



Title	北海道の亜高山帯ダケカンバ林の下層チシマザサ (<i>Sasa kurilensis</i> (Rupr.) Makino & Shibata) の 総生産および蒸散の季節変化に及ぼす環境要因
Author(s)	山口, 貴広; 隅田, 明洋; 中井, 太郎 他
Citation	低温科学, 0073, 41-56
Issue Date	2015-03-31
DOI	https://doi.org/10.14943/lowtemsci.73.41
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/59063
Type	departmental bulletin paper
File Information	45-60.pdf



北海道の亜高山帯ダケカンバ林の下層チシマザサ (*Sasa kurilensis* (Rupr.) Makino & Shibata) の 総生産および蒸散の季節変化に及ぼす環境要因

山口 貴広^{1),2)}, 隅田 明洋¹⁾, 中井 太郎^{1),3)}, 山田 雅仁^{1),4)}
児玉 裕二^{1),5)}, 小野 清美¹⁾, 原 登志彦¹⁾

2014 年 11 月 13 日受付, 2015 年 1 月 28 日受理

寒冷域の森林下層群落の総生産や蒸散に及ぼす生物学的および微気象的要因を探るため、北海道北部のダケカンバ林下層に優占するチシマザサの総生産速度や蒸散速度等の季節変化を生理生態学的手法によって調べ、ダケカンバ群落全体の地上部純生産速度・蒸発散・微気象因子の季節変化等との関連について解析した。8 月中旬までは地温は気温よりも低く、生態系純生産に占める土壤呼吸の割合も 8 月中旬までは低かった。生育期間の下層チシマザサの総生産は、気温低下や林冠木の落葉による下層への入射光増加が起こる秋期に最も高かった。上層木のフェノロジー、および気温と地温の季節変化のずれが寒冷域の下層植生の生理生態を特徴づける要因と考えられた。

Environmental factors affecting the gross production and transpiration of an understory dwarf bamboo (*Sasa kurilensis* (Rupr.) Makino & Shibata) in a stand of Erman's birch (*Betula ermanii* Cham.) in the boreal montane zone of Hokkaido.

Takahiro Yamaguchi^{1,2}, Akihiro Sumida¹, Taro Nakai^{1,3}, Masahito Yamada^{1,4},
Yuji Kodama^{1,5}, Kiyomi Ono¹, and Toshihiko Hara¹

The aim of this study was to explore the biological and micrometeorological factors affecting photosynthetic activities and transpiration of forest understory vegetation in a cold region. Using eco-physiological methods, we investigated seasonal changes in gross production and transpiration of a dwarf bamboo species, *Sasa kurilensis* (Rupr.) Makino & Shibata, growing on the forest floor of an Erman's birch (*Betula ermanii* Cham.) stand in northern Hokkaido. We analyzed the relationships between seasonal patterns of ecosystem net production and evapotranspiration and other micrometeorological factors. The soil temperature of the stand was lower than the air temperature until mid-August. When the soil temperature was lower than the air temperature, soil respiration in the stand made a smaller contribution to ecosystem net production. The highest gross production of the *Sasa* understory was in autumn, when the air temperature decreased and the light intensity above the understory *Sasa* increased after leaf-fall from the canopy tree species. These results suggest that the leaf phenology of canopy tree species and the seasonal changes in air temperature and soil temperature are the major factors characterizing the eco-physiology of understory vegetation in this cold region.

連絡先

隅田 明洋

北海道大学低温科学研究所

Tel. +81-011-706-5507

e-mail: asumida@lowtem.hokudai.ac.jp

1) 北海道大学低温科学研究所

Institute of Low Temperature Science, Hokkaido University

2) 株式会社 NTT データ

NTT DATA Corporation

3) 名古屋大学・地球水循環研究センター

Present address: Hydrospheric Atmospheric Research Center (HyARC), Nagoya University

4) 銚子市役所 ジオパーク推進室

Present address: The Geopark Promotion Room, The City Office of Choshi

5) 国立極地研究所北極観測センター

Present address: Arctic Environment Research Center, National Institute of Polar Research

キーワード: 下層植生, 総生産, チシマザサ, フェノロジー, 地温

understory vegetation, gross production, *Sasa kurilensis*, phenology, soil temperature

1. はじめに

近年, 森林が環境変化に与える影響を評価するため大気-陸域生態系間の水・炭素循環について盛んに研究されている。特に北方林は, 地球上の森林面積の3分の1を占める地球上で2番目に大きなバイオームであり, 地球規模の水・炭素循環に重要な役割を果たしている(Thomas and Rowntree, 1992; Keeling et al., 1996; Myneni et al., 1997)。森林の水・炭素循環に関する研究は世界各地で行われているが, 林冠木を対象とした研究が多く, 下層植生を対象とした研究例は少ない(Kelliher et al., 1990; 北村ほか, 2000; 西村ほか, 2004; Sakai et al., 2006)。森林群落の上層高木は林冠の被圧によって下層植生に影響を与えるが, 下層植生も林冠を構成する高木にさまざまな影響を及ぼすことが指摘されるようになった(Li et al., 2012)。特に寒冷域においては, 森林生態系の炭素収支や水収支に対する下層植生の存在の重要性が指摘されている。たとえばSakai et al. (2006)は冷温帯落葉広葉樹林の一次総生産量(GPP)の約25%が下層クマイザサ群落によるものであることを示した。また, Kelliher et al. (1998)は, ロシア北方林における蒸発散の50%以上が森林下層からの蒸発散であることを示した。これらの研究は, 寒冷域特有のさまざまな外的要因が森林全体に対する下層植生の水・炭素収支への貢献に対して大きな影響を与えていることを示唆している。落葉樹林においては林冠木のフェノロジーである開葉と落葉に伴って下層植生の環境が大きく変化すると考えられるため, 林冠フェノロジーを考慮して水・炭素収支と貢献割合の季節変化を明らかにすることも重要である。

しかし, 下層植生を対象とした物質収支に関する研究には気象学的方法やモデルによる研究が多く(Sakai et al., 2006; Kelliher et al., 1998), 生態学的手法を用いた研究例は少ない(北村ほか, 2000; 西村ほか, 2004)。気象学的手法では微気象要素の継続的記録によって群落全体のフラックスやその時間変化を推定できるが, それらの変化に対して植生の構成要素の何がどのように関わったのかについては推察するしかない。一方生態学的手法には煩雑かつ自動化できない作業が必要となるため群落全体のフラックスやその時間変化を推定するには実質的ではないが, 植生-大気間の水や炭素の交換がどの植生のどのような生物的要因によって起こったのかを特定できるという利点がある。

ササ群落は日本の冷温帯林における代表的な下層植生であり, 特に北海道では, 森林563万haの内の約501万haがササ群落をともなっている(豊岡ほか, 1983)。

その広い分布からも, 下層ササ群落は森林の水・炭素収支において重要な植生要素であるといえる。また, 下層ササ群落における炭素収支の研究例はほとんどがクマイザサ群落を対象としている(西村ほか, 2004; Sakai et al., 2006)。チシマザサを対象とした研究としては, 上層木のない開放地のチシマザサ群落の生産量を研究したOshima (1961)の例があるが, 下層チシマザサ群落の研究例は非常に少ない。したがって, ササのなかで最も北部まで分布し, 大型であるチシマザサを研究対象とすることは, 北方林の物質循環に関する研究において重要であるといえる。

そこで本研究では, I. 北海道北部のダケカンバ林の下層チシマザサ群落の光合成・蒸散速度を定量的に調べ炭素・水収支を明らかにすること, II. それらが林冠木のフェノロジーである開葉と落葉に関連してどのように季節変化するのかを明らかにすること, III. 得られた炭素・水収支パターンが寒冷域のどのような生物学的および微気象的特徴に関連しているかを明らかにすること, を研究目的として, 下層チシマザサ群落の水・炭素収支に対し, 個葉の光合成能力と群落構造の調査および微気象データを利用した生態学的手法を用いた推定を試みた。また, フラックス観測データを利用してダケカンバ林群落全体の水・炭素収支を推定し, 寒冷域の下層チシマザサ群落の生理生態学的特徴を明らかにする試みを行った。

2. 材料と方法

2.1 調査地の概要

調査は北海道北部に位置する北海道大学北方生物圏フィールド科学センター雨龍研究林の第413林班内の二次林(44°20'N, 142°15'E, 標高580m)で行った。この調査地は重機による土壌の掻き起こし後に自然更新したダケカンバ(*Betula ermanii* Cham.)が優占しており, 2008年時点で林齢は34年生であった。調査地の林床は地下茎を介して侵入したチシマザサ(*Sasa kurilensis* (Rupr.) Makino et Shibata)に覆われていた。

この森林内に20×30mの調査プロットが1988年に設置されており, その中で野外調査を行なった。また, 気象観測タワーがプロットに隣接して設置しており, フラックス観測等が長期的に行われていた。2007年時点において, 林冠木の個体数密度は3483本ha⁻¹(うちダケカンバ2733本ha⁻¹), 平均胸高直径は8.16cm, 平均樹高は9.93m, 平均枝下高は5.86m, 胸高断面面積合計は21.0m²ha⁻¹であった(北海道大学低温科学研究所寒冷域植物生理生態グループ, 毎木調査データ2007)。

また、この調査プロットにおいてアロメトリックな方法で推定した2006年の上層ダケカンバの葉面積指数(LAI)は $4.56 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ だった(Sumida et al., 2009). 下層チシマザサ植生は平均群落高270 cm, 平均葉面積指数 $1.72 \pm 0.14 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ ($\pm \text{SE}$), 平均バイオマス 1086 g m^{-2} であった(山口, 2008). したがって, 上層樹木と下層ササとを含めた群落 LAI は6以上と推定される.

同研究林母子里教育研究棟敷地内(標高287 m)で観測された気象条件は, 1994年から2007年までの年間平均気温は 4.22°C , 最暖月平均気温は 18.85°C (8月), 最寒月平均気温は -10.63°C (1月), 平均年間降水量は1190 mmであった(北海道大学北方生物圏フィールド科学センター森林圏ステーションデータ <http://www.hokudai.ac.jp/forest/>). 積雪期間は11月中旬から5月中旬であり, この約6ヶ月の間調査地の林床は雪に覆われている.

2.2. 野外調査

本研究では, 下層チシマザサ群落の水・炭素収支を個葉の光合成能力と群落生産構造及び群落内微気象データから推定した. 一方, ダケカンバ林全体の水・炭素収支はフラックスデータから推定した.

2.2.1 下層チシマザサ個葉に対する環境条件を制御した光-光合成関係の測定

2006年7月~10月, 2007年6月~10月の期間に月に二回もしくは一回, 携帯型光合成蒸散測定装置(LI-6400, LI-COR, Nebraska)及びそのLED冷光光源チェンバー(6400-02B)を用いて光-光合成関係の測定を行なった. 各測定日の午前中に, ランダムにいくつかの高さから当年生葉と旧葉(できるだけ林冠を向いている葉)をそれぞれ計3~4枚選び, 葉が枝についたままの状態で行なった. リファレンスライン中の二酸化炭素濃度を360 ppmに, 葉温を 25°C にまた飽差(VPD)は好適な条件に制御し, 光合成有効光量子束密度(PPFD)を自動的に変化させながら光合成速度および暗呼吸速度を記録した. 測定後に, これらの測定葉を採取して実験室に持ち帰り, 葉面積, 乾燥重量等を計測した.

光-光合成曲線は葉温 25°C で測定を行なったが, 10月のような低温下では異なった光-光合成曲線が得られる可能性がある. そのため, 2007年10月にリファレンスの二酸化炭素濃度360 ppm, 葉温 6°C の制御下にて葉温 25°C における測定と同様の方法で1枚の当年生葉に対し, 光合成速度および暗呼吸速度を測定した.

