HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	北方森林群落における大気 ： 森林動態相互作用に関する研究
Author(s)	戸田, 求; 原, 登志彦
Relation	大気圏と生物圏の相互利用. 北海道大学低温科学研究所編
Citation	低温科学, 68, 27-34
Issue Date	2010-03-31
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/45159
Type	departmental bulletin paper
File Information	LTS68_005.pdf

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

低温科学 68 （2010） 27-34

北方森林群落における大気―森林動態相互作用に関する研究

戸田　　求[1)]，原　登志彦[2)]

2009 年 11 月 27 日受付，2010 年 2 月 3 日受理

本論で，筆者らは北海道を含む冷温帯から亜寒帯の広範囲で見られる代表的な落葉樹林を対象に行った森林動態，CO_2 フラックスに関する長期観測研究および大気―植生動態モデル研究の一例を紹介する．これらの研究を通して，森林生態系の構造や機能の変化が大気―植生間の CO_2 交換過程に及ぼす影響は大きいことを明記した．さらに，今後の北方森林群落における大気―植生（森林動態）間の相互作用の解明に必要とされる研究課題について触れ，植物の生理生態学的視点から大気―植生動態モデル開発を進めていくことが必要であるとの見解をまとめた．

Micrometeorological and ecological researches for elucidating an atmosphere-forest dynamics interaction in Northern Japan

Motomu Toda[1], Toshihiko Hara[2]

Eddy covariance measurements have been conducted to monitor seasonal and annual variability in CO_2 exchanges between the atmosphere and the cool-temperate deciduous forest ecosystems in Northern Japan since 2003. An analysis on dynamic changes in the forest has been made based on forest inventory data over a decade since 1998. In recent years, an atmosphere-forest dynamics model has been developed and was applied to the forest to examine whether or not the model describes realistically forest dynamics and the atmosphere-forest CO_2 exchange. In this paper, we reported the observed and simulated results on forest dynamics and the atmosphere-forest CO_2 exchange. From the report, we specified the importance of the effect of structural and physiological changes in a forest stand on the atmosphere-forest CO_2 exchange and, therefore, an additional improvement of the developed atmosphere-forest dynamics model through eco-physiological approaches to elucidate atmosphere-biosphere interaction in the future.

1．はじめに

近年における陸域生態系と大気との間の CO_2 交換過程に関する観測研究の進展により，地球上の様々な陸域生態系における炭素吸収量の年々変動がモニタできるようになった．また，これらのデータは将来の陸域生態系による CO_2 吸収量予測を行うための数値モデル開発に利用されている．しかしながら，これまでに開発された複数の大気―植生動態モデルを用いて，IPCC による将来の気候変化シナリオから陸域生態系全体の CO_2 吸収量を算出した結果によれば，これらのモデル間における CO_2 吸収量推定値には非常に大きな違いが生じている（Cramer et al., 2000; Friedlingstein et al., 2006）．この原因の一つとして挙げられているのが，植生動態に関わる生態学的現象の取り扱いがいまだモデルの中で不十分であるという見方である（Purves and Pacala, 2008）．一般に数理モデルにおいては，その対象に影響を及ぼす現象の前提条件をあらかじめ予測したうえで，各々の影響評価を論理的に導くこととなるが，前提条件に不備が伴えば影響評価の結果には不確定性が含まれてしまう（原，1995）．今後の大気―陸域生態系間の相互作用の解明に向けた研究を進める上では，植生動態と大気との CO_2 交換に関わる総合的な観測の強化とあわせて，生態学的視点から環境に対する植生の生理生態学的応答を加味した大気―植生動態モデル研究を進めていくことが重要である．

陸域生態系における大気との CO_2 交換はその生育段階に伴う植生の構造や機能の変化に影響される（Wirth et al., 2009）．特に森林では樹冠形態（葉群密度の垂直分

1）北海道大学大学院　地球環境科学研究科
2）北海道大学低温科学研究所
[1] Graduate School of Environmental Science, Hokkaido University
[2] Institute of Low Temperature Science, Hokkaido University, Sapporo, Japan

布構造），フェノロジー（展葉•落葉の季節変化）に伴う葉の生理的活性の季節・年々変動，個体の空間配置に依存した不均質な群落構造がその制御要因として挙げられる．植生内外の詳細な物理過程を記述し，現実的な大気—陸域生態系間の CO_2 交換の理論的知見を得るためには，これら植物の複雑な生理・生態学的構造および機能を対象空間スケールに合わせて適切に選択するとともに，これらの構造や機能に影響を及ぼす現象を大気—植生動態モデルの中に適切に取り込んでいくことも重要になる．

