

# CO<sub>2</sub>収支評価における森林構造と動態

千葉 幸弘

(森林総合研究所 植物生態研究領域)

## 摘 要

森林における物質循環機構を明らかにして、炭素フラックス、特にNPPを評価する上で重要と考えられる森林の構造と機能の定量化について概説した。森林の構造および動態を整理しやすい人工林のモデル化手法を提示して、炭素固定能の評価法としての意義を示すとともに、光合成等の生理パラメータが整いつつあるブナ林を対象に炭素固定プロセスのモデル化を行った。森林の個体サイズ分布、各器官(葉、枝、幹、根)のバイオマスとその垂直分布構造を推定し、様々な森林構造を表現し得るように配慮した。光合成については生化学的な光合成プロセスモデルを利用して林冠光合成を推定し、木部呼吸は木部表面積の推定式をもとに森林スケールの呼吸量を推定することができた。ブナ林のフラックス観測値と今回のシミュレーション結果、および積み上げ法による純生産量を比較してその妥当性が確認された。

キーワード：CO<sub>2</sub>収支、森林構造、森林動態、炭素循環、NPP

## 1. はじめに

森林によるCO<sub>2</sub>吸収量を評価するためには、樹木による炭素吸収の仕組みを理解した上でその現象を定量的に解明し、さらに個々の樹木によって構成される森林スケールに拡張して、炭素吸収機構をモデル化する必要がある。

大気中の二酸化炭素は光合成によって樹体に取り込まれ、有機物に変換される。葉に取り込まれた炭素(光合成産物)の一部は、葉それ自体の維持と成長のために呼吸として消費され大気中に戻るが、その残りの有機物が枝や幹などの木部器官に転流される。そして、これら各器官でも転流物の一部は呼吸消費され、その残りが木部などに固定・蓄積される。これが植物体による炭素固定(成長)である。

しかし、生態系としての炭素吸収・放出のプロセスはこれだけでは完結しない。植物は成長とともに枝や葉を枯れ落とし、ときには植物個体そのものが枯死する。さらにこうした植物の遺体(リター)は林床や土壤中で徐々に分解し、CO<sub>2</sub>となってまた大気へと戻る<sup>1)</sup>。

このようなCO<sub>2</sub>の森林生態系における動きは、森林を構成する樹種や木の大きさ、あるいは林齢など、森林の状態によって大きく異なる。葉の占める割合が相対的に多ければ光合成量が呼吸量を大きく上回るであろう。また、同じ葉量でも生理的なストレスによって、光合成能力が低下する場合もあり得る。さらに、ごく初期の林冠光合成モ

デル<sup>2),3)</sup>では光条件のみを変数として与えていたのに対して、林冠の幾何学的な構造を考慮したモデル<sup>4)-6)</sup>へと進化してきている。

このように森林への炭素吸収量を評価するためには、森林の構造的な特徴と環境要因による光合成や呼吸などの生理的な働きを統合的にモデル化する必要がある。さらに、個々の樹木の集合体である森林の成長動態を組み込むことによって、森林生態系としてのCO<sub>2</sub>収支が包括的に理解されることになる。

## 2. 森林構造と成長のモデル化

生態系あるいはそれ以上のスケールを評価対象にした炭素収支モデルでは、気象要因等の物理環境条件の他に生態系を特徴づける主たるパラメータとして、ほとんどの場合、葉面積指数に依存するケースが多い。対象とするスケールが大きくなれば、現実的な対応として葉面積指数に頼らざるを得ないことは理解できるが、上述したように、林冠光合成は森林の構造的な特徴に強く影響される。林分構造が葉面積指数に及ぼす効果とともに、森林の成長量そのものに及ぼす影響も考慮する必要がある。ここでは、個体サイズと林分本数密度に関して見出されている「植物群落の密度効果」<sup>7)</sup>の考え方をベースに、林分成長および個体成長に関するモデルについて述べる。

植物群落の平均個体重、またはその部分重と立木本数密度 $\rho$ との関係を両対数グラフ上に描くと、一

般に、直線で近似することができる(図1)：

$$w = a\rho^b \quad (1)$$

ここで、 $w$ は林木個体の全重または部分重、 $\rho$ は立木本数密度、 $a$ と $b$ は定数である。部分重でも特に葉量に関しては、両対数グラフ上の勾配 $b$ は樹種の違いによらず、しかも人工林から天然林あるいはハイマツ群落に至るまで、ほぼ-1になる。このことから閉鎖林分の葉量はほぼ一定になることが結論される。

こうした単純なべき乗関係は、枝や幹についても葉と同様に認められる。ただ木部の場合、べき指数 $b$ は林分によってかなり異なることが知られている(これを林分分離という)。おそらく樹種による樹形の違い、林分密度や個体サイズ分布等の林分構造に依存していると考えられるが、詳細は不明である。