この測定では 25°C における各PPFD $Q [\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}]$ に対する純光合成速度 $A_n [\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}]$, 最大総光合成速度 $A_{\text{max}} [\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}]$ および暗呼吸速度 $R [\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}]$ の実測値が得られる. これらの

実測値の間の関係が下記の非直角双曲線式(Jonson and Thornley, 1984)で近似できると仮定し, 残差二乗和が最小になるように光-光合成曲線の初期勾配パラメタ ϕ と凸度を表すパラメタ θ を決めた.

$$A_n = \frac{\phi \times Q + A_{\text{max}} - \sqrt{(\phi \times Q + A_{\text{max}})^2 - 4 \times \phi \times Q \times \theta \times A_{\text{max}}}}{2\theta} - R \quad (1)$$

各測定葉データは葉齢別, 月別に平均したものに対して, 光-光合成曲線を作成した.

2.2.2 自然条件下における下層のチシマザサ個葉の光合成の日変化の測定

また2006年には, 様々な環境条件に対する光合成・蒸散および気孔コンダクタンスの応答とそれらの日変化を調べるために, LI-6400用の透明チェンバーヘッドを用いてインタクトな状態のチシマザサの葉の光合成速度の終日測定を行った. 測定項目は光合成・蒸散速度および, 気孔コンダクタンス, VPD, 気温, 葉温, 相対湿度, PPFDである. 上記の制御条件下における測定の前日に制御条件下における測定と同じ葉を用いて, リファレンスライン中の二酸化炭素濃度を360 ppmに制御した以外は測定環境を自然条件にして日出から日没まで1時間おきにこれらの瞬間値を記録した.

2.2.3 下層チシマザサ群落の生産構造の推定

チシマザサ群落内部の光環境と群落の総葉面積や地上部バイオマスを推定するために, 2006年7月~10月の期間及び2007年6月において, $2 \times 2 \text{ m}$ のプロットを毎月2プロットずつ調査区周辺から無作為に設定し, 群落高30 cm毎に層別刈取りを行った. 鉛直方向に30 cmの層ごとに葉と稈を刈取り, 2プロットのデータを月別に平均した.

これら10プロットの層別刈取り区のうち7月の刈取り時に2プロットで, 10月の刈取り時に1プロットで, ササ群落内部の相対光合成有効光量子束密度(RPPFD)の減衰を調べた. 2個の光量子センサーを付けたデータロガー(LI-1400, LI-COR, Nebraska)を用いて群落上部と内部の光の同時測定を行った. この測定は各層別刈取り調査区内で刈取り前に地上高30 cm毎に20~40ヶ所に測定した. 測定は直達光の影響を受けにくい曇りの日や夕暮れ時に行なった. この結果をすべて用い, Beer-Lambert 則を仮定して相対光強度-積算葉面積関係を求めた.

$$I = I_0 e^{-KF} \quad (2)$$

ここで, I は群落内のある高さでのPPFD ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), I_0 は群落上部のPPFD ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), F は積算葉面積, K は吸光係数を表す.

2.2.4 下層チシマザサ群落内微気象データ

群落内の微気象データとして、2006年6月4日～10月28日、2007年6月14日～10月28日（但し、2006年8月1日～4日は欠測）の期間に記録された調査プロットの地上1.5mの温湿度、地上3mのPPFD、深さ5cmの地温、及び2007年7月から10月の期間に記録された開放地チシマザサ純群落の地上1.5mの温湿度のデータ（山田雅仁、未発表）を使用した。地温に関しては6月以前のデータも記録されていたので、4月30日（DOY=120）まで遡って利用した。観測は上記の期間に温湿度は1ヶ所、PPFDは3ヶ所（プロット南西部の外側）で行ない、10分平均値を記録した。

2.2.5 開放地のチシマザサ光合成能力

上層木の有無が下層のチシマザサの光合成能力に影響を与えるのか、また下層チシマザサ群落と開放地（高木が侵入していない状態）のチシマザサ純群落の水・炭素収支がどのように異なるのかを調べるために、2007年の6月～8月の期間に下層チシマザサ調査区の北側の開放地のチシマザサ純群落において、2.2.1と同じ方法で葉の光合成能力を調べ、光－光合成曲線を作成した。

2.2.6 チシマザササンプルの計測と分析

野外で光合成測定に用いたササの葉の試料は実験室に持ち帰り、葉面積計（LI-1200, LI-COR, Nebraska）を使用して葉面積を測定後、80°Cで48時間以上乾燥させた後乾燥重量を測定し、葉面積と乾燥重量から比葉面積（SLA）を算出した。

また、層別刈取り法によって採取した試料は実験室に持ち帰り、葉と稈に分け、高さ別に葉面積計にて葉面積を測定し、乾燥機にて80°Cで48時間以上乾燥後に乾燥重量を測定した。

2.2.7 大気－ダケカンバ林間の水・炭素循環量

大気－森林間の全体の水・炭素循環量を評価するため、CREST/WECNoF（JST/CREST、「北方林地帯における水循環特性と植物生態生理のパラメータ化」代表 太田岳史（名古屋大学大学院生命農学研究科教授、2002-2007））の研究プロジェクトの一環として、同調査地において渦相関法によりタワー観測が行なわれていた。これらの観測データのなかから、30分平均の二酸化炭素フラックスと潜熱フラックス、及びタワー上部のPPFDの本研究調査期間の観測データ（中井太郎、未発表）を提供していただいた。また、同調査地において2006年から2007年にかけて観測されている土壌呼吸データ（兒玉裕二、未発表）を提供していただいた。

2.3 データ解析と推定方法

2.3.1 下層チシマザサ群落の炭素収支

2.3.1.1 下層チシマザサ個葉による光合成の気温に対する依存性の推定

本研究の実測データで得られた個葉の光－光合成曲線は、葉温（25°C）やVPD（0.3～1.0 kPa）が好適な条件下で作成している。下層チシマザサ調査地ではVPDは自然条件下でも比較的好適な範囲（0.5 kPa 前後）にあったが、気温に関しては測定日時によってかなりの変動があった。このため、自然条件下の個葉の光合成速度を推定する際、光－光合成曲線に自然条件下のPPFDの実測値を代入するだけでは不十分であり、光合成速度に対する気温の影響も考慮する必要がある。そこで、自然条件下における光合成の日変化測定のデータをすべて用い、これにJarvis型のモデル（Jarvis, 1976）を適用して、温度－光合成関係を推定した。

このモデルでは、光、温度およびVPDの3つの環境要因がすべて最適な場合の最大総光合成速度を $P_{\max}$ と定義する。また、これらの3つの環境要因のうち2つが最適な場合に実現可能な総光合成速度は、残りの1つの環境要因のみに制限されると仮定している。このように3つの環境要因の制限を受けた状態における総光合成速度 P_g の $P_{\max}$ に対する相対値を「可能光合成速度」と呼ぶことにする。可能光合成速度は0以上1以下の値を取り、光、温度またはVPDの関数として表される。たとえば温度やVPDが最適に保たれた場合（ $F_2 = F_3 = 1$ ）は、総光合成速度 P_g は(4)式の光－可能光合成関係を表す関数 F_1 （ $0 \leq F_1 \leq 1$ ）のみによって規定され、 $P_g = P_{\max} \times F_1$ で表される。 F_1 、 F_2 、 F_3 もそれぞれ0以上1以下の値をとる。

$$P_g = P_{\max} \times F_1(Q) \times F_2(T) \times F_3(D), \quad (3)$$

ただし、

$$F_1(Q) = \frac{\frac{\phi_{\max}}{P_{\max}} \times Q + 1 - \sqrt{\left(\frac{\phi_{\max}}{P_{\max}} \times Q + 1\right)^2 - 4 \times \frac{\phi_{\max}}{P_{\max}} \times Q \times \theta_A}}{2\theta_A}, \quad (4)$$

$$F_2(T) = -\frac{(T - T_{\min})(T - T_{\max})}{1/4(T_{\max} - T_{\min})^2}, \quad (5)$$

$$F_3(D) = \frac{D^a \text{EXP}(-b \times D)}{(a/b)^a \text{EXP}(-a)}. \quad (6)$$

(3)式においては、個葉の総光合成速度 P_g [$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$] が、 Q (=PPFD; [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]), T (=気温; [°C]), および D (=VPD; [kPa]) の関数の積として表現されていることがわかる。(4), (5), (6)式で表される曲線の形はそれぞれ図1(a), 1(b), 1(c)に示されている。通常Jarvis型モデルでは、 P_g , Q , T , および D の実測値から(3)式のパラメーター (= (4), (5), (6)式のパラメーター) を同時に推定するため

の回帰を行うが、本研究では、可能光合成速度に対する温度の影響、すなわち(5)式のパラメータ $T_{\max}$ (=光合成が可能な最大気温; [°C]), $T_{\min}$ (=光合成が可能な最低気温; [°C]) を決定することが最大の目的であるため、(3)式のパラメータ推定の際の収束のしやすさを考慮して、以下のようにいくつかのパラメータを実際に得られた値に近くなるような特定の値に設定した。 $P_{\max}$ はすべての環境条件が同時に最適となった場合の潜在的な最大総光合成速度 [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] を表すことから、(1)式の最大総光合成速度の実測最大値 $A_{\max}$ の1.1倍の値に任意に設定した。(4)式において $\Phi_{\max}$ は光-光合成曲線初期勾配 ϕ の実測の最大値、 θ_A は凸度 θ の実測平均値を用いた。(5)式においては、 $T_{\max}$ は45°C以下となるように制限し、また、 $T_{\max}$ から $T_{\min}$ までの幅を50°Cになるように任意に設定した。(6)式においては、VPDが0.55 kPaで可能な最大光合成速度になるように係数 a , b を設定した ($a=b/0.55$)。また、これらのパラメータ設定の際は、葉温6°Cで測定した光-光

合成関係から得た実測値に合うように ($T, F_2(T)) = (6^\circ\text{C}, 0.6)$ 付近の点を通るように考慮した。以上の設定の結果、実際に(1)式の回帰によって決定しなければならないパラメータは(5)式の $T_{\min}$ と(6)式の a である。これらの値を、 Q , T , および D が様々な条件の下で測定した P_g の観測値と(3)式による推定値との差の2乗和が最小になるように Microsoft Excel 2010 (Microsoft 社) のソルバー機能を使用して求めた(図1)。観測値と推定値との関係をプロットし(図1(d)), 回帰式を作成して推定精度の確認を行った。

温度-可能光合成曲線をこのように推定した一方で、光-光合成曲線における初期勾配は光化学反応であり、温度の影響を受けにくいこと、および10月の低温下での測定時に初期勾配が観測最大値を示したことから、光-光合成曲線の初期勾配の範囲での光合成の温度依存性は無視できると仮定した。(1)式の $\text{PPFD} \leq 100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の範囲を初期勾配として、この範囲には Jarvis 型モデルの温度-可能光合成曲線関係は使用せず(1)式