本論では，冷温帯多雪域に位置する北海道の代表的な森林を対象として行われてきた森林動態と CO_2 交換量に関する調査研究の一例を示す．さらに，同調査地を対象として行われた大気—森林生態系間の CO_2 交換量に関わる数値シミュレーション研究の結果についても示す．最後に，北方域の森林生態系を対象に，植物生理・生態学的観点から今後の大気—陸域生態系（特に本論では，森林動態）相互作用に関連する研究課題について紹介する．

2．気候特性

北海道大学北方生物圏フィールド科学センター（FSC）・雨龍研究林内の森林を対象に，調査研究が行われた（詳細は 3 ， 4 章に記載）．同地域は，基本的に大陸性気候に属するものの海洋の影響を大きく受けるために湿潤な過湿性北方系樹林気候下にあり，冷温帯と亜寒帯の境界域としても位置づけられる．1999〜2006 年の年平均短波放射量は 130 Wm^{-2}，年平均気温は 2.7°C，年降水量は 1237 mm であった．冬季にはシベリア大陸からの低温で乾燥した北西風が卓越する地域である．この北西風が日本海上を通過して大量の水蒸気を含んだ後，同観測対象域に大量の積雪を供給する．1999〜2006 年の平均積雪量は 2 m，最大積雪深は 2.6 m，平均積雪期間は 209 日で，近年は積雪期間の減少傾向が顕著にみられる．

3．調査項目

3.1 森林動態（サイズ構造動態）調査

1998 年秋，雨龍研究林内に調査林分（314 林班，44°20’N，142°15’E，550 m a.s.l.，20 m×30 m）が設置された．調査項目は，林分内の全樹木個体（ただし，樹高 1.3 m 以上）を対象に，樹高，生枝下樹高（ただし，1〜2 年に 1 度），胸高直径，生枝下直径である．同林分では 1979 年に，当時生育していた立木の皆伐および林床植生・土壌の掻き起こしが行われた．この人為的かく乱以後，森林更新が持続的に進み，現在ではダケカンバを優占種とする落葉広葉森林群落（30 年生）が形成されている．1998 年から 2006 年までの同林分における個体数密度は，0.57 m^{-2} から 0.36 m^{-2} に減少し，個体間の競争に伴い個体数の減少傾向が見られた．また，1998 年から 2006 年の間に，同林分に占めるダケカンバ樹種の割合は 73%から 78%に増加した．

3.2 CO_2 フラックス計測

2003 年 7 月，20 m の微気象・地表面フラックス観測タワーが上記の林分脇に建設され，大気—森林間の熱・水フラックス，CO_2 フラックスの季節変化，年々変化を調査する野外観測が開始された（図 1）．観測タワーの最上部には，これらのフラックスを計測するために超音波風速計（Solent R3, Gill Instruments, UK）と水蒸気密度・CO_2 密度変動計（LI-COR 7500, LI-COR, USA）が設置された．これらの計器から風速量，CO_2 密度変動量の計測データが時間間隔 10 Hz で収集され，それらの共分散から CO_2 フラックスが算出された（この測定方法を渦相関法という）．また，同観測タワー上に，数 m 間隔で光合成有効放射量，気温，相対湿度，風速，CO_2 濃度といった環境変数を計測するセンサーが設置された．地下部には，地中温度や土壌水分量を計測する機器が埋設された他，林分からやや離れた開空地には降水量，降雪量をモニタする計器が設置された．

4．大気—植生動態モデル（Multilayered Integrated Numerical model of Surface physics Growing Plant Interaction, MINoSGI）

4.1 MINoSGI の概要

大気—植生動態モデルは，微気象サブモデルと植生動態サブモデルの結合モデルである（Hara et al., 2001; Watanabe et al., 2004）（図 2）．森林群落内の物理環境を記述する多層構造の微気象モデルでは，各層ごとに葉面上における熱・水，CO_2 交換量が物理変数を用いて計算され，それぞれについて鉛直積算することで，森林生

図 1：研究対象となった森林サイト．中央に見えるのはフラックス観測タワー

態系全体における各フラックスが見積もられる．また同モデルからは，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，ここで取り扱う植生動態サブモデルは，個体間競争に伴う植物個体群の生長および枯死過程，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動態モデルであり（Hara, 1984），微気象サブモデルで計算された葉面上での CO_2 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数を下まわると，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 MINoSGI では土壌から大気への CO_2 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る．これらのプロセスを総合して森林生態系全体における CO_2 吸収量（または放出量）が算出される（詳しくは，Hara et al., 2001; Watanabe et al., 2004; Toda et al., 2007; Toda et al., 2009）．

4.2　計算方法

MINoSGI では，森林群落における樹高頻度分布が植生動態サブモデルから樹種ごとに 1 年間隔で計算される．計算の初期条件には樹高サイズ別の個体数，各個体あたりの重量，生枝下樹高等の情報が必要となる．また，微気象サブモデルからは，1 時間ごとに森林群落内の物理変数と各フラックスの鉛直分布が算出され，この計算には 1 時間間隔の入力気象変数（短波・長波放射量，気温，風速，比湿，降水量）が必要とされる．

