

陸域環境研究センター圃場における 2003 年の C3/C4 混生草原の LAI と地上部バイオマスの季節変化

Seasonal Changes in LAI and Above-ground Biomass of a C3/C4 Mixed Grassland
in 2003 in the Terrestrial Environment Research Center, University of Tsukuba

横山 智子*・莫 文紅**・及川 武久**

Tomoko YOKOYAMA*, Wenhong MO** and Takehisa OIKAWA**

1 はじめに

地球温暖化問題について、1980年代頃から深刻な環境問題として広く認識されるようになり、1988年には「気候変動に関する政府間パネル」(IPCC)が設立され、世界の科学者が本格的に研究に取り組むようになった。1997年12月に京都で開催された「気候変動に関する国際連合枠組条約第3回締約国会議」(COP3)では、拘束力のある数量化された排出抑制・削減目標及びその実現のための必要な政策・措置などを定めた京都議定書が採択され、これを契機に各国、各分野で更なる取組が進められ始めた。

陸上生態学の分野においては、従来、炭素循環モデルを用いた炭素収支の把握に関する研究が数多く行われてきた。特に、草原生態系は世界の陸地面積の1/3を占め、大気に対して年間0.5 PgCの正味の炭素吸収源(炭素のシンク)として機能していることから、将来の温暖化気候条件下で草原生態系が炭素シンクとして機能するかどうかは、地球環境の将来予測を行う上で重要であると考えられる(伊藤, 2002; Ito and Oikawa,

2002)。また、温帯地域の草原生態系では、光合成経路の異なるC3植物とC4植物が混生し、この二つのタイプは温暖化した気象条件(昇温、高CO₂濃度)に異なる反応をすることから、この二つのタイプの割合によって、生態系の純一次生産(NPP)が変化すると予想されている(Chen *et al.*, 1996; Ito and Oikawa, 2002)。このように、地球環境変動に対して最も敏感に反応する生態系であることから、草原生態系のグローバルな炭素循環を把握する重要性は高いと考えられる。したがって、温暖化の気候変動に対応したグローバルな炭素循環がシミュレートできるモデルの構築には、統合された手法での長期観測データを用いたモデル検証が不可欠である。

そこで、本調査は、モデル検証へのデータ提供のため、筑波大学陸域環境研究センター円形圃場のC3/C4混生草原において10年以上継続して行われている植生調査を2003年も引き続き行い、C3/C4植物の割合、LAI及び地上部バイオマスの季節変化を明かにする。

* 株式会社エックス都市研究所

** 筑波大学生命環境科学研究科

II 方法

1. 調査地概要

筑波大学陸域環境研究センター内の実験草原の円形圃場 (36°06' N, 140°06' E, 直径 160 m) は、気候的には暖温帯に位置し、極相としては常緑樹の照葉樹林が成立する。過去 10 年 (1993 ~ 2002 年) の年平均気温は 13.8 °C, 年平均降水量は 1,178 mm である。土壌は火山灰を母材とする典型的な淡色黒ボク土で、当地域における代表的土壌である。当圃場は 1987 年に種子吹きつけ工事が行われ、以降 1992 年まで年に 2 回 (夏と冬)、1993 年以降は年 1 回 (冬のみ) 地上部を刈り取ることによって草原植生が維持されている。

現在の植生は C3/C4 植物が混生しており、セイタカアワダチソウ (*Solidago altissima*)・ヨモギ (*Artemisia princeps*)・オニウシノケグサ (*Festuca arundinacea*) など C3 植物およびススキ (*Miscanthus sinensis*)・チガヤ (*Imperata cylindrica*) など C4 植物が優占している。本草原サイトでは初夏から盛夏にかけて、優占種が C3 植物主体から C4 植物主体へ移行することが過去の植生調査から明らかになっている (劉・及川, 1993; 赤沢・及川, 1995; 田中, 1999; 横山・及川, 2000, 2001; 井柁ほか, 2002; 莫ほか: 2003)。

