

森林群落の葉群構造が林冠光合成生産量に及ぼす影響

—特に葉傾角の影響について—

宇都木 玄

目次

第一章 序論と研究目的	1
1-1 研究の背景(今求められていること)	1
1-2 これまでの林冠光合成モデルの発達の概要	2
1-3 林冠構造モデルの不備(葉傾角一定の仮定)と本研究の目的	4
1-4 本研究の材料	5
1-5 本研究の構成	6
1-6 本研究で使用する略語・用語の定義	8
第二章 ヒノキ人工林と落葉広葉樹林の林冠構造の定量化	14
2-1 はじめに	14
2-1-1 本章の構成 (章、節、項の解説)	14
2-2 調査試験地と方法	15
2-2-1 天岳良ヒノキ人工林試験地の概要	15
2-2-2 現存量の推定方法 (ヒノキ人工林)	15
2-2-3 リター量の測定及び純生産量(NPP)の推定方法 (ヒノキ人工林)	17
2-2-4 葉面積の分布構造の推定方法 (ヒノキ人工林)	17
2-2-5 葉傾角の分布構造の推定方法 (ヒノキ人工林)	18
2-2-6 羊ヶ丘落葉広葉樹実験林の概要	20
2-2-7 現存量の推定方法 (落葉広葉樹林)	20
2-2-8 リター量の測定及び純生産量(NPP)の推定方法 (落葉広葉樹林)	21
2-2-9 葉面積の分布構造の推定方法 (落葉広葉樹林)	22
2-2-10 葉傾角の分布構造の推定方法 (落葉広葉樹林)	22
2-2-11 統計 (ヒノキ人工林及び落葉広葉樹林)	23
2-3 結果と考察	30
2-3-1 現存量と純生産量 (ヒノキ人工林)	30
2-3-2 葉面積の垂直分布・・個体から林分レベルまで・・(ヒノキ人工林)	30
2-3-3 葉傾角分布とその垂直分布 (ヒノキ人工林)	31
2-3-4 現存量と純生産量 (落葉広葉樹林)	41
2-3-5 葉面積の垂直分布・・個体から林分レベルまで・・(落葉広葉樹林)	41
2-3-6 葉傾角分布とその垂直分布 (落葉広葉樹林)	42
2-4 総合考察	57
APPENDIX-II	65

第三章 光透過確率モデルの構築と林冠内光環境の評価	69
3-1 はじめに	69
3-1-1 本章の構成 (章、節、項の解説)	69
3-2 散乱光と直達光の分離手法の検討 (落葉広葉樹林における観測)	70
3-2-1 はじめに	70
3-2-2 調査地と方法	71
3-2-3 結果と考察	72
3-3 葉面積指数の季節変化の推定 (ヒノキ人工林と落葉広葉樹林)	77
3-3-1 はじめに	77
3-3-2 測定方法	77
3-3-3 結果と考察	79
3-4 林冠内光環境の観測とその再現 (ヒノキ人工林と落葉広葉樹林)	85
3-4-1 はじめに	85
3-4-2 測定方法 (ヒノキ人工林)	85
3-4-3 結果と考察 (ヒノキ人工林)	86
3-4-4 測定方法 (落葉広葉樹林)	90
3-4-5 結果と考察 (落葉広葉樹林)	92
APPENDIX-III	98
第四章 個葉光合成モデル定数の定量化	103
4-1 はじめに	103
4-1-1 本章の構成 (章、節、項の解説)	103
4-2 ヒノキ人工林における個葉の光合成速度のパラメタリゼーション	104
4-2-1 はじめに	104
4-2-2 測定方法	106
4-2-3 結果と考察: 最大光合成速度の推定	109
4-2-4 結果と考察: 呼吸速度の推定	114
4-2-5 結果と考察: 見かけの光量子収率の推定	116
4-2-6 結果と考察: 夜間の葉の呼吸速度の推定	116
4-2-7 結果と考察: LMA の垂直分布と季節変化	119
4-2-8 結果と考察: ヒノキ人工林における光合成日変化の再現	121
4-3 落葉広葉樹林における個葉の光合成速度のパラメタリゼーション	123
4-3-1 はじめに	123
4-3-2 測定方法	123
4-3-3 結果と考察: 葉内窒素と LMA の垂直分布及び Ball-Berry モデルの係数	124
4-3-4 結果と考察: 落葉広葉樹林における光合成日変化の再現	131

APPENDIX-IV	133
第五章 葉傾角が林冠総光合成生産量に及ぼす影響	140
5-1 はじめに	140
5-1-1 本章の構成 (章、節の解説)	142
5-2 V-CProd 多層モデルの解説	142
5-2-1 V-CProd 多層モデルの概要	142
5-2-2 林冠内光分布と受光葉面積の計算方法	143
5-2-3 環境条件とサブモデル取り扱い上の注意点	145
5-3 葉傾角の GPP への影響を知るための葉傾角の仮定条件	146
5-4 結果と考察	148
5-4-1 短期間の林冠総生産量(CGPP)に及ぼす葉傾角の影響	148
5-4-2 長期間の林冠総生産量(GPP)に及ぼす葉傾角の影響	155
5-4-3 GPP に及ぼす葉傾角の垂直分布パターンの影響	158
5-4-4 葉面積指数(LAI)が葉傾角と GPP の関係に及ぼす影響	159
5-4-5 GPP に及ぼす葉面積密度の垂直分布パターンの影響	161
5-5 総合考察	162
本研究の要旨	166
引用文献	169
謝辞	186

第一章 序論と研究目的

第一章では本研究を行うに至った研究の背景及びこれまでの研究を概観する。研究小史を踏まえてこれまでの研究の不備な点を明らかとし、本研究の目的を位置づけた経緯、及び研究調査地の必然性を述べた。

1-1 研究の背景(今求められていること)

地球温暖化の進行が懸念される中、国連気候変動枠組条約(UNFCCC)の具体的な履行について京都議定書(COP3)が締結され、2005年2月に発効した。ここでは2008年から2012年までの温室効果ガス排出量削減約束が規定されている。森林生態系炭素収支に関わる研究は、COP3による温室効果ガス排出量削減対策として、森林の二酸化炭素吸収による固定量の計上(1300万Cトン)が認められたこと、さらに京都議定書の第二約束期間への対応(フルカーボンアカウンティング)を背景にその重要性を増している。フルカーボンアカウンティングでは森林生態系の二酸化炭素吸収量の算定が必要になるため、森林樹木の二酸化炭素(CO₂)収支の研究は日本の森林施業施策にとって重要な知見となる。

森林生態系のCO₂収支は、森林植物によるCO₂吸収(光合成)及び排出(呼吸)、枯死植物・土壌・動物によるCO₂排出の相互関係からなる。これらの収支の総体は、森林表面と大気間のCO₂交換速度(森林CO₂フラックス:NEE or NEP)として、タワーフラックス観測を用いて直接測定することができる。タワーフラックスによる観測は、比較的広域(数ヘクタール)でのCO₂収支の代表値を得られる特徴がある。しかし観測結果が森林生態系内のすべてのCO₂収支プロセスを内包するため、森林の種構成や林冠構造、環境条件の変化に対応したCO₂収支予測が困難となる。

森林生態系の攪乱や環境変動に対するCO₂収支の反応を予測するためには、林冠光合成や非同化部呼吸といった森林生態系を構成する個々のCO₂収支を機能的に定量化し、それらを結合させるプロセスモデルが有効な手段である(Hanson *et al.* 2004)。具体的には、環境条件とそれに反応する植物の構造・生理機能を生物物理学的に記述(モデル化)することである。特に林冠による炭素吸収量に関するプロセスモデル(林冠光合成モデル)はMAESTRO(Wang and Jarvis 1990)、そしてBIOMASS(McMurtrie *et al.* 1990)を原型とし、光利用効率モデル(ϵ -model) (Monteith 1977, McMurtrie 1992)を応用した林業ベースで応用可能な3PGモデル(Landsberg and Waring 1997)、さらにGeneral Cycling Model (GCM)レベルへの応用を目的とした森林生態系炭素固定量推定モデル(Ruimy *et al.* 1994, Potter *et al.* 1993, Ito and Oikawa 2002)が開発されている。

モデルの簡素化とその広域への発展が見られる一方で、森林群落は植生タイプや気候タイプにより生産量の局所性及び不均一性が非常に高いため、タワーフラックスレベルで得られる森林生態系CO₂収支観測値をプロセスモデルから十分に検証し、将来に渡る個々の森林のCO₂収支の変動予測を行うための基礎情報を拡充する必要がある(安岡 2006)。

林冠光合成モデルは、個葉の生理機能に規定される光合成能力と林冠構造に規定される林冠内受光量が中心となる骨格である。個葉の光合成能力は実験室レベルでの研究により、光合成ポテンシャル(最

大カルボキシレーション速度: V_{cmax} 等)をパラメータの骨格とした Farquhar タイプ光合成モデル (Farquhar *et al.* 1980)に、Ball-Berry タイプ気孔コンダクタンスモデル(Ball *et al.* 1987)を併用したプロセスモデル (Amthor 1994)が発展している(APPENDIX-IV 参照)。林冠内受光量は散乱光レベルの吸光係数による光減衰モデルがスタートとなり(Monsi and Saeki 1953)、ピナツボ火山の噴火による散乱光の増加が北米の落葉広葉樹林の林冠光合成生産量を増大させた事例(Gu *et al.* 2002)に象徴されるように、直達光と散乱光の林冠内分布とそれらを規定する葉傾角を含む林冠構造の重要性が明らかになってきた(Hilker *et al.* 2008)。

広域への展開が図られる陸域生態系炭素循環モデルでは、林冠層が単層かつ同質的に扱われる。しかし森林生態系の林冠構造は垂直的に長く複雑な構造を示すことが特徴であり、環境条件や葉面積及び個葉の生理機能は垂直的に変化する事が知られている。従って陸域生態系炭素循環モデルにおいて、林冠構造の単層かつ同質的扱いが、多層構造を特徴とする林冠構造に及ぼす不確実性を検証する必要がある。つまり林冠構造のより精密なモデル化とその必要性の検討は、陸域生態系炭素循環モデル内のパラメータ選択に理論的な根拠を与え、拡張モデルの理論的発展に欠くことができないと考えられる。

林冠内受光量を規定する林冠構造として重要な項目は、葉面積及び葉傾角の分布構造である。葉面積の分布構造は伐倒調査で推定できることから、階層構造に関する多くの研究例が見られる。一方葉傾角の頻度分布はその測定の困難さから、高木性木本植物に関する報告は6例ほどの例を見るに過ぎない(本章1-3節で掲載)。葉傾角分布は散乱光・直達光別の林冠内受光確率ばかりではなく、葉面エネルギー収支にも大きな影響を与え(Forseth and Norman 1993)、そのエネルギーバランスは Farquhar 及び Ball-Berry の光合成プロセスモデルにも大きな影響を与える(Wang *et al.* 2007)。こうした背景を踏まえ、個別の森林生態系の多層構造を考慮した炭素循環モデリングにも葉傾角の頻度分布が取り入れられている。しかしこうしたモデルにおいても葉傾角だけは単層的かつ単一的(ある特定の分布形を仮定)な取り扱いである。本研究ではこれまで詳細な取り扱いが検討されてこなかった葉傾角に焦点を当て、林冠光合成生産量の推定を行う林冠光合成モデルに対し、葉傾角頻度分布や垂直分布の必要性を明らかにする事を目的とする。

1-2 これまでの林冠光合成モデルの発達の概要

植物の CO_2 吸収量は、葉の光合成能力とそれが実現できる環境条件(光・温度・湿度・大気流速・ CO_2 濃度)によって決まる。森林は垂直的に葉群構造を発達させることに特徴があり、林冠内の環境条件は葉群構造の分布に支配される。林冠光合成モデルの特徴は、「林冠内の葉群構造とそれに伴う環境条件の変動プロセス、そしてその環境条件下で実現される光合成のプロセス」、という2つのプロセスモデルが組み合わされる点である。特に「葉群構造と環境条件」の視点では「林冠内光透過確率モデル(Beer-Lambert 式の適用)」(Monsi and Saeki 1953, Norman 1992)、環境条件と光合成速度の視点では、「光・温度・湿度・ CO_2 濃度を主要パラメータとした Farquhar タイプ光合成モデル」(Farquhar *et al.* 1982)が重要である。こうした個別のプロセスモデルの集合体として森林に適応できる林冠光合成モデルは、MAESTRO(Wang and Jarvis 1990)、及び BIOMASS(McMurtrie *et al.* 1990)を原型として発展してきた。MAESTRO の原型は MAESTRA(Norman and Jarvis 1974)であり、林冠光合成速度に与える気象及び林冠構造の影響を詳細に

解析するために作成された。ここでは樹木個体が最小単位であり、それらの樹冠のサイズ及びその空間配置により林冠構造を決める点が特徴的である。林冠は同質と見なされる複数の階層に分離され、直達光、散乱光、近赤外の熱放射が葉群構造に応じて変化する構造である。光合成プロセスモデルは Farquhar タイプが使われ、時間分解能は 1 時間以下である。BIOMASS は MAESTRO より分解スケールが広がり(時間分解能は一日)、林分レベルで成長パターンや水分条件の影響を解析することができる。空間単位は群落であり、林冠は等質と見なされる 3 層に分離され、その中で Farquhar タイプの光合成プロセスモデルが用いられている(McMurtrie and Landsberg 1992)(初期バージョンは光合成プロセスに光-光合成曲線タイプを使用している)。林冠内の光透過モデルは太陽高度に応じた吸光係数を用いた光透過確率モデルを採用している。MAESTRO と BIOMASS モデルに共通する重要な点は、林冠内受光量を絶対値として表現できることである。このことは、光強度に対して光飽和状態を示す光合成速度を推定するために非常に重要である。例えば強光と弱光を繰り返すような光状態を考えた場合、それらの平均光強度を使って計算した光合成速度は、実際の光強度を使って計算した光合成速度よりも 30%も過大評価されることが作物を用いたモデル実験から明らかになっている(Norman 1980)。さらに MAESTRO や BIOMASS モデルに、光合成と蒸散によるエネルギー吸収及び放射と太陽放射エネルギー収支バランスを組み込んだモデル(Lagrangian random-walk モデル)として、CANOAK(Baldocchi and Wilson 2001)が開発されている。

林冠構造をより単純化して、葉面積指数(LAI)のみの関数にしたモデルが FOREST-BGC (Running and Gower 1991)である。光透過確率モデルのパラメータである吸光係数は固定されており、人工衛星画像解析による LAI の広域分布調査結果に応じて林冠の CO₂ 固定量を推定できるように開発され、時間分解能は日単位又は年単位である。光合成パラメータは最大光合成速度、最大気孔コンダクタンス、境界層抵抗が入るが、それらは経験式によって構成されている。

FOREST-BGC と同じモデル構造であるが、葉内窒素濃度を最大光合成速度の規定のために使うモデルが PnET (Aber and Federer 1992, Aber *et al.* 1996)である。葉内窒素濃度の推定には、衛星から得られる分光波長指標(NDVI)が利用される。気孔コンダクタンスは光合成速度の関数で、蒸散が光合成プロセスにリンクしていることが特徴となり、時間分解能は日~月単位と長くなる。

BIOMASS を用いて、林冠に吸収された光エネルギー量(APAR)と光合成生産量の関係を調べた研究によると、年間の APAR と年間総生産量(GPP)が比例関係にあるとされた(McMurtrie *et al.* 1994)。この APAR と GPP の比例係数(ϵ : 光利用効率)を用いた広域モデルが ϵ -model である。光合成有効放射量(PAR)及びリモートセンシングによる LAI から APAR を求め、多地点で集計された ϵ の統計的処理により、広域の GPP を推定することが可能となった(Potter *et al.* 1993)。さらに ϵ モデルを森林管理にまで応用したモデルが 3PG モデルであり(Landsberg and Waring 1997)、光利用効率(ϵ)をそれぞれの現場で得られる経験的な環境ストレス項(0-1 の数値)で乗じることが特徴である。

このように森林生態系の林冠光合成生産量(CO₂ 吸収量)を広域で推定するために林冠による光吸収量とその利用効率が重要であり、林冠構造や光合成モデルはより単純化されてモデル内に組み込まれるようになる。問題は広域モデルほど経験的なモデル構成に従う項目が増大し、様々な環境条件が同時に変化するような将来予測に対して信頼性が低下することである。環境変動が林冠光合成生産量に及ぼす影響予測は、MAESTRO、BIOMASS、CANOAK といった詳細なモデルを道具として、林冠における光吸収量

と光合成による利用効率の変動をプロセス的に明らかにすることで可能となる(Wang *et al.* 1992)。次に MAESTRO や BIOMASS といったプロセスモデルでの林冠内光透過確率の扱いに関する問題点を指摘する。

1-3 林冠構造モデルの不備(葉傾角一定の仮定)と本研究の目的

林冠内の光入射確率に関するモデルは、農作物を中心に詳細に検討されてきた。光入射確率は吸光係数と葉面積指数の積の指数関数として表され(Monsi and Saeki 1953)、また吸光係数は葉傾角と太陽高度の関数となる(De Wit 1965, Ross 1981)。林冠内の葉傾角は平均値や頻度分布関数として扱うことができる。葉傾角の頻度分布は β 分布(Goel and Strebel 1984)、球体角度分布(Spherical angle distribution: De Wit 1965)、円錐体角度分布(Lemur 1973)、楕円体角度分布(Ellipsoidal angle distribution: Campbell 1986)で近似できることが示されている。これらのモデルデータは、トウモロコシ、大豆、ひまわり、キクイモ、小麦、大麦、サトウモロコシと言った穀物、綿花や牧草(例えば Lang 1973, Trenbath and Angus 1975, Lang 1986, Zobel and Eek 2002)が主である。木本植物では樹高の制約から葉傾角の実測的研究は少なく、実生及び灌木レベルでは、砂漠植物(Ehleringer and Werk 1986, Rundel *et al.* 1995)、ポプラ、プラム、コーヒー、キササゲ、ハナズオウ、トネリコの実生(Millen *et al.* 1979)、Y-Plant モデルで形態を表現された樹木実生(Pearcy and Valladares 1999, Falster and Westoby 2003)、灌木性の硬葉樹(Medina *et al.* 1978, Wang *et al.* 2007)、*Eucalyptus globulus* の実生(James and Bell 2000)、5種のマングローブ林構成樹木の実生(Ball *et al.* 1988)、*Pseudopanax crassifolius* の実生(Clearwater and Gould 1995)、*Eucalyptus* 属の実生(king 1997, James and Bell 2000)があり、これらは葉傾角の平均値を記載するに留まっている。一方樹木は高さ方向に長い垂直構造を持ち、それを特徴づけるために必要な葉傾角の垂直分布を測定した事例は、インドの落葉広葉樹林(Boojh and Ramakrishnan 1982)、*Quercus alba* を中心とした落葉広葉樹(Hutchinson *et al.* 1986)、*Castanea sativa* Mill の萌芽林(Ford and Newbould 1971)、シラカンバとコナラ林(Araki 1973, 1980)、Sitka spruce 林(Norman and Jarvis 1974)、*Pinus sylvestris* の人工林(Stenberg *et al.* 1993)、*Quercus robur* の人工林(Kull *et al.* 1999)、*Nothofagus solandri* 林(Hollinger 1989)、*Populus tremuloides* と *Quercus gambellii* を中心とした広葉樹林(Miller 1967)、*Quercus coccifera* 林(Werner *et al.* 2001)、*Chamaecyparis obtusa* の人工林(Utsugi 1999, Utsugi *et al.* 2006a)、*Betula platyphylla* と *Quercus mongolica* を中心とした落葉広葉樹林(宇都木ら 2005)があるのみである。また木本植物の葉傾角頻度分布型を求めた研究例はさらに少なくなり、本論文以外では *Quercus robur* (Kull *et al.* 1999)、硬葉の灌木類(Falster and Westoby 2003, Wang *et al.* 2007)、*Abies grandis* と *Thuja plicata* の針葉樹林(Barclay 2001)、*Nothofagus solandri* 林(Hollinger 1989)、*Pseudotsuga menziesii* (Thomas and Winner 2000)を見るのみである。なお全天空写真を利用した林冠全体の平均角度は、オーストラリアの *Eucalyptus* 属について報告されている(Anderson 1981)。

これらのデータから言えることは、葉傾角は樹冠上部で急傾斜角を、樹冠下部で緩傾斜角を示し、また葉傾角の頻度分布は正規分布から外れる。MAESTRO では林冠全体の葉傾角頻度分布が考慮され、球体角度分布(spherical leaf angle distribution; G function=0.5)を用いることで、実際の葉傾角分布を用いた

場合の林冠内受光量との差が少ないことを示唆した(Wang and Jarvis 1990)。それ以降の林冠光合成モデルの林冠内吸光係数(G function: 太陽の法線面に対する吸光係数)を見ると、Forest-BGC (Running and Coughlan 1988)では 0.5、PnET (Aber and Federer 1992)では落葉広葉樹林で 0.5、針葉樹林で 0.4、PnET-Day (Aber *et al.* 1996)では落葉広葉樹で 0.58、針葉樹で 0.5、3PG と PnET の融合モデルや CANOAK モデル、FORFLUX モデル(Duursma *et al.* 2007, Baldocchi *et al.* 2001, Zeller and Nikolov 2000)では球体角度分布を仮定している。つまりほとんどのモデルで spherical leaf angle distribution (G function=0.5)、またはそれに近い吸光係数を利用して林冠内の光分布が推定されている。一方葉傾角頻度分布が Erectophile 分布(平均葉傾角 80 度)または Planophile 分布(平均葉傾角 10 度)を示す場合のモデル計算では森林生態系炭素固定量が葉傾角分布に応じて大きく異なり、葉傾角頻度分布が林冠光合成生産量に及ぼす影響の重要性が指摘された(Wang *et al.* 1992, Baldocchi *et al.* 2002)。

林冠全体の葉傾角頻度分布のモデルへの入力構造は確立されているが、実測値を伴った研究は僅かであり、特に頻度分布とその垂直的な変化を組み込んだモデルの進展と検証が未だ残された課題であることがわかる。さらに黒岩(1990)は林冠光合成生産量を最大化する最適葉傾角垂直分布構造を先駆的に述べており、林冠光合成生産量における葉傾角の影響を今一度詳細に検討する必要がある。本研究では林冠構造として葉傾角を重点的扱い、葉面積やその垂直分布、散乱光や直達光といった光質、個葉の光合成能力の測定、林冠内光透過量を詳細に調べ、葉傾角頻度分布パターンとその垂直分布構造が森林の林冠光合成生産量に果たす役割を明らかにする。これらのことから林冠光合成モデルにおいて、これまで単層的かつ単一的に扱われてきた葉傾角の頻度分布や垂直分布を考慮する必要性を議論する。

1-4 本研究の材料

材料としては次の 2 林分を用いる。日本の国土の 2/3 は森林であり、その 40%が針葉樹を中心とした人工林で占められている。その中で、ヒノキ人工林は人工林面積の 25%を占める日本の主要造林樹種である。2001 年に開催された気候変動枠組み条約第7回締約国会議(COP7)による京都議定書の運用ルール(マラケシュ合意)では、森林による二酸化炭素吸収量が、森林経営が行われている森林を中心に 1300 万炭素トンまで認められた。今後京都議定書の第二約束期間への対応においても、針葉樹人工林を対象としたデータセットによる森林による炭素吸収量の定量化が求められると考えられる。

温帯性落葉広葉樹林は世界の森林の 6.4%(面積 $3.5 \times 10^6 \text{ km}^2$)(Melillo *et al.* 1993)を占め、またわが国が属する温帯林の中でも温帯性混交林(落葉+常緑)の次に占有面積が広い森林である。日本では温帯性落葉広葉樹林は冷温帯林と同意語として扱われ、その分布は北海道南部、東北地方の大部分、本州中部の山間地域、西日本の山岳地帯などの多くを占める。これまでの森林生態系炭素収支に関わる研究は北方針葉樹林(Boreal forest 北緯 45 度以上; 熱帯林の次に面積が大きい)に多く、今後多樹種が混交する落葉広葉樹でのデータセットの拡充が急がれる。こうしたことを背景に本研究では、ヒノキ人工林とシラカンバ及びミズナラを主要構成樹種とした温帯性落葉広葉樹林を取り扱うこととする。シラカンバ・ミズナラを構成樹種とした森林は温帯性落葉広葉樹林の中でも比較的北方に分布するため、本論文では北方系落葉広葉樹林と記載する。

また本研究で対象となる葉傾角の問題は葉面でのエネルギー収支に大きく影響を及ぼすため(Forseth and Norman1993)、本研究による成果は熱帯や乾燥地など太陽エネルギーが強い場所における植林とその問題点をプロセスベースで考えるための重要な手法となる。そのための第一歩として太陽高度が高く、その放射エネルギーが強いオーストラリアでの調査結果を第五章で応用することとする。

1-5 本研究の構成

本研究は 5 つの章から構成される(Fig. 1.1)。本章では研究の小史と問題点を指摘し、本研究の目的と意義を提示した。第五章で葉傾角が林冠光合成生産量に与える影響を解明するために、第二章から第四章までは林冠光合成モデルを構成する林冠構造と葉量の季節変化、及び個葉の光合成速度について、デフォルト値(初期値)を林分レベルで定量化することが目的である。

第二章は本論文の核となるデータの解析である。ここではヒノキ人工林及び落葉広葉樹林の調査地の詳細を説明し、林分の葉面積と葉傾角の垂直分布及び葉傾角の頻度分布を、個葉の実測値から林分レベルに拡張して明らかにすることを目的とする。個体レベルの調査からのパラメタリゼーションと、それらの林分への拡張手法(モデル)が焦点となる。またそれらを求める際に必要となる調査結果から、積み上げ法による純生産量と現存量も明らかにする。APPENDIX-II を付属とし、(A)楕円体角度分布モデルの詳細、(B)吸光係数への展開を記載する。

第三章では散乱光と直達光の分離手法を検討し、さらに葉面積指数の季節変化を明らかにする。これらの結果と第二章の結果に基づいて林床での相対光強度をモデルから計算し、実測値との検証を試みる。本章では直達光と散乱光を別々に扱い、林内の光環境条件をモデル化することが焦点となる。APPENDIX-III を付属とし、(A)直達光と散乱光を分離して数値化する手法(直散分離法)、(B)林冠内葉面における日射量の計算手法を記載する。

第四章では、個葉の光合成能力の特徴を明らかにする。ヒノキ人工林では光-光合成曲線の垂直的変動と季節変動について、葉面積重(LMA)と気温の変化を通じて表現することが焦点となる。光-光合成曲線を個葉の光合成モデルの機軸に据えたのは、当時野外環境条件下で Farquhar タイプの光合成モデルパラメータを測定できる機器が無かったことが原因である。しかし年間を通じて頻繁な測定を行うことで、個葉の光合成速度をモデルで表現する際の不確実性をできるだけ除去した。北方系落葉広葉樹林においては飛田ら(2004)の報告を簡潔に述べる。この測定では Farquhar タイプの光合成モデルのパラメータを取得している。本研究ではパラメータの垂直分布の妥当性を、葉内窒素量の垂直分布から検証する。本章には APPENDIX-IV を付属とし、(A)Farquhar タイプの個葉光合成モデル、(B)Ball-Berry タイプの気孔コンダクタンスモデル、(C)葉面熱収支モデルを記載し、(D)モデルによる光合成速度の解法のアルゴリズムを解説する。

第五章ではここまで明らかにしたデータをデフォルト値として林冠光合成モデル(V-CProd 多層モデル)を作成し、林冠総光合成生産量(GPP)を計算する。これらの GPP に対して葉傾角頻度分布と垂直分布がどれほどの影響を与えているか、太陽の位置と天候の影響を加味しながら解析し、林冠光合成モデルに対する葉傾角の影響を評価する。

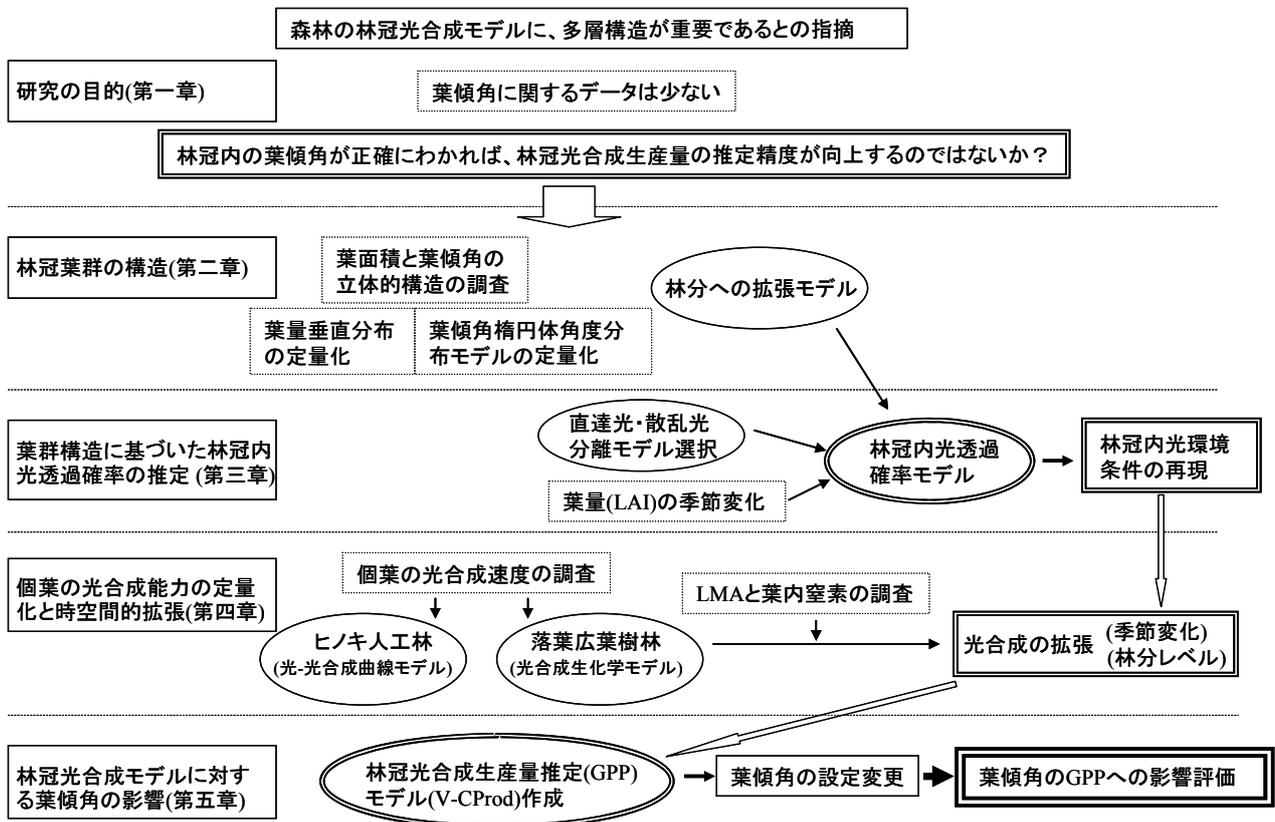


Fig. 1.1 本研究論文の構成

1-6 本研究で使用する略語・用語の定義

項目	Abbreviation	説明	Unit	主要な章
現存量・生産量	<i>DBH</i>	胸高直径	cm	第二章
	<i>DLH</i>	生枝下直径	cm	第二章
	<i>H</i>	樹高	m	第二章
	<i>HL</i>	生枝下高	m	第二章
	<i>HB</i>	力枝の高さ	m	第二章
	<i>HB_U</i>	最下の枝の高さ	m	第二章
	<i>CL</i>	林冠長	m	第二章
	<i>W_S</i>	幹乾燥重量	kg	第二章
	<i>W_B</i>	枝乾燥重量	kg	第二章
	<i>W_L</i>	葉乾燥重量	kg	第二章
	<i>W_R</i>	根乾燥重量	kg	第二章
	<i>SLA</i>	比葉面積	m ² kg ⁻¹	第二章
	<i>LMA</i>	葉面積重	gm ⁻²	第二章
	<i>WLA</i>	個体葉面積	m ²	第二章
	Δy	粗林分成長量	Mgha ⁻¹ y ⁻¹	第二章
	<i>L_{new}</i>	期間内のリタ-量	Mgha ⁻¹ y ⁻¹	第二章
	<i>G</i>	期間内の被食量	-	第二章
	<i>L_{d_{SB}}</i>	期間内個体枯死量	Mgha ⁻¹ y ⁻¹	第二章
	<i>NPP</i>	純生産量	Mgha ⁻¹ y ⁻¹	第二章
	<i>ANPP</i>	地上部純生産量	Mgha ⁻¹ y ⁻¹	第二章
	<i>ANBI</i>	地上部純現存量増加量	Mgha ⁻¹ y ⁻¹	第二章
	<i>PA</i>	プロット面積	m ²	第二章
	<i>N</i>	プロット内個体数	No.	第二章
	<i>GPP</i>	年間総生産量	MgCha ⁻¹ y ⁻¹	第五章
	<i>CGPP</i>	瞬間の林冠総生産量	μmolCO ₂ m ⁻² s ⁻¹	第五章

項目	Abbreviation	説明	Unit	主要な章
葉量の垂直分布	Z	地上から梢端へ向かう距離	m	第二章
	i	個体番号	-	第二章
	j	梢端から1m層厚の層番号	-	第二章
	H_n	梢端からの相対距離	mm^{-1}	第二章
	$CLA(H_n)$	個体積算葉面積分布関数	-	第二章
	$CLAn(H_n)$	基準化個体積算葉面積分布関数	-	第二章
	β, ε	ワイブル分布のパラメータ	-	第二章
	LAI	葉面積指数	$\text{m}^2 \text{m}^{-2}$	第二章
	LAD	単位厚み当たりの葉面積密度	$\text{m}^2 \text{m}^{-3}$	第二章
	$iLAD_n(j)$	j 層の i 個体基準化葉面積密度	$\text{m}^2 \text{m}^{-3}$	第二章
	$iWLA$	i 個体の総葉面積	m^2	第二章
	H_F	林分の梢端高	m	第二章
	$CLA(i, j)$	個体 i の梢端からの j 層までの積算葉面積	m^2	第二章
	$LAD(j)$	林分レベルでの j 層の葉面積密度	$\text{m}^2 \text{m}^{-3}$	第二章
	$CLAI(j)$	積算葉面積指数分布関数	-	第二章
	$CLAI_n(j)$	基準化積算葉面積指数分布関数	-	第二章

項目	Abbreviation	説明	Unit	主要な章
葉傾角	α	葉傾角	degree	第二章
	D	単位葉群付着枝基部直径	mm	第二章
	L	三角形内葉群面積	dm^2	第二章
	$l(j)$	j 層での平均葉傾角	degree	第二章
	$S(j, \alpha)$	j 層での α の角度を持つ葉面積の合計値	m^2	第二章
	$Ts(j)$	j 層に含まれる合計葉面積	m^2	第二章
	$g(\alpha)$	ある層での葉傾角頻度分布	-	第二章
	WI	複数層での平均葉傾角	degree	第二章
	$Wg(\alpha)$	複数層での葉傾角頻度分布	-	第二章
	$e(\alpha)$	楕円体角度分布モデル	-	第二章
	χ	楕円体角度分布モデルパラメータ	-	第二章
	$NA(j, \alpha)$	j 層での α 度を示した葉枚数	No.	第二章
	$TNA(j)$	j 層での計測合計葉枚数	No.	第二章
	Va	楕円体の垂直軸長	-	第二章
	Vb	楕円体の水平軸長	-	第二章
	Ib	直達光入射確率	-	第二章
	Id	散乱光の入射確率	-	第二章
	$G(\alpha)$	G関数	-	第二章
	$k(\theta, \alpha)$	吸光係数(ここで θ は太陽高度)	-	第二章

項目	Abbreviation	説明	Unit	主要な章
環境条件	PAR	光合成有効放射(300nm-700nm)	Wm^{-2}	第三章
	PPFD	光合成有効光量子束密度	$\mu molm^{-2}s^{-1}$	第三章
	RPPFD	林冠直上に対する林床の相対的なPPFD	%	第三章
	IS	短波放射	Wm^{-2}	第三章
	ISF	In Direct Site Factor	%	第三章
	T_{air}	大気温度	Degree	第四章
	T_L	葉面温度	Degree	第四章
	$L-AirVPD$	葉内と気孔周辺大気の水蒸気圧差	KPa	第四章

項目	Abbreviation	説明	Unit	主要な章
LAI,フェノロジー	LW	個葉の縦×横の値	cm^2	第三章
	ILA	LW に対する個葉の葉面積	cm^2	第三章
	$P(i,d)$	i 番目個葉面積の d 測定日の発達率	%	第三章
	$L_{area}(i,d)$	i 番目個体の d 測定日の個葉面積	cm^2	第三章
	$L_{max}(i)$	i 番名個体の展開完了後(6月8日)の面積	cm^2	第三章
	PAI	Plant Area Index	-	第三章
	PAI_{MAX}	葉が十分に展開した6月7日の PAI	-	第三章
	P_{PCA}	PAI_{MAX} に対する PAI の割合	%	第三章
	LAI_{ef}	有効葉面積指数	-	第三章
	$LAI_{ef_{MAX}}$	葉が十分に展開した6月7日の LAI_{ef}	-	第三章
	P_{photo}	$LAI_{ef_{MAX}}$ に対する LAI_{ef} の割合	%	第三章
	DOY	1月1日を起算日とした積算日数	day	第三章
	DOL_D	開葉開始日を起算日とした積算日数	day	第三章
	D_s	開葉開始日のDOY	day	第三章

項目	Abbreviation	説明	Unit	主要な章
受光モデル	I_0	太陽定数	Wm^{-2}	第三章
	I_{global}	水平面全日射量	Wm^{-2}	第三章
	I_{dir}	水平面直達日射量	Wm^{-2}	第三章
	I_{dif}	林冠直上の水平面散乱日射量	Wm^{-2}	第三章
	I_{difM}	観測された水平面散乱日射量	Wm^{-2}	第三章
	h	太陽高度	degree	第三章
	P	大気透過率	-	第三章
	r	地球の動径	m	第三章
	JD	ユリウス日	day	第三章
	$LAI(j)$	林冠梢端から j 層までのLAI	$m^2 m^{-2}$	第二章
	$F_{sun}(j)$	j 層の直達光受光葉面積	m^2	第三章
	$F_{shade}(j)$	j 層の散乱光受光葉面積	m^2	第三章
	$I_{b_{F_{sun}}}(j)$	j 層の直達日射受光葉面の直達日射量	Wm^{-2}	第三章
	$I_{F_{sun}}(j)$	j 層の直達日射受光葉面の受光日射量	Wm^{-2}	第三章
	$I_{F_{shade}}(j)$	j 層の葉面受光散乱日射量	Wm^{-2}	第三章
	$I_{dif}(j)$	j 層の水平面受光散乱日射量	Wm^{-2}	第三章
	$\tau(\gamma_j)$	j 層直上までの散乱光に関する光透過確率	-	第三章
	$PPFD_{top}$	林冠直上のPPFD	$\mu mol m^{-2} s^{-1}$	第三章
	$PPFD_{under}$	生枝下直下(林冠最下部)のPPFD	$\mu mol m^{-2} s^{-1}$	第三章
	$PPFD(i, j)$	j 層の i センサーのPPFD	$\mu mol m^{-2} s^{-1}$	第三章
	$RPFDI_{global}$	林冠最下部の相対PPFD	%	第三章
	$RPFDDif(i, j)$	j 層の i センサーの散乱光レベルの相対PPFD	%	第三章
	$RPFDDif(j)$	j 層の散乱光レベルの相対PPFD	%	第三章
	$P_{dir}(i, j)$	j 層の i センサーの直達光の入射確率	-	第三章
	$P_{dir}(j)$	j 層の直達光の入射確率	-	第三章
	$RPFDD_g$	$RPFDI_{global}$ の月平均値(10:00-15:00)	%	第三章
	$SPFD(ju)_{global}$	モデルによる林冠最下部の全光強度	$\mu mol m^{-2} s^{-1}$	第三章
	$SRPFDD(ju)_{global}$	モデルによる林冠最下部の相対全光強度	%	第三章
	$SRPFDD_g$	モデルによる $SRPFDD(j)_{global}$ の月平均値(10:00-15:00)	%	第三章
	$SRPFDD_{dif}(j)$	モデルによる j 層の散乱光レベルの相対PPFD	%	第三章
	$SP_{dir}(j)$	モデルによる j 層の直達光の入射確率	%	第三章

項目	Abbreviation	説明	Unit	主要な章
光合成速度	A_n	純光合成速度	$\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$	第四章
	$A_{\text{max}A}$	葉面積ベースの最大光合成速度	$\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$	第四章
	$A_{\text{max}W}$	葉重量ベースの最大光合成速度	$\mu\text{molg}^{-1}\text{s}^{-1}$	第四章
	G_s	気孔コンダクタンス	$\text{molH}_2\text{Om}^{-2}\text{s}^{-1}$	第四章
	ϕ	みかけの光量子収率	molmol^{-1}	第四章
	TC_A	光合成測定中の平均チャンバー内温度	degree	第四章
	TCR_A	呼吸測定中の平均チャンバー内温度	degree	第四章
	$L\text{-AirVPD}_A$	光合成測定中の平均 $L\text{-AirVPD}$	KPa	第四章
	R_dA	葉面積ベースの暗呼吸速度	$\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$	第四章
	R_dW	葉重量ベースの暗呼吸速度	$\mu\text{molkg}^{-2}\text{s}^{-1}$	第四章
	Q_{10}	温度が10度上昇した時の呼吸速度の上昇率	-	第四章
	R_n	夜間の呼吸速度	$\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$	第四章
	V_c	炭素同化反応速度	$\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$	第四章
	V_o	光呼吸速度	$\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$	第四章
	C_c	クロロプラスト内 CO_2 分圧	Pa[ppm×大気圧(Pa)で分圧(Pa)]	第四章
	C_i	葉内 CO_2 分圧	Pa	第四章
	Γ_*	二酸化炭素補償分圧	Pa	第四章
	pO_2	クロロプラスト内 O_2 分圧	Pa	第四章
	τ	ルビスコでの酸素分圧に対する二酸化炭素分圧比	-	第四章
	W_c	炭素固定速度(ルビスコ飽和制御)	$\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$	第四章
	W_j	炭素固定速度(電子伝達速度制御)	$\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$	第四章
	V_{cmax}	最大カルボキシレーション速度	$\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$	第四章
	J_{max}	最大電子伝達速度	$\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$	第四章
	J	電子伝達速度	$\text{mol electrons m}^{-2}\text{s}^{-1}$	第四章
	PPFD_{ab}	葉に吸収された光合成有効放射束密度	$\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$	第四章
	$V_{\text{cmax}}(25)$	25度のときの V_{cmax}	$\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$	第四章
	$J_{\text{max}}(25)$	25度のときの J_{max}	$\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$	第四章
	$R_n(25)$	25度のときの R_n	$\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$	第四章
	K_o	二酸化炭素のミカエリスメンテン定数	-	第四章
	K_c	酸素のミカエリスメンテン定数	-	第四章
	T_s	求めたい温度	degree	第四章
	ΔH_a	活性化エネルギー	KJ mol^{-1}	第四章
	ΔH_d	非活性化エネルギー	KJ mol^{-1}	第四章
	ΔS_t	エントロピー変化率	$\text{J K}^{-1}\text{mol}^{-1}$	第四章
	R	気体定数	$\text{m}^3\text{Pamol}^{-1}\text{K}^{-1}$	第四章
	C_s	葉表面での CO_2 分圧	Pa	第四章
	C_a	大気中の CO_2 分圧	Pa	第四章
	R_{hs}	細胞内水蒸気圧に対する葉面水蒸気圧の割合	%	第四章
	m	気孔コンダクタンスモデル係数	-	第四章
	G_{smin}	最小気孔コンダクタンス	$\text{molH}_2\text{Om}^{-2}\text{s}^{-1}$	第四章

項目	Abbreviation	説明	Unit	主要な章
熱収支	NIR	近赤外短波放射(700-3000nm)	Wm^{-2}	第四章
	IPAR	葉面に吸収される光合成有効放射(300-700nm)	Wm^{-2}	第四章
	INIR	葉面に吸収される近赤外短波放射(700-3000nm)	Wm^{-2}	第四章
	abs_{PAR}	葉のPARの吸収率	-	第四章
	abs_{NIR}	葉のNIRの吸収率	-	第四章
	k_{PAR}	PARの吸光係数	-	第四章
	k_{NIR}	NIRの吸光係数	-	第四章
	$P_{PAR \Delta Z}$	PARの Δz 層の透過確率	-	第四章
	$P_{NIR \Delta Z}$	NIRの Δz 層の透過確率	-	第四章
	IS(i)	i層直上の全短波放射	Wm^{-2}	第四章
	L_a	長波放射(3000-100000nm)	Wm^{-2}	第四章
	L_e	葉から放射され、かつ他の葉に吸収されない長波放射	Wm^{-2}	第四章
	S_H	葉の顕熱	Wm^{-2}	第四章
	σ	ステファンボルツマン定数	$Wm^{-2}K^{-4}$	第四章
	ρ	空気密度	kgm^{-3}	第四章
	R	気体定数	$m^3Pamol^{-1}K^{-1}$	第四章
	C_p	乾燥空気熱係数	$Jkg^{-1}K^{-1}$	第四章
	D_H	大気中の熱拡散係数	m^2s^{-1}	第四章
	δ	葉面境界層厚	m	第四章
	g_{aH}	大気での熱移動コンダクタンス	ms^{-1}	第四章
	g_{bH}	葉面境界層での熱移動コンダクタンス	ms^{-1}	第四章
	λ	水蒸気の潜熱	$Jmol^{-1}$	第四章
	$Eleaf$	蒸散速度	$molH_2Om^{-2}s^{-1}$	第四章
	$\lambda \cdot Eleaf$	葉の潜熱	Wm^{-2}	第四章
	S_H	葉の顕熱	Wm^{-2}	第四章
	Patm	大気圧	Pa	第四章
	sr	葉裏面の気孔コンダクタンスに対する表面の気孔コンダクタンスの割合		第四章
	g_w	葉内水分移動に関する総コンダクタンス	$molH_2Om^{-2}s^{-1}$	第四章
	g_c	水分のクチクラコンダクタンス	$molH_2Om^{-2}s^{-1}$	第四章
	g_b	水分葉面境界層コンダクタンス	$molH_2Om^{-2}s^{-1}$	第四章
	D_{wV}	大気中の水蒸気拡散係数	m^2s^{-1}	第四章
	VP_{leaf}	葉内水蒸気圧	Pa	第四章
	VP_{air}	葉周辺大気水蒸気圧	Pa	第四章

第二章 ヒノキ人工林と落葉広葉樹林の林冠構造の定量化

第二章では林冠内の光環境条件を規定する葉群構造を林分レベルで明らかにするため、ヒノキ人工林及び落葉広葉樹林において葉面積と葉傾角を測定し、それらの垂直方向における分布の定量化を行った。これらは第五章で行う葉傾角の林冠光合成生産量に及ぼす影響を評価するために、葉傾角を含めた林冠構造のデフォルト値を林分レベルで正確に定量化するために重要である。

2-1 はじめに

樹木葉は光合成により炭水化物を生産する。光合成に必要なエネルギーは太陽からの光合成有効放射(PAR)であり、また太陽からの短波放射(~3000nm)は葉面温度を上昇させ、個葉の光合成能力に影響を与える。従って林冠光合成生産量を計算するためには林冠内の光入射確率を正確に推定する必要がある。林冠内光入射確率は、主に葉群分布構造に支配される。これまでの葉群構造の研究では葉面積指数とその垂直分布に関する研究が多い。葉面積の垂直分布は正規分布、ガンマ分布、ベータ分布、アロメトリック分布(ex. Massmann 1981, Krujic 1989, Maguire and Bennett 1991, Hashimoto 1992, Morales *et al.* 1996)等が用いられ、特に2変数の変形ワイブル分布関数の使用例が多い(Schreuder and Swank 1974, Vose 1988, Mori and Hagihara 1991, Yang *et al.* 1993, Gillespie *et al.* 1994, Niinemets 1996, Yang *et al.* 1999)。しかし前章に示したように葉傾角に関する調査研究例は数が限られる。本章ではヒノキ人工林および落葉広葉樹林において葉面積と葉傾角に関する林冠構造を調査し、林分全体としての林冠構造のモデル化を目的とする。具体的には葉量(WF)、葉面積指数(LAI)、葉面積密度(LAD)とその垂直分布[LAD(Z)]、葉傾角(α)とその垂直分布[$\alpha(Z)$]及び葉傾角頻度分布[Wg(α)]を定量化する。また林冠構造の定量化に伴って導かれる諸関係式、毎木調査、リター量調査から、積み上げ方に基づく森林生産量に関する諸量を定量化する。

2-1-1 本章の構成 (章、節、項の解説)

本章は、4節からなり、本節に続いて2-2節では調査試験地と方法を述べる。2-3節では結果と考察を併記し、2-4節で総合考察を行う。2-3節の結果と考察は3項に分かれ、天岳良ヒノキ人工林と落葉広葉樹林について、1.現存量と生産量に関する項、2.葉面積の垂直分布に関する項、3.葉傾角の垂直分布と頻度分布に関する項から成り立つ。

1.現存量と生産量に関する項(2-3-1 及び 2-3-4)では、該当林分の地上部と地下部を含めた現存量を定量化し、積み上げ方から地上部についての純生産量(ANPP)を明らかにする。また落葉量と細根枯死量を同量と見なして林分の純生産量を定量化する。

2.葉面積の垂直分布に関する項(2-3-2 及び 2-3-5)では、個体葉面積垂直分布を表すパラメータを定量化する。さらに林分への拡張を行うために、パラメータの個体サイズ依存性を明らかにする。最後に毎木調査とパラメータのサイズ依存性から林分レベルへ葉面積の垂直分布を定量化し、その分布の特徴を明らか

にする事を目的とする。

3.葉傾角の垂直分布と頻度分布に関する項(2-3-3 及び 2-3-6)では、垂直方向における層内(1~2m の層厚)平均葉傾角の垂直分布を明らかにし、また各層内の葉傾角の頻度分布を楕円体角度分布による近似から議論する。さらに平均葉傾角の垂直分布を連続関数として扱うために、葉面積の垂直分布との相関関係を明らかにする。最後に葉面積垂直分布の特徴を考慮した階層化を行い、各階層内の葉傾角頻度分布の特長から林分としての葉傾角の特徴を明らかにすることを目的とする。

本章末には APPENDIX-II を付属とし、(A)楕円体角度分布モデルの詳細、(B)吸光係数への展開、を記載する。

2-2 調査試験地と方法

2-2-1 天岳良ヒノキ人工林試験地の概要

ヒノキ人工林における調査は、森林総合研究所天岳良試験地(北緯 36 度 19 分、東経 140 度 9.5 分)で行った。標高は 270m、11 度の傾斜を持つ北東斜面である。土壌基盤は花崗岩で、その上部に火山灰が堆積した適潤性黒色土偏乾亜型[Bl_D(d)]である。堆積有機物層は落葉層と腐植層が 5~10cm ほどあり、礫はほとんど含まれていない。気候帯は暖温帯上部に位置づけられる。近隣の水戸気象台によるデータ(2000 年)では、平均気温が 14℃、月平均気温は 2.5℃(2 月)から 25.9℃(8 月)まで変動し、降水量は 1400mm⁻¹である。上層林冠木はヒノキ(*Chamaecyparis obtusa*)であり、林内低木層としてはヒサカキ(*Eurya japonica*)、ヤマウルシ(*Rhus trichocarpa*)、クロモジ(*Lindera umbellata*)、ウワミズザクラ(*Prunus grayana*)、コゴメウツギ(*Stephanandra incise*)等の低木層が発達する。低木層の現存量は 2Mgha⁻¹であり(宇都木ら 1995、宇都木ら 2007)、ヒノキの更新稚樹はほとんど見られない。本試験地の初期植栽密度は 3000 本 ha⁻¹、1979 年(28 年生)には 1750 本 ha⁻¹ の十分閉鎖した人工林であり、林内相対照度(照度計で計測した相対光強度)は 0.9%、低木層は極めて貧弱であったと報告されている(清野他 1989)。その後 1982 年 11 月に材積間伐率 24%の全層間伐、また 1984 年に同 25%の全層間伐が行われた。本調査期間中の 1996 年 2 月に弱度(同 6%)の全層間伐を行った。

2-2-2 現存量の推定方法 (ヒノキ人工林)

1992 年 11 月、天岳良試験地内に 1500m²(50m×30m)の方形プロットを設定し、2000 年春まで、成長期前(2~3 月)に毎木調査を行った。プロット設定時の立木密度は 1160 本 ha⁻¹であった。1996 年 2~3 月の間伐によって、立木密度は 1090 本 ha⁻¹になった。毎木調査では、すべての個体について胸高直径(地上高 130cm)(DBH:cm)を測定し、樹高(H:m)に関しては 1996 年に 48 本を測定した。樹高の測定は梯子とメジャーを用いた。同調査では生枝下高(HL:m)、生枝下直径(DLH:cm)も測定し、DLH、H、樹冠長(CL、H-HL:m)を以下の式で近似した。

$$DLH = 0.549 \cdot DBH^{1.051} \quad r^2 = 0.81(n = 30) \quad (2-2.1)$$

$$\frac{1}{H} = \frac{1}{6.69 \cdot DBH^{0.65}} + \frac{1}{24.9} \quad r^2 = 0.80(n = 48) \quad (2-2.2)$$

$$CL = 0.4853 \cdot DBH^{0.834} \quad r^2 = 0.52(n = 31) \quad (2-2.3)$$

Fig. 2.2.1 に(2-2.1)式、(2-2.2)式、(2-2.3)式の関係を示し、1993 年間から 1999 年の林分平均諸量を Table. 2.2.1 に示した。

1996 年の間伐の際、6 個体(No.10, No.49, No.165, No.62, No.0, No.118)について層別刈り取り調査を行った。地上高 0.3m でサンプル樹木を伐倒後、1m 層厚で幹に対して垂直方向にラインを引き、各層内にある幹・枝・葉を層内の植物体量と定義した。伐倒裁断後、各層毎に幹・枝・葉を分離して生重量を測定した。幹・枝・葉の一部をサンプルとして生重量を測定後、実験室で 70°C 一週間(葉は 2 日間)乾燥させ、絶乾燥重量を測定した。また No.165, No.62, No.0, No.118 の 4 個体から持ち帰った層別の葉サンプルの葉面積と葉重量から、層別の比葉面積(SLA: m^2kg^{-1})を計算した。葉面積は葉面積計(LI-3050A-P, LI-COR, inc. Nebraska USA)を用いて測定した。以後本論文におけるすべての葉面積は、葉面に対する平行面上への投影葉面積とする。伐倒した 6 個体の葉面積とその垂直分布を知るために、各層の葉重量に SLA を乗じて層別に葉面積(m^2)を推定した。Table. 2.2.2 に伐倒調査木のサイズと乾燥重量データを示す。

各個体器官重量及び葉面積と個体サイズの関係において、以下の相対成長式が成り立った。なお WLA に関する相対成長式は、後で述べる葉傾角測定個体(No110, No121, No109)のデータも加えて作成した。

$$W_S = 0.0678 \cdot (DBH^2 \cdot H)^{0.845} \quad r^2 = 0.99(n = 6) \quad (2-2.4)$$

$$W_B = 0.0009 \cdot (DBH^2 \cdot H)^{1.1001} \quad r^2 = 0.96(n = 6) \quad (2-2.5)$$

$$W_L = 0.0308 \cdot DLH^{2.165} \quad r^2 = 0.93(n = 6) \quad (2-2.6)$$

$$W_L = 0.0179 \cdot DBH^{2.576} \quad r^2 = 0.87(n = 6) \quad (2-2.7)$$

$$WLA = 0.0123 \cdot DBH^{2.64} \quad r^2 = 0.88(n = 9) \quad (2-2.8)$$

W_S は個体幹乾燥重量(kg)、 W_B は個体枝乾燥重量(kg)、 W_L は個体葉乾燥重量(kg)、 WLA は個体葉面積(m^2)である。 W_L は生枝下直径(DLH)を用いた場合決定係数が 0.93 に上昇したが、生枝下直径の算出(2-2.1 式)に推定が入るために本論文では DBH を用いた。ヒノキ人工林の根現存量(W_R)は、これまで公表された論文(文献は Fig. 2.2.2 に記載)による地上部現存量と根現存量の関係(Fig. 2.2.2)から、地上部現存量の 29%とした。

2-2-3 リター量の測定及び純生産量(NPP)の推定方法 (ヒノキ人工林)

リター量の測定を1993年6月から1999年3月まで行った。プロット内に開口部面積が0.64m²のリタートラップを12箇所設置し、月一回の回収を行った。回収したリターを実験室に持ち帰り、葉、種子球果、樹皮、枝に分離した。分離したサンプルは70℃で1週間乾燥し、その後乾燥重量を測定した。測定期間中に自然枯死した個体は無かったため、純生産量を以下の式から推定した。

$$NPP = \Delta y + L_{new} + G \quad (2-2.9)$$

Δy は林分の粗成長量(群落成長量)、 L_{new} は期間内のリター量、 G は期間内の被食量である。本研究では被食量 G を無視した。

2-2-4 葉面積の分布構造の推定方法 (ヒノキ人工林)

地上から樹冠梢端へ向かう距離を $Z(m)$ とし、樹冠梢端から下部方向への基準化した積算葉面積 $[CLAn(Hn)]$ を2パラメータの変形ワイブル分布関数(Weibull分布関数)で表すことにする。この分布型は葉や枝などの垂直分布を表すのに使われた例がある (Vose 1988, Gillespie *et al.* 1994, Yang *et al.* 1993, 1999)。

$$CLAn(Hn) = \frac{CLA(Hn)}{WLA} = \left\{ 1 - \exp\left[-\left(\frac{1-Hn}{\beta}\right)^\varepsilon\right] \right\} \\ Hn = \frac{Z}{H} \quad 0 \leq Hn \leq 1 \quad (2-2.10)$$

ここで β と ε は定数パラメータ、 $CLA(Hn)$ は樹冠梢端から Z までの積算葉面積(m²)であり、 $Z=H$ の時 $CLA(Hn)=0$ 、 $Z \rightarrow 0$ の時 $CLA(Hn)$ は WLA に等しくなる。ここである個体 i の j 層の基準化した樹冠葉面積密度 $[iLADn(j)]$ は次のように表される。

$$iLADn(j) = \frac{[CLA(j) - CLA(j-1)]}{iWLA} \quad (2-2.11)$$

j は個体梢端から j 層までの距離(m)であり $iWLA$ は個体 i の総葉面積である。9個体(葉傾角測定3個体含む)の $CLA(Hn)$ から林分レベルの葉面積指数の垂直分布を求めるために、プロット内全個体各々の

CLAn(H_n)を推定する必要がある。今後、厚みを持つ層内の葉面積密度を LAD と表現する。

個体の LAD の垂直分布はスギで CL (Hashimoto 1992)、ダグラスモミで WLA (Maguire and Bennett 1996)、常緑広葉樹で DBH (Morales *et al.* 1996)や H (個体光環境)(Saito *et al.* 2004)などのサイズに依存すると報告されている。ヒノキ人工林では WLA と H を Weibull 分布関数パラメータ(β, ϵ)の個体サイズ依存性に対する説明変数とし、9 個体のデータを用いて重回帰分析で解析することにした。なお WLA と H の相関関係は有意ではなかった($p > 0.05$)。

林分レベルでの林冠内葉面積密度の垂直分布[LAD(j)]は、ある個体 i の梢端からの j 層までの積算葉面積[CLA(i, j)]を用い、以下の様に求めた。

$$LAD(j) = \frac{\sum_{i=1}^N [CLA(i, j) - CLA(i, j-1)]}{PA} \quad (2-2.12)$$

j は林分の林分梢端高(H_F :m)から j 層までの距離(m)、LAD(j)は垂直方向に 1m の厚みを持った j 層内の葉面積密度($m^2 m^{-3}$)であり、例えば LAD(1)はヒノキ人工林分最上部の層(17.3~18.3m)内の葉面積密度、LAD(18)は同林分最下部の層(0.3~1.3m)内の葉面積密度である。 N はプロット内の個体数であり、PA はプロット面積(ヒノキ人工林では $1500m^2$)である。ここで林分梢端から下部方向への積算葉面積指数の垂直分布[CLA(i, j)]及び基準化された積算葉面積指数の垂直分布[CLAIn(j)]を次のように定義した。

$$CLAIn(j) = \frac{CLA(i, j)}{LAI} = 1 - \exp\left[-\left(\frac{H_F - j}{\beta}\right)^\epsilon\right] \quad (2-2.13)$$

2-2-5 葉傾角の分布構造の推定方法 (ヒノキ人工林)

$1500m^2$ の方形プロット中心部に、 $6m \times 6m$ の底辺を持つ高さ 24m の樹冠観測タワーを設置した。1994 年と 1995 年の夏に、タワー内にあるヒノキ個体、No.110($H18m$, $DBH27cm$)、No121($H16.9m$, $DBH19.8cm$)、No109($H15.4m$, $DBH15.8cm$)に含まれるすべての葉について葉傾角を測定した(Utsugi 1999, Utsugi *et al.* 2006a)。葉は一次枝の先端にある三角形の葉群として取り扱い(Fig. 2.2.3)、葉傾角と面積を葉群単位ごとに計算した。調査では三角形の頂点(A, B, C)の三次元座標及び単位葉群の付着する枝基部の枝直径(D)を測定した。葉傾角は水平面に対する三角形葉群の成す角度(α :葉傾角)と定義した(Fig. 2.2.3)。伐倒調査に用いた個体から 64 本の一次枝を樹冠下部から樹冠上部にかけて採取し、 D とその先の三角形内葉群面積($L:dm^2$)を調査した。高さを Lower 層($Z < 12m$)、Middle 層($12m \leq Z < 14m$)、Upper 層($Z \geq 14m$)に分けて、 D と L に関するアロメトリー関係を求めた。

$$\text{Lower: } L = 0.18 \cdot (D^2)^{1.2359} \quad r^2 = 0.96 \quad (2-2.14)$$

$$\text{Middle: } L = 0.22 \cdot (D^2)^{1.095} \quad r^2 = 0.98 \quad (2-2.15)$$

$$\text{Upper: } L = 0.24 \cdot (D^2)^{0.9991} \quad r^2 = 0.90 \quad (2-2.16)$$

これらの関係を用い、No.110、No121、No109 個体で測定したすべての三角形内の葉面積を計算した。また三角形の重心の高さを、その三角形内にある葉群の高さとした。測定した三角形は 1443 個である。これらの情報から 3 個体の *WLA* 及び *CLA(Hn)*を計算した。

j 層における平均葉傾角 $I(j)$ と葉傾角頻度分布関数 $g(\alpha)$ を、それぞれ次の様に計算した。

$$I(j) = \int_0^{90} \frac{S(j, \alpha)}{Ts(j)} \partial \alpha \quad (2-2.17)$$

$$g(\alpha) = \frac{S(j, \alpha)}{Ts(j)} \cdot \frac{2}{\pi} \cdot 9 \quad (2-2.18)$$

ここで葉傾角(α)は 10 度区切りの単位とし(0-10、10-20・・・80-90)、 $S(j, \alpha)$ は j 層で α の角度を持つ葉面積の合計値、 $Ts(j)$ は j 層に含まれる合計葉面積である。複数層が組み合わされた空間における平均葉傾角 (*WI*)と、その頻度分布 [*Wg*(α)]は、例えば X 層から Y 層まで組み合わせた場合以下の式で表される。

$$WS(\alpha) = \sum_{j=X}^Y \frac{S(j, \alpha)}{Ts(j)} \cdot LAD(j) \quad (2-2.19)$$

$$WI = \int_0^{90} \frac{WS(\alpha)}{\sum_{j=X}^Y LAD(j)} \partial \alpha \quad (2-2.20)$$

$$Wg(\alpha) = \frac{WS(\alpha)}{\sum_{j=X}^Y LAD(j)} \cdot \frac{2}{\pi} \cdot 9 \quad (2-2.21)$$

葉傾角頻度分布を表す $g(\alpha)$ と $Wg(\alpha)$ を、楕円体角度分布モデル $[e(\alpha)]$ (Campbell 1986) で近似した [APPENDIX-II(IIA-1)式]。楕円体角度分布モデル $[e(\alpha)]$ は、楕円体の垂直軸長に対する水平軸長の割合である単一のパラメータ“ χ ”によって表現できる頻度分布であり、球体角度分布モデル(Norman 1979)や円錐体角度分布モデル(Lemur 1973)よりも自由度が高い分布である。またこの分布を用いることで太陽高度別に陽樹冠や陰樹冠の面積を推定できるなど、林冠構造に関する理論的な応用が十分に開発された分布である。水平葉(葉傾角 $\equiv 0$)が多くなると Campbell(1986)の楕円体角度分布モデルの当てはまりが悪くなる。この時は角度を 90 回転させて解析する修正楕円体角度分布モデル[Thomas and Winner 2000, APPENDIX-II(IIA-8)]式を用いて近似した。

2-2-6 羊ヶ丘落葉広葉樹実験林の概要

落葉広葉樹林における調査は、森林総合研究所北海道支所羊ヶ丘実験林(北緯 42 度 59 分、東経 141 度 23 分)(当実験林は略称として SHEF を使用する)で行った。本実験林の標高は 100~260m(調査プロット付近は 170m)にあり、焼山の北東斜面に広がる 6.5 度の緩傾斜斜面に成立した落葉広葉樹林である。土壌基盤は輪厚砂礫層、土壌母材は樽前火山灰層及び恵庭火山灰層であり、風化の良く進んだ褐色ローム層の上に黒色土(BI_D)を主体として形成されている。気候帯は冷温帯に位置づけられる。年間平均気温は 7.1℃、月平均気温は -5.6℃(1月)から 20.7℃(8月)まで変動し、降水量は 900mm⁻¹、最大積雪深は 1m を超える。優占樹種は、立木本数順にシラカンバ(*Betula platyphylla*)、ミズナラ(*Quercus mongolica*)、ハリギリ(*Kalopanax septemlobus*)、シナノキ(*Tilia japonica*)、イタヤカエデ(*Acer mono*)、ドロノキ(*Populus maximowiczii*)となる。シラカンバとミズナラの胸高断面積合計は全体の 75%以上を占める。下層植生はチシマザサ(*Sasa kurilensis*)、クマイザサ(*Sasa senanensis*)、ノリウツギ(*Hydrangea paniculata*)が主である。本林分は山火事跡の再生二次林であり、2003 年時の林齢は 91 年生、胸高直径 5cm 以上の樹木の立木密度は 672 本 ha⁻¹、平均樹高は 18.3m、平均胸高直径は 23cm である。林冠構成樹種であるシラカンバは遷移初期樹種であり、ミズナラとハリギリは遷移中期樹種である。群落としては高木層を占めるシラカンバの枯死が目立ち始め、林冠がミズナラやハリギリ等に置き換わりつつある林分と考えられる。2003 年度のシラカンバ胸高直径は 14.7~37.4cm、ミズナラは 13.6~45.9cm であった。

2-2-7 現存量の推定方法 (落葉広葉樹林)

実験林内の標高 170m 付近に、2500m²(50m×50m)のプロット(P3プロット)が設置されている。2000 年より 2003 年まで成長開始期(3~4 月)に、DBH が 5cm 以上の個体について毎木調査を行った。また 2002 年に全個体の H を測定し、 H と DBH の関係を以下の式で近似した。その際シラカンバの H -DBH 関係が、他樹種のそれと明確に異なっていた。従って H -DBH 関係に関する樹種分けは、シラカンバ及びその他の樹種の二区分とした。

シラカンバ

$$\frac{1}{H} = \frac{1}{1.06 \cdot DBH^{1.38}} + \frac{1}{28.1} \quad r^2 = 0.68 \quad (2-2.22)$$

その他樹種

$$\frac{1}{H} = \frac{1}{0.89 \cdot DBH^{1.19}} + \frac{1}{33.4} \quad r^2 = 0.82 \quad (2-2.23)$$

P3 プロット近隣で 2001 年及び 2003 年の 7~8 月、層厚 1m で層別刈り取り法による伐倒調査を行い、シラカンバ、ハリギリ、ミズナラについて現存量に関する諸量を得た。調査手法は天岳良ヒノキ人工林と同様であり、サンプル数はシラカンバ 8 本、ミズナラ 10 本、ハリギリ 8 本である(幹・枝・葉はそれぞれの存在高を基準とし、各層内に繰り入れた)。生枝下直径(DLH:cm)は力枝の高さ(HB:m)及び最も下部に着く葉(広葉樹の場合、力枝より下方に少量の葉群がしばしば見受けられる)の高さ(HBU:m)の 2 点で測定した。各個体器官重量(W_S , W_B , W_L)及び葉面積(WLA)に関する相対成長式を伐倒データから作成した。シラカンバ、ミズナラ、ハリギリ以外の樹種の相対成長関係は、ミズナラとハリギリのデータをプールしたデータセットから求めた。相対成長関係のパラメータを Table 2.2.3 に示した。幹・枝・葉に関するアロメトリー関係は、決定係数が 0.86 から 0.99 の範囲であった。根量(W_R :kg)に関しては、シラカンバ 4 本、ミズナラ 3 本、ハリギリ1本の掘り取り調査を行った。幹乾燥重量に対する根乾燥重量の関係は樹種によって分離せず(Fig. 2.2.4)、以下の式で表すことができた。

$$W_R = 0.3174 \cdot W_S \quad r^2 = 0.97 \quad (2-2.24)$$

2-2-8 リター量の測定及び純生産量(NPP)の推定方法 (落葉広葉樹林)

リター量(Lnew)の測定を 2000 年 4 月から 2003 年 11 月まで行った。P3 プロット内に開口部面積が 0.64m² のリタートラップを 50 箇所設置し、月一回の回収を行った。回収したサンプルを実験室に持ち帰り、葉、種子球果、樹皮、枝に分離した。分離したサンプルは 70°C で 1 週間乾燥し、その後絶乾燥重量を測定した。測定期間中に自然枯死した個体が多く、毎木調査によって年間の個体枯死量(Ld_{SB})を推定した。冬季間は積雪のためにリタートラップを回収した。この期間地表面に 10m×10m のシートを設置し、雪解け時に速やかにシート上の幹・枝(長さ<70cm)を回収し、リター量(Lnew)として区分した。長さ 70cm 以上の大型幹・枝は個体枯死量(Ld_{SB})に区分するために回収しなかった。期間中の枯死個体バイオマス(Ld_{SB})は、期間期首のサイズとアロメトリー式から推定した。純生産量は以下の式から推定した。

$$ANBI = Biomass(t2) - Biomass(t1) \quad (2-2.25)$$

$$ANPP = ANBI + Ld_{SB} + L_{new} + G \quad (2-2.26)$$

$Biomass(t1)$ 及び $Biomass(t2)$ は期首と期末の生存個体地上部バイオマス、ANBI は期間中の生存個体に関する地上部バイオマス増加量、ANPP は地上部純生産量、 Ld_{SB} は期間中の枯死個体地上部バイオマス、 L_{new} は期間中の地上部リター量、 G は期間内の被食量である。被食量 G は無視した(ここで 2-2.9 式の Δy は $ANBI + Ld_{SB}$ である)。

2-2-9 葉面積の分布構造の推定方法 (落葉広葉樹林)

落葉広葉樹林の葉面積の垂直分布を求める際、ヒノキ人工林の調査同様に 2 パラメータの変形ワイブル分布関数(Weibull 分布関数)で全伐倒個体の葉面積の垂直分布を表した。ヒノキ人工林同様に Weibull 分布関数パラメータ(β, ϵ)の個体サイズ依存性を、 WLA と H を独立変数とした重回帰分析で解析したが、 β 及び ϵ と WLA や H との関係性を有意に説明することができなかった($p > 0.05$)。様々な独立変数を試行した結果、SHEF では樹冠長を樹高で除した値(CL/H)を Weibull 分布関数パラメータ(β, ϵ)の個体サイズ依存性に対する説明変数とし、伐倒調査した 26 個体のデータを用いて単回帰分析で解析することにした。

林分レベルでの葉面積密度の垂直分布はヒノキ人工林と同様の解析手法(2-2-4 項 2-2.10~2-2.13 式)であり、この場合(2-2.12)式の PA(プロット面積)が $2500m^2$ となる。

2-2-10 葉傾角の分布構造の推定方法 (落葉広葉樹林)

P3 プロットより 50m ほど離れた場所に、 $10m \times 6m$ の底辺を持つ高さ 26m の樹冠観測タワーを設置した。このタワーからは、シラカンバ 2 本、ミズナラ 1 本、ハリギリ 2 本にアクセス可能である。2003 年と 2004 年の夏に地上高 9.3~25.3m の間を 2m 間隔の層に分け、水平面に対する角度を葉傾角(α)とし、葉 1 枚を単位として、シラカンバ($n=2265$)、ミズナラ($n=3995$)、ハリギリ($n=3728$)の葉傾角を測定した。測定はデジタル角度形(デジタルプロトラクター Pro3600 型 パシコ貿易)に PDA(HP-3950)を RS232C で接続して用いた(Fig. 2.2.1)。

