

東邦大学学術リポジトリ

Toho University Academic Repository

タイトル	陸域生態系モデルを用いたマングローブ林の炭素収支の推定
作成者（著者）	駒塚, 基峻
公開者	東邦大学
発行日	2024.03
掲載情報	東邦大学大学院理学研究科修士論文令和5年度.
資料種別	学位論文
内容記述	学位取得年月: 2024年3月 / 指導教員: 安立美奈子
著者版フラグ	author
メタデータのURL	https://mylibrary.toho u.ac.jp/webopac/TD28224455

東邦大学大学院 理学研究科 環境科学専攻

2023 年度 修士論文

陸域生態系モデルを用いた
マングローブ林の炭素収支の推定

東邦大学大学院 理学研究科 環境科学専攻

生態系生態学研究室

学籍番号 6622009

駒塚 基峻

主査 大越健嗣 教授

副査 上原真一 教授

副査 安立美奈子 准教授

<要旨>

産業革命以来、地球の表面温度は上昇を続けており、気候変動に伴って様々な影響が生じている。地球温暖化の要因である人為起源の温室効果ガス (GHG) の排出の中でも熱帯地域の林業及び土地利用の変化は、地球全体の森林面積・炭素蓄積量の大部分を占める熱帯林の減少に繋がり、気候変動に甚大な影響を及ぼす可能性がある。そのため、現在の陸域生態系における炭素貯蔵量や炭素収支を推定するだけでなく、将来的な気候変動が陸上生態系の炭素収支に及ぼす影響を予測する必要がある。

陸域生態系の炭素貯蔵量や炭素収支を明らかにする手法として、生態学的または微気象学的手法による長期観測データとシミュレーションモデルが挙げられる。特にシミュレーションモデルは、近年のリモートセンシングや機構的モデルの開発・発展によって、全球規模での炭素蓄積量・炭素収支の推定、将来の気候変動に対する陸域生態系の応答予測に用いられている。しかしながら、全球規模での推定では、沿岸生態系の土壌炭素蓄積量の推定が行われておらず、推定値に不確実性を与えている要因の1つとなっている。また、沿岸生態系は、陸域生態系と海洋生態系の両方の側面を持ち、両者を接続する場所として重要視されている。

熱帯から亜熱帯地域の河口汽水域に存在するマングローブ林は、ヒルギ科の木本植物などを中心とした常緑の高木や低木で構成される沿岸生態系である。マングローブを構成する植物は、嫌気性の植物毒素や塩分、冠水に対する耐性を獲得しているため、沿岸生態系の中でも高い生産量を持つことで知られている。嫌気性の土壌では硫酸塩還元による呼吸が主体となり、土壌微生物の呼吸速度が低下する。そのため、他の熱帯林と比較して土壌炭素蓄積量が極めて高いことが知られている。また、河口域や海岸に生息することから、潮汐の影響を受け、マングローブ林で生産されたリターや有機物の一部が海洋生態系へ炭素を供給している。そのため、陸域生態系モデルを用いたマングローブ林の推定は、全球規模の森林生態系の土壌炭素蓄積量の推定精度を向上させるとともに、森林生態系と海洋生態系の炭素循環を接続することに繋がると考えられる。

そこで本研究では、日本の南西諸島のマングローブ林を対象に、陸域生態系モデルを用いてマングローブ林の高い土壌炭素蓄積量を再現し、推定に関する課題点を明らかにすることを目的とした。

本研究では陸域生態系モデル VISIT を用いて、マングローブ林を熱帯常緑樹林と仮定してバイオマス・土壌炭素蓄積量の推定を行った。バイオマスの推定にあたっては、地上部と地下部に分けて推定を行った。地上部バイオマスの推定では、実測値のオヒルギ林の生理生態学データを入力するとともに、葉・幹のターンオーバー速度を調整して実測値の地上部バイオマスを再現した。地下部バイオマスの推定では、根のターンオーバー速度を低下させてマングローブの高い地下部バイオマス比率を再現した。リター生産量の推定では、葉・幹・根のリターの分解速度を調整して実測値のリター生産量を再現した。土壌炭素蓄積量の推定では、腐植の分解速度を下げ、非活性腐植の割合を高めることで実測値の土壌炭素蓄積量を再現した。また、VISIT 内に存在する溶存有機炭素 (DOC) 量の推定式に実測値の DOC 流出量を代入し、炭素流出による土壌炭素蓄積量の影響を推定した。

地上部バイオマスの推定結果は、光利用の低下・高い光合成速度によって、実測値のマングローブの光合成を概ね再現した。また、葉のターンオーバー速度を実測値よりも低下させることによって、実測データに近い数値が得られた。地下部バイオマスの推定結果は、可能な限り地下部バイオマスを上げたが、地下部バイオマスを実測値より過小評価する結果となった。リター生産量は、葉・根の分解速度を低下させ、枝の分解速度を上昇させることによって実測データに近い数値が得られた。また、土壌炭素蓄積量の推定結果は、分解速度の低下と非活性腐植の増加によって土壌炭素蓄積量が増加し、実測値の土壌炭素蓄積量に近い数値が得られた。DOC 流出量の代入は活性腐植量を減少させるにとどまり、土壌炭素蓄積量に大きな影響を及ぼさなかった。

それぞれの結果の課題点として、地上部バイオマスと葉のリター生産量では葉のフェノロジーの再現性、地下部バイオマスでは高いターンオーバー速度を持つ細根と低いターンオーバー速度を持ち地下部バイオマスの大部分を占める粗根の計算の分離、リター生産量・土壌炭素蓄積量ではリターや土壌中に含まれる有機物の動態や、カニによるリター除去・土壌呼吸量の増加の反映・他地性由来の土壌炭素の推定、DOC 流出量では有機物動態とともに、塩分に対する有機物の反応性・水文学的条件の導入が考えられた。これらの課題点を解決するには、マングローブ林のフェノロジーや炭素配分、土壌分解プロセスを関係式に表し、モデルに組み込む必要がある。また、マングローブ林の海洋生態系との炭素循環を説明するためには、VISIT だけではなく、海洋生態系と連携してマルチモデリングアプローチを行うことにより、陸域生態系と海洋生態系を接続した炭素収支の推定に繋がると考えられた。

<目次>

緒言	1
背景	4
方法	9
結果	11
考察	12
結論	17
謝辞	18
図表	19
引用文献	23

緒言

18世紀後半に起きた産業革命以降、地球の表面温度は上昇を続けている。2011年から2020年にかけての地球の表面温度は19世紀後半と比較して約1.1℃上昇しており、その起源は人間活動による温室効果ガス（GHG）の排出が原因であることは明らかである（IPCC, 2023）。人為起源の排出量のうち約79%が工業や輸送による排出、約22%が林業や土地利用の変化（LULUCF）によるものである。地域ごとの排出量を比較すると、中南米地域や東南アジア、アフリカ地域ではLULUCF由来の割合が高い傾向がみられ、2010年代の森林面積の減少量は南米で年間約260万ha、アフリカで年間約394万haである（FAO, 2020）。アジア地域では中国の大規模植林によって森林面積は増加傾向にあるが、ベトナムやカンボジアなどの東南アジア地域では森林面積が大幅に減少している（FAO, 2010; FAO, 2020）。これらの熱帯地域にはブラジルやコンゴ民主共和国、インドネシアなどの新興国が集中して存在しており、人口増加による急速な森林開発・違法伐採の横行や、行政機関の脆弱性による不十分な森林管理・環境政策が熱帯地域の森林面積の減少要因と考えられている（Laurance, 1999）。熱帯地域の森林は地球全体の森林面積の45%、地球上の炭素蓄積量の約55%を占めている（Pan *et al.*, 2011）。そのため、熱帯地域の森林の破壊は地球の気候変動へ甚大な影響を及ぼすことが予想されることから、現在の陸域生態系における炭素貯蔵量や炭素収支を推定するだけでなく、将来的な気候変動が陸上生態系の炭素収支に及ぼす影響を予測する必要がある。

気候変動が森林に与える影響を予測するには、陸域生態系と気候の関係を表したシミュレーションモデルが有用であるとされている（Pretzsch *et al.*, 2007）。近年ではLiDARや衛星データなどを用いたリモートセンシングや、森林生態系における様々な相互作用に関する知見を反映した機構的モデルの開発によって、全球規模での陸域生態系の炭素蓄積量・炭素収支の推定が進められている（Ito *et al.*, 2019; Sato *et al.*, 2007）。特にプロセスベースの生態系モデルは、気候変動による陸域生態系への影響の予測にも応用されている（Lange *et al.*, 2020; Warszawski *et al.*, 2013）。一方で、全球モデルには湿地や泥炭地などの植生区分が不足しており、土壌有機炭素（SOC）蓄積量の推定における不確実性の要因と考えられている（Tian *et al.*, 2015）。特に、マングローブ林・塩生湿地の沿岸生態系の植生区分は土壌分解の進行が遅く土壌炭素蓄積量が高いことに加えて、潮汐の影響を受けて、海洋生態系へ炭素を輸出する特徴を持つ（LaFond-Hudson and Sulman, 2023）。全球モデルへの沿岸植生の導入は、土壌炭素蓄積量の推定精度の向上だけでなく陸域生態系と海洋生態系の炭素循環の接続に

貢献すると考えられる。中でも、マングローブ林は土壌中の有機物の分解速度が遅く、他の熱帯林と比較して生態系の炭素蓄積量が非常に高い森林であることが知られている (図 1; Donato *et al.*, 2011)。しかしながら、全球規模での推定では沿岸生態系の土壌炭素蓄積量の推定が行われておらず、推定値に不確実性を与えている要因となっている。

これらの背景をもとに本研究は、亜熱帯地域に位置する日本の南西諸島のマングローブ林を対象に、陸域生態系モデルを用いて炭素貯蔵量を推定し、またシミュレーションを行う際の課題点を明らかにすることを目的として研究を行った。

