

陸域生物圏モデルの開発と温暖化研究：最近の動向

伊藤 昭彦*1・小出 大*2・中河 嘉明*2

1. はじめに：近年の研究背景の変化

生物圏の存在は地球システムの大きな特徴の1つであり、その理解と予測に向けて「地球圏-生物圏国際協同研究計画 (IGBP)」などのプロジェクトで学際的研究が行われてきた。温暖化予測、特に長期予測の分野では、生物圏が重要な役割を果たす気候-炭素循環フィードバックなどのメカニズムを取り入れた地球システムモデル (ESM) を用いることが主流になりつつある。筆者らは、2004年頃までの陸域生物圏モデル (本稿では陸域の物理過程・物質循環・植生動態を扱うモデルの総称) の研究動向に関する総説を発表した (伊藤ほか 2004)。本稿では、それ以降の主要成果や動向をまとめ、残された課題について議論を行う。

最初に、陸域生物圏モデルを取り巻く背景の変化について述べておく。温暖化研究は「大気 CO₂濃度倍増時に気温が何°C上昇するか」といったシンプルな予測の段階を経て、より現実的なシナリオを用い、緩和・適応策検討に利用可能なより詳しい情報を与えることが要請されるようになってきている。IPCC 第4次報告書の段階から SRES と呼ばれるシナリオ群が用いられていたが、第5次報告書では RCP と呼ばれる温室効果ガス濃度パスが採用され (Moss *et al.* 2010)、それに対応した予測と対策オプションの検討が行われている。2015年12月、COP21において温度上昇幅を2°Cまたは1.5°Cに抑制することを目標とするパリ協

定が採択されたが、それに伴って生物圏への気候影響・対策影響 (バイオ燃料栽培の拡大に伴う土地利用変化や施肥の影響など) の評価を急ぐことも課題として浮上している。また2012年には「生物多様性及び生態系サービスに関する政府間科学-政策プラットフォーム (IPBES)」が設立され、2013年には持続可能社会に向けた総合プログラムである Future Earth が開始されている。生物圏が人間社会にもたらす公益的機能は「生態系サービス」と呼ばれ、持続可能社会の議論におけるキーワードの1つとなっている。そのため、気候変動が生態系サービスに与える影響の評価など、陸域生物圏モデルの応用分野はここ数年で大きく広がりつつある。

しかし現状として、この分野のモデルにはなお大きな不確実性が残されていることは、モデル相互比較 (例えば Friedlingstein *et al.* 2006 ; Arora *et al.* 2013 ; Hajima *et al.* 2014) の結果などから明らかである。その根本的な原因には、動物・植物・微生物など百万を優に超える数の生物種から構成され、複雑な相互作用を行っている生物圏の複雑さがある。現状のモデルでは、それを大胆に簡略化しているが、それでも自由度 (独立変数やパラメータ数) は相当に高く、適用範囲が曖昧な経験式や不確実なパラメータを多く含んでいる。一方で、観測データが着実に (ある面では爆発的に) 増加していることは好材料であろう。2005年には「全球地球観測システム (GEOS) 」が設立され、複数セクターにまたがる地球観測のコーディネーション機能を果たすことで、各分野におけるデータ利用が促進されている。ただし生態学などの生物圏分野では、気象学など他の地球科学分野と比べ、巨大なデータセットの高度利用が始まったのは比較的最近である。

*1 (連絡責任著者) 国立環境研究所。
〒305-8506 茨城県つくば市小野川16-2。
itoh@nies.go.jp

*2 国立環境研究所。

—2016年8月12日受領—
—2017年1月13日受理—

2. 陸域生物圏における諸過程

生物圏は大きく陸域と水域に分けられるが、本稿では人間活動域の主要部分と重なり、森林など特徴的な生態系を含む陸域に焦点を当てる。地球表面の約7割を占める水域（海洋・湖沼・河川）や雪氷域も、水資源・気候調節・水産業などで重要であるが、陸域とは別構造のモデルで扱われる。一方、沿岸域や湿原など両者にまたがる領域も多く、かつ重要な役割を果たしていることが認識されつつある（例えば湿原のメタン放出や沿岸域におけるブルーカーボン（海洋生態系に貯留される炭素を指して、国連環境計画が2009年に提唱した用語）の蓄積）。

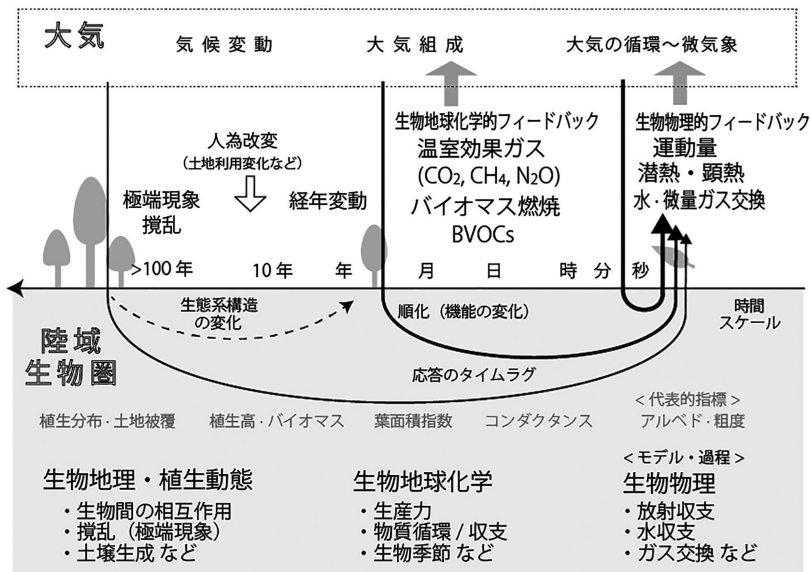
地表で営まれる諸過程は、大気との相互作用を介して微気象から地球の気候までに影響を与える（第1図）。そこで生じる様々な時間・空間スケールにわたる過程の概要は、教科書（例えば近藤 1994；久米ほか 2010；原ほか 2014）や前稿（伊藤ほか 2004）などの総説に述べられている。本節では、近年注目されている要因・現象・過程や新知見に絞って説明する。

2.1 極端現象・攪乱

長期観測データが蓄積されることで、稀にしか発生しない極端現象の性質とその影響が徐々に明らかとなり、モデル解析を含め研究例が増えている。生態学では、極端現象による影響は「攪乱」とも呼ばれ、火災や伐採（人為的影響）などは以前から知られていた

が、近年では気候変動と関連付けた研究が進んでいる。有名な事例では、2003年夏、西ヨーロッパに著しい熱波が襲来し、熱中症など健康被害だけでなく、農業や生態系にも希有な影響を与えた（Ciais *et al.* 2005）。欧米では1990年代からフラックス観測ネットワーク（4.1節参照）が展開されており、2003年熱波でも連続観測に基づいて陸面状況の変化を解析することができた。高温と乾燥が植生の光合成生産に与えたダメージを定量的に解析し、さらに衛星観測データを利用することで広域評価も行われた。全球のデータ解析およびモデルを用いて、このような極端現象の影響が、グローバル炭素循環の経年変動に相当な影響を与えていることを示した研究例もある（Zscheischler *et al.* 2014）。極端現象には熱波だけでなく、寒波、豪雨・洪水、豪雪、強風、干ばつ、病害虫の蔓延などが含まれ、それぞれ発生パターンや生態系への影響は異なる（Reichstein *et al.* 2013）。これらの発生をピンポイントで予測することは不可能にしても、日頃よりモニタリング体制を整えておくことで、いち早く実態を把握することができる。また、事例研究を重ねることで原因と影響への理解が深まり、生態系の適切な（健全かつ過度の干渉がない）リスク管理や適応の実施が可能となる。

温暖化の進行に伴い、極端現象の規模や頻度は高まる方向に向かうと考えられており（例えば Dai 2013）、少雨と高温が火災を激化させるなどの複合・連鎖的な影響も生じることが予想される。さらに生態系では、暖冬でより多く越冬できるようになった害虫が翌春に大発生して植生に被害を与える、といった生物的要因によるダイナミックな伝播や増幅も考えられる（例えば Kurz *et al.* 2008）。北米などではクイムシ大発生による森林被害が深刻化しており、モデルを用いて、地域 CO₂ 収支への影響評価も行われている（Pfeifer *et al.* 2011）。極端現象は多くが数時間から数ヶ月といった



第1図 大気-陸域生物圏間の相互作用と時間スケールに関する概念図。

短期間に発生するが、大規模なものは生物圏への影響が数年から数十年以上も続くという特徴がある (Barford *et al.* 2001)。そのため従来の観測研究では拾いきれず、陸域モデルにも十分に取り入れられていなかった。

地球システムに起こる急激かつ不可逆的な現象は「ティッピング・エレメント (Lenton *et al.* 2008)」と呼ばれて注目を集めている (生態学における類似の概念としてレジーム・シフトがある)。植生の大規模な枯死もその1つと考えられ、森林などの構造が大きく変化するだけでなく、土壌も含めた物質循環にも顕著な影響が生じる (Allen *et al.* 2010)。アマゾン川流域の熱帯多雨林でそのような大規模枯死 (ダイバック) が発生する可能性は、かなりの注目を集めている (Cox *et al.* 2000; Malhi *et al.* 2009)。急激な環境変化に対して、生態系は不連続的な応答やヒステリシスを示すことがあり、従来モデルで用いられてきた応答関数では十分表現できないことが示唆されている (例えば Van Oijen *et al.* 2014)。今後の更なるモニタリングとモデル研究が必要な分野の1つである。

2.2 微量ガス交換フラックス

生物圏による微量物質の放出・吸収量が変化することで、大気組成に影響を及ぼし、気候条件を変化させる効果を生物地球化学的フィードバックと呼ぶ (Arnell *et al.* 2010; 第1図参照)。主要な温室効果ガスであるCO₂はそのような物質の代表例であり、その収支を定量的に解明するため、世界各地に微気象学的手法 (渦相関法など) によるフラックス観測サイトが設立されている。FLUXNET ホームページ (<http://fluxnet.fluxdata.org/>, 2017.3.17閲覧) によれば、米国 Harvard Forest で観測が開始された1990年以降サイト数は大幅に増加し、2016年時点の active なサイト数は459地点に達している。また、共通手法で処理された解析用データベース (FLUXDATA) も提供され、陸域生態系のCO₂交換速度を、温度や水分などの環境条件、植生タイプや齢などの生物的条件と関連付ける研究が行われている (例えば Baldocchi 2008; Kato and Tang 2008; Hirata *et al.* 2008; Shao *et al.* 2015; Kondo *et al.* 2017)。フラックス観測データには数時間から年々まで様々な時間スケールの変動成分が含まれており、従来は短期間の年間値でしか比較が行えなかったモデル検証の信頼度を格段に進展させた。サイト数は2004年時点と比較してもほぼ倍増しており、空間的にカバーする領域が拡大してい

