

初稿 平成 16 年 4 月 15 日

修正 平成 16 年 9 月 10 日

研究課題

「全球気候モデルとの結合を視野に入れた、北方森林群動態 - 多層微気象結合陸面モデルによる陸面過程の気候システムを与える影響予測 - 」

担当教官 原登志彦

氏 名 戸田 求

はじめに

北方林は地球全土の森林面積のおよそ 3 割を占める。今後、激変が予想される環境変化が高緯度を中心とした陸上生態系、特に北方林の分布域に与える影響は最も深刻であると指摘されている。その一方で、環境変化による北方林の分布の変化は、大気との熱・水・物質交換を通して大気環境へ影響を与えるフィードバック要因として働くと考えられる。したがって、北方林が気候変化に与える影響を定量的に評価し将来予測を行うため、植生動態を考慮した新しい大気・陸面モデルが必要である。

このような背景の下、植生動態と陸域・大気へのフィードバックプロセスを加味した新しい大気・陸面モデル (MINoSGI, Multilayered Integrated Numerical Model of Surface Physics-Growing Plants Interaction (開発者: 渡辺力、横沢正幸、江守正多、高田久美子、隅田明洋、原登志彦) が開発された。現在、当研究室では MINoSGI の北方森林群落への適用とその地域(流域)レベルへの空間スケールアップ化に向けたモデル開発を手がけている。当研究室では、北海道大学雨龍研究林内に設置された落葉広葉樹林(ダケカンバ林分)プロットにおいて、1998 年より森林動態、ダケカンバの生理活性調査および気象観測が実施されている。これらの観測データを用いて、モデル中に含まれるパラメータを決定できる。また、2004 年より同研究林内に常緑針葉樹種を主とする針広混交林分プロットを新たに設定し、同様の調査を継続している。生活型の異なるこれらの樹種を取り扱い、亜寒帯に特徴的な低温や乾燥などの環境条件に伴う北方森林群落の動態変化を定量的に記述し、また林床植物(ササ)が樹木の成長に及ぼす影響について、さらに流域スケールでの気象・水文プロセスを考慮した熱・水・炭素収支の量的評価を目指している。

本年度、筆者は上記の研究課題への前段階として現行のモデルを用いた解析と生態学的プロセスをより反映するためのモデル開発を行った。取り組んできた研究テーマは、

- ・ 環境変化が数百後の森林の群落動態・物質収支に及ぼす影響
- ・ 環境変化が森林生態系に及ぼす影響に関するシミュレーション研究
- ・ 葉量垂直分布形状が森林群落のサイズ構造へ及ぼす影響
- ・ 落葉針葉樹版 MINoSGI の開発 (Deciduous Coniferous, DC-MINoSGI)

であるが、本紙面では、葉量垂直分布形状が森林群落のサイズ構造へ及ぼす影響 についての報告を行う。

葉量垂直分布形状が森林群落のサイズ構造へ及ぼす影響

< 目的 > 現在、地球温暖化に伴う気候変動に対して陸域生態系の応答が注目されている。森林をはじめとする陸上植生には温室効果ガスである二酸化炭素の吸収源としての役割が期待され、その実証のために多様な森林群落を対象として炭素循環に関連した多くの観測的研究が行われている。

実生の定着からある段階を経た森林群落では光獲得競争が優位(1方向的競争)であり、個体の資源獲得の優劣が個体サイズ構造に影響を与え次世代の森林群落を形成する。そして、このような過程で森林群落は大気とのガス