1. 背景

熱帯・亜熱帯地域に生育するマングローブ林は、陸域生態系と海洋生態系の両方の特徴を兼ねる沿岸生態系の中で、唯一木本植物によって構成されている生態系である。沿岸生態系にはマングローブ林のほかに、塩生湿地や藻場などの炭素吸収源が存在するが、木本植物の高い炭素固定量と林床での急速な土壌蓄積によって、マングローブ林は他の沿岸生態系よりもはるかに大きい炭素蓄積量を有している (Alongi, 2020)。マングローブは熱帯や亜熱帯地域の河口域や海岸線に生育する常緑樹の総称であり、地域ごとのマングローブ林の面積は、アジア地域が 148 万 ha と最も広く、マングローブ全面積の 42%を占める (Giri *et al.*, 2011)。特にアジア地域と北米地域では、北緯 30 度以北の亜熱帯地域でもマングローブの生育が確認されており、日本の南西諸島はマングローブの生育域北限付近に位置している (Spalding, 1997; Giri *et al.*, 2011)。

沿岸生態系は塩分・日射・冠水など厳しい環境ストレスが存在するが、マングローブは、これらに適応した特性を獲得している。高塩分環境は土壌中の浸透圧が上昇するため、植物の水分吸収が阻害される。植物体内のナトリウムイオン (Na^+) 濃度の上昇は、植物細胞へのカリウムイオン (K^+) の取り込みを阻害するため、植物の光合成や代謝に負の影響を与える (Pardo and Quintero, 2002)。そのため、マングローブは根表面に存在する蠟状物質であるスベリンに加えて、3 層からなる多孔質構造によって物理化学的に塩分を排除し、外界の高浸透圧環境から水分・養分を獲得する (Kim *et al.*, 2016; Krishnamurthy *et al.*, 2014)。また、根で除去されずに体内に取り込まれた塩分に対しては、液胞や胚軸への Na^+ 蓄積・葉の塩分腺による体外排出など、種によって異なる戦略で塩分による代謝への影響を軽減している (Scholander *et al.*, 1962)。また、地下水などの低塩分の水を利用可能な条件では、低塩分水源を優先的に利用し、地上部バイオマスを増加させることが知られている (Hayes *et al.*, 2019)。また、高浸透圧環境では水の獲得に高いエネルギーコストが必要となるため、マングローブの葉面は葉の矮小化や葉毛・多肉質の発達によって、周辺の蒸気圧不足 (VPD) を低下させることで蒸散を最低限にとどめるように適応している (Reef and Lovelock, 2014)。

土壌の冠水は、短時間であれば植物の水利用効率の上昇によって光合成に正の影響を与える一方で、長時間の冠水は土壌の貧酸素化をもたらす。低酸素状況への適応に伴う根細胞の死亡や、活性酸素種 (ROS) の蓄積による根細胞の損傷が発生する (Gladish *et al.*, 2006; Zoung *et al.*, 2023)。また、土壌微生物による嫌気呼吸に伴って発生する鉄イオン (Fe^{2+}) ・マンガン (Mn^{2+}) などの金属イオンや、硫化物イオン (S^{2-}) などの還元性の植物毒素の蓄積

による負の影響を受ける (Mckee,1993; Yousef and Saenger, 1998) 。マングローブは冠水を受けると、根呼吸速度を低下させて炭素損失を軽減するとともに (Mckee, 1996) 、葉面で気孔を増加させ、根への酸素供給を促進する (Cheng *et al.*, 2020) 。根へ供給された酸素は、根の代謝を維持するとともに、根表面の多孔質組織から漏出して根圏に供給され、根周辺の好気性環境を維持する (Cheng *et al.*, 2020) 。また、ヒルギ科のマングローブは亜鉛イオン (Zn^{2+}) に耐性を持つとともに、 Fe^{2+} と S^{2-} にも高い耐性を持つことが知られている (Cheng *et al.*, 2012) 。ヒルギ科以外のマングローブにおいては、浸水ストレス下の硫化水素 (H_2S) がミトコンドリアの代替呼吸経路を活性化し、ROS 濃度を減少させることによって根細胞の酸化損傷を軽減することが知られている (Zhong *et al.*, 2023) 。

これらの適応戦略によって、マングローブは高ストレス条件下にある沿岸生態系においても高い生産力を維持している。一方で、塩分・冠水・寒冷・乾燥などのストレス耐性は種によって異なるため、マングローブ林の種構成や地域分布に影響を及ぼす。広大な面積を持つマングローブ林では、低塩分の上流域では比較的耐塩性の低い種が、中流域では中程度の耐塩性を持つ種が、下流域には高い耐塩性を持つ種が優占する (Barik *et al.*,2018) 。また、海岸線に生息する種は冠水耐性が高く、一時的に冠水する地帯に生息する種は冠水耐性が低い (Ye *et al.*, 2003) 。また、ヤエヤマヒルギ (*Rhizophora stylosa*) やメヒルギ (*Kandelia obovata*) 、ヒルギダマシ (*Avicenia marina*) などの乾燥や寒冷に対する耐性を持つ種は、熱帯地域のより高緯度地域にも生息し、北緯 30° 付近～南緯 34° 付近の亜熱帯域まで生息している (Giri *et al.*, 2011; Osland *et al.*, 2016) 。

マングローブ林の高い土壌炭素蓄積量は、マングローブの高い一次生産量、根重視のバイオマス配分、林床土壌の嫌気化による低い土壌呼吸によってもたらされていると考えられている (Kida and Fujitake, 2020) 。マングローブの炭素循環の模式図を図 2 に示す。マングローブの光合成能力は他の熱帯常緑樹と同様に高く、マングローブの平均的な光合成速度 ($12 \mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$) は熱帯湿潤常緑樹 ($7 \mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$) の値を上回る (Alongi, 2009) 。一方で、耐陰性のあるマングローブにおいては比較的光合成速度が低いため、光合成速度の範囲は $5\sim 20 \mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$ と広い (Alongi, 2009) 。面積あたりに存在する葉面積を表した葉面積指数 (LAI) は、森林の生産性を表す重要な指標の一つとされている (Daughy and Goulden, 2008) 。年間を通して光合成生産が可能な熱帯林の LAI は平均 4.13、最大で 22.40 となるが、マングローブの林分構造は下層植生が生育せず、熱帯林と比較して単純となるため、LAI は 1.41~5.01 と比較的低い (Luo *et al.*, 2023) 。高い同化速度を持ち、低葉面積であ

るマングローブは、熱帯常緑樹林と同様の純一次生産量（年間炭素固定量から植物呼吸量を差し引いた数値;NPP）を持つ。

同化した炭素の大部分は呼吸に使われ、残りが各器官に分配されて固定される。年間を通して資源を獲得可能な熱帯常緑樹林では、地上部と根の重量比（T/R 比）は 5.26 と高い（Jackson *et al.*, 1996）。一方で、マングローブの T/R 比は 1.1~4.4 となっており、熱帯常緑樹と比較してより多くのバイオマスが根に配分される傾向がみられている（Komiyama *et al.* 2008）。マングローブは砂質・泥質などの不安定な土壌環境に生育しているため、地上部を支持するための根に対してより多くのバイオマスを配分すると考えられている（荻野, 1989）。

土壌に供給されたリターは、土壌微生物に分解されて一部が CO₂ となって大気中に再放出されるとともに、難分解性の有機物は腐植となって土壌中に長期間蓄積される。熱帯常緑樹林では、地温・土壌水分量がともに高く安定しているため、積極的にリターが分解されて二酸化炭素として放出される。一方で、マングローブ林を含めた湿地帯の土壌は、冠水時に土壌中の間隙に水が浸透し硫酸塩還元などの嫌気呼吸が主体となる（Pester *et al.*, 2012）。また、マングローブ林の土壌中の塩分は溶存腐植物質を凝集させて土壌への沈殿を促進する（Kida *et al.*, 2017）。加えてマングローブの細根は流入してきた粒子を捕捉することも知られている（Furukawa *et al.*, 1996; Wolanski *et al.*, 1995）。そのため、マングローブ林の土壌中の炭素蓄積量は極めて高く、マングローブ林の炭素蓄積量のうち、河口域の 71%~98%、海洋域の 49~90%が土壌中に蓄積されている（Donato *et al.*, 2011）。また、河口域の流れが急な島嶼部では、葉リターが引き潮時に系外に流出していく現象が観察されており、土壌炭素中の葉リターの貢献度が小さい傾向にある（Iimura *et al.*, 2019; Liu *et al.*, 2017; Ono *et al.*, 2006）。また、水に可溶性有機炭素は冠水時に溶存有機炭素（DOC）に、鉱化した土壌炭素は溶存無機炭素（DIC）となって系外に流出する。マングローブ林から流出する DOC は平均 5.9tC/ha、DIC は平均 14.34tC/ha であるとされている（Alongi, 2022）。また、DIC に関しては、土壌深層に存在する 100 年前の炭素が間隙水交換によって DIC となって放出されるため、マングローブ林の炭素流出量の大部分を占めるといわれている（Maher *et al.*, 2017; Ray *et al.*, 2021）。

マングローブ林の炭素蓄積量は、高緯度地域に向かうほど、マングローブ林の種多様性の減少や、降水量の減少・気温の低下による寒冷・乾燥ストレスの増大によって地上部バイオマスが減少する（Alongi, 2009）。亜熱帯地域に生息するマングローブは主にオヒルギ（*Bruguiera gymnorrhiza*）、メヒルギ、ヤエヤマヒルギ、ヒルギダマシ、ブラックマングロー