2. 植生調査

円形圃場内に設置した定置コドラート (2 m × 2 m) を東西列 40 個と南北列 40 個配置した。この定置コドラートについて、月 1 回種別に被度・草丈を測定し、全コドラートにおける出現頻度が 5% 以上で各コドラートでの被度が 0.5% 以上の種について、定置コドラート外の場所で地上部の刈り取りを 3ヶ所で行い、被度乾燥重量、被度葉面積の関係式を求め、全コドラートにおける種別の乾燥重量と葉面積を推定した。これらのデータにより、種別の葉面積指数 LAI (Leaf Area

Index: 単位地表面積あたりの葉面積) と地上部バイオマス (g d.w. m⁻²: 単位地表面積あたりの植物の地上部乾燥重量) を算出した。詳しくは井柁ほか (2002) および莫ほか (2003) を参照されたい。

3. 気象観測

本調査地の円形圃場中央には、高さ 30 m の微気象観測用タワーが設置されている他、ライシメーター等の機器が配備され、気象データがルーチ的に観測されている。本調査で用いる気象データは、陸域環境研究センター保管の気象日報データおよび陸域環境研究センターのホームページから入手したものである。

III 結果

1. 調査の対象植物種

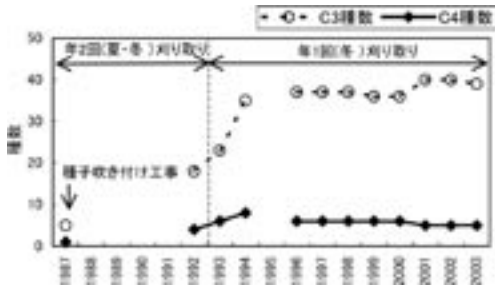
調査の対象になった種 (被度測定により優占順位の高かった種) は、全て多年生草本で、C3 植物がセイタカアワダチソウ (*Solidago altissima*)、ヨモギ (*Artemisia vulgaris*)、メドハギ (*Lespedeza cuneata*)、ネコハギ (*Lespedeza pilosa*)、スギナ (*Equisetum arvense*)、オニウシノケグサ (*Festuca arundinacea*)、ミツバツチグリ (*Potentilla freyniana*)、オカトラノオ (*Lysimachia clethroides*)、ヌルデ (*Rhus javanica var roxburghii*)、クズ (*Pueraria lobata*) の 10 種、C4 植物がチガヤ (*Imperata cylindrica*)、メリケンカルカヤ (*Audropogon virginicus*)、ススキ (*Miscanthus sinensis*) の 3 種となり、計 13 種であった。また、本サイトで出現が確認された種は 44 種である。

