られた式 (4)、(5) に日中の気温を入力することで推定する方法の

ほか、PPFD と日中の NEP の関係式 (2)、(3) で得られる RE_d 、あるいは光の量の少ない時間帯のデータから直線帰する方法 (式 7) などが提案されている (Jassal et al. 2007, Bruhn et al. 2011)。

$$RE_d = \alpha \cdot PPFD - NEP \quad (7)$$

ここで、 α は PPFD を横軸、 $RE_d + NEP$ を縦軸に取った時の直線の傾きを表す。

本研究では RE_d を日中のデータから求めるため、日中の PPFD と NEP を用いてデータセット期間 7、14、21、29 日の 4 通りで、下記の 4 種類の方法を適用した (Table 3)。

DR: 日中の PPFD と NEP を用い、直角双曲線 (式 2) を使用。

DN: 日中の PPFD と NEP を用い、非直角双曲線 (式 3) を使用。

DJ: PPFD $300 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 以下の時の PPFD と NEP を用い、一次関数 (式 7) を使用。

DB: 午後の PPFD が $500 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 以下の時の PPFD と NEP を用い、一次関数 (式 7) を使用。

上記 4 種類それぞれで得られた RE_d は、対象とする日の日中の平均 RE とみなす場合 (Average)、得られた RE_d と気温との関係を年毎に式 (4) あるいは (5) で求め、30 分毎の気温から推定する方法の 3 ケースをそれぞれ適用し、RE を推定した。これら日中のデータをもとに推定した RE を D タイプと呼ぶことにする。

4) 総一次生産量 (GPP) の算出方法

総一次生産量 GPP ($\mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) と NEP の関係は式 (8) で表される。

$$GPP = NEP + RE_d \quad (8)$$

NEP の欠測値は式 (2) あるいは (3) の関係式から求めた値で補完した。 RE_d は N タイプ、D タイプから算出した値すべてのケースを適用した。

Table 3. 日中の生態系呼吸量 (RE_d) を推定する際の式と光合成光量子束密度 (PPFD) の条件

Regression equations and the condition of photosynthetic photon flux density (PPFD) when estimating ecosystem respiration at daytime (RE_d)

記号 Symbol	式 Equation	対象とする光合成光量子束密度 (PPFD) の範囲 Photosynthetic photon flux density (PPFD)	参考文献 Reference
DR	直角双曲線 Rectangular curve (2)	PPFD > 0 $\mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Saigusa et al. (2002) and so forth
DN	非直角双曲線 Non-rectangular curve (3)	PPFD > 0 $\mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Hirata et al. (2008) and so forth
DJ	線形 Linear function (7)	0 < PPFD < 300 $\mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Jassal et al. (2007)
DB	線形 Linear function (7)	50 < PPFD < 500 $\mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 午後 in the afternoon	Bruhn et al. (2011)

3. 結果と考察

3.1 回帰式から推定した生態系純生産量 (NEP) の差

夏季のデータセット期間が 7 日で式 (2) および (3) を用いて得られた光-NEP 回帰曲線の例を Fig. 1a, b に示す。SAP、FJY いずれの場合も 2 つの式の初期勾配 (ψ) の差はわずかだったが、最大光合成速度 (P_{max}) は直角双曲線式 (式 2): DR07 で得られた値の方が大きくなる傾向がみられた。非直角双曲線式 (式 3): DN でデータセット期間 4 ケースを比較すると (Fig. 1c, d)、データセット期間によって対象とするデータが異なるが、おおむね ψ はわずかな差だったのに対し、 P_{max} の値はデータセット期間によって顕著に異なった。

Table 1 で示した 8 通りの方法で推定した値の中で、7 日間のデータセットを 1 日ずつ移動させて式 (3) の非直角双曲線を用いた推定値 DN07 が SAP、FJY 両者とも解析期間すべての残差平方和が最も小さかった。Fig. 2 にこの DN07 による推定値を積算した値を 1 としたときの他の方法による推定積算値の割合を示す。DN07 と同じ式 (3) を使った DN15、DN21、DN29 の割合は SAP、FJY とも 1 前後でデータセット期間の違いによる差はごくわずかであった。式 (2) の直角双曲線による方法 (DR) 間でデータセット期間の違いによる差もわずかであった

が、2 つの推定式による違いは大きかった。SAP の台風攪乱以前 (2000~2003 年) および FJY は DN07 の約 1.6 倍前後だった。台風攪乱後 (2006~2017 年) の DR は、非直角双曲線 DN07 による推定値の約 2 倍になり、年々変動も大きかった。

日中の年積算 NEP については、今回のケースのデータセット期間が 7~29 日の範囲であれば、期間の違いによる影響は小さいと考えられた。一方、推定式の選定による差は大きかった。直角双曲線と非直角双曲線による推定値の比較には注意を要する。また、森林タイプの異なる台風攪乱前の SAP と FJY では傾向に差がなかった一方、台風攪乱後の SAP では推定に用いた回帰式の違いによる差が大きくなったことから、森林構造が大きく変化した場合には、回帰式の違いによる影響は変化することが示唆された。

3.2 回帰式から推定した生態系呼吸量 (RE) の差

RE を温度から推定する場合、式 (4) のような一般的な指数関数 (NE) では Lloyd and Taylor (1994) が指摘しているように、式 (5) の修正アレニウス式 (NA) より気温が高くなると大きな値を示す傾向にあり、本研究のデータでも同様の傾向がみられた (Fig. 3)。このように NE の

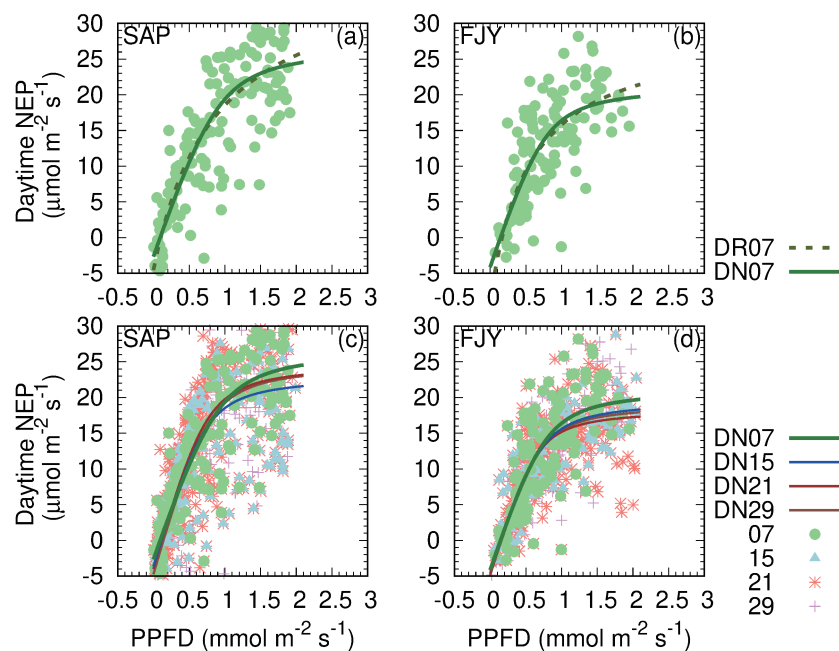


Fig. 1. 日中の光合成光量子束密度 (PPFD) と純生態系生産量 (NEP) の関係

Daytime relations between photosynthetic photon flux density (PPFD) and net ecosystem production (NEP)

札幌 (SAP; 2000 年 7 月 28 日) および富士吉田 (FJY; 2000 年 7 月 31 日) の例。線は回帰式、点はそれぞれのデータセット期間の観測データを表す。

(a) および (b): 7 日間データセットを用いた直角双曲線 (DR07) および非直角双曲線 (DN07)。 (c) および (d): 7 (DN07)、15 (DN15)、21 (DN21)、29 (DN29) 日のデータセット別の非直角双曲線。

Examples of the Sapporo meteorology research site (SAP) are from July 28, 2000, whereas those of the Fujiyoshida meteorology research site (FJY) on July 31, 2000. The lines represent regression equations, and symbols denote observation data during each dataset.