る。さらに、衛星データや統計的手法を用いて地点から大陸規模まで拡張が図られており (例えば Beer *et al.* 2010; Xiao *et al.* 2011; Tramontana *et al.* 2015)、広域との空間スケール差を埋める試みも進められている。ただし、渦相関法をはじめとする観測、データ解析、スケールアップなど各手法には誤差要因が残されており、それに関する基礎研究も続けられている。また、観測サイトは多くが欧州・米国・東アジアに設置されており、熱帯域をはじめとする空白域も残されている (Schimel *et al.* 2015)。

CO₂以外のガスは、空気中の濃度が低い上に時空間変動が激しく、測定用チャンバーが適用可能な数m²以上でのデータ取得は困難であったが、近年は技術的進歩により野外での観測例が増えている (Baldocchi 2014)。CO₂に次いで主要な温室効果ガスであるメタン (CH₄) については渦相関法用の測定センサが市販され、数haから数km²を代表するフラックスが観測可能となった。これはモデル検証に有用なだけでなく、大気中CH₄濃度の変動メカニズム解明にも寄与する事が期待される。CH₄の放出源には、湿原などの自然起源と化石燃料採掘や水田・家畜などの人為起源があり、永久凍土・メタンハイドレート融解など不確実性が大きいものも含まれる。大気CH₄の増加速度には十年規模で著しい変動が見られるが (Dlugokencky *et al.* 2011; Patra *et al.* 2016; Saunio *et al.* 2016)、その原因は完全には解明されておらず、観測によるデータ蓄積とメカニズム理解が求められている。

長寿命の温室効果ガス (CO₂, CH₄, 一酸化二窒素 (N₂O) など) の排出削減による温暖化緩和だけでなく、近年では短寿命物質 (SLCP) の排出を同時に削減する総合的な大気質管理の重要性が強調されるようになった。化石燃料燃焼時にはCO₂と同時に硫酸化物 (SO_x) やPM_{2.5}などの微粒子も放出されるため、排出削減は大気汚染による健康や農業への被害軽減というコベネフィットをもたらす (Shindell *et al.* 2012)。大気質の観点では、植生から放出される生物起源揮発性有機物質 (BVOC) や有機エアロゾルに注目する研究も増えている。例えば Niinemets *et al.* (2014) は植生のBVOC交換について放出と吸収の両面から植物学分野での知見をまとめている。また、BVOCフラックスについても微気象学的手法 (簡易渦集積法など) による観測が行われ (例えば Mochizuki *et al.* 2015)、群落スケールでの知見も積み上げ

られつつある。BVOCは大気中での反応性が高く、対流圏オゾン生成や雲凝結核としてはたらくエアロゾル生成などに関与するため、大気化学モデルとそれを含むESMにおいて大気-陸域の相互作用を担う重要なファクターと考えられる。

2.3 生態系の中長期応答（順化）

生物や生態系の応答が、時間スケールにより異なる順化という現象も注目されるようになった。このような現象が起こりうることは数理的な解析から示されていたが（例えば Rastetter and Shaver 1992）、現実の生態系における長期実験や観察でそれが確認された訳である。例えば、大気CO₂濃度の上昇時に植物の光合成や成長が促進される施肥効果は、将来の環境変動に対する生態系応答において決定的な重要性を持つと考えられてきた。しかし、野外の森林で長期間行われた高CO₂曝露実験（FACE）の結果は、初期に見られた施肥効果が数年以上の時間スケールで大きく失われることを示していた（Norby *et al.* 2010）。つまり、短期の実験・観察結果に基づいて構築された生態系モデルでは、21世紀中の長期的な応答（例えばCO₂固定）を過大評価する可能性がある。この場合、順化を引き起こすメカニズムは、タンパク質などを構成する栄養物質の窒素が不足するためと考えられているが、将来の窒素循環を予測することは非常に難しい（Guenet *et al.* 2013）。順化はCO₂だけでなく、光や温度など様々な環境変動に対して生じるため、その生物学的メカニズムの解明とモデル化が課題となっている（例えば Yamori *et al.* 2014; Lombardozzi *et al.* 2015）。

生態系の長期変動には、種レベルの分布移動や、その結果として生じる構造の変化が含まれ、顕在化する

までに数年以上のタイムラグを伴う場合も多い（第1図参照）。生態系の変化を観察するために、1993年頃より「長期生態系研究（LTER）」ネットワークが世界で提唱された。日本では、有志の研究者によりLTERの国内版であるJaLTER（<http://www.jalter.org/>、2017.3.17閲覧）が設立されて活動を行っており、また環境省主導による100年間の調査活動「モニタリングサイト1000」が進められている。現実の生態系では、人間による土地利用変化などのローカルな要因が強く働くため大気CO₂や気候変動の影響を切り分けることは難しいが、多数サイトの結果を用いることで一般的傾向を読み取れる可能性が高まる。長期観測を行う意義は、基礎調査から早期変化検出まで多数あげられる。温暖化影響の文脈では、前述のティッピング・エレメントである、森林の大規模枯死（その後は疎林や草原に移行する可能性が高い）、永久凍土の融解と喪失など注目される現象を検出する上での有効性が期待される。

3. 陸域生物圏モデル開発の動向

陸域生物圏のモデルは、特にESMと結合する場合は（第1表）、熱水収支などの生物物理学的過程、炭素循環などの生物地球化学的過程、植生分布などの生物地理学的過程を統合的に扱う必要がある。これらの過程は異なる学問分野で研究されており、個別の要素モデルが別々に開発されてきた経緯がある（伊藤ほか2004）。しかし、2000年頃に始まったESM開発も10年以上が経過して、技術的なノウハウが蓄積されてきただけでなく、設計段階から統合化を視野に入れた要素モデルも開発されている。このようなモデルは、スタンドアロンで陸域の研究に用いることもできるた

め、ユーザーを獲得しやすい利点がある。本節では、諸過程におけるモデル開発の動向を概説した後、モデルの統合化、モデル相互比較について述べる。

3.1 熱水収支（生物物理スキーム）

大気-陸域間の運動量・潜熱・顕熱の交換、土壌水分とその流出、積雪や凍土の消長を扱うのが生物物理スキームの主な役割である

第1表 CMIP5に参加した地球システムモデル（ESM）に組み込まれた陸域モデルの概要。Arora *et al.* (2013) などにに基づき作成。

ESM	陸域モデル	土地利用	植生動態	窒素循環
BCC-CSM1.1	BCC-AVIM1.0	×	×	×
BNU-ESM	CoLM + BNU-DGVM	○	○	○
CanESM2	CLASS2.7 + CTEM1	○	×	×
CESM1-BGC	CLM4CN	○	×	○
GFDL-ESM2G	LM3V	○	○	×
HadGEM2-ES	MOSES-TRIFFID	○	○	×
IPSL-CM5A-LR	ORCHIDEE	○	×	×
MIROC-ESM(-CHEM)	MATSIRO + SEIB-DGVM	○	○	×
MPI-ESM-LR	JSBACH	○	○	×
NorESM-ME	CLM4CN	○	×	○
UVic ESCM 2.9	TRIFFID	○	○	×

(Sellers *et al.* 1997). 代表的なモデルとして、米国大気研究センターで開発されオープンソース化されている NCAR-CLM (Oleson *et al.* 2008), 同じく米国の Noah (Ek *et al.* 2003), 英国で開発された MOSES (Essery and Cox 2001), 日本で開発された MATSIRO (Takata *et al.* 2003), HAL (Yukimoto *et al.* 2012), SOLVEG (Katata *et al.* 2007) などがある。それらは大気モデルとの結合を前提に開発されており、例えば MATSIRO は気候モデル MIROC の一部として動作する。1960年代のパケツモデル, 1980年代の Simple Biosphere の時期を経て、陸面の物理過程モデルとして開発の成熟期に移りつつあるように思われる。つまり、主要な物理過程(例えばフラックスを示すバルク式)の数式表現については共通化が進んできた。多くのモデルは植生キャノピーを陽に扱っており、そこでの葉の気孔開度によるガス交換調節が考慮されている。ただしその実装法やパラメタリゼーションが共通とは限らない。また、雪氷域の過程を特に詳細に扱うモデルや、霧粒の捕集を考慮するなどの特長があるモデル(例えば SOLVEG)などの個性も見られる。土壌中の物理過程に関する扱いはモデル間で大きな差が残されている。Slater and Lawrence (2013) は、永久凍土に着目して CMIP5 (気候モデル相互比較プロジェクト) 参加モデルの比較を行っている。そこで扱われた17モデルの間には、土壌の最大深度で3mから43.74mまでの差があり、また多層化するか全体を1層として扱うかの違いが見られた。多層化する場合でも、層の区切り方、各層への物理的パラメータ(ガス拡散係数、透水係数、熱伝導度、比熱など)、凍結・融解の計算法はモデル間で異なっている。また、地表反射率(アルベド)のような物理的パラメータにも不確実性は残されている。Thackeray *et al.* (2015) は CMIP5 の気候モデルで計算されたアルベドを解析し、積雪と植被が混在しがちな亜寒帯林などで不確実性が大きいことを示した。

前述のように、物理過程スキームでは、土地被覆などの境界条件や、植生の葉面積指数(LAI)、アルベドなどのパラメータを外部からの入力値とする場合がしばしば見られる。そこで衛星観測による長期平均などの固定値を使用することがあるが、温暖化予測を行う数十年から数百年の時間スケールでは、植生の繁茂具合によって LAI やアルベドは変化しうるし、より現実的には、多くの場所で耕作地の拡大・放棄などの

人為的土地利用変化も生じる。例えば Arora and Montenegro (2011) は、CanESM を用いて大規模な植林が地球の温度変化にもたらす影響を評価している。高緯度域では、温暖化に伴って植生が繁茂すると、その CO₂ 吸収効果よりも、アルベド低下による加温効果の方が卓越する場合もあるなどの結果を得ている。

また、気候モデルの高分解能化は進んでいるとはいえ、実際の地表面の不均質さに比べると粗く、格子内の不均質さを扱うための工夫が行われている。代表的な方法は、格子内を複数の区画(パッチ)に分割し、異なる土地被覆などを割り当てて個別に計算を行うことから、面積加重して合算するモザイク化である(例えば Li and Arora 2012)。他にも、空間的に詳細化したシミュレーションの結果を近似する手法を用いることで、高速かつ精度の高い結果を得ようとする試みが行われている(Pau *et al.* 2014)。

3.2 物質循環(生物地球化学スキーム)

陸域の炭素循環を扱う生物地球化学スキームは、1980年代には生態学などの分野で開発が始まり、2000年代から ESM への導入が進められている。現在では炭素循環と植生動態(次節)を統合的に扱うモデルも増えているが、代表的な生物地球化学スキームとしては、Biome-BGC (White *et al.* 2000) や TEM (Hayes *et al.* 2011), ISAM (Jain and Yang 2005) や VEGAS (Zeng *et al.* 2005), 日本の VISIT (Ito and Inatomi 2012) などが挙げられる。これらのモデルを用いることで、例えば人間活動によって大気に放出された CO₂ のうち、陸域に吸収される量の変動を推定することが可能となる。ESM に生物地球化学スキームを導入する目的の1つが、気候-炭素循環フィードバックを評価することである。そこでは大気 CO₂ 濃度上昇に伴う光合成増加、温度上昇に伴う呼吸放出増加、そして大気 CO₂ 濃度上昇に伴う温度上昇が作用を及ぼし合っており、生物圏の応答感度の設定によってフィードバックの強弱は変わりうる(伊藤 2010)。また、前述の順化がはたらくことで、時間的にフィードバック作用が変わっていく可能性がある。大気 CO₂ 濃度に対する順化メカニズムの1つと考えられる窒素制限を取り入れたモデルも開発されている(例えば CLM-CN (Thornton *et al.* 2007), O-CN (Zaehle and Friend 2010))。野外での高 CO₂ 曝露実験の結果を用いたモデル検証(Zaehle *et al.* 2014)によると、これらのモデルは窒素制限の効果を定性的に