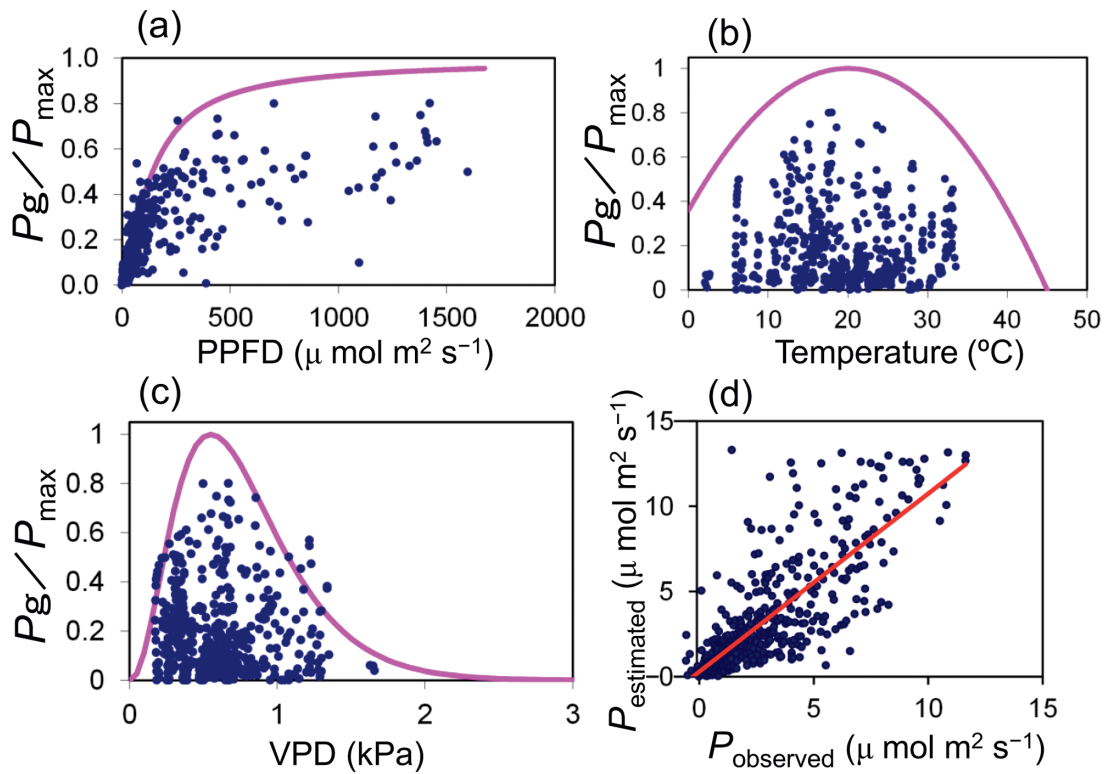


図1：下層チシマササの個葉測定データに対する Jarvis 型関数による温度-可能総光合成曲線の推定。各点は野外での自然条件下における観測値、曲線は推定された関数形を示す。仮定したパラメタ値および式は $\phi_{\max}/P_{\max}=0.0047$, $\theta_A=0.065$, $b=0.55a$ 。算出したパラメタ値は $a=2.448$, $T_{\min}=5$, $T_{\max}=45$ 。(a) 光-可能光合成速度関係、(b) 温度-可能光合成速度関係、(c) VPD-可能光合成速度関係、(d) 総光合成速度の観測値 (P_{observed}) と(1)式(本文2.3.1.1)による推定値 ($P_{\text{estimated}}$) との比較。直線は回帰式 ($P_{\text{estimated}}=0.292+1.046 \times P_{\text{observed}}$, $R^2=0.649$, $P<0.000$, 標準誤差=1.909)。回帰式の傾きは1との有意差はなかった ($P=0.05$)。

Figure 1 : Estimation of the air temperature-maximum possible gross photosynthesis curve of the Jarvis-type function using the individual-leaf measurement data of understory *Sasa kurilensis* plants. Dots show values measured under natural conditions in the field, and curves represent the functions estimated. Assumed coefficients/equations are: $\phi_{\max}/P_{\max}=0.0047$, $\theta_A=0.065$, $b=0.55a$. Estimated coefficients are $a=2.448$, $T_{\min}=5$, $T_{\max}=45$. (a) Light-maximum possible gross photosynthesis relationship, (b) air temperature-maximum possible gross photosynthesis relationship, (c) VPD-maximum possible gross photosynthesis relationship, and (d) a comparison of observed gross photosynthesis (P_{observed}) and the values ($P_{\text{estimated}}$) estimated using Equation (1) (2.3.1.1 in the text). The straight line shows the regression line ($P_{\text{estimated}}=0.292+1.046 \times P_{\text{observed}}$, $R^2=0.649$, $P<0.000$, standard error=1.909), where the slope was not significantly different from one ($P=0.05$).

のみの値を用いて光合成速度を推定した。

2.3.1.2 下層チシマザサ個葉による呼吸の温度依存性の推定

また, 暗呼吸速度は終日観測の暗呼吸データの温度と呼吸速度との関係を下記の式のように指数関係で回帰し葉齢別に温度-呼吸曲線を作成した(山口, 2008; 当年生葉 $P < 0.001$ 旧葉 $P < 0.001$)。

$$\text{当年生葉)} R = 0.0269928 \times \exp(0.12194 \times T) \quad (7)$$

$$\text{旧葉)} R = 0.049532 \times \exp(0.088077 \times T) \quad (8)$$

R は葉の暗呼吸速度 [$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$], T は温度 [$^{\circ}\text{C}$] を表す。

2.3.1.3 下層チシマザサ群落の総一次生産 (GPP) の推定

2.2.5 の群落内微気象観測で得られたチシマザサ群落上部の PPFD データ, 層別刈取りより得られた月別平均の群落内部の積算葉面積と(2)式より, 観測期間のチシマザサ群落内部の群落高別の 10 分おきの PPFD を推定した。次に, 純光合成速度を表す(1)式から呼吸速度 R を除いた総光合成を表す次式を用いて以下の作業を行った。

$$P_g = \frac{\phi \times Q + A_{\max} - \sqrt{(\phi \times Q + A_{\max})^2 - 4 \times \phi \times Q \times \theta \times A_{\max}}}{2\theta} \quad (1')$$

ここで各記号は P_g : 総光合成速度 [$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$] 以外は(1)式の記号と同じである。この(1')式に群落内部の高さ別の PPFD を代入し, 群落高別の個葉の総光合成速度を算出した。次に, 下層チシマザサ群落内気温データと温度-可能光合成曲線((5)式)から各気温での $P_g/P_{\max}$ を算出した。この $P_g/P_{\max}$ を(1')式から算出した個葉の総光合成速度にかけ合わせ, 各気温で実現できる個葉の総光合成速度を推定した。

推定した個葉の総光合成速度に, 月別層別刈取りで得られた群落葉面積をかけて, 10 分ごとの群落 GPP を算出した。この 10 分間の値を 1 日あたりに積算し, さらに月あたり, 年あたりに積算した。この作業を測定期間にわたり, 群落高別及び葉齢別に行なった。

2.3.1.4 下層チシマザサの葉群呼吸速度と稈の呼吸速度の推定

群落内気温データと温度-呼吸曲線から葉の暗呼吸速度を推定し, 群落 GPP 推定と同様の方法で, 葉齢別に測定期間の群落呼吸速度を推定した。

また, 稈の呼吸速度は, 西村ほか(2004)による下記のクマイザサ稈の温度-呼吸関係を用い, 気温データと層別刈取りから得られたチシマザサ稈のバイオマスを測定期間平均した値より測定期間ごとの稈の呼吸速度を推

定した。

$$R_{\text{culm}} = 0.011 \times \exp(0.0894 \times T) \quad (R^2 = 0.3896) \quad (9)$$

$$R_{\text{culm}} = 0.0023 \times \exp(0.1412 \times T) \quad (R^2 = 0.6575) \quad (10)$$

ここで, R_{culm} は稈呼吸速度 [$\text{mgCO}_2 \text{ g d.w.}^{-1} \text{ hr}^{-1}$], T は気温 [$^{\circ}\text{C}$] を表す。(9)式は 6 月~7 月に用い, (10)式は 8 月~10 月までに用いた。

但し, 前述の群落の葉の呼吸速度と稈の呼吸速度に関しては, 群落内部の気温は高さによらず一定と仮定しているので群落高別には推定していない。

2.3.1.5 下層チシマザサ群落の剰余生産速度および地上部 NPP の推定

2.3.1.3 の群落光合成速度と 2.3.1.4 の葉群呼吸速度から, 以下の方法で下層のチシマザサ群落の葉群剰余生産速度を推定した。葉群剰余生産速度は次式で定義される。

$$P_s = GPP - R_{\text{leaf}} \quad (11)$$

ここで P_s は剰余生産速度 [$\text{tCO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ day}^{-1}$], R_{leaf} は葉群呼吸速度 [$\text{tCO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ day}^{-1}$] を表す。

チシマザサの地下部の呼吸速度が不明なので総生産速度から純生産速度を計算することはできないが, 便宜的に次式で計算される $\text{ANPP}_{\text{sasa}}$ [$\text{tCO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ day}^{-1}$] を下層チシマザサの地上部純生産速度(地上部 NPP)と呼ぶことにする。

$$\text{ANPP}_{\text{sasa}} = P_s - R_{\text{culm}} \quad (12)$$

ここで, R_{culm} はササの稈呼吸速度 [$\text{tCO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ day}^{-1}$] を表す。 $\text{ANPP}_{\text{sasa}}$ はまた, 下層ササの総生産速度 GPP_{sasa} からササの地上部の呼吸速度を差し引いた残り, および下層ササの純一次生産速度 NPP に地下部(根と地下茎)の呼吸速度(=未計測)を足したものの ($\text{ANPP}_{\text{sasa}} = \text{GPP}_{\text{sasa}} - R_{\text{sasa-Aboveground}} = \text{NPP} + R_{\text{sasa-Belowground}}$) にも相当する。言い換えれば, 下層ササの NPP は, $\text{ANPP}_{\text{sasa}}$ からさらに地下部の呼吸速度を差し引いたものである。

2.4 下層チシマザサ群落の水収支

本研究ではチシマザサ群落の蒸散速度は個葉の気孔コンダクタンスと葉周辺の VPD によって推定する。そのためには, LI-6400 での測定時以外の連続した気孔コンダクタンスと VPD のデータが必要であった。そこで以下の方法で気孔コンダクタンスと VPD を個葉の光合成速度および群落内気象データから算出した。

2.4.1 下層チシマザサ群落内部の高さ別気孔コンダクタンス推定

測定期間のチシマザサ群落蒸散量の推定のためには,

LI-6400 での測定時以外の連続した気孔コンダクタンスデータが必要であるため、2.3.1.3において推定した測定期間における群落高別の個葉純光合成速度と群落内相対湿度データを用いて、Ball-Berry の関係式 (Collatz et al., 1991) から群落高別の個葉気孔コンダクタンスを推定した。

$$g_s = m \frac{A_n h_s}{C_s} + b \quad (13)$$

ここで、 g_s は CO_2 の気孔コンダクタンス [$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$], A_n は個葉の純光合成速度 [$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$], h_s は相対湿度 [dimension less], C_s は：葉周辺大気 CO_2 濃度 [ppm], m と b は定数でありそれぞれ 9 [dimension less], $0.01 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ である。なお、 C_s は測定が困難であるため 360 ppm に固定した。

2.4.2 下層チシマザサ群落内部の高さ別 VPD 推定

測定期間のチシマザサ群落蒸散量の推定のためには、LI-6400 での測定時以外の連続した VPD データが必要である。必要な VPD は葉内水蒸気圧と大気水蒸気圧との差であるため、葉温の推定が必要である。そこで、葉の受ける PPFD と葉温と気温との差を LI-6400 による自然条件下における測定データから下記の直線関係で回帰した ($P < 0.001, R^2 = 0.63$)。

$$T_{\text{leaf}} - T = 0.001592 \times \text{PPFD} - 1.059 \quad (14)$$

ここで、 T_{leaf} は葉温 [$^{\circ}\text{C}$], T は気温 [$^{\circ}\text{C}$] を表す。

この回帰式と 2.3.1.3 の群落高別 PPFD データから群落高別の葉温を推定した。推定した葉温と群落内相対湿度データと以下の式から群落高別の個葉周辺の VPD を推定した (Buck, 1981)。

$$\text{VPD} = e_s(T_{\text{leaf}}) - e_s(T) \times h_s \quad (15)$$

$$e_s(T) = 0.611 \exp\left(\frac{17.502 \times T}{240.97 + T}\right) \quad (16)$$