(a) and (b): a rectangular function (DR07) and non-rectangular function (DN07) using a seven-day dataset. (c) and (d): Non-rectangular functions using seven (DN07)-, 15 (DN15)-, 21 (DN21)-, and 29 (DN29)-day datasets.

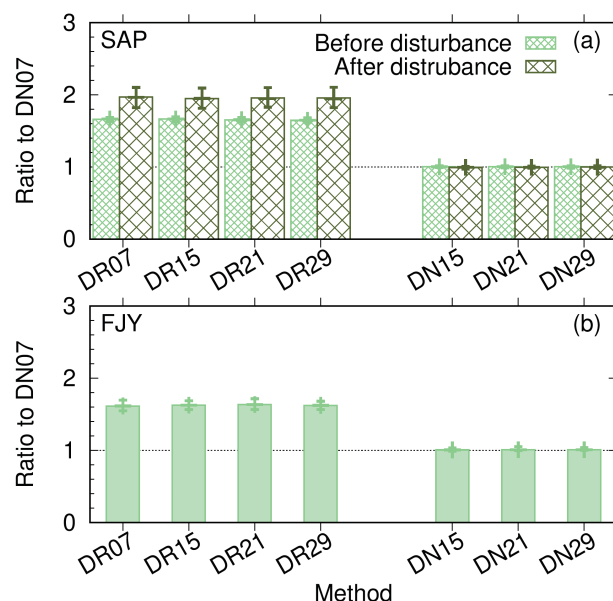


Fig. 2. 回帰式およびデータセット期間による日中の推定純生態系生産量 (NEP) の違い

The differences in daytime net ecosystem production (NEP) by regression functions and various periods of a dataset at the Sapporo (SAP) and Fujiyoshida (FJY) meteorology research sites

7日間データセット非直角双曲線式 (3) DN07 による日中の NEP 推定積算値を 1 とした時の値。棒グラフは対象期間全体を通じた積算値、エラーバーは各年別の積算値の平均値および最大・最小値。

(a) は札幌 (SAP) の攪乱前 2000～2003 年および 2006～2017 年、(b) は富士吉田 (FJY) の 2000～2008 年の値。

The plots show the ratio of the integrated values of the estimated daytime NEP obtained using each method in Table 1 to that obtained via a non-rectangular function using a 7-day dataset (DN07). The bars show the ratio of all the data during the target periods and the error bars show the average and range of the annual ratio.

(a) Data obtained from SAP before (2000–2003) and after (2006–2017) the typhoon disturbance in 2004, and (b) data obtained from FJY during 2000–2008.

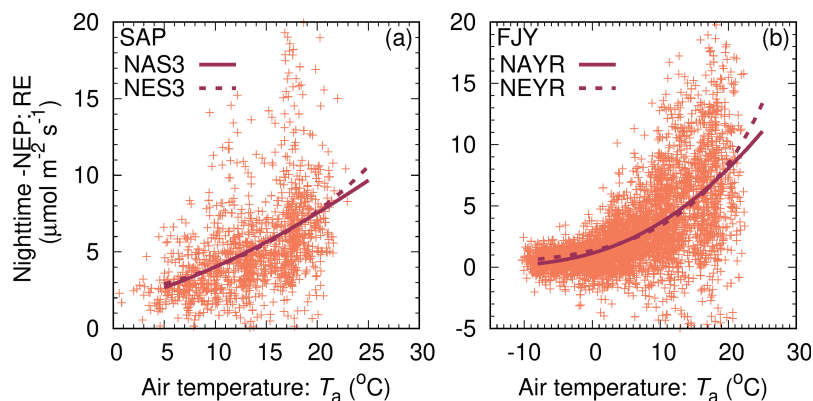


Fig. 3. 夜間の気温 (T_a) と純生態系生産量 ($-\text{NEP} = \text{生態系呼吸量} : \text{RE}$) の関係

Relations between the air temperature (T_a) and nighttime ecosystem respiration (RE)

線は回帰式、点は観測データを表す。

(a) 札幌 (SAP): 2008 年の着葉期 (NAS3 および NES3)、(b) 富士吉田 (FJY): 2008 年全年 (NAYR および NEYR)。

The lines show the regression equations, and the symbols show the observation data.

The foliation season in (a) 2008 at the Sapporo meteorology research site (SAP; NAS3 and NES3) and (b) 2008 at the Fujiyoshida meteorology research site (FJY; NAYR and NEYR).

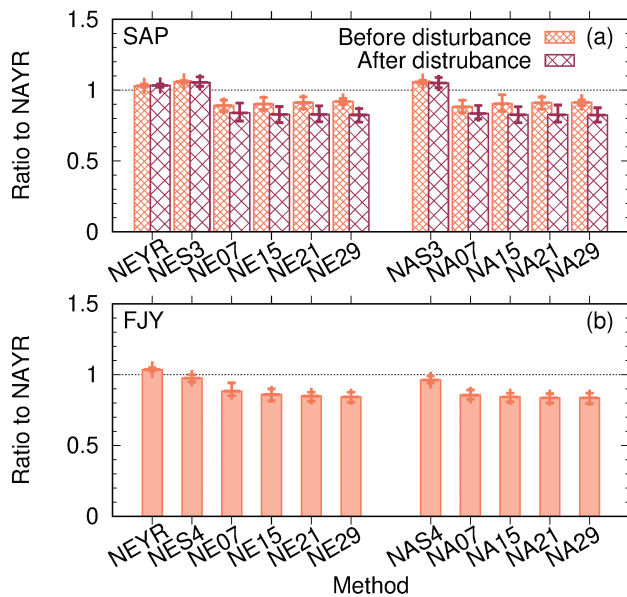


Fig. 4. 回帰式およびデータセット期間による推定生態系呼吸量 (RE) の違い

The differences in ecosystem respiration (RE) using regression functions and various periods of a dataset 年毎の修正アレニウス式 (6) による RE 推定積算値 (NAYR) を 1 とした時の値。

棒グラフは対象期間全体を通した積算値、エラーバーは各年別の積算値の平均値および最大・最小値。

(a) は札幌 (SAP) の攪乱前 2000～2003 年および 2006～2017 年、(b) は富士吉田 (FJY) の 2000～2008 年の値。

The plots show the ratio of the integrated values of the estimated RE obtained using NA and NE method in Table 2 to that obtained via a modified Arrhenius type function using annual data (NAYR). The bars show the ratio of all the data during the target periods and the error bars show the average and range of the annual ratio.

(a) Data obtained from the Sapporo meteorology research site (SAP) before (2000–2003) and after (2006–2017) the typhoon disturbance in 2004, and (b) data obtained from the Fujiyoshida meteorology research site (FJY) during 2000–2008.