調査対象のうち、ヌルデ (ウルシ科、落葉小高木) とクズ (まめ科、蔓性多年草) は、今年初めて調査対象となった種である。

なお、調査地内における植物種数の経年変化を見てみると、1996 年以降、C3 植物は 35 ~ 40

第1表 筑波大学陸域環境研究センター内円形圃場の植生調査において確認された出現植物種一覧（1992～2003年）

植物名	タイプ	出現確認種															
		1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003				
イネ科	イヌビエ	C4	+	+													
	メヒシバ	C4	+	+	+												
カヤツリグサ科	カヤツリグサ	C4			+			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
マメ科	ヤハズソウ	C3	+	+	+			+	+	+			+	+			+
	カワラケツメイ	C3			+			+	+	+	+	+			+		+
キク科	ブタクサ	C3			+			+	+	+	+	+			+		+
スベリヒユ科	スベリヒユ	C4			+												+
アカバナ科	メマツヨイグサ	C3		+	+												
マメ科	カラスノエンドウ	C3	+	+				+	+	+				+	+		
キク科	ハハコグサ	C3		+	+			+						+	+		
	ヒメジオン	C3	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
アカバナ科	アレチマツヨイグサ	C3						+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
イネ科	ハルガヤ	C3	+	+													+
	カモガヤ	C3	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	アシ	C3						+	+	+	+	+					
	シナダレスズメガヤ	C4		+	+			+	+	+	+	+					+
	メリケンカルカヤ	C3	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	チガヤ	C4	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	カゼクサ	C4	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	ススキ	C4		+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	シバ	C4			+			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	オニウシノケグサ	C3	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	アズマネザサ	C3						+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
イグサ科	スズメノヤリ	C3			+			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
ラン科	ネジバナ	C3	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
マメ科	ノアズキ	C3			+												
	ムラサキツメクサ	C3			+												
	シロツメクサ	C3			+												
	メドハギ	C3	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	ネコハギ	C3	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	クズ	C3			+			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	オジギソウ	C3															+
キク科	チチコグサ	C3	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	セイトカアワダチソウ	C3	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	ブタナ	C3	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	ヨモギ	C3		+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	ニガナ	C3			+			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	セイヨウノコギリソウ	C3						+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
タデ科	スイバ	C3			+			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	ヒメスイバ	C3			+			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	イタドリ	C3			+			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
バラ科	キジムシロ	C3			+												+
	ミツバツチグリ	C3		+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
サクランソウ科	コナスビ	C3	+	+	+												+
	オカトラノオ	C3		+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
ゴマノハグサ科	ムラサキゴケ	C3			+												+
オオバコ科	ヘラオオバコ	C3	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
セリ科	チドメグサ	C3	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
アリノトウグサ科	アリノトウグサ	C3	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
オトギリソウ科	オトギリソウ	C3			+			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
アカネ科	ヘクソカズラ	C3						+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
ビャクダン科	カナビキソウ	C3															+
トクサ科	スギナ	C3	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
マメ科	ネムノキ	C3						+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	ヤマハギ	C3						+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	フジ	C3							+	+	+	+	+	+	+	+	+
ウルシ科	ヌルデ	C3										+	+	+	+	+	+
ユリ科	サルトリイバラ	C3															+
マツ科	アカマツ	C3						+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	出現総種数		22	29	43			43	43	43	42	42	45	45	44		



第1図 出現植物種数の経年変化 (1987～2003年)

種, C4植物は5～6種と安定しており, その種類にもあまり変化は見られていない(第1図, 第1表).

2. 2003年のLAIと地上部バイオマスの季節変化
2003年の植生調査によって得られた主な植物

種の月別LAI, 地上部バイオマスを第2表及び第2図に示す.

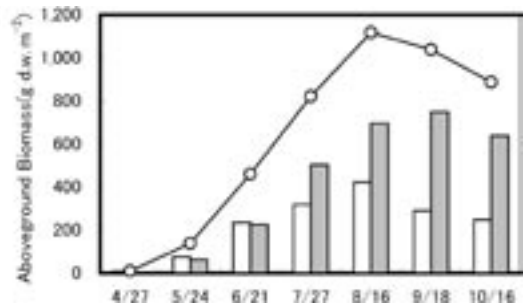
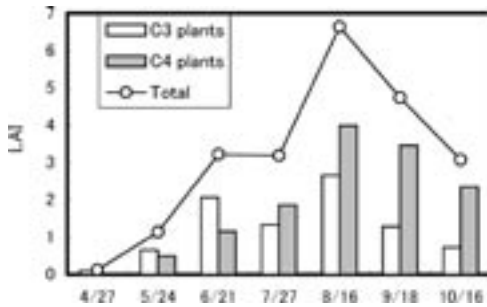
群落LAIは8月に最大値の6.64に達した. C3植物とC4植物のLAIは共に8月に最大値を示し, C3植物が2.65, C4植物が3.99であった. 群落の地上部バイオマスは8月に最大値の1,117 g d.w. m⁻²となったが, C3植物が8月(422 g d.w. m⁻²)に, C4植物が9月(748 g d.w. m⁻²)にそれぞれピークを迎えた. LAIおよび地上部バイオマスの季節変化を植物タイプ別にみると, C3植物優占からC4植物優占への逆転現象がみられた. 線形回帰分析により, C3/C4逆転時期(C3とC4植物の地上部バイオマスまたはLAIそれぞれ50%となった時期)はLAIの場合7月14日, 地上部バイオマスの場合6月23日と推定された.