ブ (*Avicenia germinans*) であり、地域ごとの環境条件によって異なる林分構造を形成している。日本のマングローブ林は亜熱帯域に位置する南西諸島に生育しており、沖縄本島以北ではメヒルギ、沖縄本島以南ではオヒルギが優占する森林が構成されている。日本のマングローブ林の炭素蓄積量のデータを表 1 に示す。地上部バイオマスは、沖縄本島の漫湖湿原で 40.25 tC/ha (Kamruzzaman *et al.* 2017) 、沖縄本島奥首川で 81.35 tC/ha (Kamruzzaman *et al.*, 2019) 、石垣島吹通川で 80.65 tC/ha (Ohtsuka *et al.*, 2019) となっており、漫湖湿原の地上部バイオマスが比較的低いことは、奥首川と吹通川のマングローブ林が遷移後期のオヒルギ優占林であるのに対し、漫湖湿原は遷移初期のメヒルギ優占林であることが要因であると考えられる (Ohtsuka *et al.*, 2019) 。また、地下部バイオマスは沖縄本島漫湖湿原で 35.9 tC/ha (Khan *et al.*, 2009) 、沖縄本島奥首川で 55.2 tC/ha (Kamruzzaman *et al.* 2017) とされており、どの地点においてもマングローブの T/R 比が低い傾向が見られる。土壌炭素蓄積量は、石垣島吹通川のみ測定されており、223.9 tC/ha となっている (Iimura *et al.*, 2019) 。吹通川の土壌の $\delta^{13}\text{C}$ を分析して土壌有機炭素の供給源を調査した結果では、マングローブ林の細根がかなりの割合を占めていることが示唆された (Iimura *et al.*, 2019) 。

日本における生態系モデルによるマングローブ林の推定は、吉開ら (2022) によって個体ベースモデルの SEIB-DGVM を用いて地上部バイオマスの推定が行われているが、プロセスベースモデルを用いたマングローブ林の推定はまだ行われていない。他の地域では、MCAT-DNDC を用いて、メキシコ湾・ギニア湾・西インド洋のマングローブ林の炭素収支・炭素蓄積量の評価が行われている (Dai *et al.*, 2018; Dai *et al.*, 2023) 。プロセスベースモデルによってマングローブ林を推定することは、マングローブ林の動態に関する長期的な予測が可能になるだけでなく、全球レベルの炭素循環の推定結果の正確性の向上に繋がるとともに、系外に流出する炭素量を推定することによって、陸域生態系と海洋生態系の炭素循環の接続に繋がる。

今回の研究では、森林生態系の炭素収支の推定を目的として開発されたプロセスベースモデルを用いてマングローブ林の炭素収支の推定を行い、マングローブ林の高い炭素蓄積量を再現するとともに、現在の VISIT のマングローブ林の再現における課題点を明らかにすることを目的とした。

2. 方法

2-1. 地上部バイオマスの推定

2-1-1. 使用したモデルについて

マングローブの地上部バイオマスの推定には、プロセスベースの陸域生態系モデル VISIT (Adachi *et al.*, 2011; Ito *et al.*, 2010) を用いた。VISIT モデルの概要図を図 3 に示した。VISIT は元々冷温落葉樹林を基本として開発された生態系モデルであり、2011 年に安立らが熱帯常緑樹向けに改良を行った。本モデルは気温・降水量・放射量・地温などの気候データ (表 2)、土壌パラメータ (表 3)、植物生理学パラメータ (表 4)、リター・腐植の分解速度のパラメータ (表 5) を入力データとする。モデル内では森林生態系を林冠・下層植生・リター層・腐植層に分類している。さらに林冠・下層植生・リター層は葉・幹・根に、腐植層は易分解性腐植・準安定性腐植・難分解性腐植に階層化されている。炭素動態は水や放射収支の影響を大きく受けるため、VISIT 内には水収支と光放射についてサブモデルを用いて計算を行っている (Ito and Oikawa, 2002)。生態系内の成長過程は、光合成と物質配分、リターフォール、腐植化過程を経て各層の炭素量を計算する。また、光合成は気温・湿度・下向き短波放射量などの気象条件、最大光合成速度・比葉面積・光利用効率・光減衰係数・気孔コンダクタンスなどの植物生理学的パラメータを用いて、生態系の総一次生産量 (GPP) を算出する (Ito and Oikawa, 2002)。光合成によって得られた炭素は、植物生理学的パラメータ内に存在する各器官の配分係数・成長呼吸係数・維持呼吸係数に基づいて林冠・下層植生における各器官のバイオマスと植物呼吸量 (Ra) を算出する。各器官のバイオマスはターンオーバー速度・季節的落葉率に基づいて脱落し、リター層に移動する。リター層からは、各器官のリター分解率から劣化するリター量を算出し、腐植層に移動させる。腐植層では各画分の分解率などから腐植量を算出する。リターや腐植層では分解率や水分・嫌気性への依存性から土壌呼吸量 (Rh) を算出している。GPP から Ra を差し引くことによって、生態系の純一次生産量 (NPP) を、NPP から Rh を差し引くことで生態系純生産量 (NEP) を算出し、生態系の炭素交換能力を評価する。また、植物のバイオマスやリター量・腐植量から生態系炭素蓄積量を評価することも可能なモデルとなっている。また、将来の気候変動シナリオに基づいた気候データを用いて、気候変動に対する森林の応答の予測にも用いられている (Kuribayashi *et al.*, 2017)。

2-1-2. VISIT モデルへの入力データ

計算方法は Adachi *et al.* (2011) を参考にした。1979 年～2021 年の気候データを使用し、生態系の炭素収支と炭素蓄積量の初期条件を作成するために、スピニアップ計算を 2000 年分実行した。気候データはヨーロッパが中心となって公開している再解析データの ERA5 を石垣島のアメダスで補正したものを利用した。対象地域は日本の南西諸島とし、マングローブ林の優占樹種はオヒルギと仮定した。土壌データ (表 6)、生理生態学データ (表 7) を文献値、もしくは感度分析によって求めた。地上部バイオマスは葉・幹に分けて計算されるため、実測値の葉バイオマス・幹バイオマスを再現し、地上部現存量を再現した。また、光合成能力の再現の指標として実測値の葉面積指数 (LAI) を再現した。

2-2. 地下部バイオマスの推定

2-2-1. 使用したモデルについて

使用したモデルは 2-1-1.と同様であるため、そちらを参照されたい。

2-2-2. VISIT モデルへの入力データ

2-1-1.と同様の計算方法・気候データ・土壌データを使用し、生理生態学データ (表 8) を感度分析によって求め、文献における実測値の地下部バイオマスを再現した。根のターンオーバー速度を調整する際には、地上部バイオマスの推定値が変化する。そのため、他の器官のターンオーバー速度も調整し、地上部バイオマスの値を保持したまま地下部バイオマスの再現を行った。

2-3. リター量・土壌炭素蓄積量の推定

2-3-1. 使用したモデルについて

使用したモデルは 2-1-1.と同様であるため、そちらを参照されたい。

2-3-2. VISIT モデルへの入力データ

2-1-1.と同様の計算方法・気候データ・土壌データ・生理生態学データを使用し、土壌分解データ (表 9) を感度分析によって求め、実測のリター量・土壌炭素蓄積量を再現した。リター量の再現については、潮汐による葉リターの流出の影響を考慮するため、葉リターの分解率を 1.5 から 0.04 に変更し、土壌炭素に寄与しないように設定した。土壌炭素蓄積量については、マングローブ林の嫌気性土壌による低い分解速度を再現するため、熱帯常緑樹林より腐植の分解率を低い値に調整した。また、マングローブ林の土壌の高い土壌炭素量を再現するため、難分解性有機物の区画である非活性腐植の割合を高めて計算を行った。

2-4. 溶存有機炭素 (DOC) 流出の影響

2-3.と同様の計算方法・入力データを使用し、VISIT モデル内に存在する DOC 計算式に大塚ら (2020) による吹通川における日間 DOC 流出量の最低値・最高値と、中間の値として算出した平均値を代入して、DOC 流出による土壌炭素蓄積量への影響を推定した。

3. 結果

3-1. 地上部バイオマスの推定

VISIT の地上部バイオマスの推定結果と実測データの比較を表 10 に示した。2021 年時点の葉バイオマスの推定値は 5.52 tC/ha、幹バイオマスの推定値は 75.12tC/ha、合計の地上部バイオマスの推定値は 80.64 tC/ha となった。また LAI の推定結果は 4.3 となり、実測データの範囲内で再現することができた。

3-2. 地下部バイオマスの推定

VISIT の地下部バイオマスの推定結果と実測データの比較を表 11 に示した。VISIT の 2021 年時点の地下部バイオマスの推定値は 49.11 tC/ha となり、実測データ (55.20 tC/ha) よりも過小評価であった。

3-3. リター量の推定

VISIT の 2021 年時点のリター量の推定結果と実測データの比較を表 12 に示した。VISIT による 2021 年時点の葉リターの推定結果は 7.98 tC/ha、枝リターの推定結果は 2.89 tC/ha、根リターの推定結果は 13.23 tC/ha となった。

3-4. 土壌炭素蓄積量の推定

VISIT の土壌炭素蓄積量の推定結果と実測データの比較を表 13 に示した。VISIT の 2021 年時点の土壌炭素蓄積量の推定結果は 210.64 tC/ha となり、活性腐植は 4.69 tC/ha、中間腐植は 11.85、非活性腐植は 194.10 tC/ha となった。

3-5. 溶存有機炭素 (DOC) 流出による土壌炭素蓄積量への影響

DOC 流出時の土壌炭素蓄積量の推定結果を表 14 に示した。DOC の流出量を代入すると、活性腐植の値のみが減少した。また、最低値以外の結果では活性腐植の値が 0 に近い値となった。

4. 考察

4-1. 光合成の再現性について

本研究では、葉面積指数 (LAI) の値を実測データに近い値で再現することができた。この要因として、光合成の再現性が関係していると考えられた。森林生態系の炭素収支の推定において、光合成は炭素固定量を決定する重要な要素の一つである。VISIT の GPP の推定は、黒岩 (1966) の生産式と門司・佐伯理論 (1953) をもとに算出されている。

$$GPP = \frac{2P_{sat} \cdot D \cdot \kappa}{eK} \times \left[\ln \left\{ 1 + \sqrt{\frac{1 + eK \cdot LUE \cdot PPFD_t}{P_{sat}}} \right\} - \ln \left\{ 1 + \sqrt{\frac{1 + eK \cdot LUE \cdot PPFD_t \cdot \exp(-eK \cdot LAI)}{P_{sat}}} \right\} \right] \dots \text{式 1}$$