場合、高温期に過大評価の可能性がある。

気温と夜間の $-NEP$ (RE) の関係性を各年の 1 年間のデータセットを元に式 (5) により得られる係数を適用して推定した RE の積算値 (NAYR) を 1 とした場合の、式 (4)、(5) それぞれ 1 年 (YR)、季節毎 (SAP; S3: ササが雪に覆われる多雪期、多雪期以外の落葉期、着葉期、FJY; S4: 積雪期、無積雪の 1～3 月、4～9 月、10～12 月)、および 7、15、21、29 日のデータセットを 1 日ずつ移動させて係数を毎日求めて推定した RE の積算値の割合を Fig. 4 に示す。年あるいは季節毎のデータセット推定値は 7～29 日のデータセットの推定値に比べて大きかった。7～29 日のデータセット間では、違いはわずかであった。また、同じデータセット期間の場合 NE の方がわずかに NA より大きかった。

残差平方和が最も小さかったのは SAP、FJY ともに

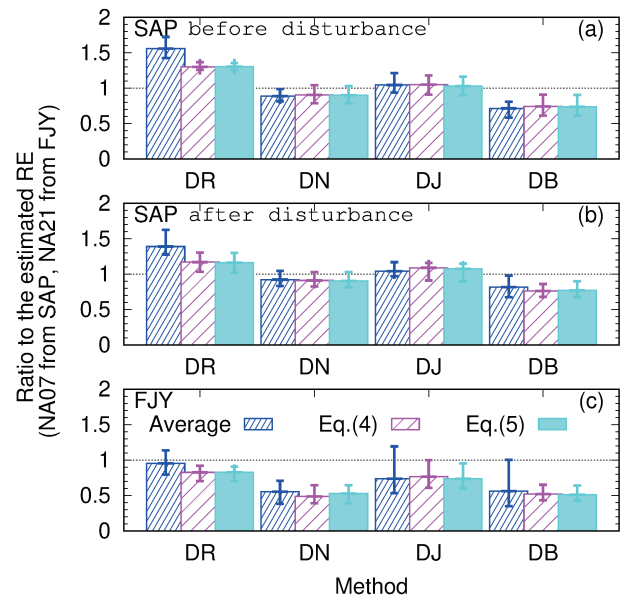


Fig. 5. 推定法の違いによる日中の推定生態系呼吸量 (RE_d) の差

The differences in daytime ecosystem respiration (RE_d) by regression functions at the Sapporo (SAP) and Fujiyoshida (FJY) meteorology research sites

夜間のデータから得られた回帰式 (札幌 SAP: NA07、富士吉田 FJY: NA21) による日中の推定積算値を 1 としたときの割合。DR、DN、DJ、DB は Table 3 の記号に対応する式で得られた推定値。棒グラフは対象期間全体を通した積算値、エラーバーは各年別の積算値の平均値および最大・最小値。青色は RE_d を推定日の平均値とした場合、桃色は推定日の気温と RE_d を年毎に指数関数 (式 4) で回帰し気温で再計算した値、水色は推定日の気温と RE_d を年毎に修正アレニウス式 (式 5) で回帰し気温で再計算した値。

(a) SAP: 攪乱前 2000～2003 年、(b) SAP: 攪乱後 2006～2017 年、(c) FJY: 2000～2008 年。

The plots show the ratio of the integrated values of the estimated daytime RE obtained using the DR, DN, DJ, and DB methods in Table 3 to that obtained via a NA07 from the Sapporo meteorology research site (SAP) and NA21 from the Fujiyoshida meteorology research site (FJY). The bars show the ratio of all the data during the target periods and the error bars show the average and range of the annual ratio. The blue, pink and sky-blue bars show the average, re-calculated values using Eqs. (4) and (5) with RE_d obtained using the DR, DN, DJ, and DB methods, respectively.

(a) and (b) Data obtained from SAP before (2000–2003) and after (2006–2017) the typhoon disturbance in 2004, respectively. (c) Data obtained from FJY during 2000–2008.

回帰式 NA を用いて推定した場合で、データセット期間は SAP で 7 日、FJY で 21 日だった。また、FJY は SAP よりもデータセット期間の差が小さかった。最適なデータセット期間は欠測期間、欠測の時期等にも影響されると考えられるが、季節変化の大きい落葉樹の SAP と季節変化の小さい常緑樹の FJY による違いも影響している可能性がある。SAP の 7～29 日のデータセットでは攪乱後に値は小さくなり、年毎 (YR)、季節毎 (S3) との差は広がった。台風攪乱後の SAP はそれ以前に比

べて全体的に気温が高く、高温時の推定値の差が影響していると考えられた。

Table 3 で示された RE_d 推定法である D タイプの PPFD と NEP の関係から求めた DB、DJ、DR、DN の推定値の比較を行った (Fig. 5, 6)。光合成が行われる日中の RE を直接的に求める方法はない。ここでは、N タイプの夜間のデータセットから求めた関係式のうち、残差平方和の最も小さい方法 (SAP では NA07、FJY では NA21) から得られた日中の推定積算 RE を 1 とした。日中の RE はデータセット期間の違いによる顕著な差は見られなかったことから、Fig. 5 および Fig. 6 ではデータセット 7 日間の値を示した。

直角双曲線式 (2) から求めた RE_d (DR) のケースを除い

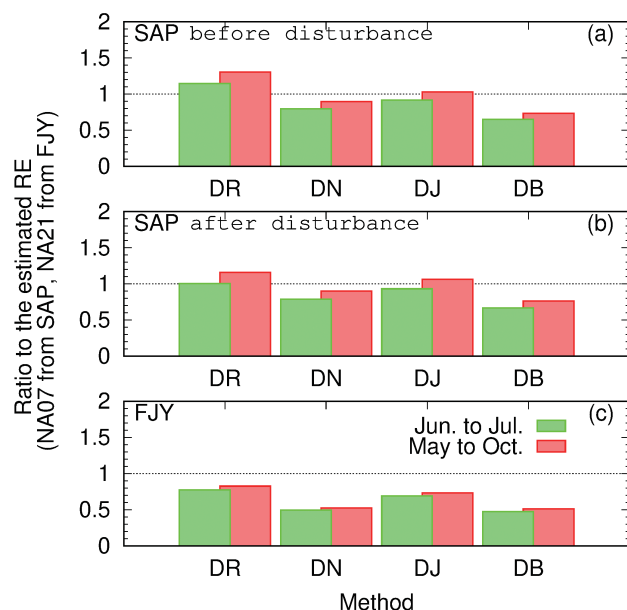


Fig. 6. 推定法別日中の生態系呼吸量 (RE_d) の季節による違い
The differences in daytime ecosystem respiration (RE_d) by regression functions depending on the season at the Sapporo (SAP) and Fujiyoshida (FJY) meteorology research sites

夜間のデータから得られた回帰式 (札幌: SAP; NA07、富士吉田: FJY; NA21) による日中の推定積算値を 1 としたときの割合。DR、DN、DJ、DB は Table 3 の記号に対応する式で得られた RE_d を年毎に修正アレニウス式 (式 5) で回帰し気温で再計算した値。緑色の棒グラフは 6 月から 7 月の積算値の比、赤色の棒グラフは 5 月から 10 月までの積算値の比。

(a) SAP: 攪乱前 2000 ~ 2003 年、(b) SAP: 攪乱後 2006 ~ 2017 年、(c) FJY: 2000 ~ 2008 年。

The plots show the ratio of the integrated values of the estimated daytime RE obtained using the DR, DN, DJ, and DB methods in Table 3 to that obtained via a NA07 from the Sapporo meteorology research site (SAP) and NA21 from the Fujiyoshida meteorology research site (FJY). Daytime REs were re-calculated values using (5) with RE_d obtained using the DR, DN, DJ, and DB methods. The green bars show the ratio of all the data from June to July, the red bars show the ratio of all the data from May to October.

(a) and (b) Data obtained from SAP before (2000–2003) and after (2006–2017) the typhoon disturbance in 2004, respectively. (c) Data obtained from FJY during 2000–2008.

