

## 大気—植生相互作用モデルによる陸域生態系の炭素収支研究<sup>‡</sup>

北海道大学大学院 地球環境科学研究所 地球圏科学部門 気候力学講座

戸田 求<sup>\*</sup>

### 1. はじめに

陸域生態系は、温室効果気体の主要因である二酸化炭素(CO<sub>2</sub>)の吸収源として期待されている。今後百年程度の時間スケールの中で、陸域生態系がどの程度、大気中のCO<sub>2</sub>を吸収し、また温暖化の影響を受けて植生分布はどのように変化していくのか、このような課題に応えるべく、様々な研究機関では、数値モデルによる陸域生態系の炭素収支や植生動態に関わる将来予測研究が進められている。このような将来予測研究を行う上で用いられるツールは大気—植生相互作用モデルと呼ばれている。現在、様々なタイプの大気—植生相互作用モデルが存在する。本稿では、現在多くの論文等で使用されている代表的な「大気—植生動態モデル」を用いた近年の結果について紹介する。また、筆者が主に関わってきた大気—植生動態モデルの特徴と同モデルを用いた今後の研究展開について触れ、最後に大気—植生相互作用モデル研究が取り組むべき課題等について記載する。

### 2. 大気—植生相互作用モデルの開発経過

初期の大気—植生相互作用は、主に地球科学・地球物理、気象学などの分野で開発が進められてきた全球気候モデル(GCM)の大気—陸面相互作用に関わる一地表過程として重要視された<sup>1,2)</sup>。その後、広域スケールを対象とするGCMを用いた研究の中で陸域生態系に着目した大気—植生相互作用モデル研究が増加し<sup>3,4)</sup>、例えばアマゾン地域を対象に熱帯多雨林の草地への土地改変が地域から全球スケールのエネルギー循環に与える影響についての数値実験が行われたのは有名である<sup>5,6)</sup>。1990年代に入り、周辺環境と植生個葉間でのCO<sub>2</sub>ガス交換の生化学的プロセスを記述する反経

験的モデルが開発され(C<sub>3</sub>植物については<sup>7)</sup>、C<sub>4</sub>植物については<sup>8)</sup>を参照)、この生化学モデルが大気—植生相互作用モデルに取り込まれると、大気—植生相互作用モデルは陸域炭素収支研究を行う上で不可欠なツールとして位置づけられるようになった<sup>9)</sup>。このタイプのモデルの登場により、陸域生態系における大気との熱・水交換、CO<sub>2</sub>交換過程の季節変化・年変化が計算できるようになり、陸域植生の気候変化応答の影響評価を行うことができるようになった。

その後、より長時間スケールを対象に、将来想定される環境変化が陸域生態系の炭素収支へ及ぼす影響の評価に向け、生態系プロセスを加味した次世代大気—植生相互作用モデルの開発が進められるようになった<sup>10)</sup>。ここでの生態系のプロセスとは、時間経過に伴う植生群落動態のことを指し、対象領域に生育する植物の生長や枯死過程、種組成変化に伴う群落構造の変化、展葉や落葉など季節に伴う葉群フェノロジーなどの動的な振る舞いを表す。このような植生群落の構造動態は、植生群落内の各植物個体間で光や水分、養分などの資源をめぐる競争によって起こるほか、火災や風害といった自然かく乱による影響を大きく受ける。

もともと、植生群落動態に関わるモデリング開発研究は、1970年初頭から植物生態学の分野を中心に行われ<sup>11)</sup>、その初期に森林を対象に開発された森林動態モデル JABOWA は、高さ方向の構造を考慮した一次元モデルの形式をとり、群落内光環境によって個体間競争が制御される群落動態研究において有益なツールとなった。その後、より群落内の三次元的な光環境を記述することで、種子散布やその後の実生の定着に伴う群落更新を再現し、各構成樹の空間

<sup>‡</sup> 解説特集「光合成研究 —生態学からのアプローチ—」

<sup>\*</sup> 連絡先 E-mail: todam@ees.hokudai.ac.jp

的配置の時間変化を追跡することを目的としたモデル、いわゆる個体ベースモデル(Individual Based Model, IBM)が登場した。その代表的モデルはSORTIE<sup>12)</sup>やHybrid<sup>13)</sup>などであり、与えられた環境条件のもとで、個体間競争に伴う現実的な森林群落動態を再現できる、利用価値の高いモデルとして発展している。

そもそも、IBMが取り扱ってきた空間スケールは主として林分レベルから小流域スケール程度であったものと思われる。したがって、これらのモデルはそのような限られた空間で起こる詳細な植生動態の情報を記述する上では良好なモデルである。一方で、IBMのような複雑なモデルを大気—植生相互作用研究が対象とする大陸・地球規模のような広範な空間スケールへ拡張する際には、現代の大型計算機の計算能力を持ってしても未だに多大な計算コスト面が懸案材料となっている。また、広範なスケールの植生動態を対象とした場合、IBMから得られた植生動態に関わる計算結果を検証するための十分な調査データをそろえること自体難しい。そもそも、大気—植生相互作用研究では、異なるシステム間のエネルギーや物質の輸送(フラックス)量の時間的経過を追跡することが目的である。そのため、林分スケールでの植生動態についての情報は必要であるが、樹木個体レベルまでの詳細な情報まで要しない。このような理由から、IBMモデルを直接的に大気—植生相互作用モデルに適用している研究機関、モデル開発グループは多くない。そのため、長い時間スケールでかつ広域空間スケールを研究対象とする大気—植生相互作用研究で用いられる植生動態モデルの多くは、樹木個体間同士の競争プロセスについての記載はあまりなく、一方で植生タイプ(Plant Functional Type, PFT)ごとにその生理・生態学的な特徴を示すパラメータを設定して植生分布の変化を追跡するのが通例となっている。とはいえ、近年の将来の気候変化に伴う陸域生態系の炭素吸収量の予測に関する数値実験を複数の大気—植生相互作用モデルを用いて比較研究した事例から指摘されることは、各大気—植生相互作用モデルで見積もられた炭素吸収量の間になきなずれが生じてしまう要因が、各モデル間で取り扱う動的振る舞いの詳細な記述の欠如と関係しているという点である。これはすなわち、生態系の構造や機能の変化を決定する樹木個体間の競争過程の記載の欠如によるものであることを意味している<sup>14)</sup>。したがって、植生動態に関わるより本質的なプロセスを加