$e_s(T_{\text{leaf}})$ および $e_s(T)$ はそれぞれ葉温 T_{leaf} および気温 T における飽和水蒸気圧 [kPa], h_s は相対湿度 [dimension less] を表す。

2.4.3 下層チシマザサ群落内部の高さ別蒸散速度の推定

蒸散は、大気と葉内の H_2O 濃度差にしたがって H_2O が移動することにより起こる。 H_2O の拡散は Fick の第一法則によって記述でき、水蒸気濃度の差および気孔抵抗と境界層抵抗が蒸散速度を決める要因である。水蒸気濃度と水蒸気圧は比例関係にあることから、蒸散速度は下記の関係式によって表される (Taiz and Zeiger, 2002)。

$$E = k \frac{e_s(T_{\text{leaf}}) - e_s(T) \times h_s}{r_s + r_b} = k \times \text{VPD} \times g_{\text{tw}} \quad (17)$$

ここで、 E は蒸散速度 [$\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$], $e_s(T_{\text{leaf}})$ および $e_s(T)$ はそれぞれ葉温 T_{leaf} [$^{\circ}\text{C}$] および温度 T [$^{\circ}\text{C}$] における飽和水蒸気圧 [kPa], h_s は相対湿度 [dimension less], r_s は気孔抵抗 [$(\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1})^{-1}$], r_b は境界層抵抗 [$(\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1})^{-1}$], g_{tw} は H_2O のコンダクタンス [$\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$], k は係数を表す。

上記の(17)式と H_2O のコンダクタンス (g_{tw}) は CO_2 のコンダクタンス (g_s) の 1.6 倍であることから、LI-6400 での測定データから蒸散速度を算出する回帰式を作成し係数 k を求め ($P < 0.0001$)、次式を得た。

$$E = 10.087 \times 1.6 \times g_s \times \text{VPD} \quad (18)$$

さらに 2.4.1 で推定した個葉の気孔コンダクタンスと 2.4.2 で推定した VPD より(18)式を用いて、群落高別に個葉の蒸散速度を推定した。この個葉の蒸散速度推定値に高さ別の群落葉面積を掛け合わせ、群落蒸散速度を推定した。

2.5 開放地のチシマザサの光合成量と蒸散量の推定方法

2.5.1 開放地チシマザサ純群落の葉量と生産構造

開放地のチシマザサ群落では層別刈取りを行っていないため、層別の葉面積垂直分布は、下層チシマザサの 10 プロット分の刈取りデータの平均に等しいと仮定した。群落の葉量は 2006 年に刈取った 3 プロットの平均値 ($\text{LAI} = 3.6$) を使用し (Laska Kamil, 未発表データ)、この平均値が葉面積の垂直分布の積算値と一致するように生産構造を推定した。2.1 で述べたように、ダケカンバ林全群落の LAI は 6 以上と推定されるので、開放地チシマザサの LAI はその 6 割程度だったと推定される。

2.5.2 開放地チシマザサの群落総光合成 (GPP) と群落蒸散量の推定

群落光合成・蒸散速度は、下層チシマザサと同様の方法で測定期間において推定した。なお、光-光合成曲線は 2007 年 6 月から 8 月までの測定データしかないため、この 3 ヶ月の平均値を使用した。測定期間に作成した光-光合成曲線の最大総光合成速度 (A_{max})、初期勾配 (ϕ) および凸度 (θ) には、葉齢による有意差がなかったため、開放地チシマザサ群落の GPP 推定には、葉齢の区別は行わなかった。群落上部における入射光量には気象観測タワー上部の観測データを使用した。

2.6 ダケカンバ群落全体の水・炭素収支のデータ取得と推定

2.2.7 で説明した CO_2 フラックスと潜熱フラックス及び気象観測タワー上部 PPFD のデータ (CREST/ WECNoF (JST/CREST, 「北方林地帯における水循

環境特性と植物生態生理のパラメータ化」の観測データ)より, 森林の生態系純生産量 (NEP) と蒸発散量及び, 地上部による純一次生産量 (地上部による NPP) を算出した.

CO₂ フラックス (F_c , [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]) は, GPP と生態系呼吸 (植生による呼吸+土壌呼吸) の要素からなる森林生態系の正味の CO₂ 収支であり, 生態系純生産速度 (NEP) とほぼ同義である (但し, 符号が逆になる). CO₂ フラックスデータから異常値を除去した後, それにより生じた欠測値の穴埋め (Gap filling) を以下の方法で行った (中井太郎, 未発表). 後述の(19)式で示される日中のフラックス F_{CDAY} とタワー上部の PPFD との関係に強く依存していたことから (山口, 2008; $P < 0.000$, 回帰の標準誤差 = $5.154 [\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}]$, d.f. = 4842), この解析では温度に対する依存性を無視し, 日中のデータに対しては F_c と気象観測タワー上部 PPFD (Q , [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]) との回帰式 (19) 式) に PPFD 実測値を代入して F_c を推定した. また夜間のデータに対しては F_c と気温 (T , °C) との回帰式 (20 式, $P < 0.001$) を準備し, Q および T の実測値から夜間の CO₂ フラックス [$\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$] を推定した.

$$F_{\text{CDAY}} = -\frac{\phi \times Q + \text{GPP}_{\text{max}} - \sqrt{(\phi \times Q + \text{GPP}_{\text{max}})^2 - 4 \times \phi \times Q \times \theta \times \text{GPP}_{\text{max}}}}{2\theta} + R_0 \quad (19)$$

$$F_{\text{CNIGHT}} = 0.47258 \times \exp(0.099313 \times T) \quad (20)$$

ここで F_c は CO₂ フラックス [$\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$], ϕ は初期勾配 (=0.0378), θ (=0.2345) は凸度, GPP_{max} (=32.03) は(19)式の曲線の上限值 [$\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$], R_0 (=3.0581) は PPFD が 0 と仮定したときの生態系総呼吸速度 [$\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$] である. 30 分ごとの F_{CDAY} または F_{CNIGHT} の積算で 1 日あたりの F_c を推定した.

また, 2.2.7 による土壌呼吸の観測データを利用し, 1 分おきの土壌呼吸速度を算出し, 温度との関係をプロットすることにより温度-土壌呼吸曲線を作成した ($P < 0.001$).

$$SR = 3.0419 \times \exp(0.0907 \times T_{\text{soil}}) \quad (21)$$

ここで, SR は土壌呼吸速度 [$\text{gCO}_2 \text{m}^{-2} \text{day}^{-1}$] を表し, T_{soil} は土壌温度 [°C] を表す. (21)式と群落内の地温データ (深さ 5 cm) から測定期間の土壌呼吸速度を推定した. ダケカンバとササを含む森林全体の地上部 NPP, $\text{ANPP}_{\text{Ecosys}}$ [$\text{tCO}_2 \text{ha}^{-1} \text{day}^{-1}$] を次式で算出した.

$$\text{ANPP}_{\text{Ecosys}} = \text{NEP} + SR \quad (22)$$

$\text{ANPP}_{\text{Ecosys}}$ は群落全体の総生産速度 GPP から植物

(ササおよび樹木) の地上部の呼吸速度を差し引いた残り, および群落の純一次生産速度に地下部の呼吸速度を足したもの ($\text{ANPP}_{\text{Ecosys}} = \text{GPP} - R_{\text{Aboveground}} = \text{NPP} + R_{\text{Belowground}}$) に相当する.

潜熱フラックスデータ (IE) は異常値を除いた後, Gap filling を IE と PPFD との回帰式を用いて行なった (中井太郎, 未発表) ($P < 0.001$).

$$IE = 12.008 + 0.18433 \times Q \quad (23)$$

IE は潜熱フラックス [W m^{-2}] を表す. 潜熱フラックスデータは森林生態系の正味の H₂O 収支であり, これを森林の蒸発散量に換算した.

3. 結果

3.1 調査対象期間の気象

調査対象期間 (2006 年 6 月 4 日~10 月 28 日, 2007 年 6 月 14 日~10 月 28 日) (但し, 2006 年 8 月 1 日~4 日は欠測) における, 下層チシマザサ群落上部 (地上 3 m) とダケカンバ群落上部 (=気象観測タワー上部) の PPFD (夜間の測定データを除いた日中あたりの平均値) の季節変化を図 2 (a) に示した. 群落上部の PPFD は 6 月下旬から 7 月にかけて最大値を示し, その後は減少していた (図 2 (a)). また, 林冠木であるダケカンバの落葉開始後の林冠が開放しつつある 10 月頃に急激に下層の PPFD が増加した. 一方春期のダケカンバの展葉前の林冠が開放している時期 (6 月 DOY152-181) には下層チシマザサ群落上部の季節変化に伴う PPFD の変化は大きくなかった. 林冠が閉鎖している期間 (7 月から 9 月 DOY182-273) には, 短い時間のサンフレックス以外の PPFD は林床にあまり届いていなかった. 2007 年はダケカンバの落葉がやや遅れたために, 下層チシマザサ群落上部の PPFD の増加する時期が 2006 年より遅くなった. 林冠が開放している期間 (6 月, 10 月) よりも, 林冠が閉鎖している期間 (7 月から 9 月) の方が, 下層の地上高 1.5 m の日中平均湿度は高い傾向にあった (図 2 (b)).

地下 5 cm の全日平均地温は, 両年とも積雪が残る 5 月前半は 0 °C 以下だったが, 林冠木の展葉開始 (およそ DOY=150) 前に増加した (図 3). しかし, 両年とも地上部の日中の平均気温よりも地温の日平均値のほうが低い傾向が 8 月中旬まで続いた.

3.2 ダケカンバ林全体の地上部純生産 $\text{ANPP}_{\text{Ecosys}}$, 下層チシマザサの地上部純生産 $\text{ANPP}_{\text{Sasa}}$ と総生産 GPP_{Sasa} , および開放地チシマザサの総生産 GPP_{Open}

測定期間における 1 日あたりの森林全体の地上部 NPP ($\text{ANPP}_{\text{Ecosys}}$), 下層チシマザサの地上部純生産

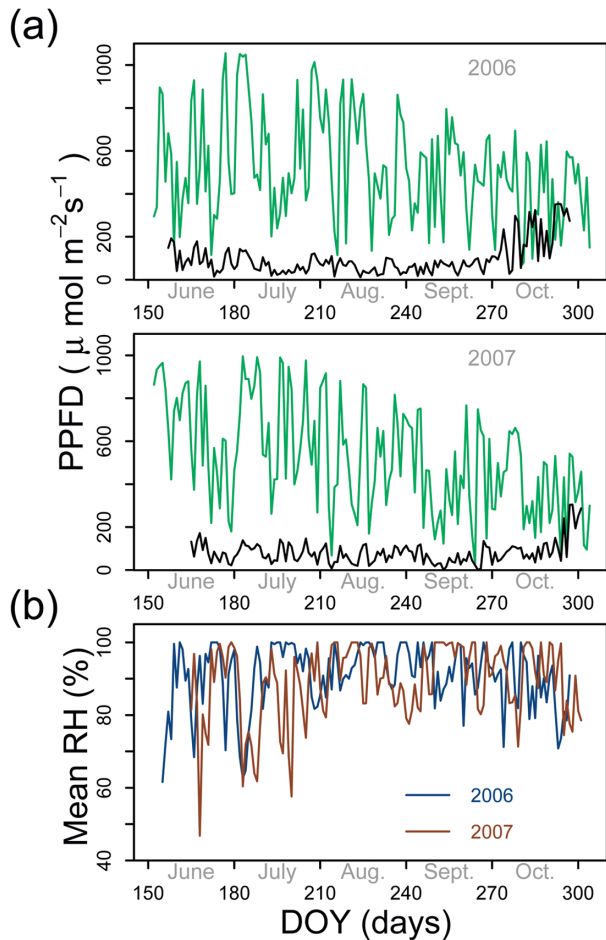


図2：ダケカンバ群落の光環境と相対湿度の季節変化。(a) 2006年および2007年のダケカンバ群落上部（緑線）および下層チシマザサ上（地上高3m；黒線）の日中の平均光合成有効波長光子束密度PPFDの季節変化。(b) 2006年（青線）および2007年（茶線）の下層チシマザサ群落内（地上高1.5m）における、夜間の値を除いた日中の平均相対湿度の季節変化。林冠ダケカンバの展葉期は2006, 2007年ともおよそ6月1日～6月30日（DOY=152～181），落葉開始は2006年はおおよそ9月29日（DOY=272），2007年はおおよそ10月12日（DOY=285）。