ここで、 P_{sat} は光制限下光合成速度 ($\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$)、 D は日長 (時間)、 κ は光合成速度を一日当たりの単位面積当たりの炭素量に変換する係数 ($\kappa=0.00432$)、 eK は光減衰係数、 LUE は光利用効率 ($\text{mol CO}_2/\text{mol photon}$)、 $PPFD_t$ は樹冠での光合成光子束密度 ($\mu\text{mol photon}/\text{m}^2/\text{s}$)、 LAI は葉面積指数 (m^2/m^2) である。このうち、生理生態学データと関係する数値は $P_{sat} \cdot eK \cdot LUE \cdot LAI$ であり、 P_{sat} と LAI は生理生態学データを基に VISIT 内で算出された数値である。 LAI の計算には良好な条件時に LAI の値が高くなりすぎないように、最適 LAI で調整する計算が含まれている。最適 LAI の計算には $P_{sat} \cdot$ 根成長呼吸係数 \cdot 根維持呼吸係数 \cdot 幹 $Q_{10} \cdot$ 比葉面積 (SLA) が関係している。このうち、今回の研究で変更したパラメータは P_{sat} と SLA であり、 SLA は Sharma *et al.* (2012) より引用した。また、 P_{sat} の計算には最大光合成速度 (P_{max}) \cdot $LUE \cdot$ 気孔コンダクタンス \cdot CO_2 依存性 \cdot CO_2 補償点 が関係している。今回の計算で変更したのは P_{max} 、 eK 、 LUE であり、 eK と LUE は Clough (1998) より引用した。Clough (1998) の P_{sat} は $8.27 \mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$ であったため、 P_{max} の値を調整しこの値を再現したところ、 LAI の値が $3 \sim 4 \text{ m}^2/\text{m}^2$ の付近で算出されるようになった。この値は、Luo *et al.* (2023) がリモートセンシングによって算出したオヒルギの LAI (1.62-4.67) の範囲内であり、このことから、今回の推定ではオヒルギ林の光合成を再現していると考えられた。また、VISIT を用いたマングローブ林の LAI の推定には、 P_{sat} の再現が重要であることが考えられた。

4-2. 地上部バイオマスの推定の課題点

本研究では、葉バイオマス・幹バイオマスともに実測データに近い推定値を算出すること

ができた。これは、各器官のターンオーバー速度の調整が要因であると考えられた。一方で、葉バイオマスの再現には課題が残る結果となった。VISIT の幹のターンオーバー速度 (0.0013/day) が Kamruzzaman *et al.* (2017) の奥首川のオヒルギのターンオーバー速度 (0.00155/day) に近い値となったのに対し、VISIT の葉のターンオーバー速度 (0.000158/day) は Sharma ら (2012) のオヒルギのターンオーバー速度 (0.0018/day) や Kamruzzaman *et al.* (2017) のオヒルギのターンオーバー速度 (0.0019/day) よりも小さい値となっていた。

この課題点の要因として、オヒルギの葉の季節性を再現できていないことが要因であると考えられた。Lee (1989) によると、香港のエビ養殖池に生育するメヒルギ林には、落葉のピークが春 (2-6 月) と夏・秋 (8 月-11 月) の二回あることが知られている。この落葉の二峰性は奥首川のオヒルギ林でも観察され、亜熱帯地域でのマングローブ林の落葉の多峰性が示唆された (Kamruzzaman *et al.*, 2017)。このことから、マングローブは特定の季節に大量に葉を生産することを再現する必要があり、落葉広葉樹の落葉プロセスを導入する必要があることが考えられた。一方で、現在の VISIT の落葉の条件は LAI が 0.05 以下の場合にのみ落葉を増やす計算のため、常緑樹の季節性を考慮した葉生産量の推定式の考案が必要であると考えられた。また、塩分濃度が極端に高い環境 (100 ppm 以上) や湛水時間が長い環境では光合成阻害や葉バイオマス減少などの傾向が見られる (川満ら, 1995; Takemura *et al.*, 2000; Ye *et al.*, 2002)。これらの潮汐条件による影響を考慮するため、気象データに推定地域の潮位・海水塩分濃度のデータを追加するとともに、光合成・呼吸における塩分耐性のパラメータを追加し、光合成とバイオマス成長率の計算に塩分・湛水の影響を加える必要があると考えられた。

4.3. 地下部バイオマスの推定の課題点

本研究では、根のターンオーバー速度を計算可能な範囲の限界まで下げて地下部のバイオマスを増加させたが、実測データよりも地下部バイオマスを過小評価する結果となった。これは、VISIT で細根と粗根を分割して計算していないことが要因であると考えられる。根は大まかに直径 2 mm 以下の根が細根、直径 2mm より上の根が粗根と分類される。細根は土壌中からの水分・養分の吸収、粗根は地上部の重量の支持に利用されている。細根はターンオーバー速度が速く土壌有機炭素量の供給源となる一方で、粗根のターンオーバーは遅く、地下部バイオマスにおいて大きな割合を占める。現在の VISIT では根バイオマスを一度に計算した後、横田・萩原 (1998) の 2/3 乗則の式に則り、細根バイオマスと粗根バイオ

マスを分割している。マングローブ林の細根の速いターンオーバー速度 (0.001/day; Bassar *et al.* 2023) を再現するためには、計算初期から粗根と細根を分割し、それぞれのターンオーバー速度を設定可能にすることが必要であると考えられた。

4-4. リター量の推定の課題点

本研究では、葉リターの分解速度を低下させることで、葉リターの流出による土壤炭素蓄積への寄与率の低下を再現した。そのため、葉リター量の推定値については実測データよりも過大評価する結果となった。葉リターの系外への流出については、河口域のマングローブ林において葉リター生産量の約 60%-80%が潮汐によって流出していることから (Chen *et al.*, 2020)、水文学モデルによる生育場所の流速や潮汐条件、水文学的条件を考慮した計算が必要であると考えられた。

分解速度に関しては、リター内の有機物組成を考慮する必要があると考えられた。葉リター中には中間の分解性を示すタンニンが多く含まれており、葉リター中の炭素の約 20%を占める (Hernes *et al.*, 2001)。タンニンは縮合型 (CT) と加水分解型 (HT) で分解挙動が異なり、HT は浸出せずにリターとともに分解され、CT はリター浸出後に重合によって構造が安定化し、難分解性になることが知られている (Zhou *et al.*, 2012; Lang *et al.*, 2024)。一方で、樹木の根には他の器官と比較してリグニン・スベリンなどの難分解性有機物の含有量が多い (Rasse *et al.*, 2005)。これらのリター中の有機物は、種によって含有率が異なる (Lin *et al.*, 2006; Ola *et al.*, 2019)。またマングローブにおいては、耐塩性の高いメヒルギとヤエヤマヒルギにおいて、塩分濃度増加に伴って根のリグニン含有量が増加する傾向が見られている (Nizam *et al.*, 2023)。そのため、生理生態学データのパラメータに各器官のリグニン含有率・タンニン含有率を追加し、各リターの有機物に関する化学的特性や、環境条件による影響を反映した詳細な土壤分解プロセスの導入が必要であると考えられた。

またマングローブ林内に生息するカニは、葉リターを破砕・摂食して土壤表面から除去するとともに、潮汐による流出を阻止して林内に炭素を保持する役割を持ち、葉リターの除去量はカニの巣穴密度と正の相関が見られている (Chen *et al.*, 2020)。そのため、生理生態学データにカニの葉リター摂食量を追加し、カニによる葉リター流出量の減少を再現する必要があると考えられた。

4-5. 土壌炭素蓄積量・DOC 流出量の推定の課題点

本研究では、各段階の腐植の分解率を低下させ、腐植の不活性段階の割合を高めることで、マングローブ林の高い土壌炭素蓄積量を再現した。本研究の対象である南西諸島では、マングローブ林の土壌有機炭素 (SOC) の主な起源はマングローブの細根であったため (Iimura *et al.*, 2019)、現在の VISIT で再現が可能であったと考えられた。また、若いマングローブ林では他生地由来、成熟したマングローブ林では自生地由来の SOC 割合が高いことが知られている (Chen *et al.*, 2020; Suello *et al.*, 2022)。南西諸島の吹通川における土壌炭素の放射性炭素年代測定では、土壌深度 1 m のうち 75 cm 以深の土壌有機炭素が 300 年以上蓄積していることが明らかとなっている (Kida *et al.*, 2019a)。そのため、吹通川のマングローブ林の土壌有機炭素が細根由来であるのはマングローブ林の成熟によるものであると考えられた。一方で、島嶼沿岸のマングローブ林では海草や微細藻類由来、大陸域の河川では上流域由来など、他生地由来の SOC 割合が高くなる (Alongi, 2022b)。そのため、他地域のマングローブ林の土壌炭素蓄積量の推定には、入力データへの上流域の DOC・粒子状有機炭素 (POC) 濃度の追加や海洋の生態系モデルとの連携によって、他地性由来の土壌有機炭素蓄積量の推定が必要であると考えられた。

また、現在の VISIT の腐植の推定は、リターの劣化によって炭素が供給され、腐植を分解活性の度合から活性・中間・非活性の三段階に分け、各段階の割合・分解率・条件依存性から腐植量を計算している。腐植物質は難分解性のフミン酸・フルボ酸をはじめとして、中間の分解性を示すリグニンやタンニンなどが含まれる。一方で、腐植物質の中でも環境条件の変化に対する応答性は物質によって異なり、フミン酸は高濃度塩分下で凝集を起こし沈殿する一方で、フルボ酸は海水中でもほとんど凝集しないことが知られている (Kida *et al.*, 2016; Kida *et al.*, 2017)。そのため、フルボ酸は河川へ流出する疎水性有機物の大部分を占めていると考えられている (Kida *et al.*, 2017)。また、降雨によって塩分濃度の低下によって凝集した有機炭素が溶解し、河川への溶存有機物 (DOM) の流出量が急上昇することが知られている (Kida *et al.*, 2019b)。生理生態学データに土壌中フルボ酸含有量・フミン酸含有量を追加し、リターから供給されたリグニン・タンニンからのフルボ酸・フミン酸への変化率や、塩分濃度の増減による水溶性の変化などのより詳細な土壌分解プロセスを反映することによって、土壌炭素蓄積量より正確な推定に繋がると考えられた。また、マングローブ林土壌からの DOC 流出量の推定には、先述の塩分濃度増減による土壌有機炭素の動態変化に加えて、河川流量・潮汐条件などの水文学的条件を考慮する必要があることが考えられ