は表現できたが、場所毎の順化速度の違いなど定量的な精度は不十分であった。生態系の窒素動態に関する理解とモデル化は大きな課題である。

CO₂以外の微量ガス交換過程の導入例も近年増えている。大気-陸域の温室効果ガス全体の収支としては、CH₄やN₂Oの寄与も無視できないため (Tian *et al.* 2016)、全球スケールでCH₄やN₂Oの交換を扱うモデル開発が行われている。湿原のCH₄放出に関しては、Matthews and Fung (1987) の先駆的な研究を経て、Cao *et al.* (1998) などのモデルが提示されてきたが、CO₂研究と比較すると研究例は少数に留まっていた。好氣的な土壤中のCH₄酸化菌による吸収は、Curry (2007) などのガス拡散に基づくモデルで推定されている。近年になって、大気CH₄濃度に見られる長期変動 (1990年代から2007年頃までの停滞とその後の再増加) など興味深い現象が見出され、CH₄動態に関する統合解析 (例えば Saunio *et al.* 2016) も行われるようになった。広域スケールで湿原のCH₄生成を精緻に扱う陸域モデルの開発 (例えば Zhuang *et al.* 2004 ; Wania *et al.* 2009) や、既存の炭素循環モデルへのCH₄過程の組み込み (例えば Ito and Inatomi 2012) が行われている。これらの結果が大気輸送拡散モデルに提供されて、大気中のCH₄濃度変動に関する理解の深化に貢献している (例えば Patra *et al.* 2016)。なお、CH₄に関しては植生から大量の放出があるという報告 (Keppler *et al.* 2006) があり注目されたが、追試の結果、当初よりはずっと少量に留まる可能性が高いことが示され (例えば Bloom *et al.* 2010)、モデルに導入した例もほとんどない。N₂Oに関しては、窒素循環の空間的変動が大きく、農地の肥料投入などの人為影響のデータ収集とモデル化が難しいなどの理由で、現時点では全球スケールのモデル研究例は少なかった。2000年頃までに少数のモデル (例えば Potter *et al.* 1996) による試行例はあったが、近年になって窒素循環を導入し、全球スケールでN₂O放出を推定可能なモデルが現れている (例えば Saikawa *et al.* 2014 ; Zaehle *et al.* 2011 ; Tian *et al.* 2015)。上記のモデルはいずれも素過程から積み上げて温室効果ガス交換を推定するものであるが、別の発想で構築されたモデルもある。例えば Hashimoto (2012) は統計的手法を利用し、チャンパー観測データを拡張することで、全陸域の土壌CO₂、CH₄、N₂O発生量を見積もっている。これは素過程をベースとするモデルよりも不確定要素が少なく、現状把握では注

目すべきアプローチと考えられる。

植生から放出されるBVOCフラックスを推定する代表的モデルにMEGAN (Guenther *et al.* 2012) がある (人為起源の放出については、別途インベントリデータなどを参照する)。典型的には、植生タイプ毎の放出係数に、光・温度・葉齢などの変動要因を加味することで推定が行われる。放出係数を変えることで、量的に最も大きいイソプレンだけでなく、モノテルペン類など多数のBVOC放出を扱うことができる。近年では、BVOCに関する植物生理学的な研究も進み、その多様性も明らかにされつつある (Niinemets *et al.* 2014)。高CO₂濃度条件下でのイソプレン放出の抑制 (Arneeth *et al.* 2007) など、気候変動に適用する陸域モデルの高度化に有用な知見がもたらされている。

3.3 植生の分布と動態 (生物地理)

森林や草原などの植生分布は、熱水収支や物質循環の規定要因の1つであり、生態学だけでなく気候学や自然地理学の対象ともなってきた。1990年代まで、気候条件と植生分布の対応 (例えば Köppen や Holdridge 区分) に基づく経験的推定が行われていた。これは気候エンベロープや静的モデルとも呼ばれ、ある気候条件下で十分に長い時間が経過したときに成立する植生 (生態学的には極相) を想定していた。このようなモデルは緯度方向や乾燥傾度に沿った潜在的な植生分布の推移をおおよそ再現できたが、変動する環境下での動的変化を扱うことはできない (佐藤 2008)。そこで2000年代からは、資源をめぐる植物間の競争や繁殖・種子散布といった、タイムラグを伴う生物的過程を考慮した全球スケールの動的植生モデル (DGVM) が開発されている。DGVMは上に述べた熱水収支や炭素循環に加え、植生構造の動的な変化を扱う点に特徴があり、それらを扱うスキームで構成されている (Rezende *et al.* 2016)。また、火災などの自然攪乱や、伐採などの人為影響を考慮できるよう設計されている場合が多い。植生分布の変化に伴う各種の気候フィードバックを考慮するため、現在、多くのESMにはDGVMが導入されている (第1表)。例えば日本で開発されているMIROC-ESM (Watanabe *et al.* 2011) には個体ベースで競争を計算するSEIB-DGVM (Sato *et al.* 2007) が組み込まれている。

植生の構造と分布の変化は、複雑な過程の結果として生じるものであり、それを限られた情報と計算資源で再現する上では残された課題も多い。その1つが計

算の縮約（簡約化）の問題である。個体ベースのモデルは、3次元空間における個体間の関係や資源分布を明示的に扱えるという利点があるが、計算資源を多く必要とするという欠点もある。そのため、植生ごとの生産力、個体サイズや齢（植生が攪乱を受けてからの時間）の頻度分布といった集団的な性質を扱うことで簡約化を図ったモデルが作成された。例えばヨーロッパで開発されたLPJモデル（Sitch *et al.* 2003）では、10種類の植物機能タイプ（PFT：例えば常緑樹、草本など）を設定し、それぞれの生産力の大小に基づいて場所毎の優占度合いを決めている。米国で開発されたED2（Medvigy *et al.* 2009）は、格子内をいくつかの小区画（パッチ）に分割して不均質性を表現し、各小区画には齢が与えられ、その中では個体の密度や資源量に応じて植物のサイズ構成が動的に変化するものとなっている。このように、計算上の簡約化と精度確保のバランスをとるため開発段階で様々な工夫が行われている。この種のDGVMは、気象学で用いられるモデルとは大幅に構造が異なっており、生態学者との共同開発が不可欠となっている。

興味深いことに、DGVMの開発や運用の過程で、生態学の観点から新規性のある科学的課題が見出され、逆に植生の基礎研究を促している側面がある（これは前述の物理過程モデルや生物地球化学的モデルにも当てはまる）。例えばDGVMでは、地球上の植生をPFTに類型化することが多いが、ESMと結合して最適に動作する区分を行うには深い生態学的知識と洞察が必要とされる。見た目（生態学的には相観）の差だけでなく、植生の持つ機能、場合によっては系統に関する理解が必要となり（Reichstein *et al.* 2014）、現在でも決定版となる植生区分はできていない。近年、このような分野でキーワードに挙がっているのが「形質（trait）」であり、モデルで使われるパラメータをより生物学的な根拠に基づいて掘り下げたものと見ることができ（Reich *et al.* 1999；Kattge *et al.* 2011；Violle *et al.* 2014）。現実の植生では、機能的な特徴（形質）は環境条件や齢などの生物的要因によって変化することが分かっていたが、これまでのモデルでは、単純化するためパラメータとして固定値を与えていた（Van Bogedom *et al.* 2012）。最近では、代表的な形質（葉の形態や光合成能力など）について地球上での連続的な分布を考えることで、炭素循環などの生態系機能をより現実的に表現する試みが行われている（Verheijen *et al.* 2015）。その他にも、

植生変化を誘発するトリガーとなる植物の枯死率や森林火災などの攪乱の扱いなどが注目を集めている（例えばDelbart *et al.* 2010；Hantson *et al.* 2016）。このようにDGVM（とそれを含むESM）の開発は、生態学分野にも刺激となり、学際的研究の発展につながっている。

3.4 モデルの統合化

上記のように陸域の諸過程を扱うモデルが開発されているが、近年では要素・過程間の相互作用を考慮した統合化もホットなテーマとなっている。このような統合的モデルは、最近ネクサスと呼ばれるようになった複数要因が連環する問題（例えば水・食糧問題やエネルギー問題）の研究要請に応えるものになりうる。単体での研究だけでなく、ESMに組み込むことで温暖化の影響・緩和・適応の統合的な評価と解析を可能にすることも期待される。従来にも、あるモデルによる計算出力ファイルを、別のモデルで入力値として読み込むといったオフラインでのデータ交換は行われていたが、近年ではコードレベルで結合するオンライン化が進められている。例えばドイツなどで開発されているLPJモデルは、植生動態を扱うモデルから出発し、農業や水資源といった人間活動のモジュールを組み込んだ拡張版LPJmLが開発利用されている（Bondeau *et al.* 2007）。また、フランスで開発されたORCHIDEEについても、農業モデルSTICSと結合したバージョンや、植林や伐採などの森林管理を組み込んだバージョンが開発されている（Bellassen *et al.* 2010）。

このようなモデル統合化は、自然と人間社会が混在・共存する陸域をより現実的に扱う上で避けて通れない道であるが、それに伴う技術的課題も浮上している。例えば計算の時間ステップは、主に物理的過程を扱うモデルは短く（例えば1時間以内）、物質循環や植生分布を扱うモデルは比較的長い（例えば1日から1年）ため、実行とルーチン間のデータ受け渡しに工夫が要る。物理的な気候モデルでは、大気・海洋・雪氷部分のモデル群をつなぐ専用ソフトウェア（カプラー）を備えることが多く、その応用で相当程度まで解決できる場合もある。しかし、計算のループ構造、空間分解能、場合によっては開発言語の仕様が共通でないことがあり、その問題解決にはかなりの技術力が求められる。従って、今後は開発期間や情報共有の便を考慮して、大規模プロジェクトや研究機関の支援を得た体制での開発が主流になると考えられる。

3.5 モデル相互比較

近年、陸域モデルに限らず多くの分野で、モデル相互比較プロジェクト (MIP) が行われるようになってきている。第2表に、代表的なモデルとそれらのMIP参加状況をまとめた。2000年頃までにも、物理過程のパフォーマンスを比較したPILPS (Pitman *et al.* 1999) や植生の純一次生産に関する比較 (PIK NPP-MIP; Cramer *et al.* 1999) が行われた。2017年現在で