Figure 2: Seasonal changes of light conditions and relative humidity of the *Betula ermanii* forest. (a) Mean daytime photosynthetically-active photon flux density (PPFD) above the forest canopy (green) and above the foliage of the understory *Sasa kurilensis* (3 m above ground; black) in 2006 and 2007. (b) Daily-mean relative humidity (excluding nighttime) within the understory *S. kurilensis* vegetation (1.5 m above ground) in 2006 (blue) and 2007 (brown). Leaf flush of *B. ermanii* in the forest canopy occurred during ca. June 1st-June 30th (DOY=152～181) in both 2006 and 2007, and the leaf fall started on ca. September 29th (DOY=272) in 2006, and on ca. October 12th (DOY=285) in 2007.

ANPP_{Sasa} と総生産 (GPP_{Sasa})，および開放地チシマザサの総生産 (GPP_{open}) の季節変化を図4に示す。ダケカンバ林全体の ANPP_{Ecosys} (図4, 黒線) および開放地チシマザサの GPP_{open} (図4, 緑線) は7月に最大値をとり，その後減少していくという気象観測タワー上部のPPFDの季節変化(図2)の傾向を反映していた。ダケカンバ林全体の ANPP_{Ecosys} と開放地チシマザサ純群落の GPP_{open} とは非常に良く似た値を示した。測定

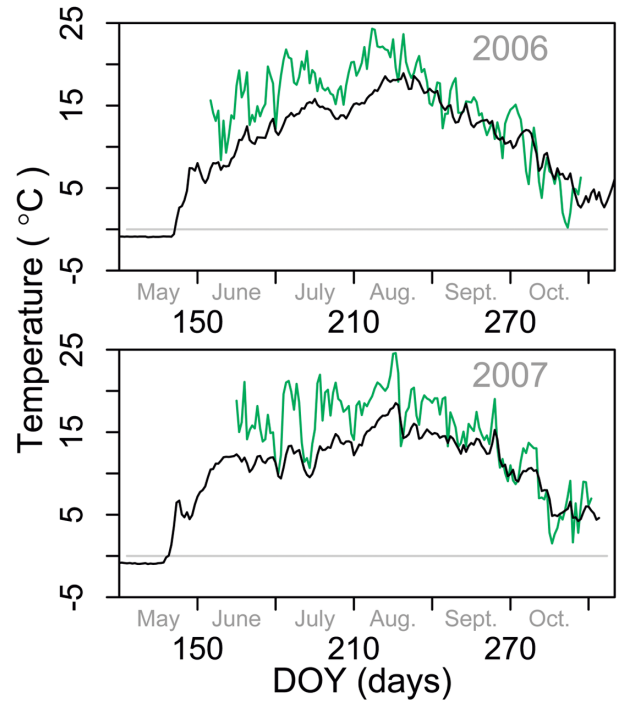


図3：下層チシマザサ群落の地上高1.5mの気温（緑線）と地下5cmの地温（黒線）の季節変化。気温は夜間の値を除いた日中の平均値，地温は1日あたりの平均値を示す。林冠ダケカンバの展葉期は2006, 2007年ともおよそ6月1日～6月30日（DOY=152～181），落葉開始は2006年はおおよそ9月29日（DOY=272），2007年はおおよそ10月12日（DOY=285）。

Figure 3: Seasonal changes of the air temperature at 1.5-m height above ground (green) and the soil temperature at 5-cm depth below the soil surface within the understory *S. kurilensis* vegetation. Leaf flush of *B. ermanii* in the forest canopy occurred during ca. June 1st-June 30th (DOY=152～181) in both 2006 and 2007, and leaf fall started on ca. September 29th (DOY=272) in 2006, and on ca. October 12th (DOY=285) in 2007.

期間を通した値も，ダケカンバ林全体の ANPP_{Ecosys} では33.3 (2006年) および33.7 (2007年) tCO₂ ha⁻¹ 5-month⁻¹ (表1(a))，開放地チシマザサ純群落の GPP_{open} では32.6 (2006年) および30.0 (2007年) tCO₂ ha⁻¹ 5-month⁻¹ (表1(c)) とよく似た値を示した。ANPP_{Ecosys} にさらに地上部の呼吸速度（未推定）を足したものがダケカンバ林全体の GPP となる（(22)式）ので，ダケカンバ林全体の GPP は開放地チシマザサ純群落の GPP_{open} よりもさらに大きいと考えられる。このことは，開放地チシマザサ純群落よりダケカンバ林群落のほうがLAIが大きかったこと（2.5.1）からも示唆される。

一方，開放地チシマザサ純群落の GPP_{open} に対する森林下層のチシマザサの総生産 GPP_{Sasa} の割合は，生育期間の平均で20%強しかなかった（表1(d))。GPP_{Sasa} のうちササ地上部呼吸速度RAが占める割合は，夏季に高くなった（表1(d))。このため，下層チシマザサの地上部純生産 ANPP_{Sasa} (図4, 青線) は林冠木が展葉を終える6月後半以降しばしば負の値を示し

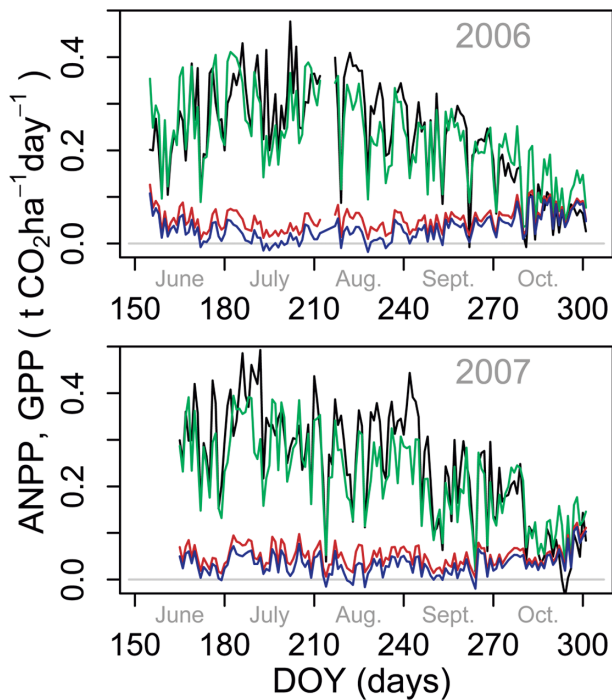


図4：タワー観測に基づくダケカンバ群落全体の地上部純生産速度 $ANPP_{Ecosys}$ (黒線), チシマザサ個葉測定に基づく開放地チシマザサ純群落の総生産速度 GPP_{Open} (緑線), 個葉測定に基づく下層チシマザサ群落の総生産速度 GPP_{Sasa} (赤線), および下層チシマザサの地上部純生産速度 $ANPP_{Sasa}$ (青線) の季節変化. タワー観測のデータソースはCREST/WECNoF (JST/CREST, 「北方林地帯における水循環特性と植物生態生理のパラメータ化」).

Figure 4: Seasonal changes of the aboveground net primary production of the whole *Betula ermanii* community ($ANPP_{Ecosys}$; black) based on the flux tower observation data, the gross primary production of the pure *Sasa kurilensis* stand in the open site (GPP_{Open} ; green) based on individual-leaf measurements, and the gross primary production (GPP_{Sasa} ; red) and the aboveground net primary production ($ANPP_{Sasa}$; blue) of the understory *S. kurilensis* vegetation in the *B. ermanii* community based on individual-leaf measurements. The flux tower observation data were provided by the CREST/WECNoF project (P. I.: Prof. Takeshi Ohta, Nagoya University, Japan) sponsored by the sponsored by the Core Research for Evolutional Science and Technology (CREST), Japan Science and Technology Agency (JST).

ていた.

これに対し, ダケカンバ林全体の $ANPP_{Ecosys}$ に対する下層チシマザサの $ANPP_{Sasa}$ の割合は9月までは低く推移したが, ダケカンバの落葉が進行した10月においては74% (2006年) および53% (2007年) を占めた (図4, 表1(d)).

下層チシマザサは7月頃新葉を徐々に展開させた結果, 生育期間後期には下層チシマザサ GPP_{Sasa} の1/2程度を当年生葉が占めるようになった (図5). また, 当年生葉の呼吸速度が葉群呼吸速度に占める割合も夏季以降増加した (図6). 図6には測定期間における1日あたりの稈 (地上部) の呼吸速度の季節変化も示してある. 稈の呼吸速度は気温から推定しているため (9),

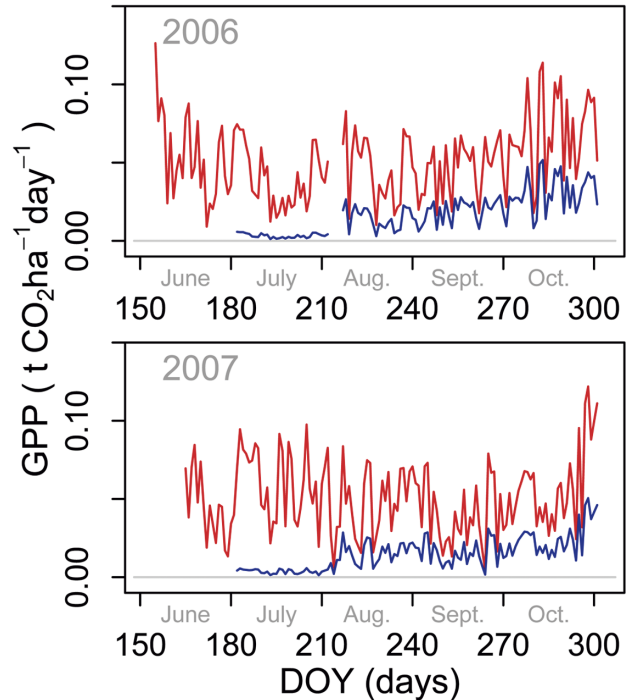


図5：チシマザサ個葉測定に基づく下層チシマザサ群落の GPP_{Sasa} (赤線; 図4に同じ) とそれらに占める当年生葉のみの GPP (青線) の季節変化. 赤線の値と青線の値の差は旧葉の総生産を示す.

Figure 5: Seasonal changes of the gross primary production of the understory *S. kurilensis* vegetation GPP_{Sasa} (red; the same one in Fig 4) in the *B. ermanii* community based on individual-leaf measurements, and the GPP estimated only for their current-year leaves (blue). The difference of the blue and the red curved lines corresponds to GPP of older leaves.

(10式), 気温の季節変化と同様の季節変化を示した. 葉群呼吸速度よりも低い傾向があり, とくに2006年8月以降および2007年は葉群呼吸速度の1/2前後の値しか示さなかった.