た。

また、マングローブ林に生息するカニの巣穴は土壌の好気性環境を増加させ、土壌からのCO₂排出を促進させ、CO₂排出はカニ巣穴密度と活動時期に影響されることが知られている (Tomotsune *et al.* 2020)。そのため、生理生態学データにカニ巣穴密度を追加し、カニによる土壌呼吸の増加を反映させることによって、より正確な土壌炭素蓄積量の推定に繋がると考えられた。

4-6. マルチモデリングアプローチによるマングローブ林の炭素収支の推定

本研究では、マングローブ林の炭素収支の森林の側面を再現することに重点を置いたが、マングローブ林には海洋へのリター・DOC・DIC・POCなどの輸出による、海洋生態系への供給の側面を持っている。Revera-Monroy *et al.* (2022) は、マングローブ林の複雑な炭素動態を再現するためには、単一のモデルだけでなく複数のモデルを用いた推定 (マルチモデリングアプローチ) が必要であると報告している。VISIT は森林の炭素循環の再現に特化しており、バイオマスや炭素蓄積量のみならず、GPP・NPP・NEPなどの陸域生態系・大気間のCO₂交換の推定計算に優れている。相馬ら (2020) は、西表島の沿岸域を対象に、マングローブ林を含めた海洋生態系の炭素循環モデルを開発している。そのため、VISIT でより詳細なマングローブ林の炭素循環プロセスを推定することによって、陸域生態系と海洋生態系を接続した炭素収支・炭素蓄積量の推定に繋がると考えられた。

5. 結論

土壤炭素蓄積量が高い亜熱帯地域のマングローブ林を対象に、森林生態系モデル VISIT を用いてバイオマス・土壤炭素蓄積量の再現を行った。熱帯常緑樹林のパラメータと比較して光利用効率の低下・ターンオーバー速度の低下・土壤分解速度の低下・非活性腐植率の増加を行ったところ、マングローブの葉のフェノロジーや、地下部バイオマスの再現、リターや腐植における土壤分解プロセスの再現には課題が残るものの、実測値のマングローブ林の地上部バイオマス・リター量・土壤炭素蓄積量を再現することができた。この課題を解決するにあたって、葉生産量の推定の改善や、細根と粗根の推定計算の分離、リターや土壤におけるリグニン・タンニン・フルボ酸・フミン酸の動態挙動の反映が必要と考えられた。

また、塩分や湛水による光合成速度低下・バイオマス低下、塩分濃度の増減による根リター中のリグニン含有量・土壤有機炭素流出量の増減、カニによるリター保持・土壤呼吸量の増加などの環境条件によるバイオマス・土壤炭素蓄積量への影響は、マングローブ林の気候変動に対する応答の予測に応用できると考えられる。潮汐による葉の流出量や DOC 流出量、他地性由来の土壤有機炭素の推定には、VISIT だけでなく、海洋生態系モデルと連携した推定を行うことにより、陸域生態系と海洋生態系を接続した炭素収支の推定に繋がると考えられた。

謝辞

修士研究及び論文作成を進めるにあたり、ご指導くださいました東邦大学大学院環境科学専攻の安立美奈子準教授、また、VISIT モデルのソースコードを提供してくださいました東京大学大学院農学生命科学研究科の伊藤昭彦教授、VISIT モデル用の気候データを提供してくださいました国立環境研究所の七里与子様、石垣島にてマングローブ林の炭素循環についてご教授していただきました岐阜大学流域圏科学研究センターの大塚俊之教授、およびデジタルバイオスフェアのメンバーの皆様、二年間を共に過ごした生態系生態学研究室の皆様、心より感謝いたします。

2024年 1月 駒塚基峻

図表

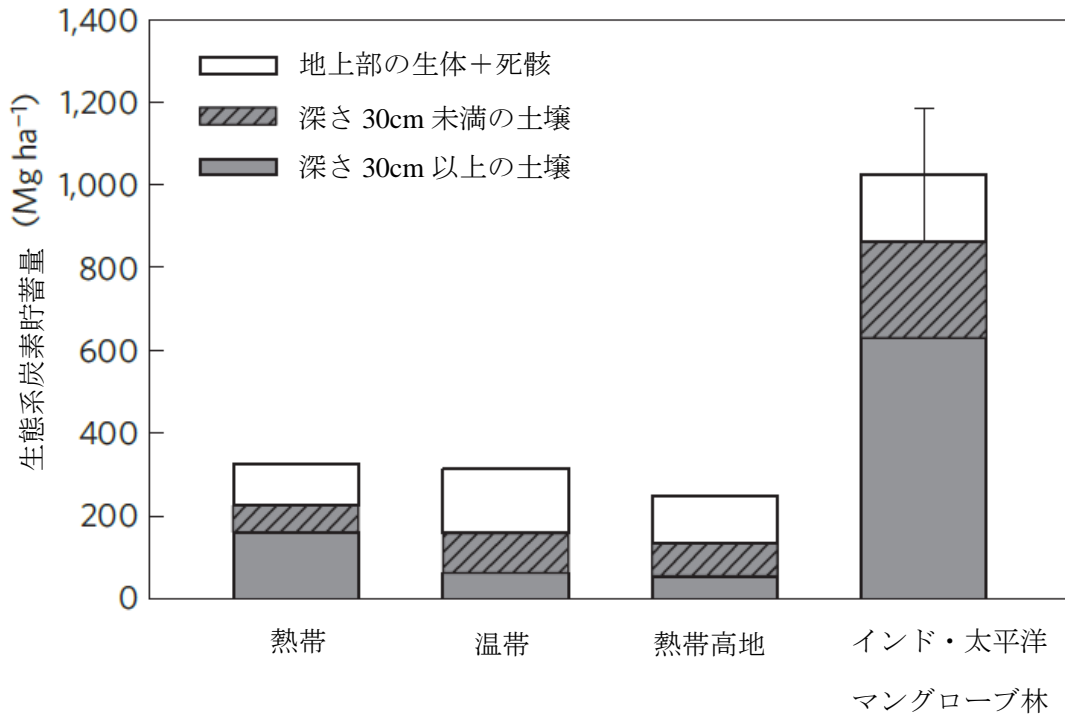


図1 マングローブの炭素貯蓄量と世界の主要な森林領域の炭素蓄積量の比較
(Donato et al. 2011、Figure 2 を引用、一部改変)

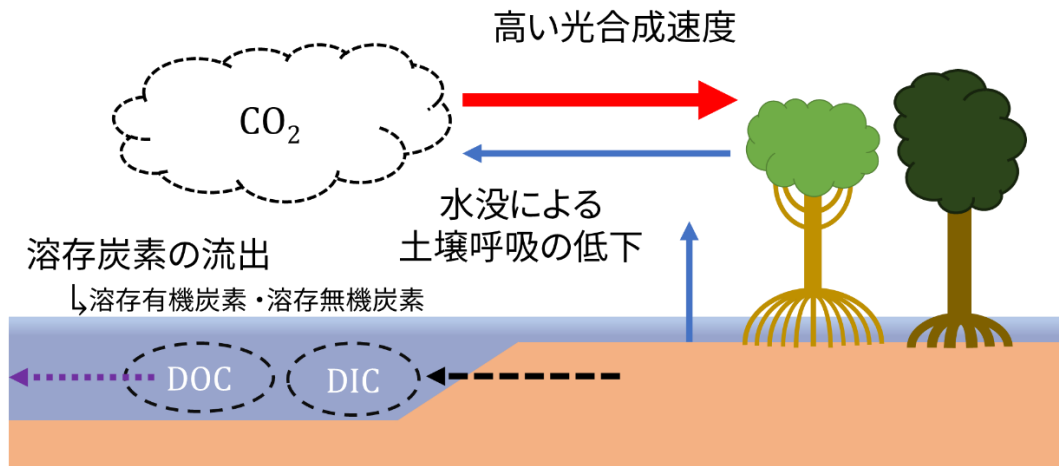


図2 マングローブ林の炭素循環の模式図

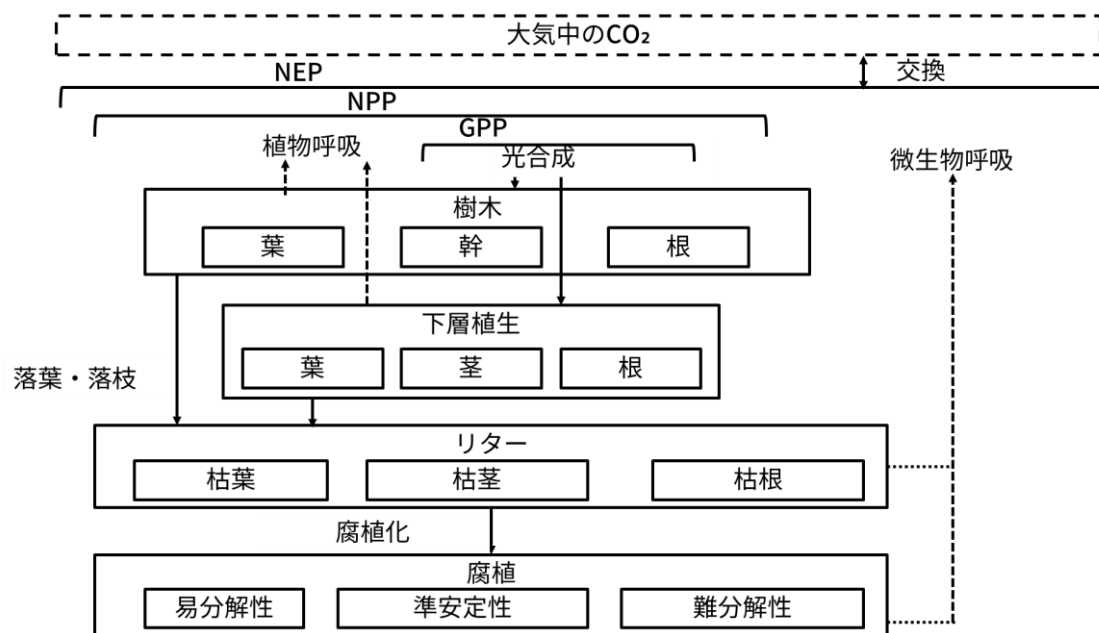


図3 陸域生態系モデル VISIT の概要図

(Adachi et al., 2011 の fig.2 を一部改変)