交換を行う。

各個体は、生存のために光合成生産を行うが、光合成生産を高めるためにより良い光環境を得ようとする。その戦略として各樹種は種ごとに異なる葉量垂直分布の形状(以下、葉量分布形状)を選択している。これまで、葉量分布形状が光合成生産に重要であるという指摘は多くの論文で見られる。また、葉量分布形状の違いが群落内の種の共存を考える上で重要であると指摘した研究も見られる。Hara and Yokozawa(1994)は、一方向的競争が優位な森林群落系において、森林樹木のサイズ構造の非対称性の増加は、光合成に関わる植物生理パラメータの種間の違いを生じる環境条件には依存しないことをモデルで示した。さらに、Yokozawa and Hara (1995)は同モデルから葉量分布形状の異なる多種共存群落を対象に、葉量分布形状の違いが種の生存過程に及ぼす影響について定性的に調べた。本研究では、森林動態の時間変化を加味した大気・陸面相互作用の結果として中長期的な森林動態や物質収支を予測できる MINoSGI (Watanabe et al., 2004) を用いて、葉量分布形状の違いがサイズ不均一性やサイズ非対称性などサイズ構造に及ぼす影響について炭素収支の観点から定量的に評価することを目的とする。

< 数値実験 >

最小樹高サイズに初期密度 0.5tree/m²、平均個体重 0.03kg/tree のスギの苗木があることを想定し、異なる葉量分布形状の違いが 40 年後の群落のサイズ構造に及ぼす影響について調べた。葉量分布形状は葉面積の鉛直分布で表現され、樹形のパイプ理論(Shinozaki et al., 1964)に基づいて以下の式を導き出すことが出来る。

$$f_{Lp}(t, z, h) = \frac{\partial(\theta d^2)}{\partial z} = 2\theta\eta d_0^2(t, h) \left[1 - \left(\frac{z}{h} \right)^\eta \right] \frac{z^{\eta-1}}{h^\eta}, \quad (1)$$

ここで f_{Lp} は各樹高サイズにおける葉面積プロファイル、 θ はパラメータ、 d_0 は地際直径(cm)、 h は樹高(m)、 z は鉛直高(m)を表す。 η は葉量分布形状を現すパラメータである。図 1 には η の違いに伴う葉量分布形状が図示されている。小さい η は針葉樹タイプで、 η の増加につれて広葉樹タイプの樹冠形状に変化する。後に示すように、今回の数値実験では9つの η についての計算を行った。群落内の各高度における光環境は次の式で記述される。

$$\Omega_{gap}(t, z) = \max \left\{ 0, 1 - \sum_{i=1}^N \int_0^{h_{max}} f^i(t, h) \pi \times \left[\frac{d^i_{crown}(t, z, h)}{2} \right]^2 dh \right\} \quad (2)$$

ここで $f^i(t, h)$ は各サイズにおける頻度、 d^i_{crown} は各サイズ別の樹冠直径である。

本数値実験では、Watanabe et al.(2004)と同様に名古屋大学稲武演習林の常緑針葉樹(スギ)林分(対象面積 400m²)を対象とした。同林分では森林動態と気象観測データ(勝野, 1990)が 6 年分(1983~8)にわたって測定されている。その他、MINoSGI の詳細は Hara et al. (2001)・Watanabe et al.(2004)に記されている。

< 結果と考察 >

図2には、特定の η について苗木から計算開始後 40 年目における樹高サイズ分布を示す。サイズ分布の変化から、 $\eta=4$ において最も樹高成長が早く、一方で $\eta=1$ や $\eta=16$ では最も遅い。図3には、9つの η 其々における(a)個体密度、(b) 群落全体の平均樹高 h_{ave} 、(c)樹高サイズの変動係数 C.V.、(d)歪度(Skewness)を示している。 η は個体間競争に伴って時間とともに減少し(図3 - (a))、 $\eta=4\sim6$ において最も減少した。また、 h_{ave} は同じ η の範囲において最も大きくなった(図3 - (b))。 $\eta=4\sim6$ の葉量分布形状を持つとき、競争がもっとも熾烈となり群落全体の個体密度は減少し、残ったわずかな個体がより広い空間においてその樹高を増加させた。