は、主要なものだけでも物理過程に主眼を置いたLS3MIP (van den Hurk *et al.* 2016)、植生動態モデルの相互比較から展開したTRENDY (Sitch *et al.* 2008; Le Quéré *et al.* 2016)、マルチスケールの陸域モデル相互比較のMsTMIP (Huntzinger *et al.* 2013)、気候変動影響モデルの相互比較を行うISI-MIP (Friend *et al.* 2014; Nishina *et al.* 2014) などが進行中である。特定のテーマを掲げてモデル間の差

違を洗い出すための一連の数値実験を行うMIPは多数提案されており、把握しきれないとの声も聞かれるほどである。この種のMIPとしては、土地利用変化の影響を見るLUMIP (Lawrence *et al.* 2016)、アジア地域の炭素収支に注目したAsiaMIP (Ichii *et al.* 2013)、同じく高緯度域の諸過程について解析を行うGT-MIP (Miyazaki *et al.* 2015)、湿原のメタン放出分布を比較するWET-CHIMP (Melton *et al.* 2013) などがある。さらに、結合モデル相互比較 (CMIP) で提出された陸面関係の変数を分析した研究もある (例えばZhao and Zeng 2014)。このようにMIPが増えた理由はいくつか考えられる。第一に、モデル検証に利用可能な観測データが不足しているため、モデル間比較によって推定における不確実性を確認する必要があった。第二に、炭素循環フィードバックを解析してその不確実性を示したC4 MIP (Friedlingstein *et al.* 2006) のように、インパクトが強く引用頻度の高い論文を生み出した成功例

第2表 代表的な陸域生物圏モデルとそのモデル相互比較プロジェクトへの参加状況*。

モデル	TRENDY2 and GCP	MsTMIP	GT-MIP	CMIP5 (結合されるESMs)	ISI-MIP (参加ステージ)
BCC-AVIM				○(BCC-CSM1.1)	
BEAMS			○		
Biome-BGC		○	○		
CABLE	○				
CARAIB					○(2)
CHANGE			○		
CLASS-CTEM-N	○	○			
CLM4		○		○(NorESM, CESM1-BGC)	
CLM4.5BGC	○				
CLM4VIC		○			
CTEM				○(CanESM)	
DLEM	○	○			○(2)
GTEC		○			
HAL			○		
HyLAND, Hybrid					○(1)
ISAM	○	○			
JeDi					○(1)
JSBACH	○			○(MPI-ESM-LR)	
JULES	○		○		○(1,2)
LPJ	○		○		
LPJ-GUESS	○				○
LPJ-wsl		○			
LPJmL					○(1,2)
LPX	○				
MaTSIRO			○	○(MIROC-ESM)	○(1,2: water)
OCN	○				
ORCHIDEE	○	○		○(IPSL-CM5A-LR)	○(1,2)
SDGVM	○				○(1)
SEIB-DGVM			○	○(MIROC-ESM)	
SiB3		○			
SiB3CASA		○			
STEM1			○		
TEM6		○			
TRIFFID				○(HadGEM2-ES)	
TRIPLEX-GHG		○			
VEGAS		○			○(2)
VISIT	○	○	○		○(1,2)

* モデル相互比較プロジェクトの概要および各モデルへの参照文献：TRENDY2-GCP (Le Quéré *et al.* 2016), MsTMIP (Huntzinger *et al.* 2013), GT-MIP (Miyazaki *et al.* 2015), CMIP5 (Arora *et al.* 2013), ISI-MIP (Friend *et al.* 2014)。

があったことも大きい。

これまで行われた MIP より、陸域モデルには多くの過程に不確実性が残されており、それを低減させることは容易ではないことが示されている。例えば1997年に実施された PIK NPP-MIP では、全陸域の純一次生産量の推定値には最大～最小の間で約2.0倍の幅が見られた。近年の MIP でもその幅は縮まっておらず、CMIP5モデル間 (Todd-Brown *et al.* 2013) での推定幅は約2.6倍であった。モデル構造や実験設定が複雑化すると、推定間差の原因となる過程やパラメータを特定することが困難になる。特に生態系では、逆方向にはたらく複数の過程が拮抗してバランスを保つ場合や、展葉・落葉に伴う季節性のように不連続な過程があり、内部的なフィードバック作用も複雑である。対応策として、ある枠組みに沿って共通して扱えるよう各モデルの挙動を簡略化してから、差違の原因となる部分を段階的に特定していくアルゴリズムも提唱されている。その1つが Traceability Framework (Xia *et al.* 2013) であり、生態系の生産力、バイオマスの分配、植生と土壌での平均滞留時間などに分離することで数理的な考察を効率的に行おうとするものである。

MIP はモデル研究グループ間の連携を促進するなどプラス面も大きい。所定のプロトコルに準拠して実験を行い期日までにデータを提出するなど、労力的な負担を伴うのがネックである。CMIP のような大きな枠組みの下に小規模の MIP を配置することで計算の手間や重複を減らす効率化が考えられる。経験が一巡したところで、モデル研究者は今後の MIP のあり方を議論すべき時期に来ているかもしれない。

4. 観測との連携

陸域生物圏モデルの開発・検証において、観測データの重要性は明白だが、近年の地球観測の進展により利用できる観測の種類と量は飛躍的に増加している。今日では、日々増加する大量のデータ（いわゆるビッグデータ）から如何に有用な情報を得て知識につなげるかという、情報科学的な課題も現れている。その一方、観測の空白域や、長期データの不足という積年の課題も残されている。

4.1 地上観測ネットワーク

微気象学的方法による国際的なフラックス観測ネットワーク (FLUXNET; Baldocchi *et al.* 2001) が設立され、大気-陸面間のエネルギー・水・微量ガス交

換に関する連続データが比較的容易に得られるようになったことは、2000年以降の最も大きな変化の1つと言える (2.2節参照)。なお、北米の AmeriFlux、ヨーロッパの CarboEuropeFlux (現在は後継プロジェクトに移行した模様)、そしてアジア地域のサブネットワークとして AsiaFlux が運営されている (三枝 2010)。サイトの多くは、各地のグループが研究目的で運営しており、その点は現業目的の気象観測とやや事情を異にする。現在、フラックス観測は主要な生態系タイプをカバーしており、多様な条件下の生態系機能に関するデータを提供している。その解析成果は大気-陸域間相互作用に関するより深い洞察を与えただけでなく、陸域生物圏モデルの検証・ベンチマーキングでも不可欠なデータとなっている。微気象学的観測の空間代表性はせいぜい数 km² であり、格子間隔が数十から数百 km ある広域モデルの検証に用いるにはスケールギャップの問題が残されていた。しかし近年では、気象データや衛星観測などの広域データを統計モデルと組み合わせることで、フラックス観測サイトのデータをスケールアップする試みがなされており、全球モデルとの比較にも用いられている (Anav *et al.* 2015)。

生物季節 (フェノロジー) は気象条件にかなり明敏に応答するため、その長期記録は生物活動だけでなく気候変動の貴重な情報源となっている。近年では、目視観察や定点カメラなどの近接リモートセンシング手法によって落葉樹が展葉または落葉する時期が調べられており、そこで得られた光合成生産可能な期間の長さ、炭素収支とを関連づけた例がある (Richardson *et al.* 2010)。個人による観察記録は世界中に残されており、植物の落葉、昆虫の出現、渡り鳥の移動時期など、想像以上に長期の変動を知ることができた場合がある。米国では National Phenology Network が運営されており、日本国内でも Phenological Eyes Network (PEN; Nagai *et al.* 2016) が観察手法の標準化やデータの集約にあたっている。フラックスサイトにおいてフェノロジー観測が行われている場合、データを複合利用することでよりメカニスティックな解析が可能となる (例えば Xia *et al.* 2015; Zhou *et al.* 2016)。関連して、温帯や亜寒帯の樹木で成長の季節変化によって形成される年輪は、最長で数千年間の植物活動を記録しており、その世界各地データベースはモデルの検証材料としても注目されている (Babst *et al.* 2014)。

陸域に貯留されているバイオマス・土壌有機物などの炭素ストックや植生の動態に関する地上測定は、微気象学的観測よりずっと以前から行われている。しかし、FLUXNETや衛星観測ほど組織化された体制で行われているわけではない。近年はストックの重要性が見直され、国際ネットワークである生態系長期観測研究(LTER)、環境省によるモニタリングサイト1000 (<http://www.biodic.go.jp/moni1000/moni1000/>, 2017.3.17閲覧)、林野庁・森林総合研究所による森林生態系多様性基礎調査 (<http://www.rinya.maff.go.jp/j/keikaku/tayouseichousa/>, 2017.3.17閲覧) などにより、徐々にデータ蓄積と整備が進んでいる。炭素ストックは、フラックス以上に空間的な不均質性が高い反面、地上観測の労力負荷(巨大な樹木の伐倒と計量、土壌炭素を量るための掘削)が重いこと多点展開が難しかった。現在では、航空機(Jucker *et al.* 2017)や衛星からのバイオマス観測(後述)が可能となり、全球に近いデータが取得されるようになった。土壌の特性や炭素ストックに関しては、世界数千地点の土壌コアサンプル調査データを集計したデータセット(例えばHWSO(FAO/IIASA/ISRIC/ISSCAS/JRC 2012)やBatjes(2016))が作成されている。しかし、土壌に関する基礎データは依然として不足しており、観測値自体が大きな不確実性を持つことが、土壌炭素に関するモデル検証上の制約(Todd-Brown *et al.* 2013; Luo *et al.* 2016)となっている。最近では放射性炭素同位体を用いた推定精度の検討がESMでも行われており(He *et al.* 2016)、土壌炭素動態の再現性向上が期待される。

4.2 衛星観測

利用可能な衛星観測データの種類・範囲・質が大幅に向上してきた点も近年の顕著な進歩である。2000年頃までの陸域観測では、可視域の光学センサが主で、全球スケールではNOAA/AVHRR、地域スケールではLandsatなどと選択肢は少なかった。現在では手法だけでも多バンドの光学センサ、マイクロ波と合成開口レーダ(SAR)、ライダー、重力観測等と多様な選択肢があり、それぞれ複数の衛星プロダクトが作成されている。観測の長期化と高分解能化により、データ量が増えるとともにそこから導出される知見も多様化している。

老舗と言えるNOAA/AVHRRは、衛星を引き継ぎつつ30年以上の期間をカバーすることで、植生によ

る光合成有効放射の吸収率や葉面積指数の長期変化に関する解析を可能とした(例えばZhu *et al.* 2013)。また、30mの分解能を持つLandsatも世界の森林面積の変化検出に利用されている(Hansen *et al.* 2013)。1999年から2002年にかけて米国で打ち上げられた衛星TerraおよびAquaに搭載されたMODISは、中分解能(250m~1km)で全球データを提供しており、その中には植生生産の季節変化・経年変化に関するものも含まれる(Zhao *et al.* 2006)。米国オークリッジ研究所では、全陸域から任意座標におけるMODISデータを抽出するwebツールを提供しており(<http://daac.ornl.gov/MODIS/> 2017.3.17閲覧)、地点でのシミュレーション結果と容易に比較することができるなど利便性も向上した。また、MODISなどの衛星観測から土地被覆・土地利用や野外火災に関するプロダクト(例えばGFED; Giglio *et al.* 2013)も作成されており、陸域モデルの境界条件や解析用データを提供している。

