

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

Segmentalization of Nighttime Ecological Respiration by Eddy Covariance Method
and Atmospheric Stable Carbon Isotope

下田 星児^{*}・莫 文紅^{**}・村山 昌平^{***}・及川 武久^{**}

Seiji SHIMODA^{*}, Wenhong MO^{**},
Shohei MURAYAMA^{***} and Takehisa OIKAWA^{**}

1 はじめに

微気象的手法により得られた陸域生態系の CO₂ と水蒸気フラックスの観測結果は、地球温暖化に対する陸域生態系の役割の理解に大きく役立っている。時間的空間的な水蒸気・CO₂ フラックスの変動を理解するために、世界中にフラックス観測ネットワーク (FluxNet) が構築され、渦相関測定システムが配置され、CO₂ 交換フラックスが測定されている。アジアでのフラックスネットワーク (Asiaflux) は 2000 年に設立され、アジアモンスーン気候下の様々な地表面、生態系におけるフラックスの理解を目的にしている (Murayama *et al.*, 2002; Saigusa *et al.*, 2002; Baldocchi, 2003)。

生態系炭素動態のデータは、地球変動問題を扱う土壌-植生-大気輸送モデルや生物地球化学モデルによる地域的あるいはグローバルな動態総量の推定や検証に用いられる (伊藤ほか, 2004)。生態系生産量は、構成要素の環境変動に対する応答を含んでいる。しかし、渦相関測定により測定

された正味の生態系 CO₂ 交換量 (NEE) から総生態系 CO₂ 交換量 (GPP) を求めるためには、生態系呼吸量を算出する必要があり、様々な生態系における生態系呼吸量の推定が生態系フラックスの鍵となる。

陸域生態系の中で、C3 植物と C4 植物が混生する草原生態系は、光合成回路が異なる植物が混在する。一般に、C3 植物は C4 植物に比べ最適温度が低温域にあり、光合成の際に蒸散で消費する水が多いという生理的特性を持つ。C3/C4 植物混生草原生態系では、C3 植物は春に活発に CO₂ を吸収して成長し、夏以降は C4 植物の方がより多く CO₂ を吸収して成長する。このため、春には C3 植物のバイオマス量が大きく、夏以降は C4 植物のバイオマス量が大きくなる。このような、C3/C4 植物が混生する草原生態系における、生理生態学的特性の季節変化が炭素循環プロセスにどのような影響を与えるか注目されている。

C3 と C4 植物は、光合成回路の違いに由来して同位体分別過程が違うことから、近年、大気

* 筑波大学生命環境科学研究科大学院生

** 筑波大学生命環境科学研究科

*** 産業技術総合研究所

の同位体指標を用いて生態系炭素循環プロセスを詳細に解明する方法が進んでいる (Ito, 2002; Lai *et al.*, 2003). 同位体指標を用いて地球規模の炭素のソース/シンクならびに生態系フラックスの推定では、大気サンプルの CO₂ 濃度と大気 CO₂ の炭素安定同位体比 ($\delta^{13}\text{C}$) から得られる Keeling Plot を用いて炭素同位体の生態系呼吸項を決定している. 光合成回路の異なる C3 植物 C4 植物は、同位体分別の経路も異なるため、植物体の炭素安定同位体比も異なる. 大気サンプルも、これら異なる炭素安定同位体比を反映すると思われるが、C3/C4 植物の同位体分別に関して生態系レベルについての議論をしている例は少ない (Buchmann and Ehleringer, 1998; Mo *et al.*, 2004).

本研究は、2002 年の生長期間の渦相関フラックス測定結果から生態系呼吸量の評価を行い、大気 CO₂ の $\delta^{13}\text{C}$ を用いて C3/C4 草原生態系における炭素フラックス中の C3 植物と C4 植物の寄与度を算出した. 2つの手法により、光合成と呼吸の同位体分別過程を明らかにし、観測期間の C3/C4 植物起源の生態系呼吸量の季節変化を解明することを目的とした.