測定した各樹種の個葉葉面積は一定であると仮定し、ある樹種のある層(j)でのある葉傾角(α)の出現枚数の頻度分布に、 α の角度を持つ葉傾角の頻度分布が従うとした。このことは j 層で α の葉傾角を持つ葉面積の合計値 $S(j, \alpha)$ が次の式で表されることを意味する。

$$S(j, \alpha) = \frac{NA(j, \alpha)}{TNA(j)} \cdot LAD(j) \quad (2-2.27)$$

$NA(j, \alpha)$ は j 層での α 度を示した葉の枚数であり、 $TNA(j)$ は j 層での計測合計葉枚数である。各層の平均葉傾

角 $I(j)$ 、各層および積算された層での葉傾角頻度分布関数 $g(\alpha)$ 及び $Wg(\alpha)$ の計算手法は (2-2.17)~(2-2.21) 式と同様である。これらの分布構造を楕円体角度分布モデル、または修正楕円体角度分布モデル (Campbell 1986, Thomas and Winner 2000、APPENDIX-II) で近似した。

2-2-11 統計処理(ヒノキ人工林及び落葉広葉樹林)

すべての統計計算は STATISTICA 5.1J (1996 Statistica for Windows, Stat Soft Inc, Tulsa, USA) を用いた。樹高曲線、アロメトリー式、Weibull 分布関数、楕円体分布モデル近似は、非線形回帰分析 (Gauss-Newton 法) を用いた。楕円体分布モデルへの当てはまりの評価は Kolmogorov-Smirnov test を用いた。平均値の比較は ANOVA を用い、分布の正規性を明らかに仮定できない場合は、Man-Whitney U-test を用いた。ANOVA で有意な差が認められた場合、3 群以上の平均値の比較は Tukey HSD test を用いた。平均値は標準誤差を併記した。また次章以降も非線形の関係の近似は Gauss-Newton 法を用いて解析した。

Table 2.2.1 天岳良ヒノキ人工林における、1993年から1999年までの林分平均諸量の変化

測定年月 (yr./mo.)	林齢 (yrs.)	密度 (No. ha ⁻¹)	DBH (cm)	H (m)	DLH (cm)	CL (m)
93/Mar	43	1160	21.80	16.49	14.07	6.42
94/Feb	44	1160	22.04	16.52	14.10	6.47
95/Feb	45	1160	22.33	16.90	14.31	6.53
96/Mar (Thinning)	46	1160-1093	22.54	16.96	14.46	6.57
97/Jan	47	1093	22.83	17.00	14.68	6.62
98/Mar	48	1093	23.13	17.59	14.91	6.68
99/Mar	49	1093	23.49	17.64	15.18	6.75

96Mar(Thinning)は間伐後の林分平均諸量である

Table 2.2.2 天岳良ヒノキ人工林における、伐倒調査木のサイズと乾燥重量

調査木 (No.)	H (m)	DBH (cm)	HL (m)	DLH (cm)	W _S (kg)	W _B (kg)	W _L (kg)
10	15.88	21.65	8.90	15.02	115.56	15.81	10.66
49	17.20	26.23	9.40	18.40	190.77	29.01	18.47
165	17.02	21.68	11.70	12.48	130.70	13.28	9.28
62	17.22	23.36	8.35	17.76	167.49	20.10	14.82
0	15.46	14.32	11.28	10.35	63.48	6.28	3.38
118	17.05	20.05	11.35	12.06	118.92	14.82	5.37

Table 2.2.3 SHEF 落葉広葉樹林における、相対成長関係式のパラメータ

樹種	従属変数		独立変数		関数	係数		p	r ²	n
	Y	unit	X	unit		a	h			
<i>B. platyphylla</i>						0.11298	0.818	<0.001	0.955	8
<i>Q. mongolica</i>	W _S	kg	DBH ² H	cm ² m	Y=aX ^h	0.01678	1.008	<0.001	0.996	10
<i>K. septemlobus</i>						0.01917	0.974	<0.001	0.999	8
Other species						0.02171	0.974	<0.001	0.973	18
<i>B. platyphylla</i>				0.00042		1.235	<0.01	0.957	8	
<i>Q. mongolica</i>	W _B	kg	DBH ² H	cm ² m		0.00022	1.313	<0.01	0.950	10
<i>K. septemlobus</i>						0.03496	0.798	<0.01	0.914	8
Other species						0.00365	1.033	<0.01	0.855	18
<i>B. platyphylla</i>						0.00302	2.331	<0.001	0.947	8
<i>Q. mongolica</i>	W _L	kg	DBH	cm		0.03286	1.640	<0.001	0.921	10
<i>K. septemlobus</i>						0.04018	1.493	<0.001	0.936	8
Other species					0.03848	1.555	<0.001	0.863	18	
<i>B. platyphylla</i>					0.02152	2.578	<0.001	0.978	8	
<i>Q. mongolica</i>	W _{LA}	m ²	DBH	cm	0.93537	1.477	<0.001	0.937	10	
<i>K. septemlobus</i>					0.49574	1.570	<0.001	0.892	8	
Other species					0.81527	1.478	<0.001	0.871	18	

Other species は *Q. mongolica* と *K. septemlobus* のデータをプールして計算した



Fig. 2・2・1 SHEF 落葉広葉樹林での葉傾角測定に用いた角度計とPDAを用いたロガーシステム

(TimberTech.社製作)

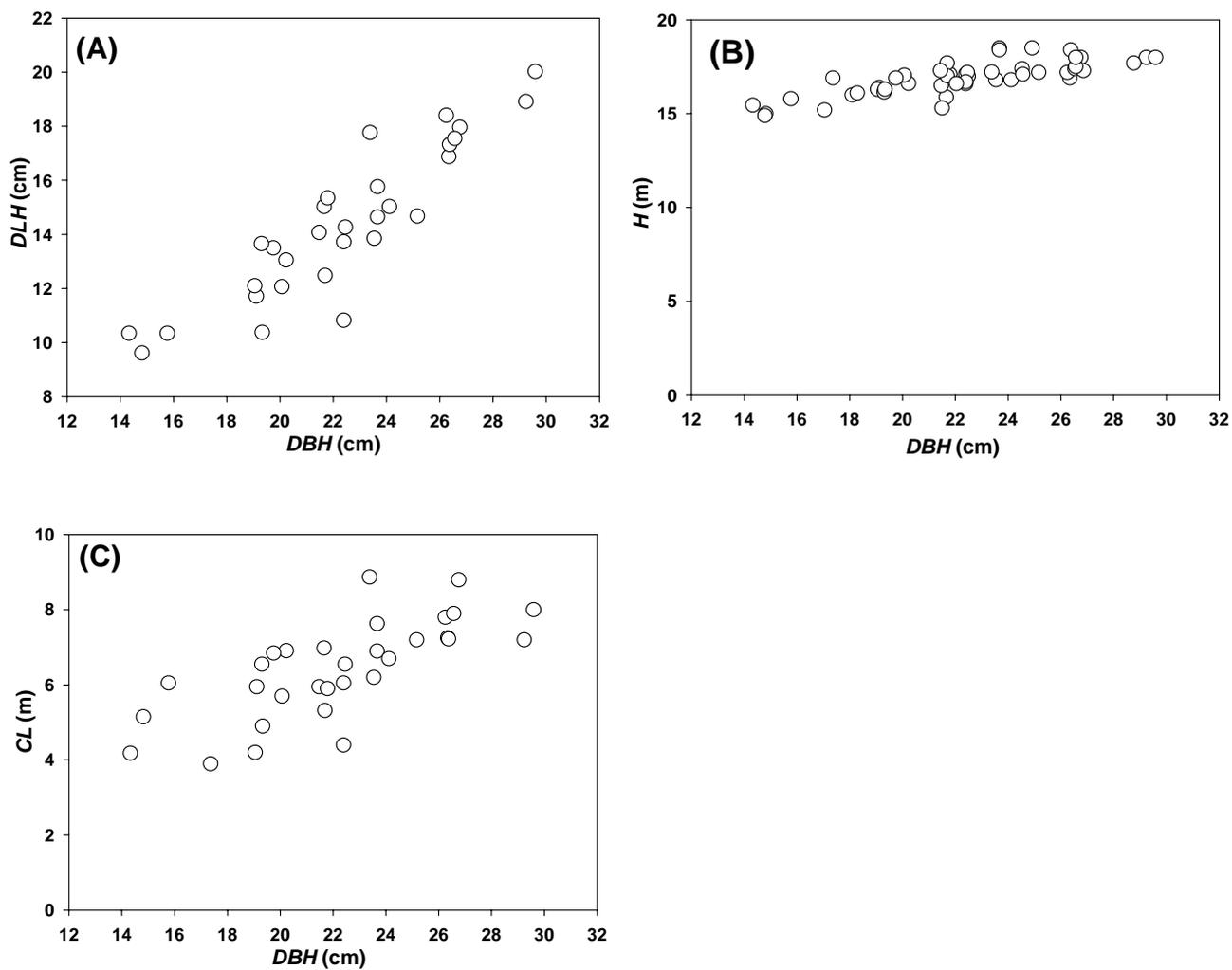


Fig. 2.2.2 天岳良ヒノキ人工林における、胸高直径(DBH)と生枝下直径(DLH)(A)、樹高(H)(B)、樹冠長(CL)(C)の関係

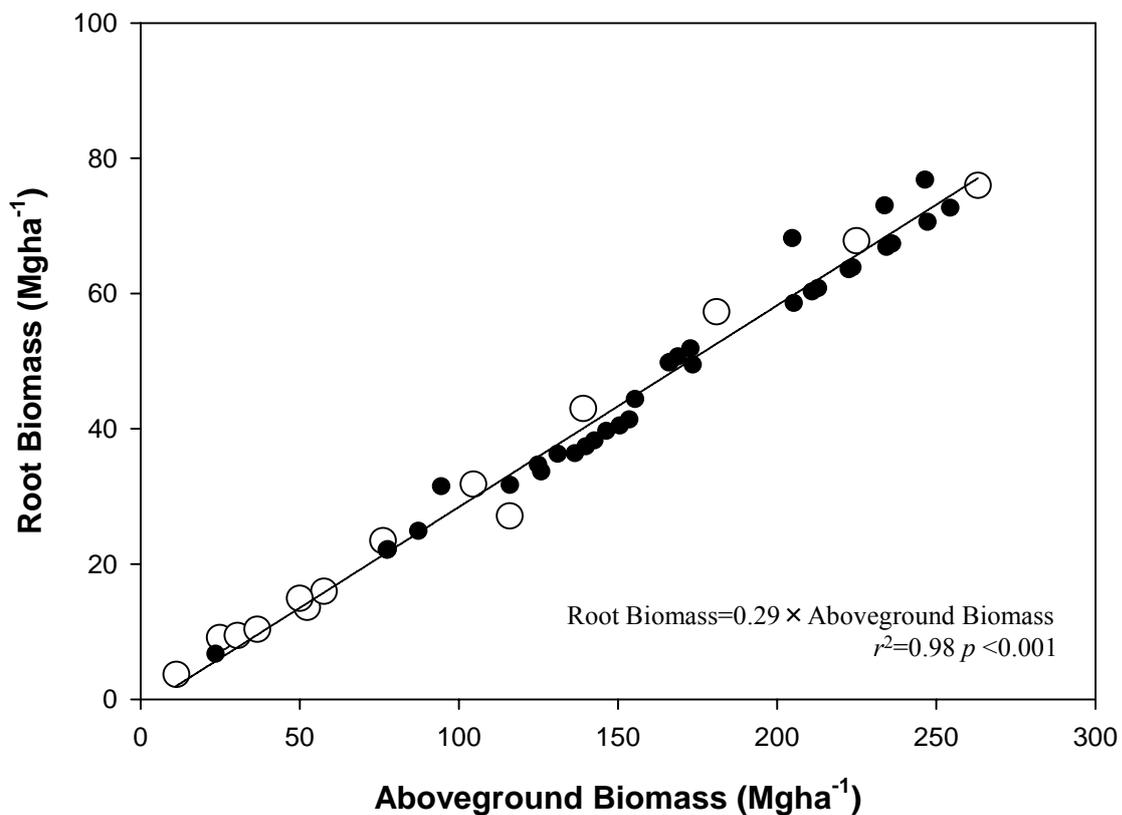


Fig. 2.2.3 これまで公表されたヒノキ(*C. obtusa*)地上部現存量(Aboveground Biomass)と根現存量(Root Biomass)の関係

白丸は実測値、黒丸は推定値として公表されている

直線の回帰式は図中に示した 回帰式は全てのデータを用いて分析した

データの出典

安藤ら (1969), 只木 (1966a), 原田 (1969), 宮本ら (1980), 西村 (1980), 山倉 (1972), Yamakura (1972), 川那辺 (1975), 尾方(1973), 荻原 (1977), 清野ら(1989), 河原(1979), 竹内(1975), Karizumi (1974), 苅住、寺田(1984)

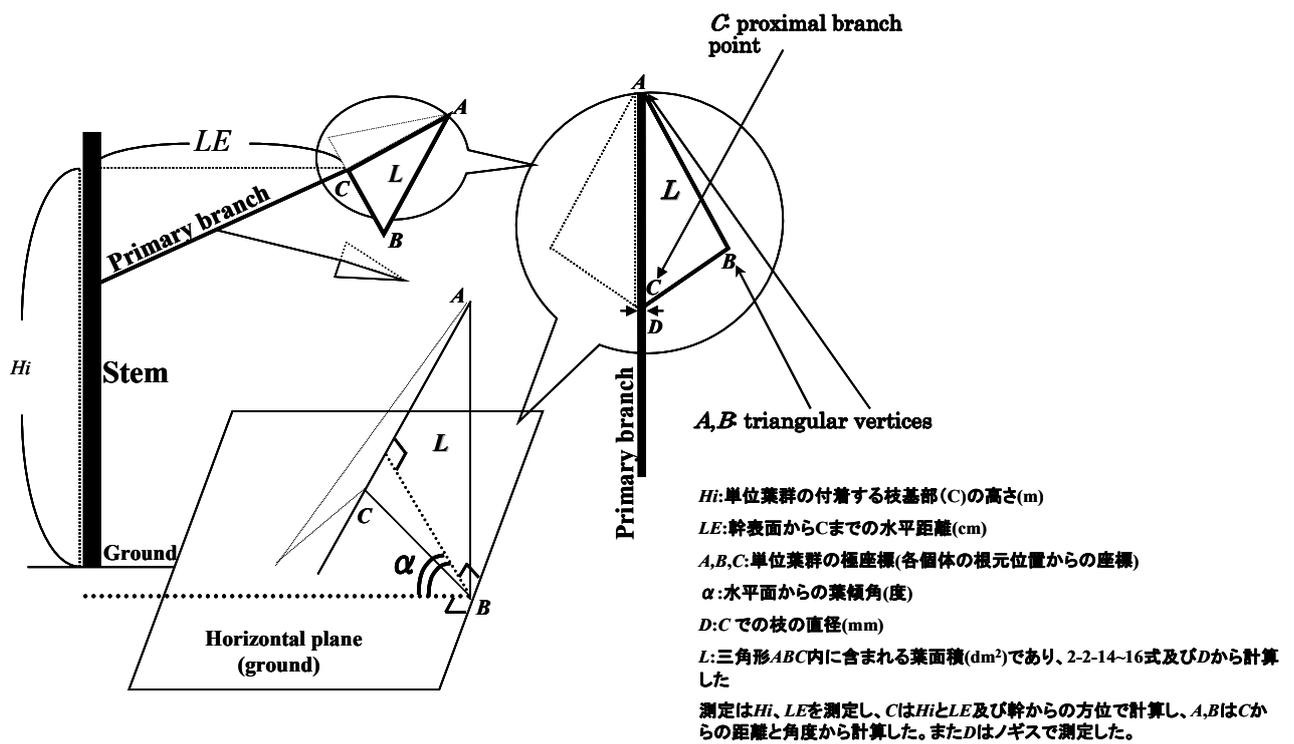


Fig. 2.2.4 ヒノキ個体の葉傾角測定手法(三角形法)の説明

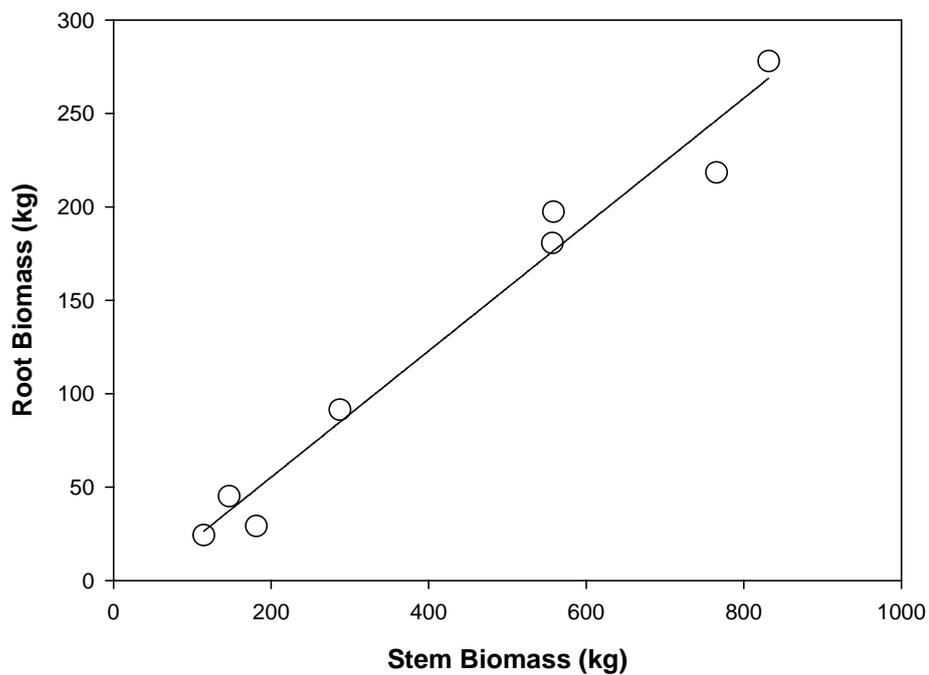


Fig. 2.2.5 SHEF 落葉広葉樹林における幹乾燥重量(Stem Biomass)に対する根乾燥重量(Root Biomass)の関係

図中の直線は本文中(2-2.24)式に示す

2-3 結果と考察

2-3-1 現存量と純生産量 (ヒノキ人工林)

毎木調査データにアロメトリー式[(2-2.4)式から(2-2.8)式]を当てはめて求めた、1993年から1999年までの林分レベルの現存量を Table 2.3.1 に、その間のリター量を Table 2.3.2 に示す。伐倒調査時点での葉面積指数(LAI)は $5.77\text{m}^2\text{m}^{-2}$ と推定された。本研究林分のヒノキバイオマスは 6 年間で 243Mgha^{-1} から 277Mgha^{-1} に変化した。1993 年はトラップの設置が遅れ、また 1996 年は間伐の影響があるため、この 2 年間の値を除いた平均年間落葉量は $3.82\pm 1.5\text{Mgha}^{-1}$ であった。同様に 1993 年及び 1996 年の 2 年間を除いて純生産量を推定した。1996 年の間伐前までの地上部純生産量(ANPP)は $12.14\text{Mgha}^{-1}\text{y}^{-1}$ 、間伐後の ANPP は $12.21\text{Mgha}^{-1}\text{y}^{-1}$ であった(Table 2.3.3)。地下部のリター量が不明であり森林全体の NPP は正確に推定できないが、仮に葉リター量と細根リター量が同様であると仮定した場合、間伐以前の純生産量(NPP)は $18.43\text{Mgha}^{-1}\text{y}^{-1}$ 、間伐後の NPP は $17.78\text{Mgha}^{-1}\text{y}^{-1}$ と推定される(Table 2.3.3)。この推定では地下部の NPP が全 NPP の 35%(間伐以前)及び 38%(間伐後)となり、Jarvis *et al.* (2001)による北方林(Boreal Forest)での平均値(32%)より多少高かった。

2-3-2 葉面積の垂直分布・・個体から林分レベルまで・・(ヒノキ人工林)

伐倒した 6 本及び葉傾角測定木 3 本の葉面積の垂直分布は、Weibull 分布関数によって精度良く表現することができた(Fig. 2.3.1)。各個体の Weibull 分布関数のパラメータはすべて有意であり($p < 0.001$)、決定係数は 0.99 以上であった。Weibull 分布関数のパラメータ(β, ϵ)に対して WLA と H を独立変数とした重回帰分析を行った結果、 β では 76%、 ϵ では 73%の変動を説明することができた(Table 2.3.4)。 β に対して WLA が 72%、 H が 28%の寄与率を示し、 ϵ に対しては WLA が 62%、 H が 38%の寄与率を示した。各パラメータ(β, ϵ)と H の単相関関係を調べると有意ではなく($p > 0.3$)、一方 WLA とは有意な単相関関係が認められた($p < 0.01$)。ヒノキ人工林では樹高の優劣が小さく、各個体の光環境条件が同一であるため、葉面積の垂直分布形を現すパラメータ(β, ϵ)と H の関係性が弱くなったと考えられる。

パラメータ β は樹冠梢端から総葉面積の 63.2%を含む層までの相対距離[2-2.10 式の $(1-Hn)$ の項]を表す(Yang *et al.* 1999)。 WLA の減少とともに β が減少することは、小型の個体ほど個体梢端部に多くの葉が集まることを表す。 ϵ は分布の歪度を表し、 WLA の減少とともに ϵ が増大することは、より一部分の場所に葉が集中する形状を示している。つまり小型の個体では、葉は個体梢端部の僅かな層に集中分布する事を意味しており、こうした葉面積分布パターンはスギ(Hashimoto 1990)やダグラスモミ(Maguire and Bennett 1996)での知見と一致する。また暗い場所にある小型樹木は林内の散乱光をより多く受光するために側枝を横方向に広げ、その結果葉面積が個体梢端部に集中するという観察結果(Horn 1971, Khoyama 1980, Oliver and Larson 1990)を支持するものである。

1996 年 3 月の毎木調査及びアロメトリー関係からプロット内のすべての個体の H (2-2.2 式)と WLA (2-2.8 式)を求め、Weibull 分布関数のパラメータである β と ϵ から各個体の積算葉面積の垂直分布[CLAn(Hn)]

(2-2.10 式)を推定した。各層(j)毎に個体の葉面積密度を積算し、(2-2.12)式から林分レベルの葉面積密度の垂直分布[LAD(j)]と、林分梢端から下方に向けて LAD(j)を積算した CLAI(j)(2-2.13 式)を計算し、Fig. 2.3.2 に示した。

林分レベルでの葉面積の垂直分布は、各伐倒個体でみられたのと同様に Weibull 分布関数で近似することができた($r^2=0.999$, $p < 0.001$)。この分布を見ると、葉は 10.3m から 18.3m に分布し、特に 14.3m から 16.3m の間に葉面積が多いことがわかる。また 13.3m 以下の葉面積は非常に少ない。この葉面積の分布状態から、林分レベルの葉面積の垂直分布を 3 区画に分けることとした。つまり第一区画が上層区(16.3~18.3m)で個々の樹冠が重なり合う場所より上部の層、第二区画が中層区(13.3~16.3m)で個々の樹冠が重なる層、第三区画が下層区(10.3~13.3m)でわずかな葉群が分布する層である。

2-3-3 葉傾角分布とその垂直分布 (ヒノキ人工林)

各層内の平均葉傾角 $I(j)$ 、及び各層内での葉傾角頻度分布を表す楕円体率 χ の垂直分布を Fig. 2.3.3 に示す。林冠最上層である 17.3~18.3m では最大の平均葉傾角を示し、その値は 57.6 度であった。 $I(j)$ は下層ほど小さくなり(水平に近づく)、最下層の 10.3~11.3m では 30.3 度となった。林冠上部では $I(j)$ の垂直変化が著しく、14.3m 以上の層では隣接する層間で統計的な差異が認められた($p < 0.01$)。一方林冠下層部では $I(j)$ の変化が小さく、下層の 12.3~14.3m 及び 10.3~12.3m で $I(j)$ の統計的差異が認められなくなった($p > 0.05$)。林冠下層部での葉傾角が水平に近くなることは針葉樹で 1 例報告があり(Barclay 2001)、また広葉樹林では 9 例報告されている(Miller 1967, Ford and Newbould 1971, Boojh and Ramakrishnan 1982, van Elsavker and Impens 1984, Hutchison *et al.* 1986, Hollinger 1989, Niinemets 1998, Kull *et al.* 1999, Werner *et al.* 2001b)。

葉面積の垂直分布で定義した 3 区画を比較した場合、各区画内で葉傾角の垂直分布の様式が異なった。16.3~18.3m の上層区では、葉傾角が 3.8 度の変化を示した。13.3~16.3m の中層区では葉傾角が下方に急激に小さくなり、下層区では葉傾角の垂直変化がほとんど生じていなかった。

葉傾角の垂直分布の傾向は、Fig. 2.3.2 に示した積算葉面積指数の垂直分布と同様な傾向を示していた。そこで CLAI(j)(2-2.13 式)と $I(j)$ の関係をみると、平均葉傾角は CLAI(j)の最大値付近まで急激に減少した(Fig. 2.3.4)。この関係は以下の式によって近似することができた。

$$I(j) = -25.459 \cdot \text{CLAI}(j) + 56.4348 \cdot [1 - \exp(-\text{CLAI}(j)^{1336.47})], \quad 0 < \text{CLAI}(j) < 1$$

$$r^2 = 0.99 \quad p < 0.01 \quad (2-3.1)$$

この式により、葉傾角の垂直分布が林冠梢端からの積算葉面積指数で表現することができ、林冠内での吸光係数の連続的な垂直分布をモデルに組み込むことができるようになった。

林冠内で 1m 層毎に層内の葉傾角頻度分布[$g(\alpha)$]を調べると、それらはすべて正規分布から外れていた(Kolmogorv-Smirnov test, $p < 0.01$)。一方 $g(\alpha)$ を楕円体角度分布モデルに当てはめると、決定係数は 0.18~0.48 の範囲にあり、楕円体角度分布から外れているとはいえなかった(Kolmogorv-Smirnov test, p

>0.2)。さらにすべての層で楕円体率(χ)は有意であり($p < 0.005$)、Fig. 2.3.3 で示すように林冠下部になるに従い χ は増大した(Table 2.3.5)。これらのことは、各層内の葉傾角頻度分布は楕円体角度分布モデルで近似することができ、また林冠下部ほど水平方向に扁平した楕円体角度分布に近似できることを示す。また林冠梢端から下部にむけて各層を順次積算した場合の楕円体率($c\chi$)を計算した(Table 2.3.5)。決定係数は 0.41~0.69 にあり、すべての $c\chi$ は有意であった。林冠の下部層まで含む程 $c\chi$ は大きくなり、平均葉傾角が水平に近づくことがわかる。

葉面積の垂直分布で定義した3区画及び林冠全体について葉傾角頻度分布[$Wg(\alpha)$]を計算し、楕円体角度分布モデル[$e(\alpha)$]による近似を検討した(Fig. 2.3.5)。 $Wg(\alpha)$ の $e(\alpha)$ への近似は3区画及び林冠全体について有意であり(Kolmogorv-Smirnov test, $p > 0.2$)、決定係数は0.39から0.71の範囲にあった。中層区での楕円体角度分布モデルへの当てはまりが悪かったが、これは中庸な葉傾角が多く、また垂直的な葉傾角が少ないことが原因であった。楕円体角度分布モデルは円錐形や球形の角度分布モデルに比べて柔軟性が高い頻度分布型であるが、その柔軟性にも限界があると考えられる。そこで Thomas and Winner (2000)が提唱した修正楕円体角度分布モデル[Rotated Ellipsoid angle distribution, APPENDIX-II(IIA-8)式]を用いて $Wg(\alpha)$ の近似を行った。林冠全体及び中層区で多少決定係数が増大したが、上層区及び下層区では楕円体角度分布モデルによる近似のほうが良好な結果であった。

$Wg(\alpha)$ に基づく林冠全体及び上層区、中層区、下層区の平均葉傾角は、それぞれ 41.6 ± 0.55 度、 54.5 ± 0.76 度、 38.8 ± 0.50 度、 32.1 ± 0.64 度であり、3層間の平均葉傾角は有意に異なっていた($p < 0.001$)。上層区は30度から90度の葉傾角が同程度の割合で存在し、下層区では10度から40度の葉傾角の頻度が多い。一方中層区では30度から60度の葉傾角を中心に左右対称的な分布を示す。中層区は全葉量の81%を占めるため、林冠全体の葉傾角頻度分布も中層区の葉傾角頻度分布型に影響されたような分布型になっていた。つまり林冠全体を一つの層として捉えた場合、上層区や下層区に特徴的な林冠構造を無視する結果となることがわかった。

上層区は全葉量の18%を占め、その中では比較的急な角度を示す葉が多いことが特徴である。このような構造の特徴は、低い太陽高度の時にも多くの光を得る事ができ(King 1997)、また高い太陽高度の時に水ストレス、強光ストレスの原因になる強い直達光を避けながら、下層に多くの光を分配できる適応(Ball *et al.* 1988, King 1977)であると考えられる。中層区での構造的特徴は葉量が多く、中層の中で葉傾角の垂直分布が明瞭であることである。このことは葉傾角の垂直分布が、林冠内の光分布を均一化させ(Ford and Newbould 1971)、林冠光合成による炭素獲得量を最大にする(Kuroiwa 1970, Trenbath and Angus 1975)といったモデルによる解析結果を支持する。つまり林冠中層の構造は、林冠全体による光の効率的な獲得に対して重要な役目を負っていると考えられる。一方で下層区は葉量が非常に少ないことを考えると、層としては枯死のプロセスを歩んでおり、水平葉を多くしてより効率的に光を捉えようという積極的な適応を示しているのでは無いと考えられた。

Table 2.3.1 天岳良ヒノキ人工林における、1993年から1999年までの林分現存量の推移

	1993年	1994年	1995年	1996年	1997年	1998年	1999年
幹	156.23	159.28	166.05	169.59	163.85	171.40	176.52
枝	21.12	21.65	22.87	23.53	22.93	24.38	25.34
葉	10.97	11.31	11.79	12.15	11.97	12.44	13.10
地上部合計	188.32	192.24	200.71	205.27	198.75	208.21	214.96
根現存量*	54.61	55.75	58.21	59.53	57.64	60.38	62.34
全現存量	242.94	247.99	258.92	264.80	256.39	268.59	277.30

単位 Mg ha⁻¹, 乾燥重量

注 1)根現存量*は地上部現存量の29%

Table 2.3.2 天岳良ヒノキ人工林における、1993年から1998年までの年間リター量の推移

	1993年	1994年	1995年	1996年	1997年	1998年
葉	2.04	3.73	5.08	2.84	3.66	2.79
樹皮・枝	0.13	0.50	0.46	0.23	0.40	0.37
堅果・種子・花	0.86	1.16	0.32	0.60	0.63	0.35
合計	3.03	5.38	5.86	3.66	4.69	3.51

単位 Mg ha⁻¹, 乾燥重量

注 1)1993年は調査開始年であるため、リタートラップの設置が遅れた(6月~12月)

注 2)1996年は間伐に伴うリターが多く発生し、それらをリタートラップでは捕捉できなかった

Table 2.3.3 天岳良ヒノキ人工林における、1994年から1998年までのNPPに関する諸量の変化

		1994年	1995年	1997年	1998年
幹		6.77	3.55	7.55	5.12
枝		1.22	0.66	1.44	0.97
葉		0.48	0.36	0.47	0.66
地上部合計	ΔY	8.47	4.56	9.46	6.75
根		2.46	1.32	2.74	1.96
地上+地下合計		10.93	5.89	12.20	8.71
ANPP		13.85	10.42	14.15	10.26
平均ANPP			間伐前 12.14		間伐後 12.21
NPP ^{*1}		20.04	16.82	20.56	15.01
			間伐前 18.43		間伐前 17.78

注 1)NPP は、細根のリター量が葉のリター量と等しいと仮定

単位 Mg ha⁻¹, 乾燥重量

Table 2.3.4 天岳良ヒノキ人工林における、Weibull 分布関数のパラメータ(β , ε)に対する、WLA と H を独立変数とした重回帰分析の結果

従属変数	Y	(unit)	独立変数		関数	係数			r^2	RMSE	n	
			X1	X2		a	b	c				
β	Non	WLA	(m ²)	H	(m)	Y=a·X1+b·X2+c	0.00136**	-0.0129	0.3558*	0.76*	0.014	9
ε	Non	WLA	(m ²)	H	(m)	Y=a·X1+b·X2+c	-0.02764**	0.4127*	-2.8193	0.73*	0.281	9

** significant at $p < 0.01$ and * at $p < 0.05$

Table 2.3.5 天岳良ヒノキ人工林における、葉傾角の頻度分布パラメータ χ 及び $c\chi$ の垂直変化

各層内の楕円体率(χ)					梢端部から積算層に対する楕円体率($c\chi$)				
階層 (m)	χ	SE	r^2	平均角度 (Degree)	階層 (m)	$c\chi$	SE	r^2	平均角度 (Degree)
17.3-18.3	1.11	0.14	0.48	59.59	17.3-18.3	1.11	0.14	0.48	59.59
16.3-17.3	1.21	0.21	0.33	56.28	16.3-18.3	1.22	0.11	0.69	55.97
15.3-16.3	1.50	0.29	0.24	48.20	15.3-18.3	1.44	0.22	0.41	49.61
14.3-15.3	1.79	0.25	0.40	42.10	14.3-18.3	1.56	0.22	0.42	46.83
13.3-14.3	1.97	0.26	0.48	39.08	13.3-18.3	1.58	0.21	0.43	46.35
12.3-13.3	1.99	0.31	0.38	38.80	12.3-18.3	1.58	0.21	0.43	46.31
11.3-12.3	2.38	0.40	0.46	33.51	11.3-18.3	1.58	0.21	0.43	46.30
10.3-11.3	2.05	0.49	0.30	37.86	10.3-18.3	1.58	0.21	0.43	46.30

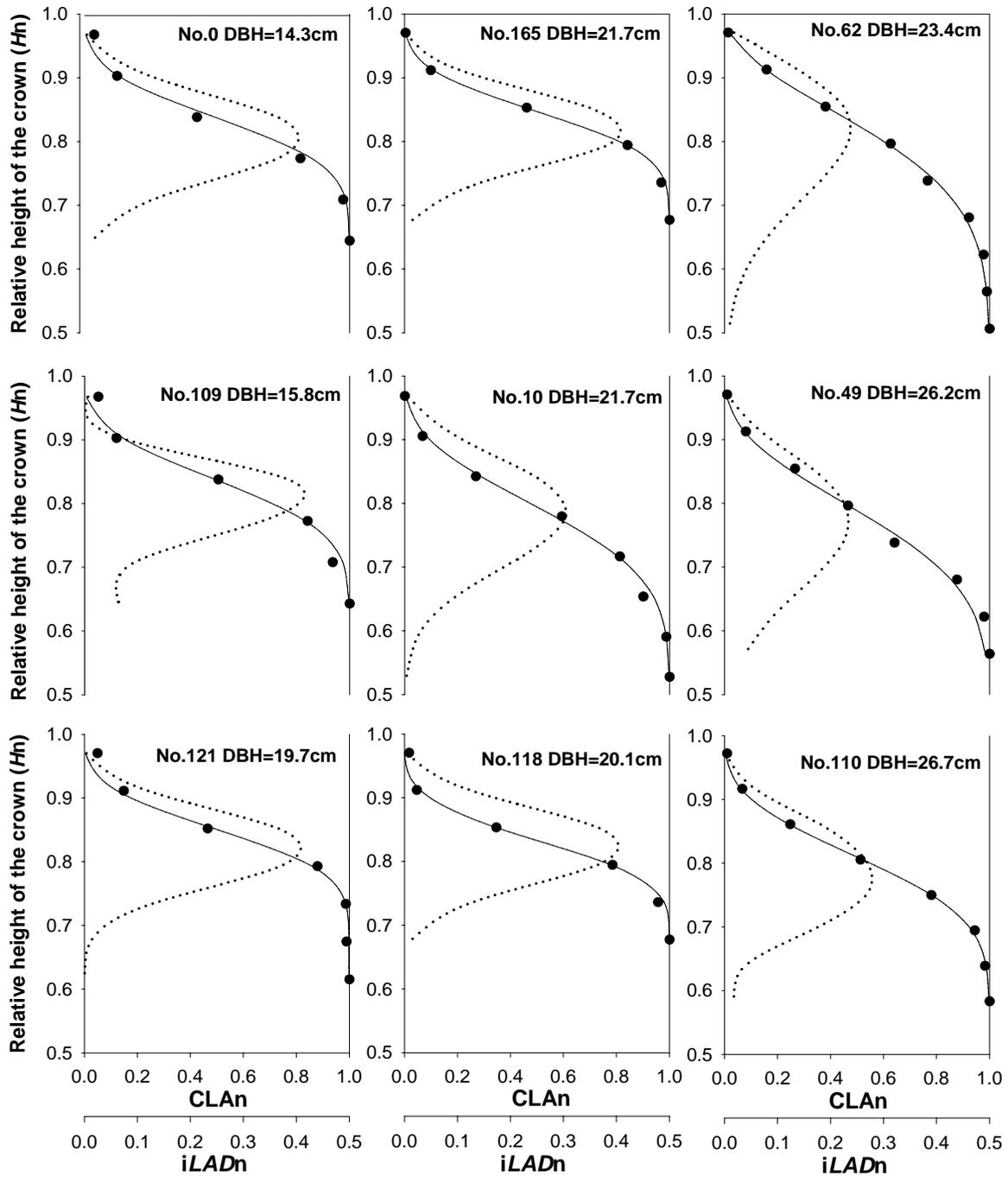


Fig. 2.3.1 天岳良ヒノキ人工林における、ヒノキ 9 個体の相対樹冠高(Relative height of the crown)に対する基準化葉面積密度(*iLADn*:点線)と、基準化積算葉面積(*CLAn*:実線+黒丸)の分布構造

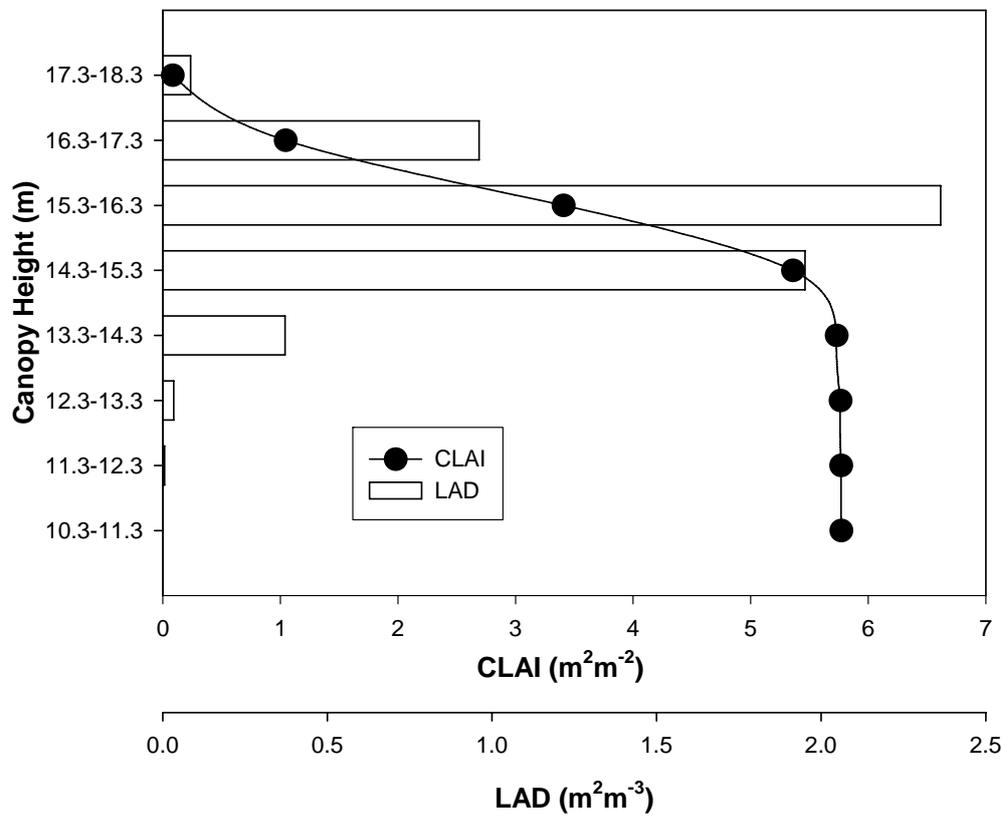


Fig. 2.3.2 天岳良ヒノキ人工林における、林分レベルの樹冠高(Canopy Height)に対する葉面積密度(LAD:白抜き横棒)と、積算葉面積指数(CLAI:実線+黒丸)の分布構造

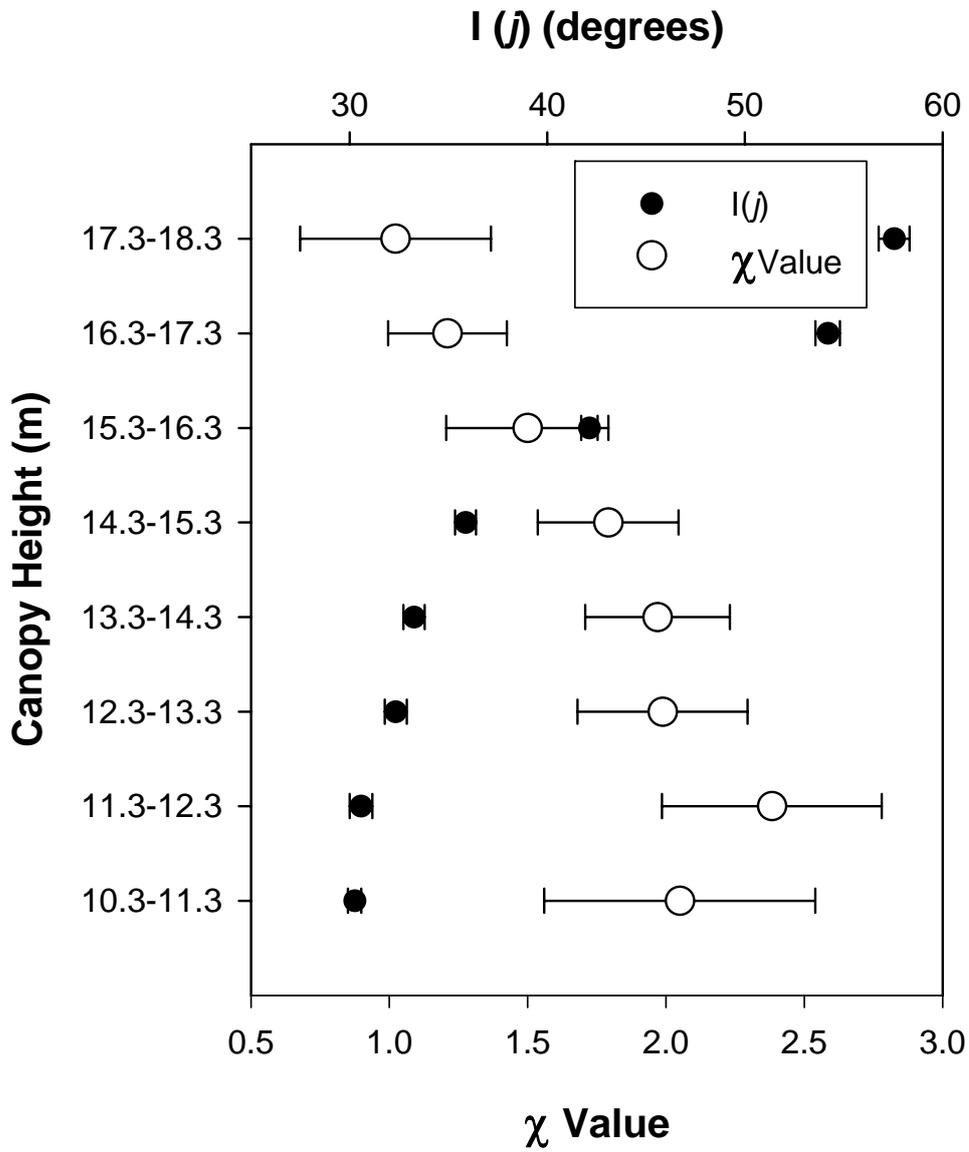


Fig. 2.3.3 天岳良ヒノキ人工林における、樹冠高(Canopy Height)に対する平均葉傾角 $I(j)$ と近似した楕円体率(χ)の分布構造
 図中のエラーバーは標準誤差(SE)

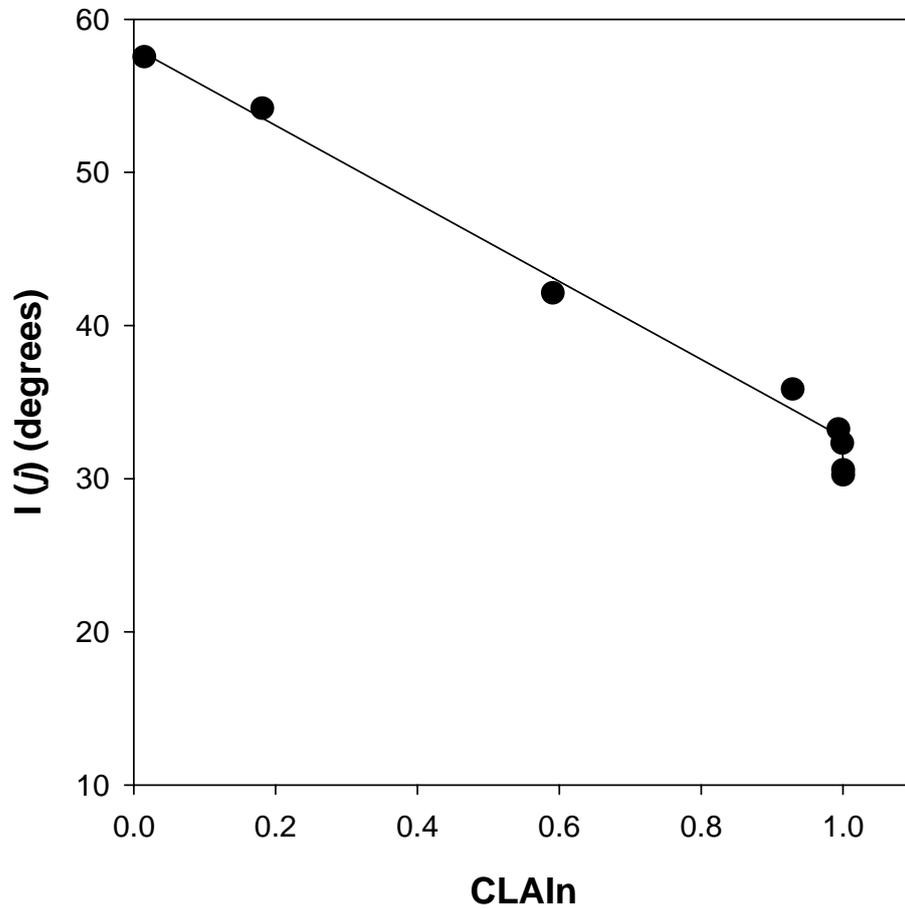


Fig. 2.3.4 天岳良ヒノキ人工林における、層別の平均葉傾角 $I(j)$ と基準化積算葉面積指数(CLAIn)の関係

図中の実線は本文(2-3.1)式による回帰曲線を表す

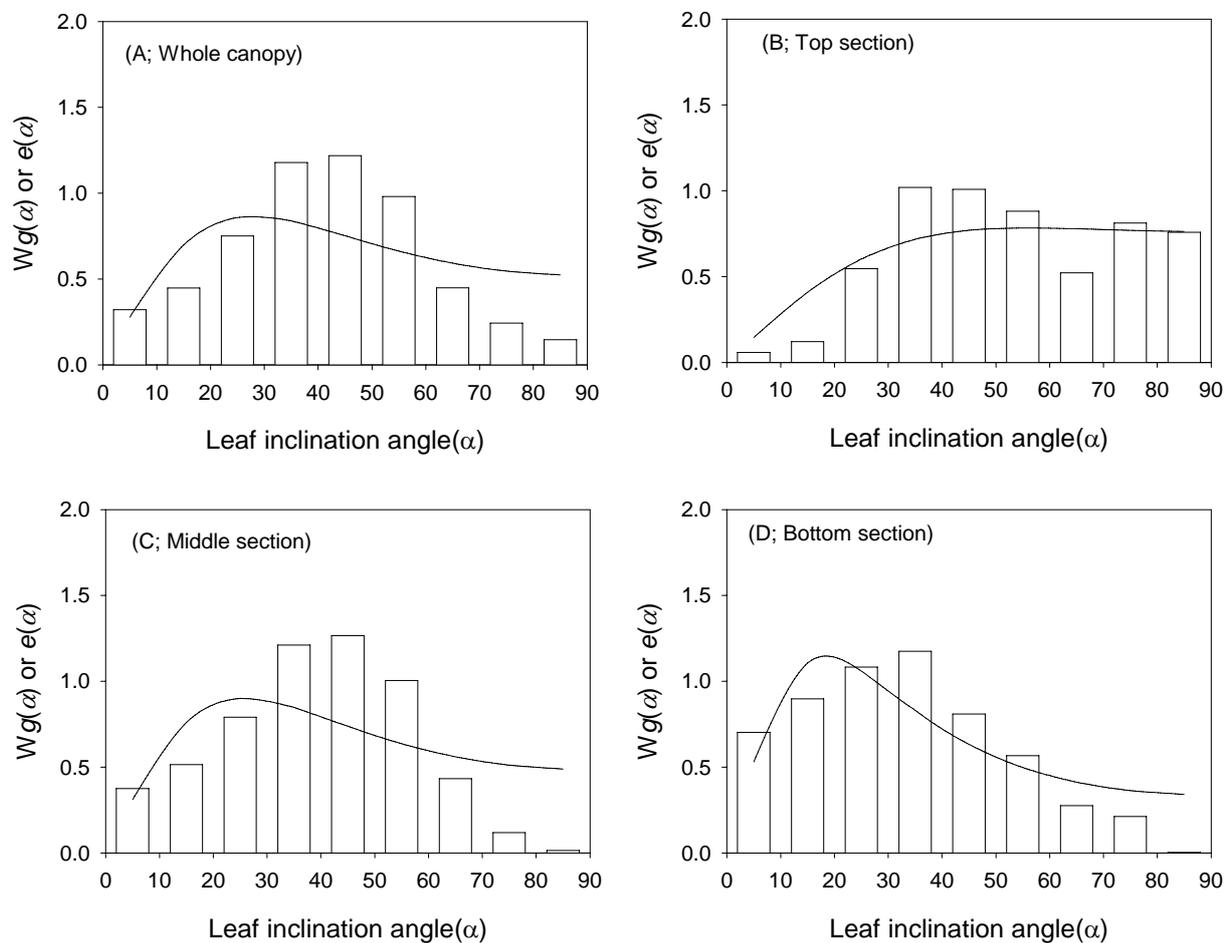


Fig. 2.3.5 天岳良ヒノキ人工林における、林冠全体(A;Whole canopy)、上層区(B;Top section)、中層区(C;Middle section)、下層区(D;Bottom section)における葉傾角の頻度分布[Wg(α 、縦棒]と楕円体角度分布モデル[e(α)]による近似曲線

2-3-4 現存量と純生産量 (落葉広葉樹林)

毎木調査データに相対成長関係式(Table 2.2.3)を当てはめ、2000年から2004年までの林分レベルの現存量を Table 2.3.6 に、その間のリター量(L_{new})及び個体枯死量(L_{dsB})を Table 2.3.7 に示す(宇都木ら 2004)。伐倒調査時での LAI は $5.91\text{m}^2\text{m}^{-2}$ と推定された。SHEF 落葉広葉樹林は地上部バイオマスが $186\sim 189\text{Mgha}^{-1}$ 、地下部を含めた全バイオマスが $233\sim 236\text{Mgha}^{-1}$ であり、測定期間中に大きなバイオマスの変動は見られなかった。一方枯死個体量は平均で年間 $2.5\text{Mgha}^{-1}\text{y}^{-1}$ 生じており、シラカンバを中心とした枯死が多く見られた。

2000年から2003年までの純生産量(NPP)に関する諸量を Table 2.3.8 に示した(宇都木ら 2006)。2000年から2003年までの地上部純生産量(ANPP)は平均 $7.4\pm 0.4\text{Mg ha}^{-1}\text{y}^{-1}$ と推定され、明瞭な年々変動は観察されなかった。また ANPP に占めるリター及び枯死の割合は 95% と非常に大きかった。地下部のリター量が不明であるが、仮に葉リター量と細根リター量が同様であると仮定した場合、NPP は平均で $11.61\pm 0.6\text{Mgha}^{-1}\text{y}^{-1}$ と推定された。この推定では地下部の NPP が全 NPP の 36% となり、ヒノキ人工林での調査結果と同等の値であった。

2-3-5 葉面積の垂直分布・・個体から林分レベルまで・・(落葉広葉樹林)

伐倒した 26 本のシラカンバ、ミズナラ、ハリギリにおける葉面積の垂直分布は、Weibull 分布関数によって精度良く表現することができた(Fig. 2.3.6、 Fig. 2.3.7、 Fig. 2.3.8)。Weibull 分布関数のパラメータはすべて有意であり($p < 0.001$)、決定係数は 0.91~0.99 の範囲であった。方法の項でも述べたように、Weibull 分布関数のパラメータ(β, ε)のばらつきを WLA と H では説明することができなかった。一方パラメータ(β, ε)のサイズ依存性に対する説明変数を樹冠長/樹高(CL/H)とした場合、 β は CL/H と次のような正の相関関係($p < 0.01$)を示した(Fig. 2.3.9)。

$$\beta = 0.3329 \cdot \frac{CL}{H} - 0.0065 \quad r^2 = 0.54 \quad (2-3.2)$$

ε は CL/H が 0.55 前後で CL/H との相関関係が分離し、次のような正の相関関係($p < 0.01$)を示した(Fig. 2.3.10)。

$$CL/H < 0.55 \text{ のとき} \\ \varepsilon = 3.7329 \cdot \frac{CL}{H} + 0.1556 \quad r^2 = 0.71 \quad (2-3.3)$$

$CL/H > 0.55$ のとき

$$\varepsilon = 1.4311 \cdot \frac{CL}{H} + 0.275 r^2 = 0.61 \quad (2-3.4)$$

$CL/H < 0.55$ の範囲の相関関係には 3 樹種とも含まれたが、 $CL/H > 0.55$ の範囲にはシラカンバは存在しなかった。また H と CL の間には指数関数で表される相関関係が見られた(Fig. 2.3.11)。すなわち CL 増加に対して H が頭打ちになる関係である。シラカンバとその他の樹種では $H-CL$ の関係式が明確に異なったため、 $H-CL$ の関係を次のように近似した($p < 0.01$)。

シラカンバ

$$H = 10.06 \cdot CL^{0.391} \quad r^2 = 0.64 \quad (2-3.5)$$

その他の樹種

$$H = 2.39 \cdot CL^{0.854} \quad r^2 = 0.76 \quad (2-3.6)$$

β と ε は両者とも CL/H と正の相関関係を示したが、 CL/H は樹高や葉量と相関関係を示さず($p > 0.05$)、樹木個体サイズと葉面積の垂直分布の関係が明瞭にならなかった。そこで任意の樹高 H に対して(2-3.5, 2-3.6)式及び(2-3.2, 2-3.3, 2-3.4)式から β と ε を計算し、基準化葉面積密度の垂直分布と樹高の関係を図示した(Fig. 2.3.12)。樹高 5m では梢端部に葉面積が集中し、樹高の増大とともに葉面積の分布が樹冠全体に広がった。25m の大型個体では、最多葉面積層が林冠梢端部より下方向に移動しており、これらのことはヒノキ人工林で見られた葉面積の分布特性、すなわち小型個体ほど葉を個体梢端部に集中的に分布させる特徴と一致した。

2003 年 3 月の毎木調査及び相対成長関係からプロット内のすべての個体の H (2-2.22, 2-2.23 式)と WLA (Table 2.2.3)を求め、Weibull 分布関数のパラメータである β と ε から各個体の積算葉面積の垂直分布 $[CLA(H_n)]$ (2-2.10 式)を推定した。各層(j)毎に個体の葉面積密度を積算し、(2-2.12)式から林分レベルの葉面積密度の垂直分布 $[LAD(j)]$ と、林分梢端から下方に向けた $CLAI(j)$ (2-2.13 式)を計算し、Fig. 2.3.13 に示した。林分レベルでの葉面積密度の垂直分布は、各伐倒個体でみられた場合と同様に Weibull 分布関数で良好に近似することができた($r^2=0.992, p < 0.001$)。この分布を見ると、葉は 4.3m から 27.3m に分布し、15.3m 付近から 23.3m の間に葉面積が多いことがわかる。この葉面積密度の分布状態から、林冠構造をヒノキ人工林と同様に 3 区画に分けることとした。第一区画は高木のシラカンバで占められた上層区(23.3m 以上)であり、下部の緊密な層より上部の層($LAI=0.93$)、第二区画は中層区(15.3~23.3m)であり、個々の樹冠が緊密に重なり合う層($LAI=3.88$)、第三区画は下層区(4.3~15.3m)であり、葉面積の垂直変化が緩慢になり葉面積も少なくなる層($LAI=1.1$)とした。

2-3-6 葉傾角分布とその垂直分布 (落葉広葉樹林)

各層内の平均葉傾角 $I(j)$ を調べると、シラカンバの $I(j)$ がすべての層でミズナラやハリギリより大きかった

(Fig. 2.3.14)。また 17.3~25.3m の層ではミズナラとハリギリの $I(j)$ の差は小さいが、下層になるにしたがい両者の差は広がり、ハリギリの方がより水平に近い葉を持つことがわかる。その他の樹種の $I(j)$ はミズナラとハリギリのデータをプールして求めたデータと一致すると仮定し、葉面積の樹種別割合を考慮して林分全体としての各層内の平均葉傾角 $[I(j)]$ 、及び各層内での葉傾角頻度分布を表す楕円体率(χ)の垂直分布を Fig. 2.3.15 に示す。この図ではタワーを使って葉傾角測定を実施できなかった 25.3m 以上の層と 9.3m 未満の層は、それぞれ 23.3~25.3m の葉傾角頻度分布、9.3~11.3m の葉傾角頻度分布と同様であると仮定した。葉面積の垂直分布から定義した林冠上層区(23.3m 以上)では最大の $I(j)$ を示し、その値は 51.6 度であった。 $I(j)$ は下層ほど小さくなり、最下層の 11.3m 以下では 19 度となった。上層区(23.3m 以上)と下層区(4.3~15.3m)で $I(j)$ の有意差が認められたが($p < 0.05$)、中層区(15.3~23.3m)と上層区、中層区と下層区には有意差が認められなかった($p > 0.05$)。また下層区内の葉傾角の変化(17~19 度)は中層区の変化(21~39 度)に比べて明らかに小さくなっていた。

ヒノキ人工林と同様に葉傾角の垂直分布の傾向は、Fig. 2.3.13 に示した積算葉面積指数の垂直分布と類似していた。両者の関係をみると、平均葉傾角は $CLAI_n(j)$ の最大値付近まで減少し、その後一定の値になる傾向があった(Fig. 2.3.16)。これをヒノキ人工林と同様な式形で近似した場合、一次式で近似した場合よりも決定係数が高まること無いため、以下の一次式で近似することとした。

$$I(j) = -39.45 \cdot CLAI_n(j) + 54.21 \quad r^2 = 0.96 \quad (2-3.7)$$

この式により、落葉広葉樹林の場合でも葉傾角の垂直分布が積算葉面積指数から表現することができ、林冠内での吸光係数の垂直分布をモデルに組み込むことができるようになった。

林冠内の 2m 層毎に葉傾角頻度分布 $g(\alpha)$ を調べると、それらはすべて正規分布から外れていた(Kolmogorv-Smirnov test, $p < 0.01$)。一方 $g(\alpha)$ を楕円体角度分布モデルに当てはめると、決定係数は 0.51~0.95 の範囲にあり、楕円体角度分布モデルから有意に外れているとはいえなかった(Kolmogorv-Smirnov test, $p > 0.2$)。さらにすべての層で楕円体率(χ)は有意であり($p < 0.005$)、Fig. 2.3.15 で見られたように林冠下部になるに従い χ は増大した(Table. 2.3.9)。これらのことは、各層内の葉傾角分布は楕円体角度分布モデルで近似することができ、また林冠下部ほど水平方向に扁平した楕円体角度分布に近似できることを示す。また林冠梢端から下部にむけて各層を順次積算した場合の楕円体率($c\chi$)を計算した(Table. 2.3.9)。これらの決定係数は 0.36-0.79 にあり、すべての $c\chi$ は有意($p < 0.001$)であった。林冠下部方向に含まれる層が多くなるほど $c\chi$ は大きくなり、平均葉傾角が水平に近づくことがわかる。

葉面積密度の垂直分布で定義した 3 区画及び林冠全体について葉傾角分布 $[Wg(\alpha)]$ を計算し、楕円体角度分布モデル $[e(\alpha)]$ による近似を検討した(Fig 2.3.17)。 $Wg(\alpha)$ の $e(\alpha)$ への近似は 3 区画及び林冠全体について有意であり(Kolmogorv-Smirnov test, $p > 0.2$)、決定係数は 0.55 から 0.96 の範囲にあった。最も当てはまりが悪い層は上層区であり、これは 70~80 度といった急な角度の葉よりも 50~60 度の角度を示す葉が多かったことが原因と考えられる。Thomas and Winner (2000)の[APPENDIX-II(IIA-8)式]で近似できたのは上層区だけであり、林冠全体、中層区、下層区は通常の楕円体角度分布モデル(Campbell 1986)による当てはまりが良好であった。 $Wg(\alpha)$ に基づく林冠全体及び上層区、中層区、下層区の平均葉傾角は、それ

ぞれ 32.9 ± 1.88 度、 47.6 ± 4.11 度、 36.6 ± 2.45 度、 23.1 ± 0.85 度であり、下層区の平均葉傾角は上層区及び中層区より有意に小さかった($p < 0.001$)。上層区(全葉面積の 15.7%)は 50~60 度を中心とした右側に寄った分布形状を示し、中層区(全葉面積の 65.6%)は 20~30 度を中心とした左側に寄った分布形状、下層区(全葉面積の 18.7%)は 0~10 度とほぼ水平に近い葉が最も多い分布形状を示した。林冠全体の葉傾角分布は中層区と下層区の間での分布形状を示し、上層区とは明確に分布形が異なることがわかった。これらのことから、落葉広葉樹林では林冠全体を一つの層として捉えた場合、特に上層に特徴的な林冠構造を無視する結果となることがわかった。

Table 2.3.6 SHEF 落葉広葉樹林における、2000年から2004年までの林分現存量の変化

樹種		2000	2001	2002	2003	2004
幹	<i>B. platyphylla</i>	83.11	81.03	82.05	79.60	79.23
	<i>Q. mongolica</i>	46.26	46.76	47.27	48.35	49.30
	Other species	20.30	20.55	20.90	21.37	21.62
枝	<i>B. platyphylla</i>	16.03	15.69	15.94	15.57	15.59
	<i>Q. mongolica</i>	12.67	12.82	12.97	13.28	13.55
	Other species	5.65	5.72	5.83	5.96	6.03
葉	<i>B. platyphylla</i>	1.74	1.71	1.73	1.70	1.70
	<i>Q. mongolica</i>	1.17	1.17	1.18	1.20	1.22
	Other species	0.58	0.58	0.59	0.59	0.60
根	<i>B. platyphylla</i>	26.38	25.72	26.04	25.26	25.15
	<i>Q. mongolica</i>	14.68	14.84	15.00	15.35	15.65
	Other species	6.44	6.52	6.63	6.78	6.86
Total	<i>B. platyphylla</i>	127.26	124.15	125.77	122.13	121.67
	<i>Q. mongolica</i>	74.77	75.60	76.42	78.18	79.72
	Other species	32.96	33.38	33.95	34.71	35.12
地上部現存量		187.50	186.04	188.45	187.62	188.85
現存量		235.00	233.13	236.13	235.02	236.51
LAI		5.95	5.88	5.94	5.91	5.94

単位: Mgha⁻¹, 乾燥重量

Table 2.3.7 SHEF 落葉広葉樹林における、2000 年から 2004 年までの年間リター量 (L_{new})及び枯死個体量($L_{d_{SB}}$)の推移

		2000	2001	2002	2003	Mean	SE
L_{new}	葉	3.50	3.97	3.05	3.50	3.50	0.19
	枝	0.41	0.79	0.69	0.47	0.59	0.09
	枝(冬季)*1	0.12	0.24	0.28	0.18	0.20	0.03
	その他*2	0.47	0.12	0.17	0.50	0.31	0.10
	Total	4.50	5.11	4.19	4.65	4.61	0.19
$L_{d_{SB}}$	樹種						
	<i>B. platyphylla</i>	3.02	0.64	4.10	1.48	2.31	0.60
	<i>Q. mongolica</i>	0.14	0.07	0.00	0.00	0.05	0.03
	Other species	0.11	0.00	0.00	0.29	0.10	0.05
	Total	3.27	0.71	4.10	1.77	2.46	0.59

$L_{d_{SB}}$ は樹種ごとに判っている数値であるため、樹種ごとに表記した。

注*1) 冬季は 12 月から 4 月

注*2) その他は花、種子、芽を含む

$L_{d_{SB}}$	幹	2.76	0.60	3.48	1.50	2.09	0.64
	枝	0.51	0.11	0.62	0.27	0.38	0.12
	Total	3.27	0.71	4.10	1.77	2.46	0.76
	根	0.88	0.19	1.11	0.48	0.66	0.20

$L_{d_{SB}}$ を器官別に表記した

単位: $Mgha^{-1}$, 乾燥重量

Table 2.3.8 SHEF 落葉広葉樹林における、2000年から2003年までのNPPに関する諸量の変化

諸量		2000	2001	2002	2003	Mean	SE
NBI	幹	-1.32	1.87	-0.90	0.84	-1.08	0.74
	枝	-0.11	0.50	0.07	0.36	0.98	0.15
	地上部合計	-1.42	2.37	-0.82	1.20	0.33	0.68
	根	-0.42	0.59	-0.28	0.27	0.04	0.24
Δy (ANBI+L d _{SB})	幹	1.44	2.47	2.59	2.34	2.21	0.26
	枝	0.40	0.60	0.69	0.63	0.58	0.06
	Total	1.84	3.08	3.28	2.98	2.79	0.32
	根	0.46	0.79	0.82	0.74	0.70	0.08
ANPP	地上部合計	6.34	8.19	7.46	7.62	7.41	0.39
NPP*1	合計	10.30	12.95	11.33	11.86	11.61	0.55

単位: Mgha⁻¹, 乾燥重量

注*1)NPP は、細根のリター量が葉のリター量と等しいと仮定

Table 2.3.9 SHEF 落葉広葉樹林における、葉傾角の頻度分布パラメータ χ 及び $c\chi$ の垂直変化

階層 (m)	各層内の楕円体率(χ)				梢端部から積算層に対する楕円体率($c\chi$)				
	χ	SE	r^2	平均角度 (Degree)	階層 (m)	$c\chi$	SE	r^2	平均角度 (Degree)
23.3-27.3	1.64	0.17	0.51	45.13	23.3-27.3	1.64	0.17	0.36	45.13
21.3-23.3	2.09	0.14	0.62	37.28	21.3-27.3	2.06	0.13	0.63	37.70
19.3-21.3	2.24	0.24	0.49	35.20	19.3-27.3	2.17	0.19	0.55	36.16
17.3-19.3	2.57	0.20	0.77	25.06	17.3-27.3	2.36	0.18	0.65	33.83
15.3-17.3	3.49	0.27	0.85	24.23	15.3-27.3	2.47	0.17	0.73	32.48
13.3-15.3	4.12	0.19	0.95	20.96	13.3-27.3	2.56	0.16	0.79	31.58
11.3-13.3	4.13	0.23	0.93	20.92	11.3-27.3	2.64	0.15	0.84	30.73
3.3-11.3	3.92	0.20	0.94	21.87	3.3-27.3	2.74	0.14	0.87	29.85

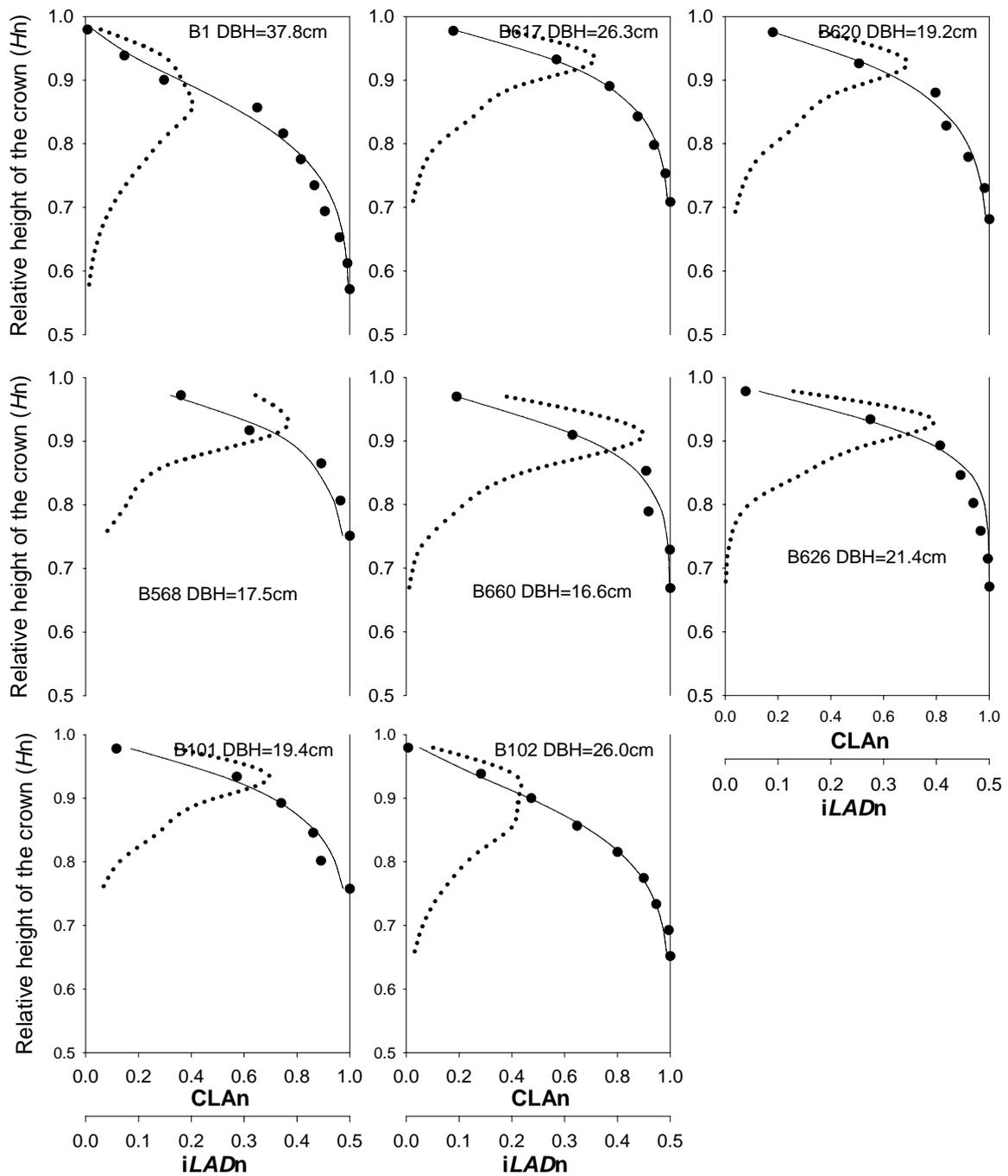


Fig. 2.3.6 SHEF 落葉広葉樹林における、シラカンバ 8 個体の相対樹冠高(Relative height of the crown)に対する基準化葉面積密度(*iLADn*:点線)と基準化積算葉面積(*CLAn*:実線+黒丸)