味しつつ、一方で計算負荷の小さい植生動態モデル開発が求められている。

IBMとは別に群落を構成する樹木個体を高さや幹直径、重量などのサイズごとに分類し、異なるサイズ間で起こる樹木個体間の競争過程の時間変化に伴う植生動態を記述するモデル、すなわちサイズ構造モデルが考案された<sup>15)</sup>。その後、そのアイデアに基づいた森林動態モデルが開発され多くの森林に適用されていくようになった<sup>16)</sup>。サイズ構造モデルでは、あるサイズの個体数密度の時間変化がその生長速度の平均、分散、および枯死速度の関数から計算される。そのため、サイズ構造モデルはJABOWA同様に水平方向の光環境の分布や樹木個体の空間的配置を考慮しない、高さ方向のみを取り扱う一次元スケールの植生動態モデルである。しかし、IBMのように各樹木個体生長の時間変化を追跡しない代わりに、全体的な生長速度のばらつき、すなわち空間的配置を間接的に考慮した関数系から成り立っている。そのため、このサイズ構造モデルは、「植生動態に関わるより本質的なプロセスは加味しつつも、計算負荷の小さい」植生動態モデルの一つとして定着しつつある。IBMとの相互比較を通して開発が進められてきたサイズ構造モデルには例えば、Ecosystem Demography (ED)<sup>17)</sup>が挙げられる。日本でも個体ベースモデルSEIB-DVGM<sup>18)</sup>やサイズ構造モデルMINoSGI<sup>19)</sup>が開発され、様々な時・空間スケールを対象とした大気—植生相互作用の解明に向けての研究課題に利用されている(詳細は4章参照)。

### 3. 大気—植生相互作用モデルを用いた陸域炭素収支研究

近年、主にヨーロッパの研究機関が中心となり、複数の植生動態モデルを用いた陸域炭素収支に関する比較研究が行われている<sup>20-22)</sup>。その代表的なモデルをここで挙げると、Hyland<sup>23)</sup>、LPJ DGVM (Lund-Potsdam-Jena)<sup>24)</sup>、ORCHIDEE (ORganizing Carbon and Hydrology in Dynamic EcosystEms)<sup>25)</sup>、SDGVM(Sheffield-DGVM)<sup>26)</sup>、TRIFFID<sup>27)</sup>等である。それぞれの植生動態モデルでは、植物体の炭素収支、植物体内の炭素分配、土壌炭素動態を、独自に開発された、もしくは他のモデルと同じか類似したプロセススキームを用いて陸域炭素収支を計算している。もともとTRIFFID、ORCHIDEEはGCMへ組み込

むことを想定して構築された経緯がある。一方で、その他の3つのモデルはGCMとの結合を前提においた開発というよりも詳細な植生動態モデル開発に主眼が置かれていた。そのため、個体群の競争を意識したスキームや生物地球化学的な物質循環については、前者2つよりも詳細なプロセススキームを採用している点が多いかもしれない。例えばLPJやSDGVMでは土壌窒素動態については、C/N比を固定することなく各時間段階での環境依存性を考慮した形式を採用している。また、HylandやSDGVMの土壌炭素動態モデルは多くの土壌炭素コンパートメントを有するCenturyモデルを採用している。しかしながら、細かい点を見るとTRIFFIDやORCHIDEEが他者3つのモデルと比べて単純化されたフレームワークを採用しているとも言いがたい。また、いずれのモデルも、植生群落内の競争については、樹木個体間の競争ではなくPFT間の競争であり、全球やより広範な空間スケールの植生動態分布の記載を意識した枠組みであるといえる。各モデルで取り扱われているスキームの違いについての詳細は例えば<sup>22,28)</sup>を参照されたい。

<sup>21)</sup>では、複数のGCM、陸域生態系モデル、海洋生態系モデルからなる11個の結合モデルから炭素収支の将来予測研究に関するシミュレーション実験が行われた。その結果、与えられた気候変化シナリオや大気CO<sub>2</sub>濃度変動シナリオの条件下で、陸域・海域双方の各生態系における2100年までの炭素吸収量(NEP)の変化はモデルによらず同様のトレンドを示した。一方、GCMと陸域・海域生態系モデルを結合した場合とそうでない場合の各生態系におけるNEPの違いを調べたところ、陸域生態系での炭素吸収量は海域生態系に比べて、モデル間で大きな違いを生じたことが分かった。<sup>22)</sup>は、先に挙げた5つの代表的な植生動態モデルを用いた気候変化実験を行い、各モデルで計算された全球NEPの相互比較のほか各地域間のNEPに見られる特性についても調査した。その結果、熱帯多雨林域の乾燥に対する植生の応答および寒冷域の土壌呼吸量が植生動態モデル間で大きく異なることが示された。植生の乾燥ストレスや土壌の分解に大きな影響を及ぼす温度・水分条件は使用するGCMからの入力変数の違いで大きく異なることは、GCMの気候モデルから指摘されているところである(江守正多氏(国立環境研究所)との話し合いから)。一方で、同一の入力変数を与えた場合に異なる結果が生じるのは、各陸