II 手法

1. 観測地点

観測は筑波大学陸域環境研究センター (TERC) の実験草原 (北緯 36° 06', 東経 140° 06') で 2002 年 5 月から 10 月にかけて行われた. 草原は直径 160 m の円形で、C3 と C4 種により構成されている. 1993 年から毎年生育期に測定されている. その結果、春から初夏にはキク科のセイタカアワダチソウ (*Solidago altissima*) を中心とした C3 植物が優占し、夏から秋にはイネ科のススキ (*Miscanthus sinensis*) やチガヤ (*Imperata cylindrica*) などの C4 植物が優占することが報告されている (Saigusa *et al.*, 1998 ; Li *et al.*,

2004). 草は 1 月に完全に刈り取られた. 草原の状態を維持し、遷移の進行を防ぐため、刈り取りを行っている. 本草原サイトでは初夏に優占種が C3 植物主体から C4 植物主体へ移行することが、地上部バイオマスの調査から明らかになっている (莫ほか, 2003).

2. 渦相関法による生態系フラックス測定

2002 年の 4 月から 10 月の間、渦相関法を用いて NEE を測定した. 主風向に対し吹走距離が長くなるように、気象観測塔中央から SSW の方向に 60 m の地点で連続的に測定した. 高度 2.0 m に設置した三次元超音波風速計 (DAT600, Kaijo, Japan) と赤外線ガス分析計 (E009B, Advanet, Okayama, Japan) で、風速ベクトル、温度、水蒸気密度、CO₂ 濃度の変動を測定した. 気温プローブ (HMP45C, Vaisala, Finland) を高度 2.0 m に設置し、気温を測定した. これらデータは 10 Hz で、データロガー (CR23X, Campbell Scientific, Logan, USA) に 30 分の共分散を記録した. フラックスは密度変動を考慮して (Webb *et al.*, 1980) 計算された.

渦相関法による測定において、安定条件では NEE 測定に様々な問題が生じる. 弱乱流状態では、NEE の値が過小評価される (Goulden *et al.*, 1996). 弱乱流時のフラックスデータの影響を最小化するため、近年の研究では摩擦速度 (u^*) が一定値以上のデータに制限して解析を行っている. u^* の閾値を決定してフラックスデータの制限を行うために、夜間 NEE (夜間生態系呼吸量) と u^* の関係を調べた. u^* が 0.10 m/s 以下の時、夜間 NEE は減少傾向にあった. そのため、0.10 m/s を閾値として結果の解析を行った.

主風向 (SSW) に対しては十分なサンプリングエリア (フェッチ) を確保しているが、他の方向からの強風にはフラックスソースエリアの混在が考えられる. 安定条件や群落高さが低い時、草原からのフラックスソースエリアを一定以上

(一般的な閾値として80%以上)確保できない可能性がある。そのため Schuepp *et al.* (1990) の2次元の拡散式と, Lloyd (1995) と Hsieh *et al.* (2000) の安定条件の式を用いて, フラックスソースエリアのチェックを行った。メンテナンス, 停電中のデータは削除した。また降雨時のデータはフラックス計算のノイズが多いため削除した。

3. 炭素安定同位体比測定

炭素安定同位体比測定用大気サンプルは, 2002年5月25日, 7月12日, 8月9日および10月25日の夜間に採取した。測定時刻は, 20:00, 0:00および4:00を基本に, 風速・風向や降雨等の気象条件を勘案して決定した。サンプリングを行った時間帯に降雨は無かった。サンプル大気は圃場中央の気象観測タワーから北北西に60mの位置にある観測ポールの4高度(0.5m, 1.0m, 2.0mおよび3.5m)に設けた採気口からデコロンチューブ(Dekoron Type 1300, Furon Co. Ltd., USA)を通しダイアフラムポンプで0.5L/minの流量で容積1Lのガラス製フラスコに採集した。

フラスコにサンプリングした空気のCO₂濃度の測定には, 産業技術総合研究所大気評価研究室にある赤外線ガス分析計(MLT3, EMERSON, USA)を用いた。CO₂濃度の高精度測定のため, 4種類(350, 370, 400および450ppm)の標準ガスを用意し順次分析計に導入した。

CO₂ガス精製ラインでトラップされた精製試料は, 質量分析計(Delta-S, Finnigan Mat)により炭素安定同位体比を測定した。サンプル測定回数10~20回ごとにCO₂標準ガスを精製した試験試料を分析した。