SARやライダーも、地上や航空機での実証を経て、人工衛星(国際宇宙ステーションを含む)による陸域観測に用いられるようになった(加藤ほか2014)。可視域を中心とする光学センサは雲による被覆の影響を受け、湿潤熱帯域など年中ほとんど観測不可能な地域があるのに対し、マイクロ波(波長1mから100 μ m程度)を用いるSARはそのような影響を受けにくい。植生程度の物体に対し感度が高い波長帯を使用することで、散乱成分の測定から地上バイオマス量を推定することが可能となっている。米国が打ち上げたICESatには高度測定のためのライダーが搭載されており、それを植生高の測定に応用することで全陸域の森林マップや熱帯域のバイオマスマップが作成されている(Saatchi *et al.* 2011; Baccini *et al.* 2012)。重力を観測する米国・ドイツのGRACEは、2基の衛星ペアによる精密な位置観測から重力異常を検出するもので、海流・地殻の変動や土壌水分の変化といった地表面下の情報を得ることができる(例えばRichey *et al.* 2015)。潜在的な応用分野として植生バイオマスの変化検出があげられていたものの、他要因と比較してその変化は小さく、現時点ではデータは提供されていない。土壌水分の変動などは、陸域生物圏の活動だけでなく、農業や水資源の監視の点からも重要である。

近年の新機軸として、衛星観測の波長分解能が向上し、全球の大気組成、特に温室効果ガスであるCO₂

やCH₄の観測が可能になったことも挙げられる。その背景には、グローバルな炭素循環をより高精度で把握するという科学面に加え、国や地域別の温室効果ガス排出量を監視する目的もある。2002年に打ち上げられた欧州の衛星であるENVISATにはSCIAMACHYが搭載され、全球のCH₄の濃度・放出分布を示した(Bergamaschi *et al.* 2009; Hayashida *et al.* 2013)。日本からは2009年に温室効果ガス観測技術衛星(GOSAT, いぶき)が打ち上げられ、フーリエ変換型分光計(FTS)を用いてCO₂とCH₄の濃度・放出分布を世界に先駆けて観測するなど画期的な成果を挙げている(Yokota *et al.* 2009; Yoshida *et al.* 2011)。米国も2013年にOCO-2を打ち上げており、予定されている日本のGOSAT-2や中国のTanSatなどとともにこの分野の進展が期待される。衛星からの観測は雲被覆などのバイアス要因を免れないが、従来の地上観測より広範囲からより多くのデータを提供することで地表収支の逆推定(例えばMaksyutov *et al.* 2013)の精度向上に寄与している。その成果は、陸域生物圏モデルの検証を含む、地域炭素収支の統合解析(例えばKondo *et al.* 2015)に活用されている。関連して注目されているテーマに、GOSAT-FTSなどで副次的に観測される植生クロロフィルからの蛍光(SIF)データの利用がある。植物が太陽から受けたエネルギーの一部は蛍光となって放出されるが、微弱な光であるため従来の手法では観測することができなかった。GOSAT-FTSは、太陽光の特定領域(フラウンホーファー線)と重なる波長帯を利用してその強度を観測することができ(Joiner *et al.* 2011)、それを用いて光合成活動をより高精度に定量化する手法の開発が期待される(例えばFrankenberg *et al.* 2011; Parazoo *et al.* 2014)。今後も小型の専用衛星、気象衛星に代表される静止衛星、国際宇宙ステーションなど多様なプラットフォームからデータ提供が進むと予想される。それらの大量データを、品質を確保しつつ、どのように利用していくかが今後の課題であろう。

4.3 モデルの検証

陸域生物圏モデルに限らず、多くのモデルにとって定量的な検証(validation)は重要かつ完全な解決が難しい課題の1つである。完璧な立証(verification)はほぼ不可能なため、近年ではモデルのベンチマーキング(性能評価)と呼ぶことも多い。これまで述べてきたように、モデル推定と比較しうる観測デー

タは、2000年頃と比して飛躍的に増えており、最近では共通データを用いたベンチマーキング手法の標準化も提唱されている(Luo *et al.* 2012; Kelley *et al.* 2013)。モデル間相互比較(3.5節)もモデルの挙動を調べる一手法であるが、相対的な対比である点に限界があり、観測事実との照合がより有効なのは明らかである。

陸域生物圏モデルの検証は、2000年頃までは、少数地点でのバイオマス、純一次生産、葉面積指数、土壤炭素などの時間分解能が粗いデータを用いて行われていた(それらの観測法については例えば大塚(2005)を参照)。近年では、大気-生態系間交換に関して、フラックス観測(4.1節)とそれを空間的にスケールアップしたデータを利用でき、広域かつ高い時間分解能でモデル検証を行うことが可能となりつつある(例えばIchii *et al.* 2013)。衛星観測(4.2節)についても、データの品質や処理過程(途中段階で経験モデルを使用する点など)に注意を払う必要はあるが、植生生産力やバイオマスを、全球スケールで誰でも当たり前のように入力できるようなことになったことは大きな進歩である。

長期的な環境操作実験データと比較することで、モデル検証を試みた例もある。米国などでは10年以上にわたる植生の高CO₂濃度曝露実験(FACE)が行われており、形質や生産力の応答が観察されている(2.3節)。それを同様の条件でシミュレートしたモデル推定と比較することで、環境変動に対する応答感度を調べた例がある(Piao *et al.* 2013; Zaehle *et al.* 2014)。このような実験は期間や条件に制約が付くとはいえ、モデルによる予測不確実性やその原因メカニズムを特定する上で貴重な知見が得られている(Medlyn *et al.* 2015)。

4.4 観測データの同化などの高度利用

陸域生物圏モデルは、一貫性のある理論や法則に基づいて構築することが現状困難である。包含する過程が複雑である、多様な生物・生態系から構成される、などの要因により不確実なパラメータが多く(その結果、自由度が高く)ならざるを得ない。それを制約する観測データは未だ十分でなく、各モデルは固有のバイアスを強く反映した結果を与えがちであった。生物圏モデルの開発当初は、専ら文献値などを頼りにパラメータ値に当たりをつけ、試行錯誤的なチューニング(調整)によって見かけの整合性を高める工夫が行われていた。その作業は、当然ながらモデルが複雑化し

計算量が増えるほど困難さが増すため、より効率的なパラメータ最適化の実現を求めるのは自然の成り行きだった。大気・海洋モデルの分野では、天気予報という明確な目的のもと、観測データを用いてモデルを最適化するデータ同化が行われており（淡路ほか 2009 年参照）、そのアルゴリズムを生物圏モデルに適用する試みも行われている（加藤 2013）。

生態学でもベイズの定理を用いたパラメータ推定や計算統計学的手法（MCMC など）が使われるようになってきているが、気象分野で用いられる変分法などのデータ同化手法が陸域モデルへ適用されるようになったのは最近数年である。例えばアンサンブルカルマンフィルター（Quaife *et al.* 2008；Rastetter *et al.* 2010）、変分法（Kato *et al.* 2013）、粒子フィルター（Chen and Cournède 2014）、MCMC（Li *et al.* 2015）などがあり、多くはフラックス観測や衛星観測データを用いた地点スケールの研究である。それらは、モデルのパラメータを最適化することで、生態系の正味CO₂収支などに関する再現性が向上することを示した。全陸域を対象に生物圏モデルを用いてデータ同化を試みた研究はまだ少ないが、CCDAS（Kaminski *et al.* 2013；Koffi *et al.* 2015）の例がある。そこでは、陸域モデル BETHY と大気輸送拡散モデル TM3 を結合し、大気CO₂濃度データを用いた変分法によるパラメータ最適化が行われている。

陸域生物圏モデルの推定不確実性を踏まえると、データ同化や機械学習の適用が更に進むと予想されるが、研究課題も残されている。同化アルゴリズムに必要なモデル誤差や観測誤差の設定など未検討の課題がある（Keenan *et al.* 2011）。また、せいぜい年1回程度の観測頻度しかないバイオマスなどの炭素ストックデータを、高い頻度で観測されるフラックスデータ等と一緒に用いることは簡単ではない（Gao *et al.* 2011；MacBean *et al.* 2016）。データ同化には行列計算や反復計算による計算コストが高い方法が多いが、衛星観測による光合成生産（植生指数やSIF）、植生バイオマス、土壌水分などの高分解能データ（分解能1 km 以下）を効率よく同化する手法の開発が重要な課題になるだろう。

5. おわりに

本稿では、気候研究に用いられる陸域生物圏モデルに関して、主として2004年以降の動向を紹介した。どのような分野でも、萌芽期、成長期、定着期（あるいは

衰退期）というルートをたどるものだが、陸域生物圏モデルはどの段階にあるだろうか。人によって意見は分かれるであろうが、筆者らの所感では萌芽期を脱して成長期に入ったものの、未だ定着期には至っていないといったところだろう。モデル相互比較で示された推定不確実性は、生物圏に関する私たちの理解不足を物語っているが、それは逆に基礎的研究への動機を与えている面もある。つまり、モデル開発という過程を通じて、試行錯誤しつつも自然への理解は深化していくだろう。その一方で、陸域生物圏モデルに対する社会的な需要も増しており、より多種類の項目を、より高い精度で推定可能なモデルを開発していく責務も果たさねばならない。近年の地球観測や計算科学は、モデル開発を加速するだけでなく、新たな研究課題を生み出している。誌面の都合で本稿では触れなかったが、1 km 以下の超高分解能で広域を扱うなど、より応用性が高い情報を生み出す研究も始まっている。

最後にこの分野の国内状況を付言すると、諸々の事情により、（多くの分野と同じく）十分に後進が育っているとは言い難い。この分野に発展性や興味を感じ、より多くの若手研究者が参入してくれることを期待しつつ結語としたい。

謝辞

本稿の執筆にあたり国立環境研究所の平田竜一氏、仁科一哉氏、野田 響氏、横島徳太氏に多くの有益なコメントをいただいた。

略語一覧

BVOC : Biogenic Volatile Organic Compound
 C4MIP : Coupled Climate-Carbon Cycle Model Inter-comparison Project
 CCDAS : Carbon Cycle Data Assimilation System
 CLM : Community Land Model
 CMIP : Coupled Model Intercomparison Project
 DGVM : Dynamic Global Vegetation Model
 ESM : Earth System Model
 FACE : Free-Air CO₂ Enrichment
 GEOSS : Global Earth Observation System of Systems
 GOSAT : Greenhouse Gas Observation Satellite
 GPP : Gross Primary Production
 HWSO : Harmonized World Soil Database
 IGBP : International Geosphere-Biosphere Program
 IPBES : Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services

IPCC : Intergovernmental Panel on Climate Change
 LAI : Leaf Area Index
 LTER : Long-Term Ecological Research
 MCMC : Markov-Chain Monte Carlo
 MEGAN : Mode of Emission of Gases and Aerosols from Nature
 MIP : Model Intercomparison Project
 MIROC : Model for Interdisciplinary Research on Climate
 NPP : Net Primary Production
 PEN : Phenological Eyes Network
 PFT : Plant Functional Type
 SEIB : Spatially Explicit Individual Based (model)
 SIF : Sun-Induced Fluorescence
 SLCP : Short-Lived Climate Pollutant
 VISIT : Vegetation Integrative Simulator for Trace gases