て、日中の PPFD と NEP の関係式から得られる RE_d を対象日の平均値として扱う場合 (Average) と式 (4)、(5) のいずれかの方法を用いて気温から推定する方法に大きな違いはなかった (Fig. 5)。直角双曲線式 (2) から求めた RE_d (DR) は、Average の方法で算出された値が式 (4)、(5) から得られた値より大きかった。また、SAP の台風攪乱前後 (Fig. 5a, b)、FJY (Fig. 5c) いずれの場合も DR の方法で得られた RE_d が他の方法よりも顕著に大きい値を示した。SAP では DB が最も小さく、FJY では DB あるいは DN による推定値が最も小さかった。SAP では DR および DJ の方法で 1 以上だったが、FJY では D タイプいずれの方法でも平均値は 1 を下回った。SAP は攪乱後 DR の値が低下し、それ以外の方法は上昇した。結果的に攪乱後は方法の違いによる差は小さくなった。

D タイプの方法の中で、式 (5) を用い気温から求めた日中の RE の 6 月から 7 月までの合計、5 月から 10 月の合計をそれぞれ比較した (Fig. 6)。 RE_d 算出方法 DR、DN、DB、DJ に関係なく SAP の攪乱前後、FJY、いずれも光合成の活発な 6 月および 7 月の合計値の比の方が、5 月から 10 月までの合計値の比よりも値は小さかった。その差は落葉広葉樹の SAP で大きく、台風攪乱後より攪乱前が大きかった。葉呼吸の割合が高いと考えられる時期および葉量の多かった SAP の攪乱前には、日中の葉呼吸抑制の影響が大きくなったことを意味する。これらの結果は、D タイプの推定方法が、葉呼吸による日中の RE の低下を示すことのできる手法であることを示唆している。

同じ温度であれば葉の呼吸量は夜間に比べて日中は減少するが (Wehr et al. 2016)、分解による CO_2 放出量は変化しない。したがって、RE に占める葉の呼吸量の割合によって、夜間の気温と RE の関係式から得られる日中の RE と実際の RE の差も異なってくる。SAP は観測開始当初から寿命が 100 年前後とされるシラカンバの枯死が目立ってきており (宇都木ら 2007)、枯死量が増加していた。さらに 2004 年の台風被害により大量の樹木の枯死が発生した。樹木の大量枯死は葉量の減少と分解される粗大有機物量の増加を意味する。2004 年の台風攪乱以降、顕著な RE の増加が観測されている (Yamanoi et al. 2015)。攪乱を受けていない FJY に比べ SAP は N タイプの推定値に対する D タイプの推定値 RE_d の比が大きかった理由として、SAP では当初より通常の森林よりも分解による CO_2 放出量が多く、2004 年の台風によってその状況がさらに顕著になったと考えられる (Fig. 5, 6)。このように、N タイプと D タイプの日中の RE の推定法の差は対象とする森林の状態によって異なると考えられる。また、植生タイプによって RE に対する葉呼吸の抑制の影響は異なることが指摘されている (Keenan et al. 2019)。季節による葉呼吸の影響の差が SAP より FJY の方が小さかったことから、葉量以外に植生タイプによる違いも影響していることが考えられる (Fig. 6)。

Dタイプの推定方法では、DRは値が大きめに、DBおよびDNは小さめに計算される傾向にあり、また、必ずしもNタイプによる推定値の方がDタイプよりも大きい値を示すとは限らないことがわかった。この原因として、推定方法DRが RE_d を適切に評価していない可能性のほか、フラックスデータ選定時に用いる摩擦速度の閾値が不十分で、乱流構造が十分発達していない夜間のフラックスデータを使用したためREを過小評価している可能性も排除できない。

3.3 補間方法の違いによる純生態系生産量 (NEP) の差

フラックス観測から得られるNEPの欠測部分を日中、夜間それぞれTable 1およびTable 2のNタイプの方法を用いて推定したNEPで補間し、年積算NEP ($\text{kgC m}^{-2} \text{yr}^{-1}$) を求めた (Fig. 7)。

夜間のNEP欠測部分は、観測値と推定値の残差平方和が最も小さかった、SAPの場合NA07、FJYの場合NA21で推定した値で補間し、日中の欠測部分の補間値としてTable 1で示したDR07~DN29の8通りの推定値を用いた場合、年積算NEPの平均値 (●に実線) はSAPの攪乱前平均で $0.48 \text{ kgC m}^{-2} \text{yr}^{-1}$ 、攪乱後は負となり、2009年に $-0.09 \text{ kgC m}^{-2} \text{yr}^{-1}$ と最も放出が多くなった。その後年々変動はあるものの、虫害によって夏季に葉量が減少した2014年を除けば、NEPは増加傾向にあり、2017年には $0.03 \text{ kgC m}^{-2} \text{yr}^{-1}$ となった。FJYの平均は $0.55 \text{ kgC m}^{-2} \text{yr}^{-1}$ だった。日中の補間方法の違いによる年積算値の差 (網掛けの範囲) はSAPで $0.10 \sim 0.19 \text{ kgC m}^{-2} \text{yr}^{-1}$ 、

FJYで $0.08 \sim 0.25 \text{ kgC m}^{-2} \text{yr}^{-1}$ だった。日中のNEP推定はデータセット期間の違いによる差は大きくないが、式の違いによる差は大きい (Fig. 2)。SAPは攪乱後に推定式の違いによる差が増加しているため、年によっては補間後のNEPの差が大きくなった。FJYはSAPよりもデータ取得率が低く、特に7日以上欠測が生じた回数の多い年にNEPの差が大きくなった。

日中のNEP欠測部分を、観測値と推定値の残差平方和が最も小さかったDN07で推定した値で補間し、夜間のNEP欠測部分の補間値としてTable 2で示したNE07~NAYRのNタイプ12通りの推定値を用いた場合、平均値 (▼に実線) はSAPの攪乱前4年間の平均値で $0.40 \text{ kgC m}^{-2} \text{yr}^{-1}$ 、攪乱後の2009~2011年は $-1.4 \sim -1.7 \text{ kgC m}^{-2} \text{yr}^{-1}$ と小さく、また虫害によって夏季に葉量が減少した2014年は $-1.7 \text{ kgC m}^{-2} \text{yr}^{-1}$ だった。その後徐々に増加し、2017年は $-0.07 \text{ kgC m}^{-2} \text{yr}^{-1}$ になった。FJYの平均値は $0.46 \text{ kgC m}^{-2} \text{yr}^{-1}$ だった。夜間の補間方法の違いによる年積算値の差 (エラーバー) はSAPで台風攪乱前2000~2003年で $0.05 \sim 0.07 \text{ kgC m}^{-2} \text{yr}^{-1}$ 、攪乱後は $0.07 \sim 0.13 \text{ kgC m}^{-2} \text{yr}^{-1}$ で、徐々に補間に用いたRE推定方法による差は大きくなる傾向にあった。攪乱前よりも攪乱後の方が気温の高い年が多く、夜間気温の高い時期に欠測がある場合に差が大きくなりやすいことが一因としてあげられる。FJYでは年積算値の差は $0.02 \sim 0.05 \text{ kgC m}^{-2} \text{yr}^{-1}$ で、FJYは夜間の補間方法の違いによる差が小さかった。その理由として、FJYではRE推定方法の違いによるREの差が攪乱後のSAPに比べて小さかったことがあげられる (Fig. 4)。さら

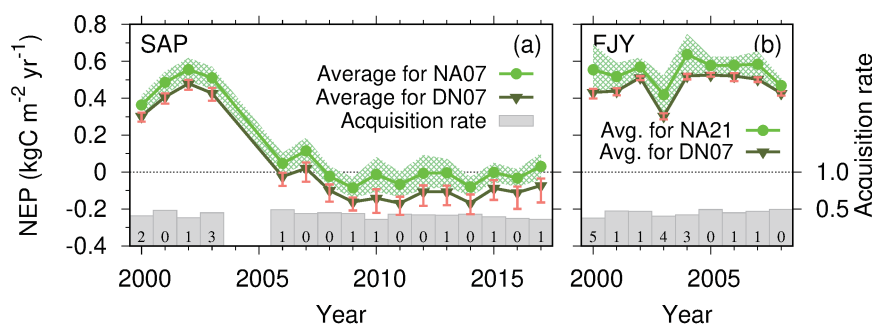


Fig. 7. 欠測値補間を行った札幌 (SAP) および富士吉田 (FJY) の純生態系生産量 (NEP) の年々変化とデータ取得率

Inter-annual variation with respect to the gap-filled net ecosystem production (NEP) and data acquisition rate at the Sapporo (SAP) and Fujiyoshida (FJY) meteorology research sites

●付き実線と網掛け: 夜間のNEP欠測値補間を推定法NA07 (SAP) もしくはNA21 (FJY)で行い、日中の補間をTable 1のDR07~DN29の8種類の推定法で行った場合の年積算NEP平均値と範囲。▲付き実線とエラーバー: 日中のNEP補間を推定法DN07で行い、夜間推定をTable 2のNE07~NAYRの12種類で行った場合の年積算NEPの平均値と範囲。棒グラフ: データ取得率。棒グラフ上の数字は連続7日を超える欠測が生じた回数。

The solid line with a circle indicates the average values, the halftone meshing area shows the range of NEP when the missing data during nighttime are replaced with the estimated values obtained via NA07 at SAP and NA21 at FJY, and the missing data during daytime are replaced with the estimated values obtained via the eight methods (DR07 to DN29) in Table 1. The solid line with a triangle shows the average values, and the error bars show the range of NEP when the missing data during daytime are replaced with the estimated values obtained using DN07, and the missing data during nighttime are replaced with the estimated values obtained via twelve methods for NE and NA in Table 2. The bars show the data acquisition rate. Figures on the bars show how many times data missing for more than seven consecutive days occurred.