4. 安定同位体比による寄与率の算出方法

サンプルのCO₂濃度と炭素安定同位体比から, キーリングプロットを作成し, 生態系の呼吸量の同位体組成を推定することができる(Bowling *et al.*, 2002; Pataki *et al.*, 2003a, 2003b)。

C3植物での同位体分別は, 大気から葉緑体までの拡散による生物物理的な分別と, 二酸化炭素を固定する酵素による生物化学的な分別という複数のステップで起こる。一方, C4植物は初期カルボキシ酵素が異なるため, 安定同位体組成はC3植物と異なる。このため光合成産物により構成される植物体の同位体比は, 同位体起源を表す。すなわち, 炭素同位体比には, 複雑な回路に含まれる反応産物のトレーサーとしての役目がある。

光合成過程においては同位体分別が起こるが, 呼吸過程では同位体分別が起こらない。そのため, 植物体呼吸により生じるCO₂の同位体比は, 植物体の同位体比と同じである, といえる。

測定された大気サンプルより得られたCO₂濃度の逆数をX軸に, 大気炭素安定同位体比($\delta^{13}\text{C}$)をY軸にとった。生態系呼吸のC3/C4寄与率は, C3, C4植物体の炭素安定同位体組成($\delta^{13}\text{C}_3$ と $\delta^{13}\text{C}_4$)と, 回帰直線(キーリングプロット)の切片($\delta^{13}\text{C}_M$)の値から, 次の式により計算した(Still *et al.*, 2003)。

$$P = \frac{(\delta^{13}\text{C}_3 - \delta^{13}\text{C}_M)}{(\delta^{13}\text{C}_3 - \delta^{13}\text{C}_4)} \times 100 \quad (1)$$

式(1)を用いて生態系呼吸のC3/C4寄与率を計算するには, $\delta^{13}\text{C}_M$ とともに, 光合成タイプごとの最終成分としての植物体の同位体組成データ($\delta^{13}\text{C}_3$ と $\delta^{13}\text{C}_4$)が必要である。 $\delta^{13}\text{C}_3$ と $\delta^{13}\text{C}_4$ は, これまでの研究事例に述べられている代表的C3, C4植物から集めた葉の同位体組成から推定する。C3植物の $\delta^{13}\text{C}$ 値は-22から-31‰程度の値となり, C4植物では-10から-16‰程度の値となる(米山, 1988)。濱田・田中(2003)は, 圃場の代表的C4植物であるススキ草原の優占する土壤中CO₂を測定した結果, $\delta^{13}\text{C}$ 値は-13‰との結果を示しており, 本研究ではC3植物の $\delta^{13}\text{C}$ 値を-27‰, C4植物の $\delta^{13}\text{C}$ 値を-13‰と仮定して計算した。

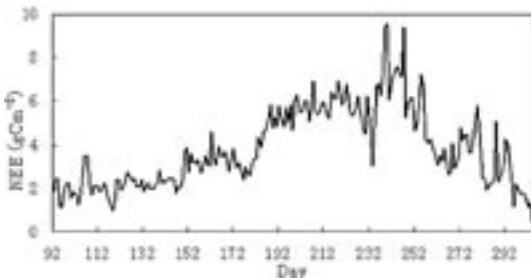
III 結果と考察

1. フラックスデータの補間

生態系呼吸量測定において、 u^* の閾値、フットプリントの不足により生じた空白部分のデータは Gap-filling 法により補間された。本研究では、データ削除量が大きく、Gap-filling の手法次第で生態系呼吸量の評価が大きく変わる可能性がある。そこで、Gap-filling の方法に、期間の日変化平均値 (MDV 法)、lookup 表 (lookup 法)、非直線回帰による近似 (Regression 法) を用いて比較を行った。これらの方法は入手しうる平均フラックスもしくは気象パラメーターによって推定される値である。