天然林などと比較して、林分構造が単純な人工一斉林の動態について考えてみる。人工一斉林では、植栽後林冠が閉鎖するまでの間は下枝は枯れ上がらないので、各林木個体の生枝下高をほぼゼロと見なすことができる。その後、林冠の閉鎖とともに下枝は徐々に枯れ上がり始め、生枝下高は樹高成長とともに上昇するようになる(図2)。林冠が閉鎖した後も林分密度が一定だと仮定すると、その間の樹冠長はほぼ一定で推移することになる。しかし、間伐等によって林冠閉鎖が一旦解除されると、その後、林冠が再び閉鎖するまでの間は生枝下高は上昇せずに、ほぼ一定のままで推移する。そして林冠の再閉鎖に伴って生枝下高が再び上昇し始める。つまり、樹冠長は間伐前よりも長くなった後、ほぼ一定のまま推移するであろう。間伐を伴う人工林の樹冠構造とその動態は、

こうした過程を繰り返すと考えられる<sup>8)</sup>。

このような樹冠構造の変化を考慮して、間伐を伴う森林の成長経過を記載するシミュレーションモデルを構成した。今回のモデルではスギを対象とした。ここでその前提条件の概要を述べる。樹高成長は基本的に、土壌中の養水分条件などの立地条件に依存することが知られている<sup>9)</sup>。つまり、植栽密度や間伐によって林分密度を変化させた場合でも、樹高成長への影響は小さく、むしろ立地条件による効果の方が強い。したがって、本モデルでは樹高成長に関しては経験的な関数形を当てはめることはせず、年輪解析等によって得られた樹高成長履歴を、そのまま変数として与えた。樹冠形状は樹種に固有と見なし、梢端の樹冠幅をゼロとして、垂直方向に増加する樹冠幅をミッチャーリッヒ曲線で近似した。ただし、陽樹冠部分は樹齢によらず生育期間を通じて変化しないと仮定し、樹冠下部の陰樹冠は隣接木との物理的接触等のために樹冠幅が増加しなくなると見なした。林木個体に割り当てられる生育空間は、林分密度から平均占有面積を計算して、それに相当する樹冠投影面積を与えるように樹冠幅の上限値を求めた。以上の前提条件で、任意の林齢において人工林に間伐を加えた場合の成長経過をシミュレートした。

このシミュレーションモデルでは、樹冠長によって樹幹形を決定するサブモデル<sup>10)</sup>も同時に組み込んであり、間伐に伴う樹幹形の変化も評価できるようになっている。一般的な間伐施業を実施している国有林の場合と、優良大径材の生産を目的とした吉野林業を事例としたシミュレーション結果から、間伐による林分密度効果を反映した林木の成長経過(胸高直径や生枝下高)がよく再現されることが実測データとの比較で確認された(図3)。

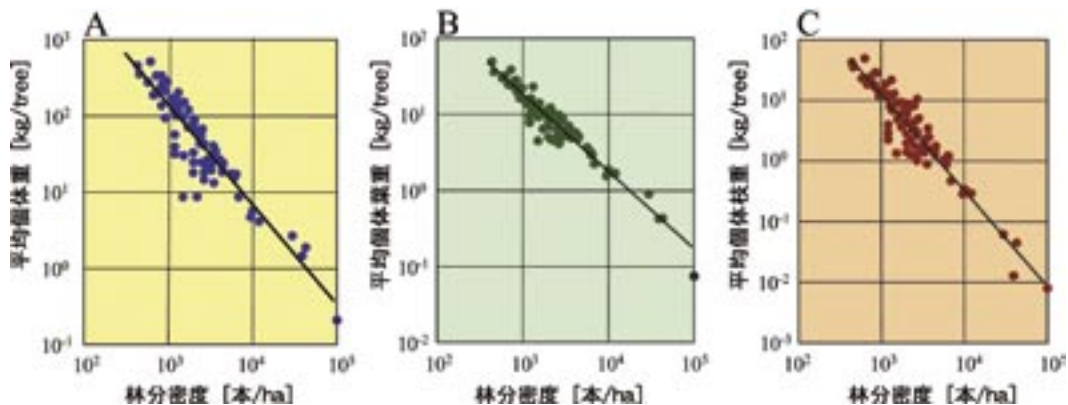


図1 スギ人工林の器官重量に対する密度効果。平均個体の部分重は林分密度とべき乗関係にあり、特に葉量については決定係数も高く、しかもべき指数は樹種を問わずほぼ-1になる。  
A：平均個体の全重量，B：平均個体の葉重量，C：平均個体の枝重量

人工林では、植栽密度や間伐強度を変化させることによって、樹幹形を人為的に制御する方法が採用されるが、今回のモデルを用いることによって、極端に異なる施業を行った場合でも林木個体の成長経過を評価することが可能である。

このモデルを用いて、同様に、施業履歴が異なる人工林の現存量変化を評価することができる。初期植栽密度が高く、その後、間伐を多数回繰り返す吉野地方のスギ人工林を対象に計算した結果を図4に示した。葉、枝、幹の現存量の推定値が実測値とよく一致していることがわかる。さらに、樹冠の動態に伴って発生する枝および葉のリター生産を推定できるようにこのモデルを改良すれば、人工林における純生産速度の経年変化を評価することも可能である。

このように森林の構造的特徴をモデル化することによって、林分の成長経過、さらには炭素収支を評価することも可能である。しかし、森林の構造は人工林のように単純ではなく、天然林などで