参 考 文 献

- Allen, C. D. *et al.*, 2010: A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *For. Ecol. Manag.*, **259**, 660-684.
- Arneth, A. *et al.*, 2007: Process-based estimates of terrestrial ecosystem isoprene emissions: incorporating the effects of a direct CO₂-isoprene interaction. *Atmos. Chem. Phys.*, **7**, 31-53.
- Arneth, A. *et al.*, 2010: Terrestrial biogeochemical feedbacks in the climate system. *Nat. Geosci.*, **3**, 525-532.
- Anav, A. *et al.*, 2015: Spatio-temporal patterns of terrestrial gross primary production: A review. *Rev. Geophys.*, **53**, doi: 10.1002/2015RG000483.
- Arora, V. K. and A. Montenegro, 2011: Small temperature benefits provided by realistic afforestation efforts. *Nat. Geosci.*, **4**, 514-518.
- Arora, V. K. *et al.*, 2013: Carbon-concentration and carbon-climate feedbacks in CMIP5 Earth System Models. *J. Climate*, **26**, 5289-5314.
- 淡路敏之, 蒲地政文, 池田元美, 石川洋一, 2009: データ同化-観測・実験とモデルを融合するイノベーション. 京都大学学術出版会, 284pp.
- Babst, F. *et al.*, 2014: A tree-ring perspective on the terrestrial carbon cycle. *Oecologia*, **176**, 307-322.
- Baccini, A. *et al.*, 2012: Estimated carbon dioxide emissions from tropical deforestation improved by carbon-density maps. *Nat. Clim. Change*, **2**, 182-185.
- Baldocchi, D., 2008: 'Breathing' of the terrestrial biosphere: lessons learned from a global network of carbon dioxide flux measurement systems. *Aust. J. Bot.*, **56**, 1-26.
- Baldocchi, D., 2014: Measuring fluxes of trace gases and energy between ecosystems and the atmosphere - the state and future of the eddy covariance method. *Glob. Change Biol.*, **20**, 3600-3609.
- Baldocchi, D. *et al.*, 2001: FLUXNET: a new tool to study the temporal and spatial variability of ecosystem-scale carbon dioxide, water vapor, and energy flux densities. *Bull. Amer. Meteor. Soc.*, **82**, 2415-2434.
- Barford, C. C. *et al.*, 2001: Factors controlling long- and short-term sequestration of atmospheric CO₂ in a mid-latitude forest. *Science*, **294**, 1688-1691.
- Batjes, N. H., 2016: Harmonized soil property values for broad-scale modelling (WISE30 sec) with estimates of global soil carbon stocks. *Geoderma*, **269**, 61-68.
- Beer, C. *et al.*, 2010: Terrestrial gross carbon dioxide uptake: Global distribution and covariation with climate. *Science*, **329**, 834-838.
- Bellassen, V., G. Le Maire, J. F. Dhôte, P. Ciais and N. Viovy, 2010: Modelling forest management within a global vegetation model - Part I: Model structure and general behaviour. *Ecol. Model.*, **221**, 2458-2474.
- Bergamaschi, P. *et al.*, 2009: Inverse modeling of global and regional CH₄ emissions using SCIAMACHY satellite retrievals. *J. Geophys. Res.*, **114**, doi: 10.1029/2009JD012287.
- Bloom, A. A., J. Lee-Taylor, S. Madronich, D. J. Messenger, P. I. Palmer, D. S. Reay and A. R. McLeod, 2010: Global methane emission estimates from ultraviolet irradiation of terrestrial plant foliage. *New Phytol.*, **187**, 417-425.
- Bondeau, A. *et al.*, 2007: Modelling the role of agriculture for the 20th century global terrestrial carbon balance. *Glob. Change Biol.*, **13**, 679-706.
- Cao, M., K. Gregson and S. Marshall, 1998: Global methane emission from wetlands and its sensitivity to climate change. *Atmos. Environ.*, **32**, 3293-3299.
- Chen, Y. and P.-H. Cournède, 2014: Data assimilation to reduce uncertainty of crop model prediction with Convolution Particle Filtering. *Ecol. Model.*, **290**, 165-177.
- Ciais, P. *et al.*, 2005: Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature*, **437**, 529-533.
- Cox, P. M., R. A. Betts, C. D. Jones, S. A. Spall and I. J. Totterdell, 2000: Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model. *Nature*, **408**, 184-187.
- Cramer, W. *et al.*, 1999: Comparing global models of

- terrestrial net primary productivity (NPP): overview and key results. *Glob. Change Biol.*, **5**, 1-15.
- Curry, C. L., 2007: Modeling the soil consumption of atmospheric methane at the global scale. *Glob. Biogeochem. Cycles*, **21**, doi:10.1029/2006GB002818.
- Dai, A., 2013: Increasing drought under global warming in observations and models. *Nat. Clim. Change*, **3**, 52-58.
- Delbart, N., P. Ciais, J. Chave, N. Viovy, Y. Malhi and T. Le Toan, 2010: Mortality as a key driver of the spatial distribution of aboveground biomass in Amazonian forest: results from a dynamic vegetation model. *Biogeosciences*, **7**, 3027-3039.
- Dlugokencky, E. J., E. G. Nisbet, R. Fisher and D. Lowry, 2011: Global atmospheric methane: budget, changes and dangers. *Phil. Trans. Roy. Soc.*, **A369**, 2058-2072.
- Ek, M. B. *et al.*, 2003: Implementation of Noah land surface model advances in the National Centers for Environmental Prediction operational mesoscale Eta model. *J. Geophys. Res.*, **108**, doi:10.1029/2002JD003296.
- Essery, R., M. Best and P. Cox, 2001: MOSES 2.2 Technical Documentation. Hadley Centre technical note 30, 30pp.
- FAO/IIASA/ISRIC/ISSCAS/JRC, 2012: Harmonized World Soil Database (version 1.2). FAO, Rome, Italy and IIASA, Laxenburg, Austria.
- Frankenberg, C. *et al.*, 2011: New global observations of the terrestrial carbon cycle from GOSAT: Patterns of plant fluorescence with gross primary production. *Geophys. Res. Lett.*, **38**, doi:10.1029/2011GL048738.
- Friedlingstein, P. *et al.*, 2006: Climate-carbon cycle feedback analysis: Results from the C4MIP model intercomparison. *J. Climate*, **19**, 3337-3353.
- Friend, A. D. *et al.*, 2014: Carbon residence time dominates uncertainty in terrestrial vegetation responses to future climate and atmospheric CO₂. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **111**, 3280-3285.
- Gao, C., H. Wang, E. Weng, S. Lakshmivarahan, Y. Zhang and Y. Luo, 2011: Assimilation of multiple data sets with the ensemble Kalman filter to improve forecasts of forest carbon dynamics. *Ecol. Appl.*, **21**, 1461-1473.
- Giglio, L., J. T. Randerson and G. R. van der Werf, 2013: Analysis of daily, monthly, and annual burned area using the fourth-generation global fire emissions database (GFED4). *J. Geophys. Res.*, **118**, 317-328.
- Guenet, B. *et al.*, 2013: Does the integration of the dynamic nitrogen cycle in a terrestrial biosphere model improve the long-term trend of the leaf area index? *Clim. Dyn.*, **40**, 2535-2548.
- Guenther, A. B., X. Jiang, C. L. Heald, T. Sakulyanontvittaya, T. Duhl, L. K. Emmons and X. Wang, 2012: The Model of Emissions of Gases and Aerosols from Nature version 2.1 (MEGAN2.1): an extended and updated framework for modeling biogenic emissions. *Geosci. Model Dev.*, **5**, 1471-1492.
- Hajima, T., K. Tachiiri, A. Ito and M. Kawamiya, 2014: Uncertainty of concentration-terrestrial carbon feedback in the Earth system models. *J. Climate*, **27**, 3425-3445.
- Hansen, M. C. *et al.*, 2013: High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. *Science*, **342**, 850-853.
- Hantson, S. *et al.*, 2016: The status and challenge of global fire modelling. *Biogeosciences*, **13**, 3359-3375.
- 原 登志彦ほか, 2014: 地球環境変動の生態学. シリーズ現代の生態学, 日本生態学会編, 共立出版, 300pp.
- Hashimoto, S., 2012: A new estimation of global soil greenhouse gas fluxes using a simple data-oriented model. *PLoS ONE*, **7**, e41962, doi:10.1371/journal.pone.0041962.
- Hayashida, S., A. Ono, S. Yoshizaki, C. Frankenberg, W. Takeuchi and X. Yan, 2013: Methane concentrations over Monsoon Asia as observed by SCIAMACHY: Signals of methane emission from rice cultivation. *Remote Sens. Environ.*, **139**, 246-256.
- Hayes, D. J., A. D. McGuire, D. W. Kicklighter, K. R. Gurney, T. J. Burnside and J. M. Melillo, 2011: Is the northern high-latitude land-based CO₂ sink weakening? *Glob. Biogeochem. Cycles*, **25**, doi:10.1029/2010GB003813.
- He, Y. *et al.*, 2016: Radiocarbon constraints imply reduced carbon uptake by soils during the 21st century. *Science*, **353**, 1419-1424.
- Hirata, R. *et al.*, 2008: Spatial distribution of carbon balance in forest ecosystems across East Asia. *Agric. For. Meteorol.*, **148**, 761-775.
- Huntzinger, D. N. *et al.*, 2013: The North American Carbon Program Multi-scale Synthesis and Terrestrial Model Intercomparison Project: Part 1: Overview and experimental design. *Geosci. Model Dev.*, **6**, 2121-2133.
- Ichii, K. *et al.*, 2013: Site-level model-data synthesis of terrestrial carbon fluxes in the CarboEastAsia eddy-covariance observation network: toward future modeling efforts. *J. For. Res.*, **18**, 13-20.