5．結果と考察

5.1　森林動態

最初に大気―植生動態モデル（MINoSGI）では，毎木調査データ（3.1 参照）から得られた個体数密度（ρ）の年変化および樹高サイズ分布の年変化を再現するために，MINoSGI に含まれる幾つかの未知変数を変化させ，最適な変数値を決定する操作を行う．その後，この最適変数を用いて MINoSGI から算出された個体密度と林分バイオマスとの間に見られる関係（密度（ρ）-バイオマス（B）関係）を，観測された ρ-B 関係と比較した結果，MINoSGI は観測された ρ-B 関係を良好に再現した（図 3）．一般に同林齢でかつ単一種に近い状態で構成された森林においては，その個体数密度と林分バイオマスの間に一定の関係が認められ（Yoda et al., 1963），両者の間には −1/2 の傾き（ただし両対数スケール表示）が見受けられる．この ρ-B 関係を調べた結果，林分の優占種であるダケカンバの ρ-B 関係は，−1/2 の傾きよりもややきつくなっているのが分かった（図 3(a)）．一方で，ダケカンバ以外の樹種（従属種）をすべてまとめて同様の関係を調べると，−1/2 の傾きよりも緩くなった（図 3(b)）．このように，種によって異なる ρ-B 関係の傾向がみられたのは，主に同一種間および異種間における光資源に関わる個体間競争が生じた結果であると考えられる．優占種であるダケカンバのうち，樹冠層を形成する大個体は，小個体よりも光資源を得やすい状況にあり生長速度が高くなる．その結果，生存する個体の生長速度はより大きくかつ重量も増加するため，ダケカンバ全体のバイオマス増加量の時間変化は大きくなった．一方で，従属種は，全体として被陰下にありダケカンバとの個体間競争において不利な状況にある．したがって，生存している個体の生長速度は小さく，従属種の多くの個体は枯死した．その結果，従属種全体の密度

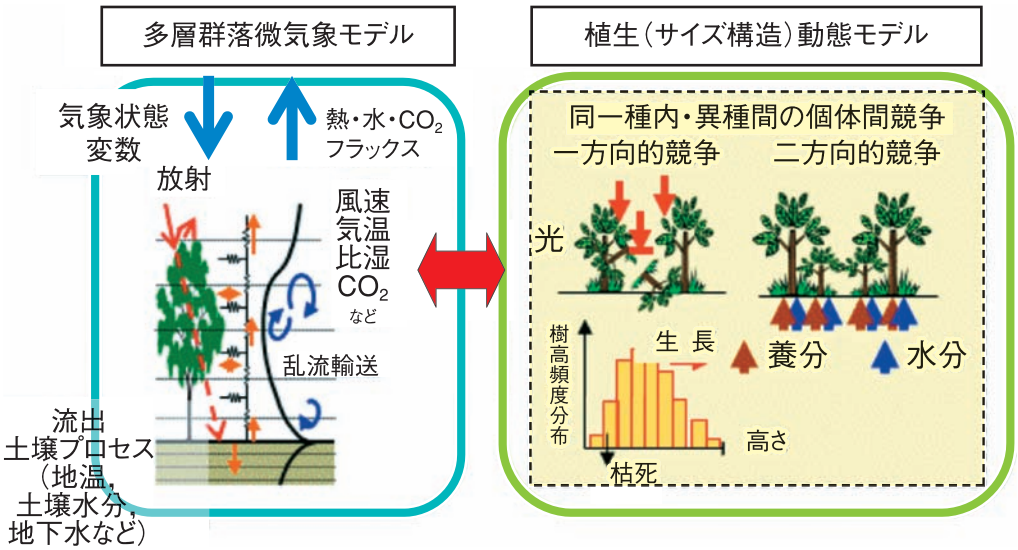

図 2：大気―植生動態モデルの模式図（Watanabe et al. (2004) から引用，一部追加筆）

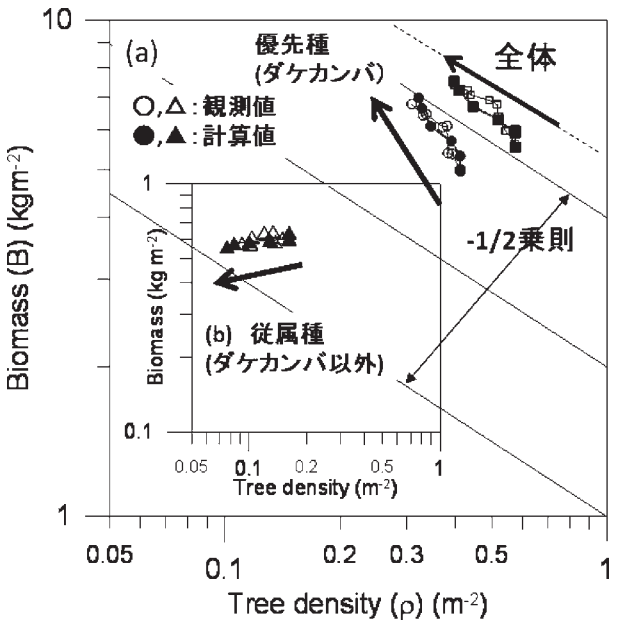

図3：個体数密度 ρ（横軸）と林分バイオマス B（縦軸）との関係
(a)林分全体および優先種に対応した ρ–B 関係，(b)従属種に対応した ρ–B 関係を示す．なお，各データは年間値を表す．