は様々な個体サイズ分布があり得るため林分構造も複雑になる。しかし何よりも、炭素収支という視点で見ると、林分構造とその動態だけに基づいたモデルでは気象条件などの環境変化に起因する炭素収支の変動予測は不可能である。一方、森林構造を考慮しない炭素収支モデルでは、森林そのものの林齢やサイズ、あるいは長期間にわたる構造的変化の影響が解明されない。森林構造が複雑になると、光合成や呼吸などの生理機能の環境依存性を組み込んだ動態モデルの開発も相当に困難になってくることは否めないが、森林構造と生理機能のメカニスティックな統合を図ることによって、両者の欠点を補っていく必要がある。図5は世界各地で推定された森林の純生産量と葉現存量の関係である。年間の生育期間を無視しているという点是否定できないが、純生産量が葉量によって一意的に決まるものでないことは明らかである。森林の個体サイズ分布や林冠の凸凹構造などを考慮せずに、葉面積を変数として純生産量を推定することには無理があり、年間の成長期間やフェノロジー、そして光合成等の生理機能の定量化を如何に克服するかが、生態系スケールの炭素収支推定の成否を左右することになる。

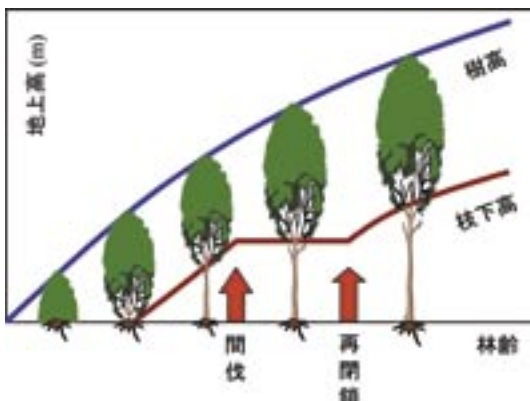


図2 人工林における林冠閉鎖過程と樹冠長(模式図)。間伐前後に生じる林冠の閉鎖とその解除を繰り返すことによって、林木の樹冠長は徐々に増加していく。

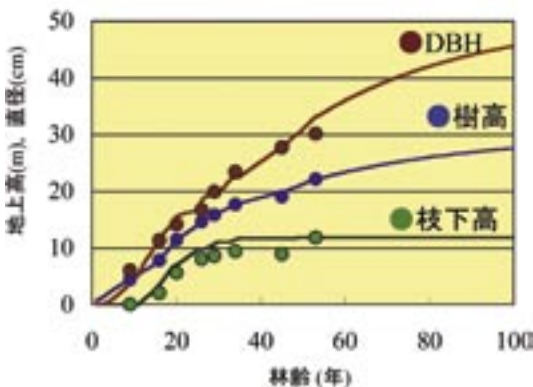


図3 スギ林分における平均個体サイズの成長シミュレーション。もっとも一般的な森林施業を採用している国有林を想定して計算した。実線は計算値である。

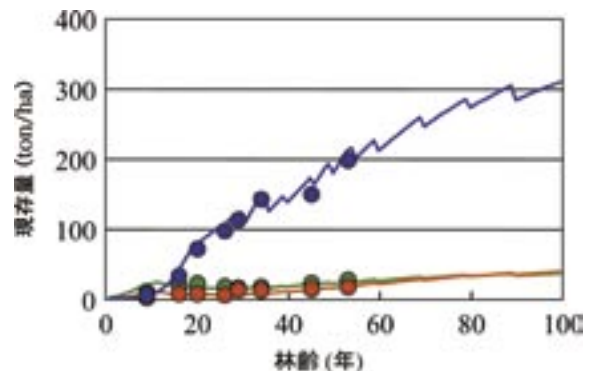


図4 スギ林における現存量成長のシミュレーション。吉野スギを想定して、初期植栽密度、間伐頻度、間伐強度を与えて計算した。図中の実線は推定値で、●幹、●枝、●葉である。

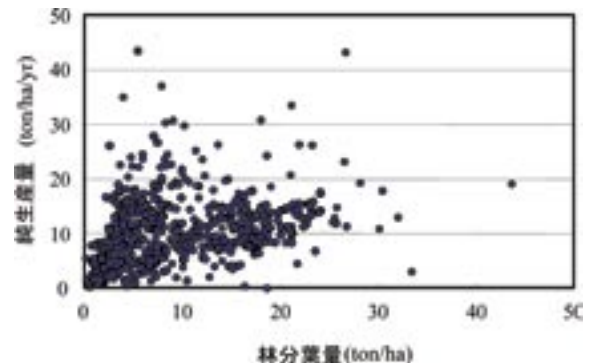


図5 世界の森林の純生産量と林分葉量。(Cannell(1982)<sup>11)</sup>から作図)



### 3. 葉群の分布構造

葉群の光合成や呼吸消費を評価するためには、葉群そのものの空間分布を知る必要があり、それによって影響を受ける林内光条件等の評価も視野に入れる必要がある。図6に安比ブナ林における葉面積の垂直分布を例示した(葉面積指数LAI = 3.96)。一般に葉面積に応じて葉群内の光強度は、次式のように、指数関数的に減少することが知られている(Beer-Lambertの法則)：

$$I = I_0 \exp(-K F(z)) \quad (2)$$

ここで、 $z$ ：は群落表面からの深さ、 $F(z)$ ：群落表面から $z$ までの葉面積、 $I_0$ ：群落上の光強度、 $I$ ： $z$ における光強度、 $K$ ：群落によって決まる定数(吸光係数)である<sup>3)</sup>。