域生態系モデルで取り扱われているスキームの特性、パラメータ値の差異などが大きく反映した結果であろうと考えられる。<sup>20)</sup>でも6つの植生動態モデル(Hybrid, IBIS, LPJ, SDGVM, TRIFFID, VECODE)を用いた同様の比較実験が行われ、その中にはHybrid<sup>13)</sup>といわれるIBMに基づいた植生動態モデルが含まれていた。この比較実験によって得られた2100年時のNEPは、Hybridだけが陸域生態系は炭素の発生源(Source)であるとの結果を示した一方で、その他5つの植生動態モデルの結果は、炭素吸収源(sink)となり、そのうち一つ(TRIFFID)を除いては同程度のNEP値になった。このNEPの違いから、モデルの優劣をつけることは難しく、複雑なシステムを取り込んだ結果、かえってNEPの結果に混沌をきたした可能性も想定される。このように、真値が不透明な中で、比較実験を行う意義は何なのか、という疑問もあるだろう。比較実験の意義は、少なくとも現在までわかっている陸域生態系で起こっている現象の理論的知見を様々な形で統合させ、その多様な形式で開発されたモデルを通して将来起こりうる不確実性の幅を見通すことにある。さらに、何がその幅を決めている要因であるのかを見定める事も将来に向けた対策を立てる上で不可欠である。ここで紹介した以外にも、数多くの植生動態モデルが開発されている。いずれにしても重要なことは、開発された植生動態モデル各々の特性を知り、使用するモデルを通して現象の背景に潜むメカニズムを説明することにある。

#### 4. 大気—植生動態モデル(MINoSGI)を使ったこれまでの研究結果

ここでは、著者が使用してきた大気—植生動態モデル(Multi-layered Integrated Numerical model of Surface physics-Growing plants Interaction, MINoSGI)についての説明と主に林分スケールを対象に行ってきたこれまでの研究結果について簡単な紹介をする。MINoSGIとは、森林群落内の物理環境を記述する鉛直一次元の多層構造型微気象モデルと植生動態(サイズ構造動態)モデルの結合モデルである<sup>19)</sup>。

微気象モデルでは、各層ごとに葉面上における熱・水、CO<sub>2</sub>交換量が各層で得られた物理(気象)変数を用いて計算され、これらを生枝下高から林冠層まで鉛直積算することで、森林生態系全体のフラック

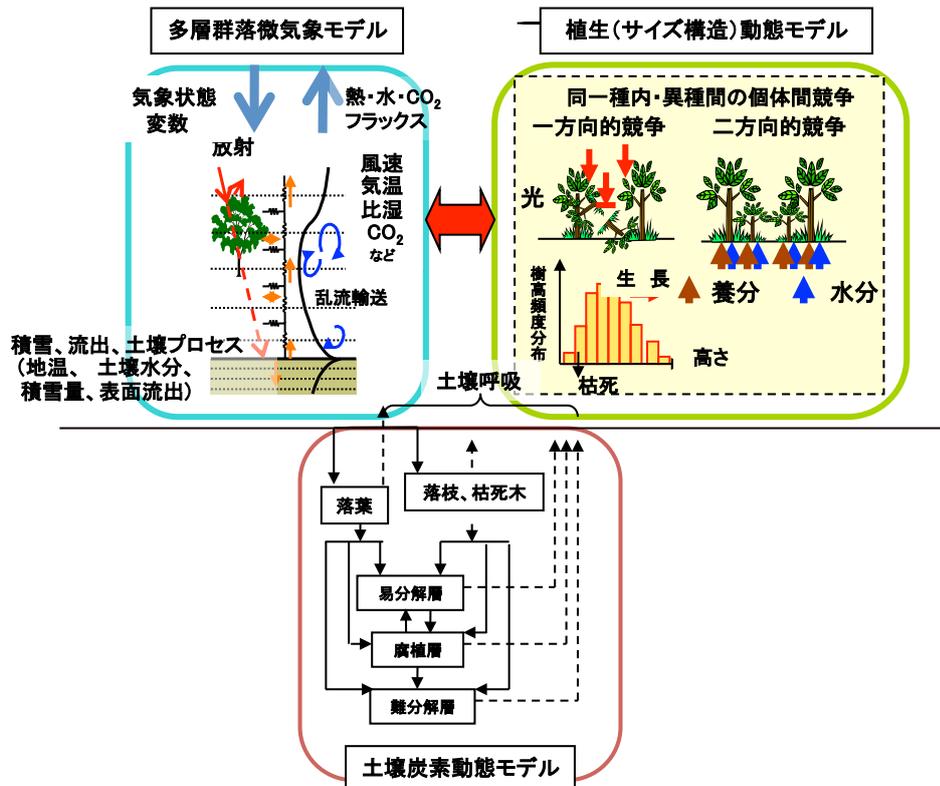


図1 大気-植生動態モデル(MINoSGI)の模式図  
(Watanabe et al.(2004)に加筆、戸田・原(2010)を一部修正して作成)