MDV 法は、ある期間の 30 分ごとの平均値で空白データを置換する方法である。本研究ではデータセットは 15 日を 1 セットとして計算した。これは、データサイズが大きすぎても小さすぎても平均化の際に誤差が生じるためである (Falge *et al.*, 2001)。Lookup 法は、環境条件を基本とした lookup 表で空白部分のデータを置換する方法である。lookup 表は、気温は 5 °C から 40 °C まで 2.5 °C 間隔で 12 気温クラスに分けられた。回帰法は NEE と気象要素の関係から推定される (Ruimy *et al.*, 1995)。生態系呼吸量 (RE) は、次式の通り温度に対する関数で示される。

$$RE = A \exp(BT) \quad (2)$$



第 1 図 日平均夜間生態系呼吸量の季節変化

A , B は定数である。回帰式は年毎に作成した。(2) 式により算出された RE で、生態系呼吸量測定の空白部分のデータを補完した。

MDV 法、lookup 法、Regression 法を用いた Gapfilling により算出された NEE の年間合計値を比較した (第 1 表)。MDV 法による計算では、他の方法に比べ生態系呼吸量が 10% 以上過大評価された。本研究では降雨時に変動が大きくなるためデータの削除が必要な open pass 型の CO_2/H_2O 変動計を用いた。lookup 法と Regression 法では、降雨時には日射量の少ない場合の NEE 値が補間される一方、MDV 法では好天時のデータ平均値が反映された値が補間される。その結果 MDV 法では NEE が過大評価されたと考えられる。lookup 法と Regression 法を用いた NEE の差は 5% 以内だった。本研究では、以後 Regression 法を用いた NEE 値を用いて解析を行った。

2. 生態系呼吸量の変化

他のサイトとの生態系呼吸量を比較した (第 2 表)。生態系呼吸量は他のサイトと比較して大きく、日平均の最大値は 9.6 gCm^{-2} (2003 年 8 月上旬) だった (第 1 図)。これは、アメリカのサウスプレーンズの研究例の約 3 gCm^{-2} (Sims and Bradford, 2001) や、中国のチンハイチベット高原の約 2 gCm^{-2} (Kato *et al.*, 2004) など他の草原と比較し、著しく大きな値だった。他のサイトと比較して群落成長が大きいことが原因と考えら

第 1 表 Gap-filling 手法による夜間生態系呼吸量推定値の違い

	Apr	May	Jun	Jul	Aug	Sep	Oct	Total
Nighttime NEE (gCm^{-2})								
MDV 法	65	67	83	150	194	205	119	883
LookUp 法	51	62	90	151	186	152	55	747
Regression 法	58	70	96	162	185	142	84	798

第2表 草原の種類と最大LAI

観測サイト名	草原の種類	最大LAI
チンハイーチベット高原 (Kato <i>et al.</i> 2004)	alpine meadow	3.8
サウスプレーンズ (Sims and Bradford 2001)	tallgrass prairie	2.9
筑波大学草原	C3/C4 grassland	5.6

れる。測定期間内における夜間生態系呼吸量合計は、798 gCm⁻²だった。

3. 土壌・植物体の生態系呼吸への寄与率

地上部バイオマスの増加にしたがい、地下部バイオマスも成長する。ここでは単純化のため、地上部バイオマスは、地下部バイオマスに比例し、生長期間の土壌・植物体呼吸の割合は一定と仮定して、地上部・地下部をあわせたC3植物とC4植物の生態系呼吸量への相対的寄与率を計算した。

1) 土壌 C3/C4 植物の生態系呼吸寄与率

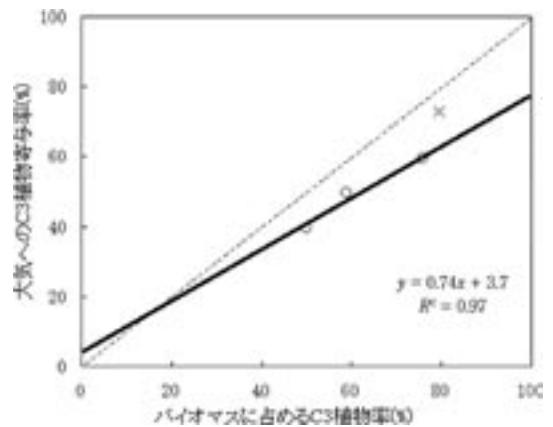
下田ほか(2003)の方法により、C3/C4の寄与率を生態系呼吸に由来する炭素安定同位体比($\delta^{13}C_R$)を用いて算出した。5月25日はバイオマスのC3/C4比にくらべ、 $\delta^{13}C_R$ へのC3寄与率が高く、7月12日、8月9日、10月25日はC4寄与率が高かった。土壌への枯葉の供給が影響していると考えられる。