個葉の生存は、一般に林内光環境に大きく依存する。個葉の生存に関わる最低光強度は、個葉が行う光合成と呼吸とのバランスで決まるものである。比較的明るい環境を好む陽樹(マツ、カラマツ、カンバ等)の場合、樹冠内部の個葉がうける相対光強度は10%~12%であるが、陰樹(多くの針葉樹、ブナ、常緑広葉樹等)では1%~3%の相対光強度で葉が生存し続けられる<sup>12)</sup>。葉が受ける光強度は日変化、あるいは季節変化するものである。したがって、個葉の生存を左右する光条件としては、変化しやすい絶対光強度で代表させるよりも、その積算値に対応した相対光強度で示す

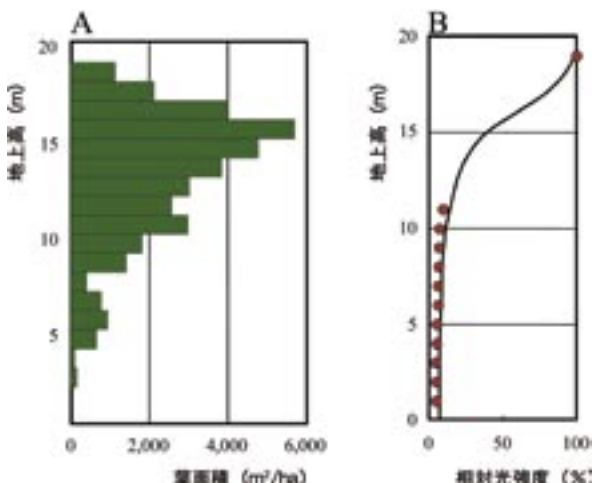


図6 安比ブナ林における葉面積の垂直分布と林内光環境。  
葉面積の垂直分布(A)は、伐倒調査木の着葉分布から各個体の胸高断面積で案分して求めた。葉群内の光透過(B)については、吸光係数 $K=0.76$ として積算葉面積から推定し(図中の実線)、光量子センサーを用いた実測値(●)：粟屋善雄氏による未発表データ)もあわせて示した。

方が実態を反映させることができる。ブナの最低相対光強度について十分なデータが得られているわけではないがこれを5%と仮定すると、葉群内を透過する光分布の指標となる吸光係数 $K$ を求めることができる。安比ブナ林の葉面積指数は3.96 [ha/ha]であったので、平均的な吸光係数はほぼ0.76と推定される。表1に代表的な樹種の森林で測定された林冠下の相対照度、葉面積指数および吸光係数を参考までに列挙した<sup>13)</sup>。

ブナ林内の光環境がBeer-Lambertの法則に従うものと見なして、層別刈取法によって得られた葉量の垂直分布と各層ごとの光環境の対応関係を図6Bに示した。このようにして、森林の葉群構造と光環境の対応関係を定量的に記載しておくことにより、林内の各層における葉群がうける光強度を推定することができ、後述するように、葉群の光合成量を推定することができるようになる。

### 4. 光合成プロセスモデル

微気象条件によって時々刻々と変化する光合成を定量的に評価するためには、カルビン回路における酵素活性などのメカニスティックな機能に基づいた生化学プロセスモデル<sup>14)-16)</sup>を用いることが現在では一般的である。その理由は、気象条件や林分構造等に対応して変化する光合成の敏感な環境応答特性を反映させることができるためである。しかし、光合成特性を表す生化学的パラメータを計測・収集するのは必ずしも容易ではなく、データの蓄積はまだ不十分なのが現状である。

表1 森林林床における相対照度、葉面積指数および吸光係数。

樹種	相対照度 (%)	葉面積指数 (ha/ha)	吸光係数
ブナ	2.9	3.9	0.91
ミズナラ	2.6	4.4	0.83
ヤチダモ	3.3	4.3	0.79
シラカンバ	5.4	3.5	0.83
ダケカンバ	14.9	5.2	0.37
カラマツ	27.2	4.1	0.32
シラベ	4.1	8.2	0.39
ヒノキ	0.7	5.1	0.97
スギ	1.1	8.6	0.52
スギ	1.9	4.3	0.92
スギ	1.35	5	0.86
タブースダジイ	2.5	7.4-9.6	0.38-0.50
イス	2.5	8.8	0.42
コジスーアラカシ	0.7	12.5	0.4
コジイ	3.7	8	0.41
コジイ	3.4	8.9	0.38
モリシマアカシア	3.1	9.9	0.35