3.3 ダケカンバ林全体の土壌呼吸と生態系純生産 (NEP)

図7にダケカンバ林の土壌呼吸速度 SR を示した (図7, 青線). 森林全体の $ANPP_{Ecosys}$ (図7, 黒線) や下層チシマザサの GPP_{Sasa} (図7, 赤線) は図4, 5に示したのと同じである. $ANPP_{Ecosys}$ に占める土壌呼吸の割合は8月頃まで低く, それ以降に高くなったことがわかる. これに対応するように生態系純生産 $NEP (= ANPP_{Ecosys} - SR)$ の季節変化 (図8, 黒線) は7月までは常に正の値を保っていたが, 8月以降には負の値を示すことがしばしば起こるようになった. また10月の上層ダケカンバの落葉にともなって下層チシマザサの GPP_{Sasa} (図7, 赤線) は増加し, チシマザサおよびダケカンバの地下部の呼吸を含むはずの森林全体の土壌呼吸と同レベルとなっていた (図7). 図8に赤線で示す下層チシマザサの地上部純生産 $ANPP_{Sasa}$ は地下部の呼吸が差し引かれていない値だが (2.3.1.5), やはり

表 1：各測定値の月別集計値．Table 1. Monthly values of the estimates.

(a) フラックスデータによる群落全体

Whole forest community estimates based on the flux-tower data.

年 Year	月 Mon	地上部純生産 ANPP _{Ecosys}	土壌呼吸 SR	生態系純生産 NEP	蒸発散 ETR
		(tCO ₂ ha ⁻¹ month ⁻¹)			(mm month ⁻¹)
2006	6 月	6.55	2.08	4.46	63.48
	7 月	9.96	3.47	6.50	99.52
	8 月	7.97	4.02	3.95	79.16
	9 月	6.43	2.91	3.52	75.77
	10月	2.34	1.70	0.65	38.58
	Total	33.26	14.18	19.08	356.50
2007	6 月	5.03	1.46	3.57	39.29
	7 月	10.70	2.96	7.74	92.97
	8 月	9.13	3.94	5.19	79.67
	9 月	6.09	2.93	3.16	64.60
	10月	2.71	1.65	1.06	40.05
	Total	33.66	12.94	20.72	316.58

(b) 下層チシマザサ群落 Understory *Sasa* vegetation within the *B. ermanii* community

年 Year	月 Mon	総生産 GPP _{Sasa}	地上部総呼吸 RA	葉群呼吸 Rleaf	稈呼吸 Rculm	地上部純生産 ANPP _{Sasa}	蒸散 TR _{Sasa}
		(tCO ₂ ha ⁻¹ month ⁻¹)				(mm month ⁻¹)	
2006	6 月	1.45	0.51	0.27	0.24	0.94	5.99
	7 月	1.22	0.84	0.46	0.38	0.39	5.76
	8 月	1.21	0.72	0.47	0.25	0.49	3.38
	9 月	1.44	0.44	0.33	0.11	1.00	3.21
	10月	1.97	0.23	0.19	0.05	1.74	5.86
	Total	7.30	2.75	1.72	1.02	4.55	24.20
2007	6 月	0.75	0.25	0.18	0.07	0.49	3.43
	7 月	1.92	0.61	0.43	0.19	1.31	12.99
	8 月	1.45	0.71	0.47	0.24	0.74	5.79
	9 月	1.16	0.46	0.35	0.12	0.70	2.98
	10月	1.70	0.25	0.20	0.04	1.45	5.02
	Total	6.96	2.29	1.63	0.66	4.68	30.20

(c) 開放地チシマザサ純群落

Pure *Sasa* stand in the open site

年 Year	月 Mon	総生産 GPP _{Open}	蒸散 TR _{Open}
		(tCO ₂ ha ⁻¹ month ⁻¹)	(mm month ⁻¹)
2006	6 月	7.00	34.87
	7 月	9.08	51.04
	8 月	6.65	28.14
	9 月	6.15	21.50
	10月	3.68	15.48
	Total	32.57	151.02
2007	6 月	4.35	21.26
	7 月	9.54	74.44
	8 月	7.25	37.80
	9 月	5.15	16.11
	10月	3.74	14.88
	Total	30.04	164.49

(d) 測定値間の比率の比較 Ratios among estimates

年 Year	月 Mon	ANPP _{Sasa} /ANPP _{Ecosys} (%)	GPP _{Sasa} /GPP _{Open} (%)	RA/GPP _{Sasa} (%)	TR _{Sasa} /ETR (%)	TR _{Sasa} /TR _{Open} (%)	TR _{Open} /ETR (%)
2006	6 月	14.34	20.69	35.19	9.44	17.19	54.94
	7 月	3.88	13.48	68.46	5.79	11.29	51.28
	8 月	6.15	18.23	59.57	4.27	12.02	35.54
	9 月	15.57	23.47	30.61	4.23	14.92	28.37
	10月	74.10	53.48	11.87	15.18	37.83	40.12
	Annual	13.69	22.41	37.62	6.79	16.03	42.36
2007	6 月	9.78	17.13	34.00	8.73	16.13	54.12
	7 月	12.20	20.09	31.90	13.97	17.45	80.06
	8 月	8.07	19.94	49.05	7.26	15.31	47.44
	9 月	11.43	22.52	39.94	4.62	18.52	24.95
	10月	53.47	45.29	14.65	12.52	33.71	37.16
	Annual	13.90	23.18	32.82	9.54	18.36	51.96

Note : RA shows the total aboveground respiration rate.

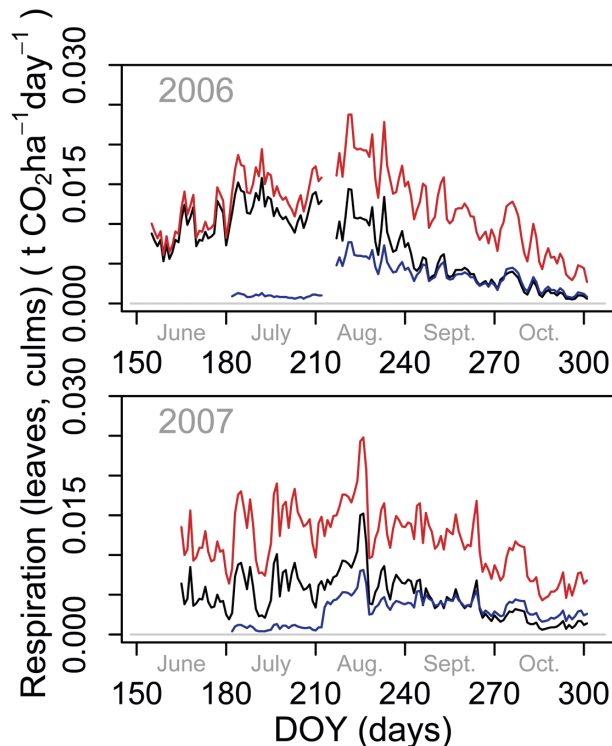


図6：下層チシマザサ群落の全葉群の呼吸速度（赤線），当年生葉のみの呼吸速度（青線），および稈の地上部の呼吸速度（黒線）の季節変化。

Figure 6 : Seasonal changes of the respiration rate of all leaves of the understory *S. kurilensis* vegetation (red), the rate for the current-year leaves (blue), and the rate for the aboveground part of all culms (black).

10月に増加する傾向があり，この時期に土壤呼吸速度が低下したこと（図7，青線）を考慮すると，下層チシマザサの純一次生産も10月以前からそれ以降にかけて増加した可能性がある。

3.4 ダケカンバ林全体，下層チシマザサ，および開放地チシマザサの蒸発散

測定期間における1日あたりの森林全体の蒸発散ETR，および群落下層のチシマザサの蒸散 TR_{Sasa} と開放地のチシマザサ純群落の蒸散 TR_{Open} の季節変化を図9に示す。 GPP_{Open} の場合（図4，緑線）と同様に，チシマザサ純群落の TR_{Open} （図9，緑線）は生育期間初期の6，7月にはしばしばダケカンバ林全体に匹敵する非常に大きな値を示したが，季節とともに減少した（図9）。両群落とも $ANPP_{Ecosys}$ や GPP_{Open} の場合（図4）と同様に気象観測タワー上部のPPFDの季節変化と同じ傾向を示したことから，太陽入射の影響を強く受けていたことを示唆している。ダケカンバ林全体の蒸発散ETRは356.5（2006年）および316.6（2007年） $mm\ 5-month^{-1}$ であった（表1(a)）のに対し，開放地チシマザサ群落の蒸散 TR_{Open} はその半分程度の151.0（2006年）および164.5（2007年） $mm\ 5-month^{-1}$ であった（表1(c)）。

下層チシマザサの蒸散 TR_{Sasa} は6月から9月までは

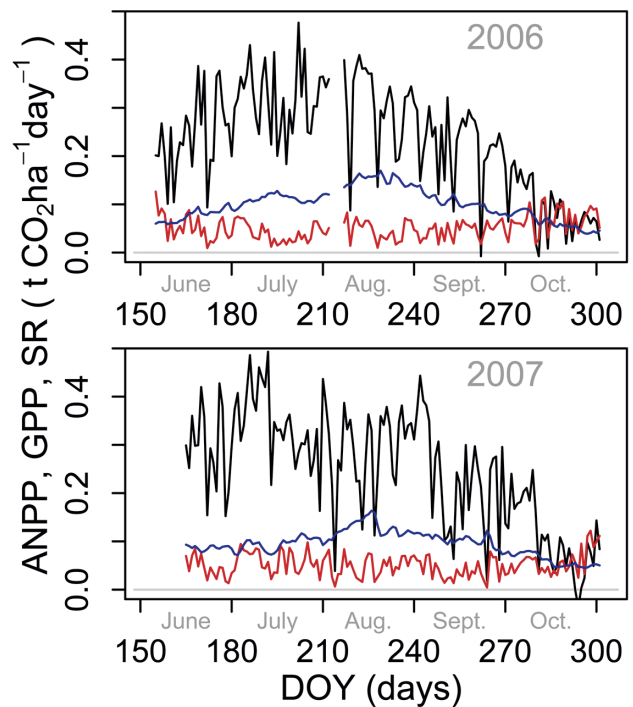


図7：ダケカンバ林群落の土壤呼吸速度SR（青線）の季節変化とダケカンバ群落全体の地上部純生産速度 $ANPP_{Ecosys}$ （黒線；図4に同じ）および下層チシマザサの GPP_{Sasa} （赤線；図4，5に同じ）の季節変化との比較．黒線と青線の値の差はダケカンバ林群落の生態系純生産（NEP）に対応する。

Figure 7 : Seasonal changes of the soil respiration rate SR (blue) of the *B. ermanii* community, the aboveground net primary production $ANPP_{Ecosys}$ (black; the same as in Fig. 4) of the *B. ermanii* community, and GPP_{Sasa} of the understory *S. kurilensis* (red; the same as in Figs 4 and 5). The difference of the blue and the black curved lines corresponds to the net ecosystem production (NEP) of the *B. ermanii* community.