変化に伴うバイオマス増加量は見られなかった．このような同一林分内で生育する異なる植物種間の ρ–B 関係が草本種や実生段階にある若木を対象とした実験などを通して調査された（Bazzaz and Harper, 1976）．その研究による ρ–B 関係は対象種が異なるものの，本研究で得られた研究結果と一致した．したがって，樹木個体間競争が，林分全体の ρ–B 関係を大きく支配する要因として働いていることが分かった．

5.2　CO_2 フラックス

2004〜2008 年までの CO_2 フラックスの年々変動を図 4 に示す．このフラックスデータから，春の着葉を期に急激に CO_2 フラックスが負に低下したことが分かった．これは，着葉に伴い植生が大気から CO_2 吸収を活発化させた結果であり，CO_2 が大気から森林へ輸送されていることを示している．夏季の日中には最大でおよそ−20〜−15 μmol $m^{-2}s^{-1}$ 程度の CO_2 フラックスが記録された．また，生長期の夜間には，樹木の同化部・非同化部双方による呼吸と土壌中の微生物活動に伴う土壌炭素放出と合わせて，生態系から大気への CO_2 放出が検出され，特に夏季夜間には 1 〜 4 μmol $m^{-2}s^{-1}$ 程度の年間を通じて最も高い CO_2 フラックスが記録された．CO_2 フラックスの季節変化をみると，各年共通して着葉後の 6 月後半から 8 月の日中にかけて最も低くなった（図 4）．2004 年 9 月上旬より，CO_2 フラックスの低下は見られなくなり，翌 2005 年の着葉以後の CO_2 フラックスは前年の同時期に比べて大きく，光合成活動の低下を示した．しかし 2006 年以降，夏季の CO_2 フラックス値は 2004 年時よりもさらに小さく，この傾向は 2007〜2008 年でさらに顕著になっていた．

2004 年〜2005 年までに得られた CO_2 フラックスの観測値と大気—植生動態モデルによる計算値を比較した（図 5）．本解析においては，以下に記すデータ選別方法後に残ったデータのみを取り扱い対象とした．(1)降水時および降水イベントの前後 5 時間分のデータを除去，(2)摩擦速度 u* が u*＜0.35 m s^{-1} の場合のデータを除去，日中の大気が次の安定度条件を満たさない場合のデータを除去，すなわち−5/7＜ζ＜16（ここで ζ は，$\zeta=-(z-d_0)/L_v$ であり，z，d_0 および L_v はそれぞれ測定高度，ゼロ面変位，および Obukhov 長）である．その結果，CO_2 フラックスの計算値には観測値と一致しているものが多い一方で，一致しないデータがあることも分かった．この原因については後の章(6.1)で取り上げる．また，MINoSGI から 2005 年の正味生態系交換量（NEE）の推定を行った結果，NEE＝−224±32 gC m^{-2} $year^{-1}$ の結果を得た．一方で，観測データに基づいて見積もられた 2005 年の年間 NEE は，NEE＝−181〜−167 gC $m^{-2}year^{-1}$ となり，計算された NEE は観測データから得られた NEE より幾分，過小に NEE を評価する結果となった．