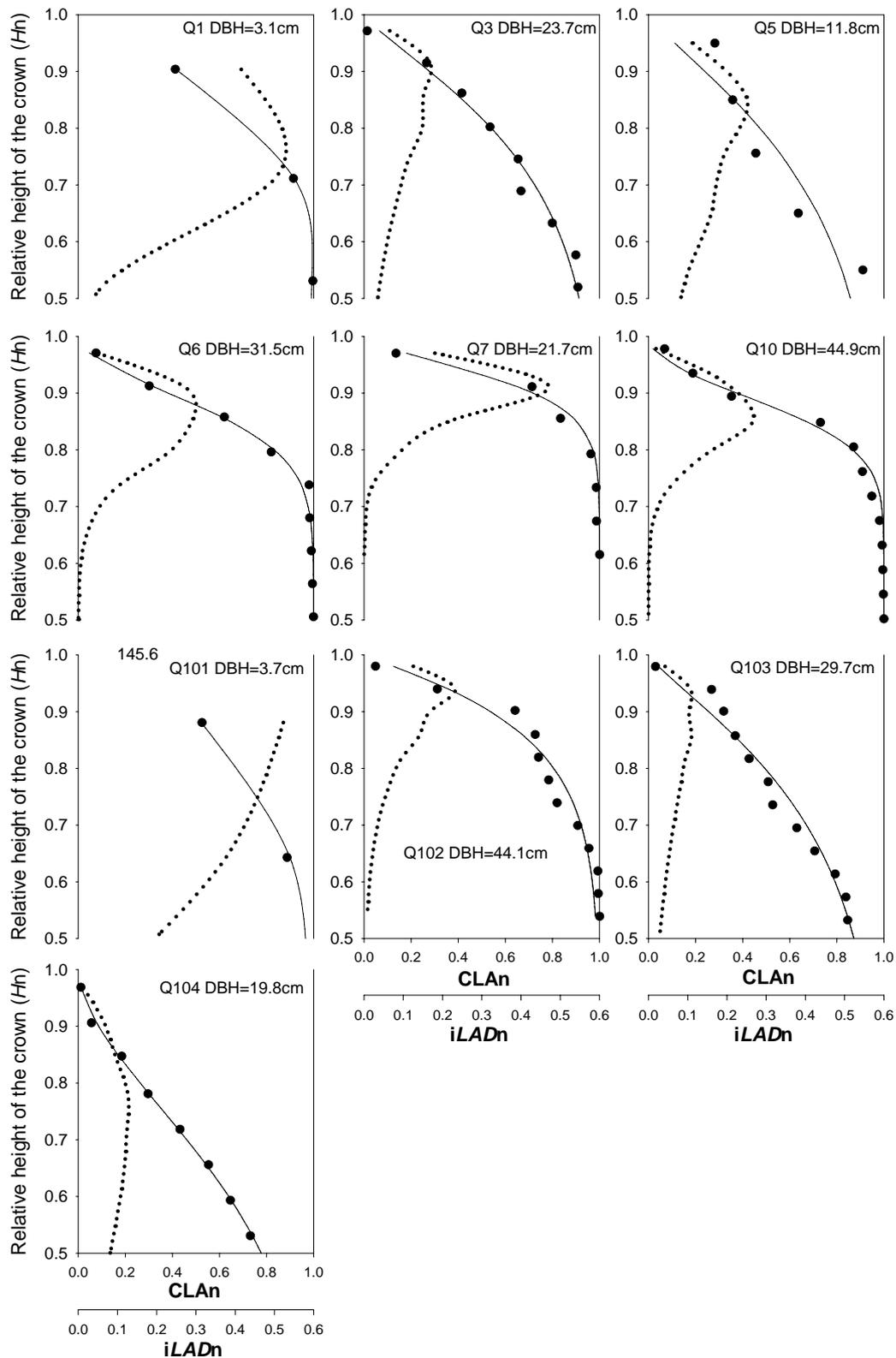


Fig. 2.3.7 SHEF 落葉広葉樹林における、ミズナラ 10 個体の相対樹冠高(Relative height of the crown)に対する基準化葉面積密度($iLADn$:点線)と基準化積算葉面積($CLAn$:実線+黒丸)

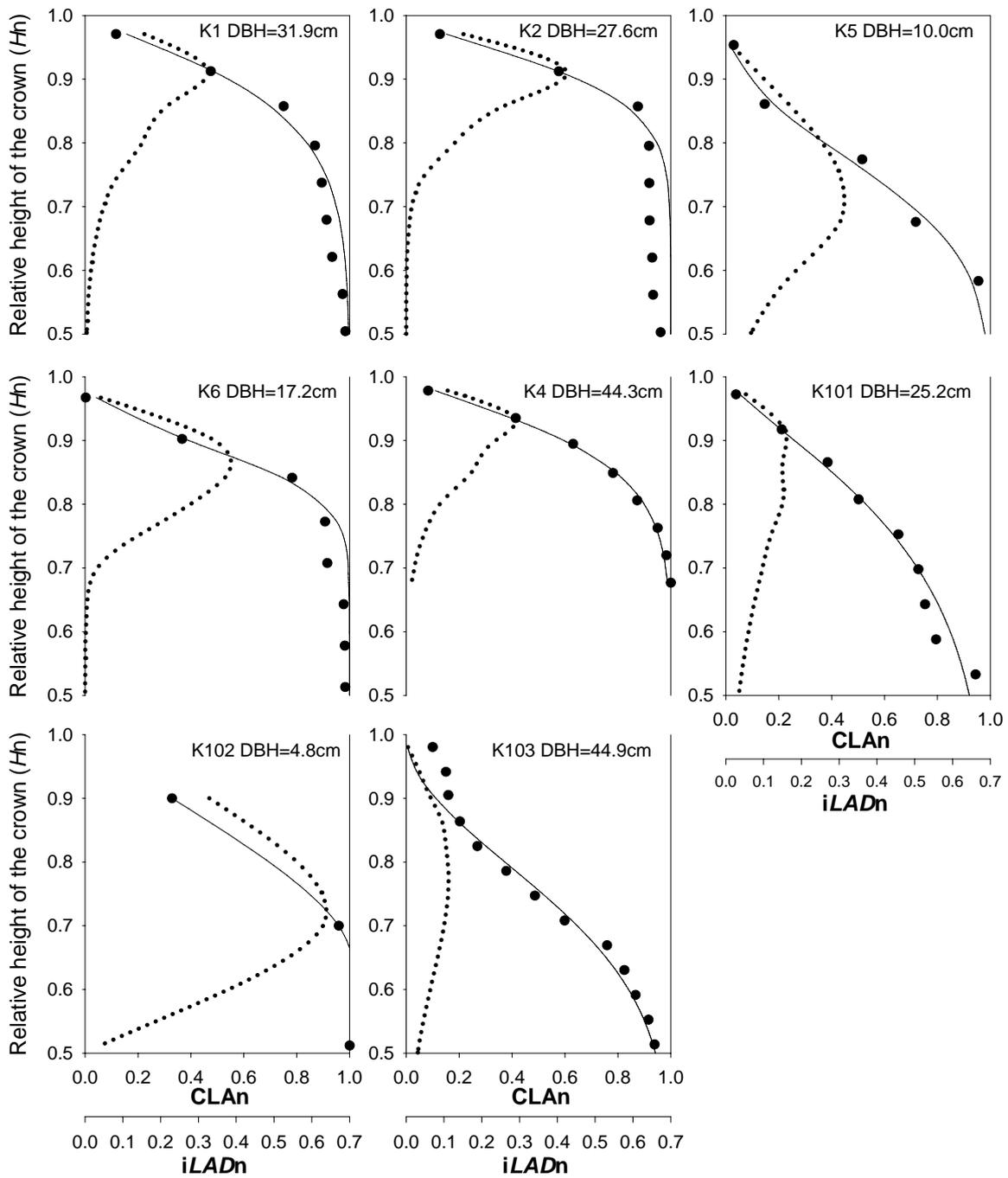


Fig. 2.3.8 SHEF 落葉広葉樹林における、ハリギリ8個体の相対樹冠高(Relative height of the crown)に対する基準化葉面積密度(*iLADn*:点線)と基準化積算葉面積 (CLAn:実線+黒丸)

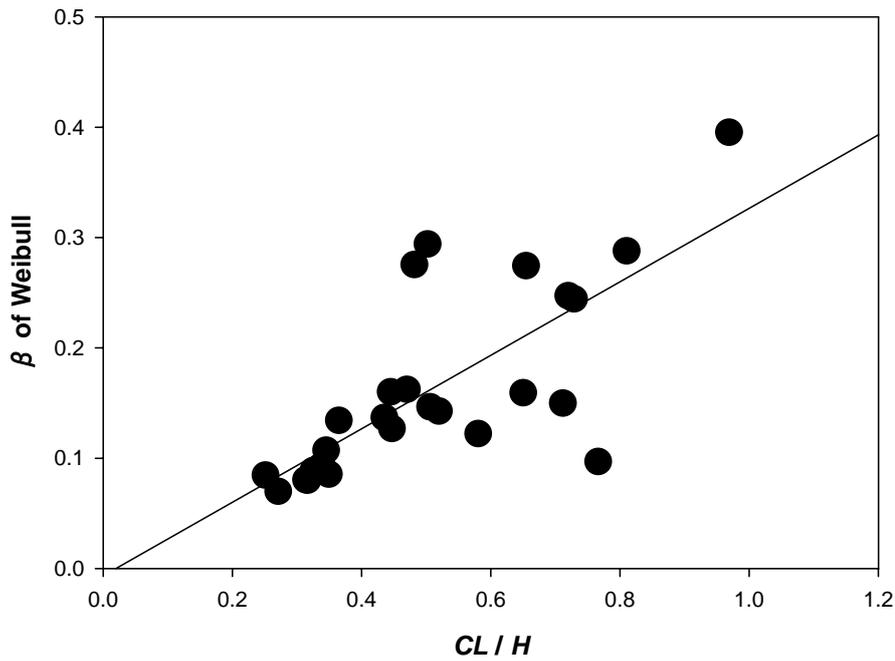


Fig. 2.3.9 SHEF 落葉広葉樹林における、修正 Weibull 分布関数のパラメータ(β)と樹冠長/樹高(CL/H)の関係
 図中の実践は本文(3-2.2)式による回帰直線を表す

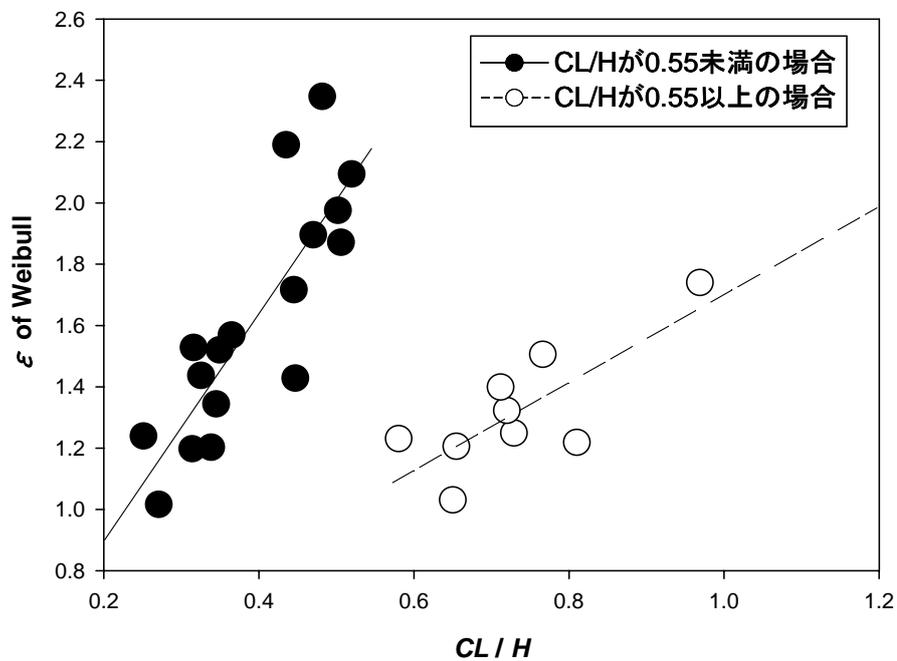


Fig. 2.3.10 SHEF 落葉広葉樹林における、修正 Weibull 分布関数のパラメータ(ϵ)と樹冠長/樹高(CL/H)の関係
 図中の実線は本文(2-3.3)式、点線は本文(3-3.4)式による回帰直線を表す

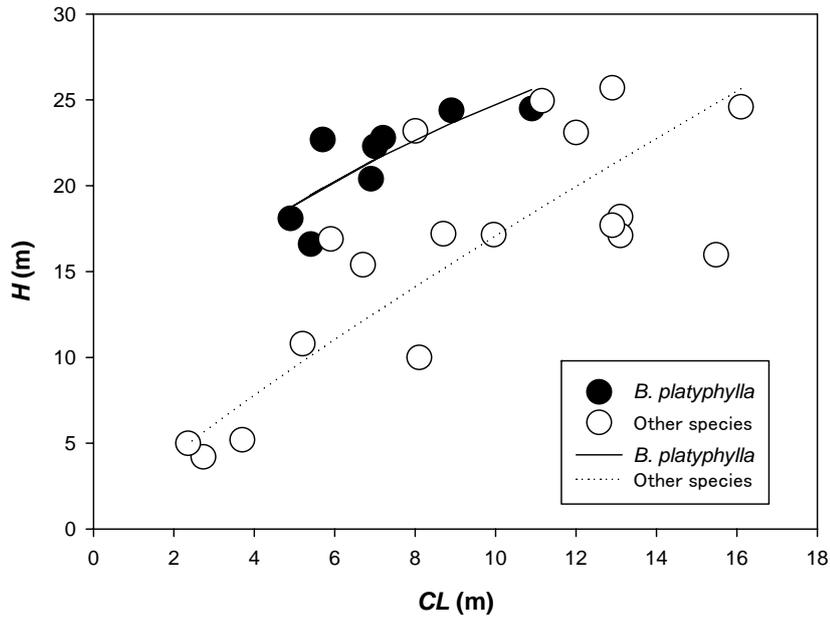


Fig. 2.3.11 SHEF 落葉広葉樹林における、樹高(H)と樹冠長(CL)の関係
 黒丸と実線(本文 2-3.5 式)はシラカンバ(*B. platyphylla*)、白丸と破線(本文 2-3.6 式)はシラカンバ
 以外の樹種(Other species)を表す

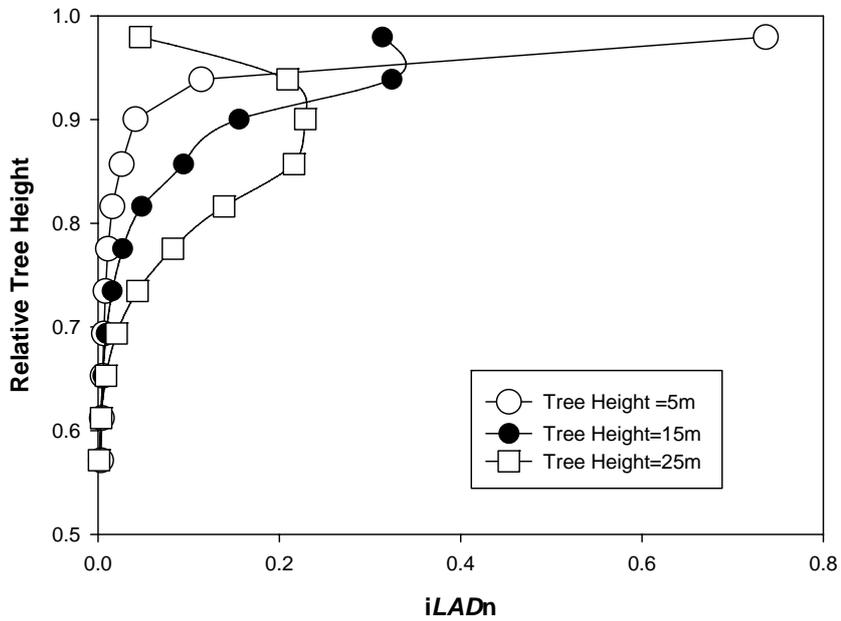


Fig. 2.3.12 SHEF 落葉広葉樹林における計算で求めた樹高の異なる個体毎の、相対
 樹高(Relative Tree Height)に対する基準化葉面積密度($iLADn$)の分布

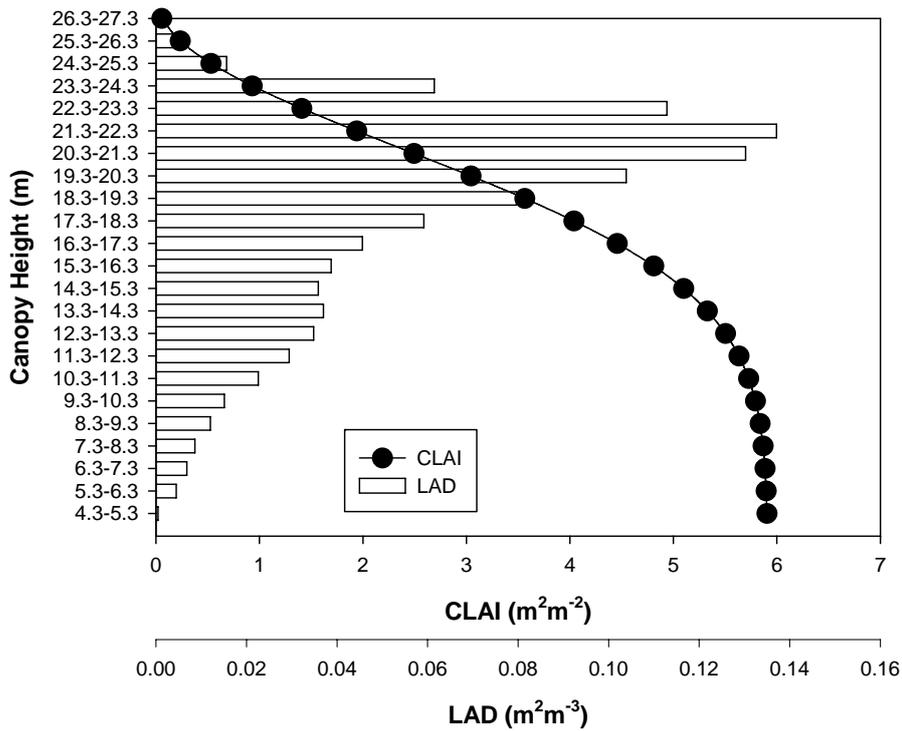


Fig. 2.3.13 SHEF 落葉広葉樹林における、林分レベルの樹冠高(Canopy Height)に対する葉面積密度(LAD)と積算葉面積指数(CLAI)の分布構造

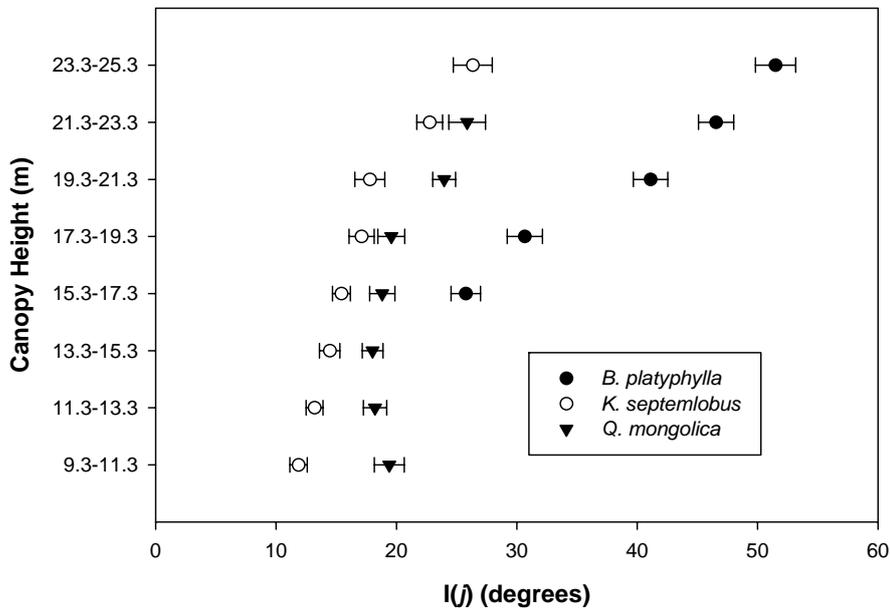


Fig. 2.3.14 SHEF 落葉広葉樹林における、シラカンバ(*B. platyphylla*)、ミズナラ(*Q. mongolica*)、ハリギリ(*K. septemlobus*)の樹冠高(Canopy Height)に対する葉傾角の分布

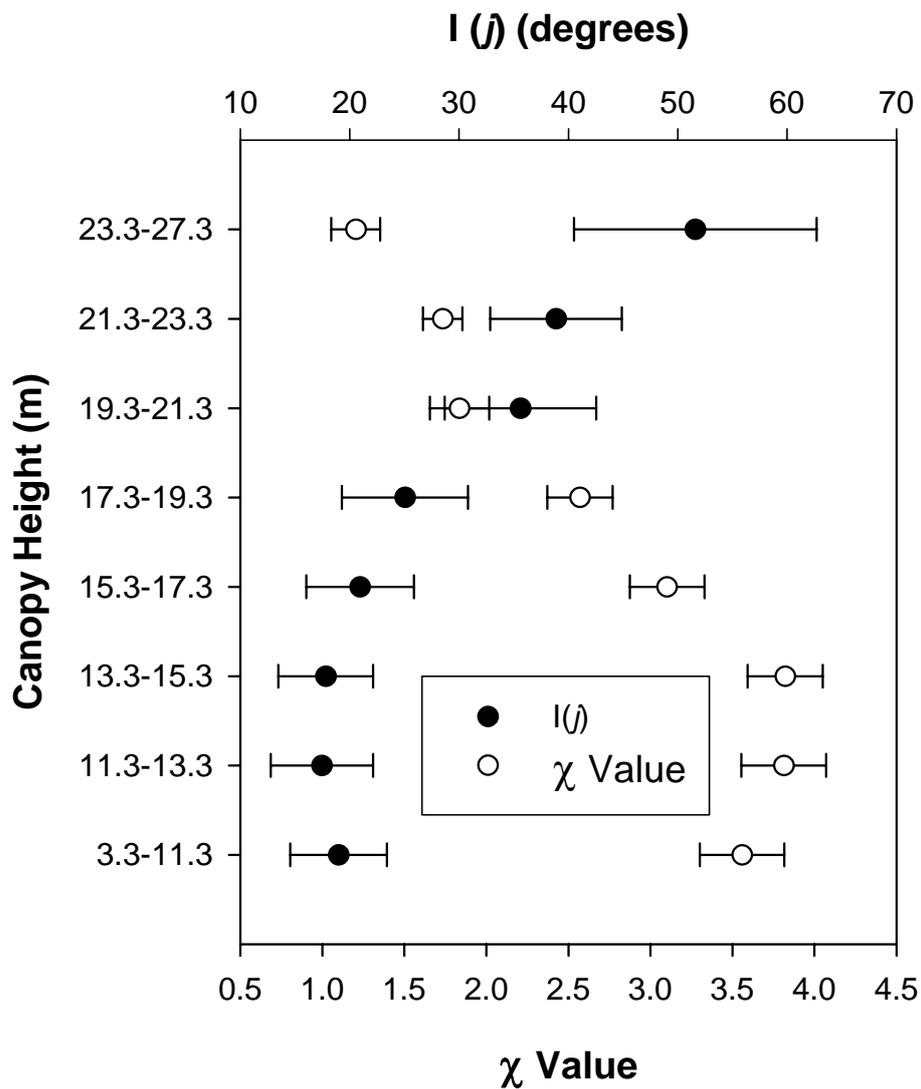


Fig. 2.3.15 SHEF 落葉広葉樹林における、樹冠高(Canopy Height)に対する平均葉傾角 $I(j)$ と近似した楕円体率 χ の分布
 図中のエラーバーは標準誤差(SE)

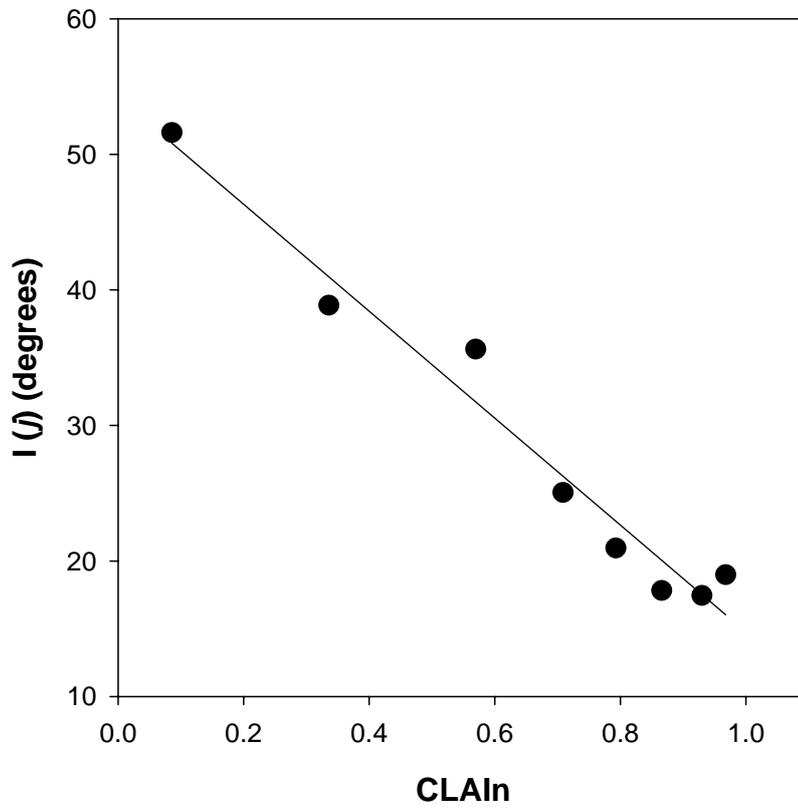


Fig. 2.3.16 SHEF 落葉広葉樹林における、層別の平均葉傾角 $I(j)$ と基準化積算葉面積指数($CLAI_n$)の関係

図中の実線は本文(2-3.7)式による回帰直線を表す

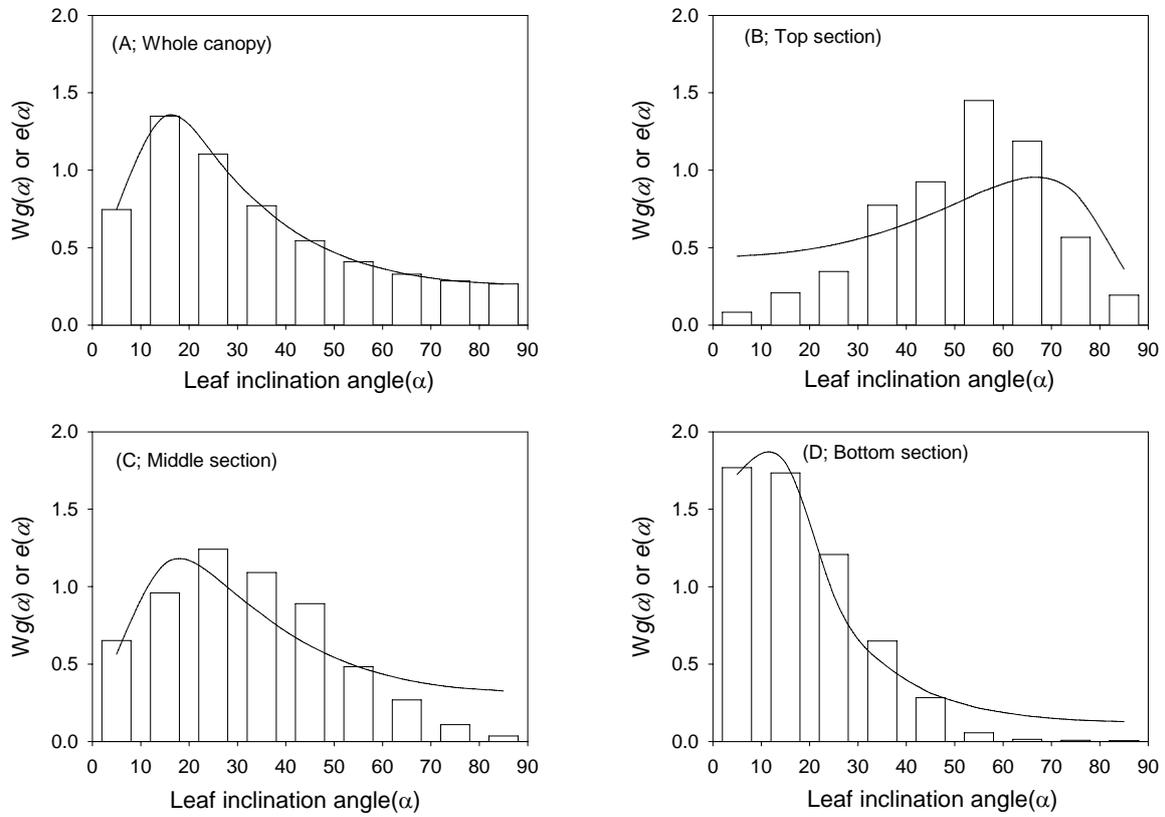


Fig. 2.3.17 SHEF 落葉広葉樹林における、林冠全体(A;Whole canopy)、上層区(B;Top section)、中層区(C;Middle section)、下層区(D;Bottom section)における葉傾角の頻度分布 $[Wg(\alpha)$ 、縦棒]と楕円体角度分布モデル $[e(\alpha)]$ による近似曲線

2-4 総合考察

これまで調べられてきたヒノキ人工林の地上部現存量と地上部純生産量の関係($n=53$)を Fig. 2.4.1 に示す。成熟したヒノキ人工林の場合、地上部純生産量は $8\sim 18\text{Mgha}^{-1}\text{y}^{-1}$ 程度であることがわかる。本ヒノキ人工林試験の地上部現存量が 200Mgha^{-1} 、地上部純生産量が約 $12\text{Mgha}^{-1}\text{y}^{-1}$ であることから、これまで調べられてきたヒノキ人工林の中では中庸な生産量を示す立地であった。一方落葉広葉樹林を緯度 $30\sim 50$ 度付近に広がる Temperate deciduous Forest と定義すると(Melillo 1993)、それらの地上部純生産量は平均で約 $8.34\pm 0.4\text{Mgha}^{-1}$ ($n=49$)であり、SHEF 落葉広葉樹林の地上部生産量($7.41\pm 0.4\text{Mgha}^{-1}$)は温帯性落葉広葉樹林の中でほぼ中庸といってよいであろう。陸上生態系レベルで降水量と地上部純生産量の関係を調べた例と比較すると(Gower 2002)、ヒノキ人工林は Temperate evergreen needle leaved とほぼ同様な場所に、また落葉広葉樹林は Temperate deciduous broad leaved より若干降水量が少ない場所に位置することがわかる(Fig. 2.4.2)。陸上生態系レベルで見ると、本研究に用いた試験地及び実験林の純生産量は既存の純生産量の分布に対する知見と一致すると考えられる。

林冠内の物理環境条件、特に光環境条件は林冠構造に強く支配される。葉面積に対する散乱光の光透過確率は Monsi and Saeki(1953)の Beer-Lambert 式において確立され、葉面積密度の垂直分布が光透過確率に大きな影響を与えることが理解された。こうした観点に立ち、生産構造図が発展し、層別刈り取り法によって葉面積の垂直分布が計測され(Kira *et al.* 1969, Massman 1982, Hashimoto 1992)、本章 2-1 節で示した様に葉量の垂直分布の数量化が試みられてきた。本研究では 2 変数の変形ワイブル分布関数(Weibull 分布関数)を用いてヒノキ人工林と落葉広葉樹林における葉面積の垂直分布を解析し、ヒノキ 9 本と落葉広葉樹 26 本について、Weibull 分布関数の当てはまりが非常に良かった(決定係数で $0.91\sim 0.99$ の範囲)。これまでの研究では 15 タイプの落葉広葉樹林にこの Weibull 分布関数を適用した場合、決定係数は 0.95 から 0.99 の範囲にあり(Yang *et al.* 1999)、2 変数の変形ワイブル分布関数は葉面積の垂直分布を表現するために適切であろう。

この Weibull 分布関数のパラメータのサイズ依存性は、胸高直径(Mori and Hagihara 1991)、相対樹冠長と最大葉面積密度を示す層までの積算葉面積(Yang *et al.* 1999)、相対樹高と梢端での葉面積重(Saito *et al.* 2004)などの報告があるが、本研究においてヒノキ人工林では葉量と樹高、落葉広葉樹では樹高に対する樹冠長率が最も良くパラメータのサイズ依存性を表現した。統一的な見解を見出すためには、今後さらに多くの林分でパラメータのサイズ依存性を分析する必要がある。しかし林分レベルへの拡張の際は、地上から簡単に測定できる項目によってパラメータを推定できることが望ましいと考えられる。

個体レベルでの葉面積の垂直分布を見ると、ヒノキ人工林、落葉広葉樹林のどちらにおいても、小型個体ほど葉を樹冠梢端部に集中的に配置する傾向は変わらなかった。1996 年におけるヒノキ最小個体($DBH=14.8\text{cm}$ 、 $H=15.1\text{m}$ 、 $WLA=1792.4\text{m}^2$)の葉面積密度の垂直分布と、落葉広葉樹林の樹高 15m (その他の樹種のデータを用いて計算)による葉面積密度の垂直分布を比べると、落葉広葉樹林の方が明確に葉の分布が梢端部に偏っていた(Fig. 2.4.3)。15m における林内相対光強度は落葉広葉樹林の方が暗く(落葉広葉樹林 6.3% 、ヒノキ人工林 70%)、こうした明るさの差が垂直分布の差異を導きだした可能性がある。仮にヒノキ人工林で樹高 10m の個体が存在していた場合(相対光強度は 2%)、落葉広葉樹と同様な葉面

積の垂直分布を示した(Fig 2.4.3)。しかし人工林の場合、劣勢木は枯死または間伐されるため、低樹高の個体が生存する可能性は小さい。

このような林分による個体のサイズ構成の差が、林分レベルでの葉面積の垂直分布形に影響を与えると考えられる。ヒノキ人工林では生存する個体サイズの幅が小さいために、葉の分布範囲が狭く(β が小さい)、また葉群垂直分布の最大値が林冠の中央部に現れる(ϵ が大きい)。落葉広葉樹林では幅広いサイズの個体の存在を反映して葉群分布が広く、その分布の最大値が林冠中央部よりも上部に現れていた。このように、ヒノキ人工林と落葉広葉樹林では明らかに葉面積垂直分布構造が異なるが、これらの差異がどのような物質生産的な特徴を反映するのか、今後個葉の光合成機能の比較も含め、更なる研究が必要である。

葉量の垂直分布に関するデータに比べ、葉の角度に関する情報は十分でない。葉傾角は葉面積の垂直分布とともに林冠内光透過様式に影響を与え(Monsi and Saeki 1963, Kuroiwa 1968)、また葉によって吸収される光エネルギー総量に大きく影響する。従って葉傾角分布は葉のエネルギー収支に影響を及ぼし(Miller 1967, Lang 1973, Ehleringer and Werk 1986, Forseth and Norman 1993, Wang *et al.* 2007)、多くのモデルで葉傾角に関する情報の入力が必要である。しかしながら実測値に限られることから、吸光係数(Gfunction)=0.5 または $\chi=1$ (Spherical distribution)とされる場合が多く、さらに葉傾角の垂直分布を加味するにはいたっていない。

本研究ではヒノキ人工林、落葉広葉樹林の 2 タイプの森林で、葉傾角が林冠上部から下部にかけて減少する(水平になる)変化を認めた。樹高 10m 以上の樹木でこれまで葉傾角が測定された 3 例を見ると、アメリカネネシー州の *Quercus alba* を中心とした落葉広葉樹林では、群落上部(17m 以上)から下部(8m 以下)にかけて葉傾角が 38 度から 10 度に減少している(Hutchison *et al.* 1986)。他にニュージーランドの *Nothofagus solandri*(南極ブナ)の森林で、群落上部(15~16m)の 43.3 度から、中間部(11~12m)の 22.1 度、下層(7~8m)で 17 度と減少した(Hollinger 1989)。イギリスの *Quercus robur*(ヨーロッパナラ)を中心とした落葉広葉樹林では、群落最上部(18.9m)から下層(2.7m)にかけて葉傾角は 45.9 度から 26.1 度に減少した(Kull *et al.* 1999)。これらの値を本研究のデータも含めて Fig. 2.4.4 に示す。ここでは算術平均で記載された文献(Hutchison *et al.* 1986, Hollinger 1989)に合わせ、本研究での値も算術平均値を記載した。Kull *et al.* (1999) の論文に関しては、頻度分布図から算術平均値を再計算した。本研究を含めた 5 林分の研究に同様に当てはまることは、林冠上部で急激に葉傾角が減少し、林冠下部でその変化が小さくなること、また林冠梢端部では 40~60 度の葉傾角があり、林冠最下部では 10~30 度の葉傾角になることである。穀物や草本植物でも高さに対応して葉傾角が変化し、その変化傾向は本研究と同様である(Ross 1981, Myneni *et al.* 1986 a, b)。さらに樹高 10m 以下の樹木でも林冠上部ほど葉傾角が急になることが、*Populus tremuloides* と *Quercus gambellii* 林(Miller 1967)、*Castanea sativa* の萌芽林(Ford and Newbould 1971)、*Pinus sylvestris* の人工林(Stenberg *et al.* 1993)で報告されている。

樹木におけるこの垂直的な葉傾角の変化は、効率的な放射エネルギーの獲得(林冠内の光分布の均一化)に重要であると考えられている(Ford and Newbould 1971, Millen *et al.* 1979, Myneni *et al.* 1989, Stenberg 1996, Werner *et al.* 2001b)。Kuroiwa (1970)はこうした垂直的な連続的葉傾角の変化を散乱光の林冠内光透過確率に対応した光合成能力のために重要であり、林冠全体として最適な葉傾角の垂直分布が存在することを示唆している。葉傾角の必要性は光エネルギーの有効利用という側面以外に、高い太陽

高度の時の過剰なエネルギー放射を避け、また直達光を林床まで供給するために重要であることが熱帯林(Anderson 1981)及びポルトガルの地中海気候帯の灌木(Werner *et al.* 2001a)において考察されている。またオーストラリアの高緯度地帯では、葉傾角が低太陽高度の時に光を獲得するために重要であるとも考察されている(King 1977)。一方葉傾角が林冠下方で水平に近づくことは、小型個体が葉面積を個体梢端部に集中させることと相まって、林冠下部の散乱光を効率良く獲得するために重要であると考えられる(Horn 1971, Kohyama 1980, Cornelissen 1993)。このように葉傾角が林冠内の光利用効率に与える複数の影響要因が考えられ、それらは樹種や気候帯、そして林冠内の位置によって変わるのであろう。

林冠光合成モデルの開発を意識して葉傾角の垂直分布を取り扱った研究例は、LAD(LAI)の垂直分布と葉傾角の関係(Wang and Baldocchi 1989)及び光透過確率と葉傾角の関係(Kull *et al.* 1999)の2研究例がある。Beer-Lambert 式による光透過確率は吸光係数と LAI の積に対する指数関数であり、森林内部で急激に減少する光強度は積算 LAD(LAI)の垂直方向の増加だけで表現することができる。しかし本研究及び Wang and Baldocchi (1989)の研究で認められる様に積算 LAD の増加に伴う葉傾角の減少は、従来のモデルよりも林冠下部で光条件が急激に減少することを意味する。このことは葉傾角の垂直分布を与えないモデルに対し、林冠下部における炭素収支に影響を与えられとされる。また本研究でヒノキ人工林と落葉広葉樹林で、積算 LAI と葉傾角の関係が異なることを認識する必要がある。Fig. 2.4.5 に Wang and Baldocchi (1989)の積算 LAI と葉傾角の関係(28 式)を再計算し、本研究 2 例の結果と比較した。Wang and Baldocchi (1989)の用いたデータは、アメリカテネシー州の *Quercus alba* を中心とした落葉広葉樹林(Hutchison *et al.* 1986)のデータであり、積算 LAD が 2.6 以下では葉傾角を 45 度に固定している。Wang and Baldocchi (1989)によるデータは本研究で得られた落葉広葉樹林のデータとよく似た分布形を示すが、ヒノキ人工林の葉傾角は全体的に大きくなるのがわかった。こうした差異は針葉樹と広葉樹の一般的な傾向であるのか、林分の地理的な差(緯度による太陽高度の差)であるのか、今後の研究が必要である。

葉傾角の頻度分布形は正規分布では無く、楕円体角度分布モデルで近似できることが本研究で明瞭に認められた。また林冠を複数の層に分離した場合、それぞれの層で異なる楕円体角度分布を示すことが示された。森林における葉傾角の楕円体角度分布モデルによる近似の試みは、*Nothofagus solandri* (Hollinger 1989)で 3 層、*Quercus robur* (Kull *et al.* 1999)で 6 層、*Pseudotsuga menziesii*, *Tsuga heterophylla*, *Thuja plicata* の針葉樹人工林(Thomas and Winner 2000)で林冠全体、6 針葉樹樹種(Barclay 2001)で林冠全体、複数の灌木性樹種と草本(Wang *et al.* 2007)で林冠全体として行われ、いずれも楕円体角度分布または修正楕円体角度分布モデルで葉傾角頻度分布を近似することができた。また Wang *et al.* (2007)は 5 つの分布形で葉傾角頻度分布を検討し、楕円体角度分布モデルがその当てはめと光透過確率モデルへの応用の点で最も有効な頻度分布と結論付けている。この楕円体角度分布モデルはパラメータ(γ)が 1 つであり、太陽高度との関係で理論的に吸光係数を求めることができる(APPENDIX-II)。従って本研究では楕円体角度分布モデルを光透過確率モデルの基幹構造として取り扱い、第五章で葉傾角頻度分布やその垂直分布構造が林冠の光合成生産量に与える影響を考察する。

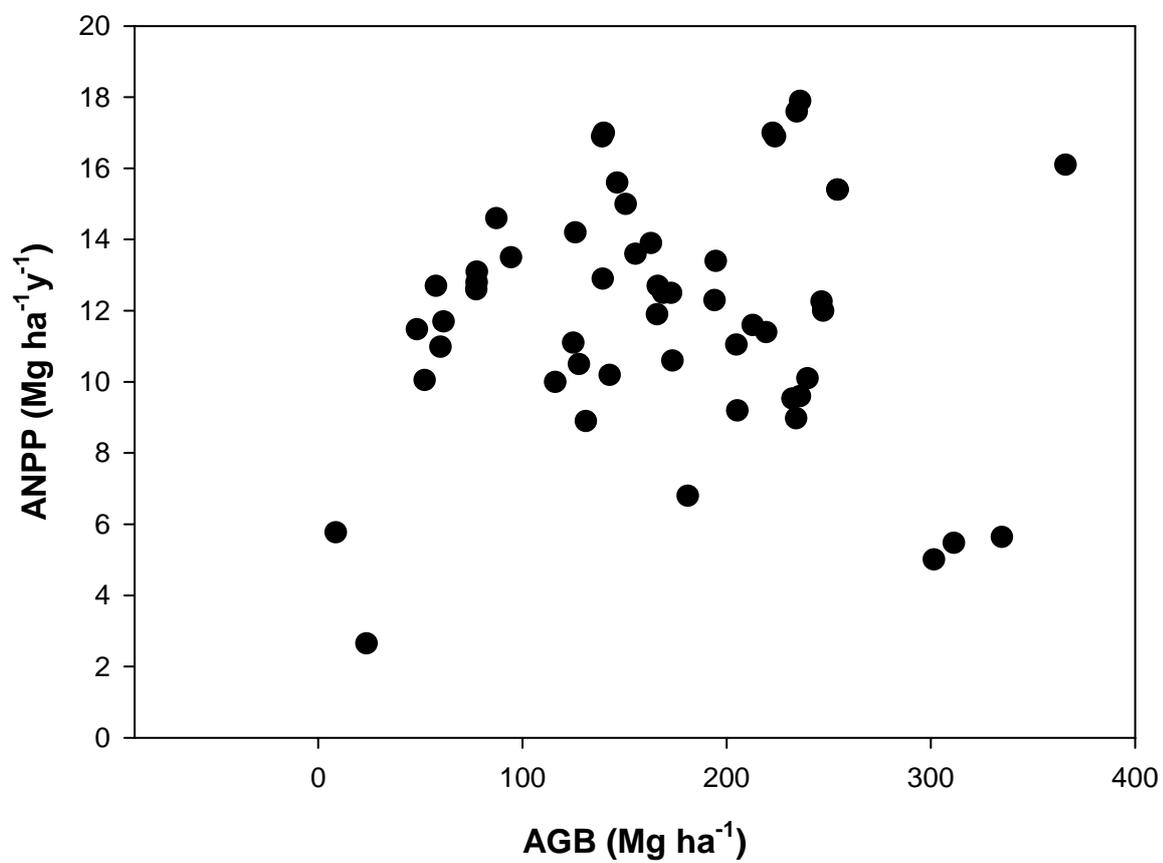


Fig. 2.4.1 日本のヒノキ人工林の地上部現存量(AGB)と地上部純生産量(ANPP)の関係
データの出典

棚秋(1973), 阪上(1986), 牧瀬(1992), 相浦 (1994), 斉藤 (1982) , 只木(1966a,b), 宮本(1975), Yamakura (1972), 森(1972), 尾方(1973, 1974), 桜井(1977), 荻原(1977), 清野(1989), 河原(1979), 竹内(1975)

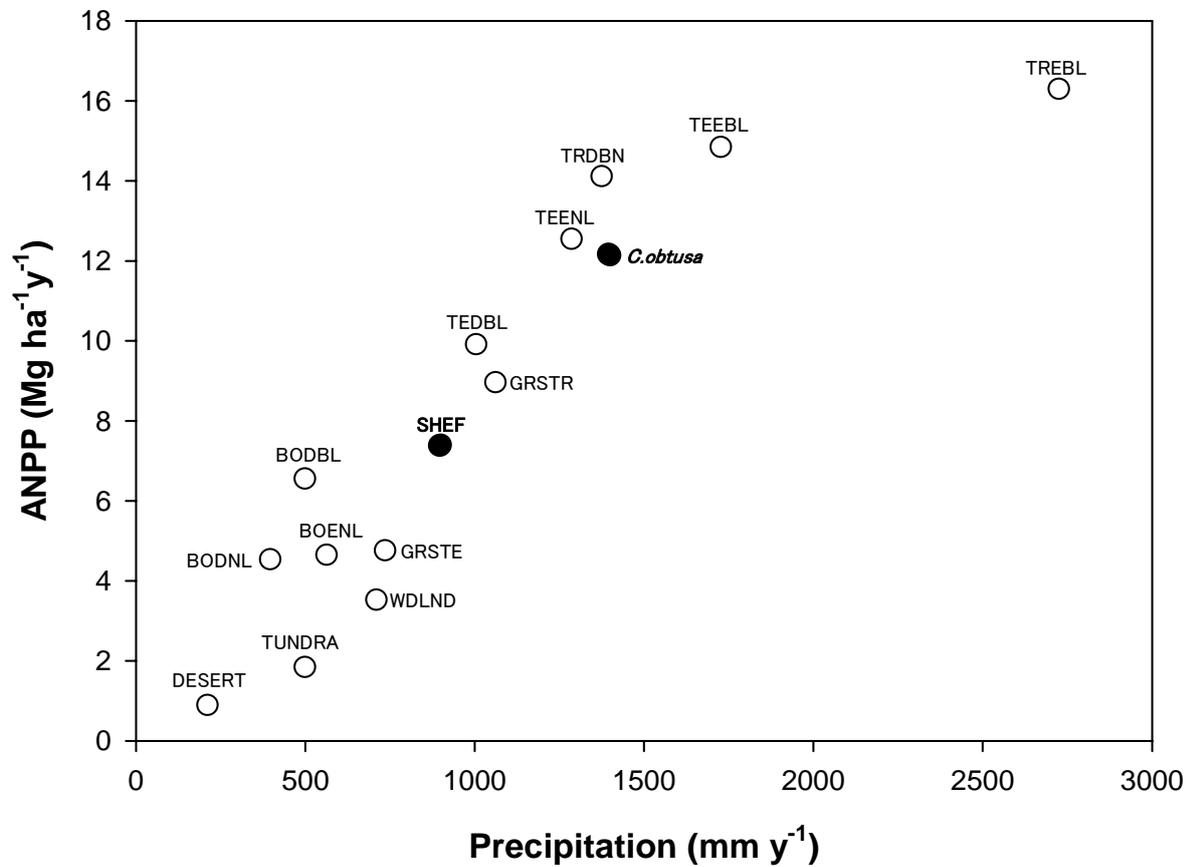


Fig. 2.4.2 森林生態系区分毎の、年間降水量(Precipitation)と地上部純生産量(ANPP)の関係[Gower (2002) より作図]

DESERT;Desert, BODNL:Boreal Deciduous Needle Leaved, TUNDRA:Tundra, BODBL:Boreal Deciduous Broad Leaved, BOENL:Boreal Evergreen Needle Leaved, WDLND:Woodland, GRSTE:Temperate Grassland, TEDBL:Temperate Deciduous Broad Leaved, GRSTR:Tropical Grassland, TEENL:Temperate Ever Green Needle Leaved, TRDBN:Tropical Deciduous Broad Leaved, TEEBL:Temperate Evergreen Broad Leaved, TREBL:Tropical Evergreen Broad Leaved, SHEF:本研究落葉広葉樹林, *C.obtusa*:本研究ヒノキ人工林

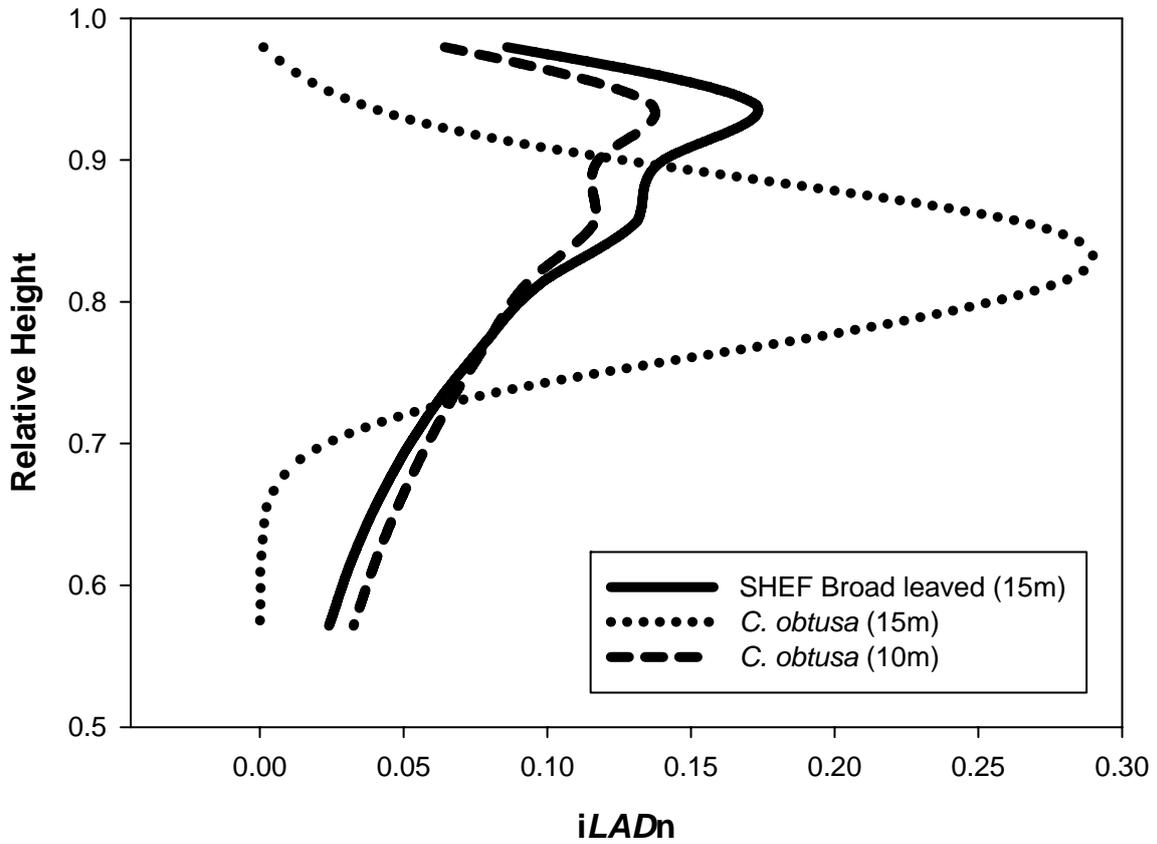


Fig. 2.4.3 相対樹高(Relative Height)に対するヒノキ(*C. obtusa*)最小個体(H=15.1m)の基準化葉面積密度(iLADn)の分布(点線)と、同サイズを仮定した落葉広葉樹(SHEF Broad leaved)の基準化葉面積密度(実線)、及び樹高10mを仮定した場合のヒノキの基準化葉面積密度(破線)の分布

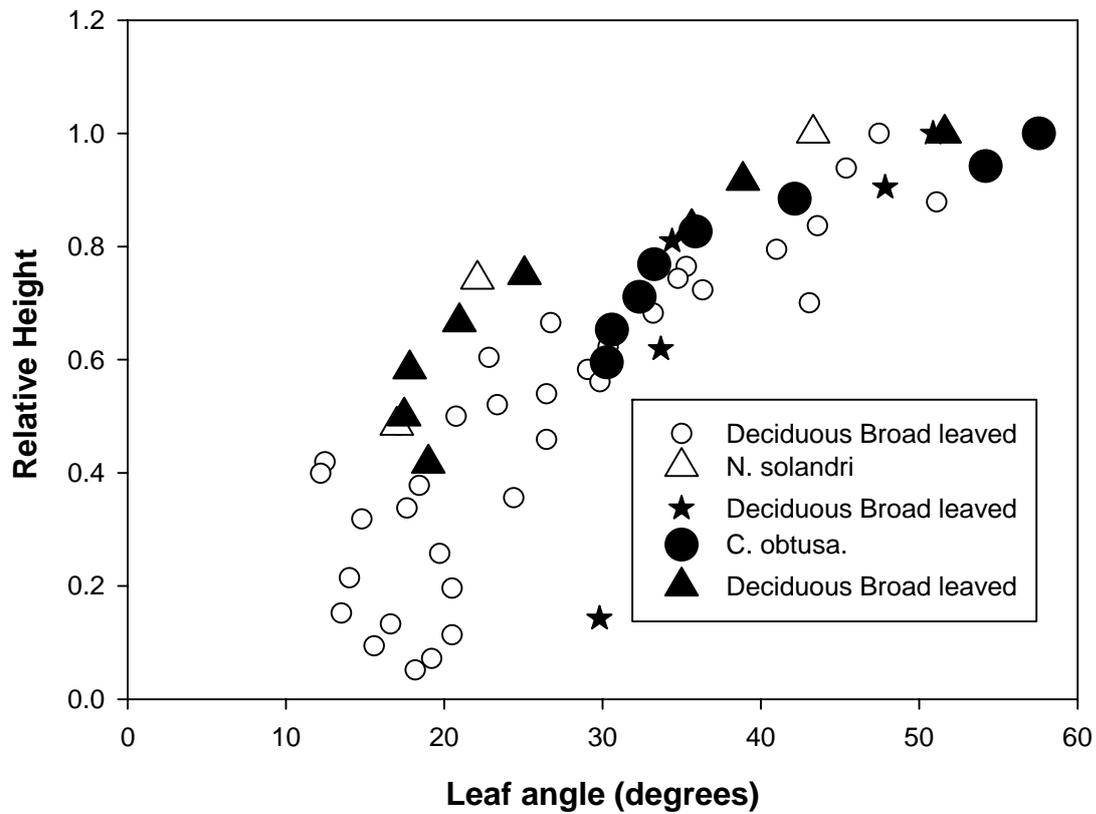


Fig. 2.4.4 これまで報告されてきた葉傾角(Leaf angle)と相対樹高(Relative Height)の関係

○Deciduous Broad leaved は *Quercus alba* を中心とした落葉広葉樹林(Hutchison *et al.* 1986)、△*N. solandri* は南極ブナ(Hollinger 1989)、★Deciduous Broad leaved は *Quercus robur*(ヨーロッパナラ)を中心とした落葉広葉樹林(Kull *et al.* 1999)、●*C. obtusa* は本研究のヒノキ人工林、▲Deciduous Broad leaved は本研究の落葉広葉樹林である。樹高は相対値(Relative Height)に各論文から変換した

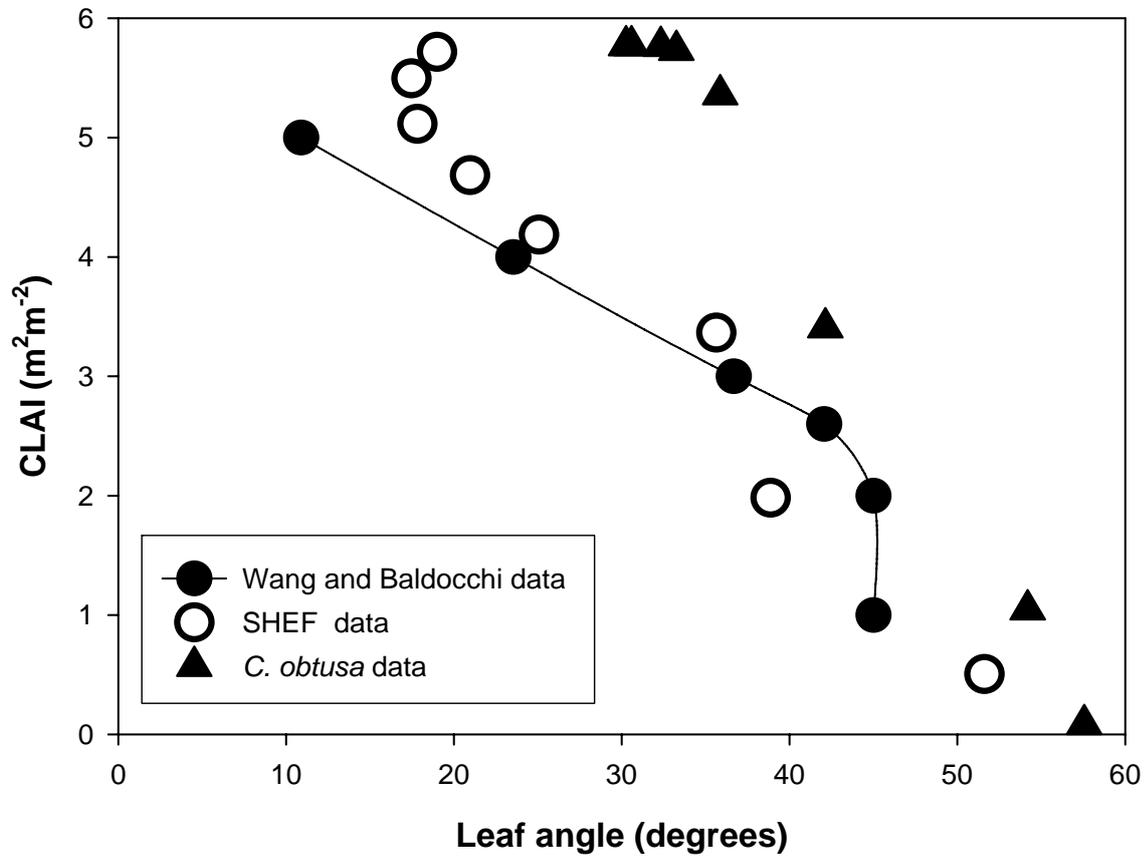


Fig. 2.4.5 Wang and Baldocchi (1989)、及び本研究で得られた積算葉面積指数 (CLAI)と葉傾角(Leaf angle)の関係

●Wang and Baldocchi data は Hutchison *et al.* (1986)が原著になる。○SHEF data は本論文の落葉広葉樹林のデータ、*C. obtusa* data は本論文のヒノキ人工林のデータである

APPENDIX-II

(A)楕円体角度分布モデル

Campbell(1986)は Lemeur(1973)の集めた穀物類や草本類葉傾角に関するデータを基に、林冠内の葉傾角頻度分布をあらゆる柔軟なモデルを提唱した。そのモデルは楕円体表面角度(α)の相対頻度分布 [$e(\alpha)$]を用い、葉傾角の相対頻度分布を近似する手法である。

$e(\alpha)$ は楕円体の垂直軸長(Va)に対する水平軸長(Vb)の比($Vb/Va=\chi$)を確率変数とする連続的確率密度関数であり、以下の式で表される。

$$e(\alpha) = \frac{2x^2 \cdot \sin(\alpha)}{A_1 \cdot (\cos^2\alpha + x^2 \cdot \sin^2\alpha)^2} \quad (\text{IIA-1})$$

ここで $Vb = Va$ ($x = 1$) の場合は $A_1 = 2$ であり、球体表面の角度分布と一致する。

$Vb > Va$ のとき

$$A_1 = 1 + \frac{\text{Ln} [(1 + (1 - x^{-2})^{0.5}) / (1 - (1 - x^{-2})^{0.5})]}{2 (1 - x^{-2})^{0.5} \cdot x^2} \quad (\text{IIA-2})$$

$Vb < Va$ のとき

$$A_1 = 1 + \frac{\sin^{-1}((1 - x^2)^{0.5})}{(1 - x^2)^{0.5} \cdot x} \quad (\text{IIA-3})$$

となる。

また Campbell(1990)は、 χ の全範囲について次のような近似式を見出している。

$$A_1 = \chi + 1.744 \cdot (\chi + 1.182)^{-0.733} \quad (\text{IIA-4})$$

この楕円体角度分布モデルから、平均角度($I\alpha$:度)は次のように計算できる(Wang and Jarvis 1988)。

$Vb \geq Va$ のとき

$$I\alpha = \frac{1}{0.0103 \cdot \chi + 0.0053} \quad (\text{IIA-5})$$

$Vb < Va$ のとき

$$I\alpha = \frac{1}{0.0066 \cdot \chi + 0.0107} \quad (\text{IIA-6})$$

または Campbell (1990)により

$$I\alpha = 9.65 \cdot (3 + \chi)^{-1.65} \cdot \frac{180}{\pi} \quad (\text{IIA-7})$$

一方 Thomas and Winner (2000)は(IIA-1)式の分布形状について、 α が0に近いときに α の頻度が急激に減少してしまうことから、 α を90度ずらして近似する手法(Rotated Ellipsoidal Distribution)を以下の様に提案した。

$$e(\alpha) = \frac{2x^2 \cdot \cos(\alpha + 90)}{A_1 \cdot [\sin^2(\alpha + 90) + x^2 \cdot \cos^2(\alpha + 90)]^2} \quad (\text{IIA-8})$$

(B)楕円体角度分布モデルから、吸光係数への展開

林冠内のビーム状(直達光)の光透過確率(I_b)は、透過する層の葉面積指数(Δf)と葉傾角(α)に関する関数[$G(\alpha)$]及び太陽高度(θ)を用いて以下の様に表される。

$$I_b = \exp\left(\frac{-G(\alpha) \cdot \Delta f}{\sin(\theta)}\right) \quad (\text{IIB-1})$$

$$\frac{G(\alpha)}{\sin(\theta)} = k(\theta, \alpha) \quad (\text{IIB-2})$$

$G(\alpha)$ はビーム光の法線面に投影された面積に対する、遮った物体の面積の割合であり、 $k(\theta, \alpha)$ は水平面に投影された面積に対する遮った物体の面積の割合である。

林冠内の散乱光の光透過確率(I_d)は、上式を90度積分することにより下記の様に表される。

$$I_d = \int_0^{90} \exp\left(\frac{-G(\alpha) \cdot \Delta f}{\sin(\theta)}\right) \sin(\theta) \cdot \cos(\theta) \partial \theta \quad (\text{IIB-3})$$

ある角度(α)を持つ葉面の、ある太陽高度(θ)からの光に対する吸光係数 $k(\theta, \alpha)$ は、次のように表すことができる。

$$K(\theta, \alpha) = \frac{Ap}{S} \quad (\text{IIB-4})$$

S は葉面積、 A_p は葉の水平面への投影面積である。

ある垂直軸長(Va)と水平軸長(Vb)を持つ楕円体の表面積 Ea は次式で与えられる。

$$Vb > Va$$

$$Ea = 2 \cdot \pi \cdot Vb^2 \cdot \left\{ 1 + \left(\frac{Va^2}{2 \cdot Vb^2} \cdot \varepsilon_1 \right) \cdot \text{Ln} \left[\frac{(1 + \varepsilon_1)}{(1 - \varepsilon_1)} \right] \right\} \quad (\text{IIB-5})$$

$$Vb < Va$$

$$Ea = 2 \cdot \pi \cdot Vb^2 \cdot \left\{ 1 + \left(\frac{Va}{Vb} \cdot \varepsilon_2 \right) \cdot \sin^{-1} \varepsilon_2 \right\} \quad (\text{IIB-6})$$

$$\varepsilon_1 = \left(1 - \frac{Va^2}{Vb^2} \right)^{\frac{1}{2}} \quad (\text{IIB-7})$$

$$\varepsilon_2 = \left(1 - \frac{Vb^2}{Va^2} \right)^{\frac{1}{2}} \quad (\text{IIB-8})$$

である。この楕円体を太陽高度 θ で見たときの水平面投影面積 Eh' は

$$Eh' = \pi \cdot Vb^2 \cdot \left[1 + \frac{Va^2}{(Vb^2 + \tan^2 \theta)} \right]^{\frac{1}{2}} \quad (\text{IIB-9})$$

(IIB-4)式より吸光係数 $k(\theta, \alpha)$ は次式で与えられる。

$$K(\theta, \alpha) = \frac{2 \cdot Eh'}{Ea} \quad (\text{IIB-10})$$

α はその頻度分布形から一意の χ に対応するので、吸光係数 $k(\theta, \alpha)$ は $k(\theta, \chi)$ と置き換えられ、以下の様に表される。

$Vb > Va$

$$k(\theta, \chi) = \frac{\left(\chi^2 + \frac{1}{\tan^2 \theta}\right)^{\frac{1}{2}}}{\chi + \frac{1}{2} \cdot \varepsilon_1 \cdot \chi \cdot \text{Ln}\left(\frac{1 + \varepsilon_1}{1 - \varepsilon_1}\right)} \quad (\text{IIB-11})$$

$Vb < Va$

$$k(\theta, \chi) = \frac{\left(\chi^2 + \frac{1}{\tan^2 \theta}\right)^{\frac{1}{2}}}{\chi + \frac{\sin^{-1} \varepsilon_2}{\varepsilon_2}} \quad (\text{IIB-12})$$

$Vb = Va$

$$k(\theta, 1) = \frac{1}{2 \cdot \sin(\theta)} \quad (\text{IIB-13})$$

(IIB-2)及び(IIB-13)式から

$\chi = 1$ の時

$$G(\theta) = \frac{1}{2} \quad (\text{IIB-14})$$

と変形することができる。

第三章 光透過確率モデルの構築と林冠内光環境の評価

第三章では林冠光合成モデルにおける林冠内光環境条件を推定するモデルの構築を目指し、太陽高度や天候に依存して変化する散乱光量と直達光量の分離手法を選択し、またヒノキ人工林及び落葉広葉樹林において葉面積指数の季節変化の定量化を行ない、林冠内光透過確率モデルを構築して観測値によるモデルの検証を行った。

3-1 はじめに

第二章では、林分レベルでの葉面積と葉傾角の林冠内分布特性について検討した。このような林冠構造は、垂直的な構造が発達する森林群落において、林冠内の物理環境条件の分布に大きな影響を与える。特に光環境条件は葉面の光合成速度を第一義的に規定し、また気温や湿度とともに葉面温度に大きな影響を及ぼす。従って調査した林冠構造によって林冠内の光環境条件を再現できることが、林冠光合成モデルにとっての重要な条件である。

これまでに発展してきた林冠光合成モデルにおいて、光環境条件のモデル化に大きな注意が払われており、最も初期には散乱光レベルの光環境条件が吸光係数と葉面積をパラメータとした光透過確率として表された(Monsi and Saeki 1953)。また光合成速度は光飽和を示すことから、強光である直達光と弱光である散乱光を分離して光透過確率を表す必要が認識されている(Medlyn *et al.* 2003)。例えば散乱光量と直達光量の平均値を用いて林冠光合成速度を計算した場合、それは両光を分離した条件で計算した場合より30%も過大評価すると報告されている(Norman 1980)。さらに1991年6月に噴火したピナツボ火山の影響で散乱光量が相対的に増大し、北米の冷温帯性落葉広葉樹林の林冠光合成速度が増大したと報告され(Gu *et al.* 2003b)、同様な生産量に対する散乱光の重要性に関する知見がオーストラリア大陸(Hollinger *et al.* 1994, Roderick *et al.* 2001)、シベリア(Hollinger *et al.* 1998)、温帯性落葉広葉樹林(Baldocchi *et al.* 2002)においても報告された。また光合成における散乱光の高い光利用効率が北米の針葉樹林や落葉広葉樹林で報告されている(Gu *et al.* 2002a, Rocha *et al.* 2004, Jenkins *et al.* 2007)。

日本は温帯地域にあるため、気温や太陽高度は大きく変動し、それに伴って生物現象は明瞭な季節変化を示す。特に落葉広葉樹林は落葉~着葉といった明瞭な季節的変動を示し、常緑針葉樹林においても葉面積指数が季節的に変動する(玉泉ら 1994, 宇都木ら 2001)。従って年間の林冠光合成速度を推定するためには、季節による葉量や環境条件の変化を正確に定量化する必要がある。本章では散乱光と直達光を区別し、葉面積指数の季節変化を定量化する。さらに散乱光と直達光を分離した光透過確率モデルを作成し、観測による光環境条件と比較検討する。

3-1-1 本章の構成 (章、節、項の解説)

第三章は林冠光合成モデルにおける林冠内光環境条件を推定するモデル構築を目指し、4節から構成

される(各節の考察は結果と併記する)。本節に続いて3-2節では日本において使用可能である散乱光と直達光の分離モデル(直散分離モデル)を観測値から検証し、最適なモデルを選択する。3-3節では天岳良ヒノキ人工林と SHEF 落葉広葉樹林について葉面積指数(LAI)の季節変化を定量化する。ヒノキ人工林では全天空写真から LAI の季節変化を推定し、新葉の伸長量からその推定値の妥当性を検討する。落葉広葉樹林では全天空写真と相対光強度の変化から着葉期間の LAI の変化を推定するとともに、特に春先の開葉期の推定精度を、個葉の展開率の実測値から検証する。3-4節では実際の光環境条件を林冠光透過確率モデルで再現可能であるか検討する。特にヒノキ人工林は常緑樹林であり、林冠内の光環境条件に対して LAI の季節変化を加味する必要性を議論する。また SHEF 落葉広葉樹林では葉群の成熟期に焦点を絞り、葉傾角頻度分布が林冠内の光強度の推定値に与える影響について焦点を絞る。

本章末には APPENDIX-III を付属とし、(A)直達光と散乱光を分離して数値化する手法(直散分離法)、(B)林冠内葉面における日射量の計算手法を記載する。

3-2 散乱光と直達光の分離手法の検討 (落葉広葉樹林における観測)

3-2-1 はじめに

日射とは太陽放射(短波放射)とも呼ばれ、地上では 300~3000nm の範囲の波長の電磁波で構成される。単位面積の水平面に入射する太陽放射は全天日射と呼ばれ、太陽からビーム上に届く直達日射と、大気(空気、水蒸気、エアロゾル)で反射されて天空の全方向から入射する散乱日射に分けることができる。林冠内への散乱日射入射様式は、ベアーランバート式 $[I/I_0=\exp(-k \cdot LAI)]$ で表されるように、林冠梢端からの積算葉面積指数に対して指数関数的に減少し、またすべての葉で散乱日射を受光する。一方直達日射を受光する葉面積は太陽高度と葉傾角分布及び葉面積指数で決まり、ある葉面によって遮蔽された直達日射はそれ以上林冠内に入射しない(個葉の光透過率を無視した場合)。このように散乱日射と直達日射は林冠内への入射様式が異なる。また光合成速度は日射量の増加に対して頭打ちの関係(非線形の関係)を示すため、強光である直達日射と弱光である散乱日射の光合成速度への影響は異なってくる(Gu *et al.* 2002a)。一方全天日射に対する散乱日射と直達日射の割合は、天候及び光の通過する大気路程(optical air mass)と太陽高度によって変化し、晴天時は直達日射成分が卓越し、逆に曇天時は散乱日射成分が卓越する(Liu and Jordan 1960, Spitters *et al.* 1986, Roderick 1999)。従って、時間分解能力の高い林冠光合成モデルを用いて林冠光合成生産量を推定する場合、散乱日射と直達日射を分離する必要がある。

精度良く直達日射と散乱日射を分離するためには、測器を用いて全天日射量(直達日射量+散乱日射量)と直達日射量を測定することである。しかし測定機材は高価であり、多くの場所に設置することは困難である。従って直散分離法と呼ばれる計算を用いた手法により、直達日射と散乱日射を簡便に分離できれば、多くの試験地で利用可能となる。直散分離法とは直達日射量及び散乱日射量をそれぞれ異なる推定式で計算し、観測された全天日射量を満たすように推定式内のパラメータを決定する方法である。直達日射量を表す式としては Bouguer の式(Gates 1980)、散乱日射量を表す式としては Udagawa モデル(宇田川・木村 1987)、Nagata モデル(永田・沢田 1978)、Erbs モデル(Erbs *et al.* 1982)、Watanabe モデル(渡辺ら 1983)が

知られる。また全天日射の大気圏外—測定地間の透過率(大気透過率)に対する散乱光率の関係を経験的に決定して求める方法が開発されている(Spitters *et al.* 1986, Roderick 1999)。この方法は日積算値として定式化され、比較的長期間の平均値を表す場合に利用される。

本研究では 5 分間隔の瞬間値として測定した直達日射量と散乱日射量に対し、Udagawa モデル、Nagata モデル、Erbs モデル、Watanabe モデルの当てはまりを検討し、最も良好なモデルを林冠光合成モデルに採用することにする。また光合成に利用される光エネルギーは波長帯が 400~700nm の光合成有効光量子束密度(PPFD)であるため、日射量(Wm^{-2})の PPFD($\mu molm^{-2}s^{-1}$)への変換係数も合わせて検討し、本研究での変換係数として採用する。なお林冠光合成モデルに入力する環境条件として、散乱光と直達光の観測値を用いる方がモデル推定値よりも直接的である。しかし機器の故障やレンズの汚れなどでデータに不確実性が伴う。本章で選択する直散分離モデルからの再計算値は、時間的に同質の光環境条件を林冠光合成モデルに提供できると考えられる。

本測定は SHEF 落葉広葉樹林のみで行った。本節で検討するモデルは位置情報として太陽高度をパラメータとし、日本国内での緯度の違いは原理的に大きな誤差を生まない。従って太陽高度を正確に計算することができれば、本節で得られた直散分離モデルは天岳良ヒノキ人工林の林冠光合成モデルにおいても採用可能であると考えられる。