森林全体の蒸発散ETRの4～14%に過ぎなかった（図9；表1(d)）。しかし，ダケカンバの落葉が進行する10月には12～15%を占めるようになった。 GPP_{Sasa} の季節変化（図4および図5の赤線）とは異なり，林冠が開放している期間（6月，10月）に TR_{Sasa} が大きい値を示す傾向は明確ではなかった。

生育期間全体では，下層チシマザサの葉群の TR_{Sasa} は開放地チシマザサ純群落の TR_{Open} の16（2006年）および18%（2007年）だった（表1(d)）。

4. 考察

4.1 下層チシマザサの二酸化炭素収支と動態

4.1.1 群落全体の炭素収支に対する下層チシマザサの貢献

本研究の下層チシマザサLAI（1.72）はSakai et al.（2006）が示した下層クマイザサ群落のLAI（ $1.85 \pm 1.17\ m^2\ m^{-2}$ ）と同程度であった。一方，本研究では測定期間の下層チシマザサ GPP_{Sasa} は2006年，2007年そ

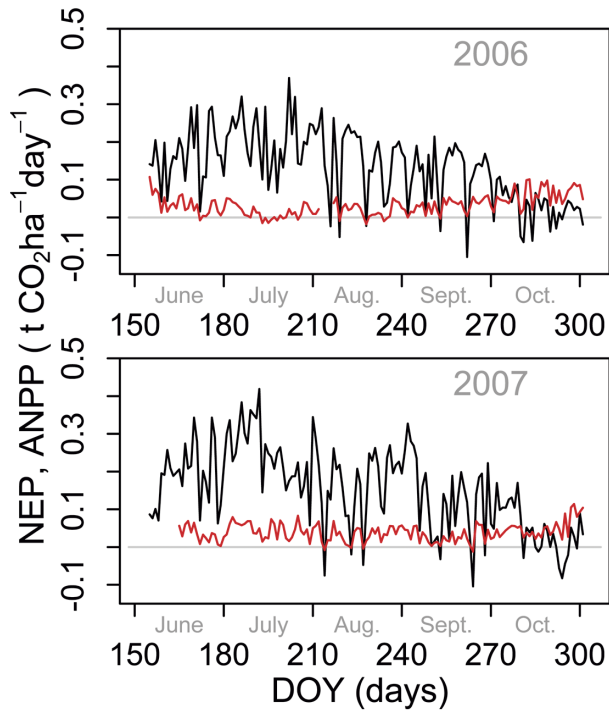


図8：ダケカンバ林群落全体の生態系純生産 NEP（黒線）と下層チシマザサの地上部純生産 $ANPP_{Sasa}$ （赤線；図4青線に同じ）との比較。林冠ダケカンバの展葉期は2006、2007年ともおよそ6月1日～6月30日（DOY=152～181）、落葉開始は2006年はおおよそ9月29日（DOY=272）、2007年はおおよそ10月12日（DOY=285）。

Figure 8: Seasonal changes of the NEP of the the *B. ermanii* community (black) and the aboveground net primary production of the understory *S. kurilensis* vegetation $ANPP_{Sasa}$ (red; the same as in the blue curves in Fig. 4). Leaf flush of *B. ermanii* in the forest canopy occurred during ca. June 1st—June 30th (DOY = 152～181) in both 2006 and 2007, and leaf fall started on ca. September 29th (DOY = 272) in 2006, and on ca. October 12th (DOY = 285) in 2007.

れぞれ 7.3 , $7.0 \text{ tCO}_2 \text{ ha}^{-1} (5\text{-month})^{-1}$ であった（表1(b)）が、Sakai & Akiyama (2005), Sakai et al. (2006) と西村ほか (2004) が下層クマイザサで示した GPP は本研究の結果の 1.2 倍～ 3.3 倍（それぞれ $426 \pm 175 \text{ gC m}^{-2} \text{ yr}^{-1} (=15.6 \pm 6.4 \text{ tCO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ yr}^{-1})$, $26.1 \pm 6.8 \text{ mol m}^{-2} \text{ yr}^{-1} (=11.5 \pm 3.0 \text{ tCO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ yr}^{-1})$, $518 \sim 629 \text{ gC m}^{-2} \text{ yr}^{-1} (=23.1 \sim 19.1 \text{ tCO}_2 \text{ ha}^{-1} \text{ yr}^{-1})$ ）であった。Sakai et al. (2006) と西村ほか (2004) が年間の GPP であるのに対して、本研究の GPP_{Sasa} は5ヶ月間の値である。しかし、11月中旬から5月下旬までのおよそ6ヶ月間にわたる本研究調査地の積雪期間には GPP_{Sasa} は0に近い状態であろうことを考慮すれば、両者の実質的な測定期間の違いは1ヶ月ほどであると考えられる。この測定期間の長さによる違いを考慮しても、本研究の下層チシマザサの GPP_{Sasa} は低いと考えられる。その理由として、以下に示すように本調査地の林冠木のフェノロジー、チシマザサが積雪に埋もれる期間の長さや地温の低さなどが関係していると考えられる。

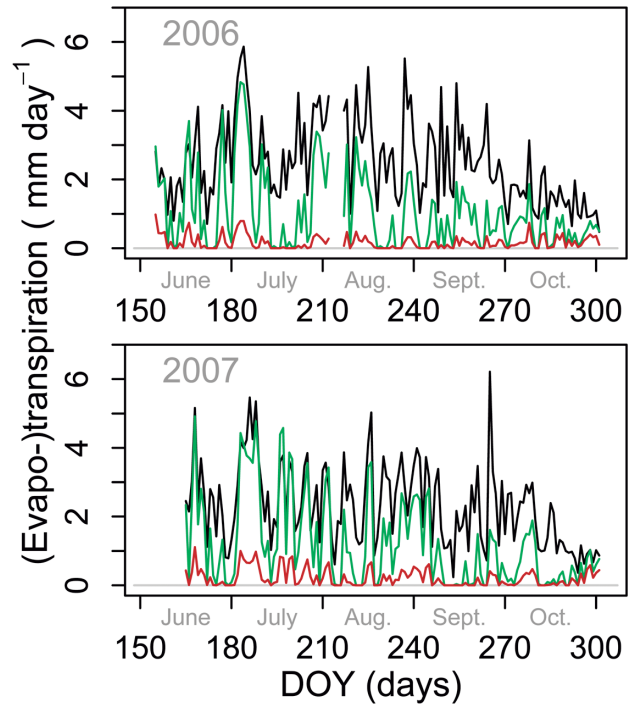


図9：タワー観測に基づくダケカンバ林群落全体の森林蒸散 ETR（黒線）、チシマザサ個葉測定に基づく開放地チシマザサ純群落の蒸散 TR_{open} （緑線）、および個葉測定に基づく下層チシマザサの蒸散 TR_{Sasa} （赤線）の季節変化の比較。タワー観測のデータソースはCREST/WECNoF（JST/CREST, 「北方林地帯における水循環特性と植物生態生理のパラメータ化」）。

Figure 9: Seasonal changes of the total evapotranspiration (ETR; black) of the whole *B. ermanii* community based on the flux tower observations, and the total respiration of the pure *S. kurilensis* stand in the open site (TR_{open} ; green) and the total respiration of the understory *S. kurilensis* vegetation (TR_{Sasa} ; red) based on individual-leaf measurements. The flux tower observation data were provided by the CREST/WECNoF project (P. I.: Prof. Takeshi Ohta, Nagoya University, Japan) sponsored by the sponsored by the Core Research for Evolutional Science and Technology (CREST), Japan Science and Technology Agency (JST).

4.1.2 下層チシマザサに対する林冠木のフェノロジーの影響

下層チシマザサ群落の GPP_{Sasa} の季節変化（図4, 5）は、下層の光環境の季節変化（図2(a)）に大きく依存していた。林冠が開放しているのは6月上旬と10月であるが、6月上旬はダケカンバの開葉の開始時期であり、融雪直後の開葉の開始により林冠が閉鎖し下層光強度は低下するためか（図2(a)）、ダケカンバの葉の展開終了までの林冠開放はチシマザサ GPP_{Sasa} の増加にはあまり寄与していなかった（図4, 赤線）。一方で、10月のダケカンバの落葉後の林冠開放期間は長く、チシマザサ個葉が高い光合成能力を維持していたこともあり（山口, 2008）、チシマザサ GPP_{Sasa} は増加した（図4）。測定期間終了後の積雪までの期間（10月下旬～11月上旬）においても光合成が可能であると考えられることから、ダケカンバ落葉開始から積雪期に入るまでの下層のチシマザサの GPP_{Sasa} が全生育期間に占める割合

は約4分の1程度はありと予想され、下層チシマザサの生産に対してダケカンバ落葉後の林冠開放期間がいかに重要であることを示している。

また、2007年7月の下層チシマザサの GPP_{Sasa} は、2006年7月より高い値を示した(図5)が、これは、2007年は例年に比べ降雨の日がほとんど無く晴れの日が多かった(図2(a)) ためであると考えられる。2007年はまた、ダケカンバの落葉が前年より2週間程度遅れた(図2(a)) ために、下層チシマザサの GPP_{Sasa} 増加の時期が遅くなった。このように、気象条件の年々変動も下層植生の生産活動に大きな影響を与えることが明らかとなった。将来の気候変化の森林への影響として、地球温暖化による林冠木のフェノロジー変化が考えられ、下層植生の生育様式を大きく変化させる可能性があることも示唆された。

2006年6月下旬から9月までの下層が暗い期間には、下層チシマザサの $ANPP_{Sasa}$ は負の値になる日もあった(図8, 赤線)。下層チシマザサの地下部(根と地下茎)も含めた NPP (未推定)は $ANPP_{Sasa}$ からさらに地下部の呼吸速度(未推定)を差し引いたものであるため(2.3.1.5), 下層チシマザサの NPP は $ANPP_{Sasa}$ よりもさらに小さな値を取ることが見込まれる。このことは、この期間は林冠木が葉を有する夏季には下層ササはしばしば負の生産になることを示唆している。林冠閉鎖期間の下層ササ群落における負の純生産量は、西村ほか(2004)や Sakai and Akiyama (2005) においても示されている。一方で、本調査地における観察によれば融雪後約一ヶ月間の林冠が閉鎖しつつあった期間においてチシマザサは最も活発に当年生葉の生産を行っていた。これらの結果から、西村ほか(2004)が示したように、6月上旬と10月に光合成産物を生産・貯蔵する一方、林冠閉鎖期間中の6月下旬から9月にそれらを消費するという生活史をもつと考えられる。

4.1.3 下層チシマザサに対する気温・地温の季節変化の影響

下層チシマザサの葉群呼吸速度は葉量と気温の両方に依存するが、常緑性により葉量の季節変化がそれほど大きくなかったために、チシマザサの葉群呼吸速度の季節変化(図6, 赤線)は気温の季節変化(図3, 緑線)と同じ傾向を示した。下層チシマザサの稈の呼吸速度も葉の呼吸と同様な傾向があったと言える。ただし本研究では、クマイザサ稈の温度-呼吸曲線(西村ほか, 2006)を用いて稈の呼吸速度を推定したため、本研究結果に対する上述のような解釈に対してはこの点を考慮しておく必要がある。とはいえ、下層チシマザサの GPP_{Sasa} に対するササ地上部(葉+稈)の呼吸量 RA の割合は6月や9, 10月の低温時期において特に小さな値を示した(表1(d), 図10)。これらの低温な時期は低い呼吸

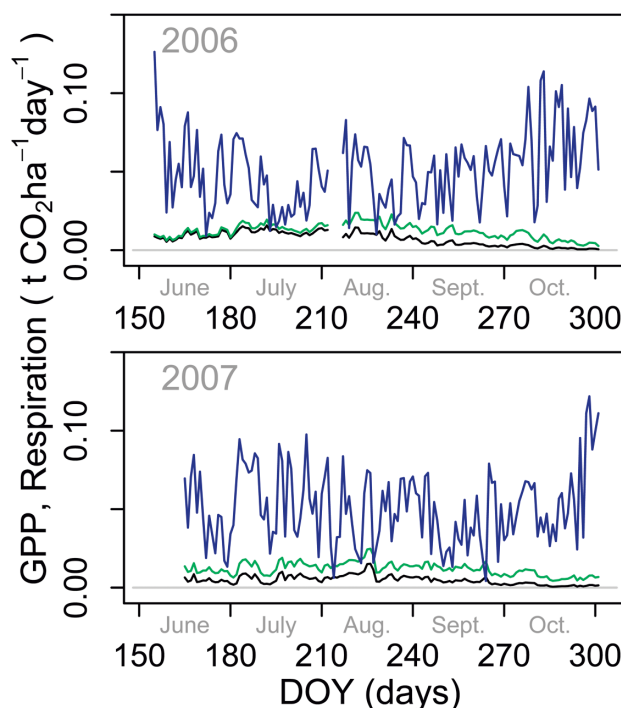


図10：下層チシマザサの GPP_{Sasa} (青線；図4・図5の赤線に同じ)と、葉群(緑線；図6赤線に同じ)および稈(黒；図6黒線に同じ)の呼吸速度との比較。

Figure 10: Comparisons of GPP_{Sasa} of the understory *S. kurilensis* vegetation (blue; the same as the red curves in Figs 4 and 5) and the respiration rates of leaves (green; the same as the red curves in Fig. 6) and that of culms (black; the same as the black curves in Fig. 6).

