# 論 文(Original article)

# 補間・推定方法の違いが森林の二酸化炭素吸収・ 放出量算出値に与える影響 -札幌および富士吉田森林気象試験地 タワーフラックスデータの検証-

溝口康子<sup>1)\*</sup>、山野井克己<sup>1)</sup>

#### 要旨

世界各地の様々な植生で渦相関法を用いたフラックス観測が行われ、観測データを元に純生態 系生産量 (NEP)、総一次生産量 (GPP) および生態系呼吸量 (RE) が求められている。NEP の欠測値補 間および GPP、RE の算出には多くの方法が提案されている。方法の違いによる影響を把握するため、 台風撹乱によって森林構造が大きく変化した落葉広葉樹林の札幌森林気象試験地と常緑針葉樹林 の富士吉田森林気象試験地のデータを用いて比較検証および再解析を行った。補間に用いるため の値の推定方法の違いによる影響は大きく、特に RE は大きな差が生じた。サイト毎に方法の違い による影響は異なるため、各サイト個別に様々な手法を用いて値を算出し、値の不確実性の把握 を行う必要がある。日中の RE 推定を光合成光量子束密度 (PPFD) と NEP の関係を用いて 4 種類の 方法で求め、夜間の気温と NEP の関係式から日中の RE を推定した場合との比較を行った。方法に よって値にばらつきはあるものの、分解による CO<sub>2</sub>放出量の多い札幌サイトでは両者の差は小さか ったが、富士吉田サイトでは日中の RE 推定を PPFD と NEP の関係から求めた場合の方が小さかっ た。日中の RE 推定を PPFD と NEP の関係を用いて行うことにより、対象サイトの日中の葉呼吸低 下の影響の有無を把握できることが示された。

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

#### 1. はじめに

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

フラックス観測は 30 分単位の連続データ取得が可能 だが、機器トラブルや、降雨中や風速が弱く乱流構造が 十分発達していない条件下では欠測が生じるため、NEP の年間値等を求めるためには欠測値補間が必要となる。 また、生態系における CO<sub>2</sub>の吸収および放出量、いわゆ る総一次生産量 (GPP) および生態系呼吸量 (RE) は、フ ラックス観測データから直接ではなく NEP を用いて算 出するため、それぞれを求めるために多くの算出方法が 提案されている (Falge et al. 2001, Reichstein et al. 2005 な ど)。特に日中の RE は、直接的に測定することができ ないため、様々な方法による推定が行われている。一般 的には夜間の気温と -NEP (すなわち RE)の関係を日中 にも適用し、日中の気温を用いて推定されることが多 い (Hirata et al. 2008 など)。ただし、葉呼吸の光による抑 制が知られており (Kok 1949, Sharp et al. 1984 など)、夜 間のデータから得られる温度との関係性より小さい値に なると指摘されている (Wehr et al. 2016)。そのため、日 中の光の量と NEP の関係から推定する方法も提案され ているが (Jassal et al. 2007, Bruhn et al. 2011)、直接日中の RE を測定することはできないため、これらの手法の検 証も十分ではない。

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

原稿受付: 令和 2 年 8 月 28 日 原稿受理: 令和 3 年 6 月 15 日 1) 森林総合研究所 北海道支所

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

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

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

## 2. 方法

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

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

FJY (35<sup>2</sup>717'N, 138<sup>4</sup>5'44"E, 1030 m a.s.l.) は山梨県富士 吉田市、富士山北麓の剣丸尾溶岩流台地に広がるアカ マツ (*Pinus densiflora*) 林で、ミズナラ、コナラ (*Quercus serrata*) などの高木、亜高木のソヨゴ (*Ilex pedunculosa*)、 下層には低木のミツバツツジ (*Rhododendron dilatatum*) な どが見られる。1999 年時点で胸高直径 5 cm 以上の立木 密度は 2556 本 ha<sup>-1</sup>、最上層を構成するアカマツの平均 樹高は 18.6 m だった。林床は溶岩が数多く露出してお り、草本類は少ない (大塚ら 2003, Ohtsuka et al. 2013)。年 平均気温は 9.5 ℃、平均年降水量は 1955 mm (Mizoguchi et al. 2011)、冬期は 12 月下旬から 4 月初旬にかけて積雪 があるが、最大積雪深は 50 cm 以下のことが多い。