3-2-2 調査地と方法

調査は森林総合研究所北海道支所にあるフラックス観測タワー(北緯 42°59'N, 東経 141°23'E, 標高 180m、タワー高 40m)を用い、2007 年 4 月から 11 月まで観測した。直達日射量の測定には CH-1 直達日射計(Kipp&Zonen Inc. Delft The Netherlands)及び太陽自動追尾装置(ASTX-1 プリード社)を、全天日射量の測定には CM21(Kipp&Zonen Inc. Delft The Netherlands)、PPFD の測定には LI-190SA(LI-COR, inc. Nebraska USA)を用いた。それぞれの測器をタワー最上部に互いに影にならないよう 1m 以上離して設置した。データロガーは THERMIC(Model200A 江藤電気株式会社)を用いて 5 分間隔で瞬間出力電圧値を記録し、それぞれの変換係数から日射量(Wm^{-2})及び PPFD($\mu molm^{-2}s^{-1}$)を計算した。

水平面での直達日射量(I_{dir})は以下の Bouguer の式(Gates1980)で表される。

$$I_{dir} = \frac{I_0}{r^2} \times P^{\sin h} \times \sin h \quad (3-2.1)$$

I_0 は太陽定数($1370Wm^{-2}$)、 h は太陽高度(度)、 r は地球の動径(m)、 P は大気透過率である。使用した直達日射計の特性波長域が 300~1100nm であるため、計算上用いた太陽定数は I_0 の 87.5%とした(Monteith and Unsworth 1990)。水平面散乱日射量(I_{dif})は Udagawa モデル、Nagata モデル、Watanabe モデル、Erbs モデルを用いた(APPENDIX-III)。直散分離法とは、 I_{dir} と I_{dif} の合計が観測した水平面全天日射量(I_{global})と等しくなるような仮定の P (大気透過率)を収束計算から求め(Erbs モデルを除く)、次にその P を用いて I_{dir} と I_{dif} を再計算する方法である(木村ら 1984)。本研究では Udagawa モデル、Nagata モデル、Watanabe モ

デルについて、以下の式で示す Error が最小になる P を決定するプログラムを作成した。プログラム言語は VisualBasicVer6 (Microsoft corp.)を用いた。なお太陽高度(h , 度)が 5 度より低い場合、(3-2.1)式の $1/\sinh$ の項が急激に上昇するため、 $h < 3$ の範囲では $h=3$ として取り扱った。

$$Error = I_{\text{global}} - (I_{\text{dir}} + I_{\text{dif}}) \quad (3-2.2)$$

一方 Erbs モデルでは大気の状態(Kt)が I_0 に対する I_{global} の比と太陽高度(h)の関数で与えられており (Appendix-III)、 I_{global} と太陽高度を与えると Kt の関数として一義的に I_{dir} が決定され、 I_{global} との差分から I_{dir} が決定される。

それぞれのモデル手法から計算された水平面散乱日射量(I_{dif})と、測器から得られた水平面散乱日射量 (I_{difM})について、誤差標準偏差(RMSE)及び平均偏向誤差(MBE)を以下の様に計算した。

$$RMSE = \sqrt{\frac{\sum_i (I_{\text{dif},i} - I_{\text{difM},i})^2}{N}} \quad (3-2.3)$$

$$MBE = \frac{\sum_i (I_{\text{dif},i} - I_{\text{difM},i})}{N} \quad (3-2.4)$$

$I_{\text{dif},i}$ は i 回目の水平面散乱日射量の推定値、 $I_{\text{difM},i}$ は i 回目の水平面散乱日射量の観測値である。RMSE は各モデルの推定誤差の大きさを、MBE は誤差の 0 からのずれの大きさを見る指標として取り扱う。

3-2-3 結果と考察

月別の RMSE 及び MBE を Table 3.2.1 に示した。4 月のみ 3 日間の測定期間であった。RMSE は 4 月を除き Erbs モデルが最小になった。全測定データの RMSE においても Erbs モデルが最小になった。MBE は 4 月を除き Erbs モデルが 0 にもっとも近い値となった。全測定データを用いても MBE=1.12 と観測値の平均値にきわめて近い値となった。RMSE 及び MBE の季節変動を Fig. 3.2.1 と Fig. 3.2.2 に示す。RMSE は 6~7 月に増加しその後減少することがわかる。また Erbs モデルの MBE は 5 月以降 0 の周辺で安定していた。ここで Erbs モデルの観測値に対する年間過大評価は 0.8%であり、残り 3 モデルは 9%~19%の過小評価となった。Erbs モデル以外のモデルは準直達日射量を Erbs モデルよりも多く含むため(日本建築学会 2000)、相対的に散乱日射量が過小評価されることが原因であると考えられる。以上のことから全天日射量から直達日射量と散乱日射量を分離するために、アメリカで開発された Erbs モデルが日本でも適用可能であることが明らかとなった。

日射量(Wm^{-2})を光合成有効量子子束密度(PPFD: $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$)に変換するために、日射量(短波放射)の

波長域を光合成有効放射の波長域に変換し、その後エネルギー単位を Wm^{-2} から $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ に変換する必要がある。日射量の計測波長は測定機器によって異なるが、本研究で用いた全天日射計(CM21)は 305~2800nm である。Fig. 3.2.3 に水平面全天日射量と水平面 PPFD の関係を示した。両者は強い比例関係にあり、その回帰直線から以下の式で全天日射量($I_{\text{global}}: \text{Wm}^{-2}$)を PPFD に換算することができた。

$$\text{PPFD} = 1.8988 \times I_{\text{global}} \quad r^2 = 0.996 \quad (3-2.5)$$

日射量(IS)から光合成有効放射量(PAR)のエネルギー変換係数(PAR=IS×変換係数)は日変化、季節変化、場所による変化を示すが、その値は 0.45(Moon 1940)、0.46(Weiss and Norman 1985)、0.445~0.58(Papaioannou *et al.* 1996)と報告されている。また単位変換の際、仕事率(PAR: Wm^{-2})から光量子束密度(PFD: $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$)への単位変換係数は 4.6 (PFD=PAR×変換係数:McCree 1972, Hall and Scurlock 1993)と報告されている。本研究における日射量から PPFD への変換係数(1.8988)と単位変換係数(4.6)が正しいとした場合、エネルギー変換係数は 0.41 となりこれまでの報告値よりも小さかった。

今後本論文において直達光と散乱光を分離して光強度を計算する場合、特に断りの無い限り全天日射量から Erbs モデル、及び(3-2.5)式によって直達光量及び散乱光量を PPFD($\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$)として求めた値を使用する。

Table 3.2.1 SHEF における、月別の各モデルの観測値に対する誤差標準偏差値 (RMSE)と平均偏向誤差値(MBE)

month	n	RMSE				MBE			
		Udagawa	Erbs	Nagata	Watanabe	Udagawa	Erbs	Nagata	Watanabe
All	62172	106.12	88.50	115.34	105.18	-12.83	-4.03	-27.61	-25.14
Apr	702	107.73	89.72	75.95	86.40	23.98	27.70	-1.57	4.49
May	8928	103.93	95.18	127.13	102.44	-4.88	-5.80	-33.39	-22.02
Jun	8640	141.13	120.72	155.70	133.76	1.80	-3.89	-40.58	-23.25
Jul	8928	138.45	115.83	152.11	135.33	-11.87	-6.28	-43.37	-32.56
Aug	8928	99.94	84.43	107.24	99.97	-11.45	5.25	-22.61	-22.98
Sep	8640	83.29	67.41	87.61	87.24	-19.76	-4.19	-19.86	-25.03
Oct	8928	81.60	55.22	76.89	85.55	-26.04	-5.29	-19.58	-28.54
Nov	8478	71.85	53.85	69.46	77.17	-20.62	-5.68	-15.52	-23.76

単位 $\mu \text{ molm}^{-2}\text{s}^{-1}$

注)それぞれのモデルは、Udagawa(宇田川,木村 1987)、Erbs(Erbs *et al.* 1982)、Nagata(永田・沢田 1978)、Watanabe(渡辺ら 1983)による

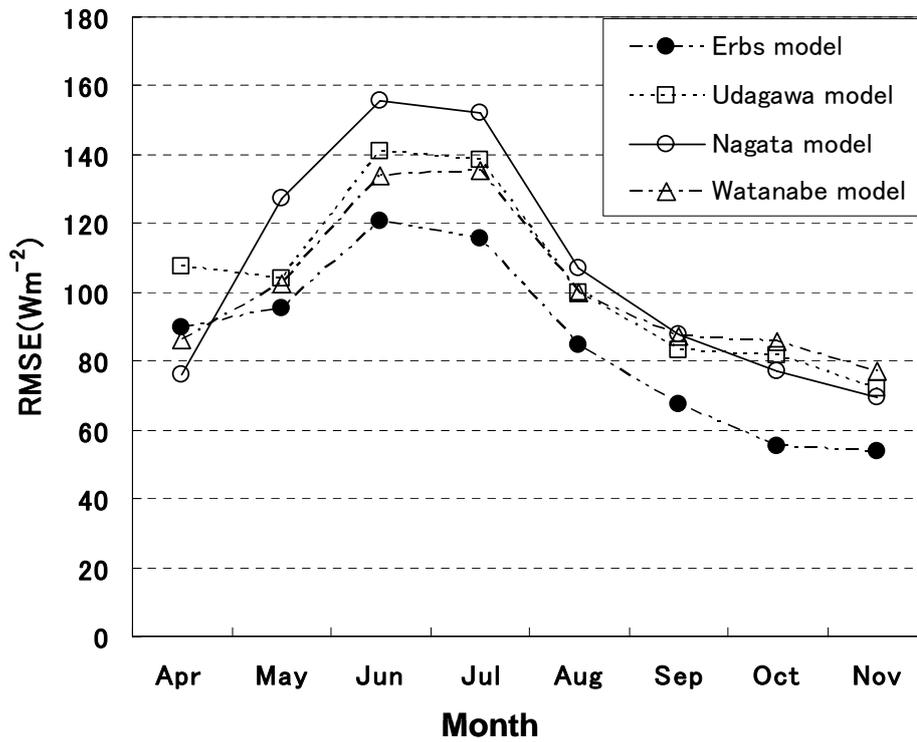


Fig 3.2.1 SHEF における、各モデルの誤差標準偏差(RMSE)の季節変化

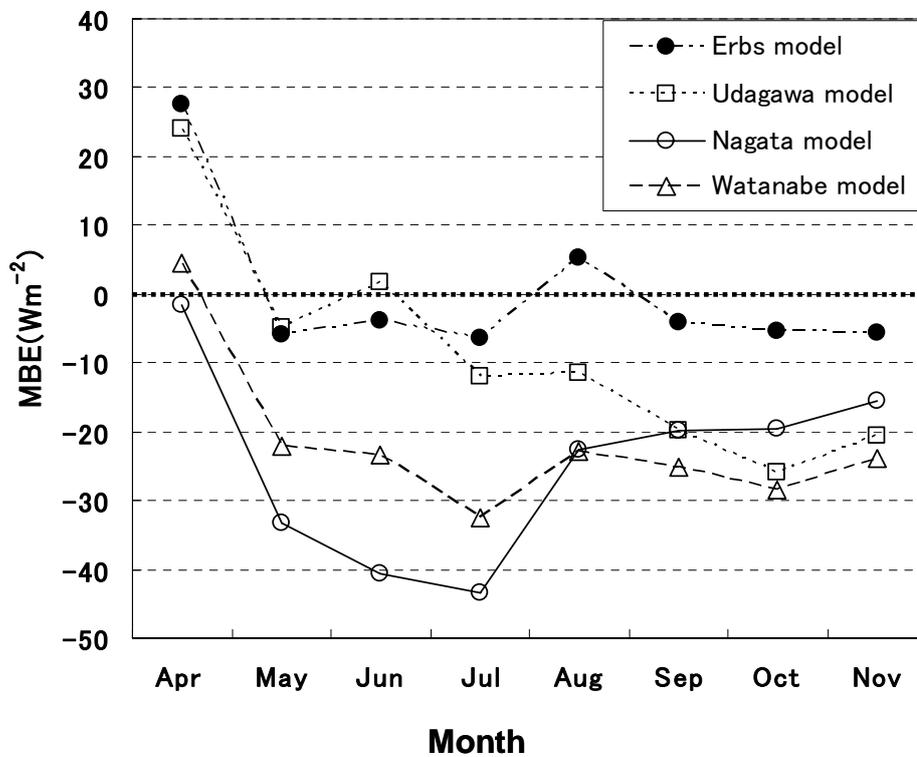


Fig. 3.2.2 SHEF における、各モデルの平均偏向誤差(MBE)の季節変化

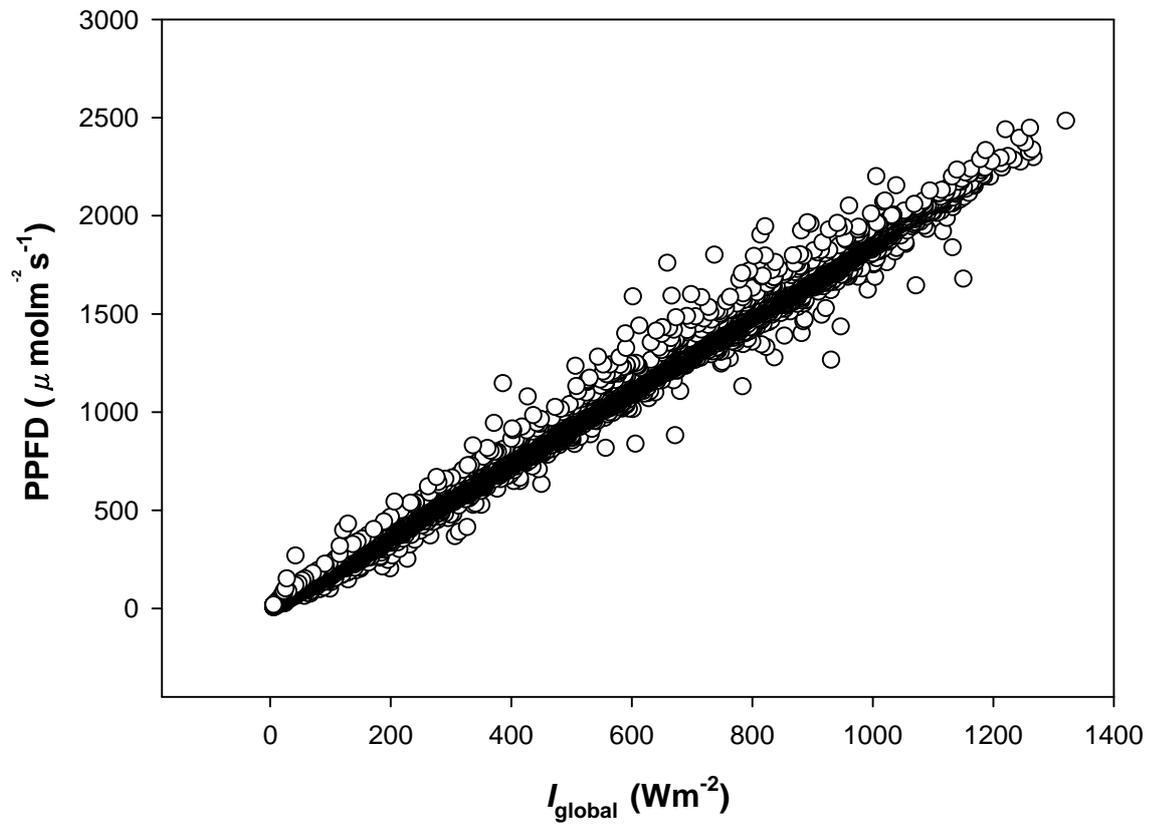


Fig. 3.2.3 SHEF の林冠直上水平面における、全天日射量(I_{global})と光合成有効光量子束密度(PPFD)の関係

両者の関係は本分(3-2.5)式にあらわされる

3-3 葉面積指数の季節変化の推定 (ヒノキ人工林と落葉広葉樹林)

3-3-1 はじめに

林冠内の光透過確率の計算には葉面積指数の推定値が必要不可欠である。ある一時期の葉面積指数(LAI)は伐倒調査(第二章)によって明らかとなるが、その季節変化を定量的に明らかにすることは、年間の林冠光合成生産量を推定する上で重要な項目である。これまで定量的にLAIの季節変化を調査した研究は玉泉ら(1994)のスギにとどまっており、また常緑針葉樹林では年間総生産量推定モデルにLAIの季節変化を取り入れた研究例は無い。

相対照度(照度計で計測した相対光強度)の季節変化を林分葉量との関係で論じた例では、散乱光に対する相対照度は林分葉量とともに季節変化し、全天日射量に対する相対照度は太陽高度と葉量との関係で変化することが報告されている(安藤ら 1983)。つまり直達光を加味した林冠内光透過確率の推定には、LAIの季節変化、太陽高度、気象条件(3-2節参照)を加味することが必要である。

本章では天岳良ヒノキ人工林においてLAIの季節変化を全天空写真から定量化し、それらを落葉量およびシュート伸張量の対応関係から検証し、LAI季節変化の簡単なモデル化を行った。SHEF落葉広葉樹林では相対光強度の季節変化及び全天空写真からLAIの季節変化をモデル化し、特に春先の新葉の展開時期の推定精度を、キャンピアーアナライザーと葉展開率を用いて検証した。

3-3-2 測定方法

天岳良ヒノキ人工林において、1994年6月から1996年1月まで毎月1回、それ以降1999年9月まで適宜全天空写真の撮影を行った。林内に長さ12mの定点観測用土台を鉄パイプで組み、土台上の魚眼レンズ(Nikon Fisheye 8mm f/2.8)を取り付けた写真機(Nikon F2)をスライドさせながら30cm間隔で36枚の全天空写真を撮影した。リタートラップについては第二章(2-1-3項)に説明したとおりである。シュート伸長量の調査は、林冠梢端部(N=32)と地上高10mの林冠最下部(N=33)において、1994年11月から1996年11月まで月1回の間隔で行った。シュート伸長量は、予めマークしたシュート基点からシュート先端までの距離をメジャーによって計測した。

全天空写真の解析はHemiView (DELTA-T Device UK)を用いた。植物体と空の区別は困難であるが(Kato and Komiyama 2000)、本研究では各月の写真に対して最も適切に空を判別できる閾値(256色のグレースケールから選択)をディスプレイ上において目測判断した。写真の解析からギャップフラクション法(Welles 1990)によって、LAIに類似する有効葉面積指数(LAI_{ef})が計算できる(Chen *et al.* 1991)。LAI_{ef}は幹枝表面積や林冠の形状によっても変化する値であり、LAIはLAI_{ef}にクランピングファクター(Ω)(Chen *et al.* 1997)を乗じ、幹枝表面積に関する指数を減じることで求めることができる。なお Ω は林分ごとに異なると報告されている(Barclay and Trofymow 2000)。1996年の伐倒調査時のLAI_{ef}に対する、伐倒調査時に得られたLAI(第二章2-3-1項, LAI=5.77)の比を天岳良ヒノキ人工林の Ω とした。 Ω は大きな林冠孔隙が存在しなければ比較的季節変化が少ないこと(Chen *et al.* 1997)から、 Ω の季節変化は無いと仮定した。また

本研究では Ω に幹枝表面積に関する指数も含まれていると考え、 $LAI=LAI_{ef} \times \Omega$ とした。

SHEF 落葉広葉樹林では、2002 年の 4 月から 11 月にかけて月 2 回の割合で全天空写真を撮影した(佐藤ら 2004)。撮影場所は P3 プロット内に設けた 18 箇所の固定観測地点である。撮影高はササ群落に被陰されないよう 1.5m とした。PPFD センサー(LI-190SA、LI-COR, inc. Nebraska USA)を林冠観測タワー最上部と林床上 1.5m に設置し、5 分間隔で瞬間値を記録して林冠直上に対する林床の相対的な PPFD 値(RPPFD,%)を計算した。前述したように全天空写真における閾値の決定は困難である。SHEF においては、全天空写真の撮影日に最も近い曇天日の 9:00 から 15:00 の間の平均相対 PPFD(RPPFD)を求め、その値と同等の開空度(ISF)が得られるように全天空写真の閾値を決定した。全天空写真の解析は HemiView (DELTA-T Device UK)を用い、 LAI_{ef} を計算した。

林冠構造が不均一な状態から一様な状態へ変化する時期の LAI の測定を 2004 年の春に行った。シラカンバ、ミズナラ、ハリギリはそれぞれ 5 月 6 日、5 月 10 日、5 月 14 日まで開葉が認められなかった。2004 年 5 月 10 日から 6 月 8 日にかけて毎週 2 回の間隔で、シラカンバでは 2 層(23~23.5m, 18~18.5m)、ミズナラとハリギリでは 4 層(22.5~23m, 19~19.5m, 16~16.5m, 11~11.5m)について下記のような測定を行った。シラカンバとミズナラについて、各層それぞれ一次枝を 3 本ずつ選び、そこにある 2 次枝を最小単位として区別し、それぞれの二次枝に着葉する個葉の縦横長を測定した(各層シラカンバ 34~84 枚、ミズナラ 17~27 枚)。また個葉の面積を推定するため、10~15 枚のサンプルを実験室に持ち帰り、縦×横の値(LW)と葉面積(ILA)の相関関係を調べた。この作業はシラカンバについては 5 月 12 日、5 月 17 日、5 月 20 日、5 月 28 日に、ミズナラについては 5 月 17 日、5 月 20 日、5 月 28 日に行った。どの場合も LW と ILA 回帰直線の切片は有意でなく($p > 0.1$)、従って切片を 0 とした LW と ILA の比例関係式を作成した。両樹種において 5 月 20 日と 5 月 28 日の回帰直線間に有意差は認められなかったため(共分散分析 $p > 0.05$)、5 月 20 日以降は 5 月 20 日と 5 月 28 日のデータをプールして求めた回帰直線から ILA を推定した。ハリギリでは 1 芽から出る個葉が 8~10 枚程度集合しており、それらは鉛直方向から見ると円または楕円として見ることができた。従ってこの個葉の集合体を最小単位と見なし、鉛直から見下ろして二方向の長さを測定し、円又は楕円の面積を推定した。測定は各層でそれぞれ 12~17 個の芽について行った。

葉面積の単位を個葉とし(ハリギリでは最小単位の円・楕円面積)、各測定日での個葉面積の発達率 $P(i,d)$ を以下のように表した。

$$P(i,d) = \frac{Larea(i,d)}{Lmax(i)} \cdot 100 \quad (3-3.1)$$

d は測定日、 i は個葉番号、 $Larea(i,d)$ は i 番目個葉の測定日(d)の面積、 $Lmax(i)$ は 6 月 8 日の個葉の面積である。6 月 8 日には 3 樹種とも(シラカバは春葉)葉の展開が終了したと判断された。

LAI の 5 月から 6 月にかけての経時変化を求める光学的手法として、全天空写真とキャノピーアナライザーを用いた。キャノピーアナライザー(LI-2000、LI-COR, inc. Nebraska USA)の測定は 2 台利用モードとし、タワーによる影響がなくなるように周辺を歩きながら地上高 1.5~2m の場所で 100~150 回の測定を行った。調査は 5 月 10 日、5 月 17 日、5 月 20 日、5 月 25 日、5 月 28 日、5 月 31 日、6 月 3 日、6 月 7 日、6 月

15 日の曇天時、又は夕方の直達光が入射しない条件で行なった。LI-2000 キャンピアーアナライザーの葉面積指数に類似する出力である PAI について、各測定日での PAI の相対値(P_{PCA})を以下のように定義した。

$$P_{PCA} = PAI / PAI_{MAX} \cdot 100 \quad (3-3.2)$$

PAI_{MAX} は 6 月 7 日の PAI である。

キャンピアーアナライザーでの測定と同時に、全天空写真の撮影を行った。写真の閾値を決めるため、撮影時に 30 回の相対光強度(RPPFD)の計測を行った。写真は HemiView(Delta-TDevice)を用いて解析を行ない、ISF と RPPFD が等しくなる閾値を用いた。LAI_{ef} について、各測定日での LAI_{ef} の相対値(P_{photo})を以下のように表した。

$$P_{photo} = LAI_{ef} / LAI_{ef_{MAX}} \cdot 100 \quad (3-3.3)$$

LAI_{ef_{MAX}} は 6 月 7 日の全天空写真による LAI_{ef} である。

3-3-3 結果と考察

Fig. 3.3.1 に天岳良ヒノキ人工林における LAI_{ef}、林冠梢端部及び最下部の当年シュート長、落葉量の季節変化を示した。林冠最下部のシュートの伸長量は梢端部のシュートより少なかったが、季節変化のパターンは同じであった。LAI_{ef} は明瞭な季節変化パターンを示し、8~9 月に最大値を示した。1995 年におけるシュートは 5 月から 9 月にかけて著しく伸長成長し、それとともに LAI_{ef} の増加が見られた。1995 年 10 月 26 日から 1996 年 2 月 13 日までシュート伸長成長の測定を行わなかった。この間の梢端部シュートの若干の伸長成長は、10 月 26 日以降早い時期に生じたものと考えられる。落葉は 1994 年冬季から 1995 年 5 月にかけて生じており、この間 LAI_{ef} は低い値を示した。また落葉が始まる 1995 年 10 月以降、LAI_{ef} は減少傾向を示した。1996 年 3 月に行われた間伐の際に生じた林冠間隙は、全天空写真にほとんど写しこまれていなかった。1996 年を見ると、落葉のピーク時(1995 年 12 月)から少し遅れて LAI_{ef} は最小値を示し、4 月以降シュートの伸長とともに LAI_{ef} は増加した。このように落葉期間とシュート伸長期間を反映して LAI_{ef} の値が変動することから、LAI_{ef} は常緑針葉樹であるヒノキ人工林において葉面積の相対的な季節変化を反映する指標として利用できることがわかる。

以上のことから LAI_{ef} の季節変化パターンは、夏秋に高く冬春に低くなり、それは LAI の季節変化を反映していることが明らかである。この季節変化は定期的な振幅パターンを描いており、1 月 1 日を起算日とした積算日数(DOY)を変数として、以下のサイン関数式で近似することを考案した。

$$LAI_{ef} = A \cdot \sin[(DOY + B) \cdot \frac{\pi}{180}] + C \quad (3-3.4)$$

ここで A, B, C は定数パラメータである。次に全調査期間のデータを用い、(3-3.4)式の当てはめを非線形回帰分析(Gauss-Newton 法)から計算した(Fig. 3.3.2)。DOY に対する LAI_{ef} の値を見ると、年前半に LAI_{ef} のばらつきが強く認められるものの、6 年間のデータを用いた場合の重相関係数は 0.53 であり、すべての定数は有意($p < 0.001$, $A = -0.2450$, $B = 81.773$, $C = 2.652$)であった。年前半の LAI_{ef} のばらつきは、シュート伸長期や伸長量の年々変動が大きいからであろうと考えられる。

伐倒調査を行った日の DOY は 59 であり、(3-3.4)式と定数 A, B, C から伐倒時の LAI_{ef} は 2.50 と推定された。伐倒調査時の LAI の実測値は 5.77 であり、従って Ω は 2.31 と推定された。 Ω が年間を通じて定常であると仮定した場合、LAI の季節変化は 5.57 から 6.69(各月の算術平均で 6.09)と推定され、平均値 \pm 0.5 程度の年内変動を示した。最終的にヒノキ人工林における LAI の季節変化を以下の式で表すことができた。

$$LAI = -0.56606 \cdot \sin\left[(DOY + 81.773) \cdot \frac{\pi}{180}\right] + 6.1279 \quad (3-3.5)$$

これまでの針葉樹林における Ω の報告を調べると、ドイツの Norway spruce 林で 1.59~5.56(Kübner and Mosandl 2000)、カナダの Pseudotsuga 林で 1.59~2.02(Barclay *et al.* 2000)、ベルギーの ScotPine 人工林で 2.45(Jonckheere *et al.* 2005)、本研究のヒノキ人工林で 2.31 であり、針葉樹林の中でも Ω は大きく変化することがわかる。

Fig. 3.3.3 に SHEF 落葉広葉樹林における 2002 年の LAI_{ef} と RPPFD を示した。RPPFD は 4 月(4 月 12 日)から 5 月下旬(5 月 27 日=8%)にかけて急速に減少し、6 月下旬には 5%台になり、その後 9 月上旬(12 日)まで安定していた。RPPFD の増加は 9 月中旬以降には始まっており(9 月 27 日には確実に始まっていた)、11 月上旬(11 月 12 日)には 4 月上旬と等しくなった。無着葉期の林床直上(1.5m)での RPPFD は 67%であった。これらのことから RPPFD が 10%以下で十分に着葉していると考えられる期間が約 4 ヶ月間(6~9 月)、開葉及び落葉期間はその前後の 1~1.5 ヶ月間と考えられた。

LAI_{ef} は無着葉期には 0.8 前後を示し、RPPFD の減少に伴って増加した。7 月 2 日から 9 月 12 日まで、各 18 枚の全天空写真から得られた LAI_{ef} の平均値に有意差は認められず($p > 0.05$)、平均値は 4.59 と推定された。伐倒調査(8 月)による SHEF 落葉広葉樹林の LAI は 5.91 であり、 Ω は 1.29 と推定された。なお Ω が針葉樹林に比べて小さくなることは、広葉樹林の林冠梢端のクランピングが針葉樹林に比べて小さいことが原因の一つとして考えられており(Chen and Cihlar 1995)、本研究の結果においても同様な事が原因で SHEF 落葉広葉樹林の Ω が天岳良ヒノキ人工林より小さかったと考えられる。

以上のことから落葉広葉樹林では開葉期、安定期、落葉期からなる季節変化を示すことが明らかである。上述の LAI_{ef} の季節変動パターンに Ω を乗じ、開葉開始日を起算日とした日数(DOL_D)を変数として LAI の季節変化を以下の様に近似できた。ここで開葉開始日の DOY を D_S とする。 DOL_D を変数とした理由は、 D_S の大きな年々変化が観察されており、今後の研究に際して DOL_D の適用が適切であると考えたからである。

$$DOL_D < 42$$

$$LAI = 0.140714 \cdot DOL_D \quad (3-3.6)$$

$$DOL_D < 165$$

$$LAI = 5.91 \quad (3-3.7)$$

$$DOY < 314$$

$$LAI = 5.91 - \frac{5.91}{315 - (D_s + 165)} \cdot [DOY - (165 + D_s)] \quad (3-3.8)$$

ここで $DOL_D=42$ とは、2002~2004 年の開葉期間の平均日数、 $DOL_D=165$ とは 2002~2003 年の開葉期間 + 安定期間の平均日数、 $DOY=314$ とは 2002~2003 年の落葉完了日の平均 DOY である。観察の結果から落葉完了日の年々変動は大きくないと推定され、 DOY で表現することが適切であると判断した。また 2002 年及び 2003 年の D_s は、それぞれ 103 と 123 であった。今後の研究において、開葉・安定・落葉期間及び期日について詳細に検討する必要がある。

全天空写真を用いた解析は光学的解析方法の一種であり、光学的手法から葉面積を推定するためには、基本的に林冠構造の均一化が条件とされる(Wells 1990)。一方落葉広葉樹林では開葉時期は林冠構造が著しく変化し、林冠構造の均一条件が崩れると考えられる。Fig. 3.3.4 に 2004 年の開葉開始期から完了期までの P_{photo} 、 P_{PCA} 、シラカンバ、ミズナラ、ハリギリの $P(i)$ (葉発達率)を示した。全天空写真の P_{photo} とキャノピーアナライザーの P_{PCA} の変化はほぼ一致した。シラカンバの $P(i)$ は P_{photo} 、 P_{PCA} より 4 日程度早く上昇するが、ミズナラ及びハリギリの $P(i)$ は P_{photo} や P_{PCA} の変化とほぼ同様であった。また P_{photo} 、 P_{PCA} の時間経過に伴う上昇速度と、各樹種の $P(i)$ の上昇速度はほぼ同様であると見ることができた。さらに各樹種の開葉完了時期は P_{photo} 、 P_{PCA} の安定する時期と一致していた。これらのことから光学的手法を用いた解析結果は、林冠構造が不均一である開葉前半から中盤にかけて、特に重大な過大・過小評価をしていない事がわかった。全天空写真による LAI_{ef} は、開葉期の時間経過に伴う相対的な LAI の季節変化を概ね表すことができおり、従って(3-3.6)式によって開葉期の LAI の変化を表現できると考えられた。

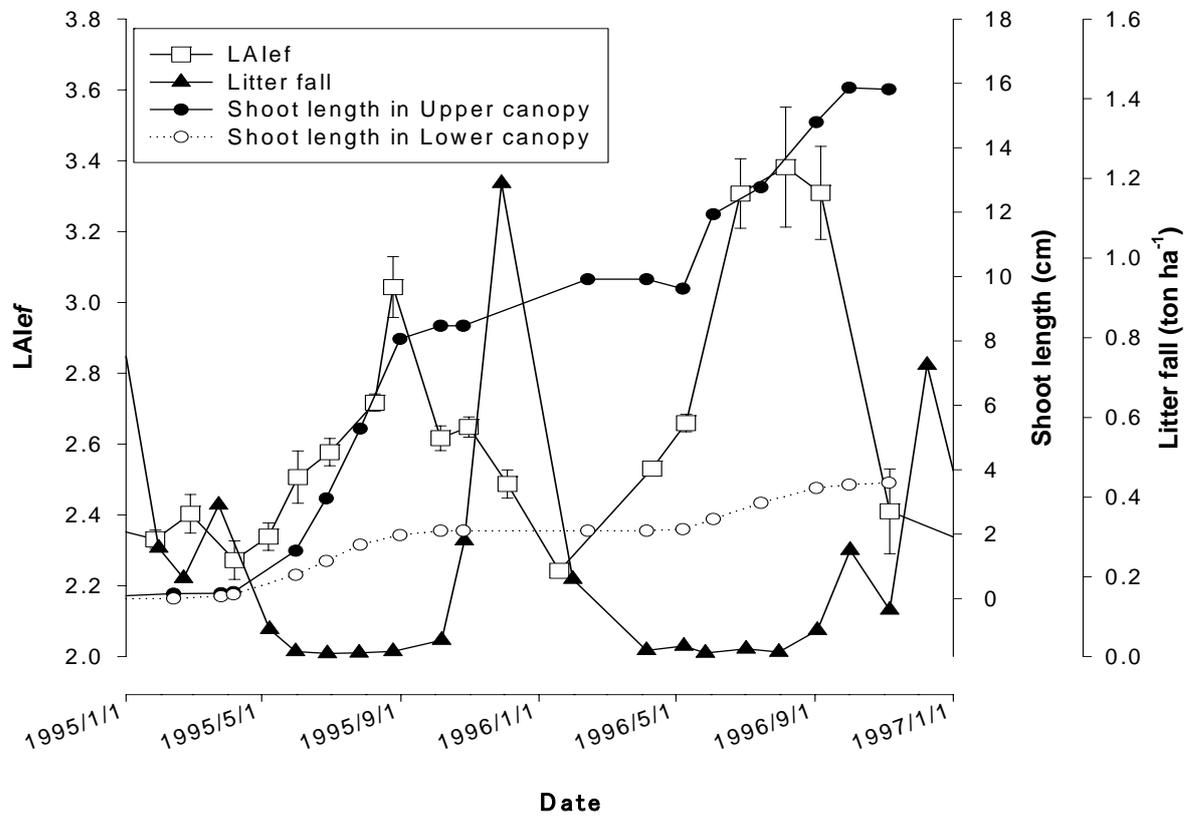


Fig. 3.3.1 天岳良ヒノキ人工林における、有効葉面積指数(LAIef)、林冠梢端部と最下部の当年シュート長(Shoot length)、落葉量(Litter fall)の季節変化

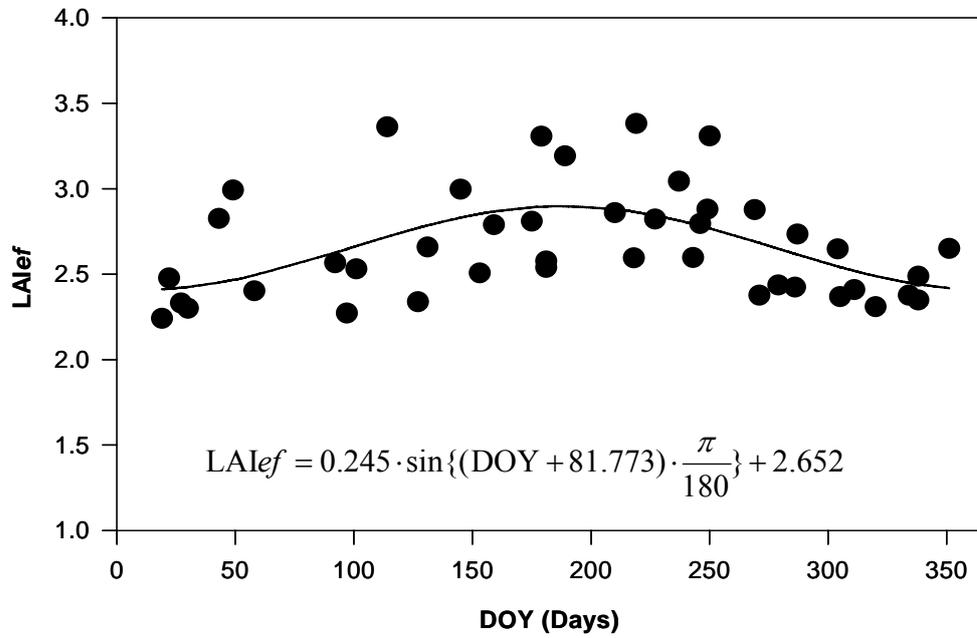


Fig. 3.3.2 天岳良ヒノキ人工林における、1月1日を起算日とした積算日数(DOY)に対する有効葉面積指数(LAI_{ef})の季節変化

図中の曲線は(3-3.4)式に当てはめたサイン関数であり、近似式は図中に示した

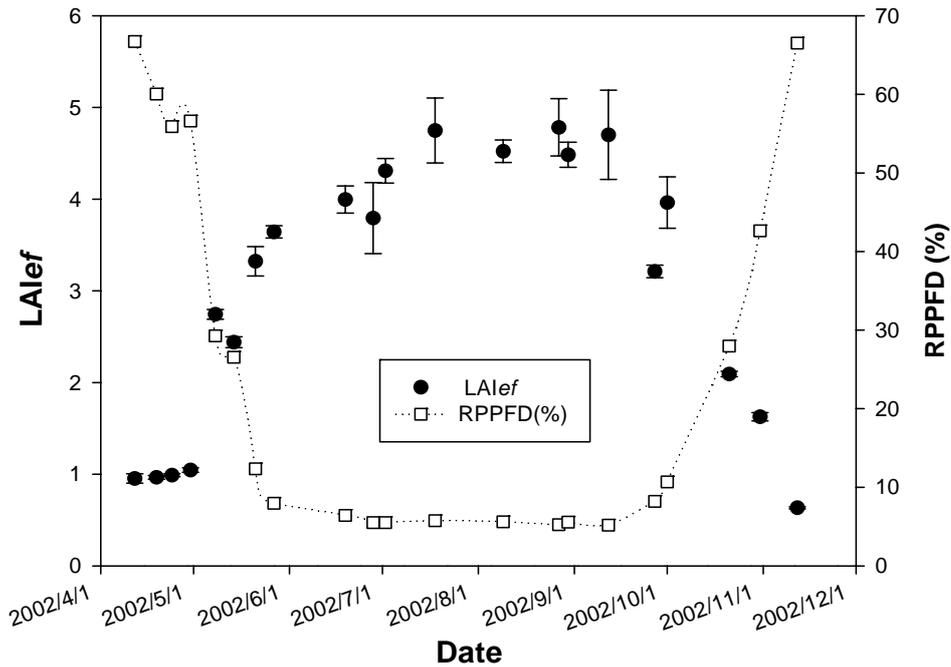


Fig. 3.3.3 SHEF 落葉広葉樹林における、2002 年の有効葉面積指数(LAI_{ef})とササ上固定観測点の相対光合成有効光量子束密度(RPPFD)の季節変化
 図中のエラーバーは標準誤差(SE)

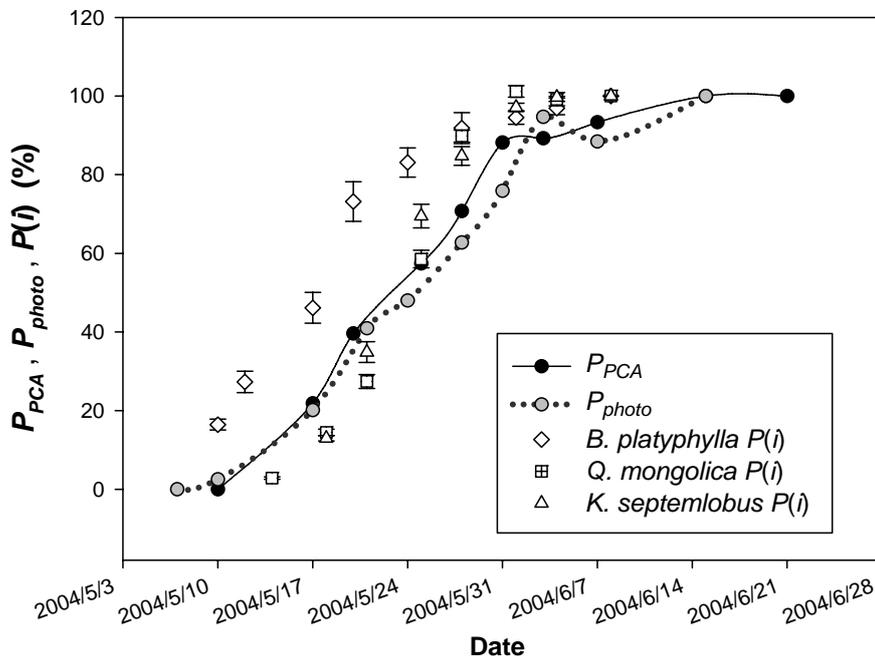


Fig. 3.3.4 SHEF 落葉広葉樹林における、2004 年の開葉開始期から完了期までの P_{photo} (3-3.3 式)、 P_{PCA} (3-3.2 式)、シラカンバ(*B. platyphylla*)、ミズナラ(*Q. mongolica*)、ハリギリ(*K. septemlobus*)の葉発達率 [$P(i)$] の変化
 図中のエラーバーは標準誤差(SE)

3-4 林冠内光環境の観測とその再現 (ヒノキ人工林と落葉広葉樹林)

3-4-1 はじめに

前節では全天日射からの直達光と散乱光の分離手法、及び葉面積指数とその季節変化を明らかにしてきた。本節では第二章で明らかにした葉面積の垂直分布及び葉傾角頻度分布と垂直分布を組み合わせ、林冠内の光透過確率を推定することを目的とする。光透過確率モデルの詳細は APPENDIX-II(B)に記載し、本論では林冠内に設置した光合成有効光量子束密度(PPFD)センサーによる観測値を、林冠光透過確率モデルから再現することを目標とする。天岳良ヒノキ人工林は常緑樹林であるが、葉面積指数の季節変化を加味する必要性の検討に重点を置く。羊ヶ丘実験林(SHEF)内の落葉広葉樹林では葉群の成熟期に焦点を絞り、葉傾角頻度分布が林内光強度の推定値に与える影響の検討に重点を置く。

3-4-2 測定方法 (ヒノキ人工林)

林冠内の相対光強度の時系列的変化を明らかにするため、1993年6月から1997年3月まで10分間隔で光合成有効光量子束密度(PPFD: $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$)の瞬間値を、林冠直上(PPFD_{top})で計測した。また1993年6月から1995年5月まで10分間隔で、PPFDの瞬間値を林冠最下部(地上高10m, PPFD_{under})で計測した。PPFD_{top}はLI-190SA(LI-COR, inc. Nebraska USA)を用い、PPFD_{under}はIKS-25(小糸工業)を用いた。IKS-25は理想的な光合成有効光量子束密度の波長分布特性と異なるため(Kobayashi and Okada 1995)、LI-190SAで補正を行った。PPFD_{under}は林冠最下部の光環境を代表すると思われる十分に均一な葉群の下部に設置した。

林冠最下部の全光(散乱光+直達光)の相対光強度(RPFDI_{global}:%)を、PPFD_{top}に対するPPFD_{under}の百分率として求めた。さらに毎日の10:00~15:00のRPFDI_{global}を月毎に平均した値をRPFD_g(%)と定義した。

林冠最下部(*ju*層)でのモデル計算による全光レベルの光強度[SPFD(*ju*)_{global}]は、直達日射量、散乱日射量別に計算した光強度を積算することとし、林冠最下部の相対光強度[SRPFD(*ju*)_{global}]を下記のように計算した[APPENDIX-II(B)]。

$$PF_{sun} = \frac{F_{sun}(ju)}{LAD(ju)} \quad (3-4.1)$$

$$PF_{shade} = \frac{F_{shade}(ju)}{LAD(ju)} \quad (3-4.2)$$

$$SPFD(ju)_{global} = PF_{sun} \cdot I_{global} + PF_{shade} \cdot I_{dif}(ju) \quad (3-4.3)$$

$$SRPFD(ju)_{\text{global}} = SPFD(ju)_{\text{global}} / PPFD_{\text{top}} \quad (3-4.4)$$

ここで ju は林冠最下層であり、 $LAI(ju)$ 、 $Fsun(ju)$ 、 $Fshade(ju)$ は林冠最下部の ju 層内の葉面積密度、直達光受光葉面積密度、散乱光受光葉面積密度である。 I_{global} は APPENDIX-III(A) の略語定義で示されるが、ここでの単位は(3-2.5)式を用いて光合成有効光量子束密度(PPFD, $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$)とする。 $I_{\text{dif}}(ju)$ は ju 層における散乱日射量で APPENDIX-III の(IIIB-7)式で表されるが、やはり単位は PPFD($\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$)とする。さらに毎日の 10:00~15:00 の $SRPFD(ju)_{\text{global}}$ を月毎に平均した値を $SRPFD_g(\%)$ と定義した。

3-4-3 結果と考察 (ヒノキ人工林)

林冠直上に入射する、水平面における散乱光の PPFD(I_{dif})、直達光の PPFD(I_{dir})、全光の PPFD($PPFD_{\text{top}}$)の季節変化を月積算値($\text{molm}^{-2}\text{month}^{-1}$)として Fig. 3.4.1 に示した。12月を中心とした冬場は $PPFD_{\text{top}}$ が小さくなり、太陽高度の上昇とともに $PPFD_{\text{top}}$ が増大する季節変化を示した。散乱光 PPFD と直達光 PPFD の変化を見ると、1993~1994 年は両光が $PPFD_{\text{top}}$ と同様な季節変化を示し、散乱光 PPFD が常に直達光 PPFD より卓越していた。1995~1996 年の冬期は $PPFD_{\text{top}}$ が他年と比べて高く、直達光 PPFD が散乱光 PPFD より卓越しており、1996~1997 年の冬期も同様な傾向が見られた。全年を平均すると散乱光 PPFD が 60%、直達光 PPFD が 40% を占め、天岳良ヒノキ人工林の光環境は散乱光が卓越していた。さらに植物の成長期間である春~秋では、著しく散乱光量が卓越していると考えられた。

Fig. 3.4.2 に観測による相対光強度である $RPFD_g(\%)$ 、モデルによる相対光強度である $SRPFD_g(\%)$ 、及び計算に使用した LAI の季節変化を示す。また葉面積指数を天岳良ヒノキ人工林の平均値である 6.09 に固定した場合の $SRPFD_g(\%)$ を併記した。1993 年 6 月は高い $RPFD_g$ を示し、落葉期の始まる 12 月まで $RPFD_g$ が減少した。6 月はタワー完成直後であり、枝葉が人為的に少なくなっていたことが 6 月の高い $RPFD_g$ 原因と考えられた。1994 年は 1 月から 3 月まで $RPFD_g$ は増加し、その後徐々に 5 月まで減少した。これは冬季の落葉による林冠の疎開と、その後のシュートの伸長による LAI の増加に対応すると考えられた。6 月にいったん増加した $RPFD_g$ は 7 月にかけて急激に減少し、以降 9 月まで緩やかに減少した。12 月から 1995 年の 2 月までは $RPFD_g$ の増加期となり、LAI の減少期と一致した。6 月と 11 月に $RPFD_g$ の凹凸傾向が見られた。これまでに太陽高度と葉傾角との相互関係が直達光入射確率に影響を与えると報告されており(Forseth and Norman 1993, 齊藤ら 1995)、この一時的変化の一要因となった可能性が考えられた。このように $RPFD_g$ の季節変化は基本的に落葉とシュートの伸長に起因した葉面積の季節変化によって説明され、太陽高度の年変動でその詳細が決まるのであろう。

次にモデルによる結果を見ることにする。一定の LAI を仮定した場合の $SRPFD_g$ は、春~秋にかけて $RPFD_g$ の減少や冬~春にかけての $RPFD_g$ の増加を全く表すことができなかった。一方 LAI の季節変化を仮定した場合の $SRPFD_g$ は $RPFD_g$ と同じ季節変化を示し、1994 の春に最大値を示した後、9 月の最低値まで緩やかに減少し、その後 1995 年 4 月の最大値まで増加した。このモデルシミュレーション結果は観測値とほぼ一致していると考えられたが、6 月や 11 月に見られた $RPFD_g$ の一時的な増加までは再現できな

った。

愛媛県のスギ人工林で測られた全光(散乱光+直達光)の相対照度(照度計による測定)の季節変化では、葉量が増加し始めても太陽高度の上昇と共に6月頃まで全光相対照度が増加する傾向が報告されている(安藤ら 1983)。この試験地では除伐と枝打ち後の測定のため林冠がパッチ状に開放されていた状況が考えられ、太陽高度と直達光の影響がより強く相対照度の季節変化に影響していると考えられた。しかし天岳良ヒノキ人工林において林冠直上の直達光と散乱光の月積算光量を比べると明らかに散乱光量が卓越していたのは前述の通りである(1.1~4倍)。また林冠が十分閉鎖しており、林冠直下の F_{sun} (直達光受光葉の葉面積)が小さかった(0.9%~2%)。従って $RPFD_g$ は基本的に LAI の増減に対応した季節変化を示したと考えられる。また $RPFD_g$ の年変動パターンと LAI の季節変化を考慮した $SRPFD_g$ の年変動のパターンが同じであることから、LAI の季節変化を(3-3.5)式で表現できていると考えられた。このことから天岳良ヒノキ人工林の林冠光合成モデル化において、LAI の季節変化には(3-3.5)式を用いることにした。

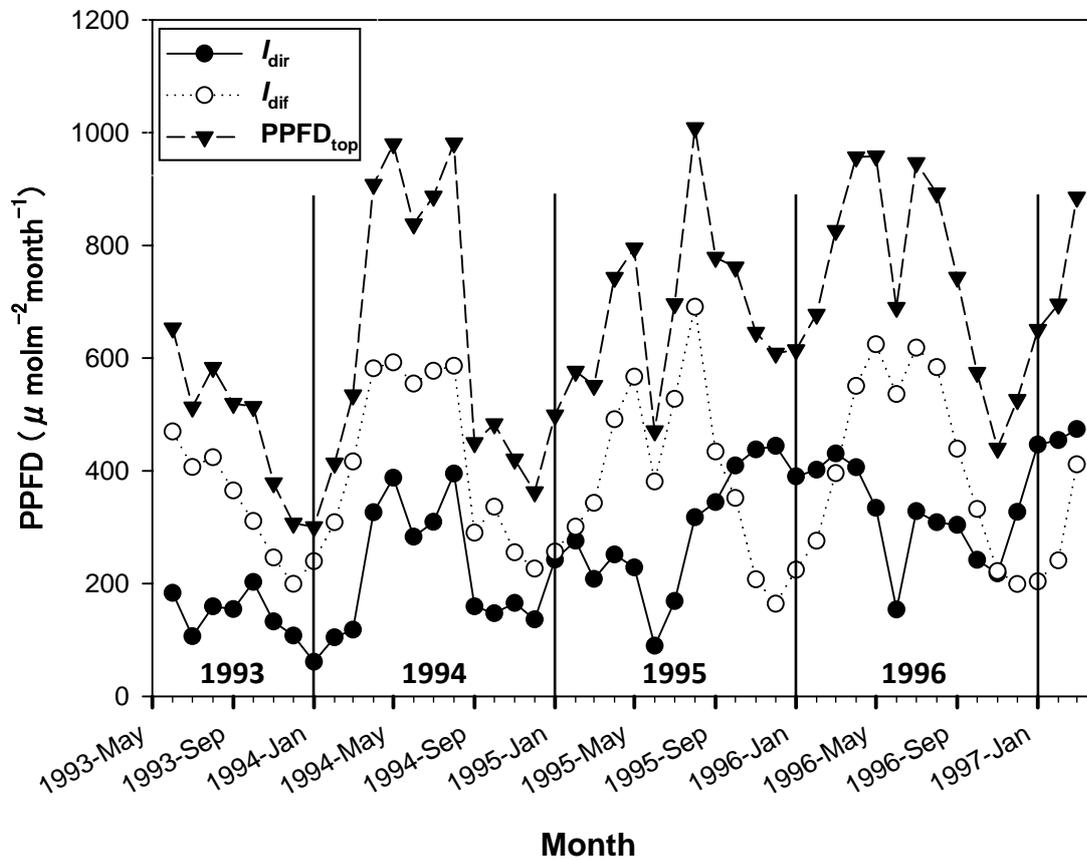


Fig. 3.4.1 天岳良ヒノキ人工林における、1993年6月から1997年3月にかけての全天PPFDの月積算値(PPFD_{top})、直達光のPPFD月積算値(I_{dir})、散乱光のPPFD月積算値(I_{dif})の季節変化

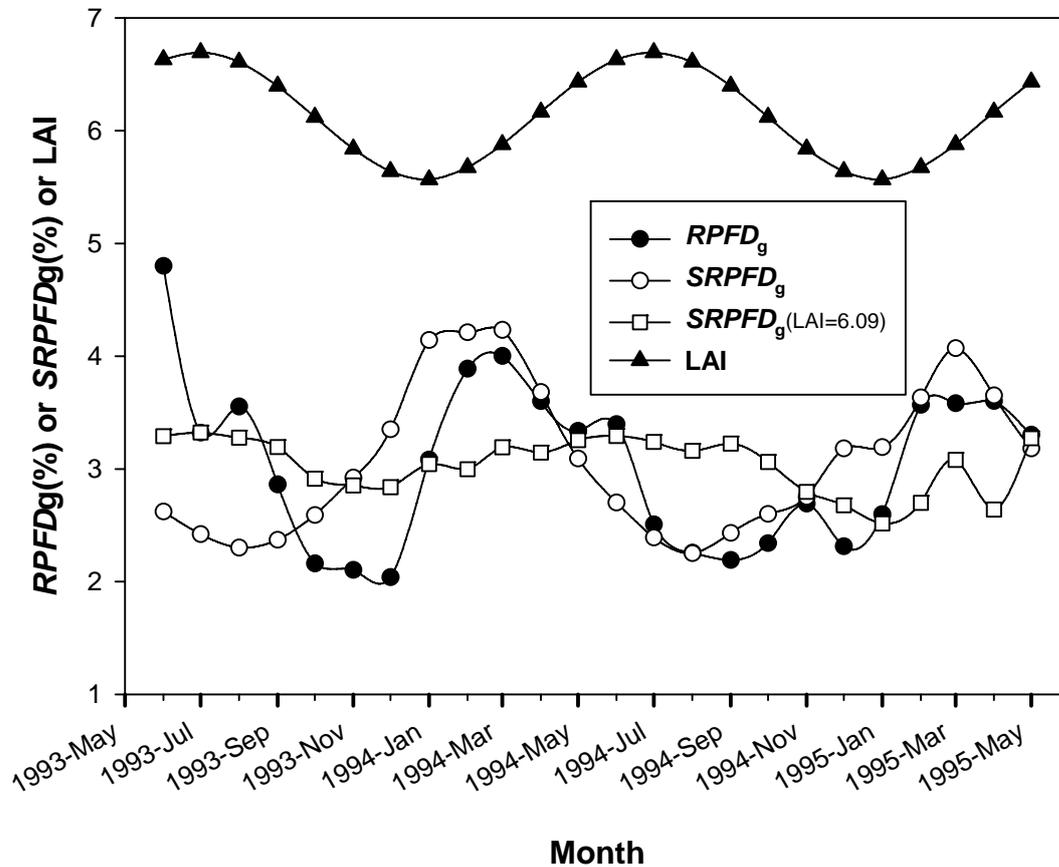


Fig. 3.4.2 天岳良ヒノキ人工林における、1993年6月から1995年5月にかけての、林冠最下部における相対光強度の観測値($RPFD_g$)、同計算値($SRPFdg$)、葉面積指数(LAI)を6.09に固定したときの相対光強度の計算値($SRPFdg(LAI=6.09)$)、計算に用いたLAIの季節変化

3-4-4 測定方法 (落葉広葉樹林)

SHEF 落葉広葉樹林内に設置した 26m の樹冠観測タワー最上部(26m)に PPFD センサー(LI-190SA、LI-COR inc, Nebraska USA)を設置し、また林内の 19m(2 層)、16m(3 層)、10m(4 層)にそれぞれ 10、10、7 台の PPFD センサーを設置した。この際、2、3、4 層に各一台 LI-190SA を、それ以外は PAR-02(PREDECO., LTD、東京)を設置した。PAR-02 は林内で LI-190SA と感度の比較検討を行い、両者は正比例関係にあることを確認した。各 PPFD センサー出力はデータロガー(CR10X、CAMPBELL SCIENTIFIC, inc, Utah USA)を用い、5 分間隔で出力電圧値を記録した。測定は 2004 年 6 月 1 日から 8 月 31 日まで行った。

SHEF 落葉広葉樹林内に設置した 0.25ha プロット(P3)及び樹冠観測タワー周辺の林床に 20 箇所の定点を設定し、ササ上の 3m 以下(5 層)の場所で PPFD を測定した。PPFD センサーは LI-190SA、データロガーは LI-1400(LI-COR, inc. Nebraska USA)を用い、1 セットを樹冠観測タワー最上部に設置し、もう 1 セットを用いて林内の PPFD を測定した。1 秒間隔で出力電圧値を記録し、1 定点につき 30 回以上測定した。なお両セットは 1 秒間隔で完全に同期している。測定は 2004 年 6 月 1 日から 8 月 31 日まで、2 週間に一回以上の間隔で曇天日に行った。

Fig. 3.4.3 に 2004 年 6 月から 9 月までの日積算 PPFD を示した。この図から晴天日として 2004 年 7 月 14 日を、曇天日として 2004 年 7 月 8 日を選んで解析を行う。次に A. 散乱光入射確率と B. 直達光入射確率の計算手法を述べる。

A. 散乱光入射確率

7 月 8 日(曇天日)の 06:10 から 16:00 まで、第 2 層から第 5 層の散乱光の相対光強度[$RPFD_{dif}(j), \%$]を次のように求める。

$$RPFD_{dif}(i,j) = \frac{PPFD(i,j)}{PPFD_{top}} \cdot 100 \quad (3-4.5)$$

$$RPFD_{dif}(j) = \frac{\sum_i RPFD_{dif}(i,j)}{Count(j)} \quad (3-4.6)$$

ここで $PPFD(i,j)$ は j 層の各センサー(i)の出力値、 $PPFD_{top}$ は樹冠観測タワー最上部での PPFD 出力値、 $Count(j)$ は j 層に所属するすべての PPFD センサーの合計測定回数である。曇天日では同一センサーによる時間的な相対光強度の変動は小さかった。また $RPFD_{dif}(i,5)$ を曇天日であった 6 月 30 日、7 月 6 日、7 月 12 日について解析したところ、各日の平均 $RPFD_{dif}(i,5)$ に有意差が認められず($p > 0.9$)、 $RPFD_{dif}(i,5)$ を 3 日間の平均値($n=60$)として計算した。

B. 直達光入射確率

7 月 14 日(晴天日)の 04:50 から 18:35 まで、 $PPFD_{top}$ の測定値を Erbs モデル(3-2 節)によって直達光の

PPFD(I_{dir})と散乱光のPPFD(I_{dif})に分離した。第2層から第4層のPPFD(i,j)及びRPFDD_{dif}(i,j)から以下の様に j 層の直達光入射確率[$P_{dir}(j),\%$]を求める。

$$1 \leq \frac{PPFD(i,j) - I_{dif} \cdot RPFDD_{dif}(i,j)/100}{I_{dir}} \text{ である時}$$

$$P_{dir}(i,j) = 1 \quad (3-4.7)$$

$$1 > \frac{PPFD(i,j) - I_{dif} \cdot RPFDD_{dif}(i,j)/100}{I_{dir}} \text{ である時}$$

$$P_{dir}(i,j) = 0 \quad (3-4.8)$$

$$P_{dir}(j) = \frac{\sum_i P_{dir}(i,j)}{Count(j)} \cdot 100 \quad (3-4.9)$$

上式は林冠内の各測定値から推定散乱光量を減じた値(Epen)が林外の推定直達光量より小さい場合は、直達光は入射していない、それ以外の場合は直達光が入射したということを表す。Epenは半影(penumbra)を含むと考えられるが、本研究ではEpenは散乱光に含まれると定義した。

2004年7月8日(曇天日)の散乱光成分の相対光強度[RPFDD_{dif}(j),%]及び2004年7月14日(晴天日)の直達光受光確率[$P_{dir}(j)$]について、シミュレーションモデルから求めた値[SRPFDD_{dif}(j),%]及び[$SP_{dir}(j)$,%]と比較検討するために、SRPFDD_{dif}(j)はAPPENDIX-III(IIIB-7)式を用い、また $SP_{dir}(j)$ はAPPENDIX-III(IIIB-3)式を用い、それぞれを以下の様に計算した。

$$SRPFDD_{dif}(j) = \frac{I_{dif}(j)}{I_{dif}} \cdot 100 \quad (3-4.10)$$

$$SP_{dir}(j) = \frac{Fsun(j)}{LAD(j)} \cdot 100 \quad (3-4.11)$$

シミュレーションモデルによる計算に際し、林冠構造全般に関して以下のAとBの初期値を用い、葉傾角に関してCに示す5種類の設定を行った。

- A. 林冠を23層に分離した。
- B. 葉面積の垂直分布のパラメータは、第二章で示した2003年3月の毎木調査から得られた林分レベルの積算葉面積指数(CLAI)を用いた(第二章 Fig. 2.3.13)。
- C. 葉傾角の垂直分布は5パターンを作成した。
 - C-1. 層厚2mの実測値から、それぞれの楕円体率 χ を用いる場合。

- C-2. 林冠を上層、中層、下層に分け、それぞれの楕円体率 χ を用いる場合。
- C-3. 第二章(2-3.7)式から、23 層すべてにそれぞれの楕円体率 χ を用いる場合。
- C-4. 林冠を一つの層として扱い、一つの楕円体率 χ (実測値 $\chi=2.74$)を用いた場合。
- C-5. 林冠を一つの層として扱い、 χ が光透過確率に及ぼす影響を探るために、 χ を 0.5、1、5、10 と変化させた場合。

$P_{\text{dir}}(j)$ 、 $SP_{\text{dir}}(j)$ は、太陽高度別(10~30 度、30~50 度、50~70 度)に集計した。なお C-1~C-4 で用いた楕円体率(χ)及び林冠梢端からの積算層に対する楕円体率($c\chi$)、LAI の垂直分布[$CLAI_n(j)$]を Table 3.4.1 に示す。

3-4-5 結果と考察 (落葉広葉樹林)

2004 年 7 月 8 日(曇天日)の 2 層~5 層の観測値である $RPF_{\text{dir}}(j)$ は、それぞれ 24.5%、11.1%、5.6%、4.2%であった。完全な葉傾角の実測値を用いて計算した C-1 の $SRPF_{\text{dir}}(j)$ と観測値である $RPF_{\text{dir}}(j)$ を比較すると、2 層から 5 層まで $RPF_{\text{dir}}(j)$ の 95%信頼区間内に C-1 の $SRPF_{\text{dir}}(j)$ が含まれることがわかった (Fig. 3.4.4)。C-2 と C-4 の $SRPF_{\text{dir}}(j)$ も、2 層から 5 層まで $RPF_{\text{dir}}(j)$ の 95%信頼区間に含まれていた。C-3 の場合、 $SRPF_{\text{dir}}(j)$ は 5 層で $RPF_{\text{dir}}(j)$ より小さくなったが(3.7%)、2 層から 4 層までは $RPF_{\text{dir}}(j)$ の 95%信頼区間に含まれていた。葉傾角パターンの $SRPF_{\text{dir}}(j)$ からのずれを誤差標準偏差(RMSE, 3-2.3 式)で比べると、パターン C-3 の RMSE が最小であった。これは 2 層から 4 層で、パターン C-3 の $SRPF_{\text{dir}}(j)$ が $RPF_{\text{dir}}(j)$ と非常に近似した値を算出していたためである。いずれの垂直分布パターンを用いたシミュレーションによる散乱光の光透過確率[$SRPF_{\text{dir}}(j)$]も、観測値[$RPF_{\text{dir}}(j)$]と非常に近似した値が得られることがわかった。

次に C-5 についての結果を見る。 χ を 0.5、1、5、10 と変化させた場合、 $\chi=1$ での RMSE が最小となったが、パターン C-1~C-4 の RMSE より大きい値であった。また 2 層を除き、 $RPF_{\text{dir}}(j)$ の 95%信頼区間に $SRPF_{\text{dir}}(j)$ が含まれなかった。 $\chi=1$ は球体角度分布モデル(Spherical distribution: De Wit 1965)として多くのモデルに組み込まれているが、散乱光の光強度を表すには必ずしも適切ではないことがわかった。 $\chi=0.5$ 、5、10 の場合は、特に 3 層と 5 層で $RPF_{\text{dir}}(j)$ の 95%信頼区間に $SRPF_{\text{dir}}(j)$ が含まれず、また RMSE もパターン C-1~C-4 に比べて高い値になった。これらのことから散乱光の林冠内分布の推定精度を高める上で、林冠全体を一層として葉傾角頻度分布を調べることは必要であるが、多層に分離した詳細な測定は必ずしも必要ではないことがわかった。

2004 年 7 月 14 日の直達光入射確率について、C-1~C-5 のシミュレーションモデルから求めた値[$SP_{\text{dir}}(j)$]と、観測値[$P_{\text{dir}}(j)$]について検討した。 $P_{\text{dir}}(j)=0$ である場合が 3 層の太陽高度 10~30 度の場合に存在した。パターン C-1 の層別太陽高度別の $P_{\text{dir}}(j)$ と $SP_{\text{dir}}(j)$ を比較した(Fig. 3.4.5)。両者は一次関数で表される関係にあり、切片は有意ではなかった($p > 0.4$)。従って $P_{\text{dir}}(j)$ に対する $SP_{\text{dir}}(j)$ を比例関係として扱えば、決定係数は 0.73、傾き 0.89 の関係にとり、傾きは 1 と有意に異ならなかった($p > 0.1$)。このようにパターン C-1~C-5 の $P_{\text{dir}}(j)$ と $SP_{\text{dir}}(j)$ の関係を調べると、すべてのパターンで切片は有意で無く、比例関係と見ることができた。また傾きが 1 と有意に異なったのはパターン C-5 の $\chi=0.5$ 及び $\chi=1$ であり($p < 0.05$)、他のパターンは 1 と有

意に異ならなかった($p > 0.1$)。傾きが 1 と異ならなかったパターン C-1~C-5($\chi=5,10$)の内では、パターン C-2 の決定係数が最も高く($r^2=0.89$)、パターン C-4($r^2=0.84$)、C-1($r^2=0.73$)、C-3($r^2=0.7$)、パターン C-5 の $\chi=5$ ($r^2=0.68$)、 $\chi=10$ ($r^2=0.56$)と続いた。

本章で用いた光透過確率モデルは、実測の葉面積の垂直分布構造及び葉傾角に基づき、散乱光、直達光ともに林内光環境条件を高い精度で表すことができた。従って林冠光合成モデル内にある光透過確率サブモデルには、本章及び APPENDIXIII に記載したモデル構造を利用することにする。

これまで一般的に用いられてきた球体角度分布を表す係数($\chi=1$)を用いた場合、散乱光量、直達光量ともに観測値との間に誤差が生じることが明らかとなった。つまり散乱光、直達光の林冠内分布を推定する際、葉傾角頻度分布を実測値に基づいて考慮すべきである。特に球体角度分布モデルの平均葉傾角は 57 度、SHEF 落葉広葉樹林の平均葉傾角は 30 度であり、少なくとも 30 度よりも小さい平均葉傾角が予想される森林では葉傾角の実測値を用いた林冠構造のモデル化を行うことが必要であると考えられた。

Table 3.4.1 SHEF 落葉広葉樹林における、光透過確率[SRPFD_{dir}(j)及び SP_{dir}(j)]を計算するための、林冠内構造パラメータの垂直分布

高さ(m)	CLAI _n	j (層)	各層内の楕円体率(χ)				梢端部から積算層に対する楕円体率($c\chi$)			
			C-1	C-2	C-3	C-4	C-1	C-2	C-3	C-4
3	1.000	1	3.92	3.70	6.06	2.74	2.74	2.74	2.83	2.74
4	1.000	2	3.92	3.70	6.06	2.74	2.74	2.74	2.83	2.74
5	0.995	3	3.92	3.70	5.98	2.74	2.74	2.74	2.81	2.74
6	0.988	4	3.92	3.70	5.86	2.74	2.74	2.74	2.79	2.74
7	0.980	5	3.92	3.70	5.72	2.74	2.74	2.74	2.76	2.74
8	0.968	6	3.92	3.70	5.54	2.74	2.74	2.74	2.73	2.74
9	0.952	7	3.92	3.70	5.32	2.74	2.74	2.74	2.68	2.74
10	0.930	8	3.92	3.70	5.02	2.74	2.74	2.74	2.62	2.74
11	0.900	9	3.92	3.70	4.68	2.74	2.74	2.74	2.54	2.74
12	0.866	10	4.13	3.70	4.32	2.74	2.64	2.74	2.45	2.74
13	0.829	11	4.13	3.70	4.00	2.74	2.64	2.74	2.37	2.74
14	0.793	12	4.12	3.70	3.72	2.74	2.56	2.74	2.29	2.74
15	0.754	13	4.12	2.14	3.45	2.74	2.56	2.12	2.22	2.74
16	0.708	14	3.49	2.14	3.18	2.74	2.47	2.12	2.14	2.74
17	0.649	15	3.49	2.14	2.88	2.74	2.47	2.12	2.05	2.74
18	0.570	16	2.57	2.14	2.54	2.74	2.36	2.12	1.93	2.74
19	0.466	17	2.57	2.14	2.19	2.74	2.36	2.12	1.79	2.74
20	0.335	18	2.24	2.14	1.85	2.74	2.17	2.12	1.64	2.74
21	0.198	19	2.24	2.14	1.58	2.74	2.17	2.12	1.49	2.74
22	0.086	20	2.09	2.14	1.40	2.74	2.06	2.12	1.37	2.74
23	0.024	21	2.09	1.76	1.31	2.74	2.06	1.76	1.30	2.74
24	0.008	22	1.64	1.76	1.29	2.74	1.64	1.76	1.29	2.74
25	0.002	23	1.64	1.76	1.28	2.74	1.64	1.76	1.19	2.74

C-1: 実測した 2m 層厚による葉傾角の垂直分布モデル、C-2: 実測した上層・中層・下層による葉傾角の垂直分布モデル、C-3: 葉面積垂直分より計算した 1m 層厚による葉傾角の垂直分布モデル、C-4: 林冠全体を実測値で単層化した葉傾角頻度分布モデル