一方、C.V.はサイズ分布の不均一性を示す指標であり、歪度(Skewness)はサイズ分布の非対称性の指標である。これらの図

から C.V.や歪度は苗木から 10 年経過後において、 η の違いに伴う明瞭な変化はあまりみられず一定値に収束することがわかる。このことは、苗木から生長した個体群動態は成長初期段階(およそ 10 年の時間スケール)で個体間の主要な競争を終え、その後は小個体クラスの枯死と大個体の生長速度の調和を維持しつつ、一定のサイズ不均一性を保って動態変化していることを示している。また、歪度は η の違いでおよそ $-1.3 < \text{Skewness} < 0$ の範囲で変化し、常に小個体に比べて大個体の頻度分布が大きい J-shape 分布を示した。これらより、個体の葉量分布形状の違いは成長速度に影響を与え、群落全体の個体密度や平均樹高に影響を及ぼすことがわかった。また、一方で成長初期段階での個体間競争を追えた後のサイズ構造は η の違いによってその不均一性に変化をもたらさなかった。

上記の結果より、個体間の競争の程度は $\eta=4\sim6$ 程度の範囲でもっとも強いことがわかった。この原因について、 η の違いに伴ってある特定の期間における各サイズクラスの炭素収支に着目し、 η の違いがサイズ構造に及ぼす影響を定量的に評価する。