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

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

#### 2.2 データ処理方法

1) 渦相関法によるフラックス計算と補間・推定手順 の概要

 $CO_2$ フラックス ( $F_c$ ) の算出は渦相関法を用い、一般的 に行われている補正および品質管理を行った (Kaimal et al. 1968, Webb et al. 1980, McMillen 1988, Leuning and Moncrieff 1990, Foken and Wichura 1996, Vickers and Mahrt 1997, Lee et al. 2004)。さらに、フラックスを過小評価しやすい乱流構 造が十分に発達していない条件下のデータは摩擦速度を 判定基準として取り除いた (Goulden et al. 1996, Massman and Lee 2002 など)。摩擦速度の閾値は SAP の撹乱前は 0.29 m s<sup>-1</sup>、撹乱後は 0.31 m s<sup>-1</sup> (Yamanoi et al. 2015)、FJY は 0.12 m s<sup>-1</sup> (Mizoguchi et al. 2012) とした。

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

2) 生態系純生産量 (NEP)

タワーフラックス観測データを用いて NEP (µ mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) は式 (1) により得られる。

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

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

2.1 試験地

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

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

NEP =  $2\theta$  - RE<sub>d</sub> (5) ここで、 $\psi$  は曲線の初期勾配、 $P_{\text{max}}$ は最大光合成速度 ( $\mu \mod m^2 \text{ s}^{-1}$ )、 $\theta$  は曲線の凸度、RE<sub>d</sub> は日中の生態系呼 吸量 ( $\mu \mod m^2 \text{ s}^{-1}$ )を表す。

回帰するために使用するデータの期間 (データセッ ト期間) を 7、15、21 および 29 日間の 4 種類、得ら れた係数はそれぞれデータセット期間の中心日の値と し、データセットは 1 日ずらして毎日係数を求めた。 係数が得られなかった場合および負の値などの外れ値 の場合は、データセット期間内で値の存在する中で中 心日に最も近い日の係数、その値がない場合は前年の 同じ日の係数を用いた。PPFDを用いて NEPを推定す る 2 種類の式と 4 種類のデータセット期間、合計 8 通 りの方法を適用し (Table 1)、観測された気象データを用 いて NEPを推定した。

#### 3) 生態系呼吸量 (RE)

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

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

	8 1	8 1	
記号 Symbol	推定式を求めるときに 使用するデータ期間 Period of dataset	式 Equation	参考文献 Reference
DR07	7days		Saigusa et al. (2002) and so forth
DR15	15days	直角双曲線	
DR21	21days	(2)	
DR29	29days		
DN07	7days		Yasuda et al. (2012) and so forth
DN15	15days	非直角双曲線 Non-rectangular curve (3)	
DN21	21days		
DN29	29days		

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

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

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

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

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

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

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

夜間、あるいは落葉広葉樹林の積雪期などは光合成 が行われないことから、

RE = -NEP

(6)

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

日中の生態系呼吸量 (RE<sub>d</sub>) も夜間の気温と RE の関係 を適用し、日中の気温を夜間のデータから得られた式 (4)、(5) に日中の気温を入力することで推定する方法の ほか、PPFD と日中の NEP の関係式 (2)、(3) で得られる RE<sub>d</sub>、あるいは光の量の少ない時間帯のデータから直線 回帰する方法 (式 7) などが提案されている (Jassal et al. 2007, Bruhn et al. 2011)。

$$RE_{d} = \alpha \cdot PPFD - NEP \tag{7}$$

ここで、 $\alpha$ は PPFD を横軸、RE<sub>d</sub> + NEP を縦軸に取った 時の直線の傾きを表す。

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

- **DR**: 日中の **PPFD** と **NEP** を用い、直角双曲線 (式 2) を 使用。
- DN: 日中の PPFD と NEP を用い、非直角双曲線 (式 3) を使用。
- DJ: PPFD 300 µ mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>以下の時の PPFD と NEP を 用い、一次関数 (式 7) を使用。
- DB: 午後の PPFD が 500 µ mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>以下の時の PPFD と NEP を用い、一次関数 (式 7) を使用。

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

4) 総一次生産量 (GPP) の算出方法

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

$$GPP = NEP + RE_{d} \tag{8}$$

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

Table 3. 日中の生態系呼吸量 (RE<sub>d</sub>) を推定する際の式と光合成光量子束密度 (PPFD) の条件 Regression equations and the condition of photosynthetic photon flux density (PPFD) when estimating ecosystem respiration at daytime (RE<sub>d</sub>)