に、夜間のデータ取得率も SAP と比べて高いことがあげられる (Fig. 8)。

補間に用いる NEP 推定方法による差は、日中、夜間それぞれで差を生じさせる。サイトの状況によって補間法の違いによる影響は異なった。SAP の攪乱後のように NEP の値が 0 付近にある場合、補間方法の違いにより CO_2 収支が逆転してしまう場合もあり、特に注意が必要である。

3.4 夜間の補間方法と日中の推定方法の違いによる生態系呼吸量 (RE) の差

Table 2 で示した N タイプ (NE および NA) の夜間の気温と NEP の関係式をそのまま日中にも当てはめた場合と、日中は別に PPFD と NEP の関係から求める Table 3 で示した D タイプの値 (DR、DN、DJ、DB) で補間した場合の年積算 RE ($\text{kgC m}^{-2} \text{yr}^{-1}$) の年々変化を求めた (Fig. 8)。

夜間の気温と RE の関係式 (4)、(5) を日中の RE にも適用した場合の NE、NA あわせて 12 通りの N タイプの平均値 (▲に実線) は、SAP の攪乱前 $0.98 \text{ kgC m}^{-2} \text{yr}^{-1}$ 、攪乱後 $1.34 \text{ kgC m}^{-2} \text{yr}^{-1}$ 、FJY は $1.36 \text{ kgC m}^{-2} \text{yr}^{-1}$ だった。年積算値の差 (エラーバー) は、SAP は台風攪乱前で $0.11 \sim 0.21 \text{ kgC m}^{-2} \text{yr}^{-1}$ 、攪乱後 $0.23 \sim 0.40 \text{ kgC m}^{-2} \text{yr}^{-1}$ と大きくなる傾向にあった。攪乱後の SAP は、補正に用いる式による差が大きくなる傾向がみられることから、補間方法によって RE の範囲が広がったと考えられる (Fig. 4)。FJY は $0.22 \sim 0.31 \text{ kgC m}^{-2} \text{yr}^{-1}$ だった。

Table 2 および Table 3 で示した方法で補間した RE 全ての年積算値の平均 (●に実線) は、SAP の攪乱前、攪乱後、それぞれ 1.04 、 $1.32 \text{ kgC m}^{-2} \text{yr}^{-1}$ 、FJY は $0.98 \text{ kgC m}^{-2} \text{yr}^{-1}$ だった。補間方法の違いによる年 RE の差 (網掛け部分) は、SAP の攪乱前では $0.64 \sim 1.03 \text{ kgC m}^{-2} \text{yr}^{-1}$ 、攪乱後は $0.63 \sim 1.13 \text{ kgC m}^{-2} \text{yr}^{-1}$ 、FJY は $0.81 \sim 1.20 \text{ kgC m}^{-2} \text{yr}^{-1}$ だった。SAP のす

べての補間方法の平均値は N タイプの RE 平均値と同等だったが、FJY は N タイプの平均値を大きく下回った。攪乱前の SAP は D タイプの日中の RE の推定方法による差が大きく (Fig. 5a)、Table 2 および Table 3 の推定方法を用いたすべての RE の範囲は N タイプの RE の範囲を大きく上回った。FJY は、D タイプの推定値は、いずれの方法でも NA21 の方法を下回った (Fig. 5c)。そのため、すべての方法の平均値は N タイプで補間した RE 平均値より小さくなった。このように、サイトによって RE 補間方法の違いによる影響は異なった。特に日中の RE をどのように推定するかによって、大きく値が異なることがわかった。分解による CO_2 放出が多い SAP と異なり、FJY では、N タイプの推定では大幅に RE を過大評価している可能性もあることから、日中の RE の推定手法の検証が難しい現状では、様々な手法で RE を求め、RE の不確実性を把握することは重要と考えられる。

3.5 SAP および FJY の二酸化炭素吸収・放出量と日中の RE 推定方法の影響

補間データとして、用いた観測データが SAP は 16 年分 (2000-2017、2004 および 2005 を除く)、FJY は 9 年分 (2000-2008) に対し、残差平方和が最も小さかった日中の NEP では DN07、RE は夜間・日中ともに NA07 (SAP)、NA21 (FJY) による推定値を補間値として用いた NEP、GPP、RE の年々変化を Fig. 9 に棒グラフで示す。SAP は台風攪乱前の年積算 NEP はそれぞれ平均 $0.42 \text{ kgC m}^{-2} \text{yr}^{-1}$ だったが、2004 年の台風攪乱による樹木の被害のため NEP は大幅に減少し、2006、2007 年の $0 \text{ kgC m}^{-2} \text{yr}^{-1}$ 前後からその後、年間値では負の値、すなわち CO_2 放出が続いた。2009~2011 年頃に NEP は最小、すなわち CO_2 放出量が最大となり、その後は徐々に NEP は増加に転じ、2017 年に NEP は $-0.04 \text{ kgC m}^{-2} \text{yr}^{-1}$ と徐々に放出量

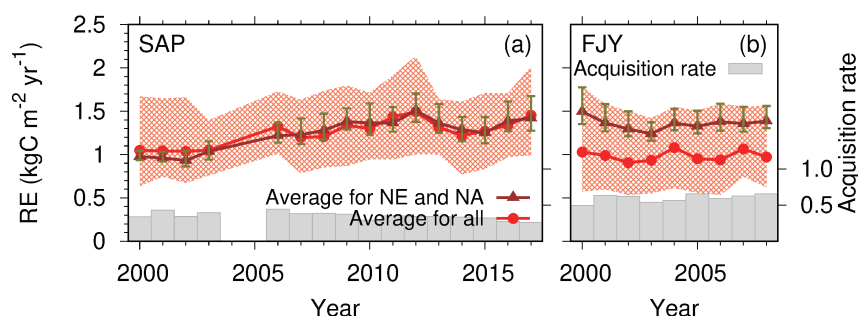


Fig. 8. 欠測値補間を行った札幌 (SAP) および富士吉田 (FJY) の生態系呼吸量 (RE) の年々変化

Inter-annual variation in gap-filled ecosystem respiration (RE) at the Sapporo (SAP) and Fujiyoshida (FJY) meteorology research sites

夜間の RE から得られた関係式 (NEあるいはNA) を日中にも当てはめた場合の平均値 (▲付き実線) と範囲 (エラーバー) および Table 2 および Table 3 のすべての推定方法で補間した RE の平均値 (●付き実線) および範囲 (網掛け)。棒グラフは夜間のデータ取得率。

The solid line with a triangle shows the average, and error bars show the range of RE, which are replaced with the estimated values obtained via NA or NE for daytime and nighttime. The solid line with a circle shows the average, and the half-tone meshing area shows the range of RE; this method is replaced with the methods in Table 2 and Table 3. The vertical bars specify the data acquisition rate.