スが算出される。また同モデルからは、上記のフラックスの他、土壌内の物理変数の鉛直分布や系外への流出量なども計算される。一方で、植生動態モデルは、樹木個体間競争に伴う植物個体群の生長および枯死過程とともに、個体サイズの頻度分布の時間変化を記述するサイズ構造モデルである(2章参照)。微気象モデルで計算された葉面上でのCO<sub>2</sub>交換量などを用いて、各樹木サイズの正味炭素吸収量が計算される。この正味炭素吸収量が種依存で事前決定された制限値を下まわると、一定の割合で枯死することになる。個体枯死が生じると、森林内環境は変化し、生育を続ける樹木間では光、水分、養分といった生育に不可欠な資源をめぐるさらなる競争が展開される。この個体間競争に伴う樹高や胸高直径などのサイズ構造の変化が、森林内環境を再形成していくことになる。さらにこのMINoSGIでは土壌から大気へのCO<sub>2</sub>放出量が地中温度や土壌水分といった環境変数から推定され、これらのプロセスを総合して森林生態系全体におけるNEPが算出される<sup>19,29)</sup>。またMINoSGIでは、森林群落内の個体間競争を制御する光環境について、鉛直次元モデルのためその空間的挙動をとらえることができない制限の下、現実に近い森林群落内の光環境の鉛直分布を得

るため、各時間段階において生存個体のサイズの違いを考慮し林冠閉鎖率を計算するオリジナルのGapスキームを取り入れた<sup>19)</sup>。このスキームの導入により、観測された光環境の鉛直分布を良好に再現することに成功した<sup>19)</sup>。

MINoSGIを用いたこれまでの研究をいくつか紹介する。まず、5年を超える毎木調査が行われてきた幾つかの森林を対象に、その森林群落の個体密度、林分の樹高・直径などの平均

的な林分特性値、林分バイオマスなどの時間変化を再現するために、毎木調査データとの比較に基づいてモデル検証が行われた。冷温帯常緑針葉樹林(愛知県稲武 名古屋大学演習林 スギ林)<sup>19)</sup>、冷温帯落葉針葉樹林(愛知県稲武 名古屋大学演習林 カラマツ林)<sup>29)</sup>など、様々な植生タイプの森林を対象に行われたこれらの検証実験の結果、MINoSGIはそれぞれの森林動態を良好に再現することに成功した。また、冷温帯から亜寒帯の代表樹種である落葉広葉樹林(北海道大学 北方生物圏フィールド科学センター 雨龍研究林のダケカンバ林分)を対象とした研究サイトでは、森林動態と同時に微気象学的手法に基づいてCO<sub>2</sub>フラックスが2003年よりモニタされてきた。これらのデータとの比較を通して行われたモデル実験の結果、観測期間中に発生した大型台風が植生に大きな被害を与えた後を除いて、MINoSGIはほぼ良好にCO<sub>2</sub>フラックスの季節・年変化を再現することに成功した(Toda et al., Submitted)。さらに、樹木個体の生理生態的挙動を示す変数(生理生態学的パラメータ)が森林動態や森林群落の純一次生産量(NPP)に及ぼす影響を評価するためのモデル解析が行われた。その結果、葉群構造は森林内の光環境

分布に大きな影響を及ぼし、林内の群落構造を最も変化させる要因であることが分かった<sup>29)</sup>。その結果、葉群構造は、異なるサイズ個体間でし烈な個体間競争を生じさせ、生態系におけるNPPの決定に大きな役割を果たしていることを明らかにした。この解析結果はこれまで草本種を対象とした実験で得られた個体間競争とCO<sub>2</sub>交換との間で見られた関係と良く一致した。一般に、樹木の生長は草本種に比べて非常に長い時間を要するが、本研究より、森林での群落動態と炭素収支に影響を及ぼす生理生態的要因を特定できた。このような研究以外にも、森林内の個体間競争の非対称性が林内の蒸発散量に及ぼす影響の数値解析研究<sup>30)</sup>や台風かく乱後の葉群回復に伴う生理生態的応答変化が森林の炭素吸収量に及ぼす影響についての研究<sup>31)</sup>などが行われてきた。現在は、林分スケールからより広域スケールの陸域生態系を対象とした炭素収支研究に応用していくことを念頭に置いて研究が進められている。

## 5. 将来予測研究を見据えた今後の取り組み

植物は、これまでに幾度となく大きな環境変動を経験してきたが、その度に環境に適した反応の可塑性を備え、また環境変動を平均化するメカニズムを含む生理的方策を講じて、独自の進化を遂げてきた。しかし将来予想される環境変動は、植物が有史以来経験したことのない短時間スケールでの急激な変動である。この急激な環境変動に対し、陸域植生はその生理生態学的応答（すなわち、生態系の構造や機能の変化）を通してどのように適応し、また大気と陸域植生間におけるCO<sub>2</sub>交換過程はどのように変化するのか、その解明と予測が求められている。大気—植生相互作用モデルを用いた将来予測研究を行う上で、現気候下で得られた野外観測データとの検証は同モデルの特性を知る上で重要なプロセスである<sup>32)</sup>。また、FACE実験などの将来の気候変化を想定して行われる実験的研究から得られる結果との比較検証は予想しなかった植生の環境応答のメカニズムを知る手掛かりとなる重要なプロセスであり、大気—植生相互作用モデルによる予測精度の向上において、重要な資料となる。以下では、今後の大気—植生相互作用の将来予測研究を行う上で必要とされる課題について触れる。