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

#### 3. 結果と考察

#### 3.1回帰式から推定した生態系純生産量(NEP)の差

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

Table 1 で示した 8 通りの方法で推定した値の中で、 7 日間のデータセットを 1 日ずつ移動させて式 (3) の非 直角双曲線を用いた推定値 DN07 が SAP、FJY 両者とも 解析期間すべての残差平方和が最も小さかった。Fig. 2 にこの DN07 による推定値を積算した値を 1 としたとき の他の方法による推定積算値の割合を示す。DN07 と同 じ式 (3) を使った DN15、DN21、DN29 の割合は SAP、 FJY とも 1 前後でデータセット期間の違いによる差はご くわずかであった。式 (2) の直角双曲線による方法 (DR) 間でデータセット期間の違いによる差もわずかであった が、2 つの推定式による違いは大きかった。SAP の台風 撹乱以前 (2000~2003年) および FJY は DN07 の約 1.6 倍 前後だった。台風撹乱後 (2006~2017年) の DR は、非直 角双曲線 DN07 による推定値の約 2 倍になり、年々変動 も大きかった。

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

#### 3.2回帰式から推定した生態系呼吸量(RE)の差

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



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

**Daytime relations between photosynthetic photon flux density (PPFD) and net ecosystem production (NEP)** 札幌 (SAP; 2000 年 7 月 28 日) および富士吉田 (FJY; 2000 年 7 月 31 日) の例。線は回帰式、点はそれぞれのデータ セット期間の観測データを表す。

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

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

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



Fig. 2. 回帰式およびデータセット期間による日中の推定純生態系生産量 (NEP) の違い The differences in daytime net ecosystem production (NEP) by regression functions and various periods of a dataset at the Sapporo (SAP) and Fujiyoshida (FJY) meteorology research sites

7 日間デ -タゼット非直角双曲線式 (ǎ) DŃ07 による首中の NEP 推定積算値を 1 とした時の値。棒グラフは対象 期間全体を通した積算値、エラーバーは各年別の積算値の平均値および最大・最小値。 (a) は札幌 (SAP) の撹乱前 2000 ~ 2003 年および 2006 ~ 2017 年、(b) は富士吉田 (FJY) の 2000 ~ 2008 年の値。

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

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



Fig. 3. 夜間の気温 (Ta) と純生態系生産量 (- NEP = 生態系呼吸量: RE)の関係 Relations between the air temperature (Ta) and nighttime ecosystem respiration (RE) 線は回帰式、点は観測データを表す。 (a) 札幌 (SAP): 2008 年の着葉期 (NAS3 および NES3)、(b) 富士吉田 (FJY): 2008 年全年 (NAYR および NEYR)。

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

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





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

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

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

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

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

場合、高温期に過大評価の可能性がある。

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

残差平方和が最も小さかったのは SAP、FJY ともに



Fig. 5. 推定法の違いによる日中の推定生態系呼吸量 (RE<sub>a</sub>) の差

The differences in daytime ecosystem respiration (REd) by regression functions at the Sapporo (SAP) and Fujiyoshida (FJY) meteorology research sites 夜間のデータから得られた回帰式 (札幌SAP: NA07、富士吉田 FJY: NA21) による日中の推定積 算値を1としたときの割合。DR、DN、DJ、DB は Table 3 の記号に対応する式で得られた推定値。 棒グラフは対象期間全体を通した積算値、エラー バーは各年別の積算値の平均値および最大・最小 値。青色は REaを推定日の平均値とした場合、桃 色は推定日の気温と REdを年毎に指数関数 (式4) で 回帰し気温で再計算した値、水色は推定日の気温 と RE。を年毎に修正アレニウス式 (式5) で回帰し気 温で再計算した値。 (a) SAP: 撹乱前 2000 ~ 2003 年、(b) SAP: 撹乱後 2006~2017年、(c) FJY: 2000~2008年。 The plots show the ratio of the integrated values of the estimated daytime RE obtained using the DR, DN, DJ, and DB methods in Table 3 to that obtained via a NA07 from the Sapporo meteorology research site (SAP) and NA21 from the Fujiyoshida meteorology research site (FJY). The bars show the ratio of all the data during the target periods and the error bars show the average and range of the annual ratio. The blue, pink and sky-blue bars show the average, re-calculated values using Eqs. (4) and (5) with REd obtained using the DR, DN, DJ, and DB methods, respectively. (a) and (b) Data obtained from SAP before (2000–2003) and after (2006–2017) the typhoon disturbance in 2004, respectively. (c) Data obtained from FJY during 2000-

2008.