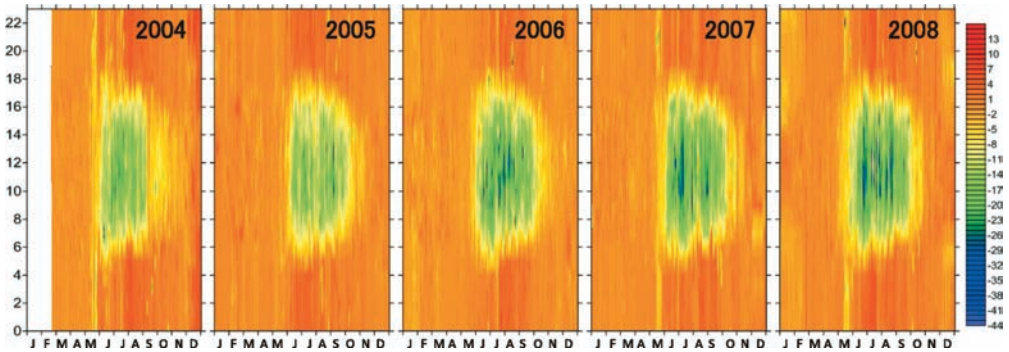

図4：2004–2008 年における CO_2 フラックス　単位：(μmol $m^{-2}s^{-1}$) 横軸は月，縦軸は時刻を表す．

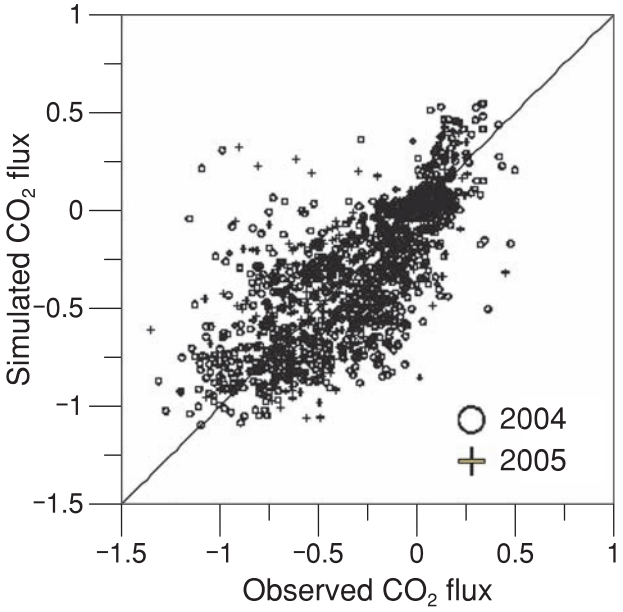

図5：CO_2 フラックスの観測値と計算値との関係，計算値は大気―植生動態モデルで得られた値を示す（2004–2005年のデータを使用）．なお，各データは1時間値を表す．

6．森林生態系の炭素吸収量推定にむけた今後の課題

6.1 自然かく乱の影響が森林の CO_2 吸収機能に及ぼす影響

2003年7月より継続されてきたフラックス観測は，2009年末現在で7年目を迎えた．この観測期間初期にあたる2004年秋には大型台風が北海道全土を通過した．この台風の影響により，道内に存在するフラックス観測研究施設の中には，観測林やフラックス観測タワーの倒壊，機器損傷に伴う計測の一時中止などの被害が確認された．我々の観測サイトは，幸いにもこれらの事態に陥ることなく，連続計測が現在まで行われてきた．毎年行われてきた森林の毎木調査によると，この台風が本観測拠点の樹木個体数を低下させることはなかった．一方で，葉芽群および枝が強風により吹き飛ばされ，その結果として2005年の葉量は大きく低下した．しかしながら，この2年後，すなわち2006年における葉量は台風以前と同程度にまで回復し，さらにこの葉量回復とともに葉の光合成機能の変化が正味生態系交換量を増加させることとなった（Toda et al., In preparation）．5-2で示した通り，大気―植生動態モデル（MINoSGI）による2005年のNEEの計算値は観測データに基づいて決定されたNEEよりも幾分過小評価する結果となった．MINoSGIにおける2004年9月以降のLAIの計算では，台風による葉芽群の飛散の影響は考慮されておらず，観測値で見られた急激なLAIの減少を再現できていない．また，2005年のLAIについて，MINoSGIによる同年のピーク値は観測値とよく一致しているものの，着葉のタイミングや年間を通じた着葉期間についての精度は未だ低い（Toda et al., submitted）．この影響が，NEE値の過小評価を招いた可能性は大きいと考えられる．したがって，MINoSGIにおいて自然かく乱による葉芽群の飛散の影響を考慮することが，年間NEE推定の不確定性を減少させるために必要であり，今後の課題として位置づけられる．

一方で，観測データに基づいて決定されたNEEの値は，その算出過程で考慮された補正法に依存していることもまた事実である．例えば，夜間の非乱流条件下で得られた測定データについては，乱流の程度を示す摩擦速度（u*）を指標値として補正を行うのが一般的である（以後，u*補正法とする）．しかし近年の研究では，その補正の有効性に疑問を投げかける報告も多く見受けられ，特に複雑な階層構造をもつ森林でu*補正法を施した場合の，NEEが$-400\ gC\ m^{-2}year^{-1}$～$100\ gC\ m^{-2}year^{-1}$の範囲で大きく変化することを示した事例も見られる（Miller et al., 2004）．このことは，複雑な階層構造を持つ熱帯林や様々な林齢が混在している森林での渦相関法による森林の炭素吸収機能評価を行う上での大きな懸念材料となるかもしれない（Kutsch et al., 2008）．さらに，今回の野外観測で用いられたタイプの水蒸気密度・CO_2 密度変動計から CO_2 フラックスを出力する場合には，隣接して設置されている超音波風速計から計測される温度値を用いてフラックス補正を行う必要がある（この補正方法をWPL補正（Webb et al., 1980）とする）．しかし，近年の研究では超音波風速計での温度は密度変動計周辺の温度を反映しておらず，この温度のずれが CO_2 フラックス値へ及ぼす影響は無視できないと指摘されるようになった．この温度のずれを考慮した代替的な補正方法（Burba et al., 2006, 2008）は未だ検証段階ではあるが，近年の研究論文ではこの補正方法の検証が重要視される傾向にある（たとえばBurba et al., 2008; Haslwanter et al., 2009）．このように，観測データから年間NEEを推定する上でも未解決な課題が多く存在する．それでもなお，観測研究と合わせて大気―植生動態モデル開発，および同数値モデルを用いた研究を進めていくことは重要である．