只木・蜂屋(1968)を改変

同じ個体内に存在する葉でも、それぞれの葉は光環境に応じて葉の厚さや窒素含有量等の葉の形質を変化させるため、それらは「陽葉」や「陰葉」というように区別して呼ばれる。このように、葉はその置かれた環境条件に応じて生理特性を適応的に変化させており、それは光合成能力の違いとしても現れる。個葉の光合成速度Aと葉内CO<sub>2</sub>濃度C<sub>i</sub>との関係(A-C<sub>i</sub>曲線)から、光合成の生化学的なパラメータであるRuBPカルボキシラーゼ最大活性(V<sub>cmax</sub>)、最大電子伝達能力(J<sub>max</sub>)および葉の暗呼吸速度(R<sub>d</sub>)を計算することができる。これらのパラメータは、一般に環境条件や光合成資源の動態に関連して季節変化あるいは日変化しており(図7)、主として気温に依存して変動する<sup>15),17)</sup>。

しかし、二つのパラメータV<sub>cmax</sub>とJ<sub>max</sub>は季節を問わず、お互いにほぼ比例関係にあることが多

くの事例で報告されている<sup>18)</sup>。

こうした一連のパラメータの季節変化や環境条件を反映した変異を詳細に定量化していくことによって、樹冠構造や季節変動など、光合成量の時間的空間的な変動を表現できるようになる。シミュレーション結果の一例として、安比ブナ林(森林総合研究所 東北支所 微気象観測試験地: 岩手県安代町)における葉群CO<sub>2</sub>フラックスの日変化を示す(図8)。計算で与えた気象条件として、月別平均気温のメッシュデータをもとに日平均気温の年変動をサインカーブを基本とした近似式で記述したほか、月別の気温日較差および日射量についても同様に近似式を与えて、日平均値の年変動を推定した。これらをもとに、任意の月日における気温および日射量の平均的な時間変化を算出し、これを変数として葉群の光合成、および呼吸量を計算した。シミュレーションにあたっては、光合成パラメータの陽葉から陰葉に至る変化や光減衰効果も加味して、葉群としてのCO<sub>2</sub>収支(剰余生産速度≡総光合成速度-葉群呼吸速度)を推定した。

任意地点において実測された気象データが得られれば、より詳細な葉群CO<sub>2</sub>収支の日変化を再現することが可能であるが、メッシュデータを用いることによって、少なくとも平均的な時間単位でのCO<sub>2</sub>収支を推定することができる。

環境条件に適応的に変化する光合成を推定するためには、微気象要因だけではなく、林冠内での窒素資源の分配も重要である。たとえば、葉群内

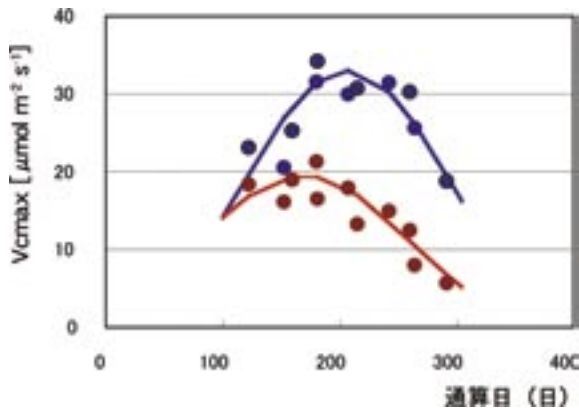


図7 ブナ林における陽葉●と陰葉●の光合成パラメータV<sub>cmax</sub>の季節変化。

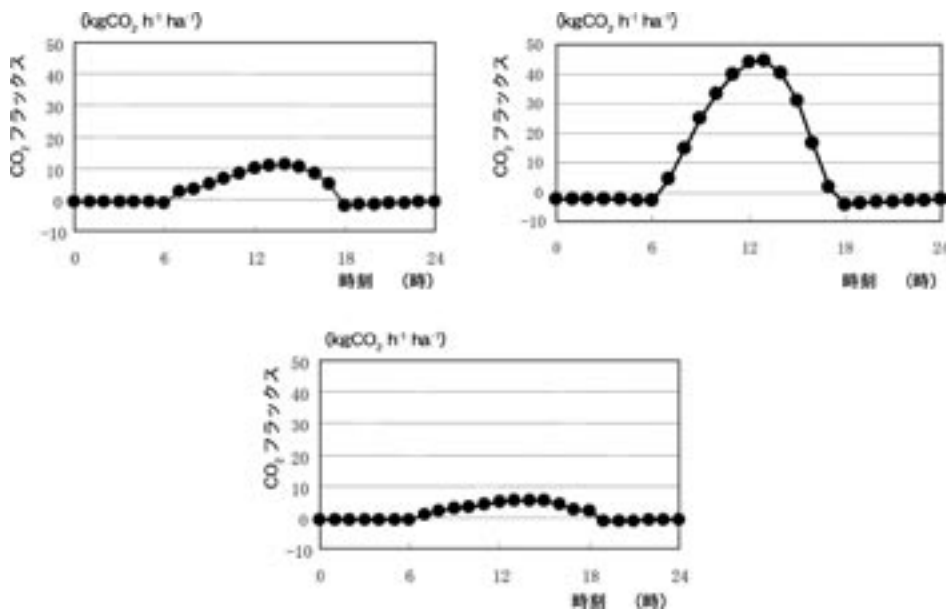


図8 ブナ葉群CO<sub>2</sub>フラックス(剰余生産速度)の日変化。安比地方の気象データを用いて、季節ごとの日変化をシミュレートした。(左上: 5月10日, 右上: 7月29日, 左下: 10月17日)。