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

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

直角双曲線式 (2) から求めた RE<sub>d</sub> (DR) のケースを除い



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

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

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

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

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

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

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

同じ温度であれば葉の呼吸量は夜間に比べて日中は 減少するが (Wehr et al. 2016)、分解による CO<sub>2</sub> 放出量は 変化しない。したがって、RE に占める葉の呼吸量の割 合によって、夜間の気温と RE の関係式から得られる日 中の RE と実際の RE の差も異なってくる。SAP は観測 開始当初から寿命が 100 年前後とされるシラカンバの枯 死が目立ってきており (宇都木ら 2007)、枯死量が増加 していた。さらに 2004 年の台風被害により大量の樹木 の枯死が発生した。樹木の大量枯死は葉量の減少と分解 される粗大有機物量の増加を意味する。2004年の台風 撹乱以降、顕著な RE の増加が観測されている (Yamanoi et al. 2015)。 撹乱を受けていない FJY に比べ SAP は N タ イプの推定値に対する D タイプの推定値 RE<sub>4</sub>の比が大き かった理由として、SAP では当初より通常の森林よりも 分解による CO2放出量が多く、2004 年の台風によってそ の状況がさらに顕著になったと考えられる (Fig. 5, 6)。こ のように、N タイプと D タイプの日中の RE の推定法 の差は対象とする森林の状態によって異なると考えら れる。また、植生タイプによって RE に対する葉呼吸の 抑制の影響は異なることが指摘されている (Keenan et al. 2019)。季節による葉呼吸の影響の差が SAP より FJY の 方が小さかったことから、葉量以外に植生タイプによる 違いも影響していることが考えられる (Fig. 6)。

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

## 3.3 補間方法の違いによる純生態系生産量(NEP)の差

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

夜間の NEP 欠測部分は、観測値と推定値の残差平方 和が最も小さかった、SAP の場合 NA07、FJY の場合 NA21 で推定した値で補間し、日中の欠測部分の補間値 として Table 1 で示した DR07~DN29 の 8 通りの推定値 を用いた場合、年積算 NEP の平均値 (●に実線)は SAP の撹乱前平均で 0.48 kgC m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup>、撹乱後は負となり、 2009 年に - 0.09 kgC m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup>と最も放出が多くなった。 その後年々変動はあるものの、虫害によって夏季に葉 量が減少した 2014 年を除けば、NEP は増加傾向にあ り、2017 年には 0.03 kgC m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup>となった。FJY の平均は 0.55 kgC m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup>だった。日中の補間方法の違いによる年積 算値の差 (網掛けの範囲) は SAP で 0.10~0.19 kgC m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup>、 FJY で 0.08~0.25 kgC m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup>だった。日中の NEP 推定は データセット期間の違いによる差は大きくないが、式の 違いによる差は大きい (Fig. 2)。SAP は撹乱後に推定式 の違いによる差が増加しているため、年によっては補間 後の NEP の差が大きくなった。FJY は SAP よりもデー タ取得率が低く、特に 7 日以上の欠測が生じた回数の多 い年に NEP の差が大きくなった。

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



## Fig. 7. 欠測値補間を行った札幌 (SAP) および富士吉田 (FJY) の純生態系生産量 (NEP) の年々変化とデータ取得率 Inter-annual variation with respect to the gap-filled net ecosystem production (NEP) and data acquisition rate at the Sapporo (SAP) and Fujiyoshida (FJY) meteorology research sites

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

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

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

補間に用いる NEP 推定方法による差は、日中、夜間 それぞれで差を生じさせる。サイトの状況によって補間 法の違いによる影響は異なった。SAP の撹乱後のように NEP の値が 0 付近にある場合、補間方法の違いにより CO<sub>2</sub> 収支が逆転してしまう場合もあり、特に注意が必要 である。