参考までに，北海道内で行われている本観測対象地以外のフラックスタワー観測で得られた，各森林生態系における年間NEEは，構成樹種や年々の気候条件によっても大きく異なるが，概ね$280\sim-70\ gC\ m^{-2}year^{-1}$にあった（Nakai et al., 2003; Hirata et al., 2008）．また，同じ緯度帯に位置し，道内と類似した気候条件や構成樹種を有する北米温帯林での調査結果によれば，年間NEEは$-210\ gC\ m^{-2}year^{-1}$という結果が示されてた（Golden et al., 1996）．Bonan（2008）は，熱帯から寒帯までほぼ全球の陸域生態系で行われたこれまでの調査研究をとりまとめ，緯度帯で取りうる年間NEEを推定した．その結果，我々の森林サイトが含まれる緯度帯で

の年間NEE推定値はおよそ−200±100 gC $m^{-2}year^{-1}$であると示した．本研究の数値モデルで得られた年間NEEの値はBonan（2008）による見積りの範囲内ではあったが，既に示したように自然かく乱とそれに伴う植生の環境応答によって年間NEEは大きく変化する．したがって，NEEの季節変化，年々変化を数値モデルを用いてより正確に予測していく上では，数値モデル内における様々な現象の現実的な表記に注視し，またそれらに対する植生の環境応答についてのより一層の理解が必要であろう．

6.2 樹木の光ストレス防御機構の定量的評価にむけて

将来的に，北方域を対象に大気—生物圏相互作用の解明に向けた研究を進めていく上では，低温，乾燥，光環境といった環境要因が植物の生理生態学的応答を経由して大気—植生間の熱・水・物質交換へ及ぼす影響を評価する必要がある．この課題に向き合う上では北方林の成立機構についての理解が不可欠である．一般に，北方林の特徴は，種の多様性が低く，かつ疎林であるという点であるが，今のところこの成立機構の解明には至っていない．現在，この課題の解明に向けた研究もまた，植物生理生態学的見地から進められつつある（原，2008）．

これまでに行われてきている低温，乾燥，光などの環境に対する樹木応答の実験的研究から以下のことが分かってきた．樹木は低温・乾燥時に，ある一定以上の強光環境にさらされると，葉内でのCO_2を有機物に合成する化学反応の速度が低下（カルビンサイクルの不活性化）する．その際，葉で吸収した太陽光エネルギーが過剰に葉内に残るため，活性酸素が発生して光阻害を受けることになる（すなわち，光ストレスを受ける）．実生から幼木は光ストレスの影響を特に受けやすく，親木に比べてはるかに枯死率が高くなる（原，2008）．また，別の樹木を用いた実験研究では，樹木個体が春季・開葉時期に著しい低温・乾燥条件下にさらされた場合，樹木は開花を促進する一方で成長速度を低下させることがわかっている（Takahashi et al., 2001）．これは，次年のための繁殖戦略の一つとして認識される．これらの実験的研究による知見に基づいて，北方林の成立機構について考察した場合に，次のことが想定される．すなわち，林冠更新の過程で，親木の根圏付近に定着した幼木は，光ストレスを回避できる状況下で生育でき，その結果，幼木はある一定の成長段階にまで成長できうる可能性が高い．その一方で，この生育下では親木が枯死するまでの間，自身の生長は制限される可能性も高い．上述のとおり，樹木が受ける光ストレスの程度は樹高サイズごとで異なると考えるのが一般的である．また，幼木の生存確率は親木の生存確率に依存するが，親木の枯死は，呼吸説，成熟説，水力学的制限（通水抵抗）説など様々な説が提案されており（鍋島・石井，2008），樹木の枯死過程の取り扱いはそれ自身が研究課題となる難しい課題でもある．そのため，枯死過程の取り扱いは，現存する代表的な大気—植生動態モデルの間でも異なっているのが現状である．以上のことから，今後の北方域における大気—陸域生態系間の相互作用の研究を進めていく上では，光ストレス条件下における樹木生長の予測とその生理・生態学的応答を介したCO_2交換過程への影響評価，さらには北方林の成立過程の解明が重要であり，数値モデルを用いてこれらの将来予測研究を行う上では，「光ストレス防御機構サブモデル」の開発が求められる．