### 5.1. 自然かく乱が陸域生態系の炭素収支に及ぼす影響

将来の気候変化に伴い、特に乾燥化が進行しかつ降

水量が減少する地域などでは自然火災が多発する可能性が高い。また、ハリケーンや台風の頻度が増加し、それらが陸域生態系の有する構造や機能に多大な影響を及ぼすことも予想される。自然かく乱が植生動態に及ぼす影響についての調査研究の歴史は古く、主として植物生態学分野などでの研究対象であった。一方で、それらが生態系の炭素収支に及ぼす影響についての量的評価に関する研究の歴史は比較的浅い<sup>33)</sup>。微気象学的アプローチに基づくCO<sub>2</sub>交換量の長期モニタリング体制が確立されたことをうけて、近年では風害によるかく乱と陸域生態系の炭素収支変動との関係に関する調査事例が増えている<sup>33,34)</sup>(Toda in preparation)。大気—植生相互作用モデルにはこの自然かく乱の影響を加味することで陸域炭素収支の年変化の再現に成功した事例も見られるが、自然かく乱による植生被害の程度は一意的ではない。したがって、観測データに基づいて、大気—植生相互作用モデルの中で自然かく乱の陸域炭素収支量に及ぼす影響を適切に表記するには事例件数が未だ不十分であり、今後多くの検証事例が増えていくことが望まれる。

### 5.2. 高CO<sub>2</sub>に対する植生の応答

これまでに植生の高CO<sub>2</sub>応答に関する多くの実験的研究が行われてきた。その初期段階では、ポットを用いた実験的アプローチが主流であった。しかし、ポットサイズが根系成長を制限することが問題となり、現在ではできるだけ野外状態に近い施設を用いた実験方法が主流となってきた（いわゆる開放系大気CO<sub>2</sub>増加手法(FACE)実験)<sup>35)</sup>。樹木FACE実験を通して、ポットとは異なる植物の環境応答を明らかにした。さらに<sup>36)</sup>は、高CO<sub>2</sub>に対する光合成速度の上昇トレンドは樹種によって異なることを明らかにし、同じ環境条件下でも共生菌類の有無が光合成速度の違いに関わっているとの見解をまとめた。この類の植生—土壌間の相互作用が植物の高CO<sub>2</sub>応答に現れる場合、広域の大気—植生相互作用研究を視野に入れた大気—植生相互作用モデルの開発において多様な植物の応答特性をどのように扱うべきか苦勞するところである。また、近年の研究から、一般的に土壌中窒素の違いにより植生の高CO<sub>2</sub>に対する応答は影響されることが分かってきた。窒素が土壌中に大量に存在する場合には、植物は高CO<sub>2</sub>とともに

光合成速度を高め続ける。一方で、利用できる窒素に制限のある環境条件下の植生は高CO<sub>2</sub>に伴い生長を高めず、その結果、正味生態系生産量の増加もみられないようである<sup>36)</sup>。このことから、植物の高CO<sub>2</sub>に対する応答を大気—植生相互作用モデルに適切に取り入れるためには、地上部における植生の生長・枯死過程とともに、地下部(土壌)の物質(栄養塩)循環との関係を表記するサブスキームの開発も同時に重要になる。

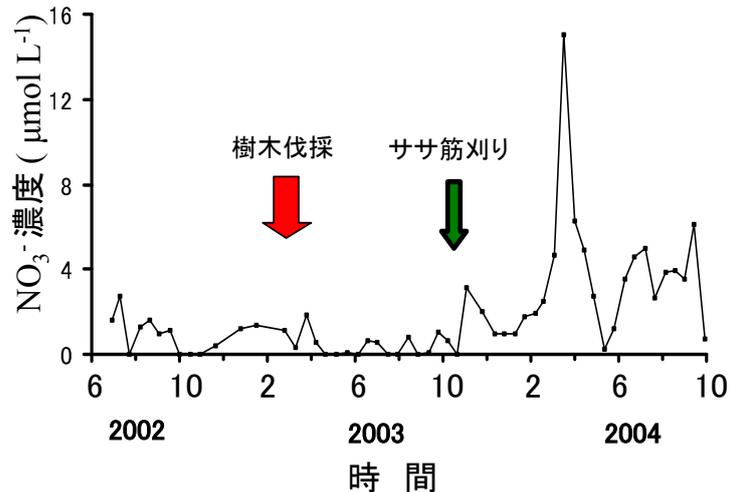


図2 河川水中の硝酸(NO<sub>3</sub><sup>-</sup>)濃度の季節変化  
(Fukuzawa et al.(2006)図1より引用)

### 5.3. 植生—土壌間の生物地球化学物質動態

5.2.で記載したように、植生—土壌間の相互作用が気候変化や高CO<sub>2</sub>環境下における植生動態、炭素収支に大きな影響及ぼすことから、代表的な大気—植生相互作用モデルの多くには、土壌中の生物地球化学的な物質動態、特に植物の生長を制御する窒素やリンなどの動態についてのスキームが取り込まれている。窒素を例にとると、一般に森林生態系では、植物が利用できる窒素の量は制限されているため、植物は窒素を効率よく利用するために土壌との相互作用を通して内部循環させている。例えば、窒素の土壌への主要な有機物供給源は植生の落葉・落枝であるが、土壌微生物によりこれらの葉・枝が分解されることで、植物は落葉時に植物体内へ回収しきれずに残ってしまった窒素を、植物根を経由して再び利用しているという仕組みである。ゆえに、森林生態系の炭素収支を考える上で、土壌炭素動態とともに窒素動態についても取り込んだモデル開発が今や将来予測研究を行う上では不可欠である。