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

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

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

Table 2 および Table 3 で示した方法で補間した RE 全ての 年積算値の平均 (●に実線) は、SAP の撹乱前、撹乱後、 それぞれ 1.04、1.32 kgC m<sup>2</sup> yr<sup>-1</sup>、FJY は 0.98 kgC m<sup>2</sup> yr<sup>-1</sup> だっ た。補間方法の違いによる年 RE の差 (網掛け部分) は、 SAP の撹乱前では 0.64~1.03 kgC m<sup>2</sup> yr<sup>-1</sup>、撹乱後は 0.63~ 1.13 kgC m<sup>2</sup> yr<sup>-1</sup>、FJY は 0.81~1.20 kgC m<sup>2</sup> yr<sup>-1</sup>だった。SAP のす べての補間方法の平均値はNタイプのRE 平均値と同等だっ たが、FJY はNタイプの平均値を大きく下回った。撹乱前 のSAPはDタイプの日中のREの推定方法による差が大きく (Fig. 5a)、Table 2 および Table 3 の推定方法を用いたすべての RE の範囲はNタイプのRE の範囲を大きく上回った。FJY は、Dタイプの推定値は、いずれの方法でもNA21の方法を 下回った (Fig. 5c)。そのため、すべての方法の平均値はNタ イプで補間した RE 平均値より小さくなった。このように、 サイトによって RE 補間方法の違いによる影響は異なった。 特に日中の RE をどのように推定するかによって、大きく値 が異なることがわかった。分解による CO<sub>2</sub>放出が多い SAP と異なり、FJY では、Nタイプの推定では大幅に RE を過大 評価している可能性もあることから、日中の RE の推定手法 の検証が難しい現状では、様々な手法で RE を求め、RE の 不確実性を把握することは重要と考えられる。

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

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



## Fig. 8. 欠測値補間を行った札幌 (SAP) および富士吉田 (FJY) の生態系呼吸量 (RE) の年々変化 Inter-annual variation in gap-filled ecosystem respiration (RE) at the Sapporo (SAP) and Fujiyoshida (FJY) meteorology research sites

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

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



Fig. 9. 札幌 (SAP) および富士吉田 (FJY) の純生態系生産量 (NEP)、総一次生産量 (GPP) および生態系呼吸量 (RE) の年々変化 Interannual variation in net ecosystem production (NEP), gross primary production (GPP), and ecosystem respiration (RE) at the Sapporo (SAP) and Fujiyoshida (FJY) forest meteorology sites 棒グラフは日中 NEP の推定方法 DN07、日中・夜間ともに RE の推定方法 NA07 (SAP)、NA21 (FJY) で得られた 値を補間値に使った場合の値。太線は既報 (SAP: Yamanoi et al. 2015、FJY: Mizoguchi et al. 2012) の値。× 印およ びエラーバーは日中の RE を PPFD – NEP の関係 (DR、DN、DJ、DB) から求めた場合の平均値および最大・最小値。 The bars show the values obtained using DN07 for daytime NEP and NA07 (SAP) or NA21 (FJY) for RE. The solid lines show the values reported by Yamanoi et al. (2015) for SAP and Mizoguchi et al. (2012) for FJY. The cross symbols and error bars show the average and range values estimated by DB, DJ, DR and DN for daytime RE.

は低下した。台風撹乱前平均年 GPP、RE はそれぞれ 1.34、0.92 kgC m<sup>2</sup> yr<sup>-1</sup>、台風撹乱後はそれぞれ 1.18 および 1.25 kgC m<sup>2</sup> yr<sup>-1</sup>だった。FJY は年積算 NEP、GPP、RE はそ れぞれ平均 0.47、1.74、1.27 kgC m<sup>2</sup> yr<sup>-1</sup>だった。FJY のNEP は、森林タイプは異なるが撹乱前の SAP と同等だった が、GPP および RE は SAP に比べてかなり大きかった。

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

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

日中の RE を夜間とは別に PPFD-NEP の関係から求め る D タイプ (Table 3) で推定した場合の推定値の範囲を Fig. 9 のエラーバー、その平均値を×印で示す。推定方 法によって差は大きいが、SAP の場合、D タイプの平均 値はほぼ RE を NA07 で行った時の値と同等で、日中の RE の推定方法の影響は小さかった。一方、FJY は D タ イプで推定した場合、ほぼ GPP および RE は NA21 で日 中の RE を推定した場合より小さかった。SAP とは異な り日中の RE 推定方法の違いによる影響は大きかった。 日中の RE を直接的に測定する方法がない現状では、ど の方法が最適かを判断することはできない。ただし、夜間の気温と RE の関係式を日中にも当てはめる場合、本研究で提案した D タイプの推定方法を用いて推定、比較することで、過大評価している可能性があるかどうかの判断の材料になると考えられた。