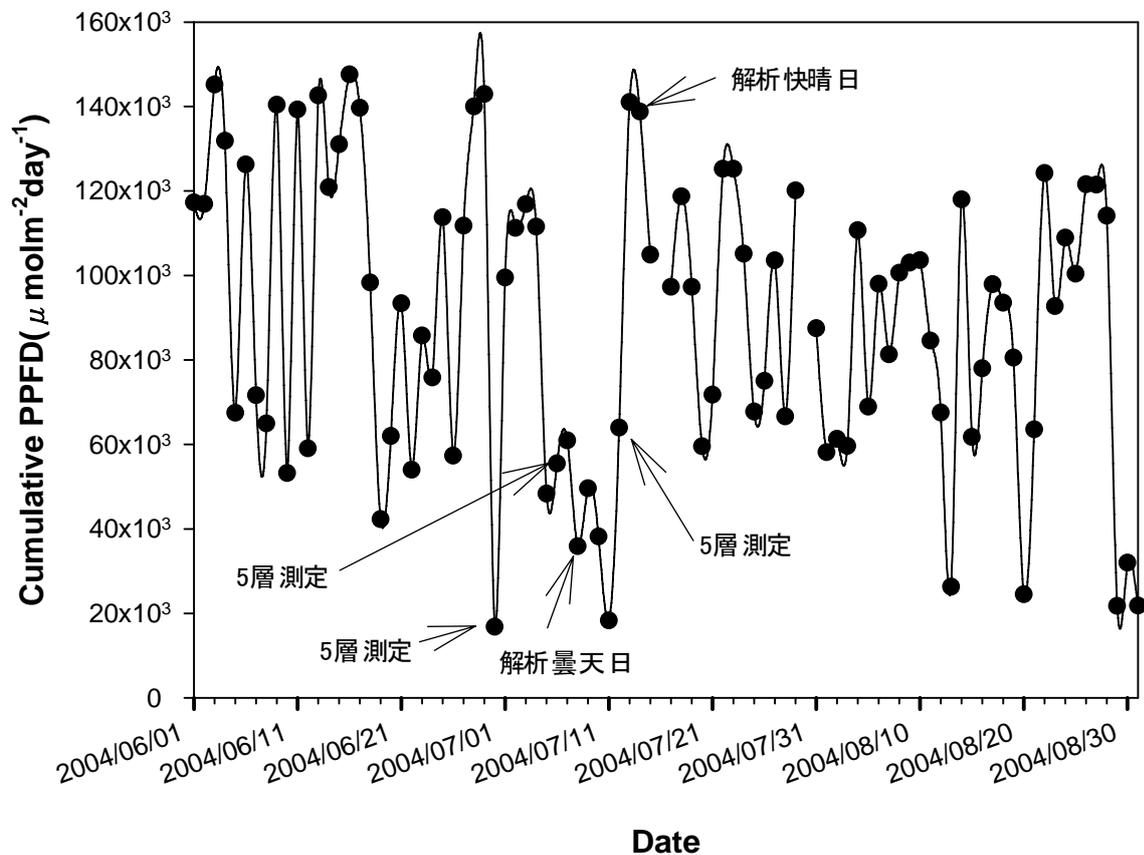


Fig. 3.4.3 SHEF 落葉広葉樹林における、2004年6月から9月までの日積算光合成有効光量子束密度(Cumulative PPFD)の推移

図中に示した解析曇天日及び解析晴天日に、モデルによる林内光環境条件の検証を行った。

5層測定の日、林床約3mの高さで相対光強度の測定を行った

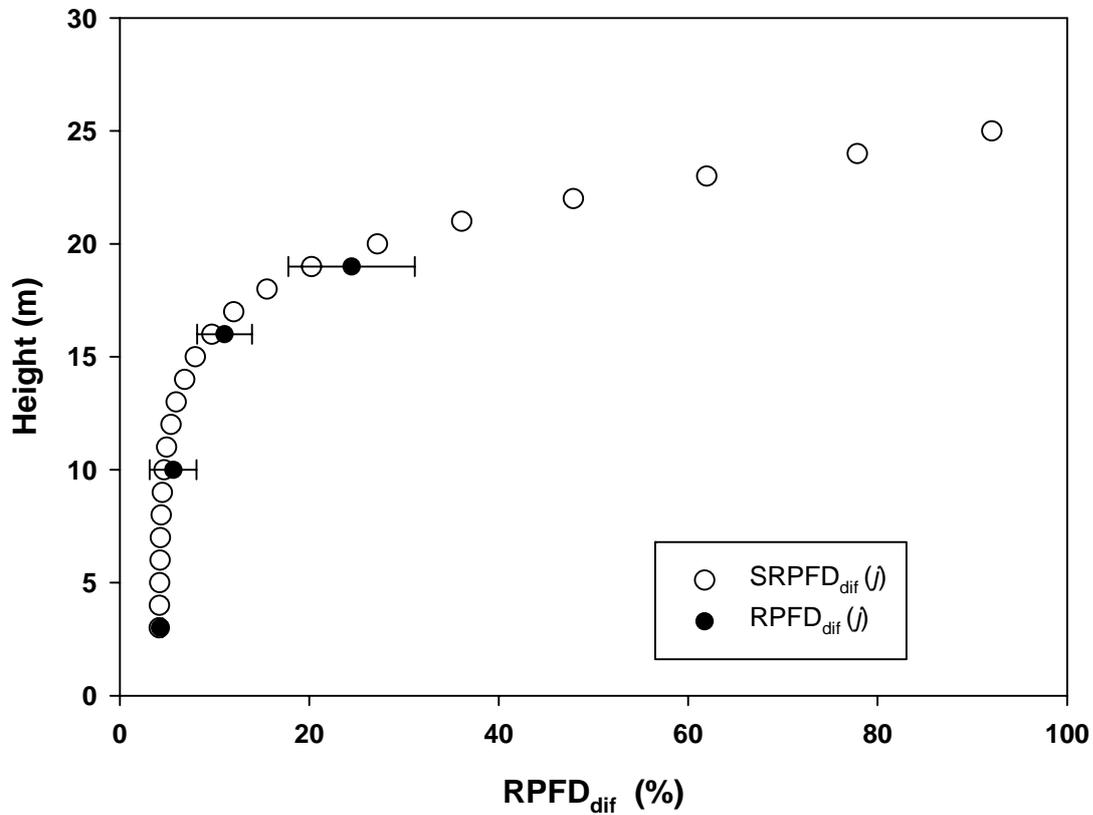


Fig. 3.4.4 SHEF 落葉広葉樹林における、曇天日に観測された相対光強度の垂直分布 [RPFD_{dif}(j)]と、葉傾角の実測値(C-1 パターン)を用いて計算した相対光強度の垂直分布[SRPFD_{dif}(j)]の比較

C-1 パターンは層厚 2m の実測値から、各層の楕円体率 χ を用いる場合である

図中のエラーバーは標準誤差(SE)

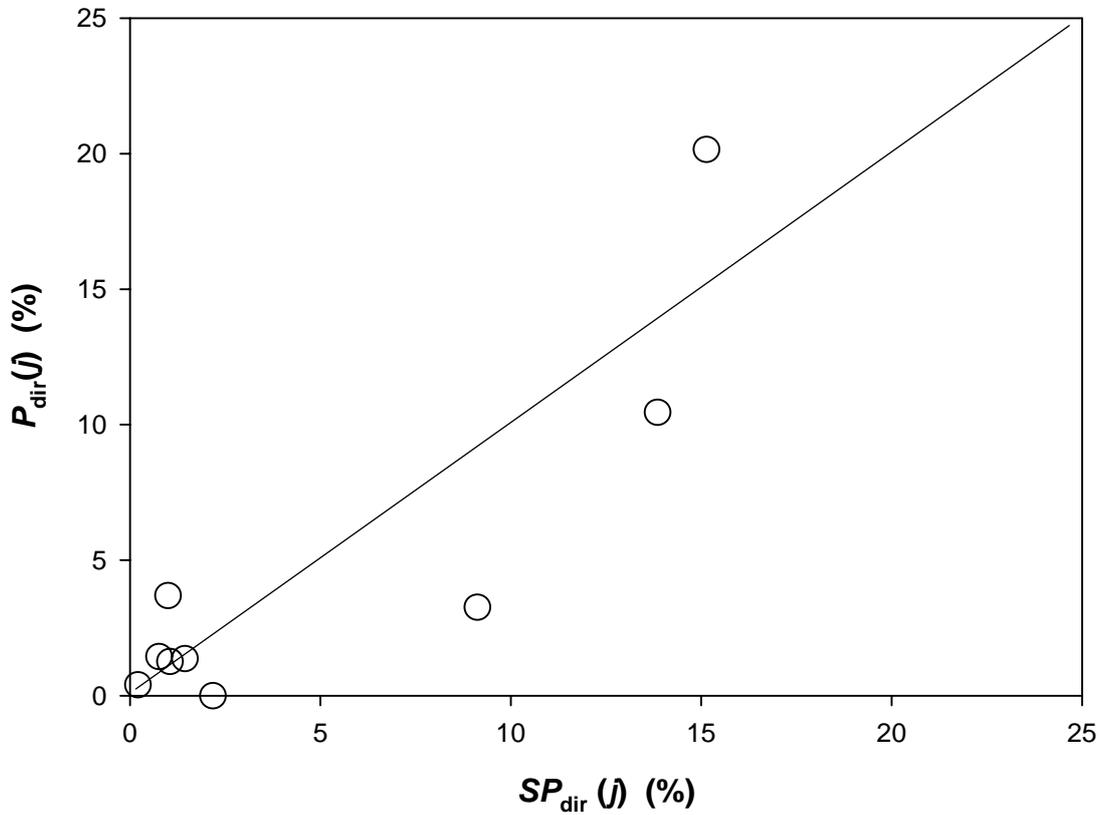


Fig. 3.4.5 SHEF 落葉広葉樹林における、晴天日に観測された直達光受光確率 $[P_{dir}(j)]$ と葉傾角の実測値[C-1 パターン]から推定された直達光受光確率 $[SP_{dir}(j)]$ の関係

太陽高度(10~30度、30~50度、50~70度)について、3層分(2層、3層、4層)あるため、9つの値が存在する。

C-1 パターンは層厚 2m の実測値から、各層の楕円体率 χ を用いる場合である

APPENDIX-III

(A)直散分離法

本研究に用いた全天日射量から直達日射量と散乱日射量を計算で分離する4手法を記述する。
略語定義

I_0 :法線面大気外日射量(1370Wm^{-2})

I_{global} :水平面全天日射量

I_{dif} :水平面散乱日射量

I_{dir} :水平面直達日射量

h :太陽高度

P :大気透過率

r :地球の動径

DOY:1月1日起算日数

a. 直達光モデル(Bouguer の式)

水平面直達日射量 I_{dir} は次のように表すことができる。

$$I_{\text{dir}} = \frac{I_0}{r^2} \cdot P^{\frac{1}{\sin h}} \cdot \sin h \quad (\text{III A-1})$$

$$r = 1.0004 + 1.725 \cdot 10^{-2} \cos\left[\frac{2(\text{DOY} - 1)}{365} - 3.3288\right] \quad (\text{III A-2})$$

$$h = \sin(\phi) \cdot \sin(\delta) + \cos(\phi) \cdot \cos(\delta) \cdot \cos(t) \quad (\text{III A-3})$$

$$\delta = 0.395 + 23.35 \cdot \cos\left[\frac{6.5(\text{DOY} - 1)}{365} - 2.972\right] \quad (\text{III A-4})$$

$$t = 15 \cdot (ts - 12) + L - 135 + \frac{e}{4} \quad (\text{III A-5})$$

$$e = 7.38 \cdot 10^{-3} + 7.335 \cdot \cos\left[\frac{2 \cdot (\text{DOY} - 1)}{365} - 4.7864\right] + 9.973 \cdot \cos\left[\frac{4 \cdot (\text{DOY} - 1)}{365} - 4.377\right] \quad (\text{III A-6})$$

ϕ は緯度(度)、 L は東経(度)、 ts は標準時による時刻である。

b. 散乱光モデル

b-1: UDAGAWA モデル

$$p = P^{\frac{1}{\sinh h}} \quad (\text{III A-7})$$

$$p_c = 0.5163 + 0.3331 \cdot \sinh h + 0.00803 \cdot \sin^2 h \quad (\text{III A-8})$$

$p \geq p_c$ の場合

$$U = 0.3 \dots \dots$$

$p < p_c$ の場合

$$U = \frac{p - \left(\frac{p}{2.278 - 1.256 \cdot \sinh h + 0.2396 \cdot \sin^2 h} \right)^{\frac{1}{3}}}{(1 - p)} \quad (\text{III A-9})$$

$$I_{\text{dif}} = I_0 \cdot \sinh h \cdot \left(1 - P^{\frac{1}{\sinh h}} \cdot U \right) \quad (\text{III A-10})$$

b-2: Erbs モデル

$$K_t = \frac{I_{\text{global}}}{I_0 \cdot \sinh h} \quad (\text{III A-11})$$

$K_t \leq 0.22$ の場合

$$I_{\text{dif}} = I_{\text{global}} \cdot (1.0 - 0.09 \cdot K_t) \quad (\text{III A-12})$$

$0.22 < K_t < 0.80$ の場合

$$I_{\text{dif}} = I_{\text{global}} \cdot (0.9511 - 0.1604 \cdot K_t + 4.388 \cdot K_t^2 - 16.638 \cdot K_t^3 + 12.336 \cdot K_t^4) \quad (\text{III A-13})$$

$K_t \geq 0.80$ の場合

$$I_{\text{dif}} = 0.165 \cdot I_{\text{global}} \quad (\text{III A-14})$$

b-3: Nagata モデル

$$I_{\text{dif}} = I_0 \cdot \sinh h \cdot \left(1.0 - P^{\frac{1}{\sinh h}} \right) \cdot (0.66 - 0.32 \cdot \sinh h) \cdot [0.5 + (0.4 - 0.3 \cdot P) \cdot \sinh h] \quad (\text{III A-15})$$

b-4: Watanabe モデル

$$I_{\text{dif}} = I_0 \cdot \sin h \cdot \left(\frac{Q}{1+Q} \right) \quad (\text{IIIA-16})$$

$$Q = (0.8672 + 0.7505 \cdot \sin h) \cdot P^{\frac{0.421}{\sin h}} \cdot \left(1 - P^{\frac{1}{\sin h}} \right)^{2.277} \quad (\text{IIIA-17})$$

c.モデルの収束構造

[b-2]の Erbs モデルは、測定した全天日射量と太陽高度から散乱日射量(I_{dif})を計算し、全天日射量(I_{global})から散乱日射量(I_{dif})を減じて直達日射量(I_{dir})とする。

[b-1]の Udagawa モデル、[b-3]の Nagata モデル、[b-4]の Watanabe モデルでは大気透過率(P)が未知数であるため、Bouguer の式による I_{dir} とそれぞれのモデルの I_{dif} の合計が I_{global} に最も近似するように(以下の式を満たすように)P を変動させる。

$$I_{\text{global}} - (I_{\text{dir}} + I_{\text{dif}}) = 0 \quad (\text{IIIA-18})$$

求められた P(大気透過率)から改めて I_{dir} と I_{dif} を推定する。

(B)林冠内葉面における日射量の推定

林内のある階層に存在する葉について、直達光と散乱光を受光する葉面積を計算する手法、及びある角度を示す葉面の法線面における受光量を、散乱日射量、直達日射量別に推定する手法を解説する。

略語定義

I_{dif} : 林冠直上での水平面散乱日射量

I_{dir} : 林冠直上での水平面直達日射量

θ : 太陽高度

χ : 楕円体係数 $\doteq f$ (葉傾角)

j : 林冠内のある層厚を持った層

$k(\theta, \chi)$: 吸光係数

$\text{LAI}(j)$: j 層内の葉面積指数

$\text{cLAI}(j)$: 樹冠梢端から j 層までの積算葉面積指数(j 層が最下層である場合、 $\text{cLAI}(j)$ は林分全体の葉面積指数 LAI と一致する)

葉群がある葉面積指数(LAI)及びある吸光係数 $[k(\theta, \chi)]$ を示す時、葉群内の直達光受光葉面積指数(F_{sun})及び散乱光受光葉面積指数(F_{shade})は以下の様に表される(Forseth and Norman 1993)。

$$F_{\text{sun}} = \frac{1 - \exp[-k(\theta, \chi) \cdot \text{LAI}]}{k(\theta, \chi)} \quad (\text{IIIB-1})$$

$$F_{shade} = LAI - F_{sun} \quad (\text{IIIB-2})$$

林冠梢端から j 層まで (j 層を含む) の葉面積指数を $cLAI(j)$ 、そのときの吸光係数を $[ck(\theta, \chi_j)]$ としたとき、 $LAI(j)$ である j 層内の直達光受光面積 $[F_{sun}(j)]$ 及び散乱光受光面積 $[F_{shade}(j)]$ は次のように表される。

$$F_{sun}(j) = \left\{ \frac{1 - \exp[-ck(\theta, \chi_j) \cdot cLAI(j)]}{-ck(\theta, \chi_j)} \right\} - \left\{ \frac{1 - \exp[-ck(\theta, \chi_{j-1}) \cdot cLAI(j-1)]}{-ck(\theta, \chi_{j-1})} \right\} \quad (\text{IIIB-3})$$

$$F_{shade}(j) = LAI(j) - F_{sun}(j) \quad (\text{IIIB-4})$$

$F_{sun}(j)$ において、ある角度を持った葉面に当たる直達日射量 $[I_{b_{F_{sun}}}(j)]$ は、 j 層内の吸光係数を $[k(\theta, \chi_j)]$ とすると次のようになる。

$$I_{b_{F_{sun}}}(j) = I_{dir} \cdot k(\theta, \chi_j) \quad (\text{IIIB-5})$$

次に j 層直上までの散乱光に関する光透過確率を $\tau(\chi_j)$ とすると、吸光係数 $ck(\theta, \chi_j)$ から以下の様に表される (Goudriaan 1977, Norman 1992, Campbell and Norman 1989)。

$$\tau(\chi_j) = 2 \int_0^{90} [\exp[-ck(\theta, \chi_{j-1}) \cdot \sqrt{abs} \cdot LAI(j-1)^{CLP}] \cdot \sin \theta \cdot \cos \theta d\theta \quad (\text{IIIB-6})$$

ここで abs は対象となる光波長の葉への吸収率 (PAR の場合 0.73、NIR の場合 0.31、第四章 APPENDIX-IV を参照)、 CLP はクランピングファクター (本研究では 0.8 とする) である。

したがって j 層水平面散乱日射量 $[I_{dif}(j)]$ は次のようになる。

$$I_{dif}(j) = I_{dif} \cdot \tau(\chi_j) \quad (\text{IIIB-7})$$

$F_{shade}(j)$ においてある角度 (α) を持った葉面に当たる散乱日射量 $[I_{F_{shade}}(j)]$ は次式で表される (渡部 1987)。

$$I_{F_{shade}}(j) = I_{dif}(j) \cdot \frac{[1 + \cos(\alpha)]}{2} \quad (\text{IIIB-8})$$

したがって j 層内で直達光受光葉面の日射量 $[I_{Fsun}(j)]$ は

$$I_{Fsun}(j) = I_{Fshade}(j) + Ib_{Fsun}(j) \quad (\text{III B-9})$$

以上のようにある傾きを持った j 層の葉に当たる直達日射量と散乱日射量、及びそれらの葉面積を求めることができる。

第四章 個葉光合成モデル定数の定量化

第四章では天岳良ヒノキ人工林と SHEF 落葉広葉樹林における林冠光合成モデル作成のため、個葉の光合成モデルパラメータの時間的・空間的変動を定量化する。またその結果得られたモデルによる光合成速度を実測値から得られた日変化データと比較し、林冠光合成モデルへの適用を検討した。

4-1 はじめに

理想的な環境条件で発揮される光合成速度を“光合成能力”と定義した場合、樹木葉の光合成能力は、森林に特有な垂直構造や環境条件の季節変化に影響を受けることが知られている(Ellsworth and Reich 1993)。そこで天岳良ヒノキ人工林及び SHEF 落葉広葉樹林において、光合成能力とそれを制限する環境条件を明らかにするための調査を行った。ヒノキ人工林においては、光と光合成速度の関係(光-光合成曲線式)の定数(パラメータ)の時間的・空間的変化を、葉面積重(葉面積に対する葉重量; LMA)の関数として明らかにすることを目的とする。SHEF 落葉広葉樹林においては Farquhar *et al.* (1980)による光合成モデルパラメータの時間的・空間的変化を、葉内窒素量及び LMA の関数として明らかにし、さらに成熟葉における Ball *et al.*(1987)による気孔コンダクタンスモデルパラメータを定量化する。これらのパラメータから作成された個葉光合成モデルが、現実の自然条件下で測定された光合成速度と一致すれば、第五章における林冠光合成速度を求める統合モデルにおける、個葉光合成速度推定サブモデルとして利用可能となる。

なお SHEF 落葉広葉樹林における光合成に関する研究は、新世紀重点研究創世プラン(RR2002)陸域生態系パラメタリゼーションに関する研究(研究代表者:安岡善文, 文部科学省 H14~H18)内、森林群落の呼吸・放出炭素フラックスの測定とパラメタリゼーション(内部課題責任者:宇都木)において、飛田博順を中心としたチームによる光合成の定量化データを含むことを述べ、その部分は明記することとする。

4-1-1 本章の構成 (章、節、項の解説)

第四章では林冠光合成モデルにおける個葉光合成モデルの林分レベルでの適用に向けて、個葉の光合成能力を表すパラメータと LMA 及び葉内窒素含有量を計測し、LMA 及び窒素含有量の時空間的分布を媒介として光合成速度を林分レベルまで拡張する。本章は本節を含む 3 節で構成される(各節の考察は結果と併記する)。4-2 節では天岳良ヒノキ人工林で、個葉の光-光合成曲線と LMA について調査を行った。4-2-1 項では光合成速度と LMA の関係を中心にこれまでの研究を概観し、4-2-2 項では測定方法を述べる。4-2-3 項で最大光合成速度、4-2-4 項で日中の呼吸速度、4-2-5 項で見かけの光量子収率、4-2-6 項で夜間の呼吸速度を解析する。光合成能力のパラメータを林分レベルにまで拡張するために、4-2-7 項では LMA の垂直分布及び季節変化を解析する。4-2-8 項では 4-2-7 項までに明らかにしたパラメータとモデルを用い(用い方に関する簡単な方法論が本項中に存在する)、測定した光合成速度の日変化を再現することができるか検討する。なお現在では個葉レベルの光合成モデルは Farquhar タイプの生化学モデル

(Farquhar *et al.* 1980)が主流である。ヒノキ人工林において光-光合成曲線を用いて個葉の光合成モデルの定量化を試みた理由は、当時野外で Farquhar タイプのモデルパラメータを測定できる機器が存在しなかったことが大きな要因である(着葉状態で光-光合成曲線を測定するために実験的に光を照射することも困難であった)。従って天岳良ヒノキ人工林では、様々な環境で頻繁に光合成速度を測定することにより、モデルの精度を高めることを心がけた。

4-3 節では SHEF 落葉広葉樹林において Farquhar タイプの生化学モデルに対応したパラメータの林冠内垂直分布の定量化を行う。Farquhar タイプモデルのパラメータは前述した RR2002 プロジェクト(4-1 節参照)の中で得られたデータであり、それらは葉内窒素含有量及び LMA と緊密な相関関係を示す(飛田ら 2007)。4-3-1 項で生化学モデルの概要を示し、4-3-2 項では測定方法を記載した。4-3-3 項では LMA と葉内窒素含有量の垂直分布を調査し、Farquhar タイプモデルパラメータの林冠内の分布を明らかにする。また Ball-Berry タイプの気孔コンダクタンスモデルのパラメータの定量化を行う。4-3-4 項では、4-3-3 項で定量化した Farquhar タイプモデルと Ball-Berry タイプ気孔コンダクタンスモデルを結合し(APPENDIX-IV)、測定した光合成日変化を再現することができるか検討する。

本章末には APPENDIX-IV を付属とし、(A)個葉光合成モデル(Farquhar *et al.* 1980)、(B)気孔コンダクタンスモデル(Ball *et al.* 1987)、(C)葉面熱収支モデル(Amthor 1994, Egashira *et al.* 2006)、(D)モデルによる光合成速度の解法のアルゴリズムを記載する。

4-2 ヒノキ人工林における個葉の光合成速度のパラメタリゼーション

4-2-1 はじめに

光強度と光合成速度の関係(光-光合成曲線)は、1950 年代に酵素の反応式であるミカエリスメンテンの直角双曲線式として表され、林冠内の光減衰確率であるベアーランバート式(第二章)と組み合わせられ、群落光合成モデルが発展した(Monsi and Saeki 1953)。さらに光-光合成曲線の変数(パラメータ)は相対光強度(RLI)と相関関係が認められ、季節ごとにパラメータと RLI の関係が逆数式で近似された(Hozumi and Kirita 1970)。一方林冠内における個葉の光合成能力が葉面積重(LMA:gm⁻²)と強い相関関係にあることが報告されている。たとえば Oren *et al.* (1986)は針葉樹(*Larix decidua*, *L. leptolepis*, Hybrid of both, *Picea abies*)において年間光合成速度が LMA と非常に強い線形の関係にあることを報告し、また Jurik (1986)はミシガン州の北方系落葉広葉樹林を形成する多くの樹種において、最大光合成速度と LMA の間の強い線形関係を認めた。LMA と光合成能力の相関関係は一年生植物(Pearce *et al.* 1969, Kallis and Tooming 1974)、多くの広葉樹樹種(Bjorkman 1981, Shu and Lee 1982, Nelson and Michael 1982, Barden 1974, 1977, Ellsworth and Reich 1993)でも確認されている。Reich *et al.* (1995)はこれらの多くの報告を受け、葉の形質に基づく同じグループ内(例えば落葉広葉樹、常緑針葉樹等のグループ)では、LMA を媒介として葉の窒素含有量と最大光合成速度が相関関係を示すことを明らかにした。

これらのことは、基本的に光合成を律速する酵素(Rubisco)に多くの窒素が含まれ(Hikosaka 1998)、葉が厚く(LMA が大きく)なれば葉面積あたりの窒素含有量が多くなる事(Ellsworth and Reich 1993)から説明で

きる。つまり同種内では葉面積あたりの最大光合成速度と窒素含有量の高い相関が見られるため (Reich 1995, Evans 1989)、LMA と葉面積あたりの最大光合成速度に高い相関が認められるのである。しかし Reich (1995)が指摘したように、LMA と窒素含有量および光合成速度の関係は樹種や立地によって異なる報告もある(Reich 1999, 小林 2000)。

LMA は光強度との関係が強いと考えられている。SLA(LMA の逆数)と相対光強度(RLI)がべき乗の関係にあること(Tadaki 1970)、又はLMAがRLIと線形の関係にあることが多くの論文で報告されている(Drew and Ferrel 1977, Tucker and Emmingham 1977, Del and Berg 1979, Kull and Niinemets 1993, Niinemets and Kull 1995, Niinemets 1995, 1996, 1997)。これらのことは光強度が減少するにつれ(林冠下部ほど)葉が薄くなることを示し、これは葉緑体を多く含む葉肉細胞がやせるからであると考えられる(Nobel 1975)。光-光合成曲線のパラメータがRLIの逆数で近似されたことは(Hozumi and Kirita 1970)、光環境と葉形態のこうした関係を表していると考えられる。

LMA は林冠内の光環境条件だけで変化するわけではなく、季節的にも変化する。例えば落葉広葉樹林では開葉直後のLMAは小さく、個葉が成熟するにつれてLMAは増大し、落葉期にかけて減少する(Wilson *et al.* 2000, Utsugi *et al.* 2004)。こうした変化は個葉の成熟や葉齢に伴う構造の変化が原因であり、窒素濃度や光合成能力の変化を伴う(Osborne and Beerling 2003, Wilson *et al.* 2000, Xu and Baldocchi 2003, Utsugi *et al.* 2005, 宇都木ら 2005, Han *et al.* 2008)。従って光合成能力の季節変化を林冠レベルで定量化する際、LMAの季節的変動も明らかにする必要がある。

光-光合成曲線を直角双曲線式で表した場合、それは積分し易い式型である反面最大光合成速度の完全な頭打ちを表現する事ができない。一方光合成系の明反応に基づき表現される非直角双曲線式(Prioul and Chartier 1977, Forseth and Norman 1993)は光と光合成の関係をより正確に表現することができるが、積分形を解析的に解くことができない。近年ではコンピューターの発達により積分形にとらわれずに個々の現象をより正確に記載し、数値計算で積分値を計算できるようになったこと、またパラメータの探索も非線形回帰分析を用いて比較的簡単に行えるようになったこともあり、非直角双曲線式の利用によるモデル化が可能になっている。

光合成速度に与える物理的な影響として、光強度や葉形態だけではなく、水分や温度条件も重要な要因である。光合成活性が酵素作用に依存している以上、最大酵素活性を引き出す最適温度が存在する。また光合成に与えるストレスの視点に立つと、キャビテーション(Sperry and Tyree 1988)、葉内水分ポテンシャル(Raschke 1975, Ludlow 1980)、土壌水分とアブシジンサン(Gollan 1985, Blackman and Davies 1985, Darlington *et al.* 1997)、強光阻害(Gamon and Pearcy 1990, Ishida *et al.* 1999)が挙げられるが、特に葉内と気孔周辺大気の水蒸気圧差(*Leaf to Air Vapour Pressure Difference: L-AirVPD*)の増大に伴う気孔の閉鎖及び葉内CO₂濃度の減少が光合成速度を減少させ、日中の光合成速度に大きな影響を及ぼすと考えられている(Roessler and Monson 1985, Raschke and Resemann 1986, Tenhunen *et al.* 1987, Koch 1994, Zots and Winter 1996, Pathre *et al.* 1998)。つまり日射量及び気温の上昇が*L-AirVPD*の増大をもたらし、光合成速度の日中低下を生じさせる(Medina *et al.* 1978, Ehleringer 1989, Utsugi *et al.* 2009a)。したがって気温は酵素活性への影響のみならず、湿度と相まって気孔の開閉度合いにも大きな影響を及ぼす。

本章ではヒノキ個葉の環境条件と光合成速度の関係を非破壊的に調査する。光合成速度は光-光合成

曲線を用いて解析する。この光-光合成曲線では 1.最大光合成速度、2.見かけの量子収率、3.日中の呼吸速度、4.夜間の呼吸速度がパラメータとなる。これらのパラメータを LMA 及び気温の関数として定量化する。また LMA の垂直変化を 2 ヶ月毎に測定し、光-光合成曲線のパラメータの季節変化及び垂直変化を定量化する。湿度条件の光合成速度への影響は温度環境条件に含まれると考え、年間を通じて高頻度で光-光合成曲線を測定することで、LMA や気温とモデルパラメータの相関関係の精度向上を目指す。最終的に、気温上昇に伴う *L-AirVPD* によるストレスも含んだ光合成速度の日変化を表現できる個葉光合成モデルの構築を行う。

4-2-2 測定方法

天岳良実験林内に設置した樹冠観測タワーを用い、1995 年 2 月から 1997 年 8 月にかけて個葉の光-光合成曲線(*An-LCurve*)を合計 70 枚の葉について測定した(Table 4.2.1)。試料葉はシュートの先端から 3-4 枚目の鱗片葉(長さ約 2cm)とし、林冠上部(20m)の直達光が当たる部分(陽樹冠)、林冠中部(15m)、林冠下部(10m)の散乱光が卓越する部分(陰樹冠)から選び、着葉状態のまま光合成速度を測定した。葉齢を考慮してサンプリングしていないが、見た目から判断して林冠下部の試料葉は当年葉ではない場合が多いと考えられた。測定機器は赤外線二酸化炭素(CO_2)分析装置(LCA-4, ADC, inc. UK)と同社のチャンバー(PLC-4)を用いた。光源は 1995 年 2 月から 1996 年 6 月まで 5 つのハロゲンランプ(TOSHIBA, JDR. 110V)を用い、それ以降は ADC 社製ポータブルライトユニット(PLU2-002)を用いた。これらの機器は最大で $1000\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ の光合成有効光量子束密度(PPFD)を照射でき、ファンと赤外域遮光フィルターによって葉面への過剰な熱を逃がすことができる。その結果、測定時における葉温の変化を $\pm 1^\circ\text{C}$ に抑えることができた。また林冠上部での測定ではチャンバーに直達日射が当たるため、機器をアルミフویلで可能な限り遮光した。

高温と乾燥による気孔コンダクタンスの低下を避けるため、測定は早朝から午前中にかけて行った。測定を開始する前に約 $700\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ (PPFD)で前照射して光合成速度の安定を確かめ、その後 PPFD を減少させながら *An-LCurve* を作成した。原則的に使用した PPFD は 700、500、400、300、200、100、50、 $20\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ とした。日中の暗呼吸速度は *An-LCurve* の測定後、チャンバーを完全に被覆した状態で測定した。チャンバー内への導入空気は長さ 1.5m の竿と 20 リットルのバッファータンクを通過させ、均一な CO_2 濃度が得られるようにした。測定終了後にチャンバーに入った測定部位のみを切断し、実験室で投影葉面積(LI-3000A & LI3050A-P LI-COR, inc. Nebraska USA)と絶乾燥重量を測定した。ヒノキ葉は多少厚みがあるが、厚みの部分の面積は無視した。光合成に関する測定項目は、チャンバー内導入出空気の CO_2 及び水分濃度、導入空気の流量、温度、大気圧、PPFD であり、これらの数値から純光合成速度(A_n)、呼吸速度(R_d)、気孔コンダクタンス(G_s)、葉内と気孔周辺大気の水蒸気圧差(*L-AirVPD*)及び葉温(T_L)を計算した。計算式は Postl and Bolhar-Nordenkampf (1993) 及び Forseth and Norman (1993)によった。

An-LCurve はカルビン回路の収支をあらわす式を一般化し、曲率を一定とした以下の非直角双曲線式を採用した(Forseth and Norman 1993)。

$$A_n = \frac{\phi \cdot Q}{[1 + (\phi^2 \cdot \frac{Q^2}{A_{max}^2})]^{0.5}} - R_d$$

$$0 < \phi < 0.125 \quad (4-2.1)$$

A_n は純光合成速度($\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$)、 Q は PPFD($\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$)、 A_{max} 、 R_d 、 ϕ はそれぞれ最大光合成速度($\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$)、暗呼吸速度($\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$)、初期勾配(みかけの光量子収率: molmol^{-1})である。測定ごとに(4-2.1)式を満たすようパラメータ(A_{max} 、 R_s 、 ϕ)をニュートン-シンプレックス法で推定した。光量子収率を表すパラメータ ϕ は、 C_3 植物の場合理論上 0.125molmol^{-1} を超えないことから(Forseth and Norman 1993)、推定条件として $0 < \phi < 0.125$ を与えた。Table 4.2.1 で示したすべての個葉に対して A_{max} 、 R_d 、 ϕ を計算するとともに、 A_n -LCurve 測定時(PPFD が $700\text{-}20\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ までの間)の平均チャンバー内温度(TC_A)、平均葉温、平均 L -AirVPD(L -AirVPD $_A$)および呼吸速度測定時(PPFD が $0\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ の間)の平均チャンバー内温度(TCR_A)を計算した。

1994年7月5日にADC社製LCA-4型を用い、また1998年8月6日にはライカー社の携帯型光合成蒸散測定装置(LI-6400;LI-COR, inc. Nebraska USA)を用い、林冠上部に着葉する個葉の光合成速度の日変化を測定した。LCA-4型使用時には、葉を水平に設置して光源を太陽光とした。LI-6400使用時には、森林上部の水平面においたPPFDセンサーと同調する発光ダイオードを光源とし、チャンバー内導入空気 CO_2 濃度を365ppmに設定した。なお両測定時においてチャンバー内温度の調整を行わなかったが、挟葉部以外をアルミ фольで覆い、日射を極力反射するようにした。

夜間の葉の呼吸速度(R_n : $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$)を推定するために、1999年7月26~27日にかけてヒノキ葉の呼吸速度を夜間と午前中に測定した。機器は前述のLI-6400携帯式光合成蒸散測定装置を用い、チャンバー内温度を26度に制御した。夜間は24:00~4:00まで、午前中は7:30~11:00までとし、それぞれの時間帯内で林冠上部葉(13枚)と林冠下部葉(3枚)に対して呼吸速度を測定した。また林冠上部葉(1枚)に対し、1999年8月4~5日の16:00から4:00、及び1999年8月17日の12:30から18:00にかけて、LI-6400を用いて30分毎に呼吸速度を測定した。

次に葉面積重(LMA)の季節変化を調査した。LMAの調査は1996年の伐採時(DOY=59)に行い、さらに1997年4月21日(DOY=111)、6月17日(DOY=168)、8月21日(DOY=233)、10月2日(DOY=275)、12月4日(DOY=338)に試験地内毎木調査プロットに隣接する樹木で行った。測定回毎にヒノキに一本梯子を用いて登り、高枝バサミを用いて18~17m、17~16m、16~15m、15~14m、14~13m、13~12m、12~11m、11~10mの8つの層から枝を適量(長さ50~100cmほどの一次枝を2~3枝)切り落とし、実験室内で葉面積と乾燥重量の測定を行った。葉面積(投影面積)の測定は携帯面積計(LI-3000A & LI-3050A-P; LI-COR, inc. Nebraska USA)で行い、ヒノキ葉の厚み部分の面積については無視した。そしてヒノキ投影葉面積(m^2)に対する乾燥重量(g)をLMA(gm^{-2})として計算した。

Table 4.2.1 天岳良ヒノキ人工林における、光合成速度を測定したヒノキ個葉試料の枚数一覧

測定高	20m	15m	10m
測定日	測定枚数		
1995/2/1	2		1
1995/3/8			2
1995/3/9	1	1	
1995/5/19	1		
1995/7/25	3	2	
1995/7/27	2		
1995/8/9	3	1	
1995/9/5	2	1	
1995/9/21	2	1	
1995/10/13	3	1	2
1995/11/28	4		2
1996/4/12	1		
1996/4/25	2		
1996/6/4	2	1	2
1996/7/11	4	2	1
1996/8/13	2	1	1
1996/10/16	3		2
1997/8/20	6		3

4-2-3 結果と考察:最大光合成速度の推定

年間を通じ、全ての個葉の光合成光飽和は $500\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ 以下で生じた。また夏の林冠上部(20m)にある個葉の光合成光飽和が約 $500\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ で生じ、これまで調べられてきたヒノキ個葉の例(Hagihara and Hozumi 1977, 玉泉、須崎 1990)と同様な結果であった。(4-2.1)式で求められた葉面積あたりの最大光合成速度を $A_{\text{max}A}(\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1})$ と表記し、葉重量あたりの最大光合成速度に換算した値を $A_{\text{max}W}(\mu\text{molg}^{-1}\text{s}^{-1})$ と表記した場合、両者の関係は以下の式で表された。

$$A_{\text{max}W} = \frac{A_{\text{max}A}}{\text{LMA}} \quad (4-2.2)$$

光合成測定時の平均葉温が 25°C 以上 30°C 未満の時のデータから、林冠の着葉位置による $A_{\text{max}A}$ (Fig. 4.2.1)と $A_{\text{max}W}$ (Fig. 4.2.2)の平均値および標準誤差(SE)を示した。 $A_{\text{max}A}$ では着葉位置による有意差が認められ($p < 0.01$)、林冠上部の $A_{\text{max}A}$ は明らかに林冠中・下部の $A_{\text{max}A}$ より大きかった($p < 0.05$)。一方 $A_{\text{max}W}$ では着葉位置による有意差が認められなかった($p = 0.28$)。ここで全測定データを用い LMA と $A_{\text{max}A}$ の回帰分析を行うと、切片は有意でなかった(Fig. 4.2.3, $p > 0.4$)。従って切片を 0 として回帰分析を行うと有意な相関関係($p < 0.01$)が認められ、以下のように表すことができた。

$$A_{\text{max}A} = 0.0296 \cdot \text{LMA} \quad r^2 = 0.55 \quad (4-2.3)$$

また LMA と $A_{\text{max}W}$ の回帰分析では有意な相関関係が認められなかった(Fig. 4.2.4, $p > 0.1$)。従って以下の式が成立した。

$$A_{\text{max}W} = \frac{A_{\text{max}A}}{\text{LMA}} = 0.0296 \quad (4-2.4)$$

(4-2.4)式は葉重量あたりの最大光合成速度が樹冠内で一定であることを示す。これらのことは単位葉面積あたりに含まれる窒素含有量が最大光合成速度を強く支配していることを示唆し、このことは 4-2-1 項で記したように多くの研究例でも認められている。

この LMA と $A_{\text{max}W}$ の関係(Fig. 4.2.4)のばらつきの中には葉齢(Larcher 1995)、季節や温度、乾燥等による光合成能力への影響が含まれていると考えられる。例えば Fig. 4.2.4 で最も $A_{\text{max}W}$ が小さい測定点は気温が 5.45°C の場合であり、また $A_{\text{max}W}$ が二番目に小さい点は気温が 37.8°C の場合であった。しかし光合成能力(ストレスの無い状況の)としての $A_{\text{max}W}$ が林冠内の位置に関わらず一定であると仮定すれば(4-2.3)式及び(4-2.4)式から $A_{\text{max}A}$ の林冠内分布を、LMA の林冠内分布で説明することができるであろう(Gutschick and Wiegell 1988)。

このように一定の環境条件の範囲において $A_{\text{max}A}$ と LMA は密接な関係を示したが、光合成速度は短

期的な気孔の開閉を媒介とした、葉内 CO₂ 濃度によって制御される (Lange *et al.* 1971, Schulze 1982)。特に日変化における光飽和時の光合成速度の低下(e.g. 日中低下)が、*L-AirVPD* に影響されることは前述したとおりである。そこで *AmaxA* に対する気温や湿度の影響を調べるため、*AmaxA* に対して *LMA*、*TC_A*、*L-AirVPD_A* を説明変数とした重回帰分析を行った。その結果重相関係数は 0.818 であり、また偏回帰係数は *LMA* が最も高く、すべての説明変数は有意であった ($p < 0.01$, 標準化偏回帰係数; *LMA*=0.77, *TC_A*=0.65, *L-AirVPD_A*=-0.54)。このことは *LMA* が大きくなるほど、また気温が上昇するほど *AmaxA* は増大し、逆に乾燥が強まると *AmaxA* は減少することを示し、従来からの知見と矛盾しなかった。

次に *LMA* と気温の 2 要因で *AmaxA* の垂直分布・季節変化を説明できるかを考える。光合成速度は温度依存性があり、脂肪酸組成の変化に応じた季節毎の最適温度が存在する(小池 1981)。年間を通じた *TC_A* と *AmaxW* の関係を調べたところ、約 25°C 付近に *AmaxW* のピークを持つ関係であることがわかった (Fig. 4.2.5)。ヒノキの一年生のポット苗での実験の場合、光合成最適温度は 20°C 付近とされたが(根岸、佐藤 1961)、本研究による個葉の測定結果を見る限り、年間を通じてのヒノキ葉の最適温度は 25°C 付近であると考えられた。そこでこの関係を以下の多項式で回帰した。

$$AmaxW = (-7.42 + 2.66 \cdot TC_A + 0.00056 \cdot TC_A^2 - 0.0016 \cdot TC_A^3) / 1000$$

$$r^2 = 0.67 \quad p < 0.01 \quad (4-2.5)$$

ここで(4-2.4)式と(4-2.5)式から *AmaxA* は次式のように表された。

$$AmaxA = (-7.42 + 2.66 \cdot TC_A + 0.00056 \cdot TC_A^2 - 0.0016 \cdot TC_A^3) / 1000 \cdot LMA \quad (4-2.6)$$

本研究では葉齢を考慮して試料葉のサンプリングを行わなかった。しかし Fig. 4.2.5 及び(4-2.5)式から、林冠内の *AmaxW* のばらつきの多くは温度で説明でき、また葉齢の変化とともに *LMA* も変化すると考えられる(後出 Fig.4.2.12)。したがって葉齢の *AmaxA* への影響は *LMA* と *AmaxA* の関係に含まれるのであろうと考えられた。ここで 70 枚の試料葉に対し(4-2.6)式から *AmaxA* を再計算し、実測値と比較した (Fig. 4.2.6)。実測値と推定値の相関関係の決定係数は 0.81 であり、湿度に関する項を入力した重回帰モデルと同様に *AmaxA* を精度良く推定できた。天岳良ヒノキ人工林では PFD と温度を長期間確実にモニターしていることから、個葉の *AmaxA* の垂直分布および季節変化の推定に(4-2.6)式を用いることにし、4-2-7 項で実測の光合成速度(日変化データ)との比較検討を行う。

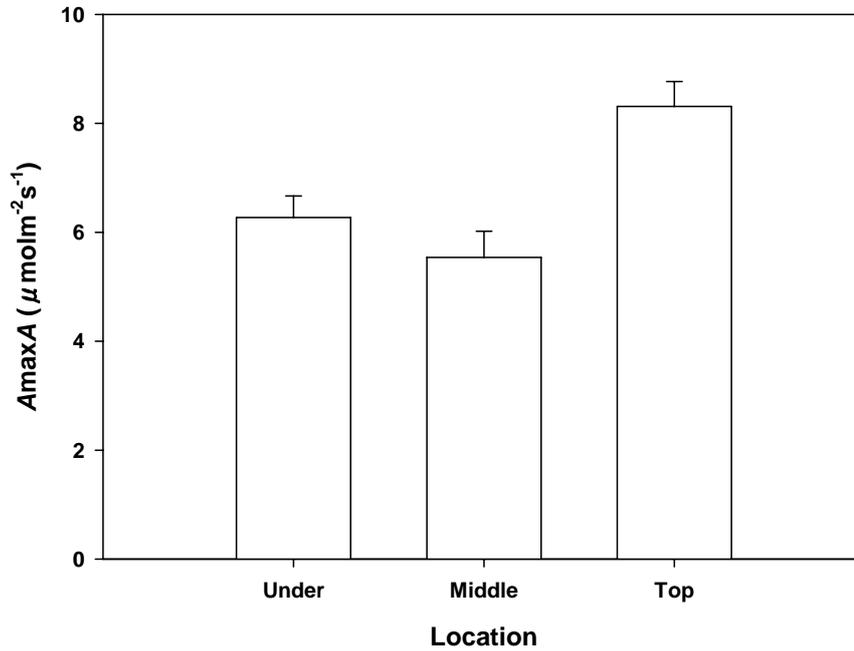


Fig. 4.2.1 ヒノキ葉における、葉温が 25°C以上 30°C未満の時のデータを用いた、林冠の着葉位置(Location)と葉面積あたりの最大光合成速度($A_{\text{max}A}$)の関係
 図中のエラーバーは標準誤差(SE)

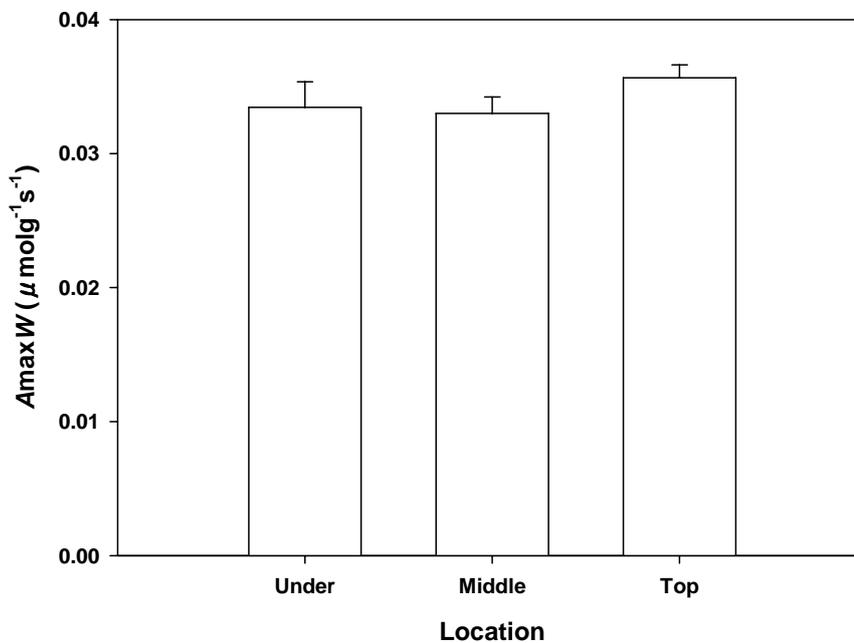


Fig. 4.2.2 ヒノキ葉における、葉温が 25°C以上 30°C未満の時のデータを用いた、林冠の着葉位置(Location)と葉重量あたりの最大光合成速度($A_{\text{max}W}$)の関係
 図中のエラーバーは標準誤差(SE)

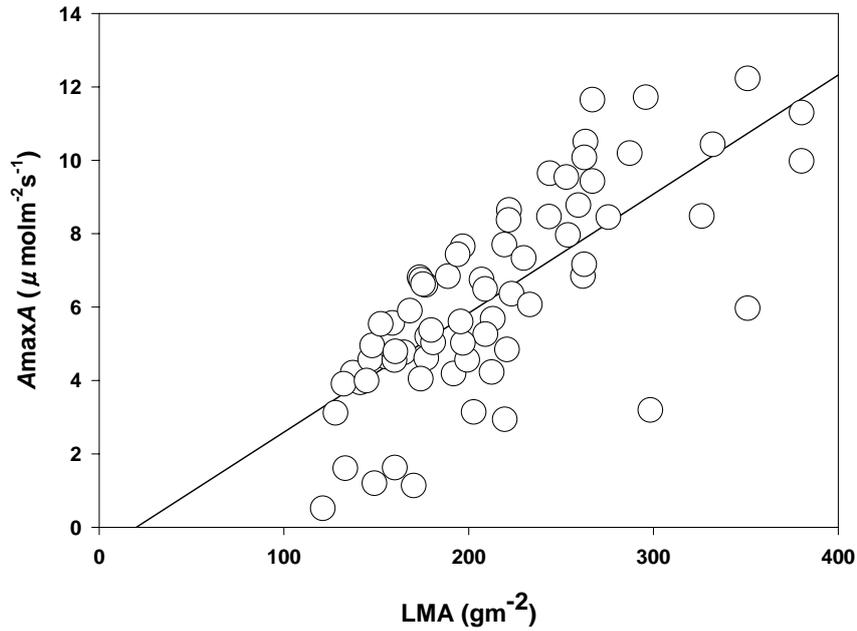


Fig. 4.2.3 ヒノキ葉について、全測定データを用いた葉面積重(LMA)と葉面積あたりの光合成速度(A_{maxA})の関係

図中の直線は本文中(4-2.3)式である($r^2=0.55, p<0.01$)

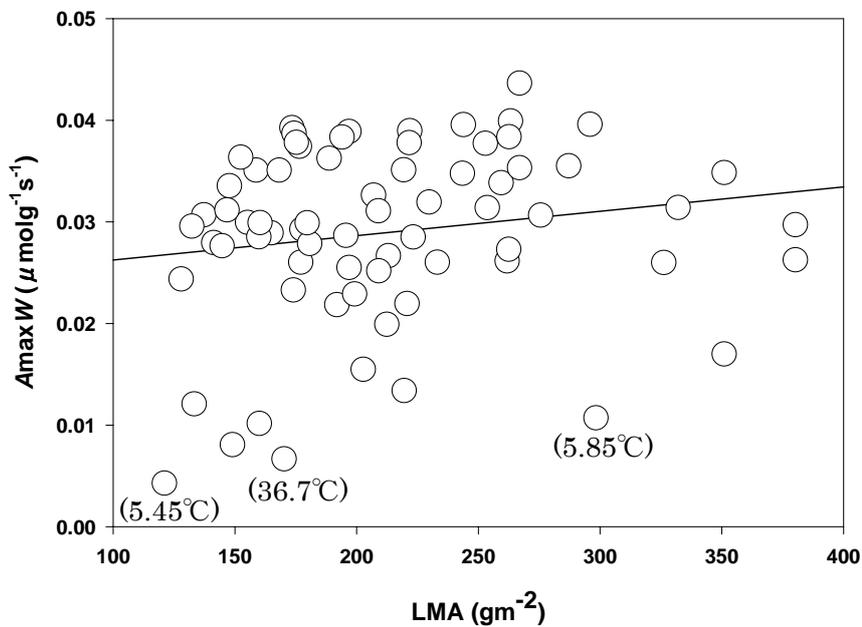


Fig. 4.2.4 ヒノキ葉について、全測定データを用いた葉面積重(LMA)と葉重量あたりの光合成速度(A_{maxW})の関係

図中の直線は有意でない($p>0.05$) 図中の数値はその測定回のチャンバー内の温度である

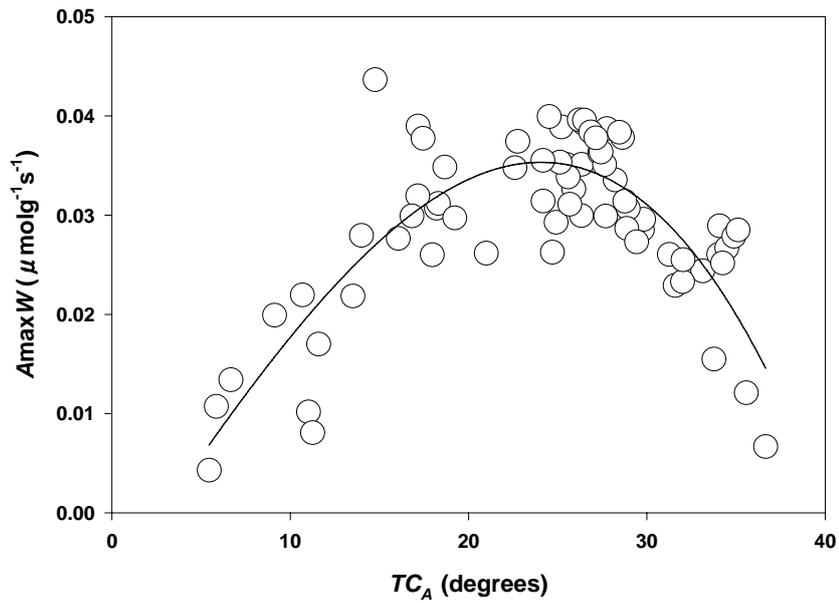


Fig. 4.2.5 ヒノキ葉について、測定時のチャンパー内平均温度(TC_A)と葉重量あたりの最大光合成速度(A_{maxW})の関係

図中の曲線は本文中(4-2.5)式に示す

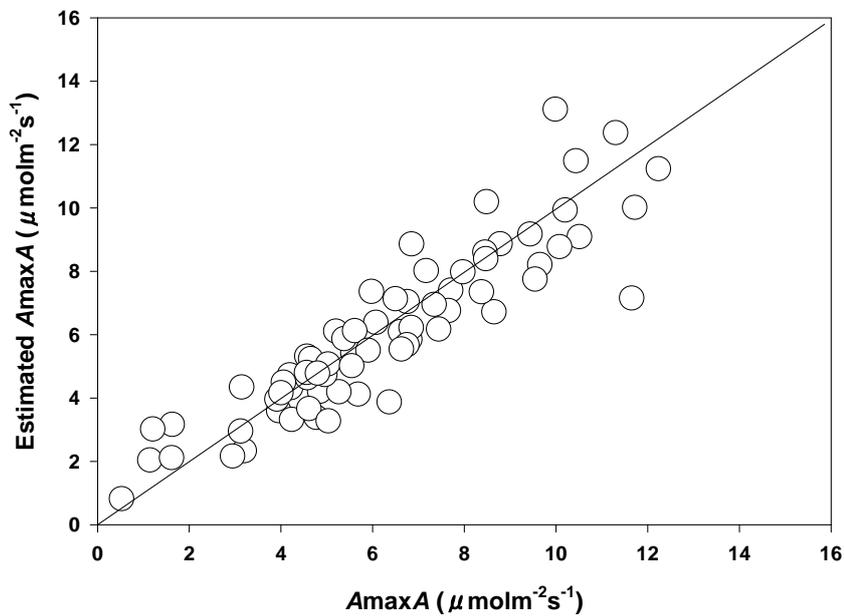


Fig. 4.2.6 ヒノキ葉について(4-2-6)式にて再計算した A_{maxA} (Estimated A_{maxA})と実測値(A_{maxA})の関係

図中の直線は有意である($r^2=0.81, p < 0.01$)

4-2-4 結果と考察:呼吸速度の推定

日中の葉面積あたりの呼吸速度を $R_dA(\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1})$ 、葉重量あたりの呼吸速度を $R_dW(\mu\text{molkg}^{-2}\text{s}^{-1})$ とした場合、以下の式が成り立った。

$$R_dW = \frac{R_dA}{LMA} \quad (4-2.7)$$

ここでの呼吸速度(R_dA)は、光合成を測定した直後の測定値である。したがって光呼吸や転流による呼吸速度も同時に測定しており、一般に夜間の呼吸速度よりも高い呼吸速度であると考えられた。

呼吸速度と温度の関係は、以下のような指数関数で表現できた。

$$R_d = b \cdot \exp(k \cdot T) \quad (4-2.8)$$

$$Q_{10} = \exp(k \cdot 10) \quad (4-2.9)$$

ここで R_d は呼吸速度(単位は面積ベースでも重量ベースでも良い)、 b と k は定数パラメータ、 T は温度、 Q_{10} は温度が 10°C 上昇した時の呼吸速度の上昇率である。葉重量あたりの葉呼吸速度(R_dW)と TCR_A の関係を Fig. 4.2.7 に示した。 R_dW と TCR_A の関係は、(4-2.8)式を満たす指数関数で表される明瞭な関係が認められ ($r^2=0.67$ $p < 0.01$)、 Q_{10} は 2.58 であった。そこですべての R_dW に関するデータを Q_{10} 値から 25°C の値に変換し、(4-2.7)式で示されるように LMA を乗じて 25°C の時の $R_dA(R_{dA25})$ を計算した。ここで LMA と R_{dA25} の回帰分析を行うと、切片は有意でなく ($p > 0.01$)、以下のような関係が得られた(Fig. 4.2.8)。

$$R_{dA25} = 0.01 \cdot LMA \quad r^2 = 0.29 \quad p < 0.01 \quad (4-2.10)$$

(4-2.10)式から R_{dA25} は LMA の 0.01 倍に等しいと推定され、また前述のように Q_{10} は 2.58 であった。従ってある温度($T1$)における $R_dA[R_{dA}(T1)]$ は次式で与えられた。

$$R_{dA}(T1) = (0.01 \cdot LMA) \cdot \exp\left[\frac{\text{Ln}(2.58)}{10} \cdot (T1 - 25)\right] \quad (4-2.11)$$

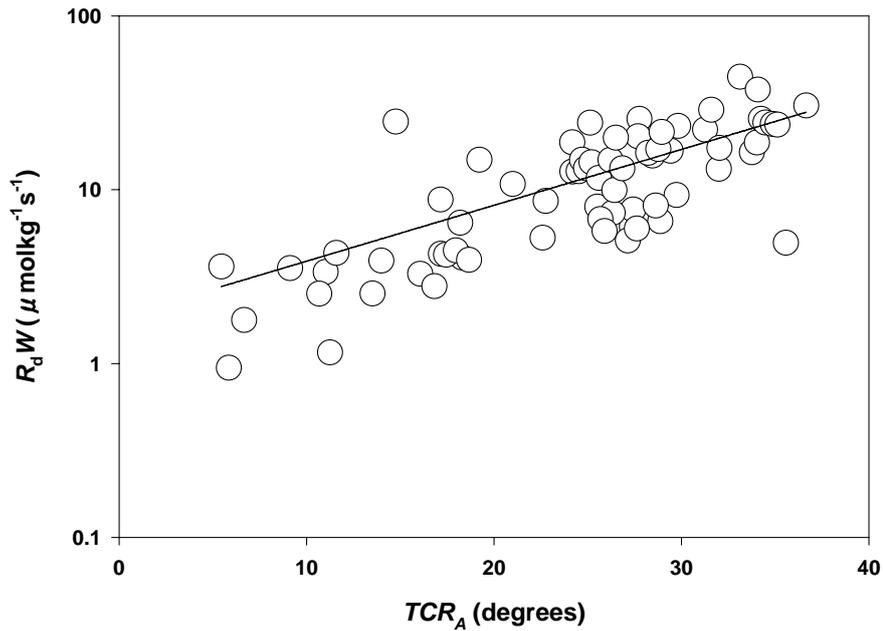


Fig. 4.2.7 ヒノキ葉について、測定時のチャンパー内平均温度(TCR_A)と葉重量あたりの呼吸速度(R_dW)の関係

図中の直線は(4-2.8)式で示される指数関数である [$R_dW=1.24 \cdot \exp(0.084 \cdot TCR_A)$, $r^2=0.67$, $p < 0.01$]

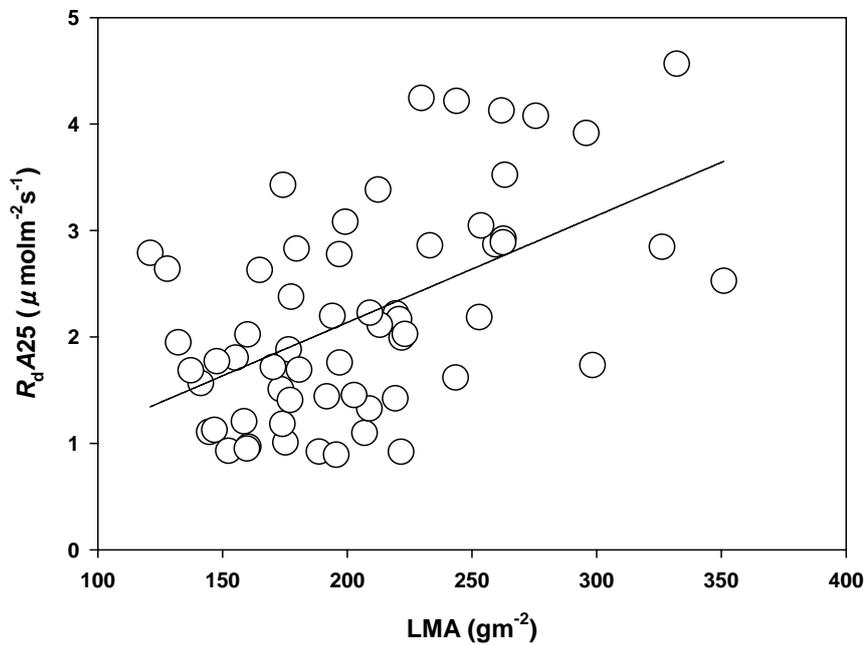


Fig. 4.2.8 ヒノキ葉について、葉面積重(LMA)と葉面積あたりの 25°C時の呼吸速度(R_{dA25})の関係

図中の直線は本文中(4-2.10)式に示す

4-2-5 結果と考察:見かけの光量子収率の推定

光量子収率は1モルの光量で作られるCO₂モル量である。1モルのRuBP(リブローズ 1-5 ビスリン酸)が1モルのCO₂分子と結合するが、1モルのRuBPを作るため8モルの光量子が必要なため、最大の光量子収率は理論上0.125molmol⁻¹である。しかしCO₂とRuBPの結合触媒であるルビスコは、酸素とも結合するため光量子収率は理想値より低下し(見かけの光量子収率)、また葉の吸光率の減少によってもその値は低下する(Bjorkman and Demmig 1987)。

ここで見かけの光量子収率が環境条件やLMAによって何らかの明白な影響を受けているか調べた。2年間で測定した70枚全ての葉の光-光合成曲線に対して見かけの光量子収率(ϕ , 4-2.1式参照)を計算し、TC_A、LMA、*L-AirVPD_A*との単回帰分析を試みたが、明確な関係を見出す事ができなかった。また見かけの光量子収率に対するTC_A、LMA、*L-AirVPD_A*を説明変数とした重回帰分析においても、見かけの光量子収率を推定するための有意な説明変数を特定することはできなかった。そこでこれまでも光合成モデルにおいて行われてきたように(Johnson 1989, Anten *et al.* 1995, Anten 1997)、みかけの光量子収率(ϕ)を一定とする仮定をおき、全試料の平均値として以下の結果を得た。

$$\phi = 0.059 \quad (4-2.12)$$

なおこの値は光量子収率の理想値の約半分の値であった。

4-2-6 結果と考察:夜間の葉の呼吸速度の推定

Fig. 4.2.9 に1999年7月26日~27日にかけて調査した夜間(24:00~4:00)と午前中(7:30~12:00)の呼吸速度の差異を示す。夜間の呼吸速度は午前中の呼吸速度よりすべての個葉で低く、午前中の呼吸速度は夜間の呼吸速度の1.35±0.09(SE)倍であった。夜間の呼吸速度と午前中の呼吸速度の割合の個葉によるばらつきの原因は明らかでなかった。陽樹冠の個葉(SL, 1.33倍)と陰樹冠の個葉(SS, 1.44倍)で有意差は見られなかった($p > 0.05$)。1999年8月4~5日にかけての夜間の呼吸速度は、20:00過ぎまで気温の低下とともに低下を続けた(Fig. 4.2.10)。21:00以降の気温は安定し、呼吸速度は夜中の1:00~2:00を境界に二段階に分かれているように見えた。ここで21:30~23:30と4:00~5:30の平均呼吸速度を調べると、夜間(21:30~23:30)の呼吸速度は早朝(4:00~5:30)の呼吸速度の1.23倍であった。さらに1999年8月17日には、12:00~16:00にかけて温度変化が無い中で呼吸速度が低下し(Fig. 4.2.11)、12:30の呼吸速度は17:00の1.34倍であった。1999年8月4~5日のデータは夜間と早朝の比較であり、夜間温度が一定であっても呼吸速度は早朝にかけて低下することがわかる。従って日中と夜間の2カテゴリーで呼吸速度を単純に比較するには問題がある。しかしおおよその傾向としてその差は1.34~1.35倍であると考え、夜間のある温度(T1)における呼吸速度[R_nA(T1)]を以下のように定式化することができた。

$$R_n A(T1) = \frac{1}{1.35} \times R_d A(T1) \quad (4-2.13)$$

なおモデル化に当たり、 $R_n A$ は日没から日の出までの呼吸速度と定義した。

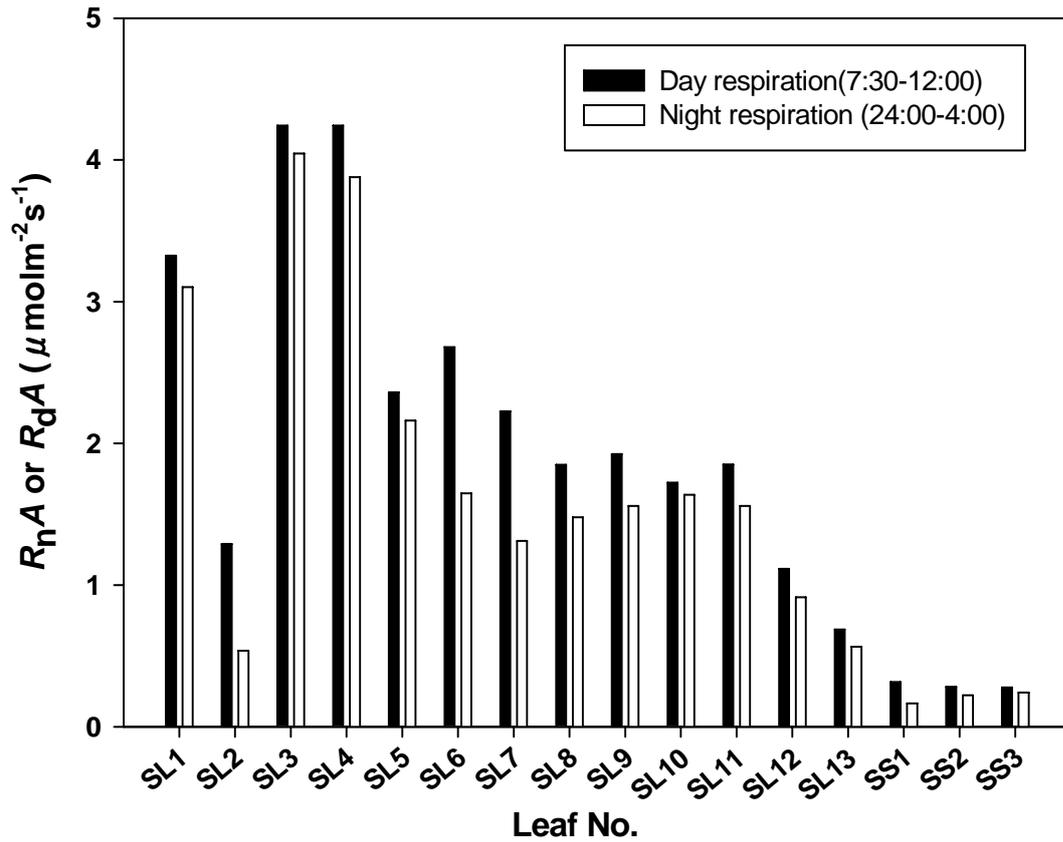


Fig. 4.2.9 夜間(24:00~04:00 白抜き Night respiration)及び午前中(07:30~12:00 黒抜き Day respiration)の個葉呼吸速度($R_n A$ or $R_d A$) の比較

Leaf No. SL1~SL13 は直達光の当たる樹冠梢端(陽樹冠)の個葉、SS1~SS3 は樹冠下部(陰樹冠)の個葉である

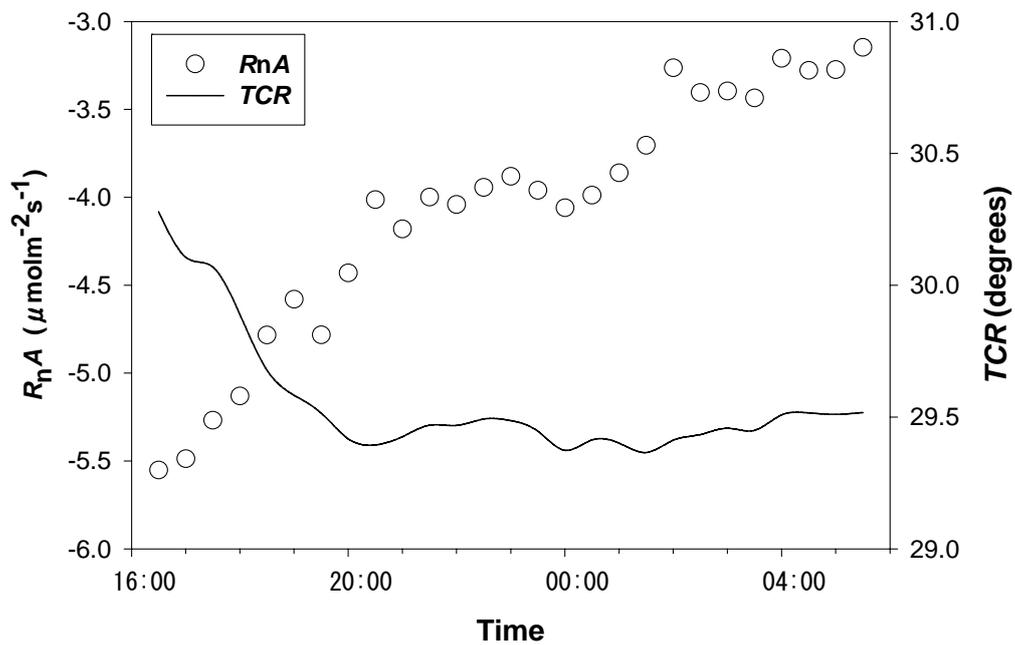


Fig. 4.2.10 ヒノキ葉における、1999年8月4日~5日にかけての、夜間から早朝の個葉呼吸速度(R_{nA})及びチャンパー内温度(TCR)の変化

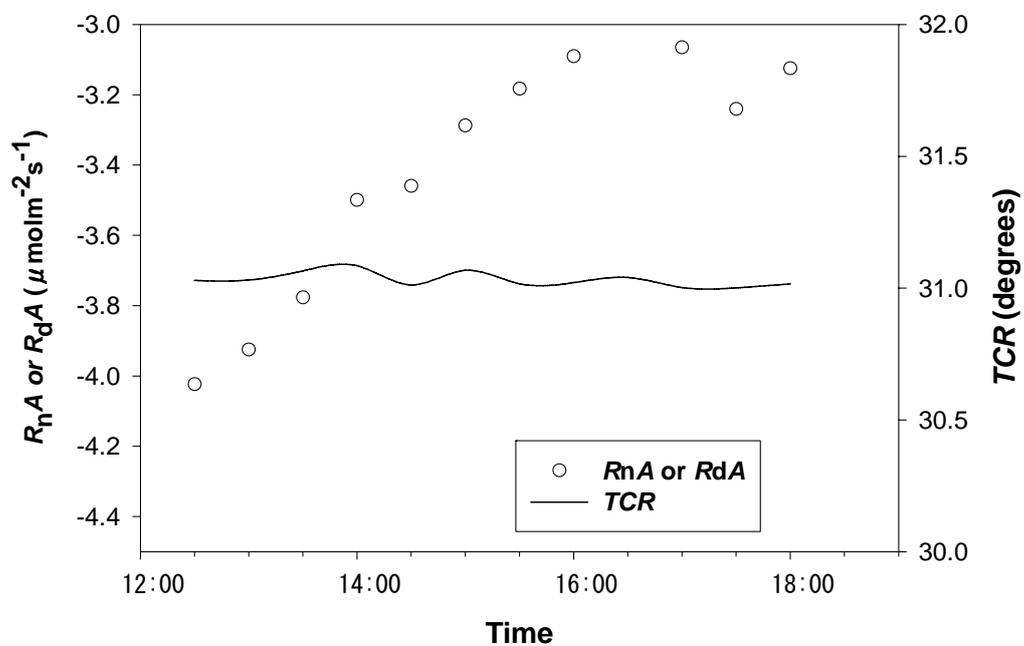


Fig. 4.2.11 ヒノキ葉における、1999年8月17日の、日中から夕方にかけての個葉の呼吸速度(R_{nA} or R_{dA})及びチャンパー内温度(TCR)の変化

4-2-7 結果と考察:LMA の垂直分布と季節変化

各測定回の LMA の平均値を用いて LMA の季節変化を Fig. 4.2.12 に示した。垂直分布を考慮せずに平均しており、平均値の標準誤差(SE)は大きい。LMA は 2 月(250gm²)から減少して 8 月に最小値(210gm²)になり、12 月(220gm²)にかけて若干増加する周期的な変化を示した。Fig. 3.3.1 から新葉の展開は 6 月~8 月(DOY=152-243)に生じている。従って Fig. 4.2.12 にみられる 7 月~8 月(DOY=170-235)の LMA の最小値は新葉を多く含み、その後の個葉の成熟とともに LMA が高まる周期性を表していると考えられる。

林冠全体の平均値レベルで明瞭な LMA の季節変化が認められることから、LMA の垂直分布にも季節性を考慮することが必要であると考えられた。Fig. 4.2.13 に、LMA の垂直分布を林分梢端からの距離(Az:m)との関係で示した。LMA の垂直分布形も明瞭な季節変化を示した。2 月には何れの高さにおいても LMA は最大であり、8 月から 10 月にかけて LMA は最小になった。4 月、6 月及び 12 月の LMA は同様な値を示す場合があった。LMA の夏から冬にかけての増大は、新葉の成熟に伴う光合成同化物の蓄積や細胞壁のリグニン集積などが原因と考えられる(Mediavilla and Escudero 2003, Niinemets et al 2004)。一方冬季の 12 月以降は落葉のシーズンであり(Fig 3.3.1)、同化物の引き戻しによる転流によって春から夏にかけて LMA が減少する可能性も指摘できる(van Heerwaarden *et al.* 2003)。