7月12日、8月9日、10月25日のバイオマスに占めるC3植物率と大気へのC3植物寄与率の関係は、直線的な相関があった(第2図)。回帰直線の切片では、C3植物バイオマスが0%であり、C3植物バイオマスによる大気へのCO₂フラックス寄与も0%と考えられる。このため、回帰直線の切片3.7は土壌のC3植物の寄与と考えられる。またC3植物バイオマスが100%の場合の大気への土壌・植物体合計のC3植物の寄与率は77.7%であり、22.3%は土壌のC4植物の寄与

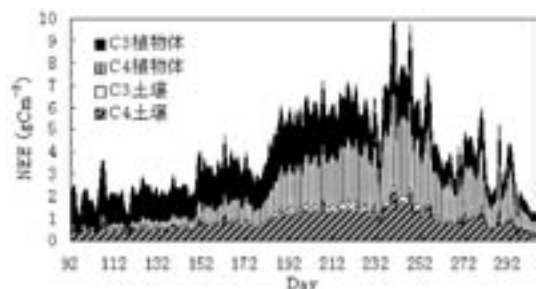
と考えられる。土壌の寄与は、C3植物とC4植物をあわせて26.0%となった。

2) 植物体 C3/C4 植物の生態系呼吸寄与率

土壌の寄与率計算の結果より、植物体の生態系呼吸への寄与率は74.0%となった。植物体に占めるC3/C4の寄与率は、バイオマスに占めるC3植物率と大気へのC3植物寄与率の回帰直線と、土壌のC3/C4寄与率計算の結果より計算された。生態系全体に占める、植物体のC3植物の寄与は7月12日で58.7%、8月9日で36.6%、C4植物の寄与は7月12日で18.2%、8月9日で40.3%と著しく変化した。



第2図 バイオマスに占めるC3植物率と大気へのC3植物寄与率の関係



第3図 C3植物およびC4植物の植物体呼吸量と土壌呼吸量の季節変化

第3表 C3植物およびC4植物の植物体呼吸量と
土壌呼吸量

	Apr	May	Jun	Jul	Aug	Sep	Oct	Total
Nighttime NEE (gCm ⁻²)								
C3植物体	39	41	49	65	58	39	22	312
C4植物体	5	11	23	54	81	67	40	281
C3土壌	2	3	3	6	7	5	3	29
C4土壌	13	16	21	35	42	32	19	176

3) 植物体・土壌 C3/C4植物の生態系呼吸量

観測期間内の生態系呼吸量は、C3植物体で312 gCm⁻²、C4植物体で281 gCm⁻²、C3土壌で29 gCm⁻²、C4土壌で176 gCm⁻²となった(第3表)。C3植物体は7月(65 gCm⁻²)、C4植物体は8月(81 gCm⁻²)に最大となった。土壌はC3土壌、C4土壌ともに8月に最大(それぞれ7 gCm⁻²および42 gCm⁻²)となった。

IV 考察

李ほか(2002)によれば、陸域環境研究センター圃場のC3植物群落の面積率は全体の33.6%であった。C3/C4植物により形成された土壌からの土壌呼吸速度も同様の割合であることが予想されるが、土壌深部の炭素同位体はC3由来である(濱田・田中, 2003)ことを考えると、土壌呼吸におけるC3植物の寄与率は面積比より大きくなるのが妥当である。

しかし、植生調査により得られたバイオマスに占めるC3植物率と、大気CO₂フラックスへのC3植物寄与率の計算結果は大きく異なった。C3土壌の寄与率は3.7%と非常に小さい一方、C4土壌の寄与率は7倍以上となった。今後、土壌の炭素安定同位体データを使った手法等により、詳細を明らかにする必要がある。