#### 4.まとめ

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

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

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

夜間の RE 補間では、補間値推定に用いる指数関数式 は、修正アレニウス式に比べ高温時に大きな値を示す が、本研究の結果では、両者に大きな違いはなく、回帰 式を作成するためのデータセットの期間に大きく依存し た。本研究の2つのサイトでは回帰式の違いが小さかっ たのは、気温 25 ℃ 以下が大半だったことが理由として 考えられる。データセット期間の選定には慎重な検討が 必要なほか、高温の期間が長いサイトでは、式による違 いにも考慮する必要がある。日中の NEP 補間値推定に 用いた式による違いは直角双曲線での推定値が非直角双 曲線の推定値の約 1.6 倍で、撹乱前の SAP と FJY は同等 の差だった。また、SAPの撹乱後はその差がさらに大き くなった。SAP は撹乱によって、森林構造が大きく変化 し、さらに林床のササの葉量が大きく増加している。光 一光合成の関係性が変化したことによって差が大きくな った可能性がある。回帰式による影響がサイトの状況に よって大きく異なる可能性があることから、既報のデー タの引用時、あるいは新たに推定に用いるための回帰式 の選定時には、サイト個別に検証する必要がある。

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

日中の呼吸量低下は Kok 効果として知られ、Brooks and Farquhar (1985) は、実験データから光の強さが増加する と葉の呼吸速度は低下することを示した。近年は同位 体法を用いた研究も進んでいる。Wehr et al. (2016) は個 葉ではなく森林生態系を対象とし、同位体法を用いて 日中の RE を推定し、日中の RE 低下を示した。また、 Keenan et al. (2019) は、フラックスデータを用いて従来 の夜間のデータからの推定値と光一光合成曲線から求ま る日中の RE をもとにした RE 推定値の比較から、日中 の RE の抑制が季節および植生タイプによって異なるこ とを示している。ただし、その抑制率はサイトによって 大きく異なっていた。本研究では、植生タイプの違い以 外に、撹乱前後の比較でも RE の抑制が大きく異なる結 果が得られた。葉呼吸の RE 全体に占める割合が影響す ることが示された。この点についても、今後整理を進め る必要がある。

#### 謝辞

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

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

#### 引用文献

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

defensible annual sums of net ecosystem exchange. Agric. For. Meteorol., 147(1), 43-69.

- Foken, T. and Wichura, B. (1996) Tools for quality assessment of surface-based flux measurements. Agric. For. Meteorol., 78, 83-105.
- Goulden, M. L., Munger, J. W., Fan, S.-M., Daube, B. C. and Wofsy, S. C. (1996) Measurements of carbon sequestration by long-term eddy covariance: methods and a critical evaluation of accuracy. Global Change Biol., 2, 169–182.
- Hirata, R., Saigusa, N., Yamamoto, S., Ohtani, Y., Ide, R., Asanuma, J., Gamo, M., Hirano, T., Kondo, H., Kosugi, Y., Li, S.-G., Nakai, Y., Takagi, K., Tani, M. and Wang, H. (2008) Spatial distribution of carbon balance in forest ecosystems across East Asia. Agric. For. Meteorol., 148(5), 761-775.
- Ichii, K., Ueyama, M., Kondo, M., Saigusa, N., Kim, J., Alberto, M. C., Ardö, J., Euskirchen, E. S., Kang, M., Hirano, T., Joiner, J., Kobayashi, H., Marchesini, L. B., Merbold, L., Miyata, A., Saitoh, T. M., Takagi, K., Varlagin, A., Bret-Harte, M. S., Kitamura, K., Kosugi, Y., Kotani, A., Kumar, K., Li, S.-G., Machimura, T., Matsuura, Y., Mizoguchi, Y., Ohta, T., Mukherjee, S., Yanagi, Y., Yasuda, Y., Zhang, Y. and Zhao, F. (2017) New data-driven estimation of terrestrial CO<sub>2</sub> fluxes in Asia using a standardized database of eddy covariance measurements, remote sensing data, and support vector regression. J. Geophys. Res. Biogeosci., 122(4), 2169-8953.
- Isaac, P., Cleverly, J., McHugh, I., van Gorsel, E., Ewenz, C. and Beringer, J. (2017) OzFlux data: network integration from collection to curation. Biogeosciences, 14(12), 2903-2928.
- Ito, A. (2008) The regional carbon budget of East Asia simulated wit m terrestrial ecosystem model and validated using AsiaFlux data. Agric. For. Meteorol., 148(5), 738-747.
- Jassal, R. S., Black, T. A., Cai, T., Morgenstern, K., Li, Z., Gaumont-Guay, D. and Nesic, Z. (2007) Components of ecosystem respiration and an estimate of net primary productivity of an intermediate-aged Douglas-fir stand. Agric. For. Meteorol., 144(1), 44-57.
- Kaimal, J. C., Wyngaard, J. C. and Haugen, D. A. (1968) Deriving power spectra from a three-component sonic anemometer. J. Appl. Meteorol., 7, 827-837.
- Keenan, T.F., Migliavacca, M., Papale, D., Baldocchi, D., Reichstein, M., Torn, M. and Wutzler, T. (2019) Widespread inhibition of daytime ecosystem respiration. Nat. Ecol. Evol., 3, 407–415.
- Kok, B. (1949) On the interrelation of respiration and photosynthesis in green plants. Biochimica et Biophysica Acta, 3, 625-631.
- Lee, X. Massman, W. and Law, B. (eds.) (2004) Handbook of