LMA の垂直的な変化は、LMA が Az に対して対数関数的に減少していると判断でき、以下のような式を両者の関係に当てはめることができた。

$$LMA = \alpha \ln(Az) + \beta \quad (4-2.14)$$

ここで α と β は定数パラメータである。(4-2.14)式による LMA の垂直分布の近似を行うと、測定回毎に非常に高い決定係数を得ることができた(Table 4.2.2)。さらに(4-2.14)式の定数(α , β)は明確な季節変化を示した。ここで葉量の季節変化を表す(3-3.4)式を用いたところ、定数 α 及び β を以下の DOY のサイン関数として近似することができた。

$$\alpha = -4.64 \cdot \sin \left[(\text{DOY} + 35.4318) \cdot \frac{\pi}{180} \right] - 38.66 \quad r^2 = 0.96 \quad (4-2.15)$$

$$\beta = 19.88 \cdot \sin \left[(\text{DOY} + 27.333) \cdot \frac{\pi}{180} \right] + 268.297 \quad r^2 = 0.77 \quad (4-2.16)$$

これらのことから LMA の垂直的な変化とその季節変化を定量化することができた。任意の時期の任意の高さにおいて LMA が推定できれば、4-2-3 項の最大光合成速度及び 4-2-4 項の日中の呼吸速度が推定できることになる。従って環境条件として気温と光強度を入力することで、任意の時間と場所で個葉の光合成速度を推定することが可能となった。

Table 4.2.2 天岳良ヒノキ人工林における、LMA の垂直変化を表す(4-2.14)式のパラメータ(α, β)と決定係数

DOY	月日	α	β	r^2
60	2月29日	-43.40	297.30	0.98
111	4月21日	-42.00	276.30	0.93
168	6月17日	-35.90	257.60	0.95
233	8月21日	-33.90	260.90	0.96
275	10月2日	-36.20	245.20	0.95
338	12月4日	-38.80	265.70	0.92

DOY は 1 月 1 日を起算日とした積算日数である

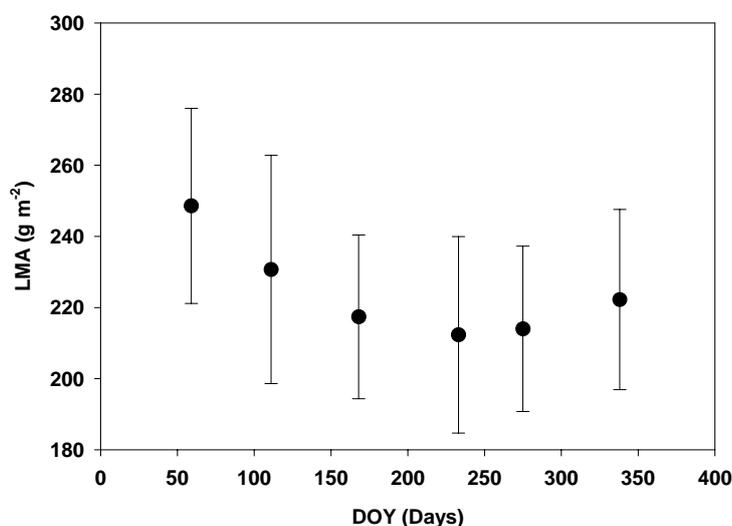


Fig. 4.2.12 天岳良ヒノキ人工林における、葉面積重(LMA)の季節変化

林冠全体での平均値であり、縦棒は標準誤差(SE)である。DOY は 1 月 1 日を起算日とした積算日数である

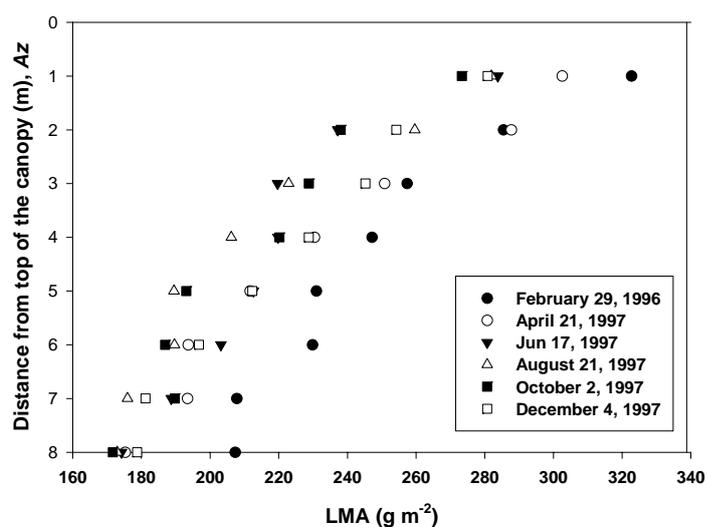


Fig. 4.2.13 天岳良ヒノキ人工林における、林冠梢端からの距離(Distance from top of the canopy)に対する葉面積重(LMA)の季節別垂直分布

4-2-8 結果と考察:ヒノキ人工林における光合成日変化の再現

光合成速度は土壌水分量や大気水蒸気圧差等が原因となった気孔の開閉の影響を受け、実際の環境条件の中では潜在的な光合成速度(光合成能力)が実現されない。その代表的な例が日中低下と呼ばれる現象であり、高温低湿度の日中に、PPFD が十分であるのにも関わらず A_{maxA} が減少する。この日中低下の主な原因が $L-AirVPD$ であり、直達光由来の PPFD の入射とそれに伴う葉温の上昇が $L-AirVPD$ を増加させ、その結果気孔コンダクタンス及び A_{maxA} の低下が生じる。この日中低下は温度と湿度のバランスによって生じるが、本研究で得られた式から日中低下を含めた光合成速度の日変化を再現できるであろうか。

そこで 1994 年 7 月 5 日(DOY=186;晴天日)および 1998 年 8 月 6 日(DOY=218;曇天日)の樹冠上部の光合成速度の日変化を再現できるかどうか検討した(樹冠下部葉の光合成速度は主に光だけに影響されるため、 $L-AirVPD$ の影響が強く加わる樹冠上部葉の光合成速度を再現することが重要である)。なおこの日変化の実測値データは、これまで述べてきたパラメータの推定における計算過程に用いられていない。林冠梢端から 1m の層($A_z=1$)にある葉の光-光合成曲線のパラメータを 4-2.6(A_{maxA})式、4-2.11(R_dA)式、4-2.12(ϕ)式、4-2.14(LMA 垂直変化)式、4-2.15 及び 4-2.16(LMA 季節変化)式から推定し、チャンバー内で記録された PPFD と気温を用いて光合成速度の日変化を再現した。

計算から求められた光合成速度と実測した光合成速度を比較すると(Fig. 4.2.14 晴天日、Fig. 4.2.15 曇天日)、両日とも計算値は実測値を良く再現することができた。特に晴天日である 1994 年 7 月 5 日における日中(10:00~13:00)の光合成速度の低下と夕方(16:00~17:00)の光合成速度の回復が表現できており、本研究による光合成モデルでも光合成速度の日中低下の状態を再現することができた。計算値が実測値に比べて全般的に大きい。これはモデルでは林冠梢端にある最も陽葉的な葉の平均的な値を計算しているため、実際に測定した個葉の光合成速度の絶対値と完全には一致しなかったと考えられた。曇天日である 1998 年 8 月 6 日では、光合成速度の日変化が光条件に強く影響されており、計算値の光合成速度の日変化は実測値と良く一致した。1998 年 8 月 6 日は曇天日にも関わらず、1994 年 7 月 5 日の晴天日よりも光合成速度が高かった。これは 1994 年 7 月 5 日(晴天日)の気温が 35°C を超えたのに対し、1998 年 8 月 6 日(曇天日)は気温が上昇しなかったこと(最大で 28°C)が原因と考えられた。 A_{maxA} を季節的な温度変化の関数(4-2.6 式)として近似したが、この関係で高温による全般的な光合成の低下を表現できるだけでなく、夏の光合成日変化における日中低下も再現することができた。このことは温度と光合成の関係の中に湿度に対する光合成の反応も内包されていたためであると考えられる。このようにヒノキ人工林における光-光合成曲線を表すパラメータの定量化によって、個葉の光合成速度を再現することがわかり、このモデル及びパラメータを第五章で表すヒノキ人工林に関する林冠光合成モデルの個葉光合成推定サブモデルとして採用することにする。

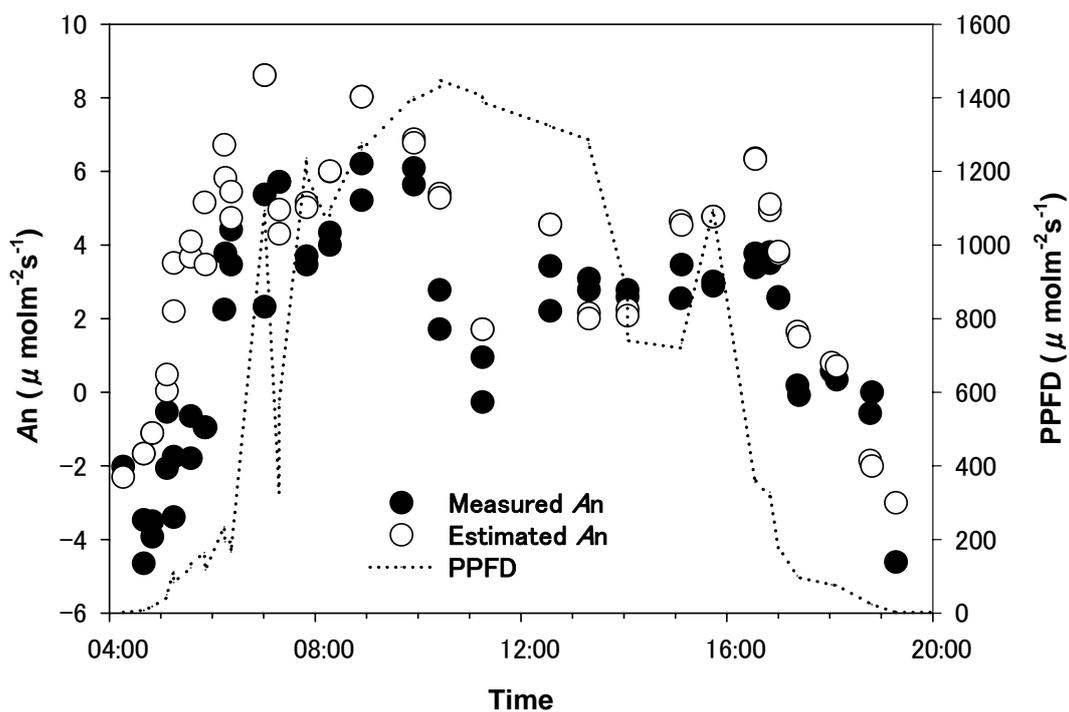


Fig. 4.2.14 1994年7月5日(晴天日)に実測した光合成速度(●)、計算による光合成速度(○)及び光合成有効光量子束密度(PPFD 破線)の日変化

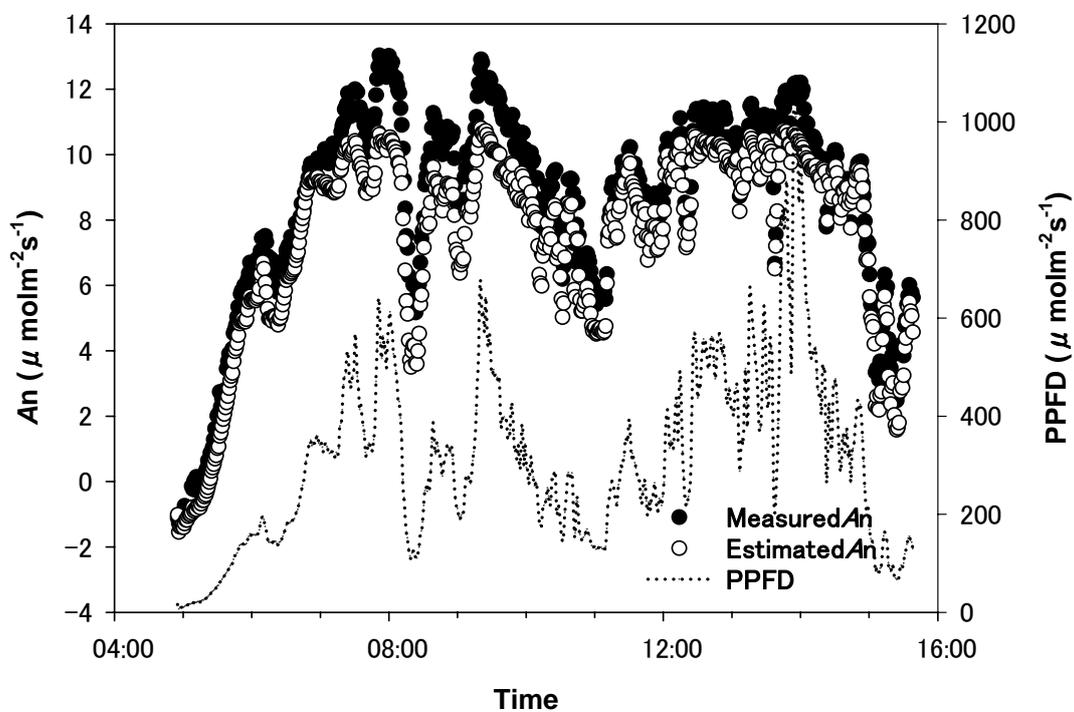


Fig. 4.2.15 1998年8月6日(曇天日)に実測した光合成速度(●)、計算による光合成速度(○)及び光合成有効光量子束密度(PPFD 破線)の日変化

4-3 落葉広葉樹林における個葉の光合成速度のパラメタリゼーション

4-3-1 はじめに

近年の個葉の光合成速度のモデル化に関する研究は、Farquhar *et al.* (1980)の生化学モデル(Farquhar の Biochemical タイプモデル)から大きな進歩を見せた。ルビスコ(Rubisco)活性に律速されるリブローズ 1,5 ニリン酸(RuBP)カルボキシレーション最大速度(V_{cmax})、RuBP 再生速度を律速する最大電子伝達速度(J_{max} ; RuBP 再生速度)、暗呼吸速度(R_d)、光呼吸速度とそれらの温度依存性に基づく光合成の生化学モデルは、これまでも多くの林冠光合成モデルに取り入れられている。さらに気孔コンダクタンスと Ball-Berry Index(BBI)変数[光合成速度、葉面 CO_2 濃度、相対湿度の関係(4-3.1 式)]との経験的相関関係は、Ball-Berry タイプモデル(Ball *et al.* 1987)として光合成生化学モデルに統合されている [APPENDIX-IV(C)参照]。

V_{cmax} は葉面積あたりの窒素含有量(N_a)とそのルビスコへの配分比(R_F)によって、また J_{max} はチラコイド膜に結合したタンパク質による ATP 合成速度(光化学系 I,II)に規定されることになる(Niinemets and Tenhunen 1997)。4-2 節でのべた LMA—窒素含有量—最大光合成速度の関係及びその季節変化が生じるのは、窒素がルビスコや光化学系 I,II を規定するタンパク質の中心的な構成元素だからである。このように V_{cmax} や J_{max} といったパラメータは窒素含有量との強い相関関係にあるため、窒素含有量や LMA を媒介として、光合成能力を森林林冠全体への拡張することが可能となる(Niinemets and Tenhunen 1997, Wilson *et al.* 2000)。また V_{cmax} や J_{max} に関する定式は酵素反応式であるため、各生化学反応の温度依存性も明瞭に定量化されている(APPENDIX-IV Table 1)。

本章では、SHEF 落葉広葉樹林における生化学モデル(Farquhar 及び Ball-Berry タイプモデル)パラメータの取得方法及びその結果を示す(飛田ら 2007)。またパラメータを林冠全体に広げるために、SHEF 落葉広葉樹林における葉内窒素含有量と LMA の関係、およびその垂直分布を定量化することを目的とする。最後にモデルによるシラカンバ、ミズナラ、ハリギリの光合成日変化の再現性を検討する。

4-3-2 測定方法

V_{cmax} 、 J_{max} 、 R_d の測定方法は飛田ら(2007)に述べられているが、ここではそれを改めて簡潔に記載する。SHEF 落葉広葉樹林に設置した樹冠観測タワー内に位置するシラカンバ($H=23.9m$, $DBH=31.8cm$)、ミズナラ($H=23.7m$, $DBH=30.8cm$)、ハリギリ($H=23m$, $DBH=31.9m$)を対象木とし、樹冠を第一層(23~24m; 樹冠表面)、第二層(19.5m)、第三層(16.5m)、第四層(11.5m)に分離した。2003 年 5~10 月及び 2004 年 5~8 月に、光飽和時($1200\mu mol m^{-2} s^{-1} PPF$)の純光合成速度及び夜明け前の呼吸速度(R_n)を着葉状態で測定した。測定は携帯式光合成蒸散測定装置(LI-6400; LI-COR, inc. Nebraska USA)を用いた。その際チャンバー内温度は $25^{\circ}C$ に、 $L-AirVPD$ を 1.2kPa 未満に設定した。これらの測定から one-point 法(Wilson *et al.* 2000)を用いて $25^{\circ}C$ の $V_{cmax}[V_{cmax}(25)]$ 及び $J_{max}[J_{max}(25)]$ を計算した。日中の $25^{\circ}C$ の呼吸速度 [$R_d(25)$] は R_n から推定した(Bernacchi *et al.* 2001, Evans and Poorter 2001)。 R_d の計算手法は

APPENDIX-VI(VIA-8, VIA-9)に記載し、計算に使われる活性化エネルギーは APPENDIX-IV Table 1 に記載した。測定後、実験室内で LMA(gm⁻²)と葉内窒素含有量を測定した。窒素濃度の測定には SUMIGRAPH (NC-800, Shimadzu Kyoto JP)を用い、LMA の値から葉面積ベース(Na:gm⁻²)に変換した。生化学モデルパラメータ(*V_{cmax}* 等)と窒素含有量(Na)の関係は季節的に変化することが知られており (Wilson *et al.* 2000)、SHEF 落葉広葉樹林では着葉期間を4期に分けてパラメータを整理した。I期は開葉開始から夏至(DOY=173)、II期は5°C以上の積算気温の増加量が最大になる8月上旬(DOY=214)まで、III期は秋分(DOY=265)まで、IV期は落葉終了までと定義した(飛田ら 2007)。

2001年及び2003年の7~8月の伐倒調査の際(第二章に詳細記載)、層厚1mで分離した層からシラカンバ、ミズナラ、ハリギリのサンプル葉(各々約1000cm²)を実験室に持ち帰り、LMAと葉内窒素濃度(Nm:%)を測定し、LMAから葉面積あたりの窒素含有量(Na:gm⁻²)に変換した。窒素濃度の測定にはSUMIGRAPH(上出)を用いた(Utsugi *et al.* 2004)。

樹冠観測タワーを用い、2002年5~11月まで月2回、葉のサンプリングを行った。サンプリング地上高は、シラカンバで23mと18m、ミズナラとハリギリで23m、18m、11mとし、各々5~10枚の葉をサンプリングした。2004年8月の曇天日に樹冠観測タワーを用い、地上高26mから1mまで、層厚1mでPPFDを測定した(宇都木ら 2005)。林冠直上のPPFDに対する各層のPPFDの割合を相対光強度(RPPFD:%)とした。PPFDセンサーはLI-190SA(LI-COR, inc. Nebraska USA)を用い、各層200回の測定から得たRPPFDの平均値を計算した。

2003年7~9月にかけて月1回、シラカンバ、ミズナラ、ハリギリの第一層(約23m)の葉(陽葉)について光合成速度の日変化を測定した。測定にはLI-6400を用いた。サンプル葉は1樹種3~5枚とし、約30分に1回の割合で光合成速度の測定を行った。チャンバー内のPPFDは林冠梢端に設置したPPFDセンサー値と同様にし、温度の制御は行わなかった。ただし日中のチャンバー内温度の上昇を避けるため、白色の布の下で測定した。チャンバー内導入空気中のCO₂濃度は380ppmに設定した。日変化のデータを以下の式(Ball-Berryモデル; Ball *et al.* 1987)に当てはめ、式の切片(*G_{smin}*)と傾き(*m*)を計算した。

$$G_s = G_{s \min} + m \cdot BBI = G_{s \min} + m \cdot \frac{A_n \cdot R_{hs}}{C_s} \quad (4-3.1)$$

G_{smin} は光合成速度が0の時の気孔コンダクタンス(molm⁻²s⁻¹)、*A_n* は光合成速度(μmolm⁻²s⁻¹)、*R_{hs}* は葉面大気水蒸気圧の気孔内水蒸気圧に対する相対値(相対湿度:%)、*C_s* は葉表面のCO₂濃度(μmolmol⁻¹)である。BBIは(4-3.1)式の*m*の係数項に当たる。なおH₂Oの葉面境界層拡散コンダクタンス(gbw)は1.43molm⁻²s⁻¹を、CO₂葉面境界層拡散コンダクタンスはgbw/1.37を、CO₂の気孔コンダクタンスは*G_s*/1.6を用いた(Amthor 1994, Egashira *et al.* 2006)。

4-3-3 結果と考察:葉内窒素とLMAの垂直分布及びBall-Berryモデルの係数

V_{cmax}(25)、*J_{max}*(25)、*R_n*(25)の測定結果は飛田ら(2007)を参照されたい。特にこれらの結果から本章

で用いるパラメータを APPENDIX-IV (Table 2)に示す。 $J_{max}(25)$ 及び $R_n(25)$ は $V_{cmax}(25)$ の関数、 $V_{cmax}(25)$ は N_a の関数とし、 V_{cmax} 、 J_{max} 、 R_n の温度依存性は APPENDIX-IV (Table 1)に示す。

地上高 23m(樹冠表面)における LMA と N_m に関する 2002 年の季節変化を Fig. 4.3.1 に示す。3 樹種とも 5 月の下旬に開葉が始まり、6 月中旬まで LMA は増加、 N_m は減少した。その後 9 月中旬まで LMA、 N_m ともに安定した値を示した。両値とも 9 月下旬から減少をはじめ、11 月中旬までに落葉が完了した。樹冠下部も 23m と同様な季節変化を示し、3 樹種間で季節変化のパターンに大きな差は認められなかった。この季節変化パターンから 7~9 月にかけては、LMA と N_m が安定した個葉の成熟期であると考えられた。この期間は飛田ら(2007)の II 期(174~214)中盤から III 期(DOY215~265)に相当する。

伐倒調査は 8 月に行っており、上述よりこの時期は葉の成熟期である。伐倒調査時に測定された LMA の垂直分布と RPPFD の関係を Fig. 4.3.2 に示す。ハリギリに関しては RPPFD にする LMA にばらつきが生じている。全般的に LMA は RPPFD の減少とともに小さくなり、特に RPPFD が 10%以下で急速に小さくなる傾向を示した。この非直線的な変化は *Nothofagus fusca* (Hollinger 1996)や *Pinus ponderosa*, *Pseudotsuga menziesii*, *Tsuga heterophylla* (Bond et al. 1999)でも報告されている。これらの関係は以下の対数関数で近似でき、各樹種の決定係数は 0.8~0.9 と高かった(Table 4.3.1)。

$$LMA = \alpha \cdot \ln(RPPFD) + \beta \quad (4-3.2)$$

次に N_m 及び N_a と LMA の相関関係を Fig. 4.3.3 に示す。 N_m と LMA の相関関係は認められず ($p < 0.05$)、一方 N_a は LMA と有意な相関関係を示した ($p < 0.001$, $r^2 = 0.77 \sim 0.98$)。またこの相関関係の切片は有意でないことから ($p > 0.05$)、 N_a は LMA と正比例関係にあると結論できた ($N_a = a \times LMA$)。 $N_a = N_m \times LMA$ の関係であることから、 N_m は林冠の位置に因らず一定であると言えた。シラカンバの N_m は $2.16\% \pm 0.021$ 、ミズナラの N_m は $2.32\% \pm 0.022$ 、ハリギリの N_m は $2.38\% \pm 0.016$ であり、シラカンバの N_m は他 2 樹種の N_m よりも有意に小さかった ($p < 0.01$)。

2004 年 8 月の曇天日の地上高 1m~26m までの RPPFD(%)を(4-3.2)式に代入して LMA を求め、シラカンバの LMA と地上高(H)の関係を Fig. 4.3.4 に示した。この LMA の垂直分布は以下に示す漸近回帰関数で近似することができた。

$$LMA = \delta \cdot [1 + \gamma \cdot \exp(\eta \cdot H)] \quad (4-3.3)$$

この関係をミズナラ、ハリギリでも検討した結果、3 樹種とも決定係数は 0.98 以上であり、式内のパラメータはすべて有意であった ($p < 0.01$)。

N_a は LMA と正比例の関係にあることから(Fig. 4.3.3)、(4-3.3)式を次のように変形できる。

$$N_a = \varepsilon \cdot [1 + \gamma \cdot \exp(\eta \cdot H)] \quad (4-3.4)$$

これらのことは、APPENDIX-IV Table 2 にある I 期~IV 期について、 H (樹高)から N_a を求める式が適切であ

ることを示し、従って APPENDIX-IV Table 2 を用いて $V_{cmax}(25)$ 、 $J_{max}(25)$ 、 $R_n(25)$ の垂直分布の定量化を行うことができた。

光合成速度の日変化において、 BBI と G_s の間に一次式(4-3.1 式)で表される相関関係が見られた。8月のシラカンバでの測定例を Fig. 4.3.5 に示す。これらの関係は各樹種及び各季節(7月、8月、9月)において有意であった(Table 4.3.2 $p < 0.001$)。さらの季節毎に樹種を統合した場合(Table 4.3.2 の全種)、及びすべての季節を統合した場合も(Table 4.3.2 の全季節)、 BBI と G_s の関係は有意であった($p < 0.001$)。Table 4.3.2 において、 BBI と G_s の関係の切片が有意でなかった場合、 $G_{smin} = 0.01 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ と設定した。 m の範囲は 6~14 であり、これまで調べられてきた m の範囲から逸脱しない値であった(Baldocchi and Xu 2005)。

Table 4.3.1 SHEF 落葉広葉樹林における、葉面積重(LMA)と *RPPFD* の関係式(4-3.2式)のパラメータ(α , β)と標準誤差(SE)及び決定係数(r^2)

樹種	α	SE	β	SE	r^2	
<i>B. platyphylla</i>	10.9	0.84	27.0	2.68	0.80	$p < 0.01$
<i>Q. mongolica</i>	13.7	0.51	21.0	1.29	0.88	$p < 0.01$
<i>K. septemlobus</i>	16.2	1.05	14.7	2.60	0.77	$p < 0.01$

Table 4.3.2 SHEF 落葉広葉樹林における、BBIと気孔コンダクタンス(G_s)の関係式を表す(4-3.1式)のパラメータ(m と G_{smin})と決定係数(r^2)

	係数	Jul	Aug	Sep	全季節
<i>B. platyphylla</i>	m	6.07	8.38	9.59	7.36
	$G_s \text{ min}$	0.07	0.02	0.01	0.04
	r^2	0.77	0.86	0.82	0.80
<i>Q. mongolica</i>	m	8.74	10.36	12.28	10.38
	$G_s \text{ min}$	0.01	0.01	0.01	0.01
	r^2	0.82	0.91	0.80	0.77
<i>K. septemlobus</i>	m	7.42	10.87	13.74	9.98
	$G_s \text{ min}$	0.01	0.01	0.01	0.01
	r^2	0.74	0.70	0.75	0.60
全種	m	7.36	10.08	13.21	9.26
	$G_s \text{ min}$	0.02	0.01	0.01	0.01
	r^2	0.75	0.78	0.75	0.67

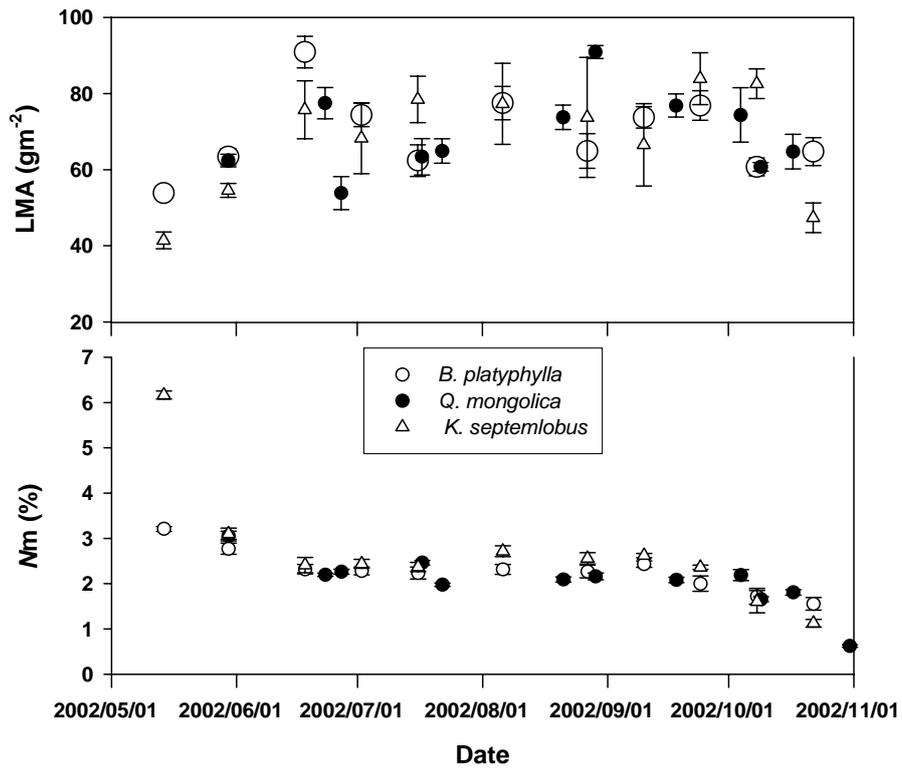


Fig. 4.3.1 SHEF 落葉広葉樹林における、林冠梢端部のシラカンバ(*B. platyphylla*)、ミズナラ(*Q. mongolica*)、ハリギリ(*K. septemlobus*)の葉面積重(LMA)及び葉重量あたりの窒素濃度(Nm)の季節変化

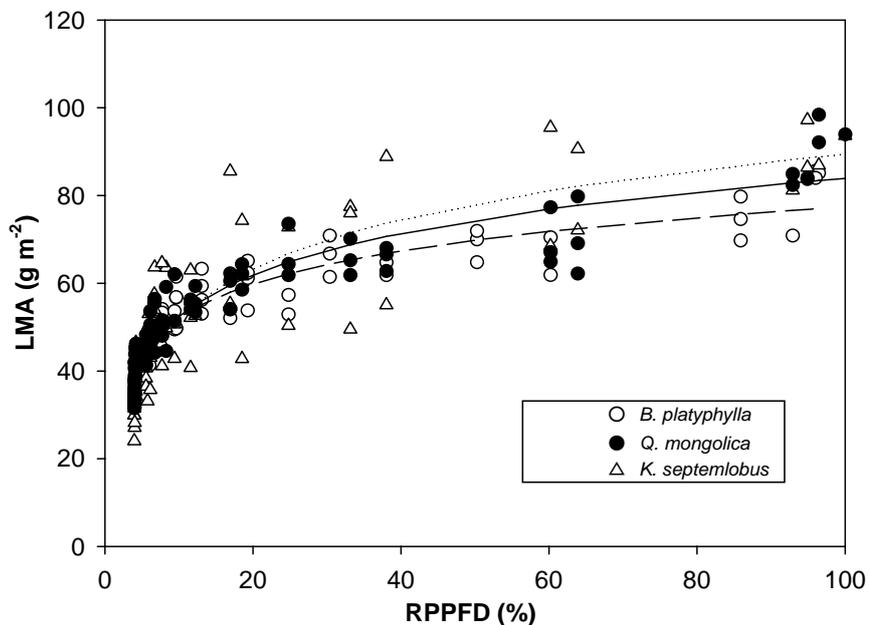


Fig. 4.3.2 SHEF 落葉広葉樹林における、相対光強度(RPPFD)とシラカンバ(*B. platyphylla*)、ミズナラ(*Q. mongolica*)、ハリギリ(*K. septemlobus*)の葉面積重(LMA)の関係

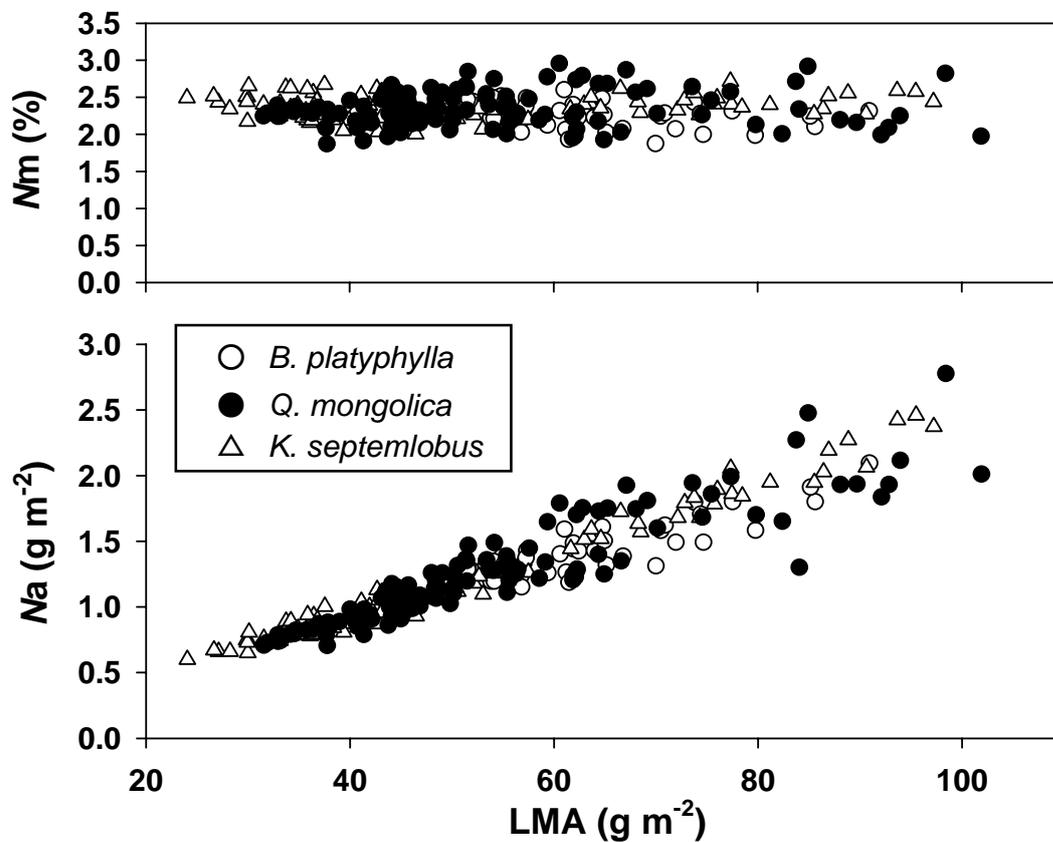


Fig. 4.3.3 SHEF 落葉広葉樹林における、シラカンバ(*B. platyphylla*)、ミズナラ(*Q. mongolica*)、ハリギリ(*K. septemlobus*)の葉面積重(LMA)と葉重量あたりの窒素濃度(Nn)及び葉面積あたりの窒素含有量(Na)の関係

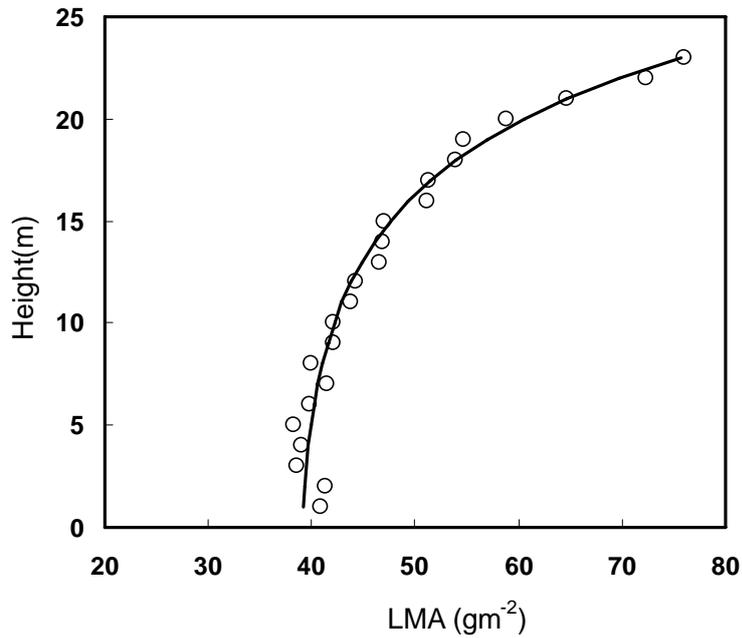


Fig. 4.3.4 SHEF 落葉広葉樹林における、シラカンバの LMA の垂直分布

LMA の垂直分布は、(4-3.3)式で示される漸近回帰関数(図中の曲線)で近似することができ、ミズナラ、ハリギリについても同様であった。

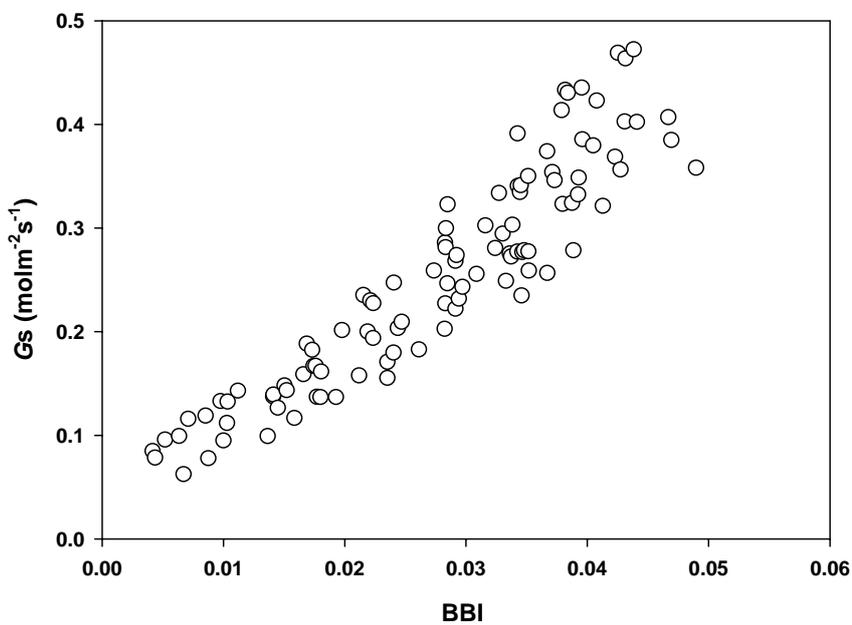


Fig. 4.3.5 SHEF 落葉広葉樹林における、2003 年 8 月のシラカンバの光合成日変化測定値に基づく BBI と気孔コンダクタンス(G_s)の関係の例

BBI と G_s の関係は、一般的に本文中の(4-3.1)式で表される。この関係の係数は Table 4.3.2 に記載した

4-3-4 結果と考察:落葉広葉樹林における光合成日変化の再現

光合成速度は光条件だけでなく、土壌や大気的水分条件にも影響されることは前述した。Farquhar *et al.* (1980)による光合成生化学モデルだけでは、大気的水分条件による気孔の開閉が表現できない。しかし Ball-Berry タイプの気孔コンダクタンスモデルを光合成生化学モデルに組み合わせることにより、水分条件 ($L\text{-AirVPD}$; 大気と気孔内の水蒸気圧差)にモデルが反応し、より現実に近い光合成速度を計算することができる。両モデルの組み合わせとその解法方法は APPENDIX-IV に示した。それでは SHEF 落葉広葉樹林で得られた Farquhar タイプモデル及び Ball-Berry タイプモデルのパラメータで、実測した光合成速度の日変化を表現できるであろうか。

2008年8月5日(DOY=217;晴天日)において、樹冠上部にある個葉の光合成速度の日変化を再現できるかどうか、シラカンバ(*B. platyphylla*)、ミズナラ(*Q. mongolica*)、ハリギリ(*K. septemlobus*)について検討した。パラメータは APPENDIX-IV (Table 2)を用い、モデル内の高さは樹冠梢端からの第一層を仮定した。Ball-Berry モデルパラメータは Table 4.3.2 を用いた。当日は晴天条件であり、最高気温は 27°C、最低湿度は 30%であった。

3樹種ともに08:00~10:00に現れる最大の光合成速度と、14:00に現れる光合成の日中低下等時系列的な変化の傾向を表現することができた(Fig. 4.3.6)。午前中の実測値と計算値の絶対値の差異が大きくなることが認められたため、光合成生産量の日積算値を計算した。その結果モデル計算値は実測値に対し、シラカンバとハリギリで2%の過小評価、ミズナラで4%の過大評価であった。林冠梢端で最も日射量の多い場所にある陽葉で 2~4%の差異であり、日射量の少ない(ストレスの少ない)陰樹冠の陰葉では、モデルによる誤差はさらに小さくなると考えられる。これらのことから本章で作成した Farquhar タイプ及び Ball-Berry タイプの混合モデルとそれらに関するパラメータは、SHEF 落葉広葉樹林の個葉の光合成生産量を精度良く計算できると考えられ、第五章で展開する SHEF 落葉広葉樹林で用いる林冠光合成モデルの個葉光合成推定サブモデルとして採用することにする。

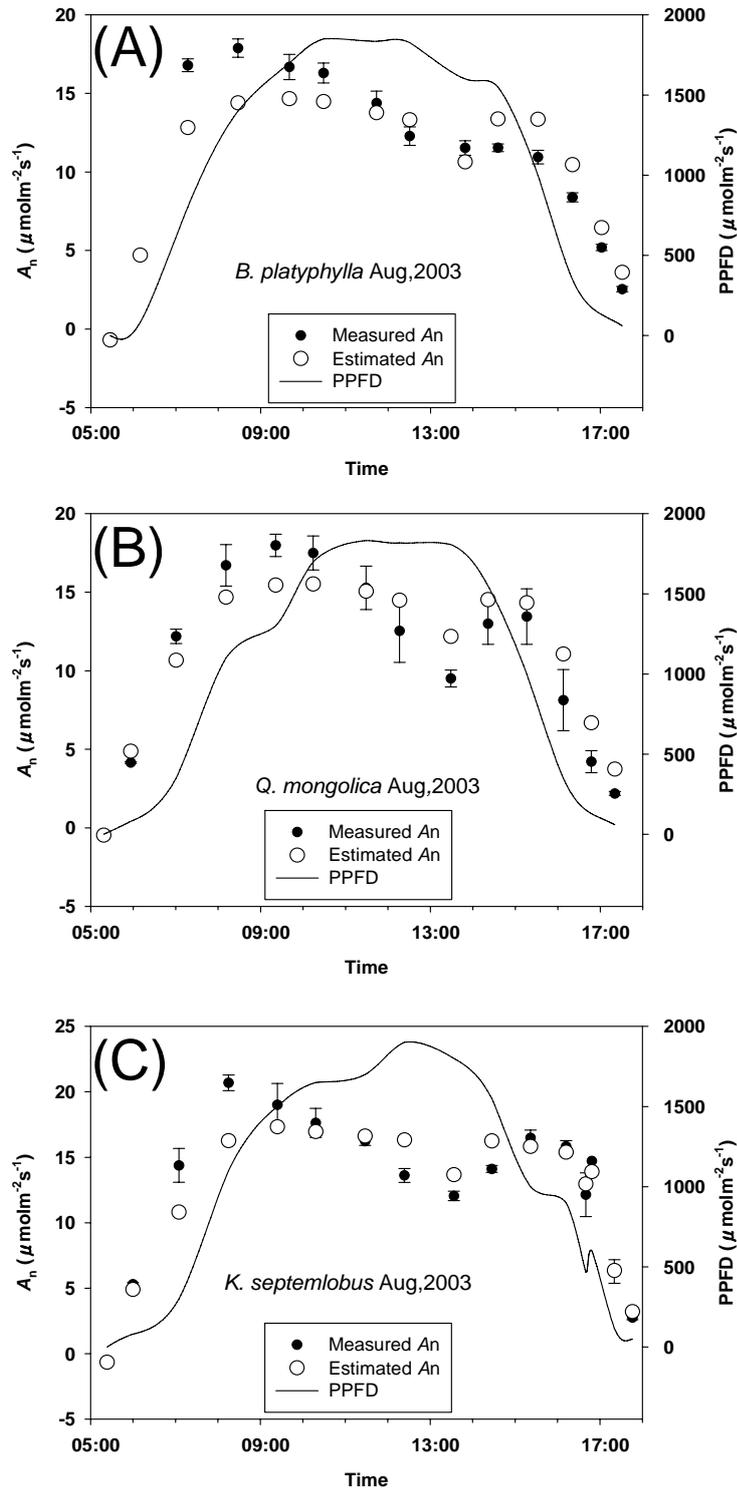


Fig. 4.3.6 2003年8月(晴天日)のシラカンバ(*B. platyphylla*)(A)、ミズナラ(*Q. mongolica*)(B)、ハリギリ(*K. septemlobus*)(C)の光合成速度日変化の実測値(●)とモデル計算値(○)、及び光合成有効光量子束密度(PPFD)の日変化(実線)
 図中のエラーバーは標準誤差(SE)

APPENDIX-IV

本研究で採用した(A)Farquharタイプ光合成モデルと(B)Ball-Berryタイプ気孔コンダクタンスモデルを解説する。また(C)では葉面熱収支モデル、(D)ではそれぞれのモデルを組み合わせた場合の光合成速度の解法手法を解説する。

(A)個葉光合成モデル (Farquhar *et al.* 1980)

個葉の純光合成速度(A_n : $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$)は、炭素同化反応速度(V_c : $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$)と酸化反応速度(V_o 光呼吸速度: $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$)、日中の呼吸速度(R_d : $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$)の関数として表される。

$$A_n = V_c \cdot (1 - \Gamma_* / C_c) - R_d \quad (\text{IVA-1})$$

$$V_o = V_c \cdot \Gamma_* / C_c \quad (\text{IVA-2})$$

C_c は葉緑体内炭酸ガス分圧(Pa)である[C_c 濃度を大気圧(Pa)で除して分圧とする]。 C_c はメソフィルコンダクタンスを無限大と仮定し、 C_i (細胞内 CO_2 分圧、 C_i 濃度を大気圧(Pa)で除して分圧とする)で代用されることが多い。 Γ_* は $R_d=0$ の時の二酸化炭素補償分圧(Pa)である。ここで Γ_* は次式で表される。

$$\Gamma_* = 0.5 \cdot pO_2 / \tau \quad (\text{IVA-3})$$

τ はルビスコ(Rubisco)での酸素分圧に対する二酸化炭素分圧比、 pO_2 は葉緑体内酸素分圧(Pa)である。 V_c は、ルビスコ活性が制御している時の炭素同化反応速度(W_c : $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$)、及び RuBP の再生速度が制御している時の炭素同化反応速度(W_j : $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$)を用い、次の式を満たす V_c の解として求めることができる。

$$0.95 \cdot V_c^2 - (W_c + W_j) \cdot V_c + W_j = 0 \quad (\text{IVA-4})$$

W_c は次の関数で与えられる

$$W_c = V_{c\max} \cdot C_c / [C_c + K_c \cdot (1 + pO_2 / K_o)] \quad (\text{IVA-5})$$

ここで $V_{c\max}$ は最大カルボキシレーション速度($\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$)、 K_c 、 K_o は、それぞれ二酸化炭素と酸素に対するミカエリスメンテン定数である。 W_j は次の関数で与えられる。

$$W_j = J / (4.5 + 10.5 \cdot \Gamma_* / Cc) \quad (\text{IVA-6})$$

J は電子伝達速度 ($\text{mol electrons m}^{-2}\text{s}^{-1}$) であり、葉に吸収された光合成有効光量子束密度 (PPFD_{ab} : $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$) と双曲線の関係で近似される

$$J = J_{\max} \cdot \text{PPFD}_{ab} / (\text{PPFD}_{ab} + 2.1 \cdot J_{\max}) \quad (\text{IVA-7})$$

J_{\max} は最大電子伝達速度 ($\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$) である。

日中の呼吸速度 (R_d) は、夜間の呼吸速度 (R_n) の 20-80% であるが、本論文では R_n から以下の式を用いて R_d ($\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$) を計算した (Brooks and Farquhar 1985)。

$0 < \text{PPFD} < 10 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ の時

$$R_d = R_n \quad (\text{IVA-8})$$

$\text{PPFD} > 10 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ の時

$$R_d = [0.5 - 0.05 \cdot \ln(\text{PPFD})] \cdot R_n \quad (\text{IVA-9})$$

ある温度 (T_s) 時の K_o 、 K_c 、 τ 、 R_d の値 [$f(T_s)$] は、 25°C の時のそれぞれの活性速度 [$f(25)$; APPENDIX-IV (Table 1)]、 R_d は 25°C での測定値] を基準に、以下のアレニウス関数で表現することができる。

$$f(T_s) = f(25) \cdot \exp\left[\left(1 - \frac{273}{273 + T_s}\right) \cdot \frac{\Delta H_a}{R \cdot 273}\right] \quad (\text{IVA-10})$$

ΔH_a はそれぞれの活性化エネルギー [APPENDIX-IV (Table 1)]、 R は気体定数 ($8.314 \text{ m}^3 \text{ Pa mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$) である。同様にある温度の時の $V_{c\max}$ と J_{\max} の値 [$f(T_s)$] は、 25°C で測定したそれぞれの値 [$f(25)$] から以下の式で表すことができる (Kosugi *et al.* 2003, vonCaemmerer 2000)。

$$f(T_s) = f(25) \cdot \exp\left[\frac{(T_s - 25) \cdot \Delta H_a}{298 \cdot R \cdot T_s}\right] \cdot \frac{[1 + \exp(\frac{298 \cdot \Delta S_t - \Delta H_d}{298 \cdot R})]}{1 + \exp[\frac{(T_s + 273) \cdot \Delta S_t - \Delta H_d}{(T_s + 273) \cdot R}]} \quad (\text{IVA-11})$$

ΔH_d は非活性化エネルギー (J mol^{-1})、 ΔS_t はエントロピー係数 ($\text{J k}^{-1} \text{ mol}^{-1}$) [APPENDIX-IV (Table 1)] である。ここまでを纏めると、 25°C の時の $V_{c\max}$ 、 J_{\max} 、 R_n が測定できれば、APPENDIX-IV (Table 1) を用いて、任意の Cc 及び温度と光強度に対する光合成速度を計算することができる。

(B)気孔コンダクタンスモデル (Ball *et al.* 1987)

個葉の気孔コンダクタンス($G_s: \text{H}_2\text{O mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)は、純光合成速度(A_n)と細胞内水蒸気圧に対する葉面水蒸気圧の比率($R_h s: \%$)、葉面 CO_2 濃度(C_s)との経験的な次式で関数化できる。

$$G_s = G_s \text{ min} + m \cdot \frac{A_n \cdot R_h s}{C_s} \quad (\text{IVB-1})$$

m と $G_s \text{ min}$ (最小の気孔コンダクタンス)は定数であり、右項の変数はまとめて BBI と呼ぶ。

(C)葉面熱収支モデル (Amthor 1994, Egashira *et al.* 2006)

個葉面における熱エネルギーバランスは以下の式で成り立つとした(Amthor 1994)。

$$\text{IPAR} + \text{INIR} + La = Le + S_H + \lambda \cdot E_{\text{leaf}} \quad (\text{IVC-1})$$

IPAR は葉面に吸収される 300~700nm の短波放射(W m^{-2})、INIR は葉面に吸収される 700~3000nm の短波放射(W m^{-2})である。PAR と NIR の合計である全天日射量(IS: W m^{-2})から PAR へのエネルギー変換係数は 0.41 と推定されており(3-2 章直散分離手法の検討)、IS から NIR(700~3000nm)への変換係数は $(1-0.41=0.59)$ と仮定した。葉による PAR 及び NIR の吸収率を abs_{PAR} 及び abs_{NIR} とすると、木本植物葉の abs_{PAR} 、 abs_{NIR} はそれぞれ 0.73、0.31(Baldocchi *et al.* 1985 *Quercus Alba*)と報告され、北海道の落葉広葉樹で abs_{PAR} が 0.84(飛田未発表)と報告されている。本研究では abs_{PAR} と abs_{NIR} をそれぞれ 0.73、0.31 と仮定した。

ある葉面積指数 $[\Delta L(i)]$ を持つ i 番目の層 $[\Delta z(i)]$ を透過する PAR 及び NIR の透過確率は、 abs_{PAR} と abs_{NIR} を用いて次のように近似できる(Goudriaan 1977)。

$$P_{\text{PAR}\Delta z(i)} = \exp[-\sqrt{abs_{\text{PAR}}} \cdot k_{\text{PAR}} \cdot \Delta L(i)] \quad (\text{IVC-2})$$

$$P_{\text{NIR}\Delta z(i)} = \exp[-\sqrt{abs_{\text{NIR}}} \cdot k_{\text{NIR}} \cdot \Delta L(i)] \quad (\text{IVC-3})$$

k_{PAR} と k_{NIR} は PAR 及び NIR に関する吸光係数であり、本論文では $K_{\text{PAR}}=K_{\text{NIR}}$ として取り扱うことにする。 $i+1$ 層の葉で吸収される PAR 及び NIR は、 i 層直上の全短波放射 $[\text{IS}(i)]$ から次のように求められる。

$$IPAR(i+1) = IS(i) \cdot 0.41 \cdot P_{PAR\Delta z(i)} \cdot 0.73 \cdot k_{PAR} \quad (IVC-4)$$

$$INIR(i+1) = IS(i) \cdot 0.59 \cdot P_{NIR\Delta z(i)} \cdot 0.31 \cdot k_{NIR} \quad (IVC-5)$$

次に La を葉によって吸収される 3000~100000nm の長波放射(Wm^{-2})とする。
ここで土壌からの長波放射を無視し、天空からのみ長波放射が入射すると仮定すると

$$La = 0.96 \cdot (0.72 + 0.005 \cdot T_{air}) \cdot \sigma \cdot (273.15 + T_{air})^4 \cdot [1 - \exp(-LAI)] \quad (IVC-6)$$

σ はステファンボルツマン定数($5.67 \cdot 10^{-8} : Wm^{-2}k^{-4}$)、0.96 は常温における長波長域の放射率(Ehleringer 1994)、 T_{air} は大気温度($^{\circ}C$)である。個葉を考える場合、 $1 - \exp(-c)$ の項は 1 になる。森林の場合、その森林の LAI を入力した値がすべての葉層での La と仮定した。

Le は葉から放射され、かつ他の葉に吸収されない長波放射(Wm^{-2})とする。

$$Le = 1.92 \cdot \sigma \cdot (273.15 + T_L)^4 \cdot [1 - \exp(-LAI)] \quad (IVC-7)$$

1.92 は常温における長波長域の放射率を葉両面に勘案した値である。個葉を考える場合、 Le は葉以外の場所にすべて放射されるため、 $[1 - \exp(-LAI)]$ の項は 1 になる。森林の場合、その森林の LAI を入力した値が、すべての葉層での Le と仮定した。

$S_H(Wm^{-2})$ は葉の顕熱移送速度であり、次の式で表される。

$$S_H = \frac{\rho \cdot Cp \cdot (T_L - T_{air})}{\frac{1}{g_{aH}} + \frac{1}{g_{bH}}} \quad (IVC-8)$$

ρ は空気密度($1.92 - 0.0041 \times T_{air} : Kgm^{-3}$)、 Cp は乾燥空気比熱($1012 Jkg^{-1}K^{-1}$)、 g_{aH} 、 g_{bH} はそれぞれ熱移送に関する大気及び葉面境界層コンダクタンスである。ここでは個葉を仮定したため g_{aH} は 1 とする。 g_{bH} は大気中の熱拡散係数($D_H : m^2s^{-1}$)と葉面境界層厚($\delta : m$)から計算できる。水分の葉面境界層コンダクタンス(g_b)を $2.56 molH_2Om^{-2}s^{-1}$ (Egashira *et al.* 2006)、葉表面に対する裏面の気孔コンダクタンス率(sr)を 100 (Jones 1992)とすると熱の葉面境界層コンダクタンス(g_{bH})は

$$g_{bH} = \frac{2 \cdot D_H}{\delta} \quad (IVC-9)$$

$$D_H = 21.5 \cdot 10^{-6} \cdot [(273.15 + T_{air})/293.15]^{1.75} \quad (\text{IVC-9})$$

$$\delta = (1 + sr)^2 \cdot Patm \cdot D_{wv} / g_b \cdot (1 + sr^2) \cdot R \cdot (273.15 + T_{air}) \quad (\text{IVC-10})$$

$$D_{wv} = 24.2 \cdot 10^{-6} \cdot [(273.15 + T_{air})/293.15]^{1.75} \quad (\text{IVC-11})$$

D_H は大気中の熱拡散係数、 δ は葉面境界層厚(m)、 $Patm$ は大気圧(Pa)、 R は気体定数 ($8.314 \text{ m}^3 \text{ Pa mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$)、 $D_{wv} (\text{m}^2 \text{ s}^{-1})$ は大気中の水蒸気拡散係数である。

$\lambda \cdot E_{leaf}$ を葉の蒸散による潜熱移送速度 (W m^{-2}) とする。これは λ [水蒸気の潜熱 (J mol^{-1})] と、 E_{leaf} [蒸散速度 ($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)] の積として与えられる。

$$\lambda = 450018 - 42.75 \cdot T_{leaf} \quad (\text{IVC-12})$$

$$E_{leaf} = g_w \cdot \frac{VP_{leaf} - VP_{air}}{Patm} \quad (\text{IVC-13})$$

ここで g_w は葉の水移動に対する総コンダクタンス ($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)、 VP_{leaf} と VP_{air} はそれぞれ葉内水蒸気圧 (Pa) と葉周辺大気の水蒸気圧 (Pa) である。

$$g_w = \frac{1}{\left[\frac{1}{(g_c + g_s)} + \frac{1}{g_b} \right]} \quad (\text{IVC-14})$$

ここで g_c は水分のクチクラコンダクタンス ($0.012 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) である。ここで g_s と G_s は等しい。

葉緑体内の CO_2 分圧 ($C_c: \text{Pa}$) は大気の CO_2 分圧 ($C_a: \text{Pa}$) を用い、次のように計算できる (メソフィルコンダクタンスを無限大と仮定した)。

$$C_c = C_a - A_n \cdot Patm \cdot \left(\frac{1.37}{g_b} + \frac{1.6}{g_s} \right) \quad (\text{IVC-15})$$

また葉面における CO_2 分圧 ($C_s: \text{Pa}$) は次のように計算できる。

$$C_s = C_a - A_n \cdot P_{atm} \cdot \left(\frac{1.37}{g_b}\right) \quad (IVC-16)$$

(D)モデルによる光合成速度の解法のアルゴリズム

1. (A)の Farquhar タイプモデルにおいて、 $V_{cmax}(25)$ 、 $J_{max}(25)$ 、 $R_n(25)$ を実測値から決定する。環境条件として、大気の気温(T_{air})、湿度、 CO_2 濃度(C_a)、気圧(P_{atm})、PPFD を入力し、初期値として適当な葉温(T_L ; 気温マイナス $1^\circ C$)および $C_c(25Pa)$ を与えて A_n を求める。
2. (B)の Ball-Berry タイプモデルにおいて、 m と G_{smin} を実測値から決定する。大気中の CO_2 分圧(C_a)及び A_n から C_s を求め、気孔内の湿度を 100%と仮定して R_{hs} を計算し、(IVB-1)式から G_s を計算する。
3. (C)の葉面での熱収支モデルにおいて、求めた G_s から下式を計算する。

$$Le + S_H + \lambda \cdot E_{leaf} - (IPAR + INIR + La) = Error \quad (IVD-1)$$

上記の $Error$ を求め、この $Error$ を設定した閾値よりも小さくするような葉温(T_L)を収束演算から探索する(本研究では閾値を 0.01 に設定)。最終的に求められた T_L に対し、改めて A_n と G_s を計算して解とする。

APPENDIX-IV Table 1 Farquhar タイプモデルに使用する定数及び活性化エネルギー係数の一覧

Abbreviation	unit	値	説明	出典
$P_{O_2}(25)$	Pa	20.9	Partial pressure of O ₂ at 25°C	(Farquhar <i>et al.</i> 1980)
$K_c(25)$	Pa	40490	Michaelis-Menten constant of Rubisco for CO ₂ at 25°C	(Bernacchi <i>et al.</i> 2001)
$K_o(25)$	Pa	27.84	Inhibition constant of Rubisco by O ₂ at 25°C	(Bernacchi <i>et al.</i> 2001)
$\tau(25)$	-	2321	CO ₂ /O ₂ specific ratio of Rubisco at 25°C	(Harley <i>et al.</i> 1992)
活性化エネルギー				
$\Delta Ha(K_c)$	KJ mol ⁻¹	79.43		(Bernacchi <i>et al.</i> 2001)
$\Delta Ha(K_o)$	KJ mol ⁻¹	36.38		(Bernacchi <i>et al.</i> 2001)
$\Delta Ha(\tau)$	KJ mol ⁻¹	-29		(Harley <i>et al.</i> 1992)
$\Delta Ha(R_d)$	KJ mol ⁻¹	66.405		(Farquhar <i>et al.</i> 1980)
$\Delta Ha(V_{cmax})$	KJ mol ⁻¹	67.6		(Kosugi <i>et al.</i> 2003)
$\Delta Hd(V_{cmax})$	KJ mol ⁻¹	204.6		(Kosugi <i>et al.</i> 2003)
$\Delta St(V_{cmax})$	J K ⁻¹ mol ⁻¹	650		(Harley <i>et al.</i> 1992)
$\Delta Ha(J_{max})$	KJ mol ⁻¹	37		(von Caemmerer S. 2000)
$\Delta Hd(J_{max})$	KJ mol ⁻¹	220		(von Caemmerer S. 2000)
$\Delta St(J_{max})$	J K ⁻¹ mol ⁻¹	710		(von Caemmerer S. 2000)

APPENDIX-IV Table 2 SHEF 落葉広葉樹林における窒素含有量(N_a)の垂直分布と $N_a - V_{cmax}(25)$ の関係、及び $V_{cmax}(25)$ と $J_{max}(25)$ 及び $R_n(25)$ の関係のパラメーター一覧(飛田ら 2007)

樹種		$N_a = a[1 + b \cdot \exp(c \cdot H)]$			$V_{cmax}(25) = a + b \cdot \log(N_a)$		$J_{max}(25) = a + b \cdot V_{cmax}(25)$		$R_n(25) = a + b \cdot V_{cmax}(25)$	
		a	b	c	a	b	a	b	a	b
<i>B. platyphylla</i>	I期	0.42	0.16	0.13	19.2	76.18	41.45	1.36	5.25	-0.042
	II期	1.01	0.16	0.069	39.92	74.82	91.12	0.51	1.14	0.004
	III期	1.02	0.16	0.071	35.65	53.34	72	0.83	0.61	0.011
	IV期	0.39	0.16	0.13	41.06	18.2	44.77	1.52	0.54	0.03
<i>K. septemlobus</i>	I期	0.71	0.057	0.15	44.39	37.14	28.47	1.54	0.95	0.018
	II期	0.45	0.19	0.14	44.96	56.58	-3.55	1.78	-0.14	0.016
	III期	0.57	0.14	0.14	41.52	42.86	1.31	1.72	-0.22	0.019
	IV期	-0.23	-2.06	0.062	29.79	30.19	2.91	2.07	-0.2	0.038
<i>Q. mongolica</i>	I期	0.94	5.50E-07	0.6	49.46	35.1	-82.15	2.78	-0.41	0.012
	II期	1.05	0.00053	0.32	32.55	66.72	22.53	1.41	0.19	0.009
	III期	0.83	0.053	0.14	20.99	72.3	28.99	1.49	0.28	0.013
	IV期	0.81	0.025	0.16	24.6	56.92	20.59	1.82	0.49	
全樹種込み	I期	0.87	0.0047	0.23	40.79	42.67	35.29	1.4	2.77	-0.01
	II期	0.67	0.092	0.14	39.47	64.26	14.7	1.51	0.02	0.015
	III期	0.5	0.35	0.1	33.39	53.3	25.2	1.47	0.06	0.015
	IV期	0.59	0.11	0.12	30.4	33.58	12.79	1.99	0.08	0.031

I 期:開葉開始から夏至(DOY=173)まで、II 期:5°C以上の積算気温の増加量が最大になる 8 月上旬(DOY=214)まで、III 期:秋分(DOY=265)まで、IV 期:落葉終了まで

第五章 葉傾角が林冠総光合成生産量に及ぼす影響

第五章では葉傾角が林冠総光合成生産量(GPP)に与える影響を明らかにするため、四章までに定量化した葉群構造と個葉光合成能力を初期値とし、観測された環境条件に従って GPP を推定した。この推定 GPP を基準とし、葉傾角の頻度分布や垂直分布構造が GPP に与える影響についてシミュレーションを行った。日本のように曇天日が多い森林においては、葉傾角が GPP に与える影響は大きくなかった。さらに広範な地域における葉傾角の影響を吟味した結果、低緯度地帯や地球環境変動によって光環境条件が好転する(光が強くなる)と予想される森林生態系では、葉傾角の生産量に与える影響が大きくなると考えられた。

5-1. はじめに

大気中の CO₂ 濃度を減少させるために、陸域生態系機能の重要性が指摘されている(Mellilo *et al* 1993)。特に陸域面積の 30%を占める森林生態系における総光合成生産量(GPP)の理解は、今後の予想される地球温暖化及び環境変動に対する炭素収支予測に重要な影響を与える。GPPは林冠葉群による年間の光合成生産量の総和である。しかしその簡略的かつ広域的な分布は、次の式を基礎として展開されている(Monteith 1972, Landsberg and Waring 1997)。

$$GPP = \varepsilon \cdot f_{PAR} \cdot PAR \quad (5-1.1)$$

ここで PAR は森林群落直上に届く光合成有効放射、 f_{PAR} は森林群落によって受け取られる光合成有効放射の割合、 ε は光合成作用における光利用効率である。全球気候モデル(GCM)と陸域生態系炭素循環モデルとの統合を視野に入れた Sim-CYCLE(Ito and Oikawa 2002)や実用的プロセスモデルである FOREST-BGC (Running and Coughlan 1988)、BAIOMASS (McMurtie *et al.* 1990)、3-PG (Landsberg and Waring 1997)といったモデルでは、光合成を行う葉層を一層として扱い、 ε や f_{PAR} を経験値として与えている。一方森林生態系の最大の特徴は垂直方向に深い構造を示すことである。葉面積や光環境条件は垂直的に変化し、光合成能力も光環境条件に適応した垂直分布を示す。このことから個別の森林生態系の炭素循環モデリングには多層モデル(Leuning 1995, Baldocchi and Wilson 2002, Watanabe *et al.* 2004)が開発されている。多層モデルでは層別に多くのモデルパラメータを設定しなければならず、広域へのモデル展開が困難となる。そこで Two-leaf model (Wang and Leuning 1998, Wang 2000)は光合成特性を直達光の当たる陽樹冠と散乱光の当たる陰樹冠に二層化する発想でモデルの広域への展開を狙い、また林冠内の光吸収量の推定はこの二層化によって精度が高まると考えられた(Wang 2003, Medlyn *et al.* 2003)。多層モデル及び二層化モデルにおいても葉傾角の仮定は必ず必要である。MAESTRO 開発段階で、葉傾角の林冠光合成生産量への影響が調べられた。この時点で Wang and Jarvis(1990)は葉傾角の測定は困難であるため、葉傾角の分布を無視してその平均値を用いるか、球体角度分布($\chi=1.0$)を用いる事を薦めた。一方

で“球体角度分布が多くの林冠に妥当であるか不明である”とも述べている。彼らは晴天日及び曇天日の一日を仮定して球体角度分布の林冠光合成生産量に対する妥当性を検討し、実測値と計算値の誤差が5%以内であったことから、この球体角度分布が日積算の林冠光合成速度の計算には十分であり、また曇天日において葉傾角頻度分布の違いは林冠光合成生産量へ大きな影響を及ぼさないとした。これ以降葉傾角(水平面からの仰角)については実測が困難であることも災いし、多層モデルにおいても球体角度分布かつ単層的に取り扱われるようになってきている(e.x. CANVEGE; Baldocchi and Meyers 1998)。しかしこのような葉傾角の単一的な取り扱いが光合成生産量に及ぼす影響は短期的に一林分で計算された結果であり、複数のタイプの森林で年間の総光合成生産量の推定値に対してどの程度の不確実性をもたらすか検証する必要がある。

温帯林において、気候変動による光強度の変化が、 ϵ の変化を媒介として GPP に強い影響を与えることが報告されている(Roderick 2001, Gu *et al.* 2002b, Turner *et al.* 2003, Schwalm *et al.* 2006, Hilker *et al.* 2008)。例えば過去 50 年を見ると、北米中緯度帯で曇天日の増加と共に陸域生態系純生産量が増大し(Rocha *et al.* 2004)、フラックスタワー観測では曇天日に森林生態系による CO₂ 吸収速度が増大する傾向が観測された(Monson *et al.* 2002, Law *et al.* 2002, Rocha *et al.* 2004)。これらの原因として、大気飽差の減少(Freedman *et al.* 2001)、葉温の低下による呼吸速度の低下(Baldocchi 1997)、全光に対する散乱光と直達光の割合の変化(Hollinger *et al.* 1994, Fan *et al.* 1995, Goulden *et al.* 1997)が挙げられている。特に直達光は林冠内で急激に減少し、逆に散乱光は林冠内に一様に分布するという分布様式が(Gu *et al.* 1999, 2002a, Weiss 2000)、林冠内での葉内窒素分布(Hirose and Werger 1987, Utsugi *et al.* 2004)や光合成能力(Wilson *et al.* 2000)の分布と相まって、曇天日の高い ϵ を導き(Healy *et al.* 1998)、その結果林冠光合成速度が高まると考えられている(Gu *et al.* 2002b)。

この直達光や散乱光の林冠内分布様式は林冠構造と太陽高度に影響される[APPENDIX-II(B)]。晴天日の直達光はエネルギー量が高いため、葉傾角と太陽高度の関係が葉面でのエネルギー収支に大きな影響を及ぼす(Norman and Campbell 1989)。また晴天日の強光条件では、水平面に対して急な葉傾角を示す葉群構造ほど、林冠光合成速度が高くなると計算されている(DeWit 1965, Duncan 1967, Wang *et al.* 1992)。一方散乱光の林冠内入射確率は APPENDIX-II(IIB-3)式のように、葉面積指数と葉傾角に依存する吸光係数によって決まる。このように、葉面でのエネルギー収支や林冠内光透過確率には葉傾角が重要な変数(パラメータ)となり、林冠光合成速度に大きな影響を与える。しかしながら森林において実際に葉傾角を実測し、その頻度分布や垂直分布が林冠光合成生産量に与える影響を年間の林冠総光合成生産量で解析した研究は無く、また前述のように多くの林冠光合成モデルでは葉傾角の球体角度分布が使われている。黒岩(1990)は葉傾角の垂直分布構造に触れ、“林冠上部では散乱光を下方に通過させるように葉傾角が垂直に近く、林冠下方では散乱光を効率よく捉えるために葉が水平に分布する”という最適な分布構造が存在すると述べている。

本論文では二章から四章にいたるまで天岳良ヒノキ人工林と SHEF 落葉広葉樹林を対象とし、葉傾角を含めた林冠構造及び個葉の光合成能力について、その初期値を実測値から得ることができた。第五章ではこれらのデータ及びモデル構造を組み合わせ、林分レベルで林冠光合成生産量を定量化する多層モデル(V-CProd)を作成する。このモデルは葉傾角と葉量、それらの分布構造をサブモデルとして入力し、林

冠内葉面上の光強度を定量的に推定する。その光強度に対応して個葉光合成サブモデルが葉面上のエネルギー収支に基づいて総光合成速度を階層毎に推定する。各層の総光合成速度の出力値を林分全体まで積算した値が GPP である。この V-CProd モデルを用い、葉傾角の頻度分布及び垂直分布を変化させた場合の GPP の変動について日単位及び年単位レベルで解析し、葉傾角が GPP 推定値に及ぼす不確実性を明らかにする事が本章の目的である。

5-1-1 本章の構成 (章、節の解説)

第五章は林冠光合成モデル(V-CProd 多層モデル)を構築し、葉傾角の林冠光合成生産量(GPP)に与える影響を明らかにするため、5 節から構成される。本節に続く 5-2 節では V-CProd 多層モデルの概要と、本モデルで特徴的な林冠内光分布と受光葉面積の計算方法を記載する。5-3 節では、葉傾角の林冠光合成速度に対する影響を調べるために設定された、9 つの葉傾角垂直分布及び頻度分布パターンを説明する。5-4 節では短期的、及び長期的な GPP に及ぼす葉傾角の影響を解析し、その後葉傾角と GPP の関係に及ぼす葉面積指数及びその垂直分布の影響を解析する。5-5 節では総合考察を行い、GPP に与える葉傾角の影響の特徴を明らかとする。また森林生態系炭素収支予測モデルにおける葉傾角の取扱いに関し、今後の環境変動を鑑みて考慮すべき視点について考察する。

5-2 V-CProd 多層モデルの解説

本節では V-CProd 多層モデルについて特徴的な点について概要に示し、特に新しい手法である林冠内光分布と受光葉面積の計算方法について解説し、モデルの注意点を最後に記載する。

5-2-1 V-CProd 多層モデル概要

V-CProd 多層モデルは、Microsoft 社の VisualbasicV.6 を用いて作成した。林冠構造に基づく葉面受光量の表現に特徴があり、林冠構造として水平方向には一様な、閉鎖した林冠構造を仮定している。V-CProd は次の 5 つのサブモデル及びそれらの出力を統合するプラットフォームから構成されている。