さらに、林床植生が物質動態に果たす役割もまた大きいことが指摘されている<sup>37)</sup>。例えば、ササは林床バイオマスとしては極めて大きい林床植生で森林生態系の主要な構成要素である。ササはアジア域、特に日本の冷温帯から亜寒帯に広く分布し、本州の標高の高い冷温帯地域や北海道全土で多く、南限はサハリン付近とみられている。このササと樹木との栄養塩をめぐる競争は熾烈である。一方で、森林生態系内におけるササの物質動態に果たす役割を解明するため、北海道にある森林を対象に樹木およびササの刈り取り前後に見

られる硝酸濃度(NO<sub>3</sub><sup>-</sup>)の時間変化がモニタされた<sup>37)</sup>。その結果、樹木を切り倒した前後では、NO<sub>3</sub><sup>-</sup>濃度に大きな変化は見られなかったが、ササの刈り取り前後においてNO<sub>3</sub><sup>-</sup>濃度は大きく変化し、刈り取り後に系外へ大量に流出することがわかった<sup>38)</sup>。この観測結果は、ササが攪乱(伐採)による森林生態系からの養分流出を緩和する役割を果たしていることを示唆するものである。

欧米の森林を視察する機会があつて出向いた時、多くの森林の林床は背丈の低いコケや地衣類などで覆われており林床は極めて明るく感じられた。欧米(とくに北米)と北海道の森林はともに冷温帯林で、構成樹種も似ているが、欧米にはササのような巨大なバイオマスをもつ林床植生が存在しないのである。たまたま、欧米の研究会でササのスライドを示す機会があつたとき、「ササは何者か?」といった声があつたほどである。このようなアジア、特に日本と欧米における森林の林床植生の違いを反映して、欧米で開発された既存の物質動態モデル(例えばPnETモデル<sup>39)</sup>)では、林床植生を陽に取り入れた構造にはなっていない。日本の冷温帯から亜寒帯に広がる植生—土壌間の物質動態に関わるモデル開発を行う上では、森林生態系の主要な構成要素となっている林床植生の動態も考慮したモデルが必要であろう。

### 5.4. 地域固有のプロセスに対応したモデリング研究の重要性

将来の気候変化に伴う陸域生態系の応答評価に関するモデリング研究を進める上で、5.3でも述べたような地域固有でみられる現象やそのシステムを作り上げている各サブシステム間の相互作用の解明を視野に入れた研究体制を確立することは重要である。IPCCによる気候変動予測レポートからも、将来の温暖化の影響は地域間で大きな差異がみられることが予想されている。近年の地域スケールを対象とした研究では植生群落の構造動態についても記述できるモデルが利用されるようになった<sup>40)</sup>。今後は、将来の気候変化に伴い各地域における陸域生態系の植生動態、炭素収支がどう変化していくかといった研究が行われていくことになるであろう。

生態系は一定の法則に準拠して変化しつつも、生態系の持つ多様性が生み出す環境との相互作用は大変複雑で多くの予測不確実性をもたらしている。したがって、今後の陸域生態系と環境との相互作用の理解に向けた研究においては、地球システムの一部としての陸域生態系の役割の解明と同時に、地域固有の環境との相互作用の解明という視点で大気—植生相互作用研究は進められていくと思われる。

## 6. まとめ

本稿では、気候システムの中での陸域生態系の役割について大気—植生相互作用の観点から議論してきた。特に、次世代モデルとしての期待が高まる現在の大気—植生動態モデルが開発されるまでの歴史的経緯を簡単に振り返り、また現在利用されている代表的な大気—植生動態モデルを用いた様々な研究成果についての紹介と問題点を記した。一口に大気—植生動態モデルといっても各モデルは様々な特徴を有していることから、モデルの特性に応じた時間・空間スケールをユーザー自身が認識し利用することで様々な大気—植生相互作用研究に応用することができるであろう。

将来想定される気候変化を緩和させる上で、陸域生態系の炭素吸収機能は間違いなく重要な役割を持つであろう。植物は動物と異なり、その種子が地面に落下し定着した後は、自由に空間を移動できない。そのため、植物はその後の変動する周辺環境に適応することで自身の生命を維持することになる。一方で、温暖化は植生の分布域を変化させることが予想される。ある対象空間で生育してきた植生はそれまでに存在しなかった新規加入植生との競争や共存を余儀なく迫られ

ることになる。このような植生の動的な振る舞いに伴う陸域生態系の炭素吸収機能を精度よく評価していくためには、植生動態を加味した大気—植生相互作用モデルを用いた更なる研究が今後大変重要になるであろう。本稿が大気—植生相互作用研究に関心があり、将来的に大気—植生動態モデル開発や同モデルを用いた陸域生態系の炭素収支研究の解析などを研究課題として検討しているユーザーにとって、有益な情報源の一つとなれば幸いである。最後に、本稿を取りまとめるにあたり、福澤加里部博士(北海道大学北方生物圏フィールド科学センター)より適切なコメントと図2を提供いただいた。また、江守正多博士(国立環境研究所)からは本稿をまとめるにあたり適切なコメントをいただいた。ここに記して感謝する。