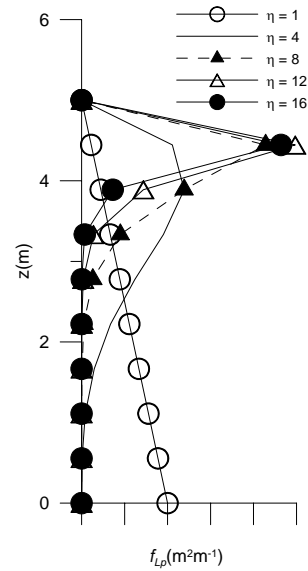


図 1: η の違いに伴う木の直径および葉面積プロファイル

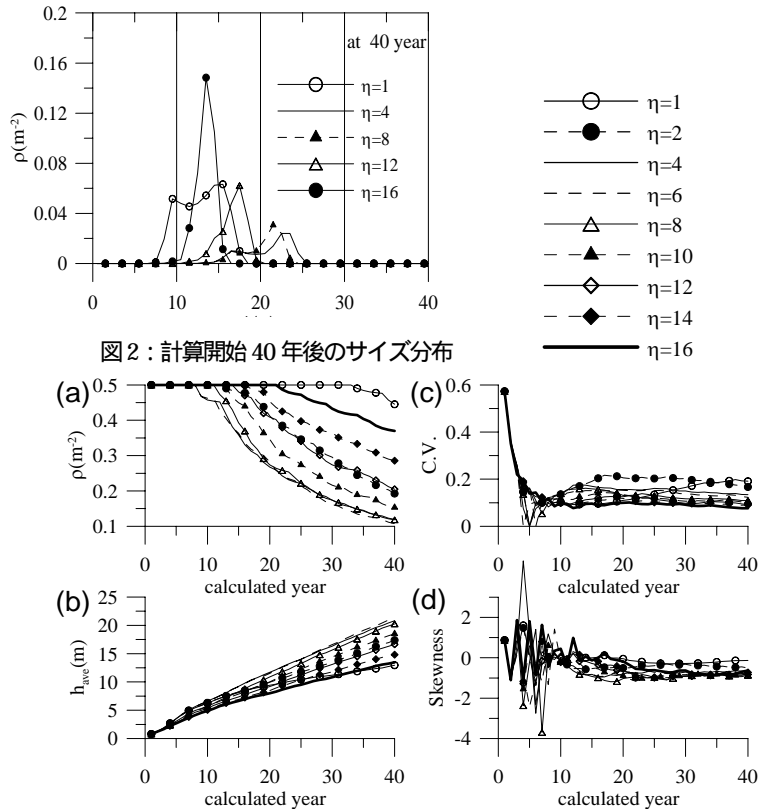


図 2: 計算開始 40 年後のサイズ分布

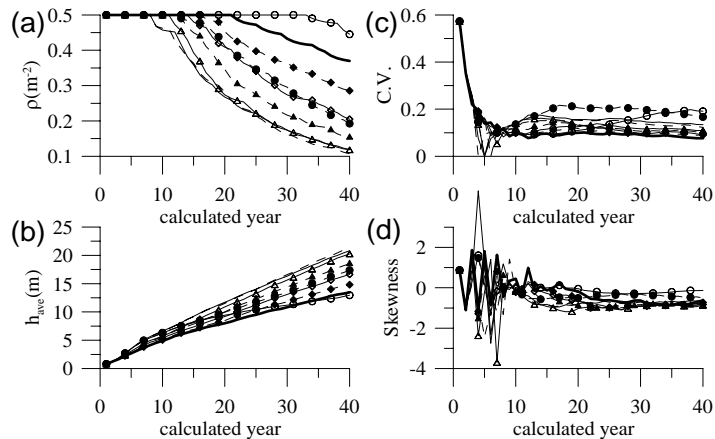


図 3: 全 η について各変量の時間変化 (a) 個体密度 ρ (m^{-2}) (b) 平均樹高 h (m) (c) C.V. (d) Skewness

MINoSGI では各サイズクラスの枯死量は炭素収支から換算される。ここでは、各での各サイズ別の炭素収支を比較し個体間競争の強さの程度を把握するため、全てのサイズにおいて枯死が起らない1年間を対象とした数値実験を行った。

図 4(a)-(b)は、全における各サイズ別の純一次生産量(Net Primary Production, NPP)である。=4~6 の範囲で小個体と大個体との間で NPP の大きな傾きを持つことを示している。このことは、サイズ間における NPP の非対称性が強いことを表し、

つまり個体間競争が熾烈であることを意味している。h=6~10 の小さいサイズ付近では =2~6 において NPP が負になっており、次時間段階での同サイズクラスの個体枯死率を高めていることがわかった。

計算の結果、地上部成分の呼吸速度は総光合成生産量(Gross Primary Production, GPP)に比べて相対的にによって大きな違いを示さないことから、各サイズの NPP に影響を与える要因は GPP であるとし、GPP と光合成有効放射(Photosynthetic active radiation, PAR)および葉面積の各プロファイルを特定のサイズクラスについて記載した。ここで、各高度における PAR 値は群落トップにおける PAR 値を1とし、この値で規格化された値を示している。図5にはこれらの例として、=4 ((a) h=5, (b) h=16)と =16 ((c) h=5, (d) h=16)について図示した。これらの結果、(b)と(d)より、大個体の樹冠形状を比較すると、=16 の場合には上層に着葉し、特定高度での最大葉面積は大きい値であるが、その高度範囲は比較的狭い。一方、=4 の場合、特定高度での最大葉面積も全高度での積算葉面積(葉面積指数)も =16 に比べてわずかに小さかったが、上層から下層まで着葉する葉量分布形状をもった。このことが、群落内の光強度を弱め、図 5(a)でみられるように図 5(c)と比較して =4 での小個体の GPP を低下させる原因であると考えられる。

つまり、葉量分布形状の違いが、光環境を決定し、その結果小個体の炭素収支に決定的な違いを与えるのである。その結果、個体間の炭素収支の非対称性を強め、群落のサイズ構造を変化させているとみなすことが出来る。

<まとめ>

葉量分布形状の違いが群落サイズ構造に及ぼす影響について炭素収支の観点から調べた。そして、葉量分布形状の違いにより生じる群落内光環境が小個体の炭素収支に影響を与

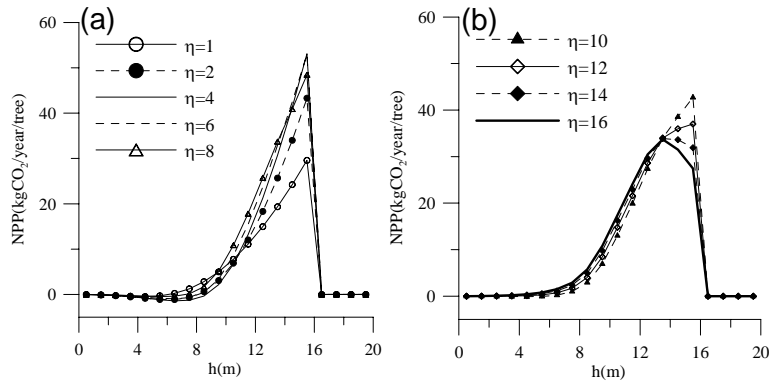


図 4：計算開始 1 年後の各サイズ別の純一時生産量 (Net Primary Production, NPP)