表1 日本のマングローブ林におけるバイオマス・リター量・土壌蓄積量の実測データ

調査地点 (tC/ha)	沖縄本島 漫湖湿原	沖縄本島 奥首川	石垣島 吹通川
優占樹種	メヒルギ	オヒルギ	オヒルギ
地上部バイオマス	40.25	81.35	80.65
葉バイオマス	2.81	5.85	-
幹バイオマス	37.45	74.45	-
地下部バイオマス	35.90	55.20	-
葉リター量	3.61	4.15	3.78
枝リター量	1.69	1.30	1.55
根リター量	5.15	-	13.98
土壌炭素蓄積量	-	-	223.90
引用文献	Bassar et al. (2023); Khan et al. (2009) Kamruzzaman et al. (2017) Imura et al. (2019); Ohtsuka et al. (2019)		

表2 VISIT モデルに使用する気候データのパラメーター一覧

パラメータ名	単位
2 m地点の気温	K
最高気温	K
最低気温	K
2 m地点の比湿	K
降水量	m
下向き短波放射量	j m ⁻²
雲量	-
地表面温度	K
地中0 cm-10cmの地温	K
地中10 cm-200cmの地温	K
地中300cmの地温	K
地中0 cm-10cmの土壌含水率	m ³ m ⁻³
地中10 cm-200cmの土壌含水率	m ³ m ⁻³
v方向風速	m s ⁻¹
u方向風速	m s ⁻¹
積雪深	m
気圧	Pa

表3 VISIT モデルの土壌環境に関するパラメーター一覧

パラメータ名	単位
緯度	度
経度	度
標高	m
地中0-30cmの土壌保水力	mm
総合土壌保水力	mm
土壌中の根の深さ	mm
透水係数	m s ⁻¹
かさ密度	g cm ⁻³
土壌pH	
砂の割合	分率
粘土の割合	分率

表 4 VISIT モデルの植物に関するパラメーター一覧

パラメータ名	単位	パラメータ名	単位
アルベド	分率	葉成長呼吸係数	炭素の分配率
葉配分係数	分率	幹成長呼吸係数	炭素の分配率
地上部配分係数	分率	根成長呼吸係数	炭素の分配率
生物季節形態	-	葉維持呼吸係数	0.001 バイオマス分率 (15°C)
展葉臨界温度	°C	辺材維持呼吸係数	0.001 バイオマス分率 (15°C)
落葉臨界温度	°C	細根維持呼吸係数	0.001 バイオマス分率 (15°C)
光合成形態	-	心材維持呼吸係数	0.001 バイオマス分率 (15°C)
比葉面積	cm ² g ⁻¹	粗根維持呼吸係数	0.001 バイオマス分率 (15°C)
消光係数	-	葉呼吸Q10	-
光利用効率	mol CO ₂ mol ⁻¹ photon	幹呼吸Q10	-
最大光合成速度	μmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹	根呼吸Q10	-
最適温度	°C	茎体積依存性	-
最低温度	°C	根体積依存性	-
最大温度	°C	葉の回転率	day ⁻¹
気孔コンダクタンス	mmol H ₂ O m ⁻² s ⁻¹	幹の回転率	day ⁻¹
気孔コンダクタンス	-	根の回転率	day ⁻¹
気孔コンダクタンス	hPa	季節的落葉率	分率
土壌水分依存性	-	根分布パラメータ	-
CO ₂ 依存性	ppmv	根分布パラメータ	-
CO ₂ 補償点	ppmv		

表 5 VISIT モデルの土壌分解に関するパラメーター一覧

パラメータ名	単位
アルベド	分率
葉リター分解率	0.001 バイオマス分率 (15°C)
幹リター分解率	0.001 バイオマス分率 (15°C)
根リター分解率	0.001 バイオマス分率 (15°C)
活性腐植分解率	0.001 バイオマス分率 (15°C)
中間腐植分解率	0.001 バイオマス分率 (15°C)
非活性腐植分解率	0.001 バイオマス分率 (15°C)
リター水分依存性	-
腐植水分依存性	-
リター嫌気依存性	-
腐植嫌気依存性	-
葉CO ₂ 排出係数	分率
幹CO ₂ 排出係数	分率
根CO ₂ 排出係数	分率
活性腐植画分	分率
中間腐植画分	分率
非活性腐植画分	分率

表6 VISIT モデルでの計算に使用した土壌データ

パラメータ名	数値	単位	引用
透水係数	0.0084	m s ⁻¹	松田 (1997) ; 中村ら (2004)
かさ密度	0.75	g cm ⁻³	Imura <i>et al.</i> (2019)
土壌pH	6.5		Kida <i>et al.</i> (2019a)
砂の割合	0.698	分率	Kida <i>et al.</i> (2019a)
粘土の割合	0.153	分率	Kida <i>et al.</i> (2019a)

表7 VISIT モデルにおける地上部バイオマスの推定に使用した生理生態学データ

パラメータ名	数値	単位	引用
地上部バイオマス配分	0.565	分率	Kamruzzaman <i>et al.</i> (2019)
比葉面積	71	cm ² g ⁻¹	Sharma <i>et al.</i> (2012)
最大光合成速度	14	μmol CO ₂ m ⁻¹ s ⁻¹	-
光減衰係数	0.61	-	Clough <i>et al.</i> (1998)
光利用効率	0.023	mol CO ₂ mol ⁻¹ photon	Clough <i>et al.</i> (1998)
最低温度	12.2	°C	Inoue <i>et al.</i> (2022)
最高温度	41.5	°C	Inoue <i>et al.</i> (2022)
CO ₂ 補償点	61	ppmv	Venkatesalu <i>et al.</i> (2008)
葉のターンオーバー	0.000158	day ⁻¹	-
幹のターンオーバー	0.00013	day ⁻¹	-
根のターンオーバー	0.001	day ⁻¹	Bassar <i>et al.</i> (2023)

表8 VISIT モデルにおける地下部バイオマスの推定に使用した生理生態学データ

パラメータ名	数値	単位	引用
地上部バイオマス配分	0.565	比率	Kamruzzaman <i>et al.</i> (2019)
葉のターンオーバー	0.00004	day ⁻¹	-
幹のターンオーバー	0.00007	day ⁻¹	-
根のターンオーバー	0.0007	day ⁻¹	-

*他のパラメータは地上部バイオマスの場合と同様である。

表 9 VISIT モデルにおけるリター量・土壌炭素蓄積量の推定に使用した土壌分解データ

パラメータ名	数値	単位
葉リター分解率	0.04	0.001 バイオマス分率 (15°C)
幹リター分解率	1.6	0.001 バイオマス分率 (15°C)
根リター分解率	0.24	0.001 バイオマス分率 (15°C)
活性腐植分解率	0.1	0.001 バイオマス分率 (15°C)
中間腐植分解率	0.05	0.001 バイオマス分率 (15°C)
非活性腐植分解率	0.015	0.001 バイオマス分率 (15°C)
葉CO ₂ 排出係数	0.25	分率
幹CO ₂ 排出係数	0.25	分率
根CO ₂ 排出係数	0.25	分率
活性腐植画分	0.4	分率
中間腐植画分	0.1	分率
非活性腐植画分	0.5	分率

表 10 VISIT モデルにおける地上部バイオマスの推定結果と実測データの比較

	VISIT	実測データ	引用
地上部バイオマス (tC/ha)	80.64	80.65	Ohtsuka <i>et al.</i> (2019)
葉バイオマス (tC/ha)	5.52	5.9	Kamruzzaman <i>et al.</i> (2017)
幹バイオマス (tC/ha)	75.12	74.45	Kamruzzaman <i>et al.</i> (2017)
葉面積指数 (m ² /m ²)	4.3	1.62-4.67	Luo <i>et al.</i> (2023)

*VISIT の推定値は 2021 年時点の数値である。

表 11 VISIT モデルにおける地下部バイオマスの推定結果と実測データの比較

	VISIT	実測データ	引用
地下部バイオマス (tC/ha)	49.11	55.20	Kamruzzaman <i>et al.</i> (2017)
粗根バイオマス (tC/ha)	30.94		
細根バイオマス (tC/ha)	18.17		

*VISIT の推定値は 2021 年時点の数値である。

表 12 VISIT モデルにおけるリター量の推定結果と実測データの比較

	VISIT	実測データ	引用
葉リター (tC/ha)	7.98	7.56	Ohtsuka <i>et al.</i> (2019)
枝リター (tC/ha)	2.89	2.60	Kamruzzaman <i>et al.</i> (2017)
根リター (tC/ha)	13.23	13.98	Iimura <i>et al.</i> (2019)

* VISIT の推定値は 2021 年時点の数値である。

表 13 VISIT モデルにおける土壌炭素蓄積量の推定結果と実測データの比較

	VISIT	実測データ	引用
腐植 (tC/ha)	210.64	223.90	Iimura <i>et al.</i> (2019)
活性腐植 (tC/ha)	4.69		
中間腐植 (tC/ha)	11.85		
非活性腐植 (tC/ha)	194.10		