Micrometeorology: A Guide for Surface Flux Measurement and Analysis. Kluwer Academic Publishers, Netherlands, 250pp.

- Leuning, R. and Moncrieff, J. (1990) Eddy-covariance CO<sub>2</sub> flux measurements using open- and closed-path CO<sub>2</sub> analysers: Corrections for analyser water vapor sensitivity and damping of fluctuations in air sampling tubes. Boundary-Layer Meteorol, 53, 63-76.
- Lloyd, J. and Taylor, J. A. (1994) On the temperature dependence of soil respiration. Funct. Ecol., 8, 315-323.
- Massman, W. J. and Lee, X. (2002) Eddy covariance flux corrections and uncertainties in long-term studies of carbon and energy exchanges. Agric. For. Meteorol., 113, 121–144.
- McMillen, R. T. (1988) An eddy correlation technique with extended applicability on non-simple terrain. Boundary-Layer Meteorol, 43, 231-245.
- Mizoguchi, Y., Ohtani, Y., Nakai, Y., Iwata, H., Takanashi, S., Yasuda, Y., Nakano, T., Yasuda, T. and Watanabe, T. (2011) Climatic characteristics of the Fujiyoshida forest meteorology research site. Mt. Fuji Res., 5, 1-6.
- Mizoguchi, Y., Ohtani, Y., Takanashi, S., Iwata, H., Yasuda, Y. and Nakai, Y. (2012) Seasonal and interannual variation in net ecosystem production of an evergreen needleleaf forest in Japan. J. For. Res., 17(3), 283-295.
- 溝口 康子・宇都木 玄・山野井 克己 (2018) 札幌市 郊外落葉広葉樹林における台風撹乱後の現存量変化. 北方森林研究, 66, 77-78.
- 溝口 康子・山野井 克己 (2015a) 羊ヶ丘実験林におけ る降水量の測定誤差 –測器の違いによる影響–.森 林総研研報, 14(3), 145-146.
- 溝口 康子・山野井 克己 (2015b) 羊ヶ丘実験林気象観 測露場 40 年の記録. 森林総研研報, 14(4), 209-218.
- 溝口 康子・山野井 克己・北村 兼三・中井 裕一 郎・鈴木 覚 (2014) 札幌森林気象試験地の気象 (1999 ~ 2008 年).森林総研研報, 13(4), 193-206.
- 大塚 俊之・後藤 厳寛・杉田 幹夫・中島 崇文・池 口 仁 (2003) 富士北麓剣丸尾溶岩流上のアカマツ林 の起源. 植生学会誌, 20, 43-54.
- Ohtsuka, T., Negishi, M., Sugita, K., Iimura, Y. and Hirota, M. (2013) Carbon cycling and sequestration in a Japanese red pine (*Pinus densiflora*) forest on lava flow of Mt. Fuji. Eco. Res., 28(5), 673-926.
- R Core Team (2020) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL https://www.R-project. org/.
- Reichstein, M., Falge, E., Baldocchi, D., Papale, D., Aubinet,
  M., Berbigier, P., Bernhofer, C., Buchmann, N., Gilmanov,
  T., Granier, A., Grünwald, T., Havránková, K., Ilvesniemi,
  H., Janous, D., Knohl, A., Laurila, T., Lohila, A., Loustau,

D., Matteucci, G., Meyers, T., Miglietta, F., Ourcival, J.-M., Pumpanen, J., Rambal, S., Rotenberg, E., Sanz, M., Tenhunen, J., Seufert, G., Vaccari, F., Vesala, T., Yakir, D. and Valentini, R. (2005) On the separation of net ecosystem exchange into assimilation and ecosystem respiration: review and improved algorithm. Glob. Change. Biol., 11(9), 1424-1439.