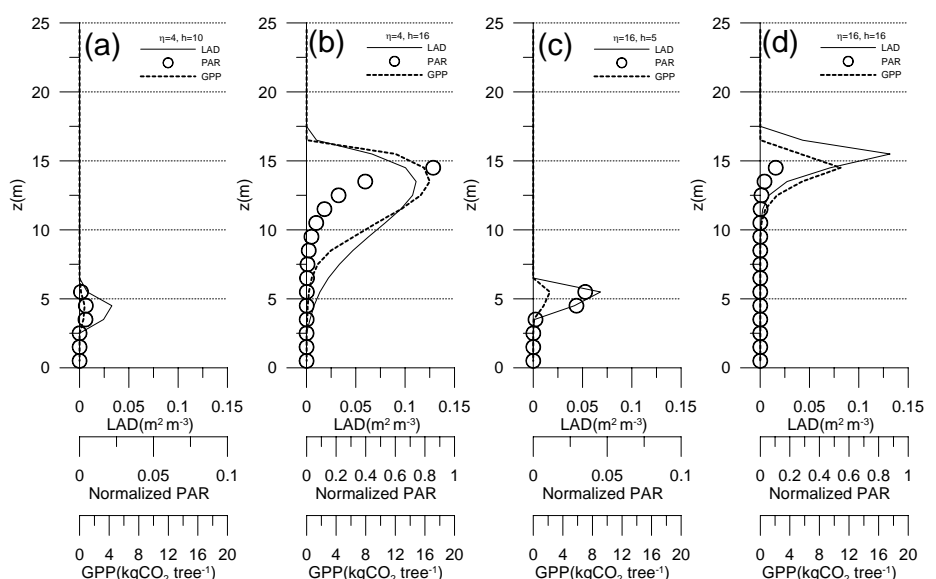


図 5：各サイズ別の葉面積密度(Leaf Area Density, LAD)、相対 PAR 強度、個体あたりの総一次生産量 (Gross Primary Production, GPP) のプロファイル

え、サイズ間の非対称性を強めることが明らかになった。しかしながら、我々が使用した MINoSGI は鉛直一次元の枠組みであるため、空間不均一性を直接的に評価できない。しかしながら、上にも触れたように Watanabe et al. (2004)では、群落内の光環境を再現するため、項を導入することによって名古屋大学稲武演習林スギ林分におけるサイズ構造動態を良好に再現することに成功した。今後は MINoSGI をプロットスケールから流域スケール(サイズ構造モデルがその特徴をより明瞭に発揮することが期待されるスケール)への適用およびその気象・水文プロセス・森林動態変化の理解に向け、信頼性あるモデル開発を継続したいと考えている。

・ 落葉針葉樹版 MINoSGI の開発(DC-MINoSGI)

<目的> 将来、プロットスケールの MINoSGI をグローバルモデルと結合させ、大気と北方林植生間の相互作用および北方林植生動態が気候システムに及ぼす影響評価を行うためには、MINoSGI が様々な機能タイプを持つ植生に適用できることが重要である。そこで、落葉樹種への適用に向けたモデル開発を行った。ここでは、現段階までの結果についての報告を行うこととする。