- 伊藤昭彦, 2010: 気候-炭素循環フィードバック. 天気, 57, 346-348.
- 伊藤昭彦, 市井和仁, 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.
- Ito, A. and M. Inatomi, 2012: Use of a process-based model for assessing the methane budgets of global terrestrial ecosystems and evaluation of uncertainty. *Biogeosciences*, 9, 759-773.
- Jain, A. K. and X. Yang, 2005: Modeling the effects of two different land cover change data sets on the carbon stocks of plants and soils in concert with CO₂ and climate change. *Glob. Biogeochem. Cycles*, 19, doi: 10.1029/2004GB002349.
- Joiner, J., Y. Yoshida, A. P. Vasilkov, Y. Yoshida, L. A. Corp and E. M. Middleton, 2011: First observations of global and seasonal terrestrial chlorophyll fluorescence from space. *Biogeosciences*, 8, 637-651.
- Jucker, T. *et al.*, 2017: Allometric equations for integrating remote sensing imagery into forest monitoring programmes. *Glob. Change Biol.*, 23, 177-190.
- Kaminski, T. *et al.*, 2013: The BETHY/JSBACH Carbon Cycle Data Assimilation System: experiences and challenges. *J. Geophys. Res.*, 118, 1414-1426.
- Katata, G., H. Nagai, H. Ueda, N. Agam and P. R. Berliner, 2007: Development of a land surface model including evaporation and adsorption processes in the soil for the land-air exchange in arid regions. *J. Hydrometeor.*, 8, 1307-1324.
- 加藤 顕ほか, 2014: レーザリモートセンシングの森林生態学への応用. 日本森林学会誌, 96, 168-181.
- 加藤知道, 2013: データ同化と陸域生物圏モデル. 生物と気象, 13, 1-17.
- Kato, T. and Y. Tang, 2008: Spatial variability and major controlling factors of CO₂ sink strength in Asian terrestrial ecosystems; evidence from eddy covariance data. *Glob. Change Biol.*, 14, 2333-2348.
- Kato, T., W. Knorr, M. Scholze, E. Veenendaal, T. Kaminski, J. Kattge and N. Gobron, 2013: Simultaneous assimilation of satellite and eddy covariance data for improving terrestrial water and carbon simulations at a semi-arid woodland site in Botswana. *Biogeosciences*, 10, 789-802.
- Kattge, J. *et al.*, 2011: TRY - a global database of plant traits. *Glob. Change Biol.*, 17, 2905-2935.
- Keenan, T. F., M. S. Carbone, M. Reichstein and A. D. Richardson, 2011: The model-data fusion pitfall: assuming certainty in an uncertain world. *Oecologia*, 167, 587-597.
- Kelley, D. I., I. C. Prentice, S. P. Harrison, H. Wang, M. Simard, J. B. Fisher and K. O. Willis, 2013: A comprehensive benchmarking system for evaluating global vegetation models. *Biogeosciences*, 10, 3313-3340.
- Keppler, F., J. T. G. Hamilton, M. Braß and T. Röckmann, 2006: Methane emissions from terrestrial plants under aerobic conditions. *Nature*, 439, 187-191.
- Koffi, E. N., P. J. Rayner, A. J. Norton, C. Frankenberg and M. Scholze, 2015: Investigating the usefulness of satellite-derived fluorescence data in inferring gross primary productivity within the carbon cycle data assimilation system. *Biogeosciences*, 12, 4067-4084.
- 近藤純正 (編著), 1994: 水環境の気象学. 朝倉書店, 348 pp.
- Kondo, M., K. Ichii, H. Takagi and M. Sasakawa, 2015: Comparison of the data-driven top-down and bottom-up global terrestrial CO₂ exchanges: GOSAT CO₂ inversion and empirical eddy flux upscaling. *J. Geophys. Res.*, 120, doi: 10.1002/2014JG002866.
- Kondo, M., T. M. Saitoh, H. Sato and K. Ichii, 2017: Comprehensive synthesis of spatial variability in carbon flux across monsoon Asian forests. *Agric. For. Meteorol.*, 232, 623-634.
- 久米 篤, 大槻恭一, 熊谷朝臣, 小川 滋 (訳), 2010: 生物環境物理学の基礎 第2版. ゲイロン・キャンベル, ジョン・ノーマン (著). 森北出版, 336pp.
- Kurz, W. A. *et al.*, 2008: Mountain pine beetle and forest carbon feedback to climate change. *Nature*, 452, 987-990.
- Lawrence, D. M. *et al.*, 2016: The Land Use Model Inter-comparison Project (LUMIP) contribution to CMIP6: rationale and experimental design. *Geosci. Model Dev.*, 9, 2973-2998.
- Le Quéré, C. *et al.*, 2016: Global carbon budget 2016. *Earth Syst. Sci. Data*, 8, 605-649.
- Lenton, T. M., H. Held, E. Kriegler, J. W. Hall, W. Lucht, S. Rahmstorf and H. J. Schellnhuber, 2008: Tipping elements in the Earth's climate system. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 105, 1786-1793.
- Li, R. and V. K. Arora, 2012: Effect of mosaic representation of vegetation in land surface schemes on simulated energy and carbon balances. *Biogeosciences*, 9, 593-606.
- Li, W., C. Peng, X. Zhou, J. Sun, Q. Zhu, H. Wu and B. St-Onge, 2015: Application of the ecosystem model and Markov Chain Monte Carlo for parameter estimation and productivity prediction. *Ecosphere*, 6, 270, doi: 10.1890/ES15-00034.1.
- Lombardozzi, D. L., G. B. Bonan, N. G. Smith, J. S.

- Dukes and R. A. Fisher, 2015: Temperature acclimation of photosynthesis and respiration: A key uncertainty in the carbon cycle-climate feedback. *Geophys. Res. Lett.*, **42**, 8624–8631.
- Luo, Y. Q. *et al.*, 2012: A framework for benchmarking land models. *Biogeosciences*, **9**, 3857–3874.
- Luo, Y. *et al.*, 2016: Toward more realistic projections of soil carbon dynamics by Earth system models. *Glob. Biogeochem. Cycles*, **30**, 40–56.
- MacBean, N., P. Peylin, F. Chevallier, M. Scholze and G. Schürmann, 2016: Consistent assimilation of multiple data streams in a carbon cycle data assimilation system. *Geosci. Model Dev.*, **9**, 3569–3588.
- Maksyutov, S. *et al.*, 2013: Regional CO₂ flux estimates for 2009–2010 based on GOSAT and ground-based CO₂ observations. *Atmos. Chem. Phys.*, **13**, 9351–9373.
- Malhi, Y. *et al.*, 2009: Exploring the likelihood and mechanism of a climate-change-induced dieback of the Amazon rainforest. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **106**, 20610–20615.
- Matthews, E. and I. Fung, 1987: Methane emission from natural wetlands: Global distribution, area, and environmental characteristics of sources. *Glob. Biogeochem. Cycles*, **1**, 61–86.
- Medlyn, B. E. *et al.*, 2015: Using ecosystem experiments to improve vegetation models. *Nat. Clim. Change*, **5**, 528–534.
- Medvigy, D., S. C. Wofsy, J. W. Munger, D. Y. Hollinger and P. R. Moorcroft, 2009: Mechanistic scaling of ecosystem function and dynamics in space and time: Ecosystem Demography model version 2. *J. Geophys. Res.*, **114**, doi: 10.1029/2008JG000812.
- Melton, J. R. *et al.*, 2013: Present state of global wetland extent and wetland methane modelling: conclusions from a model inter-comparison project (WET-CHIMP). *Biogeosciences*, **10**, 753–788.
- Miyazaki, S. *et al.*, 2015: The GRENE-TEA model intercomparison project (GTMIP): overview and experiment protocol for Stage 1. *Geosci. Model Dev.*, **8**, 2841–2856.
- Mochizuki, T. *et al.*, 2015: Emissions of biogenic volatile organic compounds and subsequent formation of secondary organic aerosols in a *Larix kaempferi* forest. *Atmos. Chem. Phys.*, **15**, 12029–12041.
- Moss, R. H. *et al.*, 2010: The next generation of scenarios for climate change research and assessment. *Nature*, **463**, 747–756.
- Nagai, S., K. N. Nasahara, T. Inoue, T. M. Saitoh and R. Suzuki, 2016: Review: advances in in situ and satellite phenological observations in Japan. *Int. J. Biometeor.*, **60**, 615–627.
- Niinemets, Ü., S. Fares, P. Harley and K. J. Jardine, 2014: Bidirectional exchange of biogenic volatiles with vegetation: emission sources, reactions, breakdown and deposition. *Plant Cell Environ.*, **37**, 1790–1809.
- Nishina, K. *et al.*, 2014: Quantifying uncertainties in soil carbon responses to changes in global mean temperature and precipitation. *Earth Syst. Dyn.*, **5**, 197–209.
- Norby, R. J., J. M. Warren, C. M. Iversen, B. E. Medlyn and R. E. McMurtrie, 2010: CO₂ enhancement of forest productivity constrained by limited nitrogen availability. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **107**, 19368–19373.
- Oleson, K. W. *et al.*, 2008: Improvements to the Community Land Model and their impact on the hydrological cycle. *J. Geophys. Res.*, **113**, doi:10.1029/2007JG000563.
- 大塚俊之, 2005: 生態学的手法による植物の生産と枯死の定量. *日本生態学会誌*, **55**, 117–124.
- Parazoo, N. C. *et al.*, 2014: Terrestrial gross primary production inferred from satellite fluorescence and vegetation models. *Glob. Change Biol.*, **20**, 3103–3121.
- Patra, P. K. *et al.*, 2016: Regional methane emission estimation based on observed atmospheric concentrations (2002–2012). *J. Meteor. Soc. Japan*, **94**, 91–113.
- Pau, G. S. H., G. Bisht and W. J. Riley, 2014: A reduced-order modeling approach to represent subgrid-scale hydrological dynamics for land-surface simulations: application in a polygonal tundra landscape. *Geosci. Model Dev.*, **7**, 2091–2105.
- Pfeifer, E. M., J. A. Hicke and A. J. H. Meddens, 2011: Observations and modeling of aboveground tree carbon stocks and fluxes following a bark beetle outbreak in the western United States. *Glob. Change Biol.*, **17**, 339–350.
- Piao, S. *et al.*, 2013: Evaluation of terrestrial carbon cycle models for their response to climate variability and to CO₂ trends. *Glob. Change Biol.*, **19**, 2117–2132.
- Pitman, A. J. *et al.*, 1999: Key results and implications from phase 1(c) of the Project for Intercomparison of Land-surface Parametrization Schemes. *Clim. Dyn.*, **15**, 673–684.
- Potter, C. S., P. A. Matson, P. M. Vitousek and E. A. Davidson, 1996: Process modeling of controls on nitrogen trace gas emissions from soils worldwide. *J. Geophys. Res.*, **101**, 1361–1377.
- Quaife, T., P. Lewis, M. De Kauwe, M. Williams, B. E. Law, M. Disney and P. Bowyer, 2008: Assimilating