- Saigusa, N., Li, S.-G., Kwon, H., Takagi, K., Zhang, L.-M., Ide, R., Ueyama, M., Asanuma, J., Choi, Y.-J., Chun, J. -H., Han, S.-J., Hirano, T., Hirata, R., Kang M., Kato, T., Kim, J., Li, Y.-N., Maeda, T., Miyata, A., Mizoguchi, Y., Murayama, S., Nakai, Y., Ohta, T., Saitoh, T. M., Wang, H.-M., Yu, G.-R., Zhang, Y.-P. and Zhao, F.-H. (2013) Dataset of CarboEastAsia and uncertainties in the CO<sub>2</sub> budget evaluation caused by different data processing. J. For. Res., 18(1), 41-48.
- Saigusa, N., Yamamoto, S., Murayama, S., Kondo, H. and Nishimura, N. (2002) Gross primary production and net ecosystem exchange of a cool-temperate deciduous forest estimated by the eddy covariance method. Agric. For. Meteorol., 112(3-4), 203-215.
- Sharp, R. E., Matthews, M. A., Boyer, J. S. (1984) Kok Effect and the Quantum Yield of Photosynthesis: Light Partially Inhibits Dark Respiration. Plant. Physiol., 5, 95-101.
- 下田 星児・莫 文紅・村山 昌平・及川 武久 (2004) 渦相関法と大気炭素安定同位体手法による夜間生態 系呼吸量の細分化. 筑波大学陸域環境研究センター報 告, 5, 21-28.
- 宇都木 玄・阿部 真・飯田 滋生・飛田 博順・田内 裕之・佐藤 桃子 (2004) 札幌市郊外の落葉広葉樹林に おける現存量に関する諸量の推定 (I) –林分現存量と葉

面積の垂直分布について-.日林北支論, 52, 99-101.

- 宇都木 玄・飯田 滋生・飛田 博順・上村 章・石塚 森吉・田中 永晴・阪田 匡司・酒井 寿夫・田内 裕之・阿部 真・石塚 成宏・酒井 佳美 (2007) 札 幌市郊外の落葉広葉樹林における上層林冠木の 25 年 の動態. 日林北支論, 55, 35-37.
- Vickers, D. and Mahrt, L. (1997) Quality control and flux sampling problems for tower and air craft data. J. Atmos. Ocean. Technol., 14, 512-526.
- Webb, E. K., Pearman, G. I. and Leuning, R. (1980) Correction of flux measurements for density effects due to heat and water vapor transfer. Quart. J. Roy. Meteorol. Soc., 106, 85-100.
- Wehr, R., Munger, J. W., McManus, J. B., Nelson, D. D., Zahniser, M. S., Davidson, E. A., Wofsy, S. C. and Saleska, S. R. (2016) Seasonality of temperate forest photosynthesis and daytime respiration. Nature, 534, 680-683.
- Wutzler, T., Lucas-Moffat, A., Migliavacca, M., Knauer, J., Sickel, K., Šigut, L., Menzer, O. and Reichstein, M. (2018) Basic and extensible post-processing of eddy covariance flux data with REddyProc. Biogeoeciences, 15(16), 5015-5030.
- Yamanoi, K., Mizoguchi, Y. and Utsugi, H. (2015) Effects of a windthrow disturbance on the carbon balance of a broadleaf deciduous forest in Hokkaido, Japan. Biogeosciences, 12, 6837-6851.
- Yasuda, Y., Saito, T., Hoshino, D., Ono, K., Ohtani, Y., Mizoguchi, Y. and Morisawa, T. (2012) Carbon balance in a cool-temperate deciduous forest in northern Japan: seasonal and interannual variations, and environmental controls of its annual balance. J. For. Res., 17(3), 253-267.

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

Yasuko MIZOGUCHI<sup>1)\*</sup> and Katsumi YAMANOI<sup>1)</sup>

#### Abstract

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

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

Received 28 August 2020, Accepted 15 June 2021

<sup>1)</sup> Hokkaido Research Center, Forestry and Forest Products Research Institute (FFPRI)

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