<計算条件>

DC-MINoSGI の検証サイトは、名古屋大学稲武演習林の落葉針葉樹(カマツ)林分(対象面積 200m²)である。1982 年より 1989 年までの 8 年間に測定された森林動態と気象観測データ(倉地, 1989)を検証データとして用いた。落葉樹を取り扱うに当たり、開葉様式は次の手順を踏んだ。前年度の成長期後期(8 月~10 月)に獲得した炭素を一時貯留する。冬季に呼吸で消費される炭素を差し引いた残り分を翌年の葉の展開に用いる。落葉樹は、前年に翌年のための冬芽を形成し、低温を経験した後に休眠解除を行う。Sarvas[1974]は、休眠解除後の冬芽を用いて個体成長と温度との関係を関数化した。本研究では樹種で異なる個体成長指数値を超えた日を開葉日と定義する。また、落葉については現在のところ、気温の関数として与え、決定された落葉日から約 1 ヶ月かけて全ての葉が落葉するようにした。

<結果>

(1)パラメータの決定

MINoSGI は観測データを用いて調整される幾つかのパラメータを含む。その例として、図 6 は観測より得た光-光

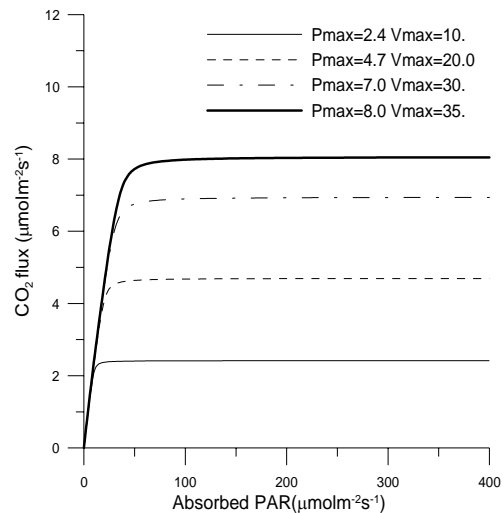


図 6 葉の光 光合成曲線

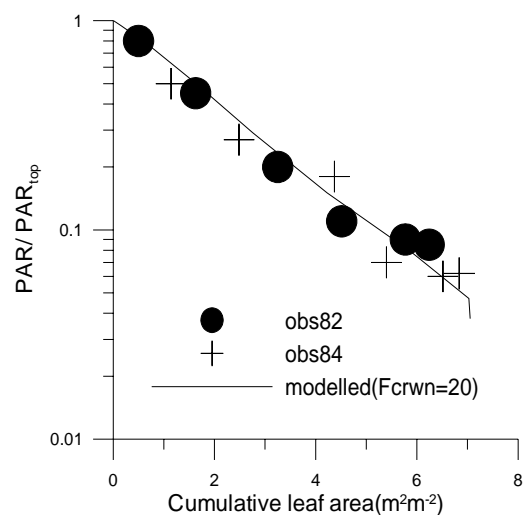


図 7 積算葉面積指数と相対光強度との関

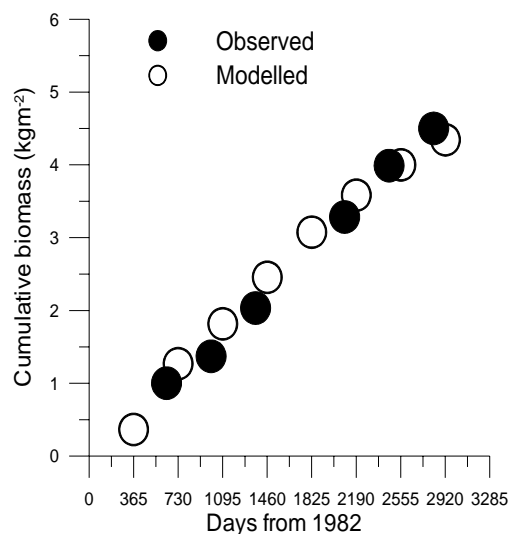
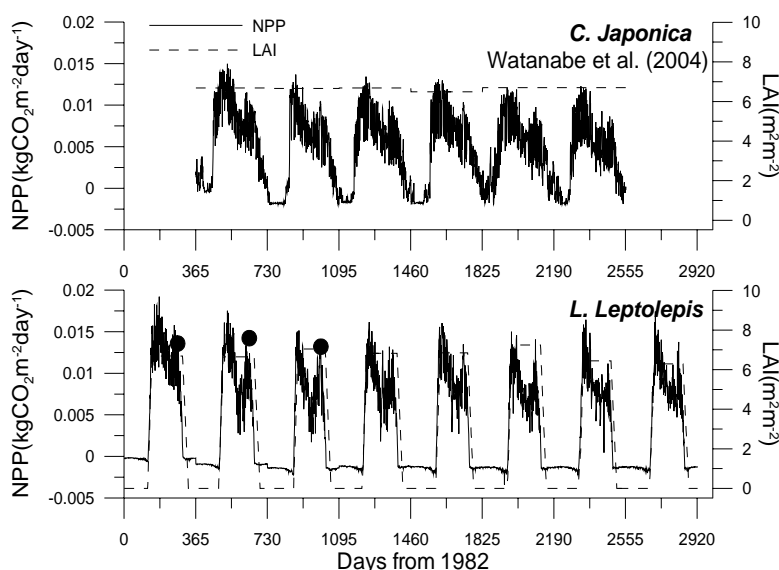