- canopy reflectance data into an ecosystem model with an Ensemble Kalman Filter. *Remote Sens. Environ.*, **112**, 1347-1364.
- Rastetter, E. B. and G. R. Shaver, 1992: A model of multiple-element limitation for acclimating vegetation. *Ecology*, **73**, 1157-1174.
- Rastetter, E. B. *et al.*, 2010: Processing arctic eddy-flux data using a simple carbon-exchange model embedded in the ensemble Kalman filter. *Ecol. Appl.*, **20**, 1285-1301.
- Reich, P. B., D. S. Ellsworth, M. B. Walters, J. M. Vose, C. Gresham, J. C. Volin and W. D. Bowman, 1999: Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology*, **80**, 1955-1969.
- Reichstein, M. *et al.*, 2013: Climate extremes and the carbon cycle. *Nature*, **500**, 287-295.
- Reichstein, M., M. Bahn, M. D. Mahecha, J. Kattge and D. D. Baldocchi, 2014: Linking plant and ecosystem functional biogeography. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **111**, 13697-13702.
- Rezende, L. F. C. *et al.*, 2016: Evolution and challenges of dynamic global vegetation models for some aspects of plant physiology and elevated atmospheric CO₂. *Int. J. Biometeor.*, **60**, 945-955.
- Richardson, A. D. *et al.*, 2010: Influence of spring and autumn phenological transitions on forest ecosystem productivity. *Phil. Trans. Roy. Soc.*, **B365**, 3227-3246.
- Richey, A. S. *et al.*, 2015: Quantifying renewable groundwater stress with GRACE. *Water Resour. Res.*, **51**, doi: 10.1002/2015WR017349.
- Saatchi, S. S. *et al.*, 2011: Benchmark map of forest carbon stocks in tropical regions across three continents. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **108**, 9899-9904.
- 三枝信子, 2010: 森林生態系における炭素循環の観測的研究とそのアジアへの展開. *天気*, **57**, 819-833.
- Saikawa, E. *et al.*, 2014: Global and regional emissions estimates for N₂O. *Atmos. Chem. Phys.*, **14**, 4617-4641.
- 佐藤 永, 2008: 生物地球化学モデルの現状と未来—静的モデルから動的モデルへの展開—. *日本生態学会誌*, **58**, 11-21.
- Sato, H., A. Ito and T. Kohyama, 2007: SEIB-DGVM: A new Dynamic Global Vegetation Model using a spatially explicit individual-based approach. *Ecol. Model.*, **200**, 279-307.
- Saunoy, M. *et al.*, 2016: The global methane budget: 2000-2012. *Earth Syst. Sci. Data*, **8**, 697-751.
- Schimel, D. *et al.*, 2015: Observing terrestrial ecosystems and the carbon cycle from space. *Glob. Change Biol.*, **21**, 1762-1776.
- Sellers, P. J. *et al.*, 1997: Modeling the exchanges of energy, water, and carbon between continents and the atmosphere. *Science*, **275**, 502-509.
- Shao, J. *et al.*, 2015: Biotic and climatic controls on interannual variability in carbon fluxes across terrestrial ecosystems. *Agric. For. Meteorol.*, **205**, 11-22.
- Shindell, D. *et al.*, 2012: Simultaneously mitigating near-term climate change and improving human health and food security. *Science*, **335**, 183-189.
- Sitch, S. *et al.*, 2003: Evaluation of ecosystem dynamics, plant geography and terrestrial carbon cycling in the LPJ dynamic global vegetation model. *Glob. Change Biol.*, **9**, 161-185.
- Sitch, S. *et al.*, 2008: Evaluation of the terrestrial carbon cycle, future plant geography and climate-carbon cycle feedbacks using five Dynamic Global Vegetation Models (DGVMs). *Glob. Change Biol.*, **14**, 2015-2039.
- Slater, A. G. and D. M. Lawrence, 2013: Diagnosing present and future permafrost from climate models. *J. Climate*, **26**, 5608-5623.
- Takata, K., S. Emori and T. Watanabe, 2003: Development of the minimal advanced treatments of surface interaction and runoff. *Glob. Planet. Change*, **38**, 209-222.
- Thackeray, C. W., C. G. Fletcher and C. Derksen, 2015: Quantifying the skill of CMIP5 models in simulating seasonal albedo and snow cover evolution. *J. Geophys. Res. Atmos.*, **120**, 5831-5849.
- Thornton, P. E., J.-F. Lamarque, N. A. Rosenbloom and N. M. Mahowald, 2007: Influence of carbon-nitrogen cycle coupling on land model response to CO₂ fertilization and climate variability. *Glob. Biogeochem. Cycles*, **21**, doi: 10.1029/2006GB002868.
- Tian, H. *et al.*, 2015: Global methane and nitrous oxide emissions from terrestrial ecosystems due to multiple environmental changes. *Ecosyst. Health Sustain.*, **1**, doi: 10.1890/EHS14-0015.1.
- Tian, H. *et al.*, 2016: The terrestrial biosphere as a net source of greenhouse gases to the atmosphere. *Nature*, **531**, 225-228.
- Todd-Brown, K. E. O., J. T. Randerson, W. M. Post, F. M. Hoffman, C. Tarnocai, E. A. G. Schuur and S. D. Allison, 2013: Causes of variation in soil carbon simulations from CMIP5 Earth system models and comparison with observations. *Biogeosciences*, **10**, 1717-1736.
- Tramontana, G., K. Ichii, G. Camps-Valls, E. Tomelleri and D. Papale, 2015: Uncertainty analysis of gross

- primary production upscaling using Random Forests, remote sensing and eddy covariance data. *Remote Sens. Environ.*, **168**, 360–373.
- Van Bodegom, P. M., J. C. Douma, J. P. M. Witte, J. C. Ordoñez, R. P. Bartholomeus and R. Aerts, 2012: Going beyond limitations of plant functional types when predicting global ecosystem-atmosphere fluxes: exploring the merits of trait-based approaches. *Glob. Ecol. Biogeogr.*, **21**, 625–636.
- van den Hurk, B. *et al.*, 2016: LS3MIP (v1.0) contribution to CMIP6: the Land Surface, Snow and Soil moisture Model Intercomparison Project – aims, setup and expected outcome. *Geosci. Model Dev.*, **9**, 2809–2832.
- Van Oijen, M. *et al.*, 2014: Impact of droughts on the carbon cycle in European vegetation: a probabilistic risk analysis using six vegetation models. *Biogeosciences*, **11**, 6357–6375.
- Verheijen, L. M., R. Aerts, V. Brovkin, J. Cavender-Bares, J. H. C. Cornelissen, J. Kattge and P. M. van Bodegom, 2015: Inclusion of ecologically based trait variation in plant functional types reduces the projected land carbon sink in an earth system model. *Glob. Change Biol.*, **21**, 3074–3086.
- Violle, C., P. B. Reich, S. W. Pacala, B. J. Enquist and J. Kattge, 2014: The emergence and promise of functional biogeography. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **111**, 13690–13696.
- Wania, R., I. Ross and I. C. Prentice, 2009: Integrating peatlands and permafrost into a dynamic global vegetation model: 2. Evaluation and sensitivity analysis of vegetation and carbon cycle processes. *Glob. Biogeochem. Cycles*, **23**, doi: 10.1029/2008GB003413.
- Watanabe, S. *et al.*, 2011: MIROC-ESM 2010: model description and basic results of CMIP5-20c3m experiments. *Geosci. Model Dev.*, **4**, 845–872.
- White, M. A., P. E. Thornton, S. W. Running and R. Nemani, 2000: Parameterization and sensitivity analysis of the BIOME-BGC terrestrial ecosystem model: net primary production controls. *Earth Interact.*, **4**, 1–85.
- Xia, J., Y. Luo, Y.-P. Wang and O. Hararuk, 2013: Traceable components of terrestrial carbon storage capacity in biogeochemical models. *Glob. Change Biol.*, **19**, 2104–2116.
- Xia, J. *et al.*, 2015: Joint control of terrestrial gross primary productivity by plant phenology and physiology. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **112**, 2788–2793.
- Xiao, J., K. J. Davis, N. M. Urban, K. Keller and N. Z. Saliendra, 2011: Upscaling carbon fluxes from towers to the regional scale: Influence of parameter variability and land cover representation on regional flux estimates. *J. Geophys. Res.*, **116**, doi:10.1029/2010JG001568.
- Yamori, W., K. Hikosaka and D. A. Way, 2014: Temperature response of photosynthesis in C₃, C₄, and CAM plants: temperature acclimation and temperature adaptation. *Photosynth. Res.*, **119**, 101–117.
- Yokota, T., Y. Yoshida, N. Eguchi, Y. Ota, T. Tanaka, H. Watanabe and S. Maksyutov, 2009: Global concentrations of CO₂ and CH₄ retrieved from GOSAT: First preliminary results. *SOLA*, **5**, 160–163.
- Yoshida, Y. *et al.*, 2011: Retrieval algorithm for CO₂ and CH₄ column abundances from short-wavelength infrared spectral observations by the Greenhouse gases observing satellite. *Atmos. Meas. Tech.*, **4**, 717–734.
- Yukimoto, S. *et al.*, 2012: A new global climate model of the Meteorological Research Institute: MRI-CGCM3 –Model description and basic performance–. *J. Meteor. Soc. Japan*, **90A**, 23–64.
- Zaehle, S. and A. D. Friend, 2010: Carbon and nitrogen cycle dynamics in the O-CN land surface model: 1. Model description, site-scale evaluation, and sensitivity to parameter estimates. *Glob. Biogeochem. Cycles*, **24**, doi: 10.1029/2009GB003521.
- Zaehle, S., P. Ciais, A. D. Friend and V. Prieur, 2011: Carbon benefits of anthropogenic reactive nitrogen offset by nitrous oxide emissions. *Nat. Geosci.*, **4**, 601–605.
- Zaehle, S. *et al.*, 2014: Evaluation of 11 terrestrial carbon-nitrogen cycle models against observations from two temperate Free-Air CO₂ Enrichment studies. *New Phytol.*, **202**, 803–822.
- Zeng, N., A. Mariotti and P. Wetzel, 2005: Terrestrial mechanisms of interannual CO₂ variability. *Glob. Biogeochem. Cycles*, **19**, doi:10.1029/2004GB002273.
- Zhao, F. and N. Zeng, 2014: Continued increase in atmospheric CO₂ seasonal amplitude in the 21st century projected by the CMIP5 Earth system models. *Earth Syst. Dyn.*, **5**, 423–439.
- Zhao, M., S. W. Running and R. R. Nemani, 2006: Sensitivity of Moderate resolution Imaging Spectroradiometer (MODIS) terrestrial primary production to the accuracy of meteorological reanalyses. *J. Geophys. Res.*, **111**, doi: 10.1029/2004JG000004.
- Zhou, S. *et al.*, 2016: Explaining inter-annual variability of gross primary productivity from plant phenology

- and physiology. *Agric. For. Meteor.*, 226/227, 246-256.
- Zhu, Z. *et al.*, 2013: Global data sets of vegetation Leaf Area Index (LAI)3g and Fraction of Photosynthetically Active Radiation (FPAR)3g derived from Global Inventory Modeling and Mapping Studies (GIMMS) Normalized Difference Vegetation Index (NDVI3g) for the period 1981 to 2011. *Remote Sens.*, 5, 927-948.
- Zhuang, Q. *et al.*, 2004: Methane fluxes between terrestrial ecosystems and the atmosphere at northern high latitudes during the past century: A retrospective analysis with a process-based biogeochemistry model. *Glob. Biogeochem. Cycles*, 18, doi:10.1029/2004GB002239.
- Zscheischler, J. *et al.*, 2014: A few extreme events dominate global interannual variability in gross primary production. *Environ. Res. Lett.*, 9, doi:10.1088/1748-9326/9/3/035001.

Recent Updates of Land Model Developments and in Application to Global Warming Studies

Akihiko ITO^{*1}, Dai KOIDE^{*2}, Yoshiaki NAKAGAWA^{*2}

^{*1} (*Corresponding author*) *National Institute for Environmental Studies, 16-2 Onogawa, Tsukuba, Ibaraki 305-8506, Japan.*

^{*2} *National Institute for Environmental Studies.*

(Received 12 August 2016; Accepted 13 January 2017)