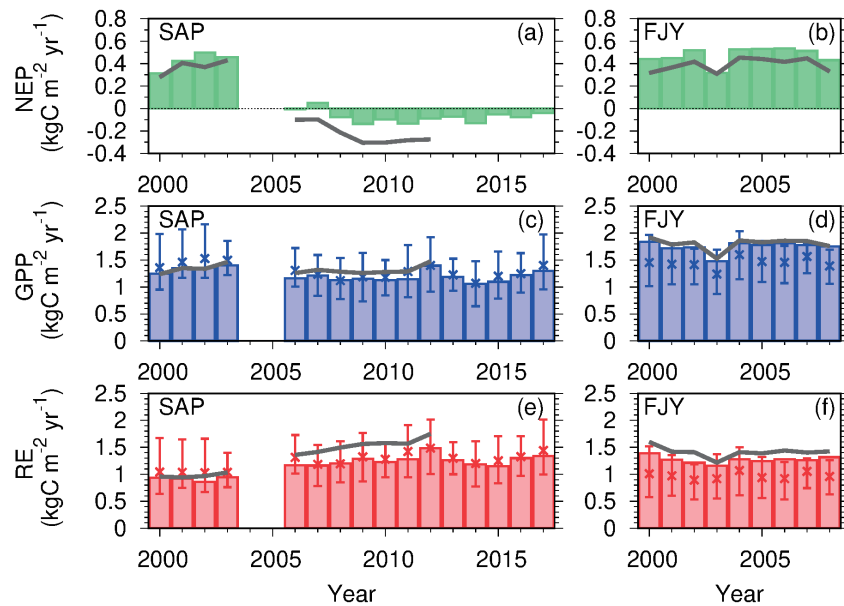


Fig. 9. 札幌(SAP)および富士吉田(FJY)の純生態系生産量(NEP)、総一次生産量(GPP)および生態系呼吸量(RE)の年々変化
Interannual variation in net ecosystem production (NEP), gross primary production (GPP), and ecosystem respiration (RE) at the Sapporo (SAP) and Fujiyoshida (FJY) forest meteorology sites

棒グラフは日中 NEP の推定方法 DN07、日中・夜間ともに RE の推定方法 NA07 (SAP)、NA21 (FJY) で得られた値を補間値に使った場合の値。太線は既報 (SAP: Yamanoi et al. 2015、FJY: Mizoguchi et al. 2012) の値。× 印およびエラーバーは日中の RE を PPFD - NEP の関係 (DR、DN、DJ、DB) から求めた場合の平均値および最大・最小値。The bars show the values obtained using DN07 for daytime NEP and NA07 (SAP) or NA21 (FJY) for RE. The solid lines show the values reported by Yamanoi et al. (2015) for SAP and Mizoguchi et al. (2012) for FJY. The cross symbols and error bars show the average and range values estimated by DB, DJ, DR and DN for daytime RE.

は低下した。台風攪乱前平均年 GPP、RE はそれぞれ 1.34、0.92 $\text{kgC m}^{-2} \text{yr}^{-1}$ 、台風攪乱後はそれぞれ 1.18 および 1.25 $\text{kgC m}^{-2} \text{yr}^{-1}$ だった。FJY は年積算 NEP、GPP、RE はそれぞれ平均 0.47、1.74、1.27 $\text{kgC m}^{-2} \text{yr}^{-1}$ だった。FJY の NEP は、森林タイプは異なるが攪乱前の SAP と同等だったが、GPP および RE は SAP に比べてかなり大きかった。

これまでの推定値および補間後の値の比較により、SAP および FJY では補間方法およびフラックスデータから直接求めることのできない日中の RE (RE_d) 推定法により NEP、GPP、RE ($\text{kgC m}^{-2} \text{yr}^{-1}$) は大きく異なることがわかった。Fig. 9 の折れ線で示された既報値と比較すると (SAP; Yamanoi et al. 2015, FJY; Mizoguchi et al. 2012)、NEP は SAP、FJY いずれも既報値より値は大きく、GPP は攪乱前の SAP および FJY はほぼ同等、攪乱後の SAP の GPP はわずかに小さかった。RE も既報値より小さかったが、特に攪乱後の SAP は顕著な差がみられた。既報値は SAP、FJY いずれも日中の NEP は式 (2) の直角双曲線、RE はシーズン毎に式 (4) の指数関数を推定式として用いている。これらの式は棒グラフで示した値を求めるために使用した式 (3) の非直角双曲線、7 日あるいは 21 日のデータセットを用いた式 (5) の修正アレニウス式よりもそれぞれ大きな値を示す (Fig. 2, 4)。NEP は夜間の RE の影響を受けるため、最終的には既報の方が小さい値を示した。本研究において、日中の NEP、RE

個別にはそれぞれの差異を明らかにすることができたが、GPP と RE の収支である NEP はそれぞれの影響を受けるため、推定誤差が相殺される場合と、さらに大きな場合がある。既報との比較では、ある程度相殺されているが、攪乱後の SAP は RE の推定差異の影響を大きく受ける結果となった。このように、それぞれの推定方法による違いは整理できたが、実際のサイトごとに推定手法の違いによる影響の程度は異なる。今回取り扱ったデータに関しては、観測値と推定値の残差平方和が最も小さかったのは PPFD と日中の NEP では非直角双曲線、気温と夜間の RE では修正アレニウス式だったが、他のサイトやデータ期間によっては異なる可能性がある。それぞれのデータで、手法による違いの検証を行ったうえで、最適な推定方法を選択する必要がある。

日中の RE を夜間とは別に PPFD-NEP の関係から求める D タイプ (Table 3) で推定した場合の推定値の範囲を Fig. 9 のエラーバー、その平均値を×印で示す。推定方法によって差は大きい、SAP の場合、D タイプの平均値はほぼ RE を NA07 で行った時の値と同等で、日中の RE の推定方法の影響は小さかった。一方、FJY は D タイプで推定した場合、ほぼ GPP および RE は NA21 で日中の RE を推定した場合より小さかった。SAP とは異なり日中の RE 推定方法の違いによる影響は大きかった。日中の RE を直接的に測定する方法がない現状では、ど

の方法が最適かを判断することはできない。ただし、夜間の気温と RE の関係式を日中にも当てはめる場合、本研究で提案した D タイプの推定方法を用いて推定、比較することで、過大評価している可能性があるかどうかの判断の材料になると考えられた。

4. まとめ

落葉広葉樹林で観測期間中に大きく森林構造が変化した SAP と、森林構造の大きな変化が見られなかった常緑針葉樹林の FJY のデータを用い、補間あるいは推定に用いる手法の違いによって NEP あるいは RE および GPP がどの程度変化する可能性があるのか検証した。

NEP は本研究の結果でも示したように、補間値を算出するための回帰式による差が補間後の年間積算値などにも大きく影響し、台風攪乱後の SAP のように正負が逆転する可能性がある。このため、補間値を算出する式による差が生じないようにするため、Look-up Table 法や日平均化法 (Falge et al. 2001) が提案され、現在広く用いられている補間ツール ReddyProc (Max Planck Institute, Wutzler et al. 2018) などでも採用されている。ただし、これらの手法も採用するデータの期間や参照データ作成方法によって結果は異なるため、気象要素からの回帰式を用いて NEP 推定を行い補完する方法を否定するものではない (下田ら 2004)。気象要素との回帰式から推定し NEP 補間を行う場合には、補間値を算出する方法による値の不確実性の把握が必要と考えられる。

RE の積算値を求めるためには夜間の RE 補間と日中の RE 推定、GPP は日中の NEP 補間と日中の RE 推定が必要である。

夜間の RE 補間では、補間値推定に用いる指数関数式は、修正アレニウス式に比べ高温時に大きな値を示すが、本研究の結果では、両者に大きな違いはなく、回帰式を作成するためのデータセットの期間に大きく依存した。本研究の2つのサイトでは回帰式の違いが小さかったのは、気温 25℃ 以下が大半だったことが理由として考えられる。データセット期間の選定には慎重な検討が必要なほか、高温の期間が長いサイトでは、式による違いにも考慮する必要がある。日中の NEP 補間値推定に用いた式による違いは直角双曲線での推定値が非直角双曲線の推定値の約 1.6 倍で、攪乱前の SAP と FJY は同等の差だった。また、SAP の攪乱後はその差がさらに大きくなった。SAP は攪乱によって、森林構造が大きく変化し、さらに林床のササの葉量が大きく増加している。光—光合成の関係性が変化したことによって差が大きくなった可能性がある。回帰式による影響がサイトの状況によって大きく異なる可能性があることから、既報のデータの引用時、あるいは新たに推定に用いるための回帰式の選定時には、サイト個別に検証する必要がある。