で最適配分されるべき葉内窒素量を考慮に入れなかった場合、林冠光合成量の推定値は5%~10%も過大評価されることが報告されている<sup>19)</sup>。そしてまた、林冠動態が窒素循環に影響を及ぼす<sup>20)</sup>ことも注意すべきであり、林冠光合成の評価に対してこのような窒素資源の動態をいかに取り込んでいくかが、予測精度には欠かせない<sup>21)</sup>。

## 5. 木部器官の呼吸

樹体からのCO<sub>2</sub>放出過程として、葉と同様に木部器官からの呼吸消費がある。樹種あるいは個体によって、呼吸量とその温度依存性は異なり、日変化、あるいは季節変化することが知られている(図9)。しかし光合成の研究と比較すると、呼吸については未解明な点も多い<sup>22),23)</sup>。ただ一般的には単純に、呼吸速度と温度との関係を(3)式のような指数関数で近似することが多い：

$$R(T) = a \exp(bT) \quad (3)$$

ただし、 $T$ は木部の温度、 $R(T)$ は温度 $T$ における木部呼吸速度、 $a$ および $b$ は定数である。

温度が10℃変化したときの呼吸の変化量を $Q_{10}$ と呼び、この値で呼吸特性を論じようとすることが多いが、係数 $a$ および $b$ は必ずしも一定の値をとるわけではない。しかも木部の呼吸速度は温度のみに依存するのではなく、その部位の成長速度(材を構成する速度)や水分量にも依存する。また、木部呼吸を「構成呼吸」と「維持呼吸」という概念で区別して解析する報告も多い<sup>23)</sup>。しかし、維持呼吸については構造的タンパクの代謝が関与

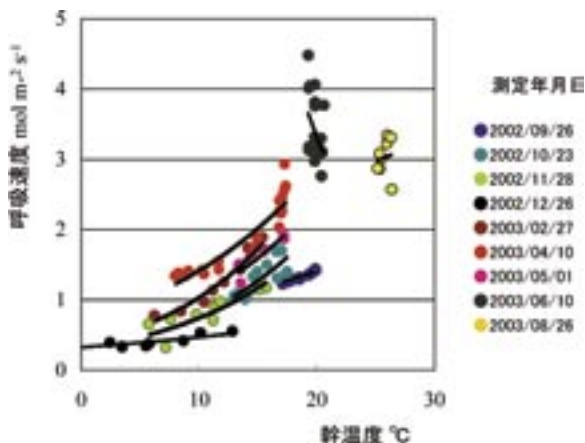


図9 幹呼吸速度の温度依存性。  
川越落葉広葉樹林において2002年9月から2003年8月まで測定した結果のうち、コナラ1個体分を例示した。

することから、窒素含有量あたりの維持呼吸を考慮の方が適当とされる<sup>24),25)</sup>。

このように木部の測定部位によって呼吸速度が異なる。枝・幹・根は直径サイズによってその成長速度が異なるはずであり、呼吸量はその影響を受けることになる<sup>24)</sup>。したがって、木部の呼吸量を推定するためには、少なくとも直径サイズごとの呼吸量推定が必要である。樹冠内では枝が規則正しく分岐していると仮定すると、パイプモデルで示されたように、枝や根の直径階の頻度分布はべき乗式で近似できる<sup>26)</sup>。材の比重 $\sigma$ を樹種に固有と見なし、生枝下高における樹幹直径DBとその上部(樹冠内)の全重量 $W$ から、樹冠内の枝および幹の全表面積を計算することができる。根系についても同様に計算することができる。生枝下高(樹冠)以下の幹については、その形状を切頭円錐体とみなして表面積を算出すればよいので、結局、樹体全体の木部表面積を直径階ごとに推定することができる。

木部呼吸速度については必ずしも十分な測定データの蓄積があるわけではないが、木部単位面積あたりの呼吸速度は、枝・幹・根を問わず一定と見なすことができるという報告がある。そこで暫定的ではあるが、日々の気象条件を与えて上述した安比ブナ林の木部呼吸量を計算したところ、年間の木部呼吸量は $790 \text{ gCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ と推定された。

## 6. 森林生態系のCO<sub>2</sub>収支

森林群落としてのCO<sub>2</sub>収支を評価するためには、上述したように、葉群の光合成量と呼吸量、ならびに木部の呼吸量について環境条件に対する応答特性を定量化しなければならない。生態系としてのCO<sub>2</sub>収支であれば、さらに土壌呼吸あるいは有機物の分解量を解明する必要もある。そのためには、こうした生態系内のすべてのCO<sub>2</sub>フラックスに関するデータセットを整備しなければならないが、実際にはその一部が欠落している場合も多く、現在、さまざまな研究態勢を敷いてデータの蓄積に努めているところである。

安比ブナ林についてもデータセットは不十分であるが、他林分で得られたデータや既存の知見をもとにデータを補完して、植物体のみによるCO<sub>2</sub>フラックスの推定を試みた(図10)。シミュレーション結果は赤線で示し、CO<sub>2</sub>の放出をプラスとした。黒線はタワー観測<sup>27)</sup>によるCO<sub>2</sub>フラックスである。すでに述べたように、今回のシミュレーションでは現地で計測された微気象データの瞬時