同位体手法を用いて植物体と土壌呼吸の季節変化を定量的に評価するには、植物体の活動のフェノロジーによる変化を反映したモデルを開発す

る必要がある。同位体手法からは、Pataki *et al.* (2003b)が、 $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{18}\text{O}$ の値を組み合わせることにより、多起源のフラックス特性を明らかにすることを試みており、測定技術や計算方法の更なる検討も必要と考えられる。

V まとめ

本研究では、炭素同位体によるキーリングプロットを用いて生態系呼吸におけるC3/C4寄与率を求め、さらに土壌・植物体それぞれの生態系呼吸量の計算を行った。

本研究では、多くの仮定の上ではあるが、C3植物とC4植物が混生する草原生態系において、優占種の移行にともなう生態系ガス交換のソースとなる $\delta^{13}\text{C}$ 値($\delta^{13}\text{C}_R$)の変化を明らかにした。ただし、結果は妥当とは言い難い。植物体地上部・地下部とC3/C4項の分離のためには、土壌の $\delta^{13}\text{C}$ 値を含めて、CO₂フラックスの¹³Cソースの推定を行う必要がある。

文献

- 李 載錫・李 吉宰・及川武久(2002):パラグライダーから撮影した写真に基づく草原群落の種組成解析とバイオマスとリター量の推定について。筑波大学陸域環境研究センター報告, **3**, 27-33.
- 伊藤昭彦・市井一仁・田中克典・佐藤 永・江守正多・及川武久(2004):地球システムモデルで用いられる陸域モデル:研究の現状と課題。天気, **51**, 227-239.
- 下田星児・莫 文紅・村山昌平・高村近子・及川武久(2003):大気炭素安定同位体比によるC3/C4混生草原生態系CO₂交換特性の解析。筑波大学陸域環境研究センター報告, **4**, 11-18.
- 濱田洋平・田中 正(2003):筑波台地における土壌中有機物および二酸化炭素の炭素安定

- 同位体比. 筑波大学陸域環境研究センター報告, **4**, 19-30.
- 莫 文紅・井榘史彦・横山智子・及川武久 (2003): 陸域環境研究センター圃場における2002年のC3/C4混生草原のLAIと地上部バイオマスの季節変化. 筑波大学陸域環境研究センター報告, **4**, 109-118.
- 米山忠克 (1988): 同位体は語る. 化学と生物, **26**, 176-183.
- Baldocchi, D. D. (2003): Assessing the eddy covariance technique for evaluating carbon dioxide exchange rates of ecosystems: past, present and future. *Global Change Biology*, **9**, 479-492.
- Bowling, D. R., McDowell, N. G., Bond, B. J., Law, B. E. and Ehleringer, J. R. (2002): ¹³C content of ecosystem respiration is linked to precipitation and vapor pressure deficit. *Oecologia*, **131**, 113-124.
- Buchmann, N. and Ehleringer, J. R. (1998): CO₂ concentration profiles, and carbon and oxygen isotopes in C3 and C4 crop canopies. *Agricultural and Forest Meteorology*, **89**, 45-58.
- Falge, E., Baldocchi, D. D., Olson, R. J., Anthoni, P., Aubinet, M., Bernhofer, C., Burba, G., Ceulemans, R., Dolman, H., Granier, A., Gross, P., Grwald, T., Hollinger, D., Jensen, N. O., Katul, G., Keronen, P., Kowalski, A. S., Ta Lai, C., Law, B. E., Meyers, T., Moncrieff, J., Moors, E., Munger, J. W., Pilegaard, K., Rannik, U., Rebmann, C., Suyker, A., Tenhunen, J., Tu, K., Verma, S., Vesala, T., Wilson, K. and Wofsy, S. (2001): Gap filling strategies for defensible annual sums of net ecosystem exchange. *Agricultural and Forest Meteorology*, **107**, 43-69.
- Goulden, M. L., Munger, J. W., Fan, S. M., Daube, B. C. and Wofsy, S. C. (1996): Measurement of carbon storage by long-term eddy correlation: Methods and a critical assessment of accuracy. *Global Change Biology*, **2**, 169-182.
- Hsieh, C., Katul, G. and Chi, T. (2000): An approximate analytical model for footprint estimation of scalar fluxes in thermally stratified atmospheric flows. *Advances in Water Resources*, **23**, 765-772.
- Ito, A. (2002): A global-scale simulation of the CO₂ exchange between the atmosphere and the terrestrial biosphere with a mechanistic model including stable carbon isotopes, 1953-1999. *Tellus*, **55** (B), 596-612.
- Kato, T., Tang, Y., Gu, S., Cui, X., Hirota, M., Du, N., Li, Y., Zhao, X. and Oikawa, T. (2004): Carbon dioxide exchange between the atmosphere and an alpine meadow ecosystem on the Qinghai-Tibetan Plateau, China. *Agricultural and Forest Meteorology*, **124**, 121-134.
- Lai, C-T., Schauer, A. J., Owensby, C., Ham, H. and Ehleringer, J. R. (2003): Isotopic air sampling in a tallgrass prairie to partition net ecosystem CO₂ exchange. *Journal of Geophysical Research*, **108**, 4566-4581.
- Li, S-G., Lai, C-T., Lee, G., Shimoda, S., Yokoyama, T., Higuchi, A. and Oikawa, T. (2004): Evapotranspiration from a wet temperate grassland and its sensitivity to microenvironmental variables. *Hydrological Processes*, **18**, (in press).
- Lloyd, C. R. (1995): The effect of heterogeneous terrain on micrometeorological flux measurements. *Agricultural and Forest Meteorology*, **73**, 209-216.
- Mo, W., Nishimura, N., Soga, Y., Yamada, K. and Yoneyama, T. (2004): Distribution of C3 and C4 plants and changes in plant and