7. まとめ

本論では，北海道を含む冷温帯から亜寒帯の広範囲で見られる代表的な落葉樹林を対象に行った森林動態，CO_2フラックスに関する長期観測研究および大気—植生動態モデル研究の一例を紹介した．今後は，予想される気候変化や大気CO_2濃度変化，人為的活動に伴う土地利用変化などの環境変化が北方域の大気—森林動態間のエネルギー・物質交換や生態系の物質循環にどのような影響を及ぼしうるか，その将来予測を見据えた研究を進めていく必要がある．近年の温暖化に関連した数値実験研究によれば，将来の北方域における地上気温は他地域と比較して大きな上昇傾向が予測され，一方で，降水量の変動傾向についてはモデル間で大きなずれが見られるようである（IPCC, 2007）．降水・積雪，さらには北方域の水循環を特徴づける凍土の凍結・融解過程を含めた将来の水循環変動は大気と植生間のエネルギー・物質交換，生態系の物質循環に影響し，またその影響の程度は地域により異なる傾向を示すであろう．実際に北方域の陸域生態系を対象にこれまで行われてきた幾つかの研究事例によれば，近年の地上気温の増加と積雪期間の縮小に伴う植生期間の増加や土壌中の物質循環変動が，CO_2フラックスの季節変化，年々変化に大きな影響を及ぼした（例えば，Goulden et al., 1998; Black et al., 2000; Aurela et al., 2004）．このような物理過程（外的要因）の変化が陸域植生上でのエネルギー・物質交換過程に及ぼす影響を解明すると同時に，環境変動に対する陸域植生の環境応答（内的要因）をこれまでに得られた実験研究の知見に基づき，適切に数値モデルに取り込むことが，将来の大気—陸域生態系間の相互作用研究を進展させていく上で重要なポイントになると思われる．したがって，実験・観測研究とのより強固な連携をとした，更なる大気—植生動態モデル開発研究が期待される．

謝辞

本論文内で記載された野外観測研究は，21世紀COE（代表：池田元美教授（北海道大学地球環境科学研究科），研究課題「生態地球圏の激変の予測と回避」）による支援

の下で実施された．また，本論文を取りまとめるにあたり，議論を行ったPasi Kolari博士（Department of Forest Sciences, University of Helsinki），微気象観測に関わった児玉裕二博士（北海道大学低温科学研究所水・物質循環部門水文気象研究室），中井太郎博士（International Arctic research Center, University of Alaska），森林動態調査に関わった北海道大学低温科学研究所生物環境部門寒冷域生理生態研究室の室員，北海道大学北方生物圏フィールド科学センターの職員一同，皆様に感謝の意を表する．

参考文献

Aurela, M., Laurila, T., Tuovinen, J. P. (2004) The timing of snow melt controls the anuual CO_2 balance in a subarctic fen. Geophys. Res. Lett. 31, doi: 10.1029/2004GL023015.

Bazzaz, F., Harper, J. (1976) Relationship between plant weight and numbers in mixed populations of Sinapsis alba (L.) rabenh. and Lepidium sativum L. J. Appl. Ecol. **13**, 211–216.

Black, T. A., Chen, W. J., Barr, A. G., Arain, M. A., Chen, Z., Nesic, Z., Hogg, E. H., Neumann, H. H., Yang, P. C. (2000) Increased carbon sequestration by a boreal deciduous forest in years with a warm spring. Geophys Res Lett. **27**, 1271–1274.

Bonan, G. B. (2002), Forest and climate change: Forcing, feedbacks, and the climate benefit of forests, Science **320**, 1444–1449.

Burba G. G., Anderson D. J., Xu L., McDermitt D. K. (2006) Correcting apparent off-season CO_2 uptake due to surface heating of an open path gas analyzer: progress report of an ongoing experiment. Proceedings of the 27th Annual Conference of Agricultural and Forest Meteorology. San Diego, CA, 13 pp.

Burba, G. G., McDermitt, D. K., Grelle, A., Anderson, D. J., Xu, L. (2008) Addressing the influence of instrument surface heat exchange on the measurements of CO_2 flux from open-path gas analyzers. Global Change Biol. **14**, 1854–1876.

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., Molling, C. (2001) Global response of terrestrial ecosystem structure and function to CO_2 and Climate change: results from six dynamics global vegetation models. Global Change Biol. **7**, 357–373.

Friedlingstein, P., Cox, P., Betts, R., Bopp, L., von Bloh, W., Brovkin, V., Cadule, P., Doney, S., Eby, M., Fung, I., Bala, G., John, J., Jones, C., Joos, F., Kato, T., Kawamiya, M., Knorr, W., Lindsay, K., Matthews, H. D., Raddats, T., Rayner, P., Reick, C., Roeckner, E., Schnitzler, K.-G., Schnuer, R., Strassmann, K., Weaver, A. J., Yoshikawa, C., Zeng, N. (2006) Climate-Carbon cycle feedback analysis: Results from the C4MIP Model intercomparison, J. Clim. **19**, 3337–3353.