2003年の植生調査結果を, 過去8年(1994～

第2表 2003年における円形圃場の代表種別の月別LAI(上段), 地上部バイオマス(下段)

LAI	4/27	5/24	6/21	7/27	8/16	9/18	10/16
チガヤ	0.001	0.15	0.25	0.23	1.29	1.03	0.34
メリケンカルカヤ	0.001	0.01	0.02	0.01	0.10	0.05	0.02
ススキ	0.017	0.32	0.88	1.61	2.59	2.38	1.99
C4 plants	0.018	0.49	1.15	1.85	3.99	3.46	2.35
セイタカアワダチソウ	0.050	0.40	1.63	1.10	2.08	0.79	0.50
ヨモギ	0.050	0.21	0.28	0.09	0.16	0.06	0.03
メドハギ	0.000	0.01	0.05	0.02	0.07	0.04	0.02
ネコハギ	0.000	0.02	0.04	0.05	0.14	0.14	0.03
スギナ	0.000	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
オニウシノケグサ	0.001	0.01	0.01	0.00	0.04	0.01	0.01
ミツバツチグリ	0.001	0.01	0.01	0.00	0.01	0.00	0.01
ブタナ	0.000	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
その他C3	0.000	0.00	0.05	0.06	0.14	0.24	0.12
C3 plants	0.102	0.65	2.07	1.33	2.65	1.28	0.73
Total	0.120	1.14	3.22	3.18	6.64	4.74	3.07

Aboveground biomass	4/27	5/24	6/21	7/27	8/16	9/18	10/16
チガヤ	0.1	16.3	45.1	91	132	131	86
メリケンカルカヤ	0.0	2.6	6.8	4	9	12	10
ススキ	1.9	43.7	173.2	408	555	605	543
C4 plants	1.9	62.7	225.1	503	695	748	638
セイタカアワダチソウ	4.2	48.1	172.4	260	356	235	206
ヨモギ	3.2	18.5	44.7	29	25	15	9
メドハギ	0.0	1.1	6.9	14	14	11	15
ネコハギ	0.0	1.6	3.6	7	11	10	6
スギナ	0.2	4.4	0.8	0	0	0	0
オニウシノケグサ	0.2	1.3	1.6	1	4	1	2
ミツバツチグリ	0.0	0.5	0.5	1	1	0	0
ブタナ	0.0	0.1	0.0	0	0	0	0
その他C3	0.0	0.0	4.1	6	11	18	10
C3 plants	7.8	75.6	234.5	318	422	290	248
Total	9.8	138.3	459.6	821	1117	1038	886



第2図 2003年における円形圃場のC3/C4植物種別のLAI(左),地上部バイオマス(右)の季節変化

第3表 円形圃場におけるLAI及び地上部バイオマスの最大値と逆転日の年次変化(1994~2003年)

	最大値		逆転日	
	LAI	地上部 Biomass	LAI	地上部 Biomass
1994	5.01	572	7月10日	7月11日
1996	3.15	560	6月27日	7月15日
1997	3.59	661	7月2日	7月27日
1998	5.00	1059	6月22日	7月21日
1999	6.15	1027	7月10日	7月26日
2000	4.10	810	7月26日	7月27日
2001	3.97	704	8月1日	8月5日
2002	5.63	782	8月7日	8月6日
94~02平均	4.57	772	7月13日	7月25日
2003	6.64	1117	7月14日	6月23日

2002年,但し1995年を除く)の結果と比較すると,LAI及びバイオマスの最大値は平均を大きく上回り,過去最大の値を示した(第3表).LAIからみたC3/C4逆転時期は1994~2002の平均傾向に近いが,地上部バイオマスの逆転時期は過去平均と比べると1ヶ月近くも早まる結果となった.

3. 2003年の気象条件

陸域環境研究センターで公開されている気象データを基に,2003年の気象条件をまとめた.

2003年の気象は,年平均気温13.8℃,年平均地温13.7℃,年平均正味放射量7.5 MJ m⁻² day⁻¹,年降水量1,040 mmであった(第3図).

2003年の気象データを1994~2002年(但し,調査されなかった1995年を除く)までの平均値と比較すると(第3図),2003年は,夏期(7,8月)の正味放射量,気温の低下(地温は3~10月に

