

令和元年6月24日現在

機関番号：15401

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2016～2018

課題番号：16K00515

研究課題名(和文) 頻発する台風攪乱に伴う生態系の状態変化と炭素動態に関する野外および数値実験研究

研究課題名(英文) Field and modeling approaches to evaluate extreme typhoon effects on ecosystem carbon cycle in a cool temperate forest

研究代表者

戸田 求 (Toda, Motomu)

広島大学・生物圏科学研究科・講師

研究者番号：40374649

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,800,000円

研究成果の概要(和文)：本課題は、代表的な極端気象現象の台風に着目した生態系攪乱の影響評価研究であり、実際に起きた大型台風を再現し、攪乱後の回復過程の中でみられた生態系炭素動態の諸現象を調べることを目的とした。実験の結果、攪乱後に生態系の葉群機能応答、構造応答が顕著に現れ、対象樹種であるダケカンバ種の特徴的応答が示された。さらに、この現象を制御した要因の特定を行うための補助的実験と統計モデル解析との比較から、葉群の形態的応答の動態傾向が明らかとなり、攪乱後の生態系応答を解明することに成功した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究では将来予想される気候変動下での生態系応答を最新の手法を用いて実証した。一般に、陸上植生が環境との相互作用の結果として大気表層の環境形成に重要な役割を担っていることは社会において認識されている点ではあるが、一方で近未来の環境に対する生態系の応答能の理解は未だに不十分であることは認識されていない。本研究意義は、近年の大きな社会問題といえる極端気象現象に対する生態系の頑強性を定量化し、生態系の脆弱性を「みえる化」させることにあり、この点において本研究は一定の成果を示すことができた。同時に、生態系の複雑性と関連してさらなる研究推進の必要性もアピールできたと考える。

研究成果の概要(英文)：The purpose of the current study was to evaluate extreme typhoon effects on terrestrial carbon cycling in a particular cool temperate forest in northern Japan using field observation and ecosystem modelling approaches. The results showed that morphological responses of foliage following the typhoon disturbance regulated annual variations in leaf-scale photosynthesis, and the observational results were also consistent with ones derived from the model. Resultantly, we revealed the typhoon effects on stand-scale carbon cycling in the present forest.

研究分野：生態系炭素動態

キーワード：台風攪乱 生態系レジリエンス 光合成 形態的応答 気候変化

様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19、CK - 19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

近年、短時間スケールでの極端気象(Climatic extremes)現象の増加が懸念される中、その気候学的解明に向けた研究に加え、極端気象が陸域生態系の状態変化や物質循環過程に及ぼす影響の評価研究がますます重要になっている。特に、極端気象が引き起こす生態系撓乱のなかで、生態系の直接破壊は生じないが、植生の構造や機能への損傷を伴う、いわゆる中規模型生態系撓乱が多いことを受け、今後の撓乱研究における重要な研究課題は、生態系レジリエンス評価の観点から、中規模型撓乱が生じた際に、森林生態系がどのような応答を示すのかを実験的に評価することが考えられた。ここで、生態系レジリエンスとは、生態系が撓乱によって一定の損傷をうけながらも自己の復元力を擁して、撓乱以前の構造・機能状態を回復させるプロセスのことを指す。

筆者はこの生態系レジリエンスに着目し、中規模型撓乱に伴う生態系の応答過程を定量的に評価するために、北海道北部の森林生態系を対象とした、撓乱応答研究を着想した。この研究では、特に撓乱前後の生態系または優占種の光合成機能による炭素動態とその制御過程を評価することとなった。

これまでの過去50年の間、同地域ではいわゆる大型台風が上陸することはほとんどなかった。一方で、本実験が開始された10年以上前の2004年に大型台風(以後、2004年台風と記す)が北海道に上陸し、多くの森林生態系を壊滅的に破壊した。一方で、本研究対象とした森林生態系においては、葉群が大きな損傷を受けることとなり、この影響で生態系生産量が著しい低下を示した。しかしながら、その後の連続的な生態系生産量の直接計測評価による計測結果から、撓乱後数年を経て、森林生態系の生産量が撓乱以前と比べて大きく増加していることがわかった(Toda et al., 2011)。この現象は未解明なことが多くそのままとされていた。そこで、筆者は、この現象の解明を通して、生態系と極端気象との関係を調べることとなった。