図 8 バイオマス積算値 (1982~1989)

合成曲線の関係である。観測から最大光合成 (P_{max}) は $8 \mu \text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ であるのでこれに等しくなるような V_{max} ($=35 \mu \text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$) が調整された。クラウンの形状を現すパラメータ F_c は相対光強度と積算葉面積指数との関係から決定した (図 7, $F_c = 20$)。これは地際での樹冠直径が地際の幹直径の 20 倍に相当する、言い換えれば展開した葉を $F_c=20$ の空間に着葉できることを示している。

図 8 は調整されたパラメータを用いて計算されたバイオマスの積算値である。その結果、計算開始より 8 年後のバイオマス総量は観測値と計算値ではほぼ一致した (観測値 45.0、計算値 43.2 [tonha^{-1}]; 図では [kgm^{-2}] 表示)。図 9 は Watanabe et al. [2004] で行われた常緑針葉樹種 (スギ) と落葉針葉樹 (カラマツ) の純一次生産 (NPP, Net Primary Production) の比較である。同図には LAI の年変化も記載した。スギ、カラマツ双方において春・秋に 2 つのピークを持つ NPP の季節変化を示した。これは GPP に含まれる呼吸成分の夏季の増加が NPP を低下させるためである (Watanabe et al., 2004) が、夏季カラマツ

の NPP はスギに比べて減少量大きい。また、開葉時における光合成は活発であった。表 1 には、観測期間を対象に各樹種の生産量・呼吸量の計算結果をまとめた。表より、常緑スギは光合成期間が落葉カラマツに比べて長く、個葉レベルでの V_{max} は小さい (スギ 19.4、カラマツ 35.0、単位は $\mu \text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$) が、6 年間での GPP に対する NPP の比は大きくなった (NPP/GPP: スギ 0.45 > カラマツ 0.40)。



<まとめと今後の課題>

図 9 スギ(上図)・カラマツ(下図)の NPP(左軸)・LAI(右軸)の年変化(1982 - 1989) は LAI 観測値(1982 ~ 1984 のみ)を表す

本年度は、主に DC-MINoSGI のプログラム開発に取り組み、その結果落葉樹種への適用の見通しもある程度目処がついた。しかし、モデル中のパラメータの決定については今後さらに検討を加える必要がある。今後、北方林のモデル化に際し、開葉・落葉のメカニズムに低温・乾燥および葉への過剰な光エネルギー (光ストレス) を考慮する必要があることが室内実験の結果から明らかになりつつある。このような植物生理プロセスを反映した更なるモデル開発に着手したい。

表 1 スギ(1983 ~ 1988、6 年間)・カラマツ(1982 ~ 1989、8 年間)の生産量・呼吸量

	GPP	NPP	Rall	Rleaf	Biomass	NPP/GPP	Rall/GPP
<i>C. Japonica</i>	200.2	90.2	110.0	50.2	40.1	0.45	0.56
<i>L. Leptolepis</i>	232.8	92.1	140.6	60.9	43.4	0.40	0.60
	[174.5]	[69.1]	[105.5]	[45.6]	[32.5]	[0.40]	[0.60]