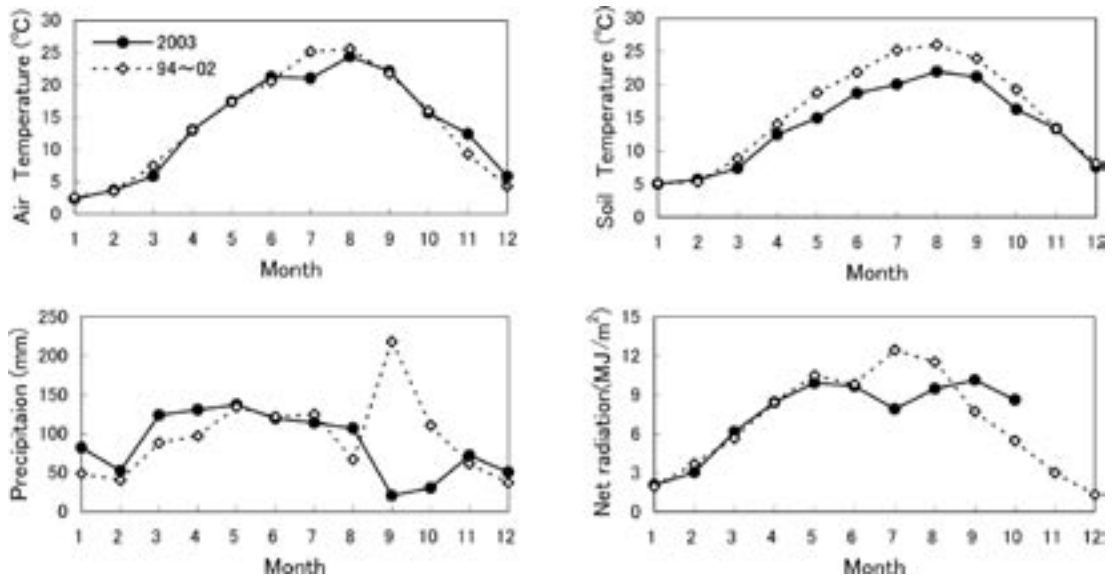
かけて低め),秋季(9,10月)の降水量低下が顕著であった.

IV 考察

1. 植生

本調査地のC3/C4混生草原は,草刈管理によって草原植生を維持してきたものの,関東地域で起こる二次遷移の方向へ植生遷移が進行していると言われている(李ほか,2002).現在の植生は,関東地域の低地の二次林伐採跡地や耕作放棄地でよく見られるアズマネザサーススキ群集のチガヤーススキ群落に区分できる(宮脇,1986;李ほか,2002).

1994年以降の種数は40種前後に安定してきており,バイオマスの年次変化から見ると,1996年以降C3植物であるセイタカアワダチソウとC4植物であるススキ,チガヤが優占し,種組成,生産性の面から,現在の植生が二次遷移の第Ⅲ草本ステージ(セイタカアワダチソウ群落)に入って緩やかに第Ⅳ草本ステージ(ススキ群落)へ移行する遷移段階に達し,しばらくの安定期に入っていると思われる(莫ほか,2003)が,本年の調査では,イヌビエ・メヒシバなどの1年生草本の消滅と,今年から調査対象となったクズ・ヌルデやアカマツ等の木本種の増加が目立ってきたことから,やや木本ステージへの移行時期に入ったと思われる.



第3図 1994～2002年（1995年を除く）の平均及び2003年の月別気象変化
 左上：気温 右上：地温
 左下：降水量 右下：正味放射量

2. C3/C4 混生草原の地上部植生動態における年変動の要因解析

C3植物とC4植物の成長の季節動態によって起こるLAIやバイオマスの逆転は、その年の気象条件（気温、降水量）によってその時期が左右されることが示されており（横山・及川，2000；井栴ほか，2002），また，その年の最大バイオマスも，それぞれの植物の成長量に応じて変化することから，気象との関係が深いと考えられる。

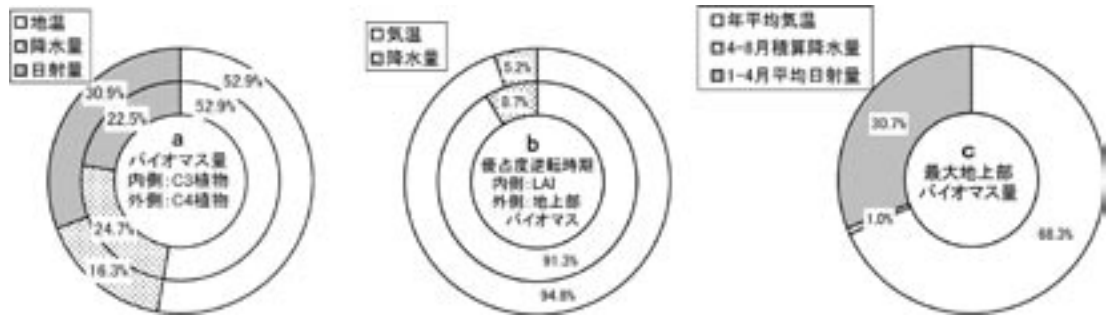
1994～2002年（1995年欠測のため除く）の植生調査データから解析した本草原サイトにおける地上部植生動態と気象要素（温度，降水量，日射量など）の関係（第2図，第3図）を用いて，2003年のLAIと地上部バイオマスの季節変化や成長量を以下のように考察する。