* VISIT の推定値は 2021 年時点の数値である。

表 14 VISIT モデルにおける DOC の実測値を代入した場合の土壌炭素蓄積量の推定結果

	最小値	平均値	最大値
日間DOC流出量 (gC/m ² /day)	0.20	0.56	0.86
年間DOC流出量 (tC/ha/year)	0.73	2.04	3.14
腐植 (tC/ha)	214.02	205.91	205.88
活性腐植 (tC/ha)	8.13	0.01	-0.01
中間腐植 (tC/ha)	11.84	11.84	11.84
非活性腐植 (tC/ha)	194.05	194.05	194.05

* 腐植・活性腐植・中間腐植・非活性腐植の推定値は 2021 年時点の数値である。

引用文献

- Adachi, M., Ito, A., Ishida, A., Kadir, W. R., Ladpala, P., Yamagata, Y. Carbon budget of tropical forests in Southeast Asia and the effects of deforestation: an approach using a process-based model and field measurements. *Biogeosciences*, 8;2635—2647.
- Alongi, D.M. (2009) *The energetics of mangrove forests*. Springer, Dordrecht. (アロンギ, D.M. 古川圭太, 檜谷昂, 今井伸夫, 中島亮太 (訳) (2021). マングローブ林の生態系生態学 東京農大出版会)
- Alongi, D.M. (2014) Carbon Cycling and Storage in Mangrove Forests. *Annual Review of Marine Science*, 6;195—219.
- Alongi, D.M. (2020) Global Significance of Mangrove Blue Carbon in Climate Change Mitigation. *Sci*, 2 (3) ;67.
- Alongi, D.M. (2022b) Lateral Export and Sources of Subsurface Dissolved Carbon and Alkalinity in Mangroves: Revising the Blue Carbon Budget. *Journal of Marine Science and Engineering*, 10 (12) ;1916.
- Barik, J., Mukhopadhyay, A., Ghosh, T., Mukhopadhyay, K.S., Chowdhury, S.M., hazra, S. (2018) Mangrove species distribution and water salinity: an indicator species approach to Sundarban. *Journal of Coastal Conservation*, 22;361—368.
- Bassar, A.T.M.Z., Dannoura, M., Okada, N., Kamruzzaman, M. (2023) Fine root dynamics of *Kandelia obovata*, *Rhizophora stylosa* and *Bruguiera gymnorrhiza* in a mangrove environment in Okinawa, Japan. *Regional Studies in Marine Science*, 64;103046.
- Chen, J., Chen, G., Gu, Y., Zhu, H., ye, Y. (2019) Fate of leaf litter in restored *Kandelia obovata* (S. L.) mangrove forests with different ages in Jiulong River Estuary, China. *RESTORATION ECOLOGY*, 28 (2) ;369—377.
- Cheng, H., Chen, D.-T., Tam, N.F.-Y., Chen, G.-Z., Li, S.-Y., Ye, Z.-H. (2012) Interactions among Fe²⁺, S²⁻, and Zn²⁺ tolerance, root anatomy, and radial oxygen loss in mangrove plants. *Journal of Experimental Botany*, 63 (7) ;2619—2630.

- Cheng, H., Wu, M.-L., Li, C.-D., Sun, F.-L., Sun, C.-C., Wang, Y.-S. (2020) Dynamics of radial oxygen loss in mangroves subjected to waterlogging. *Ecotoxicology*, 29;684—690.
- Clough, B. (1998) Mangrove forest productivity and biomass accumulation in Hinchinbrook Channel, Australia. *Mangroves and Salt Marshes*, 2;191—198.
- Dai, Z., Trettin, C.C., Frohling, S., Birdsey, R.A. (2018) Mangrove carbon assessment tool: Model development and sensitivity analysis. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 208 (31) ;23—35.
- Dai, Z., Trettin, C.C., Burton, A.J., Tang, W., Mangora, M.M. (2023) Estimated mangrove carbon stocks and fluxes to inform MRV for REDD+ using a process-based model, *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 294;108512.
- Doughty, C.E., Goulden, M.L. (2008) Seasonal patterns of tropical forest leaf area index and CO₂ exchange. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 113 (G1) ; G00B06.
- FAO (2010) *Global Forest Resources Assessment 2010: Main report*. Rome.
- FAO (2020) *Global Forest Resources Assessment 2020: Main report*. Rome.
- Furukawa, K., Wolanski, E. (1996) Sedimentation in Mangrove forests. *Mangroves and salt Marshes*, 1;3—10.
- Giri, C., Ochieng, E., Tieszen, L.L., Zhu, Z., Singh, A., Lovelang, T., Masek, J., Duke, N. (2010) Status and distribution of mangrove forests of the world using earth observation satellite data. *Global Ecology and Biogeography*, 20 (1) ;154—159
- Gladish, D.K., Xu, J., Niki, T. (2006) Apoptosis-like Programmed Cell Death Occurs in Procambium and Ground Meristem of Pea (*Pisum sativum*) Root Tips Exposed to Sudden Flooding. *Annals of Botany*, 97 (5) ;895—902.
- Hernes, P.J., Benner, R., Cowie, G.L., Goñi, M.A., Bergamaschi, B.A., hedges, J.I. (2001) Tannin diagenesis in mangrove leaves from a tropical estuary: a novel molecular approach. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 65 (18) ;3109—3122.

- Iimura Y., Kinjo, K., Kondo, M., Ohtsuka, T. (2019) Soil carbon stocks and their primary origin at mature mangrove ecosystems in the estuary of Fukido River, Ishigaki Island, southwestern Japan. *Soil Science and Plant Nutrition*, 65 (5) ;435—443.
- Inoue, T., Akaji, Y., Noguchi, K. (2022) Distinct responses of growth and respiration to growth temperatures in two mangrove species. *Annals of Botany*, 129 (1) ;15—28.
- IPCC (2022) *Climate Change 2022: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, Cambridge University Press;3056.
- 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.
- Ito, A. (2010) Changing ecophysiological processes and carbon budget in East Asian ecosystems under near-future changes in climate: implications for long-term monitoring from a process-based model. *Journal of Plant Research*, 123;577—588.
- Ito, A. (2019) Disequilibrium of terrestrial ecosystem CO₂ budget caused by disturbance-induced emissions and non-CO₂ carbon export flows: a global model assessment. *EARTH SYSTEM DYNAMICS*, 10 (4) ;685—709.
- Jackson, R.B., Canadell, J., Ehleringer, J.R., Mooney, H.A., Sala, O.E., Schulze, E.D. (1996) A global analysis of root distributions for terrestrial biomes. *Oecologia*, 108;389—411.
- Kamruzamman, M., osawa, A., Deshar, R., Mouctar, K., Sharma, S. (2017) Comparative reproductive phenology of subtropical mangrove communities at Manko Wetland, Okinawa Island, Japan. *Journal of Forest Research*, 22 (2) ;118—125.
- Kamruzamman, M., osawa, A., Deshar, R., Sharma, S., Mouctar, K. (2017) Species composition, biomass, and net primary productivity of mangrove forest in Okukubi River, Okinawa Island, Japan. *Regional Studies in Marine Science* 12;19—27. Comparative reproductive phenology of subtropical mangrove communities at Manko Wetland, Okinawa Island, Japan. *Journal of Forest Research*, 22 (2) ;118—125.

- 川満芳信, 北原良太, 野瀬昭博. (1995) 沖縄産マングローブの葉の光合成速度および水ポテンシャルに及ぼす NaCl 濃度の影響. 琉球大学農学部学術報告, 42;9—22.
- Khan M.N.I., Suwa, R., Hagihara, A. (2009) Biomass and aboveground net primary production in a subtropical mangrove stand of *Kandelia obovata* (S., L.) Yong at Manko Wetland, Okinawa, Japan. *Wetlands Ecology and Management*, 17;585—599.
- Kida, M., Ohtsuka, T., kato, T., Suzuki, T., Fujitake, N. (2016) Evaluation of salinity effect on quantitative analysis of aquatic humic substances using nonionic DAX-8 resin. *Chemosphere*, 146;129—132.
- Kida, M., Tomotsune, M., Iimura, Y., Kinjo, K., ohtsuka, T., Fujitake, N. (2017) High salinity leads to accumulation of soil organic carbon in mangrove soil. *Chemosphere*, 177;51—55.
- Kida, M., Kondo, M., Tomotssune, M., Kinjo, K., Ohtsuka, T., Fujitake, N. (2019a) Molecular composition and decomposition stages of organic matter in a mangrove mineral soil with times. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 231;106478.
- Kida, M., Tanabe, M., Tomotsune, M., Yoshitake, S., Kinjo, K., Ohtshuka, Y., Fujitake, N. (2019b) Changes in dissolved organic matter composition and dynamics in a subtropical mangrove river driven by rainfall. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 223;6—17.
- Kida, M., Fujitake, N. (2020) Organic Carbon Stabilization Mechanisms in Mangrove Soils: A Review. *Forest*, 11 (9) ;981.
- Kim, K., Seo, E., Chang, S., park T.J., Lee S.-J. (2016) Novel water filtration of saline water in the outermost layer of mangrove roots. *Scientific Reports*,6;20406.
- Komiyama, A., Ong, J.E., poungharn, S. (2008) Allometry, biomass, and productivity of mangrove forests: A review. *Aquatic Botany*, 89 (2) ;128—137.
- Krishnamurthy, P., Jyothi-Prakash, P.A., Qin, L., He, J., Lin, Q., Loh, C.-S., Kumar, P.P. (2014) Role of root hydrophobic barriers in salt exclusion of a mangrove plant *Avicennia officinalis*. *Plant, Cell & Environment*, 37 (7) ;1656—1671.