- soil carbon isotope ratios with altitude in the Kirigamine grassland, Japan. *Grassland Science*, (in press).
- Murayama, S., Saigusa, N., Chan, D., Yamamoto, S., Kondo, H. and Eguchi, Y. (2002): Temporal variations of atmospheric CO₂ concentration in a temperate deciduous forest in central Japan. *Tellus*, **55B**, 232-243.
- Pataki, D. E., Ehleringer, J. R., Flanagan, L. B., Yakir, D., Bowling, D. R., Still, C. J., Buchmann, N., Kaplan, J. O. and Berry, A. (2003a): The application and interpretation of Keeling plots in terrestrial carbon cycles research. *Global Biogeochemical Cycles*, **17**, 1-14.
- Pataki, D. E., Bowling, D. R. and Ehleringer, J. R. (2003b): Seasonal cycle of carbon dioxide and its isotopic composition in an urban atmosphere: Anthropogenic and biogenic effects. *Journal of Geophysical Research*, **108**, 4735-4743.
- Ruimy, A., Jarvis, P. G., Baldocchi, D. D. and Saugier, B. (1995): CO₂ fluxes over plant canopies and solar radiation: a review. *Advances in Ecological Research*, **26**, 1-68.
- Saigusa, N., Oikawa, T. and Liu, S. (1998): Seasonal variation of exchange of CO₂ and H₂O between a grassland and atmosphere: An experimental study. *Agricultural and Forest Meteorology*, **89**, 131-139.
- Saigusa, N., Yamamoto, S., Murayama, S., Kondo, H. and Nishimura, N. (2002): Gross primary production and net ecosystem exchange of a cool-temperature deciduous forest estimated by the eddy covariance method. *Agricultural and Forest Meteorology*, **112**, 203-215.
- Schuepp, P. H., Leclerc, M. Y., Marcpherson, J. I. and Desjardins, R. L., (1990): Footprint prediction of scalar fluxes from analytical solutions of the diffusion equation. *Boundary Layer Meteorology*, **50**, 355-373.
- Sims, P. L. and Bradford, J. A. (2001): Carbon dioxide fluxes in a southern plains prairie. *Agricultural and Forest Meteorology*, **109**, 117-134.
- Still, C. J., Berry, J. A., Carbo, M. R. and Helliker, B. R. (2003): The contribution of C₃ and C₄ plants to the carbon cycle of tallgrass prairie: an isotopic approach. *Oecologia*, **136**, 347-359.
- Webb, E. K., Pearman, G. I. and Leuning, R. (1980): Correction of flux measurements for density effects due to heat and water vapor transport. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, **106**, 85-100.
- (2004年5月31日受付, 2004年9月8日受理)