本草原サイトのC3/C4混生草原ではC3植物が優占する春～初夏にかけて，C3植物の地上部バイオマスを決定する気象要素の寄与度は，

地温（52.8%）>降水量（24.7%）>日射量（22.5%）であった（第4図a）。

2003年は春から初夏のC3優占時期において降水量がやや多く，地温は期間を通じて低く，気温は特に7月に顕著に低かった（第3図）。このことはC3植物の成長に有利な時期に，十分な温度環境を得られなかったことから，C3植物の成長が抑えられたことが予想され，実際にLAIでは7月にC3植物の低下が見られた（第2図）。植生調査時の観察においても，8月の調査でセイタカアワダチソウ（C3植物）の立ち枯れが確認されている（9月以降は回復）。

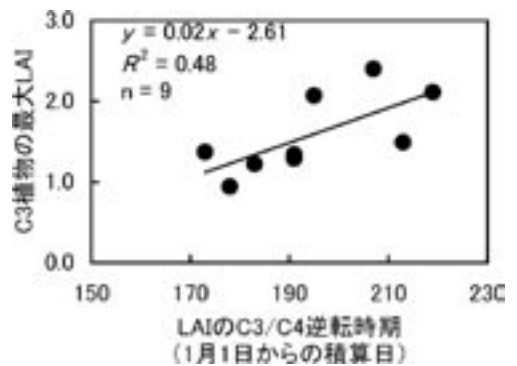
一方，C4植物の成長は，温度環境（地温・気温），日射量に強く依存する傾向がある（第4図a）。通常，C4植物の発芽・展葉時期にC3植物の被陰の影響を受けていると考えられる（横山・及川，2000）が，2003年のこの時期はC3植物の成長が悪かった（特に7月にLAIが減少）ことから，比較的低温のストレス（通常より気温・地温が低い）とC3植物の成長抑制による光獲得が相殺された（若しくは光獲得の効果が上回った）ため，C4植物の成長が良く，成長量全体で見ると，



第4図 1994～2002年（1995年を除く）の植生データから解析したC3/C4混生草原における地上部植生動態を決定する気象要素（温度，降水量，日射量）の平均寄与度
 a：C3植物優占時期におけるC3/C4植物の地上部バイオマスを決する気象要素の平均寄与度
 b：LAI及び地上部バイオマスのC3/C4逆転時期を決する気象要素の平均寄与度
 c：群落の生産量（最大地上部バイオマス）を決する気象要素の平均寄与度

過去の平均値を上回るペースで増加した結果となったことが考えられる。したがって、2003年のC3植物が優占する時期のC3植物の成長量は温度に、C4植物の成長量は温度とC3植物の成長量に起因していると考えられる。

本草原サイトにおけるC3植物とC4植物の優占度が逆転する時期は主に「逆転が起こるまでの積算温度（特にLAIは7月の平均気温）」に左右される（第4図d）。2003年は例年より温度が低く（特に7月の気温低下は顕著）、また7月の正味放射量も例年より少ないものの、LAIの逆転時期は例年と同程度、バイオマスの逆転時期については通常より1ヶ月も早いという結果が得られ（第3図）、上記の解析と合致しない。それは、C4植物の成長がC3植物の被陰にも影響されるためと考えられる。第5図に示すように、C3植物の最大LAIと地上部バイオマスのC3/C4植物の優占度が逆転する時期の間には弱い正の相関が見られ（ $R^2 = 0.48$ ）、C3植物の被陰の影響が少ない（LAIが低い）年は、逆転時期が早まる傾向にあると示唆された。2003年は、C3植物が優占する時期に気温・地温が低く（特に7月の気温）、C3植物の成長が制限され（第2図）、そのことがC4植物の成長にプラスに働いたと考えられる。これらのことは、地上部バイオマスの逆転時期が例