日中の RE は、RE、GPP それぞれに影響するが、推定値のみで構成されるため、その影響は大きい。葉呼吸の

日中の呼吸量低下は Kok 効果として知られ、Brooks and Farquhar (1985) は、実験データから光の強さが増加すると葉の呼吸速度は低下することを示した。近年は同位体法を用いた研究も進んでいる。Wehr et al. (2016) は個葉ではなく森林生態系を対象とし、同位体法を用いて日中の RE を推定し、日中の RE 低下を示した。また、Keenan et al. (2019) は、フラックスデータを用いて従来の夜間のデータからの推定値と光—光合成曲線から求まる日中の RE をもとにした RE 推定値の比較から、日中の RE の抑制が季節および植生タイプによって異なることを示している。ただし、その抑制率はサイトによって大きく異なっていた。本研究では、植生タイプの違い以外に、攪乱前後の比較でも RE の抑制が大きく異なる結果が得られた。葉呼吸の RE 全体に占める割合が影響することが示された。この点についても、今後整理を進める必要がある。

謝辞

本研究の一部は JSPS 科研費 JP16K07789、(国研) 森林研究・整備機構森林総合研究所交付金プロジェクト (課題番号201802) の助成を受けて行った研究成果である。

SAP および FJY サイトの長期観測には多くの同僚の尽力と協力のもとに行われている。特に元森林総合研究所の大谷義一氏には、両サイトの立ち上げから観測システムの基本設計、データロガー制御プログラム、フラックス計算プログラムや、FJY の観測にかかわる全般を、森林総合研究所九州支所の北村兼三氏および元森林総合研究所の中井裕一郎氏には SAP の観測期間前半の観測を担っていただいた。また、FJY では山梨県環境科学研究所 (現富士山科学研究所) の中野隆志氏をはじめとする職員の方々に協力頂いた。これらの方々に心からの敬意と謝意を表します。

引用文献

- Brooks, A. and Farquhar, G.D. (1985) Effect of temperature on the CO_2/O_2 specificity of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase and the rate of respiration in the light. *Planta*, 165, 397-406.
- Bruhn, D., Mikkelsen, T. N., Herbst, M., Kutsch, W. L., Ball, M. C. and Pilegaard, K. (2011) Estimating daytime ecosystem respiration from eddy-flux data. *Biosystems*, 103(2), 309-313.
- Falge, E., Baldocchi, D., Olson, R., Anthoni, P., Aubinet, M., Bernhofer, C., Burba, G., Ceulemans, R., Clement, R., Dolman, H., Granier, A., Gross, P., Grünwald, T., Hollinger, D., Jensen, N.-O., Katul, G., Keronen, P., Kowalski, A., Chun, T.-L., Law, B. E., Meyers, T., Moncrieff, J., Moors, E., Munger, J. W., Pilegaard, K., Rannik, Ü., Rebmann, C., Suyker, A., Tenhunen, J., Tu, K., Verma, A., Vesala, T., Wilson, K. and Wofsy, S. (2001) Gap filling strategies for

- defensible annual sums of net ecosystem exchange. *Agric. For. Meteorol.*, 147(1), 43-69.
- Foken, T. and Wichura, B. (1996) Tools for quality assessment of surface-based flux measurements. *Agric. For. Meteorol.*, 78, 83-105.
- 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.
- Hirata, R., Saigusa, N., Yamamoto, S., 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) Spatial distribution of carbon balance in forest ecosystems across East Asia. *Agric. For. Meteorol.*, 148(5), 761-775.
- Ichii, K., Ueyama, M., Kondo, M., Saigusa, N., Kim, J., Alberto, M. C., Ardö, J., Euskirchen, E. S., Kang, M., Hirano, T., Joiner, J., Kobayashi, H., Marchesini, L. B., Merbold, L., Miyata, A., Saitoh, T. M., Takagi, K., Varlagin, A., Bret-Harte, M. S., Kitamura, K., Kosugi, Y., Kotani, A., Kumar, K., Li, S.-G., Machimura, T., Matsuura, Y., Mizoguchi, Y., Ohta, T., Mukherjee, S., Yanagi, Y., Yasuda, Y., Zhang, Y. and Zhao, F. (2017) New data-driven estimation of terrestrial CO₂ fluxes in Asia using a standardized database of eddy covariance measurements, remote sensing data, and support vector regression. *J. Geophys. Res. Biogeosci.*, 122(4), 2169-8953.
- Isaac, P., Cleverly, J., McHugh, I., van Gorsel, E., Ewenz, C. and Beringer, J. (2017) OzFlux data: network integration from collection to curation. *Biogeosciences*, 14(12), 2903-2928.
- Ito, A. (2008) The regional carbon budget of East Asia simulated with terrestrial ecosystem model and validated using AsiaFlux data. *Agric. For. Meteorol.*, 148(5), 738-747.
- Jassal, R. S., Black, T. A., Cai, T., Morgenstern, K., Li, Z., Gaumont-Guay, D. and Nesic, Z. (2007) Components of ecosystem respiration and an estimate of net primary productivity of an intermediate-aged Douglas-fir stand. *Agric. For. Meteorol.*, 144(1), 44-57.
- Kaimal, J. C., Wyngaard, J. C. and Haugen, D. A. (1968) Deriving power spectra from a three-component sonic anemometer. *J. Appl. Meteorol.*, 7, 827-837.
- Keenan, T.F., Migliavacca, M., Papale, D., Baldocchi, D., Reichstein, M., Torn, M. and Wutzler, T. (2019) Widespread inhibition of daytime ecosystem respiration. *Nat. Ecol. Evol.*, 3, 407-415.
- Kok, B. (1949) On the interrelation of respiration and photosynthesis in green plants. *Biochimica et Biophysica Acta*, 3, 625-631.
- Lee, X. Massman, W. and Law, B. (eds.) (2004) *Handbook of Micrometeorology: A Guide for Surface Flux Measurement and Analysis*. Kluwer Academic Publishers, Netherlands, 250pp.
- Leuning, R. and Moncrieff, J. (1990) Eddy-covariance CO₂ flux measurements using open- and closed-path CO₂ analysers: Corrections for analyser water vapor sensitivity and damping of fluctuations in air sampling tubes. *Boundary-Layer Meteorol*, 53, 63-76.
- Lloyd, J. and Taylor, J. A. (1994) On the temperature dependence of soil respiration. *Funct. Ecol.*, 8, 315-323.
- Massman, W. J. and Lee, X. (2002) Eddy covariance flux corrections and uncertainties in long-term studies of carbon and energy exchanges. *Agric. For. Meteorol.*, 113, 121-144.
- McMillen, R. T. (1988) An eddy correlation technique with extended applicability on non-simple terrain. *Boundary-Layer Meteorol*, 43, 231-245.
- Mizoguchi, Y., Ohtani, Y., Nakai, Y., Iwata, H., Takanashi, S., Yasuda, Y., Nakano, T., Yasuda, T. and Watanabe, T. (2011) Climatic characteristics of the Fujiyoshida forest meteorology research site. *Mt. Fuji Res.*, 5, 1-6.
- Mizoguchi, Y., Ohtani, Y., Takanashi, S., Iwata, H., Yasuda, Y. and Nakai, Y. (2012) Seasonal and interannual variation in net ecosystem production of an evergreen needleleaf forest in Japan. *J. For. Res.*, 17(3), 283-295.
- 溝口 康子・宇都木 玄・山野井 克己 (2018) 札幌市郊外落葉広葉樹林における台風攪乱後の現存量変化. *北方森林研究*, 66, 77-78.
- 溝口 康子・山野井 克己 (2015a) 羊ヶ丘実験林における降水量の測定誤差 —測器の違いによる影響—. *森林総研研報*, 14(3), 145-146.
- 溝口 康子・山野井 克己 (2015b) 羊ヶ丘実験林気象観測露場 40 年の記録. *森林総研研報*, 14(4), 209-218.
- 溝口 康子・山野井 克己・北村 兼三・中井 裕一郎・鈴木 寛 (2014) 札幌森林気象試験地の気象 (1999 ~ 2008 年). *森林総研研報*, 13(4), 193-206.
- 大塚 俊之・後藤 厳寛・杉田 幹夫・中島 崇文・池口 仁 (2003) 富士北麓剣丸尾溶岩流上のアカマツ林の起源. *植生学会誌*, 20, 43-54.
- Ohtsuka, T., Negishi, M., Sugita, K., Iimura, Y. and Hirota, M. (2013) Carbon cycling and sequestration in a Japanese red pine (*Pinus densiflora*) forest on lava flow of Mt. Fuji. *Eco. Res.*, 28(5), 673-926.
- R Core Team (2020) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Reichstein, M., Falge, E., Baldocchi, D., Papale, D., Aubinet, M., Berbigier, P., Bernhofer, C., Buchmann, N., Gilmanov, T., Granier, A., Grünwald, T., Havránková, K., Ilvesniemi, H., Janous, D., Knohl, A., Laurila, T., Lohila, A., Loustau,