Received March 17, 2010, Accepted March 24, 2010, Published April 30, 2010

## 参考文献

1. Manabe, S. (1969) The atmospheric circulation and the hydrology of the earth's surface, *Mon. Wea. Rev.* 97, 739-774.
2. Deardroff, J. W. (1978) Efficient prediction of ground surface temperature and moisture, with inclusion of a vegetation, *J. Geophys. Res.* 83C, 1889-1903.
3. Dickinson, R. E., Sellers, A. H. and Kennedy, P. J. (1993), Biosphere-atmosphere transfer scheme (BATS) version 1e as coupled to the NCAR community climate model, *NCAR Tech. note* 72pp.
4. Sellers P. J., Mintz, Y., Sud, C. and Dalcher, A. (1986) Comparison of radiative and physiological effects of doubled atmospheric CO<sub>2</sub> on climate, *J. Atmos. Sci.* 43, 505-531.
5. Shukla, J., Nobre, C. and Sellers, P. J. (1990) Amazon deforestation and climate change, *Science* 247, 1322-1325.
6. Nobre, C. A., Sellers, P. J. and Shukla, J. (1991) Amazonian deforestation and regional climate change, *J. Climate* 4, 957-988.
7. Farquhar, G. D. and Sharkey, T. D. (1982) Stomatal conductance and photosynthesis, *Ann. Rev. Plant Phys.* 33, 317-345.
8. Collatz, G. J., Ribas-Carbo, M. and Berry, J. A. (1992) Coupled photosynthesis-stomatal conductance model for leaves of C<sub>4</sub> plants, *Aust. J. Plant Physiol.* 19, 519-538.
9. Sellers, P. J., Collatz, G. J., Randall, D. A., Dazlich, D. A. and Zhang, C. (1996) A revised land surface parameterization (SiB2) for atmospheric GCMs. Part I: Model formulation, *J. Climate* 9, 676-705.