* 単位は NPP/GPP, Rall/GPP を除いて tonha^{-1} 、Rall には葉呼吸 Rleaf は含まれない。[]内はカラマツの値をスギと同じく 6 年間に換算した量

{研究課題における研究リスト}

< 論文 >

- ・Toda, M., T. Watanabe, M. Yokozawa, A. Sumida and T. Hara: Crown architecture and its influence on size-structure dynamics in competitive plant population. (Submitted to J. Theoretical Biology)
- ・Toda, M., T. Watanabe, M. Yokozawa, A. Sumida and T. Hara: Sensitivity analysis of atmospheric CO₂ concentration and soil nutrient condition on size-structure dynamics in a forest stand. (In preparation)

< 学会発表 >

- ・戸田求, 渡辺力, 横沢正幸, 江守正多, 高田久美子, 隅田明洋, 原登志彦: 環境変化が 100 年後における森林の群落動態・物質収支に及ぼす影響, 気象学会春季大会, 2004 年 5 月.
- ・戸田求, 渡辺力, 横沢正幸, 江守正多, 高田久美子, 隅田明洋, 原登志彦: 高 CO₂ が森林生態系に及ぼす影響に関するシミュレーション研究, 日本生態学会, 2004 年 8 月.

< 研究会・紀要・その他 >

- ・Toda, M., T. Watanabe, M. Yokozawa, S. Emori, K. Takata, A. Sumida and T. Hara, A numerical model of the atmosphere-vegetation dynamics interaction, 北海道大学 ソウル大学合同シンポジウム, ソウル大学, 2003 年 10 月.
- ・戸田求, 2003 年秋号, MINoSGI が目指すもの. 北海道大学 21 世紀 COE プログラム NEWSLETTER3 号 2003 年秋.

< 研究費獲得実績 >

- ・2003 年 10 月 2003 年度(財)住友財団環境研究助成金 受賞 (研究代表者 戸田 求)
研究採択課題「植生動態を加味した大気 陸面モデル(MINoSGI)の開発と北方林への適用」
- ・2003 年 11 月 低温科学研究所リーダーシップ経費
「寒冷域落葉森林群落を対象とした植生動態 微気象結合陸面モデルの開発」
- ・申請中(2004 年 9 月 30 日現在)

研究課題名 「環境変化が森林群落動態に及ぼす影響に関するシミュレーション研究」

- (1)・稲盛財団研究助成金応募中(7 月 31 日締切, 2005 年 3 月結果発表)
- (2)・地球環境財団研究奨励金応募中(7 月 31 日締切, 2004 年 10 月結果発表) (他財団との同一課題による併用可)
- (3)・2004 年 9 月 低温科学研究所リーダーシップ経費

研究課題名 「衛星データから取得可能な森林群落動態情報の確立へ向けて」

{その他の研究内容における業績}

< 論文 >

- ・Toda, M. and Sugita, M.: Single level turbulence measurements to determine roughness parameters of complex terrain, *J. Geophysical Res.---Atmosphere*, 2003, 108, ACL8-1 to 8-9.
- ・石田祐宣, 松島大, 樋口篤志, 檜山哲哉, 戸田求, 浅沼順, 玉川一郎, 宮崎真, 田中賢治, 杉田倫明, 永井秀幸, 田中久則, 飯田真一, 小林菜花子: 2001 年筑波大学陸域環境研究センター(TERC)における乱流計測機集中観測: 機器比較と校正による誤差解析, *水文・水資源学会誌*, 2003, 17, 43-60.

< 学会発表 >

- ・戸田求, 渡辺力: 地表面の不均一性が対流境界層の乱流輸送に及ぼす影響, 2003 年度気象学会春季大会, 2003 年 5 月.
- ・杉田倫明, 加藤秀和, 戸田求: 混合層バルク式による広域顕熱フラックスの推定, 2004 年気象学会秋季大会, 2004 年 10 月.