- 1) 環境条件及び森林の位置情報取り込みサブモデル
- 2) 太陽位置計算サブモデル
- 3) 直達光・散乱光分離計算サブモデル
- 4) 林冠内光透過確率及び葉面受光量計算サブモデル
- 5) 光合成速度計算サブモデル

V-CProd への入力項は、緯度、経度、DOY(1月1日起算日の日数)、時間(分単位)及び、環境条件として林冠直上の水平面全天日射量($Wm^{-2}s^{-1}$)、気温($^{\circ}C$)、大気湿度(%)、大気 CO_2 濃度(ppm)、大気圧(Pa)である。気温、大気湿度、大気 CO_2 濃度、大気圧は林冠内で一定とし、光環境条件のみ垂直分布構造を持たせる構造である。(Wang and Jarvis 1990)。なお風の影響も無視しており、葉面境界層コンダクタンスも一定

である。本モデルではプラットフォーム上で各サブモデルへのパラメータの入出力をコントロールするため、サブモデルの発展に応じて速やかなバージョンアップが可能である。

太陽高度及び林冠直上における直達日射量と散乱日射量を定めるサブモデルは、三章及び APPENDIX-III に記載した。このサブモデルからのプラットフォームへの出力は、太陽高度(θ)、林冠直上水平面における直達日射量(I_{dir})及び散乱日射量(I_{dif})である。日射量は必要に応じて光合成有効光量子束密度(PPFD: $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$)に変換できる(Fig. 3.2.3)。

個葉光合成速度サブモデルに関しては、①天岳良ヒノキ人工林では光-光合成曲線のパラメータを温度とLMAの関数として取り扱い、②SHEF落葉広葉樹林では個葉の生化学モデル(Farquhar *et al.* 1980)を気孔コンダクタンスモデル(Ball *et al.* 1987)と結合させたモデルを採用している。結合モデルでは葉温を安定条件として、外部から葉面に入射する長短波放射のエネルギーと、葉面からの潜熱+顕熱+長波放射エネルギーが釣り合う条件を収束計算から探索する(Amthor 1994)。このサブモデルの詳細を、四章及び APPENDIX-IV に記載した。このサブモデルからの出力は、各層における直達光を受光する葉(直達光受光葉)及び散乱光を受光する葉(散乱光受光葉)、それぞれについての純光合成速度($\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$)及び呼吸速度($\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$)である。

出力は階層毎に瞬間値、日・月・年積算値または平均値を選択できる。出力項目は直達光受光葉、散乱光受光葉別に純光合成生産量、呼吸消費量、葉温、葉面上PPFD量、吸収PPFD量である。瞬時(時間スケールで一秒)の林冠総光合成生産量をCGPP($\text{CO}_2\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$)として表し、年間の総光合成生産量(GPP)は林冠の CO_2 吸収モル量に炭素の分子量(12)を乗じ、炭素単位($\text{MgCha}^{-1}\text{y}^{-1}$)とした。

本V-CProd多層モデルの特徴は、多層で構成される階層毎に直達光受光葉面積と散乱光受光葉面積を個別に計算することができることである。次の5-2-2項において、直達光を受光する葉面積及び散乱光を受光する葉面積の求め方を記載し、その際の葉表面における光強度と、散乱光に関する光透過確率の求め方について解説する。

5-2-2 林冠内光分布と受光葉面積の計算方法

葉群がある葉面積指数(LAI)及びある吸光係数 $[k(\theta, \chi)]$ を示す時、葉群内の直達光受光葉面積指数(F_{sun})及び散乱光受光葉面積指数(F_{shade})は次の様に表される(Forseth and Norman 1993)。なお吸光係数 $[k(\theta, \chi)]$ は太陽高度(θ)と葉傾角または楕円体率(χ)との関数であり、APPENDIX-II(B)に詳細を記載した。

$$F_{sun} = \frac{1 - \exp[-k(\theta, \chi) \cdot \text{LAI}]}{k(\theta, \chi)} \quad (5-2.1)$$

$$F_{shade} = \text{LAI} - F_{sun} \quad (5-2.2)$$

林冠梢端から j 層まで(j 層を含む)の葉面積指数を $c\text{LAI}(j)$ 、 $c\text{LAI}(j)$ に対する吸光係数を $[ck(\theta, \chi_j)]$ としたと

き、 j 層内の葉面積指数[LAI(j)]の内、直達光受光面積指数[$F_{sun}(j)$]及び散乱光受光面積指数[$F_{shade}(j)$]を次のように表現した。

$$F_{sun}(j) = \left\{ \frac{1 - \exp[-ck(\theta, \chi_j) \cdot cLAI(j)]}{-ck(\theta, \chi_j)} \right\} - \left\{ \frac{1 - \exp[-ck(\theta, \chi_{j-1}) \cdot cLAI(j-1)]}{-ck(\theta, \chi_{j-1})} \right\} \quad (5-2.3)$$

$$F_{shade}(j) = LAI(j) - F_{sun}(j) \quad (5-2.4)$$

$F_{sun}(j)$ において、ある角度を持った葉面に当たる直達日射量[$I_{F_{sun}}(j)$]は、 j 層内の吸光係数を[$k(\theta, \chi_j)$]と林冠直上の直達日射量(I_{dir})を用いて次のように表される。

$$I_{F_{sun}}(j) = I_{dir} \cdot k(\theta, \chi_j) \quad (5-2.5)$$

次に j 層直上までの散乱光に関する光透過確率を $\tau(\chi_j)$ とすると、吸光係数 $ck(\theta, \chi_j)$ から以下の様に表される(Goudriaan 1977, Norman 1982, Campbell and Norman 1998)。

$$\tau(\chi_j) = 2 \cdot \int_0^{90} [\exp[-ck(\theta, \chi_{j-1}) \cdot \sqrt{abs} \cdot LAI(j-1)^{CLP}] \cdot \sin \theta \cdot \cos \theta d\theta \quad (5-2.6)$$

ここで abs は対象となる短波長の葉への吸収率であり、光合成有効放射(PAR)の場合 0.73、近赤外放射(NIR)の場合 0.31(APPENDIX-IV を参照)、 CLP はクランピングファクター(本研究では 0.8 とする)である。なお NIR(700~3000nm)のエネルギー量は PAR(300~700nm)の 34%であると仮定した。したがって j 層水平面散乱日射量[$I_{dif}(j)$]は次のようになる。

$$I_{dif}(j) = I_{dif} \cdot \tau(\chi_j) \quad (5-2.7)$$

$F_{shade}(j)$ においてある角度(α)を持った葉面に当たる散乱日射量[$I_{F_{shade}}(j)$]は次式で表される(渡部 1987)。

$$I_{F_{shade}}(j) = I_{dif}(j) \cdot [1 + \cos(\alpha)] / 2 \quad (5-2.8)$$

最後に j 層内で直達光受光葉面の受光日射量[$I_{F_{sun}}(j)$]は

$$I_{Fsun}(j) = I_{Fshade}(j) + Ib_{Fsun}(j) \quad (5-2.9)$$

j 層での直達光受光葉面[$Fsun(j)$]に $I_{Fsun}(j)$ の光エネルギーが、また散乱光受光葉面[$Fshade(j)$]に $I_{Fshade}(j)$ の光エネルギーが与えられる事になり、個葉光合成速度サブモデルに光強度として $I_{Fsun}(j)$ 及び $I_{Fshade}(j)$ が入力される。なおこれらの式は、APPENDIX-III(IIIB-1)~(IIIB-9)にも記載してある。

5-2-3 環境条件とサブモデル取り扱い上の注意点

1) モデル計算に用いた環境条件

本章のモデル計算にあたり、GPP の日変化(CGPP)は各調査地で観測した気象データ(10 分毎)を用いた。また年間の GPP の計算には、天岳良ヒノキ人工林では 1993 年の水戸気象台の一時間毎のデータを、SHEF 落葉広葉樹林では 2000 年の札幌気象台の一時間毎のデータを用いた。

2) 太陽位置計算サブモデルの注意点

太陽高度のサブモデルは、DOY、緯度、経度を用いて赤緯、均時差、時角から太陽高度を計算する(渡辺 1987)。本モデルでは直達光と散乱光を分離する観点から、太陽高度が 180 度を越えた段階で夜間として取り扱うこととする。又太陽高度が 5 度より小さい場合、太陽高度を 5 度とした(3-2-2 項に詳細を記載)。南半球を扱う場合、緯度はマイナス値として入力することができる。また位置情報として国や地域によって標準時子午線が異なり、この値に注意して入力する必要がある。

3) 直達光・散乱光分離計算サブモデルの注意点

直達光と散乱光の計算については第三章に示したように、Erbs モデルを採用した(APPENDIX-III)。このモデルでは水平面全天日射量が増加するにつれて散乱日射量は減少する。しかし大気圏外の水平面日射量(約 1370 Wm^{-2})に対し、観測地での水平面全天日射量が 80%以上(約 $2080 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}\text{PPFD}$ 以上)になった場合、Erbs モデルでは散乱光が全天日射量の 16.5%として固定される。つまり観測地での水平面全天日射量が太陽定数の 80%以上の場合は、全天日射量の増加とともに散乱日射量も増加する。こうした光環境条件は実際にほとんど存在しないほどの光強度であるが、非常に強度な光条件を想定したシミュレーションの場合には、実測の直達光と散乱光量を使用する等の注意が必要である。

4) 林冠内光透過確率及び葉面受光量計算サブモデルの注意点

葉面積指数(LAI)は季節変化する値として 3-3 節で定量化した。しかし葉傾角頻度分布、葉傾角の垂直分布及び葉面積密度(LAD)の垂直分布関数は季節変化しないと仮定している。Wu *et al.*(2002)は森林を 20 層以上の階層に分離することで林冠光合成生産量のモデル出力が安定するとしている。そのため SHEF 落葉広葉樹林においては林冠を最大 23 層に分離した。しかし天岳良ヒノキ人工林では林冠長が短いため最大で 8 層にしか分離できなかった。

5-3 葉傾角の GPP への影響を知るための葉傾角の仮定条件

葉傾角頻度分布及び垂直分布構造の GPP(CGPP)への影響を調べるため、以下の様な葉傾角頻度分布モデルを仮定し、それぞれを比較する。各モデルパターンによる GPP 推定値の変動から、林冠光合成モデルに対して葉傾角の測定がどれ程の精度で必要であるか明らかにする。なお楕円体率 χ から葉傾角(度)を求める際は APPENDIX-II(IIA-5, IIA-6)式から変換する。

EPC1:実測値に基づき、天岳良ヒノキ人工林では 1m 層厚、SHEF 落葉広葉樹林では 2m 層厚にした葉傾角の垂直分布モデル。各層内の葉傾角頻度分布を楕円体角度分布モデルで近似し、楕円体率 χ の値を光透過確率モデルに使用する。

EPC2:実測値に基づき、上層・中層・下層に区分けした葉傾角の垂直分布モデル。第二章で葉面積の垂直分布の特徴から分類した上層・中層・下層に対し、葉傾角の頻度分布を楕円体角度分布モデルで近似し、各層の楕円体率 χ の値を光透過確率モデルに使用する。

EPC3:葉面積指数の垂直分布からの内挿した、1m 層厚による葉傾角の垂直分布モデル(第二章 2-3-1 式及び 2-3.7 式)。1m 層毎に 2-3.1 式及び 2-3.7 式で求めた葉傾角に対し、APPENDIX-II(IIA-5,IIA-6)式から楕円体率 χ の値を求め、光透過確率モデルに使用する。

EPC4:実測値に基づき、林冠全体を単層化した葉傾角頻度分布モデル(ヒノキ人工林; $\chi=1.58$, 平均葉傾角=46 度, SHEF; $\chi=2.74$, 平均葉傾角=30 度)

EPC5:林冠全体を単層化した葉傾角頻度分布モデルで、楕円体角度分布モデルパラメータを $\chi=0.5$ (平均葉傾角=71 度)とした場合

EPC6:林冠全体を単層化した葉傾角頻度分布モデルで、楕円体角度分布モデルパラメータを $\chi=0.8$ (平均葉傾角=63 度)とした場合

EPC7:林冠全体を単層化した葉傾角頻度分布モデルで、楕円体角度分布モデルパラメータを $\chi=1$ (平均葉傾角=57 度)とした場合(球体角度分布モデルに相当する)

EPC8:林冠全体を単層化した葉傾角頻度分布モデルで、楕円体角度分布モデルパラメータを $\chi=5.0$ (平均葉傾角=18 度)とした場合

EPC9:林冠全体を単層化した葉傾角頻度分布モデルで、楕円体角度分布モデルパラメータを $\chi=10.0$ (平均葉傾角=9 度)とした場合

VC1~VC6: SHEF 落葉広葉樹林において、葉傾角の垂直分布を次の様に 6 つのパターンで変化させた。最大の葉傾角(54 度)と最小の葉傾角(15 度)を固定し、葉傾角の垂直的变化を Fig 5.3.1 のように 6 つのパターンに設計した。これは林冠上部で急激に葉傾角が減少する場合から、林冠下部で急激に減少する場合を想定している。各層内の χ は、葉傾角(度)から APPENDIX-II(IIA-5)式及び(IIA-6)式を用いて計算した。また林冠梢端から j 層までの積算葉面積指数に対する楕円体率[$c\chi(j)$] は、各層の葉傾角を葉面積で補正した算術平均値として計算し(2-2.19~2-2.21 式)、APPENDIX-II(IIA-5, IIA-6)式から $c\chi(j)$ に変換した。

これらをまとめると、EPC1~4 及び VC1~6 では葉傾角の垂直分布パターンを、EPC4~9 では林冠全体を一層とした葉傾角頻度分布の違いを比較検討することになる。

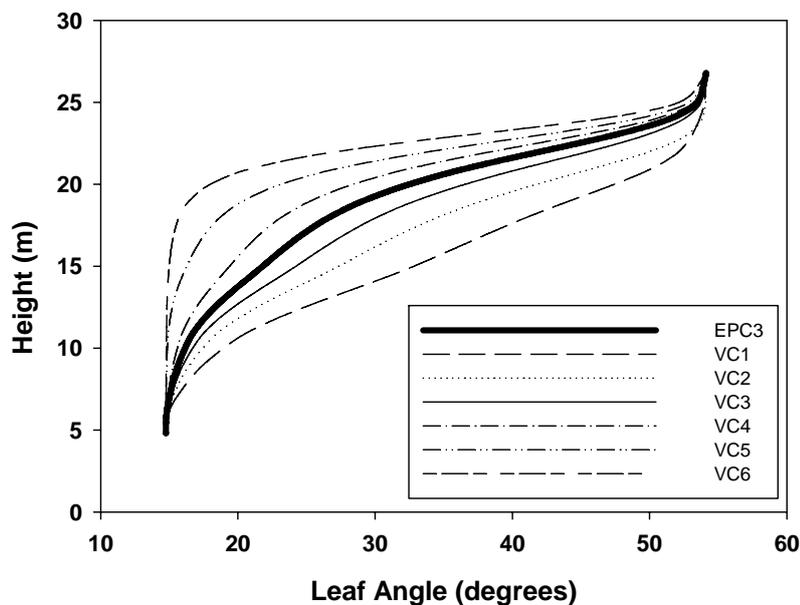


Fig. 5.3.1 SHEF 落葉広葉樹林における葉傾角(Leaf angle)の垂直分布モデルケース

VC1~VC6 は、設定した葉傾角の垂直分布パターンを表し、各パターンとも樹冠最上部で最大葉傾角(54 度)、樹冠最下部で最小の葉傾角(15 度)になるように調整した。VC1 から VC6 にかけて、林冠上部で葉傾角が急激に減少する場合から、林冠下部で葉傾角が急激に減少する場合を想定した。EPC3 は葉面積指数の垂直分布からの内挿した、1m 層厚による葉傾角の垂直分布モデルを表す

5-4 結果と考察

5-4-1 短期間の林冠総生産量(CGPP)に及ぼす葉傾角の影響

天岳良ヒノキ人工林の晴天日(1993年8月28日)及び曇天日(1993年8月26日)について、瞬時の林冠総光合成生産量(CGPP)の日変化を検討した(Fig. 5.4.1, Fig. 5.4.2)。CGPPの単位は土地面積(m^2)あたりの林冠葉群総 CO_2 吸収量($\mu\text{molCO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$)である。晴天日を見ると、太陽高度の高くなる8:00から14:00の間に、CGPPの葉傾角モデル間誤差が大きくなった。特に葉傾角が急な場合($\chi \leq 1$, 63度以上, EPC5とEPC7に相当)にCGPPが大きくなり、葉傾角が水平に近づくほどCGPPは小さくなった。また太陽高度の低い朝晩は、CGPPのモデル間誤差が小さくなった。葉傾角の垂直分布を考慮したEPC2、EPC3(EP1も同様なので省略)モデルは、林冠単層モデルであるEPC4と比較して、いずれの時間においても大きなモデル間誤差が認められなかった(Fig. 5.4.1)。一日の積算CGPPを検討すると、1m層厚で葉傾角の垂直分布を仮定したEPC3に対し、EPC2とEPC4は2.2%未満の過小評価であった。球体角度分布モデル(EPC7, 葉傾角63度)は、EPC3に対して7.3%の過大評価となった。

曇天日を見ると晴天日ほどCGPPのモデル間誤差は大きくないが、10:00から12:00の日中にモデル間誤差が認められた(Fig. 5.4.2)。曇天日の一日の積算CGPPを検討すると、EPC3に対してEPC2とEPC4のモデル間誤差は1.8%未満の過小評価であった。球体角度分布モデルは、EPC3に対して4.8%の過大評価であった。また日中の最大CGPPは曇天日の方が晴天日より大きくなった。

SHEFの夏の晴天日(2003年7月25日)及び曇天日(2003年8月12日)について、ヒノキ人工林と同様にCGPPの日変化を検討した(Fig. 5.4.3, Fig. 5.4.4)。晴天日を見ると太陽高度の高くなる10:00から14:00の間に、CGPPのモデル間誤差が大きくなった(Fig. 5.4.3)。天岳良と同様に、葉傾角が急な場合($\chi \leq 1$ EPC5とEPC7に相当)にCGPPが大きくなり、葉傾角が水平に近づくほどCGPPは小さくなった。葉傾角の最も急なEPC5($\chi=0.5$, 葉傾角71度)のCGPPは他のモデルに対して朝晩が最小値、日中が最大値を示し、変動が大きくなった。また朝晩のモデル間誤差は小さかった。EPC2、EPC3、EPC4については、いずれの時間においても大きなモデル間誤差が認められなかった。一日の積算CGPPを検討すると、EPC3に対してEPC2とEPC4は1.7%未満の過小評価であった。球体角度分布モデル(EPC7)は、EPC3に対して4.1%の過大評価であった。

曇天日を見るとCGPPのモデル間誤差は小さかった(Fig. 5.4.4)。しかし球体角度分布モデル(EPC7)のCGPPは他のモデルに対して朝晩が最小値、日中が最大値を示し、比較的変動が大きくなった。一日の積算CGPPを検討すると、EPC3に対してEPC2とEPC4は1.1%未満の過小評価であった。球体角度分布モデル(EPC7)は、EPC3に対して0.3%の過大評価であった。また天岳良ヒノキ人工林と同様に、日中の最大のCGPPは曇天日の方が晴天日より大きくなった。

ここまでのCGPPの日変化の解析から、晴天日の高太陽高度時に葉傾角頻度分布が林冠総光合成生産量に大きな影響を及ぼし、曇天日ではその影響が小さくなることがわかった。そこで高太陽高度及び低太陽高度時について、林冠直上水平面における全天のPPFD($\text{GPPFD}\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$)とCGPP($\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$)の関係を計算した(生産量が高いと考えられる夏季の代表的な環境条件を想定)。天岳良ヒノキ人工林では太陽

高度 77 度と 31 度、気温 30°Cを(天岳良ヒノキ人工林の場合、光合成モデルに湿度の項目が無い)、また SHEF 落葉広葉樹林では太陽高度 70 度と 30 度、気温 25°C、湿度 70%を仮定した。

高太陽高度の場合を見ると、SHEF 落葉広葉樹林の EPC5(葉傾角 71 度)の場合を除き、高い GPF_D ほど CGPP のモデル間誤差が大きくなり(Fig. 5.4.5, Fig. 5.4.6)、GPF_D が 1900 $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ の場合の最大モデル間誤差は天岳良ヒノキ人工林で 37%、SHEF 落葉広葉樹林で 17%であった。また SHEF 落葉広葉樹林において CGPP のモデル間誤差が最小なるのは、GPF_D が 1100 $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ の場合であった。EPC5($\chi=0.5$, 葉傾角 71 度)は両林分において、高い GPF_D の時にはモデル間内で最大の CGPP を、低い GPF_D の時には比較的小さい CGPP を示した。葉傾角の垂直分布を考慮した EPC3 と、林冠単層モデルである EPC4 のモデル間誤差は小さかった。Fig. 5.4.5 及び Fig. 5.4.6 における CGPP の積算値を比較すると、天岳良ヒノキ人工林で EPC3 は EPC4 に対し 2.5%の過小評価、SHEF 落葉広葉樹林では同様に 0.8%の過大評価であり、EPC3 と EPC4 による林冠光合成生産量の差異は小さかった。

高太陽高度の場合において、散乱光受光葉と直達光受光葉を分離して CGPP と GPF_D の関係を調べた (Fig. 5.4.7)。ここでは林冠を単層条件で扱い、実測の葉傾角頻度分布を使った EPC4、大きな葉傾角を仮定した EPC5、水平に近い小さな葉傾角を仮定した EPC9 を比較した。いずれの葉傾角頻度分布の場合でも散乱光受光葉の CGPP は GPF_D が 1100 $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ 時にピークを持つように変化し、直達光受光葉の CGPP は飽和型の変化を示した。散乱光受光葉の CGPP は EPC4 と EPC9 では同等であるが、急な葉傾角を仮定した EPC5 で小さくなった。一方直達光受光葉の CGPP は EPC5 で著しく大きくなった。

低太陽高度(30 度または 31 度)の場合、総じて CGPP のモデル間誤差が小さかった(Fig. 5.4.8, Fig. 5.4.9)。これは低太陽高度時に光合成の光飽和光量に達する葉群が少なく、何れのモデルでも林冠全体で効率良く光を利用できることが理由として考えられた。また SHEF では EPC5(葉傾角 71 度)が常に最小の CGPP を示した。低太陽高度でも EPC3 と EPC4 のモデル間誤差は小さく、図中の CGPP の積算値を比較すると天岳良ヒノキ人工林で EC3 は EC4 に対して 0.6%の過小評価、SHEF 落葉広葉樹林では同様に 1.0%の過大評価であった。

Fig. 5.4.5~Fig. 5.4.9 を見ると、太陽高度別に CGPP を最も大きくする GPF_D 値が存在することがわかる。高太陽高度の場合、両林分の CGPP は GPF_D が約 1200 $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ 付近で最大となり、また低太陽高度では GPF_D が約 600 $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ 付近で最大となった。このことは晴天時よりも曇天時に林冠光合成生産量が增大する事を示している。

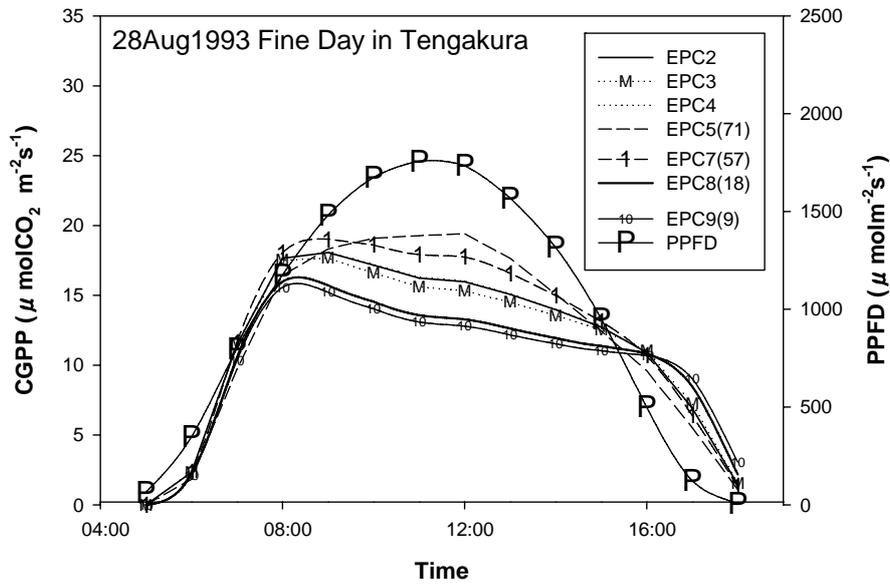


Fig. 5.4.1 天岳良ヒノキ人工林における葉傾角分布別、晴天日の林冠総光合成生産量 (CGPP)及び光合成有効光量子束密度(PPFD)の日変化

EPC2: 実測した上層・中層・下層による葉傾角の垂直分布モデル、EPC3: 葉面積垂直分より計算した 1m 層厚による葉傾角の垂直分布モデル、EPC4: 林冠全体を実測値で単層化した葉傾角頻度分布モデル、EPC5(71): 林冠全体を仮想的に単層化(平均葉傾角 71 度)した葉傾角頻度分布モデル、EPC7(57)、EPC8(18)、EPC9(9)は EPC5(71)と同様に平均葉傾角をそれぞれ 57 度、18 度、9 度にした場合の葉傾角頻度分布モデルである

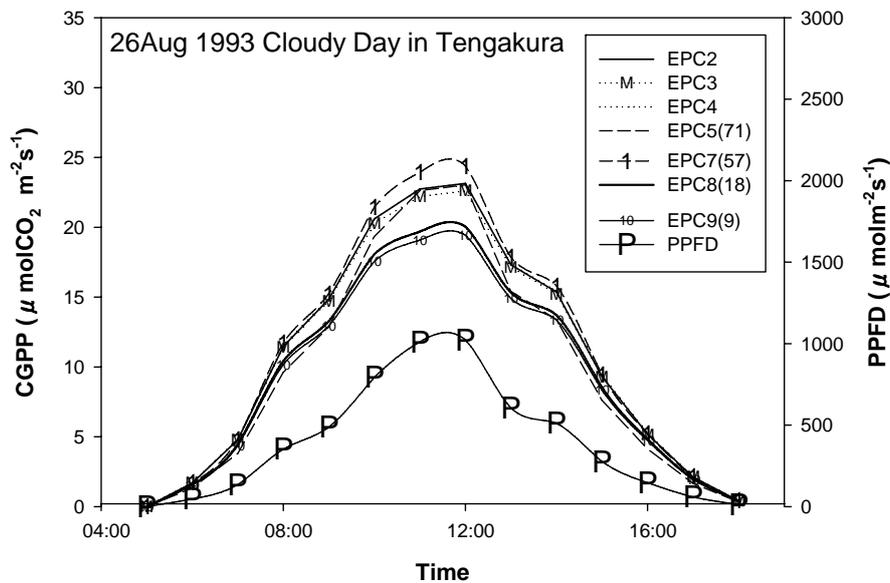


Fig. 5.4.2 天岳良ヒノキ人工林における葉傾角分布別、曇天日の林冠総光合成生産量 (CGPP)及び光合成有効光量子束密度(PPFD)の日変化

凡例説明は Fig. 5.4.1 に等しい

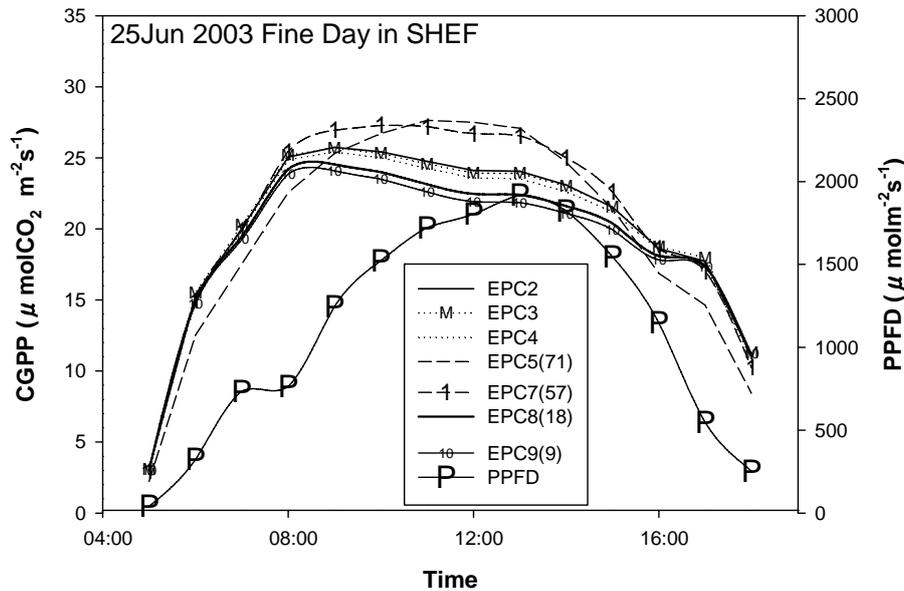


Fig. 5.4.3 SHEF 落葉広葉樹林における葉傾角分布別、晴天日の林冠総光合成生産量(CGPP)及び光合成有効光量子束密度(PPFD)の日変化

EPC2: 実測した上層・中層・下層による葉傾角の垂直分布モデル、EPC3: 葉面積垂直分より計算した 1m 層厚による葉傾角の垂直分布モデル、EPC4: 林冠全体を実測値で単層化した葉傾角頻度分布モデル、EPC5(71): 林冠全体を仮想的に単層化(平均葉傾角 71 度)した葉傾角頻度分布モデル、EPC7(57)、EPC8(18)、EPC9(9)は EPC5(71)と同様に平均葉傾角をそれぞれ 57 度、18 度、9 度にした場合の葉傾角頻度分布モデルである

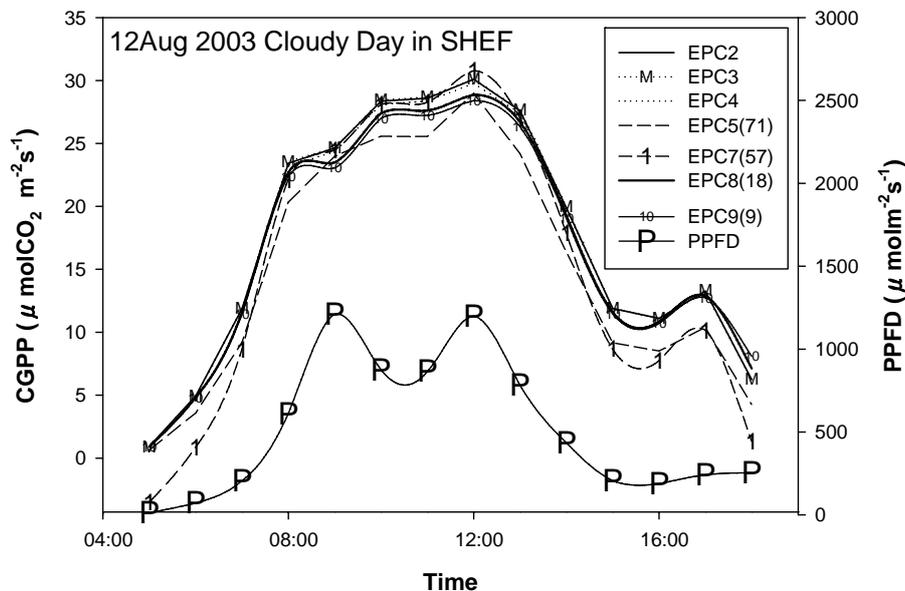


Fig. 5.4.4 SHEF 落葉広葉樹林における葉傾角分布別、曇天日の林冠総光合成生産量(CGPP)及び光合成有効光量子束密度(PPFD)の日変化

凡例説明は Fig. 5.4.3 に等しい

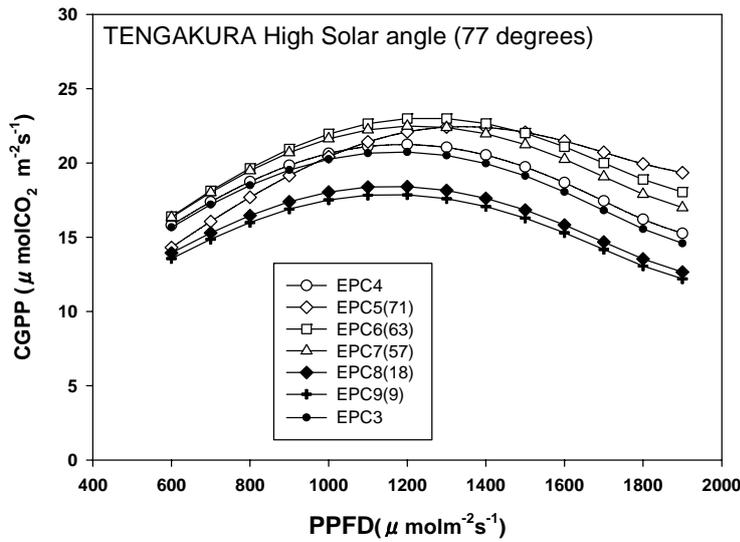


Fig. 5.4.5 天岳良ヒノキ人工林における高太陽高度時(77度)の、光合成有効光量子束密度(PPFD)に対する葉傾角頻度分布別、林冠総光合成生産量(CGPP)のシミュレーション

EPC3: 葉面積垂直分より計算した 1m 層厚による葉傾角の垂直分布モデル、EPC4: 林冠全体を実測値で単層化した葉傾角頻度分布モデル、EPC5(71): 林冠全体を仮想的に単層化(平均葉傾角 71 度)した葉傾角頻度分布モデル、EPC6(63)、EPC7(57)、EPC8(18)、EPC9(9)はEPC5(71)と同様に平均葉傾角をそれぞれ 63 度、57 度、18 度、9 度にした場合の葉傾角頻度分布モデルである

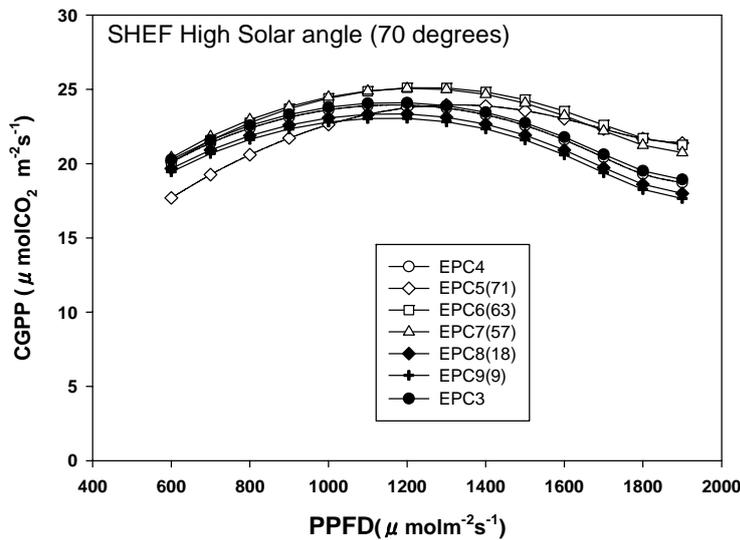


Fig. 5.4.6 SHEF 落葉広葉樹林における高太陽高度時(70度)の、光合成有効光量子束密度(PPFD)に対する葉傾角頻度分布別、林冠総光合成生産量(CGPP)のシミュレーション

凡例説明は Fig. 5.4.5 に等しい

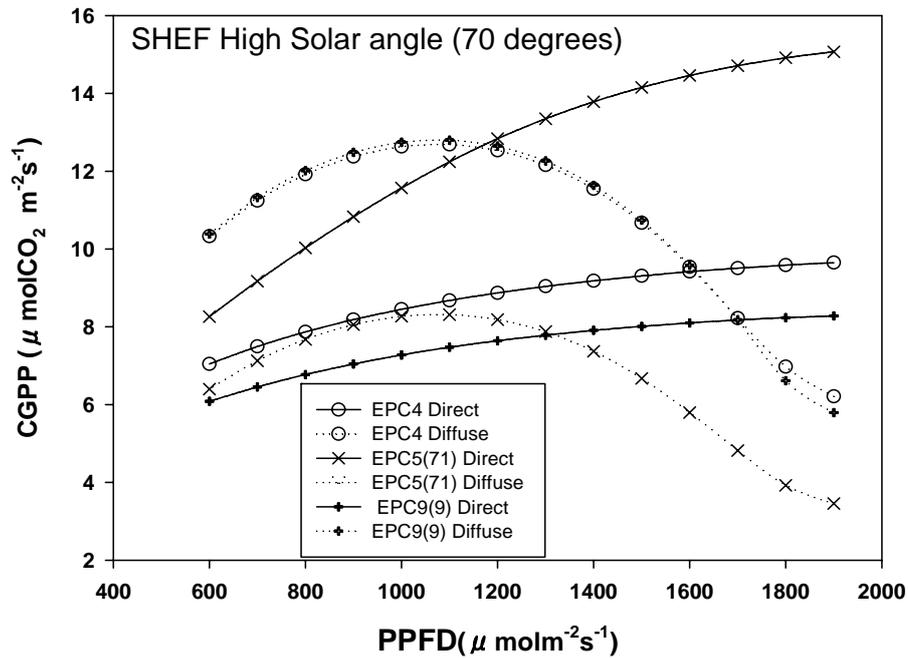


Fig. 5.4.7 SHEF 落葉広葉樹林における高太陽高度時(70 度)の、散乱光(Diffuse)・直達光(Direct)受光葉別、光合成有効光量子束密度(PPFD)に対する葉傾角頻度分布別、林冠総光合成生産量(CGPP)のシミュレーション

EPC4Direct 及び EPC4Diffuse: 林冠全体を実測値で単層化した葉傾角頻度分布モデルで、それぞれ直達光由来の CGPP と散乱光由来の CGPP、EPC5(71)Direct 及び EPC5(71)Diffuse: 林冠全体を仮想的に単層化(平均葉傾角 71 度)した葉傾角頻度分布モデルで、それぞれ直達光由来の CGPP と散乱光由来の CGPP、EPC9(9)Direct 及び EPC9(9)Diffuse: 林冠全体を仮想的に単層化(平均葉傾角 9 度)した葉傾角頻度分布モデルで、それぞれ直達光由来の CGPP と散乱光由来の CGPP である

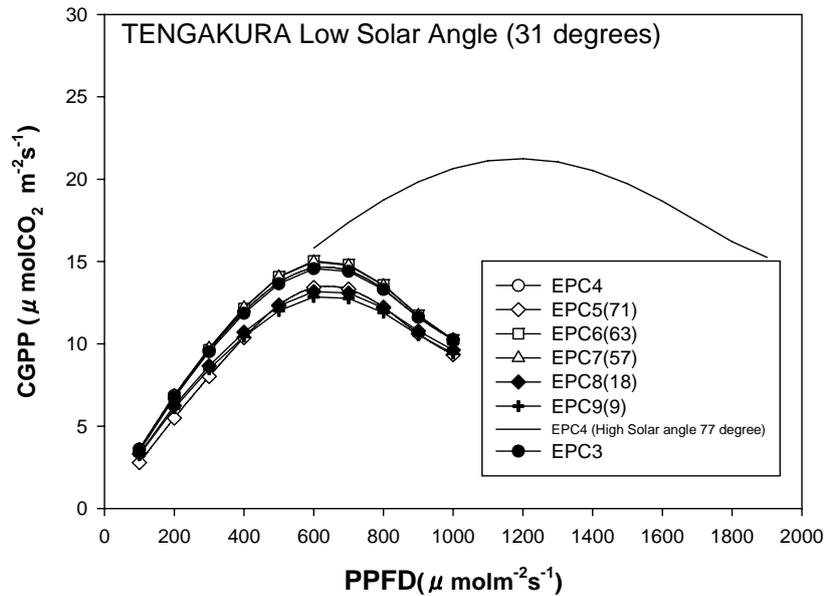


Fig. 5.4.8 天岳良ヒノキ人工林における低太陽高度時(31度)の、光合成有効光量子束密度 (PPFD)に対する葉傾角頻度分布別、林冠総光合成生産量(CGPP)のシミュレーション

EPC3: 葉面積垂直分より計算した 1m 層厚による葉傾角の垂直分布モデル、EPC4: 林冠全体を実測値で単層化した葉傾角頻度分布モデル、EPC5(71): 林冠全体を仮想的に単層化(平均葉傾角 71 度)した葉傾角頻度分布モデル、EPC6(63)、EPC7(57)、EPC8(18)、EPC9(9)はEPC5(71)と同様に平均葉傾角をそれぞれ 63 度、57 度、18 度、9 度にした場合の葉傾角頻度分布モデルである。EPC4(High Solar angle 77 degree)は EPC4 で太陽高度が 77 度であった場合を表す

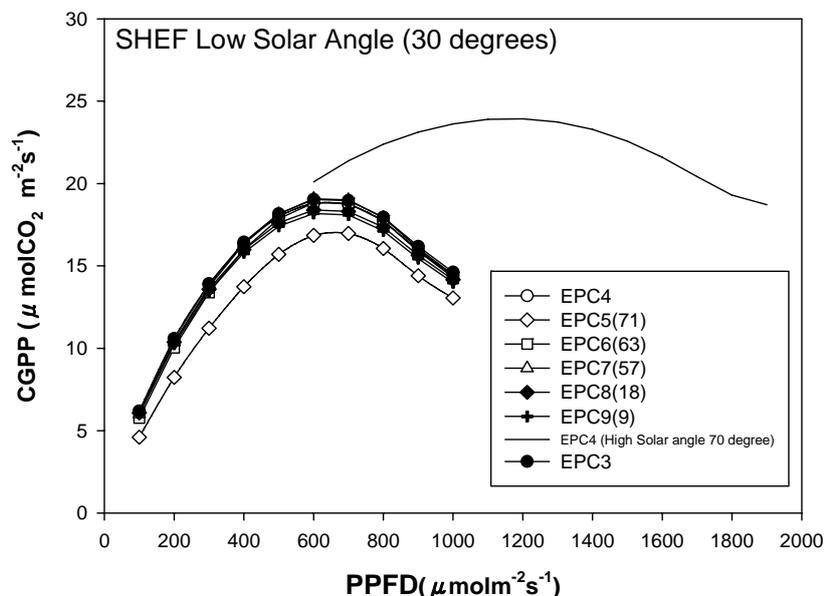


Fig. 5.4.9 SHEF 落葉広葉樹林における低太陽高度時(30度)の、光合成有効光量子束密度 (PPFD)に対する葉傾角頻度分布別林冠総光合成生産量(CGPP)のシミュレーション

凡例説明は Fig. 5.4.8 に等しいが、EPC4(High Solar angle 70 degree)は EPC4 で太陽高度が 70 度であった場合を表す

5-4-2 長期間の林冠総生産量(GPP)に及ぼす葉傾角の影響

5-4-1 項において、高太陽高度で強光条件の場合に葉傾角頻度分布モデルの差異が短期的な林冠光合成総生産量(CGPP)に大きな影響を及ぼす可能性が指摘された。それでは次に年間の林冠総光合成生産量(GPP)について検討することにする。GPP の単位は炭素換算とし、土地面積(ha)あたり、年間の林冠葉群総炭素吸収量(MgCha⁻¹y⁻¹)である。

まず GPP の年々変動を、林冠全体を 3 層に分離した EPC2 での値で纏める。間伐以前の天岳良ヒノキ人工林では、1993~1995 年、及び 1997~1999 年の GPP が、それぞれ 18.0±0.23MgCha⁻¹y⁻¹、18.3±0.32MgCha⁻¹y⁻¹ であった。一方 1994~1995 年及び 1997~1998 年の純生産量(NPP)は、それぞれ 9.2MgCha⁻¹y⁻¹、8.90MgCha⁻¹y⁻¹ と推定された(Table 2.3.3)。1996 年を除いて GPP を平均すると、18.2±0.19MgCha⁻¹y⁻¹、NPP は 9.1±0.66MgCha⁻¹y⁻¹ であり、次式より植物体呼吸(Ra;独立栄養生物呼吸)はおおよそ 9.1MgCha⁻¹y⁻¹と推定された。

$$GPP = NPP - Ra \quad (5-4.1)$$

SHEF 落葉広葉樹林では、2000 年から 2003 年までの GPP は 14.3±0.06MgCha⁻¹y⁻¹ であった。同期間の純生産量(NPP)は約 5.8±0.3MgCha⁻¹y⁻¹ であり、Ra は 8.5MgCha⁻¹y⁻¹ と推定された。この期間の葉群の呼吸量は 2.86±0.1MgCha⁻¹y⁻¹、幹枝呼吸量は 2.24±0.05MgCha⁻¹y⁻¹ (宇都木ら 2008) と推定されており、従って根呼吸は 3.40MgCha⁻¹y⁻¹ と推定された。この値は阪田ら(2008)による SHEF 落葉広葉樹林の細根の呼吸量の推定値である 2.6MgCha⁻¹y⁻¹ 及び太根の呼吸量(阪田私信 0.5~1MgCha⁻¹y⁻¹)の合計値とほぼ一致した。このことは、SHEF 落葉広葉樹林における V-CProd 多層モデルが適切に GPP を推定することができた傍証であると考えられた。天岳良ヒノキ人工林では非同化部位の呼吸速度が不明であり、V-CProd 多層モデルで計算された GPP の真偽を検証することはできない。しかし関東地方の 45 年生のヒノキ人工林であること考えると、GPP は北海道の SHEF 落葉広葉樹林より大きいことが考えられる。また天岳良試験地は SHEF よりも気温が高いことから、天岳良ヒノキ人工林の Ra は SHEF 落葉広葉樹林の Ra より高くなることが予想できる。天岳良ヒノキ人工林における ANPP と降水量の関係が、Fig. 2.4.2 で示されるように多くの生態系の ANPP の分布傾向と一致したことも鑑み、天岳良ヒノキ人工林における推定 GPP は、現実と大きくかけ離れた値では無いと推察された。

次に葉傾角頻度分布モデルが GPP に及ぼす影響を検討する。天岳良ヒノキ人工林の場合、EPC1 から EPC3 まで葉傾角垂直分布を変化させた場合、それぞれの GPP は林冠単層モデルである EPC4 の GPP と同等であった。また EPC1 から EPC4 の最大モデル間誤差は 1.7%であった(Fig. 5.4.10)。また EPC4 と球体角度分布モデル($\chi=1$, EPC7)とのモデル間誤差は 2.6%であり、最も GPP が低く推定された EPC9(平均葉傾角 9 度)と EPC4 のモデル間誤差は 11.1%、最大の GPP である EPC6 とのモデル間誤差は 14.1%であった。最も急な葉傾角である EPC5(平均葉傾角 71 度)の GPP は EPC4 より 6.8%小さくなった。

SHEF 落葉広葉樹林の場合、ヒノキ人工林と同様に EPC1 から EPC4 の最大モデル間誤差は 1.1%と小さかった(Fig. 5.4.11)。また EPC4 と球角度分布モデル(EPC7, $\chi=1$)とのモデル間誤差は 2.1%であり、最小の

GPPを示した EPC5 と EPC4 のモデル間誤差は 8.8%、最大の GPP を示した EPC7 と EPC5 のモデル間誤差は 11%であった。両林分の EPC5 による CGPP を見ると、高い PFD の場合に最大値を示し、低い PFD の場合は相対的に減少していた(Fig. 5.4.5, Fig. 5.4.6)。EPC5 による年間総生産量(GPP)が他のモデルと比べて小さい値となることは、急な葉傾角に有利になるような高い PFD の出現回数が年間を通じて少なかった事が原因として考えられた。

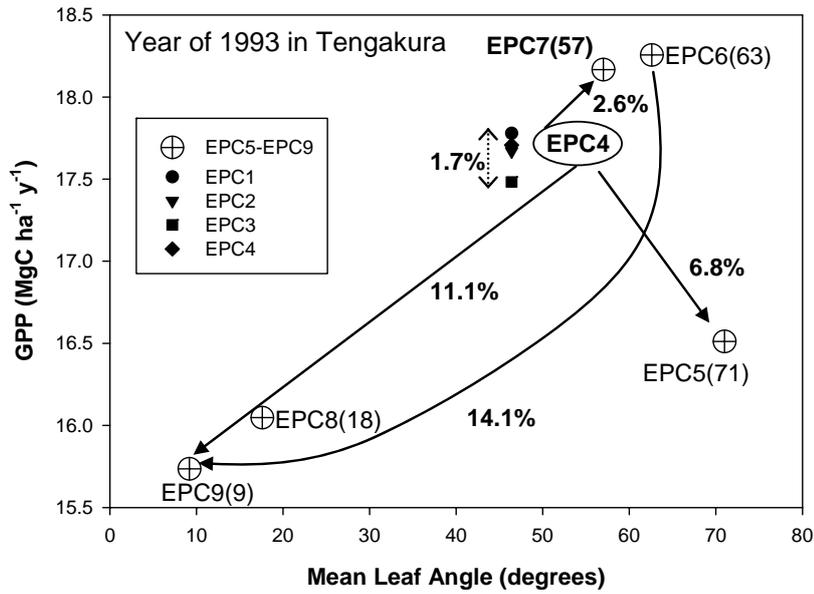


Fig. 5.4.10 天岳良ヒノキ人工林における、平均葉傾角(Mean Leaf Angle)別、年間総光合成生産量(GPP)のシミュレーション

平均葉傾角は、各葉傾角頻度分布に対する平均値である。EPC1:実測した 2m 層厚による葉傾角の垂直分布モデル、EPC2:実測した上層・中層・下層による葉傾角の垂直分布モデル、EPC3:葉面積垂直分より計算した 1m 層厚による葉傾角の垂直分布モデル、EPC4:林冠全体を実測値で単層化した葉傾角頻度分布モデル、EPC5(71):林冠全体を仮想的に単層化(平均葉傾角 71 度)した葉傾角頻度分布モデル、EPC6(63)、EPC7(57)、EPC8(18)、EPC9(9)は EPC5(71)と同様に平均葉傾角をそれぞれ 63 度、57 度、18 度、9 度にした場合の葉傾角頻度分布モデルである

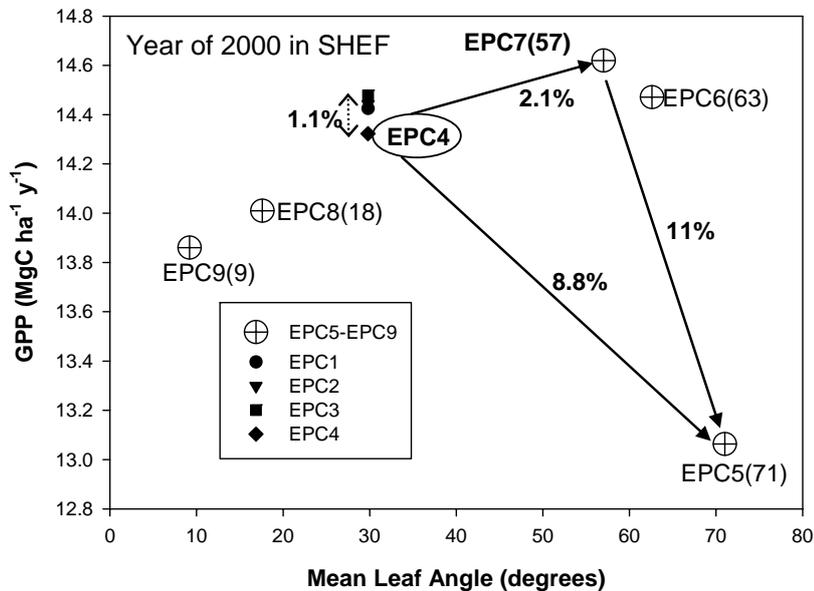


Fig. 5.4.11 SHEF 落葉広葉樹林における、平均葉傾角(Mean Leaf Angle)別、年間総光合成生産量(GPP)のシミュレーション

EPC1:実測した 1m 層厚による葉傾角の垂直分布モデル、残りの凡例説明は Fig. 5.4.10 に等しい

5-4-3 GPP に及ぼす葉傾角の垂直分布パターンの影響

SHEF 落葉広葉樹林について、葉傾角の垂直分布の違いが GPP に及ぼす影響を調べた。SHEF 落葉広葉樹林で計算した理由は、初期値としての GPP が 5-4-2 項で示されたように信頼できること、また個葉光合成速度のモデルが最新のサブモデルであるからである。これは次項 5-4-4、5-4-5 においても同様の理由である。

EPC3(1m 層厚)で求めた GPP 及び、VC1~VC6 の GPP 推定値を Fig. 5.4.12 に示した。林冠上部で急激に葉傾角が減少するパターンに対して、林冠下部で急激に葉傾角が減少するパターンほど (VC1→VC6)GPP が増大する傾向にあった。また EPC3 を中心として葉傾角の垂直分布を仮定したため (Fig. 5.2.1)、EPC3 は VC1~VC6 の中間の GPP を示した。このように葉傾角の垂直分布により GPP の値に変化が認められ、VC6 の GPP は VC1 の GPP と比べて 5.1%の過大評価になった。これらのことは黒岩 (1990) が述べた林冠光合成生産量に対する最適な葉傾角の垂直分布の存在を支持するが、年間の林冠総光合成生産量(GPP)に対して葉傾角の垂直分布構造が著しく影響を与えるものでは無いことが示唆された。

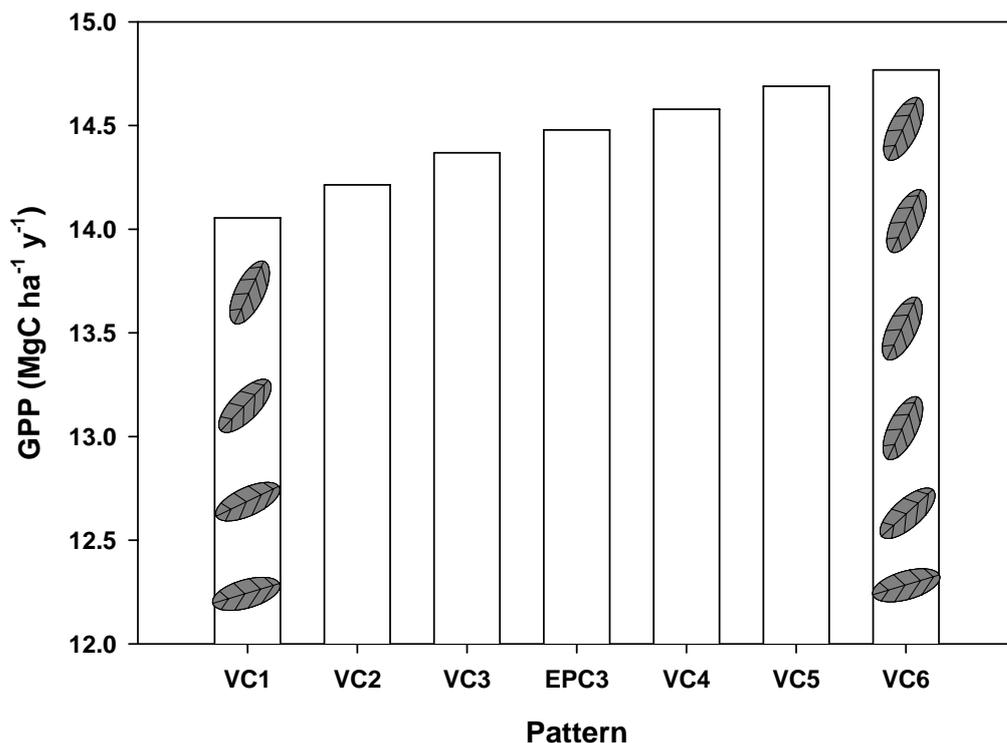


Fig 5.4.12 SHEF 落葉広葉樹林における、葉傾角の垂直分布構造を変えた場合 (Pattern)の GPP の比較

EPC3 は葉面積垂直分布より計算した 1m 層厚による葉傾角の垂直分布モデル。VC は葉傾角の垂直分布形を変化させたモデル。VC1 から VC6 にかけて、林冠上部で葉傾角が急激に減少する場合から、林冠下部で急激に減少する場合を想定した。図中の葉絵が、葉傾角垂直分布の概略を表す。Fig. 5.3.1 を参照

5-4-4 葉面積指数(LAI)が葉傾角と GPP の関係に及ぼす影響

SHEF 落葉広葉樹林について、葉傾角頻度分布と GPP の関係に及ぼす葉面積指数(LAI)の影響を調べた。この計算では、葉面積密度の垂直分布構造を一定(実測した構造)と仮定し(Fig. 2.3.13)、林分の LAI を実測値(5.96)の 10%から 90%まで 10%刻みで変化させた。なお LAI の季節変化は 3 章(3-3.6~3-3.8 式)で明らかにした関数を用いた。この 9 パターンの LAI に対し、EPC4(実測の林冠単層モデル)を基準として EPC5(平均葉傾角 71 度)、EPC7(平均葉傾角 67 度)、EPC9(平均葉傾角 9 度)を検討し(Fig. 5.4.13)、また EPC3(実測の 1m 層厚)を基準として VC1 及び VC6 による GPP を検討した(Fig. 5.4.14)。VC1 と VC6 を検討したのは、現条件下で両者の GPP の差が最も大きかったからである(Fig. 5.4.12)。

葉傾角頻度分布モデル間で GPP の絶対値の差は、LAI が減少するとともに減少した(Fig. 5.4.13, Fig.5.4.14)。LAI が大きい場合(LAI Scale 大)、球体角度分布モデル(EPC7)が最も高い GPP を示し、LAI の減少とともに EPC4 が最大の GPP を示すようになった。LAI を 10%にした場合、GPP のモデル間最大誤差は 16%であった(Fig. 5.4.13)。このように LAI が減少した場合、モデル間の絶対値の差は小さくなるが、最大値と最小値の比率は大きくなった。

LAI が葉傾角の垂直分布パターンと GPP の関係に及ぼす影響は小さかった(Fig. 5.4.14)。ここでも LAI が減少するにつれて GPP のモデル間の誤差(絶対値)は減少した。また LAI が 10%の場合、GPP の最大モデル間誤差は 2%であった。これらのことから、LAI の減少は葉傾角の頻度分布や垂直分布構造が GPP の推定絶対値に与える影響を緩和することが明らかとなった。

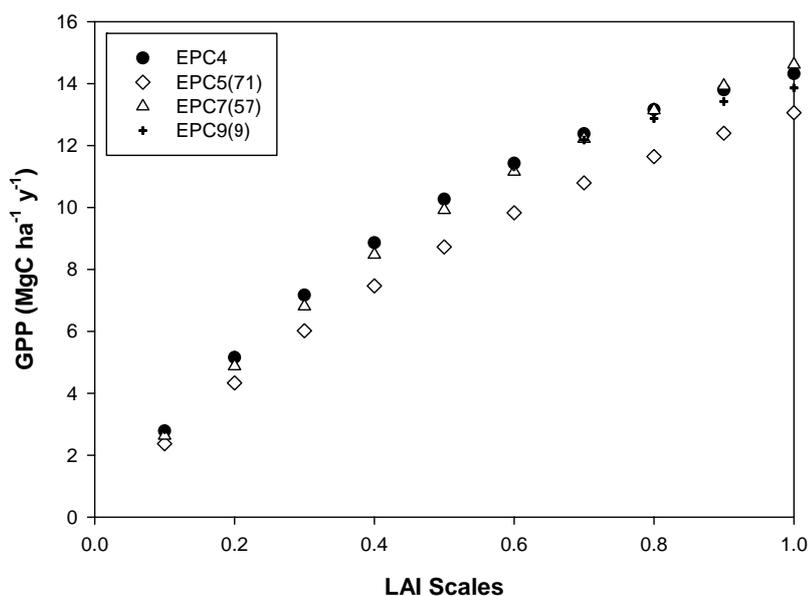


Fig. 5.4.13 SHEF 落葉広葉樹林における、葉面積指数の変化率(LAI Scales)に対する、葉傾角頻度分布別、林冠総光合成生産量(GPP)のシミュレーション

LAI Scales は最大の LAI(5.96)に対して減少させた割合(10%単位)を表す

EPC4: 林冠全体を実測値で単層化した葉傾角頻度分布モデル、EPC5(71): 林冠全体を仮想的に単層化(平均葉傾角 71 度)した葉傾角頻度分布モデル、EPC7(57)、EPC9(9)は EPC5(71)と同様に平均葉傾角をそれぞれ 57 度、9 度にした場合の葉傾角頻度分布モデルである

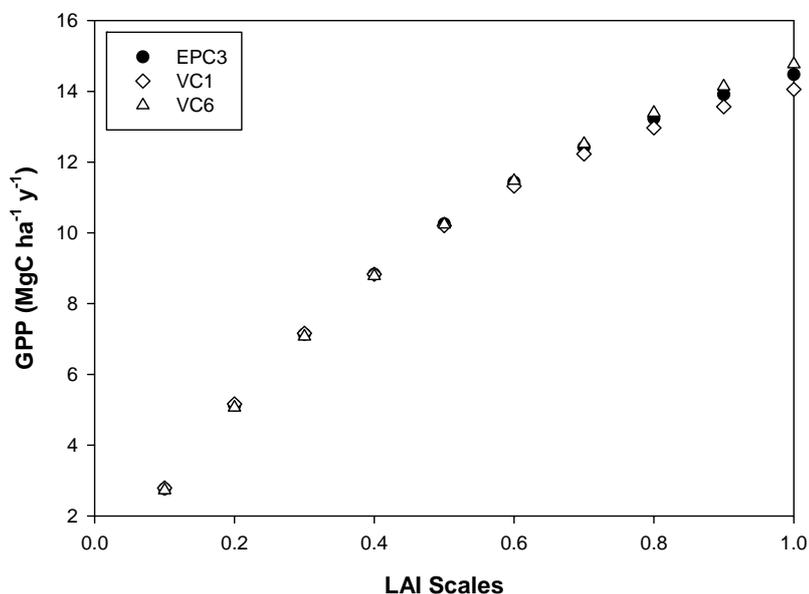


Fig. 5.4.14 SHEF 落葉広葉樹林における、葉面積指数の変化率(LAI Scales)に対する、葉傾角垂直分布別、林冠総光合成生産量(GPP)のシミュレーション

LAI Scales は最大の LAI(5.96)に対して減少させた割合(10%単位)を表す

VC1 と VC6 は葉傾角の垂直分布を変えた場合であり、VC1 は林冠上部で急激に葉傾角が小さくなる場合、VC6 は林冠下部で急激に葉傾角が減少する場合を想定した。Fig. 5.3.1 を参照

5-4-5 GPP に及ぼす葉面積密度の垂直分布パターンの影響

SHEF 落葉広葉樹林について、葉面積密度の垂直分布が一様であると仮定した林冠構造が、葉傾角頻度分布モデルとGPPの関係に及ぼす影響を調べた(Fig. 5.4.15)。ここで林冠内の全ての層において、葉面積密度が等しくなるように計算を行った(葉面積密度の合計は、LAI が 5.96 となるように設定した)。つまり LAI が 6 前後の森林において、葉面積の垂直分布構造が葉傾角を通じて GPP 推定値にどれだけ影響を与えるかを計算した。

葉面積密度の垂直分布が一様であると仮定した場合の GPP は、実測の垂直分布構造から求めた GPP より小さくなった。しかしその差は小さく、Fig 5.4.15 に示した全ての葉傾角分布パターンを平均すると、葉面積の垂直分布構造を一様と仮定した GPP は実測の葉面積垂直分布構造の場合に比べ、 $1.3 \pm 0.13\%$ の過小評価に過ぎなかった。このことは十分に閉鎖した森林群落の GPP 推定において、葉面積の垂直分布の詳細な階層化は大きな意味を持たない可能性を示唆する。今後葉量の変化も加味した研究が必要になると考えられる。

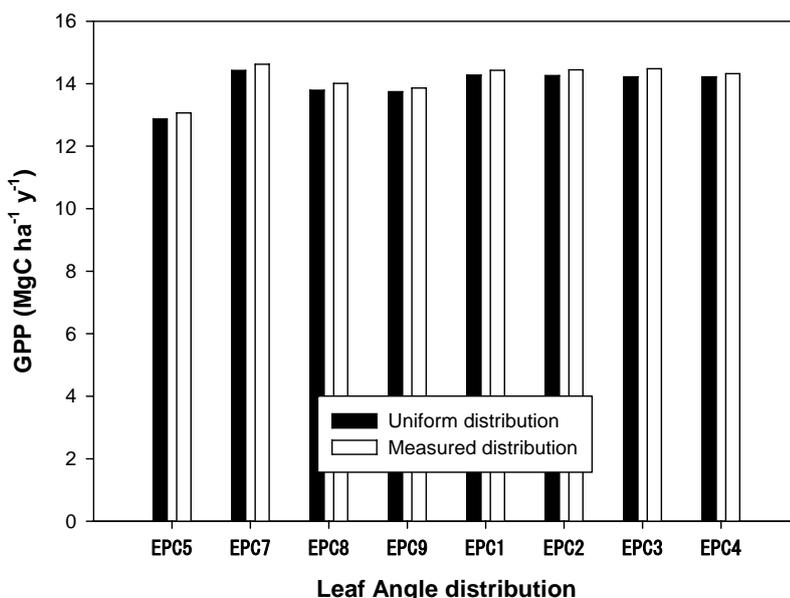


Fig. 5.4.15 SHEF 落葉広葉樹林における葉面積密度の垂直分布構造が、葉傾角頻度分布 (Leaf Angle distribution)と年間総光合成生産量(GPP)の関係に及ぼす影響

葉面積密度の垂直分布構造は、垂直的に変化せず一様である場合(黒塗り:Uniform distribution)と、実測値(白塗り:Measured distribution)の場合である。林冠内の合計葉面積指数(LAI)はどちらの場合も 5.96 に設定した。EPC5(71): 林冠全体を仮想的に単層化(平均葉傾角 71 度)した葉傾角頻度分布モデル、EPC7(57)、EPC8(18)、EPC9(9)はEPC5(71)と同様に平均葉傾角をそれぞれ 57 度、18 度、9 度にした場合の葉傾角頻度分布モデルである。EPC1: 実測した 2m 層厚による葉傾角の垂直分布モデル、EPC2: 実測した上層・中層・下層による葉傾角の垂直分布モデル、EPC3: 葉面積垂直分より計算した 1m 層厚による葉傾角の垂直分布モデル、EPC4: 林冠全体を実測値で単層化した葉傾角頻度分布モデルである

5-5 総合考察

葉傾角は林冠の光透過確率と葉面でのエネルギー収支を規定し、林冠総光合成生産量(GPP)に重要な役割を果たすと考えられている。本章の研究では、異なる葉傾角頻度分布は異なる GPP 推定値を導くとともに、その影響は太陽高度や林冠直上に入射する全光の光強度(GPFD)によって異なった。一方で葉傾角の林冠内垂直分布構造を加味して計算された GPP は、林冠全層を単層と仮定した葉傾角頻度分布モデル(EPC4)による GPP と明瞭な差が認められなかった。

短期的に見た場合は、晴天日の日中(高太陽高度)に見られるように、急な(垂直的な)葉傾角を示す葉が多いほど GPP が増大し(Fig. 5.4.5, Fig. 5.4.6)、これは直達光受光葉による生産量の増大によっていた(Fig. 5.4.7)。このことはこれまでの知見(DeWit 1965, Duncan 1967, Wang *et al.* 1992)と一致した。一方低太陽高度下及び曇天日では同様な事は言えず(Fig. 5.4.8, Fig. 5.4.9)、MAESTRO モデルによる曇天日には林冠生産量に対する葉傾角の差異の影響が少なくなるという結果(Wang and Jarvis 1990)と一致した。

これまで多くの林冠光合成モデルや森林炭素収支モデルで仮定されてきた球体角度分布モデルの平均葉傾角(57度)は、天岳良ヒノキ人工林(46度)や SHEF 落葉広葉樹林(30度)より大きく、短期間の光合成生産量(CGPP)の日変化や(Fig. 5.4.1~Fig. 5.4.4)、年間光合成総生産量(GPP)(Fig. 5.4.10, Fig. 5.4.11)は、実測の葉傾角を用いて計算した CGPP や GPP に対して過大評価になった。しかし GPP 過大評価分は天岳良ヒノキ人工林で 2.6%、SHEF 落葉広葉樹林で 2.1%と小さく、Wang and Jarvis (1990)の林冠光合成速度の日変化から考察された知見と一致した。また LAI が減少した場合、及び光強度が減少した場合、葉傾角頻度分布や葉傾角の垂直分布が林冠光合成生産量に与える影響がさらに小さくなることがわかった。

これまで行われた葉傾角頻度分布を楕円体角度分布モデルで近似した研究を見ると、すべての木本植物で χ は 1 より大きかった(Table 5.5.1)。これらのことから、現状の光環境条件下において球体角度分布モデルを用いて森林群落の GPP を計算した場合、GPP は 2~3%の過大評価となる可能性が高いことが指摘できる。逆により急な葉傾角($\chi < 1$)を持つ森林の場合、球体角度分布モデルを用いた GPP の推定値は大きな過大評価になることがわかる(Fig. 5.4.10, Fig. 5.4.11)。従って高い葉傾角が予想される植物群落(特に草本群落等)では、葉傾角の測定が重要になると考えられた。

水平に近い楕円体角度分布を仮定したモデル(EPC9,平均葉傾角 9度)の散乱光受光葉における CGPP は、実測の葉傾角分布に基づく CGPP(EPC4)と等しかった(Fig. 5.4.7)。一方直達光受光葉の場合、EPC9 の CGPP は EPC4 の CGPP より常に小さい値であった。高い太陽高度かつ強い全天日射量の場合ほど、直達光受光葉による CGPP の全 CGPP に占める割合が増大し、その結果 EPC9 と EPC4 の直達光受光葉による CGPP の絶対値の差が大きくなる。このことが強光条件において、水平に近い葉傾角分布モデル(EPC8、EPC9)の CGPP が小さくなる原因であると考えられた(Fig. 5.4.5, Fig. 5.4.6)。特に天岳良ヒノキ人工林で水平に近い葉傾角分布を仮定した場合(EPC9)、GPP が現状(EPC4)より 14.1%減少すると計算された(Fig. 5.4.10)。これは元来ヒノキの葉傾角が急傾斜であることに加え、太陽高度が SHEF よりも高いことに原因があると考えられた。これらのことから、太陽高度が高くなる低緯度地帯において、特に葉傾角が水平に近いと予想される森林群落の場合、葉傾角を測定に基づいて決めることが重要であると考えられた。

Fig. 5.4.5 及び Fig. 5.4.6 で指摘されたように、強光条件化で CGPP の葉傾角頻度分布モデル間誤差が

大きくなり、また SHEF 落葉広葉樹林において PFD が $1100\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ の場合に CGPP のモデル間誤差が最小になった。そこで天岳良ヒノキ人工林及び SHEF 落葉広葉樹林において、太陽高度が高く、安定した光合成生産量が得られると考えられる 11:00~14:00 について、成長期間中の平均 GPP(林冠直上の全光の PFD)値を計算した(Table 5.5.2)。天岳良ヒノキ人工林、SHEF 落葉広葉樹林の両調査地において、平均 GPP は $1000\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ 前後であり、11:00~14:00 以外の朝晩の PFD 値はこれらの値よりも小さくなると考えられる(夏期快晴日の日中の PFD は $2000\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ に近い)。つまり年間を通じて曇天日が多く散乱光が卓越している現状の気象条件では、葉傾角頻度分布が GPP に与える影響が小さいと考えられる。しかし今後の天候の変化によって平均的な GPP が $1000\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ より大きくなるような場合、林冠光合成モデルにおける葉傾角頻度分布の与え方が、GPP の推定誤差を増大させると考えられる。

これまで行ってきたシミュレーションの結果、林冠光合成生産量に対する葉傾角分布が、特に強い光強度の環境条件で重要な意味をもつ可能性が指摘された。この可能性を検証する上で、茨城県の天岳良ヒノキ人工林や北海道の落葉広葉樹林の比較は、両試験地の緯度の差(太陽高度の差)が小さく、また成長期の光条件も似ていることから不十分であろう(Table 5.5.2)。上記の可能性をさらに強固に検証する上で、極端に光環境条件の異なった地域での比較が必要となる。本研究ではこのような光環境条件として、乾燥地で大気透過率[APPENDIX-III(A)]の高い西オーストラリアの内陸部にあるレオノーラ帯(STM)を選択した。STM は年間降水量が 200~300mm という半乾燥地であり、晴天日が天岳良ヒノキ人工林や SHEF 落葉広葉樹林より多いと考えられた。STM に植林されたユーカリ樹木(*Eucalyptus camaldulensis*)に対し、SHEF 落葉広葉樹林と同様な個葉に関する光合成パラメータを取得した(Utsugi *et al.* 2006b, 2009b)。*E. camaldulensis* は常緑広葉樹であり、11:00~14:00 の年平均 GPP(2001 年)値を調べたところ、それらは天岳良ヒノキ人工林及び SHEF 落葉広葉樹林の平均 GPP より大きかった(Table 5.5.2)。平均的な GPP が高く、かつ太陽高度が高い(STM の緯度は南緯 28.88 度)場合、GPP のモデル間誤差が拡大することを確認するため、*E. camaldulensis* のデータを用いて年間の GPP を推定した。なお検討した葉傾角頻度分布モデルは、EPC4 から EPC9 である。