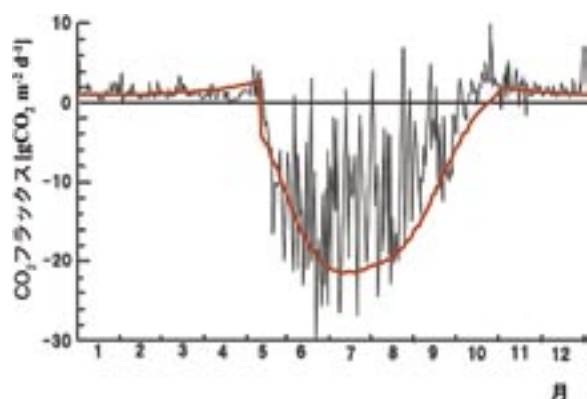


図10 安比ブナ林におけるCO<sub>2</sub>フラックスの季節変化。森林からのCO<sub>2</sub>放出として葉群呼吸および木部(地上部+地下部)呼吸、CO<sub>2</sub>吸収として葉群の光合成とした。土壌呼吸や有機物の分解については今回のモデルでは考慮していないので、図中の赤線がCO<sub>2</sub>放出をプラスとして表記した日単位の純生産量NPPに相当する。図中の黒線は安比フラックス観測データ(齊藤(2002)<sup>27)</sup>:一部改変)であり、これは土壌呼吸を含めた生態系純生産量NEPである。

値ではなく、気象メッシュデータを用いているため、短時間で変化するCO<sub>2</sub>フラックスを再現することはできなかった。しかし、年間を通じた平均的な気象条件の季節変動に対応したCO<sub>2</sub>フラックス(土壌呼吸等を考慮していないのでNPPに相当する)は概ね再現できるものと思われる。

安比ブナ林のほか、川越試験地についても同様の計算を行っており、NPP推定のためのパラメータの調整・妥当性について検討を進めている。NPP推定の対象となる林分の構造と気象条件が与えられれば、今回のモデル計算方法によってCO<sub>2</sub>フラックスの季節変動とNPPの推定がほぼ可能と思われる。今回のシミュレーションでは、安比ブナ林のCO<sub>2</sub>固定量(NPP)は、2.17 gCO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup> (有機物換算で11.8 ton ha<sup>-1</sup> yr<sup>-1</sup>)と推定され、積み上げ法によるNPPの推定値と比較してもほぼ妥当な結果が得られた。

物質循環プロセスに基づいて森林生態系のNPPを評価する上で、もっとも重要かつ基盤的であるのは、すでに述べたように森林の構造であり、特に葉量の評価が重要である。森林の発達段階によって、植物体による空間占有状態は大きく変化する。そのため、枝に支えられる葉群の空間配置は光合成効率を左右することになる。本研究におけるNPPの評価対象サイトである安比および川越は、ともに落葉広葉樹林であり葉群は毎年すべて入れ替わる。この特徴は常緑樹と決定的な違いであり、葉の齢構造や葉群の空間配置、さらに葉とそれを支える非同化器官の相互関係を定量的に記述する上で、考慮すべき特徴である。また落葉樹

であることは、春先の展葉に伴う成長開始期および落葉に伴う成長停止期の扱いが明確であり、このようなフェノロジーを考慮したシミュレーションが必要であるが、そのスイッチとしての環境要因と生理機能との対応関係については未解明な現象も多い。

植物体の呼吸による二酸化炭素の放出量を推定するためには、呼吸消費に直接関わる植物体量の推定とともに、その部位やサイズ(直径など)による呼吸消費量の差異を明確にして、それを定量化する必要がある。今回の推定では枝・幹・根の表面積を推定する方法を考案し、既存データによる妥当性の確認まで行うことができた。しかし、木部表面積のすべてが常に同程度の呼吸速度を維持することはあり得ないため、従来指摘されているように、辺材部分への換算などによって呼吸速度の変異を定量的に記述するように改良する必要がある。また、広葉樹林天然林などでは樹種ごとの呼吸特性を理解し得るほどのデータ蓄積が十分ではなく、今後の研究によるところが大きい。

今回のCO<sub>2</sub>収支シミュレーションでは、個葉光合成のパラメータ(主としてV<sub>cmax</sub>とJ<sub>max</sub>)の樹冠内変異と季節変化を近似曲線で表現した。これらはほとんどが経験式の段階にとどまっているが、ブナだけではなく他樹種での測定例を参考にし、より一般化したモデルへの改良が必要である。物質循環プロセスによる森林生態系のCO<sub>2</sub>収支モデルとしては、CO<sub>2</sub>の吸収と放出を起動する環境要因の扱いが問題である。特定の森林に対してであれば、継続的な気象データを計測してモデルに取り込むことが可能であるが、同様の手順を広域の森林に適用するためには、リモートセンシングによる森林構造の評価手法や気象観測ネットワーク等による環境要因のデータ整備が不可欠である。