第5図 1994～2003年（1995年を除く）におけるLAIのC3/C4逆転時期（C3とC4植物のLAIがそれぞれ50%となった時期）とC3植物の最大LAIとの関係

年より早まったことを説明できる。したがって、C3/C4植物の優占度が逆転する日を決定する気象要因は、C3植物の成長を決定する気象要因であり、2003年は温度（地温，気温，特に7月の気温）が決定要因であると考えられる。

本研究におけるC3/C4混生草原の地上部生産量（最大地上部バイオマス，地上部NPP）を決する気象要素の寄与度は、

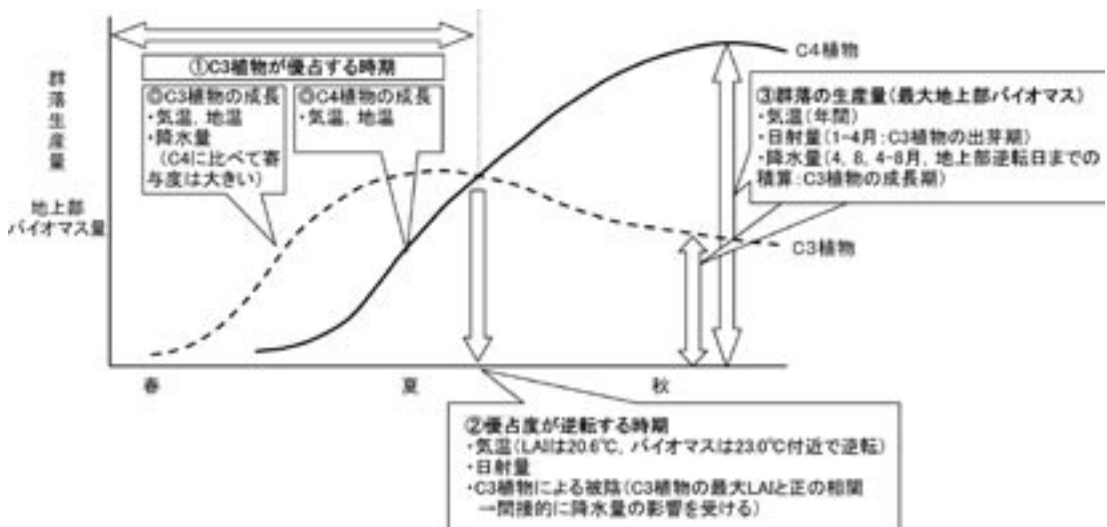
年平均気温（68.3%）> 1～4月平均日射量（30.7%）> 4～8月の積算降水量（1.0%）

であった（第4図c）。

2003年の年平均気温（13.8℃）は1994～2002年の平均気温13.9℃と同程度であり、4～8月の降水量は、2003年が608.1mmで、1994～2002年の平均の545.0mmを上回っている。これらのことから、2003年は4～8月の降水量が多かったため、地上部バイオマスが例年に比べて大きかったことを説明できる。すなわち、2003年の群落の地上部生産量は、4～8月の降水量に起因すると考えられる。一方、2003年の9～10月に降水量が極めて少なかったが、生産量にこの影響は見られなかった（過去の植生調査結果からの相関解析からも、7～9月の降水量と生産量の関係は見られなかった）。このことは、秋季の降水量の低下は、秋季に大きな成長量の増加が見られるC4植物に影響しないことを裏付けている。

第6図に研究対象のC3/C4混生草原における地上部植生の季節動態と気象要因との関係をまとめた。C3植物・C4植物の生産力は、いずれの時期においても、主に温度（気温・地温）要因によって決定されているが、地上部バイオマスや