速度によって効率良く光合成を行なうことができたと考えられる。

また、本調査地では例年3mほど積雪があり、11月上旬前後から翌年5月上旬前後まで林床は雪に覆われ、この期間の地下5cmの地温は0°Cから5°Cの範囲に保たれ、生育期間においては地温が20°Cになることは年に数週間程度しかないことが報告されている(Takahashi et al., 2002)。さらに本研究においても5月前半の地温データ(図3)は0°C以下を示しており、融雪によって積雪量が減少した早春の時期においては土壌表面付近の地温が0°C以下になることもあることを示している。また、8月までは地温が気温を下回る傾向にあったこと(図3, 黒線)、森林全体の GPP に対する土壌呼吸の割合も8月までは低く推移したこと(図7, 青線)を考慮すると、本調査地における地温の低さや積雪期間の長さが本調査地の下層チシマザサの呼吸消費の低さに大きく貢献した可能性がある。Abramoff and Finzi (2014)は、北方の生態系では春季の土壌温度が低いために根の成長のピークが夏から秋にずれ込む結果、地上部の成長フェノロジーよりも地下部の成長フェノロジーがより遅い時期にずれ込むことを報告している。本研究地においても同様の現象により地下部の低温による地下部呼吸速度が低かったことが8月以前の土壌呼吸の低さとなって現れたと推察される。

4.2 下層チシマザサ群落の蒸散

本研究地において下層チシマザサの稈の蒸散流を測定し蒸散を評価した結果（山田雅仁, 未発表データ）では, 葉群蒸散速度は $31.3 \text{ mm } 5\text{-month}^{-1}$ であった. 本研究の下層チシマザサ群落の蒸散速度 TR_{sasa} は 24.2 (2006 年) および 30.2 (2007 年) $\text{mm } 5\text{-month}^{-1}$ であった (表 1 (b)). ことから, 本研究の方が若干低い値となったが, 測定法の違いや測定誤差を考えても, 妥当な値であると言える. このように, 個葉光合成能力と気象データから葉群蒸散速度を精度良く推定することができた.

下層チシマザサの GPP_{sasa} や $\text{ANPP}_{\text{sasa}}$ の季節変化の結果 (図 4) とは異なり, 葉群の蒸散速度は林冠木の落葉による林冠開放時期に大きく増加するという季節変化はみられなかった (図 9). チシマザサ個葉に対する月 1 回の気孔コンダクタンスの日変化終日測定の結果では, 9 月・10 月より 7 月・8 月のほうが蒸散速度や VPD が高い傾向を示したが, 7 月から 10 月までの間に明確な気孔コンダクタンスの値の差は見られなかった (山口, 2008). このことから, この期間の気温の低下により飽和水蒸気量が低下し, 蒸散の駆動力である VPD の値が低下したことがその外的要因の一つとして考えられる. また, ダケカンバ林全体の蒸発散 ETR に対する下層チシマザサ TR_{sasa} の割合は, 測定期間において平均 10% 以下の低い割合となった (表 1 (d)). この値はダケカンバ落葉後においても, あまり増加しなかった. このことから, この期間の森林蒸発散において, 下層チシマザサ群落による蒸散よりも, 遮断蒸発や土壌面蒸発による割合が大きいことが示唆された.

一方下層チシマザサの LAI ($1.72 \text{ m}^2\text{m}^{-2}$; 2.1) は開放地チシマザサの LAI ($3.6 \text{ m}^2\text{m}^{-2}$; 2.5.1) の $1/2$ 程度であったのに対し, 下層のチシマザサ蒸散 TR_{sasa} (表 1 (b)) の生育期間合計値は開放地のチシマザサ純群落の蒸散 TR_{open} の 16 (2006 年) および 18% (2007 年) でしかなかった (表 1 (d)). 林冠蒸散量を制御する最も大きな要因は日射量である (山田雅仁 未発表データ) ことから, 群落上部の PPFD の違いが LAI の違い以上に下層チシマザサ群落と開放地チシマザサとの葉群蒸散速度の差をもたらした要因だろう.

蒸発散に対する植生の蒸散は約 50% と言われている (Wilson et al., 2001). 本調査地の森林全体と開放地ササとの比較では蒸発散と蒸散との違いがあり単純には比較できないが, LAI は開放地 ($3.6 \text{ m}^2\text{m}^{-2}$) が森林群落全体 (約 $6 \text{ m}^2\text{m}^{-2}$; 2.5.1) の 6 割程度だった. 一方 6 ~ 10 月の 5 ヶ月間の開放地チシマザサの葉群蒸散速度 TR_{open} は, ダケカンバ林蒸発散 ETR の 42% (2006 年) および 52% (2007 年) であり (表 1 (d)), 下層チシマザサの TR_{sasa} と開放地チシマザサの TR_{open} との差 (上述) に比べると差は大きくない. すなわち, 同一

森林の下層と純群落との比較でなく群落間の比較では LAI の違いが重要であることが示唆される.

以上のことから, 森林上層木の林冠フェノロジーと寒冷域特有の気温・地温・湿度等の気象要素の季節変化や多雪と積雪期間の長さ, および常緑植物であるササ特有の生物学的性質が本調査地における下層チシマザサ群落の炭素収支や蒸散を特徴づけていたことが明らかとなった.

謝辞

本研究にあたり, 北海道大学北方生物圏フィールド科学センター雨龍研究林および低温科学研究所技術部スタッフ, 同研究所寒冷生物圏変動グループの皆様にはさまざまな便宜をはかっていただいた. 同研究所環オホーツク観測研究センターの戸田求博士 (現 広島大学) には多くのご助言をいただいた. 査読者には初稿に対して貴重なご意見をいただいた. CREST WECNoF (JST/CREST「北方林地帯における水循環特性と植物生態生理のパラメータ化」代表 太田岳史名古屋大学大学院教授) にはフラックスデータの利用をお許しいただいた. ここに深く感謝の意を表する.

引用文献

- Abramoff, R. Z. and A. C. Finzi (2014) Are above- and below-ground phenology in sync? *New Phytol.* doi: 10.1111/nph.13111
- Buck, A. L. (1981) New equations for computing vapour pressure and enhancement factor. *J. Appl. Meteorol.*, **20**, 1527-1532.
- Collatz, G. J., J. T. Ball, C. Grivet and J. A. Berry (1991) Physiological and environmental regulation of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration: a model that includes a laminar boundary layer. *Agric. For. Meteorol.*, **54**, 107-136.
- Jarvis, P. G. (1976) The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.*, **273**, 593-610.
- Johnson, I. R. and M. J. A. Thornley (1984) A model of instantaneous and daily canopy photosynthesis. *J. Theor. Biol.*, **107**, 531-545.
- Keeling, C. D., J. F. S. Chin and T. P. Whorf (1996) Increased activity of northern vegetation inferred from atmospheric CO_2 measurements. *Nature*, **382**, 146-149.
- Kelliher, F. M., D. Whitehead, K. J. McAneney and M. J. Judd (1990) Partitioning evapotranspiration into tree and understory components in two young *Pinus radiata* D. DON stands. *Agric. For. Meteorol.*, **50**, 211-227
- Kelliher, F. M., J. Lloyd, A. Arneth, J. N. Byers, T. M. McSeveny, I. Milukova, S. Grigoriev, M. Panfyorov, A.

- Sogatchev, A. Varlargin, W. Ziegler, G. Bauer and E. D. Schulze (1998) Evaporation from central Siberian pine forest. *J. Hydrol.*, **205**, 289-296.
- 北村兼三, 中井裕一朗, 坂本知己, 寺嶋智巳, 白井知樹 (2000) 開放地と林床のクマイザサ群落の蒸散量. 森林総合研究所北海道支所 研究レポート, No.55.
- Li, M. H., Z. Du, H. L. Pa, C. F. Yan, W. F. Xiao and J. P. Lei (2012) Effects of neighboring woody plants on target trees with emphasis on effects of understory shrubs on overstorey in forest communities: a mini-review. *Community Ecol.*, **13**, 117-128.
- Myneni, R. B., C. D. Keeling, C. J. Tucker, G. Asrar and R. R. Nemani (1997) Increased plant growth in the northern high latitudes from 1981 to 1991. *Nature*, **386**, 689-702.
- 西村格, 松井善祐, 上山智子, 莫文紅, 西條好, 津田智, 山本晋, 小泉博 (2004) 冷温帯落葉広葉樹林における林床のクマイザサ群落の炭素収支の評価. 日本生態学会誌, **54**, 143-158.
- Oshima, Y. (1961) Ecological Studies of *Sasa* communities II. Seasonal variations of productive structure and annual net production in *Sasa* communities. *Bot. Mag. Tokyo*, **74**, 74, 280-290.
- Sakai, T. and T. Akiyama (2005) Quantifying the spatio-temporal variability of net primary production of the understory species, *Sasa senanensis*, using multipoint measuring techniques. *Agric. For. Meteorol.*, **134**, 60-69.
- Sakai, T., T. Akiyama, N. Saigusa, S. Yamamoto and Y. Yasuoka (2006) The contribution of gross primary production of understory dwarf bamboo, *Sasa senanensis*, in a cool-temperate deciduous broadleaved forest in central Japan. *For. Ecol. Manage.*, **236**, 259-267.
- Sumida, A., T. Nakai, M. Yamada, K. Ono, S. Uemura and T. Hara (2009) Ground-based estimation of leaf area index and vertical distribution of leaf area density in a *Betula ermanii* forest. *Sil. Fenn.* **43** (5), 799-816.
- Taiz, L. and E. Zeiger (2002) Plant Physiology. 3rd Edition. Sinauer Associates., Sunderland, MA.
- Takahashi, K., S. Uemura and T. Hara (2002) Effects of understory dwarf bamboo on seasonal changes in soil temperature in a *Betula ermanii* forest, northern Japan. *Eurasian J. For. Res.* **5**, 49-53.
- Thomas, G. and P. R. Rowntree (1992) The boreal forests and climate. *Quarterly J. Royal Meteorol. Soc. Part B*, **118** (505), 469-497.
- 豊岡洪, 佐藤明, 石塚森吉 (1983) 北海道ササ分布図概説. 林業試験場北海道支場. 札幌, 1-17.
- Wilson, K. B., P. J. Hanson, P. J. Mulholland, D. D. Baldocchi and S. D. Wullschlegel (2001) A comparison of methods for determining forest evapotranspiration and its components: sap-flow, soil water budget, eddy covariance and catchment water balance. *Agric. For. Meteorol.*, **106**, 153-168.
- 山口貴広 (2008) 北海道のダケカンバ林の水・炭素循環に対する林床チシマザサ群落の貢献. 北海道大学大学院環境科学院 修士論文 154 pp.