2001 年の現地の環境計測データに基づき、V-CProd で GPP を計算した(Fig. 5.5.1)。この結果、GPP の最大モデル間推定誤差は 18%となり、天岳良ヒノキ人工林の 14%(Fig. 5.4.11)及び SHEF 落葉広葉樹林の 11%(Fig. 5.4.12)を明らかに上回った。また球体角度分布モデルによる GPP は、実測 EPC4(45 度)による GPP に対して 5%近く過大評価した。これらのことは前述したように太陽高度が高くなる低緯度地帯で GPP 推定モデル間誤差が拡大することを裏付ける。従って、晴天日が多く、高太陽高度で強い光強度が予想される低緯度半乾燥地帯、また将来的な気候変動によって雨量が少なくなる(晴天日が多くなる)と予想される地中海沿岸部や北アフリカ地域では、葉傾角の推定誤差が林冠光合成モデルを用いた GPP 推定値に無視できないほどの影響を及ぼす可能性が示唆された。

本論文で葉傾角が林冠総生産量に及ぼす影響を、V-CProd モデルによる解析から試みた。モデルは葉傾角を含めて可能な限り実際値から得た値で構成し、モデル表現の自由度を制約した。その結果高太陽高度の強光条件下において、葉傾角が年間の林冠総生産量(GPP)に大きな影響を及ぼすことが明らかとなった。特に短期的な林冠光合成生産量(CGPP)を考えた場合、葉傾角の影響が非常に大きくなる。現在樹木葉に関する強光ストレスは、個葉レベルで研究が深化している(Kitao *et al.* 2000)。しかし今後、光合成

の強光ストレスに関する研究が林冠レベルにまで進展した場合、強光条件下での葉傾角の短期的なCGPPへの影響が重要な意味を持つと指摘できる。同様に今後の地球環境変動予測から光環境条件が好転する(光が強くなる)と予想される森林生態系では、葉傾角の生産量に与える影響が強くなると考えられる。また乾燥地や熱帯林のように強光条件が予想され、平均葉傾角が小さい(水平葉が多い)植物群落では、球体角度分布(spherical distribution)の利用によるGPPの推定値は過大評価になると考えられる。従って多樹種に渡って葉傾角のデータセットを用意することは、より精度が高く広域で利用可能な炭素収支予測モデルの開発に貢献することができると考えられた。

Table 5.5.1 これまで行われた葉傾角頻度分布を楕円体角度分布モデルで近似した研究と、 χ の一覧

対象植物	一般名(和名)	χ	出典
Sunflower	ヒマワリ	4.1	Campbell 1986
Jerusalem artichoke	キクイモ	2.16	Campbell 1986
Corn	コーン	1.37	Campbell 1986
Soybean	大豆	0.81	Campbell 1986
<i>Picea Sitchensis</i>	ペイトウヒ(新葉)	2.7	Norman and Jarvis 1974
<i>Picea Sitchensis</i>	ペイトウヒ(旧葉)	1.6	Norman and Jarvis 1974
<i>Abies grandis</i>	ベイモミ	2.3	Barclay 2001
<i>Thuja plicata</i>	ベイスギ	2.4	Barclay 2001
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	ペイマツ	1.1	Barclay 2001
<i>Picea sitchensis</i>	ペイトウヒ	1.4	Barclay 2001
<i>Tsuga heterophylla</i>	ベイツガ	1.2	Barclay 2001
オーストラリアにおける草本から灌木にいたる49種の平均		2.1±0.3	Wang <i>et al.</i> 2007
<i>Chamaecyparis obtusa</i>	ヒノキ	1.58	Utsugi <i>et al.</i> 2006a
<i>Quercus robur</i>	ヨーロッパナラ	1.6-3.2	Kull <i>et al.</i> 1999
<i>Nothofagus solandri</i>	南極ブナ	2.1-7.0	Hollinger 1989
北方系落葉広葉樹林		2.4	Hutchison <i>et al.</i> 1986
北方系落葉広葉樹林		2.74	本研究

Table 5.5.2 各試験地及び実験林における、成長期間中(Month)林冠直上水平面の、月平均光合成有効光量子束密度(GPFD)の推定値

場所	緯度	経度	森林タイプ	Year	Month	11:00	SE	12:00	SE	13:00	SE	14:00	SE
天岳良	N36.32	E140.16	ヒノキ人工林	1993	All month	960	27	989	28	959	28	842	25
SHEF	N42.97	E141.38	落葉広葉樹林	2000	May to Oct.	992	19	1047	20	1023	20	1044	20
STM	S28.88	E121.75	ユーカリ人工林	2001	All month	1150	22	1172	22	1121	23	995	22

単位: $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$

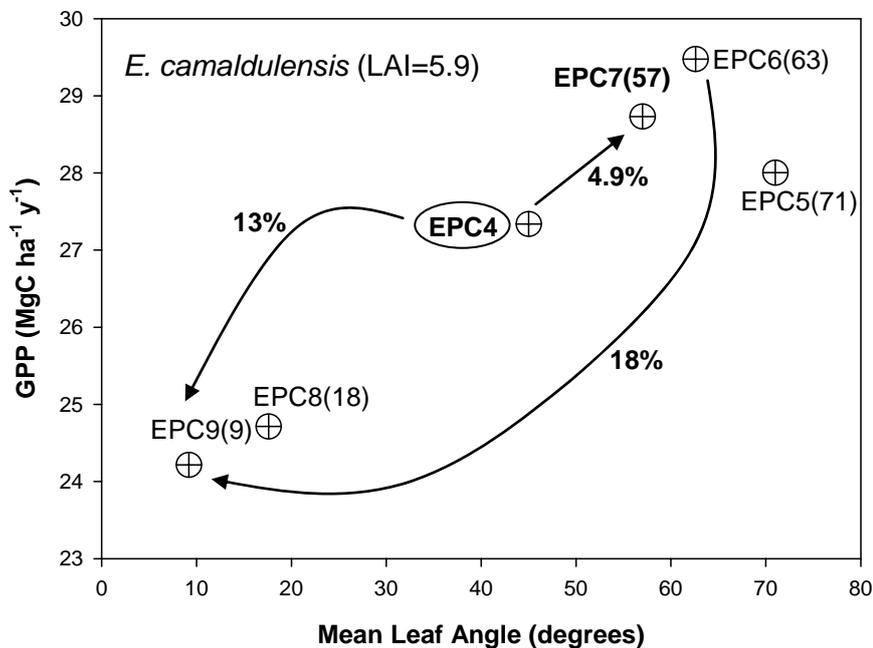


Fig. 5.5.1 西オーストラリア半乾燥地(STM)に植林されたユーカリ(*E. camaldulensis*)の生理データに基づいた、平均葉傾角(Mean Leaf Angle)別、年間総光合成生産量(GPP)のシミュレーション

平均葉傾角は、各葉傾角頻度分布に対する平均値である

EPC4: 林冠全体を実測値で単層化した葉傾角頻度分布モデル、EPC5(71): 林冠全体を仮想的に単層化(平均葉傾角 71 度)した葉傾角頻度分布モデル、EPC6(63)、EPC7(57)、EPC8(18)、EPC9(9)は EPC5(71)と同様に平均葉傾角をそれぞれ 63 度、57 度、18 度、9 度にした場合の葉傾角頻度分布モデルである

STMにおける林冠構造及び光合成に関するパラメーター一覧(Utsugi *et al.* 2006b, 2009b)

$\chi=1.66$ (45 度)、LAI=5.9(垂直分布は一様として 5 層に分離)

Farquhar タイプ光合成生化学モデルの係数 $V_{cmax}=77.4\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ 、 $J_{max}=120\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ 、 $R_d=1.48\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ (APPENDIX-IV 参照)

Ball-Berry タイプ気孔コンダクタンスモデルの係数 $m=6$ 、 $G_{smin}=0.01\text{mmolH}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (4-3.1 式参照)

本研究の要旨

地球温暖化の予測精度を向上させるため、全球気候モデルと陸域生態系炭素循環モデルとの統合化が進められている。陸域生態系炭素循環モデルは、これまで光合成を行う葉層を単層あるいは陽葉・陰葉の2層として扱っている。一方、陸域面積の30%を占める森林生態系の林冠は垂直的な階層構造を示すことが特徴であり、光条件や個葉の生理機能は垂直的に変化する。このことから、近年、個別の森林生態系の炭素循環モデリングに多層モデルが用いられるようになってきた。しかし各階層のパラメータが必要なことが広域への拡張に大きな障害となっている。そのため、森林生態系の炭素循環モデル、とくに林冠光合成モデルにおける林冠の単層的扱いが、総光合成生産量(GPP)の推定にどの程度の不確実性をもたらすか検証する必要がある。とくに、葉傾角(水平面からの仰角)については実測が困難なため、多層モデルにおいても一般に球体角度分布(spherical distribution、平均葉傾角 57 度)が仮定されている。

そこで本研究では GPP の推定に際して単層的に取り扱われてきた葉傾角に注目し、その頻度分布や垂直分布を考慮することの有効性を、タイプの異なる森林で検討することとした。日本の代表的な森林タイプとして針葉樹人工林(40 年生ヒノキ人工林)と、広葉樹天然林(92 年生のシラカンバが優占する落葉広葉樹林)を選定した。各林分において葉傾角が林冠光合成速度に及ぼす影響を明らかにするためには、葉群構造と個葉の光合成生理機能を測定し、林冠光合成モデルを作成する必要がある。モデルでは実際の測定に基づいた林冠構造や光合成速度に関わる多くの変数を関数化し、現実に応じた林冠光合成速度が得られる必要がある。モデルの構築後、葉傾角に関わる変数を操作することにより、葉傾角の林冠光合成速度の影響を明らかにすることができる。

林冠内の光強度は光合成速度を規定するだけでなく、葉温にも影響を及ぼす。従って林冠光合成モデルに重要な構成要素の一つは、林冠内の光透過確率を推定することである。光は散乱光と直達光に分離することができ、両者が別々の様式で林冠内に入射し、光合成速度及び葉温に影響を及ぼす。葉傾角は林冠内の光透過確率に影響を与えるだけでなく、光入射角と葉傾角のなす角度によって葉表面の光強度を決める重要な要因である。さらに葉面に入射した光エネルギーは光合成を駆動するエネルギーになり、光強度に対する光合成速度の反応が林冠光合成速度を決定する。このように林冠光合成モデルにおいて、林冠構造を機軸とした直達光・散乱光別の林冠内光入射様式と、個葉の光合成能力を明らかにする必要がある。

本研究では第一章で研究の背景と目的を明らかにした後、第二章では葉量と葉量の垂直分布構造、葉傾角の林冠内頻度分布と垂直分布構造を明らかにした。第三章では直達光と散乱光を分離する手法を検討し、葉面積の季節変化と林冠構造から、直達光と散乱光別に林内の光透過確率を推定した。第四章では個葉の光合成能力を解析し、ヒノキ人工林では光-光合成曲線を、また落葉広葉樹林では光合成の生化学モデルの変数を明らかにした。第五章では第四章まで測定した林冠構造と個葉光合成速度を組み合わせた林冠光合成生産量(GPP)推定モデル(V-CProd 多層モデル)を開発し、葉傾角が GPP に与える影響を明らかにした。

ヒノキ人工林及び落葉広葉樹林において、林冠内の葉傾角頻度分布は楕円体角度分布(e 分布:Ellipsoidal distribution)を用いて近似できることができた。また林冠を垂直方向に多層化した場合、各層内の e 分布はそれぞれ明瞭に異なった。葉傾角の垂直分布は林分毎に異なるが、基本的に林冠梢端で急な葉傾角を示し、林冠下部に向けて水平に近づくことがわかった。またこの葉傾角の垂直的な変化は、林冠梢端から林冠下部に向けての積算葉面積指数と相関関係にあった。これらの生態的な意義は、森林全体として光を効率的に獲得するた

めの構造であると考えられた。

大気圏内の開放地(つまり林冠の直上)における直達光と散乱光の分離手法として、アメリカで開発された Erbs モデル(Erbs 1982)が日本においても適切なモデルであることが明らかとなった。葉面積指数(LAI)の季節変化は、常緑の針葉樹林であるヒノキ人工林においても明瞭に生じており、年間の LAI は 6.09 ± 0.5 の範囲であった。一方落葉広葉樹林では、LAIの最大値は5.91であり、6月上旬から8月下旬まで安定した LAI を示した。また春先の開葉に伴う LAI の増加傾向は、開葉の観察と全天空写真を利用して高い精度で再現することができた。両林分ともに LAI の季節変化はユリウス暦(1月1日を起算日とした積算日数)で近似でき、これらからのデータ及び葉面積の垂直分布、葉傾角頻度分布に基づき、散乱光と直達光の林床への入射確率を推定するモデルを作成することができた。またモデルによる計算値は実測値をよく表すことができた。

ヒノキ人工林では個葉の光-光合成速度の関係を表す最大光合成速度(A_{maxA})、見かけの光量子収率、葉呼吸量(R_d)を調べた。 A_{maxA} と R_d の林冠内の垂直変化及び季節変化は、葉面積重(LMA)及び気温から推定することができた。また見かけの光量子収率は、LMA や環境条件と相関関係を示さなかった。LMA は林冠内で明瞭な垂直分布を示し、林冠下部にかけて LMA は小さくなった。この LMA の垂直分布は季節変動を示し、春先から秋にかけて LMA は増加し、冬にかけて減少した。

落葉広葉樹林では、林冠梢端から下部にかけて LMA や単位葉面積あたりの窒素含有量が減少した。その垂直分布は高さを変数とした漸近回帰関数で表すことができ、飛田ら(2007)によって発表された Farquhar タイプの光合成生化学モデルのパラメータ(Farquhar *et al.* 1980)の垂直分布を明らかにする事ができた。

以上の研究成果に基づき、林冠総光合成生産量推定モデル(V-CProd 多層モデル)を開発した。このモデルは、林冠階層別に直達光を受光する葉面積及び散乱光を受光する葉面積を分離し、林冠総光合成生産量を推定できることが特徴である。このモデルを用い、林冠光合成モデルにおける葉傾角の単層的取り扱い、及び葉傾角頻度分布の球体角度分布(spherical distribution)の仮定が、林冠総光合成生産量の推定値にどの程度不確実性を与えるのか検討した。

葉傾角の楕円体角度分布モデルが短期間(秒レベル)の林冠総光合成生産量(CGPP)に及ぼす影響を解析した。林冠を一層として単層化した楕円体角度分布モデルの場合、葉傾角頻度分布の差異が高太陽高度かつ強光条件下において CGPP に大きな影響を及ぼした。一方弱光条件ではその影響が低下した。また林冠を多層化した楕円体角度分布モデルによる CGPP と、林冠を単層化した楕円体角度分布モデルによる CGPP の差は僅かであった(2%)。

次に年間の林冠総光合成生産量(GPP)に及ぼす葉傾角の楕円体角度分布モデルの影響を解析した。林冠を一層として単層化した楕円体角度分布モデルの場合、平均葉傾角を 9~71 度まで変化させても、GPP の差異は最大で 11%しか見られなかった。球体角度分布(平均葉傾角 57 度)から計算された GPP は、両林分において実測値の GPP に対して 2.1~2.6%の過大評価であった。既存の木本の葉傾角測定値を調べると、本研究も含めて全ての研究例で球体角度分布の平均葉傾角より小さかった。これらのことから、現状の光環境条件下において球体角度分布モデルから GPP を計算した場合、GPP は数パーセントの過大評価となる可能性が指摘できた。また葉傾角の楕円体角度分布モデルに垂直分布を与えて計算した GPP は、単層的取り扱いによる GPP と 1%しか異ならなかった。これらのことから、本研究で調査した場所の平均的な光環境条件(成長期間中の午前 11:00 の平均的な光合成有効光量子束密度は $960\sim 990\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$)を前提にした場合、林冠総光合成生産量推

定モデルに葉傾角の詳細な選択や多層化は必要ないと考えられた。この原因として両林分において強光条件となる時間が年間の成長期間に対して短いことが考えられた。

そこで強光条件が長期間続くと考えられる乾燥地において、葉傾角の GPP に与える影響を計算した。データは西オーストラリア内陸部の乾燥地で得られた光環境条件、ユーカリ(*Eucalyptus camaldulensis*)の光合成能力及びその葉傾角頻度分布である。この結果、平均葉傾角を 9~71 度まで変化させた場合、楕円体角度分布モデルによる GPP 推定値の差異は 20%まで増大し、また球体角度分布から計算された GPP は実測値の GPP に対して 5%の過大評価となった。

これらのことから地球環境変動によって光環境条件が好転する(光が強くなる)と予想される森林生態系では、葉傾角の生産量に与える影響が大きくなると考えられる。また乾燥地や熱帯林のように強光条件が予想され、平均葉傾角が小さい(水平葉が多い)植物群落では、球体角度分布(spherical distribution)の利用による GPP の推定値は過大評価になると考えられる。従って多樹種に渡って葉傾角のデータセットを用意することは、より高精度に広範囲で利用可能な炭素収支予測モデルの開発に貢献することができると考えられた。

引用文献

1. Aber J.D. and Federer C.A. (1992) A generalized, lumped-parameter model of photosynthesis, evaporation and net primary production in temperate and boreal ecosystems. *Oecologia* 92:463-473.
2. Aber J.D., Reich P.B. and Goulden M.L. (1996) Extrapolating leaf CO₂ exchange to the canopy: a generalized model of forest photosynthesis compared with measurements by eddy correlation. *Oecologia* 106:257-265.
3. 相浦英春 (1994) 氷見市小滝地内に成立するヒノキ壮齡林に関する調査. 富山県林業技術センター研究報告 8:32-42.
4. Amthor J. S. (1994) Scaling CO₂-photosynthesis relationships from the leaf to the canopy. *Photosynthesis Research* 39:321-350.
5. Anderson M. (1981) The geometry of leaf distribution in some South-Eastern Australian forest. *Agric. For. Meteorol.* 25:195-205.
6. 安藤貴, 竹内郁雄, 斉藤章, 渡辺秀彦 (1969) 日本林学会誌 51:102-107.
7. 安藤貴, 宮本倫仁, 桜井尚武, 竹内郁雄, 谷本丈夫 (1983) 二段林の光環境の経年変化. 林業試験場報告 323:65-73.
8. Anten N.P.R., Schieving F. and Werger M.J.A. (1995) Patterns of light and nitrogen distribution in relation to whole canopy carbon gain in C3 and C4 mono- and dicotyledonous species. *Oecologia* 101:504-513.
9. Anten N.P.R. (1997) Modelling canopy photosynthesis using parameters determined from simple non-destructive measurements. *Ecological Research* 12:77-88.
10. Araki M. (1973) The studies on the specific leaf area of forest trees (III). The effect of LAI, seasonal and shading on the specific leaf area in young birch (*Betula platyphylla*) stand. *J. Jpn. For. Soc.* 55:227-233.
11. Araki M. (1980) Difference in size, specific leaf area and inclination of leaves among leaf layers in a *Quercus serrata* stand. *J. Jpn. For. Soc.* 62:478-480.
12. Baldocchi D.D. (1997) Measuring and modelling carbon dioxide and water vapour exchange over a temperate broad-leaved forest during the 1995 summer drought. *Plant, Cell and Environment* 20:1108-1122.
13. Baldocchi D.D. and Meyers T. (1998) On using eco-physiological, micrometeorological and biogeochemical theory to evaluate carbon dioxide, water vapor and trace gas fluxes over vegetation: a perspective. *Agric. For. Meteorol.* 90:1-25.
14. Baldocchi D.D. and Wilson K.B. (2001) Modeling CO₂ and water vapor exchange of temperate broadleaved forest across hourly to decadal time scales. *Ecological Modeling* 142:155-184.
15. Baldocchi D.D., Wilson K.B., GU L., (2002) How the environment, canopy structure and canopy physiological functioning influence carbon, water and energy fluxes of a temperate broad-leaved deciduous forest-an assessment with the biophysical model CANOAK. *Tree Physiology* 22:1065-1077.
16. Baldocchi D.D. and Xu L. (2005) Carbon exchange of deciduous broadleaved forests in temperate and Mediterranean regions. In: Griffiths H. and Jarvis P.G. (Eds.), *The carbon Balance of Forest Biomes* Taylor

and Francis, pp. 187-215.

17. Ball J.T., Woodrow L.E. and Berry J.A. (1987) A modeling predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions. In: Biggins I. (Ed.), *Progress in photosynthesis Research* 24, pp. 221-224.
18. Ball M.C., Cowan I.R. and Farquhar G.D. (1988) Maintenance of leaf temperature and the optimization of carbon gain in relation to water loss in a tropical mangrove forest. *Aust. J. Plant Physiology* 15:263-276.
19. Barclay H.J. and Trofymow J.A. (2000) Relationship of readings from the LI-COR canopy analyzer to total one-side leaf area index and stand structure in immature Douglas-fir. *Forest Ecology and Management* 132:121-126.
20. Barclay H.J., Trofymow J.A. and Leach R.I. (2000) Assessing bias from boles in calculating leaf area index in immature Douglas-fir with the LI-COR canopy analyzer. *Agric. For. Meteorol.* 100:255-260.
21. Barclay H.J. (2001) Distribution of leaf orientations in six conifer species. *Can. J. Bot.* 79:389-397.
22. Barden J.A. (1974) Net photosynthesis, dark respiration, specific leaf weight and growth of young apple trees as influenced by light regime. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 99:547-551.
23. Barden J.A. (1977) Apple tree growth, net photosynthesis, dark respiration and specific leaf weight as affected by continuous and intermittent shade. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 102:391-394.
24. Bernacchi C.J., Singaas E.L., Pimentel C., Portis J.R.A.R. and Long S.P. (2001) Improved temperature response function for models of Rubisco-limited photosynthesis. *Plant, Cell and Environment* 24:253-259.
25. Bjorkman O. (1981) Responses to different quantum flux densities. In: Lange O.L., Nobel P.S., Osmond C.B. and Ziegler H. (Eds.), *Encyclopedia of plant physiology* 12A Springer, Berlin, pp. 57-107.
26. Bjorkman O. and Demmig B. (1987) Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins. *Planta* 117:489-504.
27. Blackman P.G. and Davies W.J. (1985) Root to shoot communication in maize plants of the effects of soil drying. *Journal of Experimental Botany* 36:39-48.
28. Bond B.J., Farnsworth B.K., Coulombe R.A. and Winner W.E. (1999) Foliage physiology and biochemistry in response to light gradients in conifers with varying shade tolerance. *Oecologia* 120:183-192.
29. Boojh R. and Ramakrishnan P.S. (1982) Growth strategy of trees related to successional status I. Architecture and extension growth. *Forest Ecology and Management* 4:359-374.
30. Brooks A. and Farquhar G.D. (1985) Effect of temperature on the CO₂/O₂ specificity of ribulose-1.5-bisphosphate carboxylase/oxygenase and the rate of respiration in the light. *Planta* 165:397-406.
31. Campbell G.S. (1986) Extinction coefficients for radiation in plant canopies calculated using an ellipsoidal inclination angle distribution. *Agric. For. Meteorol.* 36:317-321.
32. Campbell G.S. (1990) Derivation of an angle density function for canopies with ellipsoidal foliage angle distribution. *Agric. For. Meteorol.* 49:173-176.
33. Campbell G.S. and Norman J.M. (1989) The description and measurement of plant canopy structure. In: Russell G. (Ed.), *Plant Canopies: Their Growth, Form and Function*, Society for Experimental Biology,

Seminar Series 29, Cambridge University Press, New York, pp. 1-19.

34. Chen J.M., Black T.A. and Adams R.S. (1991) Evaluation of hemispherical photography for determining plant area index and geometry of forest stand. *Agric. For. Meteorol.* 56:129-144.
35. Chen J.M. and Cihlar J. (1995) Plant canopy gap size analysis theory for improving optical measurements of leaf area index. *Applied Optics* 34:6211-6222.
36. Chen J.M., Rich P.M., Gower S.T., Norman J.M. and Plummer S. (1997) Leaf area index of boreal forest: Theory, techniques, and measurements. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres*, 102:29429-29444.
37. Clearwater M.J. and Gould K.S. (1995) Leaf orientation and light interception by juvenile *Pseudopanax crassifolius* (Cunn.) C. Koch in a partially shade forest environment. *Oecologia* 104:363-371.
38. Cornelissen J.H.C. (1993) Aboveground morphology of shade-tolerant *Castanopsis-fargesii* saplings in response to light environment. *International Plant Sciences* 154:481-495.
39. Darlington A.B., Halinska A.A., Dat J.F. and Blake T.J. (1997) Effects of increasing saturation vapour pressure deficit on growth and ABA levels in black spruce and jack pine. *Trees* 11:223-228.
40. Del Rio E. and Berg A. (1979) Specific leaf area of Douglas-fir reproduction as affected by light and needle age. *Forest Science* 25:183-186.
41. De Wit C.T. (1965) Photosynthesis of leaf canopies. *Agric. Res. Rept.*, No663, Pudoc Publ., Wageningen, The Netherlands.
42. Drew A.P. and Ferrell W.K. (1977) Morphological acclimation to light intensity in Douglas-fir seedlings. *Can. J. Bot.*55:2033-2042.
43. Duncan W.G., Loomis R.S., Williams W.A. and Hanau R. (1967) A model for simulating photosynthesis in plant communities. *Hilgardia* 38:181-205.
44. Duursma R.A., Marshall J.D., Robinson A.P. and Pangle R.E. (2007) Description and test of a simple process-based model of forest growth for mixed-species stands. *Ecological modelling* 203:297-311.
45. Egashira Y., Shibata M., Ueyama K., Utsugi H., Takahashi N., Kawarasaki S., Kojima T. and Yamada K. (2006) Development of tree growth simulator based on process model of photosynthesis for *Eucalyptus camaldulensis* in arid land. *J. of Arid Land Studies* 15:263-266.
46. Ellsworth D.S. and Reich P.B. (1993) Canopy structure and vertical patterns of photosynthesis and related leaf traits in a deciduous forest. *Oecologia* 96:169-178.
47. Ehleringer J.R. and Werk K.S. (1986) Modifications of solar-radiation absorption patterns and implications for carbon gain at the leaf level. In: Givnish T.J. (Ed.), *On the economy of plant form and function*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 57-82.
48. Ehleringer J.R. (1989) Temperature and energy budgets. In: Pearcy R.W., Ehleringer J., Mooney H. A. and Rundel P. W. (Eds), *Plant physiological ecology. Field methods and instrumentation*. Chapman & Hall, New York, pp. 117-135.
49. van Elsacker P. and Impens I. (1984) Photosynthetic performance of poplar leaves at different levels in the canopy. In: Sybesma, C. (Ed.), *Advances in photosynthesis research I*. Nijhoff, Dr. Junk, The Hague, pp.

129-132.

50. Erbs D.G, Klein S.A. and Duffie J.A. (1982) Estimation of the diffuse radiation fraction for hourly, daily and monthly average global radiation. *Solar Energy* 28:293-302.
51. Evans J.R. (1989) Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C3 plants. *Oecologia* 78:9-19.
52. Evans J.R. and Poorter H. (2001) Photosynthetic acclimation of plant to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell and Environment* 24:755-767.
53. Falster D.S. and Westoby M. (2003) Leaf size and angle vary widely across species: what consequences for light interception? *New Phytologist* 158, 509-525.
54. Fan S.M., Goulden M.L., Munger J.W., Daube C.C., Bakwin P.S., Wofsy S.C., Amthor J.S., Fitzjarrald D.R., Moore K.E. and Moore T.R. (1995) Environmental controls on the photosynthesis and respiration of a boreal lichen woodland - A growing season of whole-ecosystem exchange measurements by eddy correlation. *Oecologia* 104:443-452.
55. Farquhar G.D., Caemmerer S. and Berry J.A. (1980) A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C3 species. *Planta* 149:78-90.
56. Farquhar G.D. and von Caemmerer S. (1982) Modeling of photosynthetic response to environmental conditions. In: Lange O.L., Nobel P.S., Osmond C.B. and Ziegler H (Eds.), *Encyclopedia of plant physiology* 12B Springer, Berlin, pp. 549-587.
57. Ford E.D. and Newbould P.J. (1971) The leaf canopy of a coppiced deciduous wood land. *Journal of Ecology* 59:843-862.
58. Forseth I.N. and Norman J.M. (1993) Modeling of solar irradiance, leaf energy budget and canopy photosynthesis. In: Hall D.O., Scurlock J.M.O., Bolhar-Nordenkamp H.R., Leegood R.C. and Long A.P. (Eds), *Photosynthesis and production in changing environment*, CHAPMAN&HALL, London, pp. 207-219.
59. Freedman J.M., Fitzjarrald D.R., Moore K.E. and Sakai R.K. (2001) Boundary layer clouds and vegetation-atmosphere feedbacks. *Journal of Climate* 14:180-197.
60. Gamon J.A. and Pearcy R.W. (1990) Photoinhibition in *Vitis-californica* - Interactive effects of sunlight, temperature and water status. *Plant, Cell and Environment* 13:267-275.
61. Gates D.M. (1980) *Biophysical ecology*. Springer-Verlag, New York.
62. Gillespie, A.R., Allen, H.L. and Vose, J.M. (1994) Amount and vertical distribution of foliage of young loblolly pine trees as affected by canopy position and silvicultural treatment. *Can. J. For. Res.* 24:1337-1344.
63. Goel N.S. and Strebel D.E. (1984) Simple beta distribution representation of leaf orientation in vegetative canopies. *Agronomy journal* 76:800-802.
64. Gollan T., Turner N.C. and Schulze E.D. (1985) The responses of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficits and soil water content. III. In the sclerophyllous woody species, *Nerium oleander*. *Oecologia* 65:356-362.
65. Goudriaan J. (1977) *Crop micrometeorology: a simulation study*. Simulation monographs, Pudoc,

Wageningen.

66. Goulden M.L., Daube B.C., Fan S.M., Sutton D.J., Bazzaz A., Nungler J.W. and Wofsy S.C. (1997) Physiological responses of a black spruce forest to weather. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres* 102:28987-28996.
67. Gower (2002) *Encyclopedia of Global Change: Environmental Change and Human Society 2*. Oxford University Press.
68. Gu L., Fuentes J.D., Shugart H.H., Staebler R.M. and Black T.A. (1999) Responses of net ecosystem exchanges of carbon dioxide to changes in cloudiness: Results from two North American deciduous forests. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres*.104:31421-31434.
69. Gu L.H., Baldocchi D., Verma S.B., Black T.A., Vesala T., Falge E.M. and Dowty P.R. (2002a) Advantages of diffuse radiation for terrestrial ecosystem productivity. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres* 107:D6, 10.1029/2001JD001242.
70. Gu L.H., Baldocchi D.D., Wofsy S.C., Munger J.W., Michalsky J.J., Urbanski S.P., and Boden T.A. (2002b) Response of a Deciduous Forest to the Mount Pinatubo Eruption: Enhanced Photosynthesis. *Science* 299:2035-2038.
71. Gutschick V.P. and Wiegand F.W.(1988) Optimizing the canopy photosynthetic rate by patterns of investment in specific leaf mass. *American Naturalist* 132:67-86.
72. 玉泉幸一郎, 須崎民雄 (1990) ヒノキ着生葉の光合成速度の日変化とその近似. 九州大学演習林報告 63:56-69.
73. 玉泉幸一郎, 小林元, 斎藤明 (1994) スギ林冠内における光環境と葉面積指数の季節変動. 日本林学会誌 76:465-467.
74. Hagihara A. and Hozumi K. (1977) Studies on photosynthetic production and its seasonal change in a *Chamaecyparis obtusa* Plantation. *J. Jpn. For. Soc.* 59:327-337.
75. 荻原秋男 (1977) ヒノキ人工林の物質収支. 日本林学会発表論文集 88:253-254.
76. Hall D.O. and Scurlock J.M.O. (1993) Biomass production and data. In: Hall D.O., Scurlock J.M.O., Bolhar-Nordenkampf H.R., Leegood R.C. and Long S.P.(Eds.), *Photosynthesis and production in changing environments*. Chapman and Hall, London. pp. 425-444.
77. Han Q., Kawasaki T., Nakano T. and Chiba Y. (2008) Leaf-age effects on seasonal variability in photosynthetic parameters and its relationships with leaf mass per area and leaf nitrogen concentration within a *Pinus densiflora* crown. *Tree Physiology* 28:551-558.
78. Hanson P.J., Amthor J.S. and Wullschlegel S.D. (2004) Oak forest carbon and water simulations: model intercomparisons and evaluations against independent data. *Ecological Monographs* 74:443-489.
79. 原田洸 (1969) 28年生のスギ林およびヒノキ林の養分含有量. 日本林学会誌 51:125-133.
80. Harley P.C., Thomas R.B., Reynolds J.F. and Strain B.R. (1992) Modeling photosynthesis of cotton grown in elevated CO₂. *Plant, Cell and Environment* 15:271-282.
81. Hashimoto R. (1990) Shoot structure, leaf area index and productivity of evergreen conifer stands. *Tree*

Physiology 6:135-149.

82. Hashimoto R. (1992) Distribution structure of foliage and the light interception in a young *Cryptomeria japonica* stand. J. Jpn. For. Soc. 74:466-474.
83. Healy K.D., Ricker K.G., Hammer G.L. and Bange M.P. (1998) Radiation use efficiency increases when the diffuse component of incident radiation is enhanced. Aust. J. Agric. Res. 49:665-672.
84. Hikosaka K., Hanba Y.T., Hirose T. and Terashima I. (1998) Photosynthetic nitrogen use efficiency in woody and herbaceous plants. Functional Ecology 12:896-905.
85. Hilker T., Coops N.C., Schwalm C.R., Jassal R.S., Black T.A. and Krishnan P. (2008) Effect of mutual shading of tree crowns on prediction of photosynthetic light-use efficiency in a coastal Douglas-fir forest. Tree Physiology 28:825-834.
86. Hirose T. and Werger M.J.A. (1987) Maximizing daily canopy photosynthesis with respect to the leaf nitrogen allocation pattern in the canopy. Oecologia 72:520-526.
87. Hollinger D.Y. (1989) Canopy organization and foliage photosynthesis capacity in a broad-leaved evergreen montane forest. Functional Ecology 3:53-62.
88. Hollinger D.Y., Kelliher F.M., Byers J.N., Hunt J.E., McSeveny T.M. and Weir P.L. (1994) Carbon dioxide exchange between an undisturbed old growth temperate forest and the atmosphere. Ecology 75: 134-150.
89. Hollinger D.Y. (1996) Optimality and nitrogen allocation in a tree canopy. Tree Physiology 16:627-634.
90. 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., Milukova I., Sogatchev A., Tatarinov F., Varlargin A., Ziegler W. and Vygodskaya N.N. (1998) Forest-atmosphere carbon dioxide exchange in eastern Siberia. Agric. For. Meteorol. 30:291-306.
91. Horn H.S. (1971) The adaptive geometry of trees. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
92. Hozumi K. and Kirita H. (1970) Estimation of total photosynthesis in forest canopies. Bot. Mag. Tokyo 83:144-151.
93. Hutchison B.A., Matt D.R., Mcmillen R.T., Gross L.J., Tajchman S.J. and Norman J.M. (1986) The architecture of a deciduous forest canopy in eastern Tennessee, U. S. A. Journal of Ecology 74:635-646.
94. Ishida A., Toma T. and Marjenah (1999) Leaf gas change and chlorophyll fluorescence in relation to leaf angle, azimuth, and canopy position in the tropical pioneer tree, *Macaranga conifera*. Tree Physiology 19:117-124.
95. Ito A. and Oikawa T. (2002) A simulation model of the carbon cycle in land ecosystems (Sim-CYCLE): a description based on dry-matter production theory and plot-scale validation. Ecological Modeling 151:143-176.
96. James S.A. and Bell D.T. (2000) Leaf orientation, light interception and stomatal conductance of *Eucalyptes globulus* ssp. *globulus* leaves. Tree physiology 20:815-823.
97. Jarvis P.G., Saugier B. and Schulze E.D. (2001) Productivity of Boreal Forests. In: Roy J., Saugier B. and Moony H.A. (Eds.), Terrestrial global productivity. Academic Press, San Diego. USA, pp. 211-244.
98. Jenkins J.P., Richardson A.D., Braswell B.H., Ollinger S.V., Hollinger D.Y., and Smith M.L. (2007) Refining

- light-use efficiency calculations for a deciduous forest canopy using simultaneous tower-based carbon flux and radiometric measurements. *Agric. For. Meteorol.* 143:64-79.
99. Johnson I.R., Parsons A.J. and Ludlow M.M. (1989) Modeling photosynthesis in monocultures and mixtures. *Aus. J. plant Physiol.* 16:501-516.
 100. Jones G.H. (1992) *Plants and microclimate*. Cambridge University Press. 428pp.
 101. Jonckheere I., Muys B. and Coppin P. (2005) Allometry and evaluation of in situ optical LAI determination in Scots pine: a case study in Belgium. *Tree Physiology* 25:723-732.
 102. Jurik T.W. (1986) Temporal and spatial patterns of specific leaf weight in successional northern hardwood tree species. *Am. J. Bot.* 73:1083-1092.
 103. Kallis A. and Tooming H. (1974) Estimation of the influence of leaf photosynthetic parameters, specific leaf weight and growth functions on yield. *Photosynthetica* 8:91-103.
 104. Kato S. and Komiyama A. (2000) A calibration Method for adjusting hemispherical photographs to appropriate black-and-white images. *Jpn. J. For.* 5:109-111.
 105. 河原輝彦 (1979) 関東地方人工林地域の土地利用と管理方式(物質循環調査－林地への供給量とその分解). *環保*(5)5:148-151.
 106. 川那辺三郎 (1975) ヒノキ人工林の間伐前後の現存量と林内の光環境について. *京大演報* 47:26-33.
 107. 苅住昇, 寺田正男 (1984) ヒノキ林の地下部の構造. *日林論* 95:337-338.
 108. Karizumi N. (1974) The mechanism and function of tree root in the biomass of forest product I. Method of Investigation and estimation of the root biomass. *林業試験場年報* 259:1-99.
 109. Khoyama T. (1980) Growth pattern of *Abies mariesii* saplings under conditions of open-growth and suppression. *Bot. Mag. Tokyo* 93:13-24.
 110. 木村健一, 吉野正敏, 村上周三, 森山正和, 荒谷登 (1984) 日射量の種類. *新建築学体系* 8, 自然環境 彰国社, 東京, 84-89.
 111. King D.A. (1997) The functional significance of leaf angle in Eucalyptus. *Aust. J. Bot.* 45:619-639.
 112. Kira T., Shinozaki K. and Hozumi K. (1969) Structure of forest canopies as related to their primary productivity. *Plant and Cell Physiol.* 10:129-142.
 113. Kitao M., Lei T.T., Koike T., Tobita H. and Maruyama Y. (2000) Susceptibility to photoinhibition of three deciduous broadleaf tree species with different successional traits raised under various light regimes. *Plant Cell Environ.* 23:81-89
 114. 清野嘉之 (1989) 間伐による林分構造と物質生産の変化－林間構造の解析に基づく把握. *好適生産環境の作出－林地生産環境－「グリーンエネルギー計画成果シリーズⅢ系(生産環境)No.5:75-87.*
 115. 小林元, 玉泉幸一郎, 斎藤明 (2000) 斜面の異なる位置に生育するスギの樹冠内窒素分布. *日本林学会誌* 82:281-286.
 116. Kobayashi K and Okada M (1995) Effects of ozone on the lightuse of rice (*Oryza sativa* L.) plants. *Agriculture. Ecosystems and Environment* 53:1-12.
 117. Koch G.W., Amthor J.S. and Goulden M.L. (1994) Diurnal patterns of leaf photosynthesis, conductance and

- water potential at the top of a lowland rain forest canopy in Cameroon: measurements from the Radeau des Cimes. *Tree Physiology* 14:347-360.
118. 小池孝良 (1981) 冬季におけるヒノキの光合成に及ぼす日長と温度の関係. *日林中支講* 28:57-62.
 119. Kosugi Y., Shibata S. and Kobashi S. (2003) Parameterization of the CO₂ and H₂O gas exchange of several temperate deciduous broad-leaved trees at the leaf scale considering seasonal changes. *Plant, Cell and Environment* 26:285-301.
 120. Kull O. and Niinemets U. (1993) Variation in leaf morphometry and nitrogen concentration in *Betula pendula* Roth., *Corylus avellana* L. and *Lonicera xylosteum* L. *Tree Physiology* 12:311-318.
 121. Kull O., Broadmeadow M., Kruijt B. and Meir P. (1999) Light distribution and foliage structure in an oak canopy. *Trees* 14:55-64.
 122. Kuroiwa S. (1968) A new calculation method for total photosynthesis of plant community under illumination consisting of direct and diffused light. In: Eckardt F.E. (Ed.), *Function of terrestrial ecosystems at primary production level*, UNESCO, pp. 391-397.
 123. Kuroiwa S. (1971) Total photosynthesis of a foliage in relation to inclination of leaves. In: Setlik I. (Ed.), *Prediction and measurement of photosynthetic productivity*. Wageningen: Pudoc, pp. 79-89.
 124. 黒岩澄雄 (1990) 物質生産の生態学 東京大学出版会, 東京, 147 pp.
 125. Küßner R. and Mosandl R. (2000) Comparison of direct and indirect estimation of leaf area index in mature Norway spruce stands of eastern Germany. *Can. J. For. Res.* 30:440-447.
 126. 棚秋一延 (1973) ヒノキ幼齢林の葉量について. *日本林学会大会講演集* 84:270-272.
 127. Landsberg J.J. and Waring R.H. (1997) A generalized model of forest productivity using simplified concepts of radiation-use efficiency, carbon balance and partitioning. *For. Ecol. Manage.* 95:209-228.
 128. Lange O.L., Losch R., Schulze E.D. and Kappen L. (1971) Responses of stomata to changes in humidity. *Planta* 100:76-86.
 129. Lang A.R.G. (1973) Leaf orientation of a cotton plant. *Agric. For. Meteorol.* 11:37-51.
 130. Lang A.R.G. (1986) Leaf area and average leaf angle from transmission of direct sunlight. *Aus. J. Bot.* 34:349-355.
 131. Larcher W. (1995) *Physiological Plant Ecology*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, p. 506.
 132. Law B.E., Falge E., Gu L., Baldocchi D.D., Bakwin P., Berbigier P., Davis K.J., Dolman H., Falk M., Fuentes J., Goldstein A.H., Granier A., Grelle A., Hollinger D., Janssens I., Jarvis P., Jensen N.O., Katul G., Malhi Y., Matteucci G., Monson R., Munger J.W., Oechel W., Olson R., Pilegaard K., Paw U.K.T., Thorgeirsson H., Valentini R., Verma S., Vesala T., Wilson K. and Wofsy S. (2002) Environmental controls over carbon dioxide and water vapor exchange of terrestrial vegetation. *Agric. For. Meteorol.* 113:97-120.
 133. Lemeur R. (1973) A method for simulating the direct solar radiation regime in sunflower, Jerusalem artichoke, cone, and soybean canopies using actual stand structure data. *Agric. For. Meteorol.* 12:229-247.
 134. Leuning R. (1995) A critical appraisal of a combined stomatal-photosynthesis model for C₃ plants. *Plant, Cell and Environment* 18:339-355.

135. Liu B.Y.H. and Jordan R.C. (1960) The interrelationship and characteristic distribution of direct, diffuse and total solar radiation. *Solar Energy* 4:1-19.
136. Ludlow M.M. (1980) Adaptive significance of stomatal responses to water stress. In: Turner N.C. and Kramer P. J. (Eds.), *Adaptation of plants to water and high temperature stress*. John Wiley & sons, New York, pp. 123-128.
137. Maguire D.A. and Bennett W.S. (1996) Patterns in vertical distribution of foliage in young coastal Douglas-fir. *Can. J. For. Res.* 26:1991-2005.
138. 牧瀬明弘 (1992) 徳山試験地における植栽密度を異にしたヒノキ幼齢林の成長と林分現存量. 京大演習林報告 23:69-80.
139. Massman W.J. (1982) Foliage distribution in old-growth coniferous tree canopies. *Can. For. Res.* 12:10-17.
140. McCree K.J. (1972) Test of current definitions of photosynthetically active radiation against leaf photosynthesis. *Agric. For. Meteorol.* 10:443-453.
141. McMurtrie R.E., Rook D.A. and Kelliher F. M. (1990) Modeling the yield of *Pinus radiata* on a site limited by water and nitrogen. *For. Ecol. Manage.* 30:381-413.
142. McMurtrie R.E., Comins H.N., Kirschbaum M.U.F. and Wang Y.P. (1992) Modifying existing forest growth models to take account of effects of elevated CO₂. *Aust. J. Bot.* 40:657-677.
143. McMurtrie R.E. and Landsberg J.J (1992) Using a simulation model to evaluate the effects of water and nutrients on the growth and carbon partitioning of *Pinus radiata*. *For. Ecol. Manage.* 52:243-260.
144. McMurtrie R.E., Gholz H.L., Linder S. and Gower S.T. (1994) Climatic factors controlling the productivity of pine stands: A model-based analysis. In: Gholz H.L., Linder S. and McMurtrie R.E. (Eds.), *Ecological Bulletins* 43:173-188.
145. Mediavilla, S. and A. Escudero (2003) Leaf life span differs from retention time of biomass and nutrients in the crowns of evergreen species. *Functional Ecology* 17:541-548.
146. Medina E., Sobrado M. and Herrera R. (1978) Radiation and environmental Biophysics 15:131-140.
147. Medlyn B., Barrett D., Landsberg J., Sands P. and Clement R. (2003) Conversion of canopy intercepted radiation to photosynthate: review of modelling approaches for regional scales. *Functional Plant Biology* 30:153-169.
148. Melillo J. M., McGuire A.D., Kicklighter D.W., Moore III B., Vorosmarty C.J. and Schloss A. L. (1993) *Nature* 363:234-240.
149. Millen G., Gilbert M.C. and Clendon J.H.M.C. (1979) Foliage angle: An adaptation feature of sun and shade leaves. *Bot. Gaz.* 140:437-442.
150. Miller P.C. (1967) Leaf temperatures, leaf orientation and energy exchange in Quaking Aspen (*Populus tremuloides*) and Gambell's oak (*Quercus gambellii*) in central Colorado. *Oecol. Plant Gauthier-Villars* 2:241-270.
151. 宮本倫二, 谷本丈夫, 安藤貴 (1980) 四国地方におけるヒノキ人工林の成長解析. 林業試験場研究報告 309:89-107.

152. Monsi M. and Saeki T. (1953) Über de lichtfaktor in de planzengesellschaften und seine fur die stoffproduktion. Jan. J. Bot. 14:22-25.
153. Monson R.K., Turnipseed A.A., Sparks J.P., Harley P.C, Scott-Denton L.E., Sparks K. and Huxman T.E. (2002) Carbon sequestration in a high-elevation, subalpine forest. *Global Change Biology* 8:459-478.
154. Monteith J.L. (1972) Solar radiation and productivity in tropical ecosystems. *J. Appl. Ecol.* 9:747-766.
155. Monteith J.L. (1977) Climate and the efficiency of crop production in Britain. *Phil. Trans. R. Soc. London B* 281:277-294.
156. Monteith J.L. and Unsworth M. (1990) *Principles of environmental physics* Second Edition. Arnold, London, p. 291.
157. Moon P. (1940) Proposed standard solar radiation curves for engineering use. *J. Franklin Inst.*, p. 230.
158. Morales D., Jimenez M.S. Gonzalez-Rodriguez A.M. and Cermak J. (1996) Laurel forests in Tenerife, Canary Islands .1. The site, stand structure and stand leaf area distribution. *Trees* 11:34-40.
159. 森麻須夫 (1972) 岩手県北部におけるヒノキ人工林の生長と物質生産. *林業試験場東北支所年報* 13:93-100.
160. Mori S. and Hagihara A. (1991) Crown profile of foliage area characterized with the Weibull distribution in a hinoki (*Chamaecyparis obtusa*) stand. *Trees* 5:149-152.
161. Myneni R.B., Asrar G., Kanemasu E.T., Lawlor D.J. and Impens I. (1986a) Canopy architecture, irradiance distribution on leaf surface and consequent photosynthetic efficiencies in heterogeneous plant canopies. I. Theoretical considerations. *Agric. For. Meteorol.* 37:189-204.
162. Myneni R.B., Asrar G., Kanemasu E.T., Lawlor D.J. and Impens I. (1986b) Canopy architecture, irradiance distribution on leaf surface and consequent photosynthetic efficiencies in heterogeneous plant canopies. II. Results and discussion. *Agric. For. Meteorol.* 37:205-218.
163. Myneni R.B., Ross J. and Asrar G. (1989) A review on the theory of photon transport in leaf canopies. *Agric. For. Meteorol.* 45:1-153.
164. 永田忠彦, 沢田康二 (1978) 晴天空による水平面散乱日射の式の試案、日本建築学会大会学術講演梗概集:519-520.
165. 根岸賢一郎, 佐藤大七朗 (1961) 温度とアカマツ・スギ・ヒノキの苗の同化・呼吸. *J. Jpn. For. Soc.* 43:336-343.
166. Nelson N.D. and Michael D. (1982) Photosynthesis, leaf conductance, and specific leaf weight in long and shorts of Populus 'Tristis # 1' grown under intensive culture. *For. Sci.* 28:737-744.
167. 日本建築学会 (2000) 拡張アメダス気象データ. 日本建築学会 427 pp.
168. Niinemets Ü. (1995) Distribution of foliar carbon and nitrogen across the canopy of *fagus sylvatica*: adaptation to a vertical light gradient. *Acta. Oecol.* 16:525-541.
169. Niinemets Ü. and Kull O. (1995) Effect of light availability and tree size on the architecture of assimilative surface in the canopy of *Picea abies*: variation in needle morphology. *Tree Physiology* 15:307-315.
170. Niinemets Ü. (1996) Changes in foliage distribution with relative irradiance and tree size: differences between the saplings of *Acer platanoides* and *Quercus robur*. *Ecological Research* 11:269-281.

171. Niinemets Ü. (1997) Distribution patterns of foliar and nitrogen as affected by tree dimensions and relative conditions in the canopy of *Picea abies*. *Trees* 11:144-154.
172. Niinemets Ü. and Tenhunen J.D. (1997) A model separating leaf structural and physiological effects on carbon gain along light gradients for the shade tolerant species. *Plant, Cell and Environment* 20:845-866.
173. Niinemets Ü. (1998) Adjustment of foliage structure and function to a canopy light gradient in two co-existing deciduous trees. Variability in leaf inclination angles in relation to petiole morphology. *Trees* 12, 446-451.
174. Niinemets, Ü., Tenhunen J.D. and Beyschlag W. (2004) Spatial and age-dependent modifications of photosynthetic capacity in four Mediterranean oak species. *Functional Plant Biology* 31:1179-1193.
175. 西村武二 (1980) 高知大学農学部附属演習林における森林生産力調査(III) 壮齢のスギ造林地およびヒノキ造林地の生産力について. 高知大演習林報告 8:35-44.
176. Nobel S.P., Zaragoza L.J. and Smith W.K. (1975) Relations between mesophyll surface area, photosynthetic rate, and illumination level during development for leaves of *Plectranthus parviflorus* Henckel. *Plant Physiology* 55:1067-1070.
177. Norman J.M. (1979) Modeling the complete crop canopy. In: Barfield B.J. and Gerber J.F. (Eds.), *Modification of the aerial environment of crops*. Am. Soc. Agric. Eng. St. Joseph, pp. 249-277.
178. Norman J.M. (1980) Interfacing leaf and canopy light interception models. In: Hesketh J.D. and Jones J.W. (Eds.), *Predicting photosynthesis for ecosystem models*. Vol. 2:49-67.
179. Norman J.M. (1992) Scaling processes between leaf and canopy level. In: Ehleringer J.R. and Field C. B. (Eds.), *Scaling physiological processes: Leaf to Globe*, Academic Press, pp. 41-76.
180. Norman J.M. and Jarvis P.G. (1974) Photosynthesis in Sitka spruce. III. Measurement of canopy structure and interception of radiation. *J. Appl. Ecol.* 11:375-398.
181. Norman J.M. and Campbell G.S. (1989) Canopy structure. In: Pearcy R.W., Ehleringer J., Mooney H.A. and Rundel P.W. (Eds.), *Plant physiological Ecology. Field methods and Instrumentation*, Chapman and Hall, New York, pp. 301-325.
182. 尾方信夫 (1973) 岩手県北部におけるヒノキ人工林の生長と物質生産. 日本林学会九州支部論文集 26:51-52.
183. 尾方信夫 (1974) スギ林とヒノキ林の物質生産比較の一例. 日本林学会九州支部論文集 27:95-96.
184. Oliver C.D. and Larson B.C. (1990) *Forest stand dynamics*, John Wiley & Sons, New York, 544pp.
185. Oren R., Schulze E.D., Matyssek R. and Zimmermann R. (1986) Estimating photosynthetic rate and annual carbon gain in conifers from specific leaf weight and leaf biomass. *Oecologia* 70:187-193.
186. Osborne C.P. and Beerling D.J. (2003) The penalty of a long, hot summer. Photosynthetic acclimation to high CO₂ and continuous light in "Living Fossil" conifers. *Plant Physiology* 133:803-812.
187. Pathre U., Sinha A.K., Shirke P.A. and Sane P.V. (1998) Factors determining the midday depression of photosynthesis in trees under monsoon climate. *Trees* 12:472-481.
188. Papaioannou G., Nikolidakis G., Asimakopoulos D. and Retalis D. (1996) Photosynthetically active radiation

- in Athens. Agric. For. Meteorol, 81:287-298.
189. Pearce R.B., Carlson G.E, Barnes D.K., Hart R.H. and Hanson C.H. (1969) Specific leaf weight and photosynthesis in Alfalfa. Crop Sci. 9:423-426.
 190. Pearcy R.W. and Valladares F. (1999) Resource acquisition by plants: the role of crown architecture. In: Scholes J.D. and Barker M.G (Eds.), Physiological plant Ecology, Blackwell. Science Ltd., pp. 45-66.
 191. Postl W.F. and Bolhar-Nordenkamp H.R. (1993) Appendix E 'GASEX':a program to study the influence of data variations on culculated rates of photosynthesis and transpiration. In: Hall D.O., Scurlock J.M.O., Bolhar-Nordenkamp H.R., Leegood R.C. and Long S.P.(Eds.), Photosynthesis and production in changing environments, Chapman and Hall, pp. 448-455.
 192. Potter C.S., Randerson J.T., Field C.B., Matson P.A., Mooney H.A. and Klooster S.A. (1993) Terrestrial ecosystem production: a process model based on global satellite and surface data. Global Biochemical Cycles 7:811-841.
 193. Prioul J.L. and Chartier P. (1977) Partitioning of transfer and carboxylation components of intercellular resistance to photosynthetic CO₂ fixation: A critical analysis of the methods used. Annals of Botany 41:789-800.
 194. Raschke K. (1975) Stomatal action. Annual Review of Plant Physiology 26:309-340.
 195. Raschke K. and Resemann A.(1986) The midday depression of CO₂ assimilation in leaves of *Arbutus unedo* L.; diurnal changes in photosynthetic capacity related to changes in temperature and humidity. Planta 186:546-558.
 196. Reich P.B., Kloeppel B.D., Ellsworth D.S. and Walters M.B. (1995) Different photosynthesis-nitrogen relationship in deciduous hardwood and evergreen coniferous tree species. Oecologia 104:24-30.
 197. Reich P.B., Ellsworth D.S., Walters M.B., Vose J.M., Gresham C. and Volin J.C. (1999) Generality of leaf trait relationships: A test across six biomes. Ecology 80:1995-1969.
 198. Rocha A.V., Su H.B., Vogel C.S., Schmid H.P. and Curtis P.S. (2004) Photosynthetic and water use efficiency responses to diffuse radiation by an aspen-dominated northern hardwood forest. Forest Science 50:793-801.
 199. Roderick L.M.(1999) Estimating the diffuse component from daily and monthly measurements of global radiation. Agric. For. Meteorol. 95:169-185.
 200. Roderick M.L., Farquhar G.D., Berry S.L. and Noble I.R. (2001) On the direct effect of clouds and atmospheric particles on the productivity and structure of vegetation. Oecologia 129:21-30.
 201. Roessler P.G. and Monson R.K. (1985) Midday depression in net photosynthesis and stomatal conductance in *Yucca glauca*. Relative contributions of leaf temperature and leaf-to-air water vapour concentration difference. Oecologia 67:380-387.
 202. Ross J. (1981) The radiation regime and architecture of plant stands. Tasks for vegetation science 3, Dr. W. Junk Publishers, The Hague-Boston-London, 391 pp.
 203. Ruimy A., Saugier B. and Dedieu G. (1994) Methodology for the estimation of terrestrial net primary production from remotely sensed data. Journal of Geophysical Research-Atmospheres 99:5263-5283.

204. Rundel P.W., Cowling R.M., Esler K.J., Mustart P.M., van Jaarsveld E. and Bezuidenhout H. (1995) Winter growth phenology and leaforientation in *Pachypodium namaquanum* (Apocynaceae) in the succulent karoo of the Richtersveld, South Africa. *Oecologia* 101:472-477.
205. Running S.W. and Coughlan J.C. (1988) A general model of forest ecosystem processes for regional applications I. Hydrologic balance, Canopy gas exchange and primary production processes. *Ecological Modeling* 42:125-154.
206. Running S.W. and Gower S.T. (1991) FOREST-BGC, a general model of forest ecosystem processes for regional applications. II. Dynamic carbon allocation and nitrogen budget. *Tree physiology* 9:147-160.
207. 齊藤秀樹 (1982) 尾鷲および上北山にあるヒノキ林の物質生産. *日本林学会誌* 64:200-219.
208. 斎藤哲, 石塚森吉, 宇都木玄 (1995) ヒノキ人工林における林冠内の光環境. *日本林学会発表論文集* 106:335-336.
209. Saito, S., Sato, T., Kominami, Y., Nagamatsu, D., Kurasmoto, S., Sakai, T., Tabuchi, R., Sakai, A., 2004. Modeling the vertical foliage distribution of an individual *Castanopsis cuspidata* (Thunb.) Schottky, a dominant broad-leaved tree in Japanese warm-temperate forest. *Trees* 18:486-491.
210. 阪上俊郎 (1986) 多雪地帯のヒノキ人工林の生産力 (I)・丘陵地に植栽されたヒノキ壮齢林の生育状況と生産力. *富山県林業試験場研究報告* 11:43-48.
211. 阪田匡司, 宇都木玄, 相澤州平, 石塚 成宏 (2008) 北方落葉広葉樹林の土壤炭素動態. *日本土肥学会講演要旨集* 54:10.
212. 桜井尚武 (1977) 高知県西ノ川山国有林ヒノキ天然性林の成立過程と一次生産量について. *日林学会発表論文集* 88:251-252.
213. 佐藤桃子, 宇都木玄, 阿部真, 飯田滋生, 田内裕之 (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(II) —葉面積指数とその季節変化について—. *日本林学会北海道支部論文集*. 52:102-104.
214. Schreuder H.S. and Swank W.T. (1974) Coniferous stands characterized with the Weibull distribution. *Can. J. For. Res.* 4:518-523.
215. Schwalm C.R., Black T.A., Armiro B.D., Arain M.A., Barr A.G., Bourque C.P.A., Dunn A.L., Flanagan L.B., Giasson M.A., Lafleur P.M., Margolis H.A., McCaughey J.H., Orchansky A.L. and Wofsy S.C. (2006) Photosynthetic light use efficiency of three biomes across an east-west continental-scale transect in Canada. *Agric. For. Meteorol.* 140:269-286.
216. Schulze E.D. (1982) Carbon dioxide and water vapor exchange in response to drought in the atmosphere and in the soil. *Annual Review of Plant Physiology.* 37:247-274.
217. Shu Z.H. and Lee K.C. (1982) Influence of low light intensity on the nutritional physiology of mango (*Mangifera indica*):1. Specific leaf weight, concentrations of chlorophyll and nitrogenous compounds. *J. Agric. Assoc. China* 119:43-50.
218. Sperry J.S. and Tyree M.T. (1988) Mechanism of water stress-induced xylem embolism. *Plant Physiology* 88:581-587.

219. Spitters C.J.T., Toussaint H.A.J.M. and Goudriaan J. (1986) Separating the diffuse and direct component of global radiation and its implications for modeling canopy photosynthesis Part1. Components of incoming radiation. *Agric. For. Meteorol.* 38:217-229.
220. Stenberg P., Smolander G.H. and Kellomaki S. (1993) Description of crown structure for light interception models: angular and spatial distribution of shoots in young Scots pine. *Studia Forestalia Suecica* 191:43-50.
221. Stenberg P. (1996) Simulations of the effects of shoot structure and orientation on vertical gradients in intercepted light by conifer canopies, *Tree Physiology* 16:99-108.
222. 只木良也 (1966a) 森林の生産構造に関する研究(X) 無間伐の45年生ヒノキ林の生産力. *日本林学会誌* 48:387-393.
223. 只木良也 (1966b) ヒノキ高密度林分の生産力. *日本林学会講演要旨集* 77:218-219.
224. Tadaki Y. (1970) Studies on the production structure of forest (XVII) Vertical change of specific leaf area in forest canopy. *Jpn. J. For. Res.* 52:263-268.
225. Tadaki, Y., 1977. Leaf Biomass. In: Shidei T. and Kira T. (Eds.), *Primary productivity of Japanese forests. JIBP SYNTHESIS*, vol. 16. University of Tokyo Press, Tokyo, pp. 39-44.
226. 竹内郁夫 (1975) ヒノキ林 30 年生林分の間伐試験－列状間伐材を中心として. *林業試験場研究報告* 272:141-155.
227. Tenhunen J.D., Pearcy R.W. and Lange O.L. (1987) Diurnal variation in leaf conductance and gas exchange in natural environments. In: Zeiger E, Farquhar G.D. and Cowan I.R. (Eds.), *Stomatal function*, Stanford University Press, Stanford, California, UAS, pp. 323-352.
228. Thomas S.C. and Winner W.E. (2000) A rotated ellipsoidal angle density function improves estimation of foliage inclination distributions in forest canopies. *Agric. For. Meteorol* 100:19-24.
229. 飛田博順, 宇都木玄, 北尾光俊, 上村章, 北岡哲, 丸山温 (2007) シラカンバ、ハリギリ、ミズナラ樹冠葉のフェノロジー、光合成特性、窒素利用. *日本森林学会北海道支部論文集* 55:65-69.
230. Trenbath B.R. and Angus J.F. (1975) Leaf inclination and crop production. *Field Crop Abstracts* 28, 231-244.
231. Tucker G.F. and Emmingham W.H. (1977) Morphological changes in leaves of residual western hemlock after clear and shelterwood cutting. *Forest Science* 23:195-203.
232. Turner D.P., Urbanski S., Bremer D., Wofsy S.C., Meyers T. and Gower S.T. (2003) A cross-biome comparison of daily light use efficiency for gross primary production. *Global Change Biology* 9:383-395.
233. 宇田川光弘, 木村健一 (1987) 水平面全天日射量観測地よりの直達日射量の推定 *日本建築学会論文報告集* 267:83-90.
234. 宇都木玄, 石塚森吉, 斉藤哲 (1995) ヒノキ人工林内低木層の純生産量. *日本林学会論文集*, 106:247-248.
235. Utsugi H. (1999) Angle distribution of foliage in individual *Chamaecyparis obtusa* canopies and effect of angle on diffuse light penetration. *Trees* 14:1-9.
236. 宇都木玄, 荒木眞岳, 川崎達郎, 石塚森吉 (2001) ヒノキ人工林における葉面積指数の季節変化の推定. *日本林学会誌* 83:359-362.

237. 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). 日本林学会北海道支部論文集 52:99-101.
238. Utsugi H., Tobita H., Maruyama Y. and Ishizuka M. (2004) Spatial and seasonal variations in leaf mass per area and their relationship to leaf nitrogen in a secondary northern hardwood forest in Japan. *Phyton* 45:245-251.
239. 宇都木玄, 飛田博順, 北尾光俊, 阿部真, 丸山温 (2005) ミズナラの光合成速度の樹冠内分布と光合成生産量. 日森林学会北海道支部論文集 53:46-48.
240. 宇都木玄, 阿部真, 飯田滋生, 飛田博順, 石塚森吉, 田内裕之 (2006) 札幌市郊外の落葉広葉樹林における地上部純生産量の推定. 日本森林学会北海道支部論文集 54:79-81.
241. Utsugi H., Araki M., Kawasaki T. and Ishizuka M. (2006a) Vertical distributions of leaf area and inclination angle, and their relationship in a 46-year-old *Chamaecyparis obtusa* stand. *For. Ecol. Manage.* 225:104-112.
242. Utsugi H., Tanouchi H., Hamano H. and Takahashi N. (2006b) The difference in leaf morphological and photosynthetic ability of *Eucalyptus camaldulensis* between natural growth and planted trees in desert western Australia. *J. of Arid Land Studies* 15:271-274.
243. 宇都木玄, 飯田滋生, 阿部真, 田内裕之 (2007) 人工林施業に伴うトドマツ人工林内下層植生現存量の変化. 日本森林学会誌 89:174-182.
244. 宇都木玄, 飛田博順, 北尾光俊, 上村章, 北岡哲, 阪田匡司, 飯田滋生, 渡辺力 (2008) 札幌市郊外の落葉広葉樹林における地上部非同化部呼吸量の推定. 日本森林学会北海道支部論文集 56:47-49.
245. Utsugi H., Okuda S., Luna A.C. and Gascon A.F. (2009a) Differences in Growth and Photosynthesis Performance of Two Dipterocarp Species Planted in Laguna, the Philippines. *JARQ* 43:45-53
246. Utsugi H., Kawarasaki S., Aikawa S., Tanouchi H., Takahashi N., Hamano H., Kojima T. and Yamada K. (2009b) The optimal planting density of *E. camaldulensis* in view of photosynthetic properties in desert western Australia. *J. of Arid Land Studies*. Accepted.
247. van Heerwaarden L.M., Toet S. and Aerts R. (2003) Current measurements of nutrient resorption efficiency lead to a substantial underestimation of real resorption efficiency: facts and solutions. *Oikos* 101:664-669.
248. von Caemmerer S. (2000) Biochemical models of leaf photosynthesis. CSIRO Publishing, Collingwood 165 pp.
249. Vose J.M. (1988) Patterns of leaf area distribution within crowns of nitrogen- and phosphorus-fertilized Loblolly pine trees. *Forest Science* 34:561-573.
250. Wang Y.P. and Jarvis P.G. (1988) Mean foliage angles for the ellipsoidal inclination angle distribution. *Agric. For. Meteorol.* 43:319-320.
251. Wang H. and Baldocchi D.D. (1989) A numerical model for simulating the radiation within a deciduous forest canopy. *Agric. For. Meteorol.* 46:313-337.
252. Wang Y.P. and Jarvis P.G. (1990) Influence of crown structural properties on PAR absorption, photosynthesis and transpiration in Sitka spruce- application of model (MAESTRO). *Tree Physiology.* 7:297-316.
253. Wang Y.P., McMurtrie R.E. and Landsberg J.J. (1992) Modeling canopy photosynthetic productivity. In:

- Baker N.R. and Thomas H. (Eds.), Crop Photosynthesis: Spatial and Temporal Determinants, Elsevier, New York, pp. 43-67.
254. Wang Y.P. and Leuning R. (1998) A two-leaf model for canopy conductance, photosynthesis and partitioning of available energy I: Model description and comparison with a multi-layered model. *Agric. For. Meteorol.* 91:89-111.
255. Wang Y.P. (2000) A refinement to the two-leaf model for calculating canopy photosynthesis. *Agric. For. Meteorol.* 101:143-150.
256. Wang Y.P. (2003) A comparison of three different canopy radiation models commonly used in plant modelling. *Functional Plant Biology* 30:143-152.
257. Wang W.M., Li Z.L. and Su H.B. (2007) Comparison of leaf angle distribution functions: Effects on extinction coefficient and fraction of sunlit foliage. *Agric. For. Meteorol.* 143:106-122.
258. 渡部一郎 編 (1987) 農業環境実験法. サイエンスハウス, 東京, 285 pp.
259. 渡辺俊行, 浦野良美, 林徹夫 (1983) 水平面全天日射量の直散分離と傾斜面日射量の推定. 日本建築学会論文報告集 330:96-108.
260. Watanabe T., Yokozawa M., Emori S., Takata K., Sumida A. and Hara T. (2004) Developing a multilayered integrated numerical model of surface physics - growing plants interaction (MINoSGI). *Global Change Biology* 10:963-982.
261. Watanabe T., Nakai Y., Kitamura K., Utsugi H., Tobita T. and Ishizuka M. (2005) Scaling energy and CO₂ fluxes from leaf to canopy using multilayered implementation for natural canopy-environment relations (MINCER). *Phyton* 45:353-360.
262. Weiss A. and Norman L.M. (1985) Partitioning solar radiation into direct and diffuse, visible and near-infrared components. *Agric. For. Meteorol.* 34:205-213.
263. Weiss S.B. (2000) Vertical and temporal distribution of insolation in gaps in an old-growth coniferous forest. *Can. J. For. Res.* 30:1953-1964.
264. Welles J.M. (1990) Some indirect methods of estimating canopy structure. *Remote Sensing Reviews* 5:31-43.
265. Werner C., Ryel R.J., Correia O. and Beyschlag W. (2001a) Structural and functional variability within the canopy and its relevance for carbon gain and stress avoidance. *Acta. Oecol.* 22:129-138.
266. Werner C., Ryel R.J., Correia O. and Beyschlag W. (2001b) Effect of photo inhibition on whole-plant carbon gain assessed with a photosynthesis model. *Plant, Cell and Environment* 200:24-40.
267. Wilson K.B., Baldocchi D.D. and Hanson P.J. (2000) Spatial and seasonal variability of photosynthetic parameters and their relationship to leaf nitrogen in a deciduous forest. *Tree Physiology* 20:565-578.
268. Wu J., Liu Y. and Jelinski D.E. (2000) Effects of leaf area profiles and canopy stratification on simulated energy fluxes: the problem of vertical spatial scale. *Ecological Modeling* 134:283-297.
269. Xu L. and Baldocchi D.D. (2003) Seasonal trends in photosynthetic parameters and stomatal conductance of blue oak (*Quercus douglasii*) under prolonged summer drought and high temperature. *Tree Physiology*

23:865-877.

270. 山倉拓夫 (1972) ヒノキ人工林の物質生産の検討. 京都大学演習林報告 43:106-123.
271. Yamakura T. (1972) Production and structure of under-ground part of HINOKI stand. (I). Estimation of root production by means of root analysis. *J. Jpn. For. Soc.* 54:118-125.
272. Yang X., Miller D.R. and Montgomery M.E. (1993) Vertical distribution of the canopy foliage and biologically active radiation in a defoliated/refoliated hardwood forest. *Agric. For. Meteorol.* 67:129-146.
273. Yang X., Witcosky J.J. and Miller D.R. (1999) Vertical overstory canopy architecture of temperate deciduous hardwood forest in the eastern United States. *Forest Science* 45:349-358.
274. 安岡善文 (2006) 衛星観測とモデルの結合による陸域生態系炭素収支の計測と評価. 地球温暖化はどこまで解明されたか. 小池薫夫編, 丸善株式会社, 東京, 59-67.
275. Zeller K.F. and Nikolov N.T. (2000) Quantifying simultaneous fluxes of ozone, carbon dioxide and water vapor above a subalpine forest ecosystem. *Environmental Pollution* 107:1-20.
276. Zobel K. and Eek L. (2002) Seasonal direct light availability affects mean leaf orientation in a herbaceous multi-species canopy. *Plant biology* 4:503-507.
277. Zots G. and Winter K. (1996) Diel patterns of CO₂ exchange in rainforest canopy plants. In: Mulkey S., Chazdon R. and Smith A.L. (Eds.), *Tropical forest plant ecophysiology*, Chapman & Hall, New York, pp. 89-113.

謝辞

本論文を作成するにあたり、東京大学大学院農学生命科学研究科連携併任教授 田内裕之博士による熱心なご指導をいただき、また本論文を作成する機会を与えていただいたことに、心より御礼を申し上げます。公表発表論文においては森林総合研究所 研究コーディネーター(森林温暖化影響研究担当) 石塚森吉博士、育成林施業担当チーム長 梶本卓也博士、国際連携推進拠点長 田淵隆一博士、光合成の研究に関して御指導していただいた森林総合研究所 北海道支所 地域研究監 丸山温博士、本論全般に関してご指導いただいた東京大学大学院農学生命科学研究科 小林和彦教授、丹下健教授に大変お世話になった。心より御礼申し上げます。

天岳良ヒノキ人工林における研究の発案と研究指導をしていただいた森林総合研究所 物質生産研究室長 千葉幸弘博士、温暖化対応推進拠点長 清野嘉之博士、及び同試験地で共同研究していただいた主任研究員 斉藤哲博士、川崎達郎氏、荒木眞岳氏、森林総合研究所北海道支所内の SHEF 落葉広葉樹林実験林内で共同研究していただいた更新機構担当チーム長 飯田滋生博士、主任研究員 飛田博順氏、阿部真博士、上村章博士にお礼を申し上げます。

本研究を構成するデータの一部は、地球環境保全試験研究費「透明かつ検証可能な手法による吸収源の評価に関する研究」(研究代表者:天野正博、環境省、H13~H15)、新世紀重点研究創世プラン(RR2002)「陸域生態系パラメタリゼーションに関する研究」(研究代表者:安岡善文、文部科学省、H14~H18)、科学技術振興機構戦略的創造研究推進事業「資源循環・エネルギーミニマム型システム技術-半乾燥地による炭素固定技術の構築-」(研究代表者:山田興一、JST、H12~H15)、科学研究補助金「台風攪乱を受けた落葉広葉樹林の攪乱前後のタワーフラックスの変化とCO₂収支の解明」(研究代表者:宇都木玄、JST、H19-H22)によって得られたものである。