10. Foley, J. A., Levis, S., Prenticé, I. C., Pollard, D. and Thompson, S. L. (1998) Coupling dynamic models of climate and vegetation, *Global Change Biol.* 4, 561-579.
11. Botkin, D. B., Janak, J. F. and Wallis, J. R. (1972) Some ecological consequences of a computer model of plant growth, *J. Ecology* 60, 849-872.
12. Pacala, S. W., Canham, C. D. and Saponara, J. (1996) Forest models defined by field measurements: estimation error analysis and dynamics, *Ecol. Monogr.* 66, 1-43.
13. Friend, A. D., Stevens, A. K., Knox, R. G. and Gannell, M. G. R. (1997) A process-based terrestrial biosphere model of ecosystem dynamics, *Ecol. Model.* 95, 249-287.
14. Purves, D. W. and Pacala, S. W. (2008) Predictive models of forest dynamics, *Science* 320, 1452-1453.
15. Hara, T. (1984) A stochastic model and the moment dynamics of the growth and size distribution in plant populations, *J. Theor. Biol.* 109, 173-190.
16. Kohyama, T. (1993) Size structured tree populations in a gap-dynamic forest—the forest architecture hypothesis for the stable coexistence of species, *Funct. Ecol.* 6, 206-212.
17. Moorcroft, P. R. (2001) A method for scaling vegetation dynamics: the ecosystem demography model (ED), *Ecol. Monogr.* 74, 557-586.
18. Sato, H., Ito, A. and Kohyama, T. (2007) SEIB-DGVM: A new Dynamic Global Vegetation Model using a spatially explicit individual-based approach, *Ecol. Model.* 200, 279-307.
19. Watanabe, T., Yokozawa, M., Emori, S., Takata, K., Sumida, A. and Hara, T. (2004) Developing a multilayered integrated numerical model of surface physics-growing plants interaction (MINoSGI), *Global Change Biol.* 10, 963-982.
20. Cramer, W., Bondeau, A., Woodward, F., Prentice, I., Betts, R., Brovkin, V., Cox, P., Fisher, V., Foley, J., Friend, A., Kucharik, C., Lomas, M., Ramankutty, N., Sitch, S., Smith, B., White, A. and Young-Molling, C. (2001) Global response of terrestrial ecosystem structure and function to CO<sub>2</sub> and climate change: results from six dynamic global vegetation models, *Global Change Biol.* 7, 357-373.
21. Fiedlinstein, P., Cox, P., Betts, R., Bopp, L., Bloh, von W., Brovkin, V., Cadule, P., Doney, S., Eby, M., Fung, I., Bala, G., Johon, J., Jones, C., Joos, F., Kato, T., Kawamiya, M., Knorr, W., Lindsay, K., Matthews, H., Raddats, T., Rayner, P., Reich, C., Roeckner, E., Schnizler, K., -G., Schnuer, R., Strassmann, K., Weaver, A., Yoshikawa, C. and Zeng, N. (2006) Climate-Carbon cycle feedback analysis: Results from the C4MIP Model intercomparison, *J. Climate* 19, 3337-3353.
22. Sitch, S., Huntingford, C., Gedney, N., Levy, P. E., Lomas, M., Piao, S. L., Betts, R., Ciais, P., Cox, P., Friedlingstein, P., Jones, C. D., Prenticé, I. C. and Woodward, F. I. (2008) Evaluation of the terrestrial carbon cycle, future plant geography and climate-carbon cycle feedbacks using five Dynamic Global Vegetation Models (DGVMs), *Global Change Biol.* 14, 2015-2039.
23. Levy, P. E., Cannell, M. G. R. and Friend, A. D. (2004) Modelling the impact of future changes in climate, CO<sub>2</sub> concentration and land use on natural ecosystems and the terrestrial carbon sink, *Global Env. Change* 14, 21-30.
24. Sitch, S., Smith, B., Prenticé, I., Arneeth, A., Bondeau, A., Cramer, W., Kaplan, J., Levis, S., Lucht, W., Sykes, M., Thonicke, K. and Venevsky, S. (2003) Evaluation of ecosystem dynamics, plant geography and terrestrial carbon cycling in the LPJ dynamic global vegetation model, *Global Change Biol.* 9, 161-185.
25. Krinner, G., Viovy, N., de Noblet-Ducoudrè, N., Ogee, J., Polcher, J., Friedlingstein, P., Ciais, P., Sitch, S. and Prenticé, I. (2005) A dynamic global vegetation model for studies of the coupled atmosphere-biosphere system, *Global Biogeochem. Cycles* 19, doi10/1029/2003GB002199.
26. Woodward, F. I. and Lomas, M. R. (2004) Vegetation dynamics-simulating responses to climatic change, *Biol. Rev.* 79, 643-670.
27. Cox, P. M. (2001) Modelling vegetation and the carbon cycle as interactive elements of the climate system, *Hadley Cnet. Tech. Notes* 23, 1-28.
28. Piao, S., Fang, J., Ciais, P., Peylin, P., Huang, Y., Sitch, S. and WEang, T. (2009) The carbon balance of terrestrial ecosystem in China, *Nature* 458, 1009-1013.
29. Toda, M., Yokozawa, M., Sumida, A., Watanabe T. and Hara, T. (2007) Simulating the carbon balance of a temperate larch forest under various meteorological conditions, *Car. Bal. Man.* 2:6, <http://www.cbjournal.com/content/2/1/6>
30. Toda, M., Yokozawa, M., Sumida, A., Watanabe T. and Hara, T. (2009) Foliage profiles of individual trees determine competition, self-thinning, biomass and NPP of a *Cryptomeria japonica* forest stand: a simulation study based on a stand-scale process-based model, *Ecol. Model.* 220, 2272-2280.
31. 戸田求、原登志彦 (2010) 北方森林群落における大気—森林動態相互作用, 低温科学 (印刷中)
32. Moorcroft, P.R. (2006) How close are we to a predictive science of the biosphere?, *TRENDS Ecol. Evol.* 21, 400-407.
33. Li, J., Powell, T.L., Seiler, T.J., Johnson, D.P., Anderson, H.P., Bracho, R., Hungate, B.A., Hinkle, C.R. and Drake, B.G. (2007) Impacts of hurricane Frances on Florida scrub-oak ecosystem processes: defoliation, net CO<sub>2</sub> exchange and interactions with elevated CO<sub>2</sub>, *Global Change Biol.* 13, 1101-1113.
34. Knohl, A., Kolle, O., Minayeva, T.Y., Milyukova, I.M., Vygodskaya, N.N., Foken, T. and E.-D., Schulze (2002) Carbon dioxide exchange of a Russian boreal

- forest after disturbance by wind throw, *Global Change Biol.* 8, 231-246.
35. 小池孝良、江口則和、笹賀一郎 (2005) FACE(開放系大気CO<sub>2</sub>増加)を用いた冷温帯落葉樹への高CO<sub>2</sub>付加実験, 光合成研究学会誌 43, 8-12.
36. Oren, R., Ellsworth, D. S., Johnsen, K. H., Phillips, N., Ewers, B. E., Maier, C., Schäfer, K. V. R., McCarthy, H., Hendrey, G., McNulty, S. G. and Katul, G. G. (2001) Soil fertility limits carbon sequestration by forest ecosystems in a CO<sub>2</sub> enriched atmosphere, *Nature* 411, 469-472.
37. 柴田英明、大手信人、佐藤冬樹、吉岡崇仁(2006) 森林生態系の生物地球科学モデル：PnETモデルの適用と課題, 陸水学雑誌 67, 235-244.
38. Fukuzawa, K., Shibata, H., Takagi, K., Nomura, M., Kurima, N., Fukazawa, T., Satoh, F. and Sasa, K. (2006) Effects of clear-cutting on nitrogen leaching and fine root dynamics in a cool-temperate forested watershed in northern Japan, *For. Ecol. Man.* 225, 257-261.
39. Aber, J. D., Ollinger, S. V. and Driscoll, C. T. (1997) Modeling nitrogen saturation in forest ecosystems in response to land use and atmospheric deposition, *Ecol. Model.* 101, 61-78.
40. Desai, A. R., Moorcroft, P. R., Bolstad, P. V. and Davis, K. J. (2007) Regional carbon fluxes from an observationally constrained dynamic ecosystem model: Impacts of disturbance, CO<sub>2</sub> fertilization, and heterogeneous land cover, *J. Geophys. Res.* doi: 10.1029/2006/JG0006JG000264.

## Atmosphere-Vegetation Dynamics Interaction Model Study of Terrestrial Carbon Balance

Motomu Toda\*

Graduate School of Environmental Science, Hokkaido University