- D., Matteucci, G., Meyers, T., Miglietta, F., Ourcival, J.-M., Pumpanen, J., Rambal, S., Rotenberg, E., Sanz, M., Tenhunen, J., Seufert, G., Vaccari, F., Vesala, T., Yakir, D. and Valentini, R. (2005) On the separation of net ecosystem exchange into assimilation and ecosystem respiration: review and improved algorithm. *Glob. Change. Biol.*, 11(9), 1424-1439.
- Saigusa, N., Li, S.-G., Kwon, H., Takagi, K., Zhang, L.-M., Ide, R., Ueyama, M., Asanuma, J., Choi, Y.-J., Chun, J.-H., Han, S.-J., Hirano, T., Hirata, R., Kang M., Kato, T., Kim, J., Li, Y.-N., Maeda, T., Miyata, A., Mizoguchi, Y., Murayama, S., Nakai, Y., Ohta, T., Saitoh, T. M., Wang, H.-M., Yu, G.-R., Zhang, Y.-P. and Zhao, F.-H. (2013) Dataset of CarboEastAsia and uncertainties in the CO₂ budget evaluation caused by different data processing. *J. For. Res.*, 18(1), 41-48.
- Saigusa, N., Yamamoto, S., Murayama, S., Kondo, H. and Nishimura, N. (2002) Gross primary production and net ecosystem exchange of a cool-temperate deciduous forest estimated by the eddy covariance method. *Agric. For. Meteorol.*, 112(3-4), 203-215.
- Sharp, R. E., Matthews, M. A., Boyer, J. S. (1984) Kok Effect and the Quantum Yield of Photosynthesis: Light Partially Inhibits Dark Respiration. *Plant. Physiol.*, 5, 95-101.
- 下田 星児・莫 文紅・村山 昌平・及川 武久 (2004) 渦相関法と大気炭素安定同位体手法による夜間生態系呼吸量の細分化. 筑波大学陸域環境研究センター報告, 5, 21-28.
- 宇都木 玄・阿部 真・飯田 滋生・飛田 博順・田内裕之・佐藤 桃子 (2004) 札幌市郊外の落葉広葉樹林における現存量に関する諸量の推定 (I) -林分現存量と葉面積の垂直分布について-. *日林北支論*, 52, 99-101.
- 宇都木 玄・飯田 滋生・飛田 博順・上村 章・石塚 森吉・田中 永晴・阪田 匡司・酒井 寿夫・田内裕之・阿部 真・石塚 成宏・酒井 佳美 (2007) 札幌市郊外の落葉広葉樹林における上層林冠木の 25 年の動態. *日林北支論*, 55, 35-37.
- Vickers, D. and Mahrt, L. (1997) Quality control and flux sampling problems for tower and air craft data. *J. Atmos. Ocean. Technol.*, 14, 512-526.
- Webb, E. K., Pearman, G. I. and Leuning, R. (1980) Correction of flux measurements for density effects due to heat and water vapor transfer. *Quart. J. Roy. Meteorol. Soc.*, 106, 85-100.
- Wehr, R., Munger, J. W., McManus, J. B., Nelson, D. D., Zahniser, M. S., Davidson, E. A., Wofsy, S. C. and Saleska, S. R. (2016) Seasonality of temperate forest photosynthesis and daytime respiration. *Nature*, 534, 680-683.
- Wutzler, T., Lucas-Moffat, A., Migliavacca, M., Knauer, J., Sickel, K., Šigut, L., Menzer, O. and Reichstein, M. (2018) Basic and extensible post-processing of eddy covariance flux data with REddyProc. *Biogeosciences*, 15(16), 5015-5030.
- Yamanoi, K., Mizoguchi, Y. and Utsugi, H. (2015) Effects of a windthrow disturbance on the carbon balance of a broadleaf deciduous forest in Hokkaido, Japan. *Biogeosciences*, 12, 6837-6851.
- Yasuda, Y., Saito, T., Hoshino, D., Ono, K., Ohtani, Y., Mizoguchi, Y. and Morisawa, T. (2012) Carbon balance in a cool-temperate deciduous forest in northern Japan: seasonal and interannual variations, and environmental controls of its annual balance. *J. For. Res.*, 17(3), 253-267.

**Uncertainty of the estimated carbon absorption and emission by different gap-filling and partitioning methods:
Reanalysis of the tower flux data obtained from the Sapporo and Fujiyoshida forest meteorology sites**

Yasuko MIZOGUCHI ¹⁾* and Katsumi YAMANOI ¹⁾

Abstract

Flux observations using the eddy covariance method have been conducted with respect to various types of vegetation throughout the world. The flux data obtained via these observations are used to estimate the net ecosystem production (NEP), gross primary production (GPP), and ecosystem respiration (RE). Various gap-filling methods estimating the NEP and partitioning methods for estimating the GPP and RE have been suggested. To understand the differences between the values obtained using these methods, we compared the data estimated via these methods based on the flux data obtained from the deciduous broadleaf forest at the Sapporo site, which experienced a major typhoon disturbance, and the evergreen needleleaf forest at the Fujiyoshida site. The difference between the values obtained using these methods was large, especially for RE. It is important to estimate NEP, GPP, and RE using various methods to completely understand the uncertainty in the values because the influence of the methods varies at each site. In addition, we estimated daytime RE by four methods using photosynthetic photon flux density (PPFD) and NEP. The estimated daytime REs were different for each method. The differences in daytime RE between these values and RE estimated using nighttime data were dependent on the characteristics of the forest. The difference was small at the Sapporo site, where large amounts of coarse wood debris were present, whereas the daytime RE estimated via the regression function using the PPFD and NEP was considerably less than that estimated by the function using the nighttime air temperature and NEP at the Fujiyoshida site. This suggests that estimating daytime RE is a useful method to evaluate the influence of leaf respiration to RE.

Key words: ecosystem respiration, gross primary production, net ecosystem production, period of a dataset for regression, regression equation, tower flux observation

Received 28 August 2020, Accepted 15 June 2021

1) Hokkaido Research Center, Forestry and Forest Products Research Institute (FFPRI)

* Hokkaido Research Center, FFPRI, 7 Hitsujigaoka, Toyohira, Sapporo, Hokkaido 062-8516, Japan; E-mail: pop128@ffpri.affrc.go.jp