2. 研究の目的

今後の生態系の炭素動態研究に必要な視点の一つが、将来の気候変化で予想される撓乱頻度増を想定した実証的知見の蓄積である。そこで、本研究課題では、大型台風を想定した模倣実験を行うこととなった。さらに、撓乱後の生態系応答評価を野外実験とともに数値解析を通して行うことを目的に追加した。過去の研究事例において、極端気象の再現実験を野外ベースで行うということは、米国における研究事例でわずかに見られた。しかしながら、これらの研究は森林が一斉に破壊されることを想定して、皆伐を生じさせる実験であった。このようなアプローチはその後、日本でも生態学的研究の分野においてよく行われるようになった。しかしながら、部分的破壊による中規模型撓乱を想定した野外実験ベースの模倣実験はほとんどない、したがって、先の筆者の研究において明らかにされていた森林生態系の生産量増加の影響評価を行うこと自体が独創的研究に相当し、特に光合成機能の評価の計測を年単位で連続的に行うというアプローチを採用するに至った。

3. 研究の方法

最初の野外調査アプローチを研究の柱として、対象とする森林内に簡易的な櫓の建設と計測機器設置システムの構築であった。対象林分を大きく二つに分け、一つの区画では、従来と同様に自然状態が維持された中で野外計測が実施された。他方の区画では、次のような人為的撓乱を引き起こした。

同区画において、実際の2004年台風が到来した9月初旬と同様の時期に、区画内にある全ての樹木の葉・枝を取り除く人工的撓乱を開始した。その前後の夏季において、光合成速度の連続計測調査を実施した。夏季には対象樹種である、ダケカンバ(北方林の代表的樹種)の着葉は最大

となり、同時に光合成速度も最大となる。そのため、攪乱前後の比較対象となるデータは、主にこの最大光合成速度となる。同時に、葉の大きさや厚さといった形質的特性と葉緑素濃度や葉内窒素濃度といった生理特性を反映する計測も行われた。これらとは別に、建設されたタワーに取り付けた環境要因となる気象・水文データの連続モニタリングが実施されたが、これらの意義は対象地における林分の環境条件の年々変動の把握が生物側と非生物側(環境)の変化を定量的に評価できる点であり、後の数値モデル研究に大いに生かされることとなる。

また、葉群の空間変化(構造)の情報を連続的に捉えるために、連続撮影が可能な画像システム装置を常設し、積雪で地面が覆われる期間以外の時期で画像を取得した。また、生態系の炭素動態を把握する上で重要な要素である、土壤炭素量の連続計測も実施した。このようにして、実験を行う上でのシステム構築は万全に行われた。

一方で、数値研究において、この段階で世界の研究の兆候の調査によれば、将来の生態系攪乱評価を行うことにくわえ、生態系応答指数としての生物要因および環境要因パラメータのとりうる幅(不確実幅)を評価することが重要視されていた。そこで、筆者は、開発を行つた生態系モデルに誤差表記を可能とするモデルを新たに結合した統計モデル解析研究を行うこととし、このモデル解析によって光合成を制御するパラメータの年々変動の評価及びその不確実性評価を行うこととなった。これにより、パラメータを介して対象攪乱の影響評価を定量化することが可能となった。

4. 研究成果

計測収集された画像を独自のプログラムを介して、葉群動態の定量化をおこなった。ここでは、主に葉量の指数となる葉面積指数や、葉や枝の凝集度を表す、クランピング指数、などが算出され、その攪乱前後の変化から葉群のレジリエンス評価が行われた。

攪乱直後、林分全体の葉量は急激な低下を示し、その後、攪乱以前の状態に戻るまで2年の時間を要した。この傾向は2004年台風時と同様の傾向であつたことから、与えた人為的攪乱の程度は、実際の減少と同程度のものであつたことが示唆された。また、枝などの非同化部の回復は同様には見られないことも確認された。

図1は、葉・枝の凝集度を表すクランピング指数()の年変化を表す(Toda et al., 2018b)。これは、葉群の空間利用指数となっており、値が大きいほど空間を均一に葉群が閉鎖していること

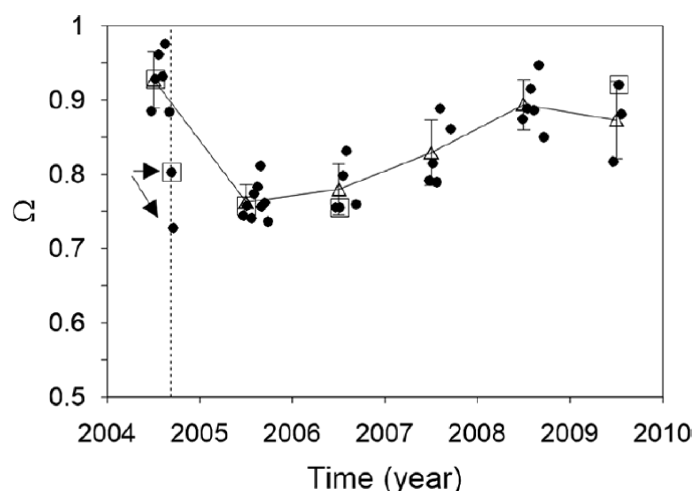


図1 攪乱前後のクランピング指数の変化
(Toda et al., 2018b)