## 参考文献

- 1) 千葉幸弘(2001)植物への炭素蓄積のメカニズムと評価. 森林科学, 33, 18-23.
- 2) de Wit, C.T.(1965) Photosynthesis of leaf canopies. *Agricultural Research Report* 663, Wageningen, The Netherland. pp.1-57.
- 3) Monsi, M. and T. Saeki (1953) Uber den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung fur die Stoffproduktion. *Jpn. J. Bot.*, 14, 22-52.
- 4) Baldocchi, D.D. and P.C. Harley (1995) Scaling carbondioxide and water vapor exchange from leaf to canopy in a deciduous forests. II. Model testing and

- application. *Plant Cell Environ.*, 18, 1157-1173.
- 5) Cohen, S. and M. Fucks (1987) The distribution of leaf area, radiation, photosynthesis and transpiration in a Shamouti orange hedgerow orchard. 1. Leaf area and radiation. *Agr. For. Meteor.*, 54, 107-136.
  - 6) Wang, Y.P. and P.G. Jarvis (1990) Description and validation of an array model-MAESTRO. *Agr. For. Meteor.* 51, 257-280.
  - 7) Shinozaki, K. and T. Kira (1956) Intraspecific competition among higher plants. VII. Logistic theory of the C-D effect. *Journal of the Institute of Polytechnics*, Osaka City University, Series D, 7, 35-72.
  - 8) 千葉幸弘 (2003) 樹幹形成過程における密度効果：人工林の成長動態，第114回日本林学会大会学術講演集，85p.
  - 9) Smith, D.M., B.C. Larson, M.J. Kelty and P.M.S. Ashton (1997) The practice of silviculture: applied forest ecology. John Wiley & Sons, New York, 537p.
  - 10) Chiba, Y. (1990) A quantitative analysis of stem form and crown structure: the S-curve and its application. *Tree Physiol.*, 7, 169-182.
  - 11) Cannell, M.G.R. (1982) World forest biomass and primary production data. Academic Press, London, 391p.
  - 12) Larcher, W. (1995) Physiological plant ecology. Springer-Verlag, Berlin. 506p.
  - 13) 只木良也・蜂屋欣二 (1968) 森林生態系とその物質生産. 林業科学技術振興所, 東京, 64p.
  - 14) Farquhar, G.D., and S. von Ceamerrer (1982) Modelling of photosynthetic response to environment. In: O.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond and H.Ziegler eds., *Encyclopedia of plant physiology*, New Series, Vol.12B: Physiological Plant Ecology II, Springer-Verlag. 549-587.
  - 15) Harley, P.C. and J.D. Tenhunen (1991) Modeling the photosynthetic response of C3 leaves to environmental factors. In: Boote, K.J., Loomis, R.S. eds., *Modeling crop photosynthesis - from biochemistry to canopy*. ASA, Madison, Wisconsin, 17-39.
  - 16) Harley, P.C. and D.D. Baldocchi (1995) Scaling carbon dioxide and water vapor exchange from leaf to canopy in a deciduous forest. I. Leaf model parameterization. *Plant Cell Environ.*, 18, 1146-1156.
  - 17) Harley, P.C., J.D. Tenhunen and O.L. Lange (1986) Use of an analytical model to study limitations on net photosynthesis in *Arbutus unedo* under field conditions. *Oecologia.*, 70, 393-401.
  - 18) Wullschleger, S.D. (1993) Biochemical limitations to carbon assimilation in C3 plants. A retrospective analysis of A/Ci curves from 109 species. *J. Exp. Bot.*, 44, 907-920.
  - 19) Hollinger, D. (1996) Optimality and nitrogen allocation in a tree canopy. *Tree Physiol.*, 16: 627-634.
  - 20) Prescott, C.E. (2002) The influence of the forest canopy on nutrient cycling. *Tree Physiol.*, 22, 1193-1200.
  - 21) Baldocchi, D.D., K.B. Wilson and L. Gu (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 Physiol.*, 22, 1065-1077.
  - 22) Malhi, Y., D.D. Baldocchi and P.G. Jarvis (1999) The carbon balance of tropical, temperate and boreal forests. *Plant Cell Environ.* 22, 715-740.
  - 23) Thornley, J.H.M. and M.G.R. Cannell (2000) Modeling the components of plant respiration: representation and realism. *Ann. Bot.* 85, 55-67.
  - 24) Amthor, J.S. and D.D. Baldocchi (2001) Terrestrial higher plant respiration and net primary production. In: J. Roy, B. Saugier and H.A. Mooney, eds., *Terrestrial global productivity*. Academic Press, London, 33-59.
  - 25) Ryan, M.G., R.M. Hubbard, S. Pongracic, R.J. Raison and R.E. McMurtrie (1996) Foliage, fine-root, woody-tissue and stand respiration in *Pinus radiata* in relation to nitrogen status. *Tree Physiol.*, 16, 333-343.
  - 26) Shinozaki, K., K. Yoda, K. Hozumi and T. Kira (1964) A quantitative analysis of plant form - Pipe model theory. II. Further evidences of the theory and its applications in forest ecology. *Jpn. J. Ecol.*, 14, 133-139.
  - 27) 齊藤武史 (2002) 岩手県安比高原のブナ林におけるCO<sub>2</sub>収支の季節変化，第113回日本林学会大会学術講演集，724p.

(受付2004年5月10日、受理2004年7月14日)