C3/C4逆転時期などに降水量の影響がわずかながらみられた。特に春から初夏にかけてのC3植物優占期において、C3植物の成長がC4植物よりも明らかに降水量の影響を受けていることが明らかになった。武田ほか（1985）は、日本列島のC3・C4イネ科草本の地理的分布は、温度要因（中でも年平均気温と最も高い相関）と関係しているが、降水量の多い日本列島においては降水量は種の分布を制限していないと結論付けている。また、標高傾度に沿ったC3とC4植物優占種の交代は温度要因に起因すると報告されている（Mo *et al.*, 2004）。しかし、C3/C4混生草原の季節動態を詳細に解析した本研究から、C3植物の成長が降水量の影響も受けていることが示された。また、C4植物よりも出芽時期が早く、気温の低い春に成長がよいC3植物の成長が、優占度がC3植物からC4植物へ逆転する時期や、群落の生産量（最大地上部バイオマス）に影響することも明らかになった。以上の結果は、現在の気象条件下で成立しているC3/C4混生草原の均衡状態は、将来的な地球温暖化（気温の上昇や降水量・降雨



第6図 1994～2003年の植生調査の結果解析からまとめたC3/C4混生草原における地上部植生の季節動態と気象要素との関連概念図

パターンの変化)によって大いに影響を受ける可能性があることを示すものである。

文献

- 赤沢孝之・及川武久 (1995) : 水理実験センター草原生態系における主要植物種の現存量の季節変化とその生態学的解析. 筑波大学水理実験センター報告, **20**, 69-77.
- 伊藤昭彦 (2002) : 陸上生態系機能としての土壌炭素貯留とグローバル炭素循環. 日本生態学会誌, **52**, 189-227.
- 井柵史彦・莫文紅・加藤美恵子・及川武久 (2002) : 陸域環境研究センター圃場における2001年のC3/C4混生草原のLAIと地上部バイオマスの季節変化. 筑波大学陸域環境研究センター報告, **3**, 17-25.
- 武田友四郎・谷川孝弘・梶和一・箱山晋 (1985) : イネ科C3, C4植物の生態と地理的分布に関する研究—第一報—日本におけるイネ科C3, C4植物の分類ならびに気象条件による地理的分布. 日作記, **54**(1), 54-64.
- 田中克己 (1999) : C3/C4植物が混生した水理実験センター内円形草原圃場におけるバイオマスとLAIの季節変化特性. 筑波大学水理実験センター報告, **24**, 121-124.
- 莫文紅・井柵史彦・横山智子・及川武久 (2003) : 陸域環境研究センター圃場における2002年のC3/C4混生草原のLAIと地上部バイオマスの季節変化. 筑波大学陸域環境研究センター報告, **4**, 109-117.
- 横山智子・及川武久 (2000) : 水理実験センター圃場における1999年のC3/C4草原のLAIとバイオマスの季節変化. 筑波大学陸域環境研究センター報告, **1**, 67-71.
- 横山智子・及川武久 (2001) : 陸域環境研究センター圃場における2000年のC3/C4混生草原のLAIとバイオマスの季節変化. 筑波大学陸域環境研究センター報告, **2**, 37-39.
- 劉厦・及川武久 (1993) : 水理実験センター草原生態系の現存量の種別の季節変化と環境条件. 筑波大学水理実験センター報告, **18**, 69-75.
- 李載錫・李吉宰・及川武久 (2002) : パラグライダーから撮影した写真に基づく草原群落の種組成解析とバイオマスとリター量の推定について. 筑波大学陸域環境研究センター報告, **3**, 97-103.
- 宮脇昭 (1986) : 「日本植生誌 (関東)」至文堂, 258-261.
- Chen, D. X., Hunt, H. W. and Morgan, J. A. (1996): Responses of a C₃ and C₄ perennial grass to CO₂ enrichment and climate change: Comparison between model predictions and experimental data. *Ecological Modelling*, **87**, 11-27.
- Mo, W., Nishimura, N., Soga, Y., Yamada, K. and Yoneyama, T. (2004): Distribution of C₃ and C₄ plants and changes in plant and soil carbon isotope ratios with altitude in the Kirigamine grassland, Japan. *Grassland Science*, (in press).
- Ito, A. and Oikawa, T. (2002): A simulation model of the carbon cycle in land ecosystems (Sim-CYCLE): a description based on dry-matter production theory and plot-scale validation. *Ecological Modelling*, **151**, 143-176.
- (2004年6月17日受付, 2004年9月9日受理)