を意味している。この結果から、攪乱直後、葉量同様に の低下が見られた。その後、 は増加傾向を示すようになるが、攪乱以前と同程度になるまで 5～6年の時間を要したことがわかった。このことから、同じ葉群内の動きもその量的変化と空間凝集度の回復では要する時間が大きく異なることが特徴的であった。

これらの現象が意味するものについて考察を加えると、まず光合成を行う上で重要な同化器官である葉の生長が最優先課題であると考えられる。一定以上の葉量が存在しなければ個体レベルの炭素収支は負となり、生長ができないためである。この葉の生長が安定状態になった後、安定的生産量を得るために葉を支えるための枝の増大に資源を投資するものと考えられる。

一方で、 の変化から、回復過程で枝が空間的位置を変動させたことがわかった。攪乱後、限られた枝に多くの葉が密集している状態が続いていたが、この状態は単位葉面積あたりの光合成効率が良好な状態ではなかったと思われる。ある一定量の枝が確保された時点で、その後は一枚一枚の葉が光を効率よく獲得できるよう、枝の空間配置が徐々に変化し、光利用効率を高めたものと考えられる。このような微細な葉群の動きを視覚的かつ定量的に評価した点が本研究の醍醐味であり、国際学術雑誌「Canadian Journal of Forest Research」にはこの点を高く評価していただいた。結果、同論文が発表同年の「Editor's choice」に採択されることとなった。

観測期間中夏季に行われた葉光合成の年々変動と環境要因との関係について調べた論文は、国際学術雑誌「Trees」に掲載された(Toda et al.2018a)。攪乱後、容量の回復はみられたが、一方で葉の機能は数年の間に回復がみられなかった。一般に、葉光合成は生物的要因に制御されることなく、環境によつて制御されるものである。しかし、攪乱後の応答においては生物的要因が重要な要素になる可能性を仮説とし、その検証を行つた。実験の結果、その仮説は正しく、形態的応答によつて光合成速度が変化したことを突き止めた。一般に、形態的応答は先駆種に多く見られる特徴であることが指摘されているが、本課題でもそのような傾向が示された。一方で、葉内窒素濃度に関連する生理的応答は光合成速度の制御要因にはならなかった。このことから、本課題で行われた攪乱では形態的応答による早期光合成速度の回復が顕著であった。今後のさらなる極端気象に見舞われた時に生理的応答を働かせる可能性もありうると考えられる。さらに、同期間中の土壌炭素放出速度は大きな変化を示さなかった。これらの結果より、攪乱後の生態系生産量の変化は植生の光合成活動が大きく制御していることがわかった。

最後に、統計モデルアプローチを導入して、光合成速度の年々変化を制御した要因を調べる研究を行い、攪乱後に同化する光合成速度に影響を与えた要因の中で、機能的応答による影響が形態的応答による影響よりも大きいことが示された。しかしながら、葉量が回復し、攪乱以前の生態系安定状態に達して以降もなお、光合成速度が増加したのは、構造的な動態によるものであり、生態系生産量の攪乱評価から攪乱を受けた後、完全な回復までにはおよそ8～10年程度の時間スケールを要することが推定された。このような具体的数値を提起できたことが本研究課題における大きな知見となった。

5 . 主な発表論文等

〔雑誌論文〕(計3件)

1. [Toda M](#), Fukuzawa K, Nakamura M, Miyata R, Wang X, Doi K, Tabata A, Shibata H, Yoshida M, Hara T (2018a) Photosynthetically distinct responses of an early-successional tree, *Betula ermanii*, following a moderate disturbance: observational results from a manipulation experiment. *Trees* 32:1789-1799. (査読有)
2. [Toda M](#), Nakai T, Kodama Y, Hara T (2018b) Using digital cover photography to track the canopy

recovery process following a typhoon disturbance in a cool-temperate deciduous forest. Canadian Journal of Forest Research 48:740-748. (査読有)

3. Toda M, Richardson AD (2018c) Estimation of plant area index and phenological transition dates digital repeat photography and radiometric approaches in a hardwood forest in the Northeastern United States. Agricultural and Forest Meteorology 249:457-466.(査読有)

〔学会発表〕(計2件)

1. 戸田求 (2019) 野外実験・統計モデル解析を用いた、攪乱に対する生態系レジリエンスの評価 日本生態学会
2. 戸田求、王新、中村誠宏、福沢加里部、吉田俊也 (2016) 台風攪乱後の北方林生態系で見られた光合成機能応答 日本生態学会

〔図書〕(計1件)

1. 生態系生態学第2版 森北出版 加藤知道(編著) 2018, 595.