Goulden, M. L., Munger, J. W., Fan, S. M., Daube, B. C., Wofsy, S. C. (1996) Measurements of carbon sequestration by long-term eddy covariance: methods and a critical evaluation of accuracy. Global Change Biol. **2**, 169–182.

Goulden, M. L., Wofsy, S. C., Harden, J. W., Trumbore, S. E., Crill, P. M., Gower, S. T., Fries, T., Daube, B. C., Fan, S.-M., Sutton, D. J., Bazzaz, A., Munger, J. W. (1998) Sensitivity of Boreal Forest Carbon Balance to Soil Thaw. Science **274**, 214–217.

原登志彦(1995)，植物集団における競争と多種の共存，日本生態学会誌 45，167–172．

Hara, T. (1984) A stochastic model and the moment dynamics of the growth and size distribution in plant po pulation, J. Theor. Biol. **109**, 173–190.

Hara, T., Watanabe, T., Yokozawa, M. (2001) Present and Future of Modeling Clobal Environment Change: Toward Integrated Modeling (eds by Matsuno, T., Kida, H.), TERRAPUB 173–.185.

原登志彦 (2008) 寒冷圏における光ストレスと北方林の再生・維持機構，戦略的創造研究推進事業，CREST 研究領域「植物の機能と制御」，(http://www.jst.go.jp/kisoken/crest／report/sh_heisei14/syokubutsu/hara.pdf) .

Haslwanter, A., Hammerle, A., Wohlfahrt, G. (2009) Open-path vs. closed-path eddy covariance measurements of the net ecosystem carbon dioxide and water vapour exchange: A long-term perspective, Agr. For. Meteorol. **149**, 291–302.

Hirata, R., Saigusa, N., Yamamoto, S., Ohtani, Y., Ide, R., Asanuma, J., Gamo, M., Hirano, T., Kondo, H., Kosugi, Y., Li, S. G., Nakai, Y., Takagi, K., Tani, M., Wang, H. (2008) Spatial distribution of carbon balance in forest ecosystems across East Asia, Agr. For. Meteorol. **148**, 761–775.

Intergovernmental Panel on Climate Change (2007) IPCC Fourth assessment report (AR4): Climate change 2007, Available on line at (http://www.ipcc.ch/ipccreports/assessments-reports.htm)

Kutsch, W., Kolle, O., Rebmann, C., Knohl, A., Ziegler, W., Schulze, E.-D. (2008) Advection and resulting CO_2 exchange uncertainty in a tall forest in central Germany, Ecol. Appl. **18**, 1391–1405.

Miller, S. D., Goulden, M. L., Menton, M. C., da Rocha, H. R., de Freitas, H. C., Figueira, A., de Sousa, C. A. D. (2004) Biometric and micrometeorological measurements of tropical forest carbon balance, Ecol. Appl. **14**, 114–126.

鍋島絵里，石井弘明（2008）樹高成長の制限とそのメカニズム，日本森林学会誌 **90**，297–305．

Nakai, Y., Kitamura, K., Suzuki, S., Abe, S. (2003) Year-long carbon dioxide exchange above a broadleaf deciduous forest in Sapporo, Northern Japan. Tellus 55B, 305–312.

Purves, D., Pacala, S. (2008) Predictive models of forest

dynamics, Science **320**, 1452–1453.

Takahashi K., Homma, K., Vetrova, V. P., Florenzev, S., Hara, T. (2001) Stand structure and regeneration in a Kamchatka mixed boreal forest, J. Veg. Sci. **12**, 627–634.

Toda, M. Yokozawa, M., Sumida, A., Watanabe, T., Hara, T. (2007) Simulating the carbon balance of a temperate larch forest under various meteorological conditions, Carbon Bal. Man. 2: 6, doi: 10.1186/1750-0680-2-6.

Toda, M, Yokozawa, M., Sumida, A., Watanabe, T., 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.

Watanabe, T., Yokozawa, M., Emori, S., Takata, K., Sumida, A., Hara, T. (2004) Developing a multilayered integrated numerical model of surface physics-growing plants interaction (MINoSGI). Global Change Biol. **10**, 963–982.

Webb, E. K., Pearman, G. I., Leuning, R. (1980) Corrections of flux measurements for density effects due to heat and water vapor transfer, Q. J. Royal Meteorol. Soc., **106**, 85–100.

Wirth, C., Gleixner, G., Heimann, M. (2009) Old-Growth Forests, 1st ed., Springer, Hidelberg.

Yoda, K., Kira, T., Ogawa, H., Hozumi, K. (1963) Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions, J. Biol. Osaka City Univ. **14**, 1097–129.