- 黒岩澄雄. (1966) 植物の物質生産. . 現代の生物学, 岩波書店, 東京. (Oikawa T. 1986. A Simulation Study of Surplus Productivity as Influenced by the Photosynthesis and Respiration Rates of a Single Leaf. 農業気象, 42 (3) ;207-216.より引用)
- Kuribayashi, M., Noh, N.J., Saitoh, T.M., Ito, A., Wakazuki, Y., Muraoka, H. (2017) Current and future carbon budget at Takayama site, Japan, evaluated by a regional climate model and a process-based terrestrial ecosystem model. International Journal of Biometeorology, 61; 989—1001.
- LaFond-Hudson, S., Sulman, B. (2023) Modeling strategies and data needs for representing coastal wetland vegetation in land surface models. New Phytologist, 238 (3) ;938—951.
- Lang, Tao, Ke, X., Wei, J., Hussain, M., Li, M., Gao, C., Jiang, M., Wang, Y., Fu, Y., Wu, K., Zhang, W., Tam, N.F.Y., Zhou, H. (2024) Dynamics of tannin variations in mangrove leaf litter decomposition and their effects on environmental nitrogen and microbial activity. Science of The Total Environment, 908;168150.
- Lange, S., Volkholz, J., Geiger, T., Zhao, F., Vega I., Veldkamp, T., Reyer, C.P.O., Warszawski, L., Huber, V., Jägermeyr, J., Schewe, J., Bresch, D.N., Büchner, M., Chang, J., Ciais, P., Dury, M., Emanuel, K., Folberth, C., Gerten, D., Gosling, S.N., Grillakis, M., Hanasaki, N., Henrot, A.J., Hickler, T., Honda, Y., Ito, A., Khabarov, N., Koutroulis, A., Liu, W., Müller, C., Nishina, K., Ostberg, S., Schmied, H.M. Seneviratne, S.I., Stacke, T., Steinkamp, J., Thiery, W., Wada, Y., Willner, S., Yang, H., Yoshikawa, M., Yue, C., Frieler K. (2020) Projecting Exposure to Extreme Climate Impact Events Across Six Event Categories and Three Spatial Scales. Earth's Future, 8 (12) ; e2020EF001616.
- Laurance, W.F. (1999) Reflections on the tropical deforestation crisis. Biological Conservation, 91;109—117.
- Lin, Y.M., Liu, J.W., Xiang, P., Ye, G.F., da Sternberg, L.S.L. (2006) Tannin Dynamics of Propagules and Leaves of *Kandelia candel* and *Bruguiera gymnorhiza* in the Jiulong River Estuary, Fujian, China. Biogeochemistry, 78;343—359.

- Liu, X., Xiong, Y., Liao, B. (2017) Relative contributions of leaf litter and fine roots to soil organic matter accumulation in mangrove forests. *Plant and Soil*, 421;493—503.
- Luo, Q., Li, Z., Huang, Z., Abulaiti, Y., Yang, Q., Yu, S. (2023) Retrieval of Mangrove leaf area index and its response to typhoon based on WorldView-3 image. *Remote Sensing Applications: Society and Environment*, 30;100931.
- Mayer, D.T., Santos, I.R., Schulz, K.G., Jacobsen, G.E., Sanders, C.J. (2017) Blue carbon oxidation revealed by radiogenic and stable isotopes in a mangrove system. *Geophysical Research Letters*, 44 (10) ;4889—4896.
- Mckee, K.L. (1993) Soil Physicochemical Patterns and Mangrove Species Distribution-Reciprocal Effects? *Journal of Ecology*, 81 (3) ;477—487.
- Mckee, K.L. (1996) Growth and physiological responses of neotropical mangrove seedlings to root zone hypoxia. *Tree Physiology*, 16 (11-12) ;883—889.
- 松田義弘 (1997) マングローブ水域の物理過程と環境形成. 黒船出版, 静岡 (中村武志, 二瓶泰雄, 高橋直希. (2005) マングローブ河口域における干潮時の水位とシル上の表面流・地下水流特性の検討. 土木学会第 59 回年次学術講演会;287—288 より引用)
- Monsi, M., Saeki, T. (2005) On the Factor Light in Plant Communities and its Importance for Matter Production. *Annals of Botany*, 95 (3) ;549—567.
- Nizam, A., Thattantavide, A., Kumar, A. (2023) Gene Expression Pattern, Lignin Deposition and Root Cell Wall Modification of Developing Mangrove Propagules Under Salinity Stress, *Journal of Plant Growth Regulation*.
- 荻野和彦. (1989) マングローブの生態. *熱帯林業*, 14;2—10
- Ohtsuka, T., Tomotsune, M., Suchewaboripont, V., Iimura, Y., Kida, M., Yoshitake, S., Kondo, M., Kinjo, K. (2019) Stand dynamics and aboveground net primary productivity of a mature subtropical mangrove forest on Ishigaki Island, south-western Japan. *Regional Studies in Marine Science*, 27;100516.

- Ohtsuka, T., Onishi, T., Yoshitake, S., Tomotsune, M., Kida, M., Iimura, Y., Kondo, M., Suchewaboripont, V., Cao, R., Kinjo, K., Fujitake, N. (2020) Lateral Export of Dissolved Inorganic and Organic Carbon from a Small Mangrove Estuary with Tidal Fluctuation. *Forests*, 11 (10) ;1041.
- Ola, A., Gauthier, A.R.G., Xiong, Y., Lovelock, C.E. (2019) The roots of blue carbon: responses of mangrove stilt roots to variation in soil bulk density. *BIOLOGY LETTERS*, 15 (4) ; 20180866.
- Ono, K., Fujimoto, K., Hiraide, M., Lihpai, S., Tabuchi, R. (2006) Aboveground litter production, accumulation, decomposition, and tidal transportation of coral reef-type mangrove forest on Pohnpei Island, Federated States of Micronesia. *Tropics*, 15 (1) ;75—84.
- Osland, M.J., Feher, L.C., Griffith, K.T., Cavanaugh, K.C., Enwright, N.M., Day, R.H., Stagg, C.L., Krauss, K.W., Howard, R.J., Grace, J.B., Rogers, K. (2016) Climatic controls on the global distribution, abundance, and species richness of mangrove forests. *Ecological Monographs*, 87 (2) ;341—359.
- Pan Y., Birdsey R.A., Fang, J., Houghton, R., Kauppi, P.E., Kurz, W.A., Phillips, O.L., Shvidenko A., Lewis, S.L., Canadell, J.G., Ciais, P., Jackson, R.B., Pacala, S.W., McGuire, A.D., Piao, S., Rautiainen, A., Sitch, S., Hayes, D. (2011) A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science*, 19;998—993.
- Pando, J.M., Quintero, F.J. (2002) Plants and sodium ions: keeping company with the enemy. *Genome biology*, 3;1017
- Pester, M., Knorr, K.H., Friedrich, M.W., Wagner, M., Loy, A. (2012) Sulfate-reducing microorganisms in wetlands – fameless actors in carbon cycling and climate change. *Frontiers in Microbiology*, 3 (72) .
- Pretzsch, H., Grote, R., Reineking, B., Rötzer, Th., Seifert, St. (2007) Models for Forest Ecosystem Management: A European Perspective. *Annals of Botany*, 101 (8) ;1065—1087.
- Rasse, D.P., Rumpel, C., Dignac, M.F. (2005) Is soil carbon mostly root carbon? Mechanisms for a specific stabilization. *Plant and Soil*, 269;341—356.

- Ray, R., Miyajima, T., Watanabe, A., Yoshikai, M., Ferrera, C.M., Orizar, I., Nakamura, T., Diego-Mcglone, L.S., Herrera, E.C., Nadaoka, K. (2021) Dissolved and particulate carbon export from a tropical mangrove-dominated riverine system. *Limnology and Oceanography*, 66 (11) ;3944—3962.
- Reef, R., Lovelock, C.E. (2015) Regulation of water balance in mangroves. *Annals of Botany*, 115 (3) ;385—395.
- Revera-Monroy, V., Xhao, X., Wang, H., Xue, Z.G. (2022) Are Existing Modeling Tools Useful to Evaluate Outcomes in Mangrove Restoration and Rehabilitation Projects? A Minireview. *Forests*, 13 (10) ;1638.
- Sato H., Itoh, A., Kohyama T. (2007) SEIB-DGVM: A new Dynamic Global Vegetation Model using a spatially explicit individual-based approach. *Ecological Modelling*, 200 (3—4) ;279—307.
- Scholander, P.F., hammel, H.T., Hemmingsen, E., Garey, W. (1962) Salt balance in mangroves. *Plant Physiology*, 37 (6) ;722—729.
- Sharma, S., Kamruzzaman, M., Hoque, A.T.M.R., hagihara, A. (2012) Leaf phenological traits and leaf longevity of three mangrove species (Rhizophoraceae) on Okinawa Island, Japan. *Journal of Oceanography*, 68;831—840.
- 相馬明郎, 小西颯人, 戸田慎治, 名倉亮太, 渋木尚, 茂木博匡, 桑江朝比呂 (2020) マングローブ・海草複合生態系による気候変動緩和のメカニズム～数理モデル解析～. *土木学会論文集 B2 (海岸工学)*, 76 (2) ; 961—966.
- Spalding, M.D. (1997) The Global Distribution and Status of Mangrove Ecosystems. *International Newsletter of Coastal Management-Intercoast Network, Special Edition (1)* ;20—21.
- Suello, R.H., Hernandez, S.L., Bouillon, S., Belliard, J.-P.; Dominguez-Granda, L., de Broek, M.V., Moncayo, A.M.R., Veliz, J.R., Ramirez, K.P., Govers, G., Temmerman, S. (2022) Mangrove sediment organic carbon storage and sources in relation to forest age and position along a deltaic salinity gradient. *Biogeosciences*, 19;1571—1585.

- Takemura, T., Hanagata, N., Sugihara, K., Baba, S., Karube, I., Dubinsky, Z. (2000) Physiological and biochemical responses to salt stress in the mangrove, *Bruguiera gymnorhiza*. *Aquatic Botany*, 68 (1) ;15—28.
- Tomotsune, M., Arai, H., Yoshitake, S., Kida, M., Fujitake, N., Kinjo, K., Ohtsuka, T. (2020) Effect of Crab Burrows on CO₂ Flux from the Sediment Surface to the Atmosphere in a Subtropical Mangrove Forest on Ishigaki Island, Southwestern Japan. *Estuaries and Coasts*, 43;102—110.
- Venkatesalu, V., Senthilkumar, A., Chandrasekaran, M., Kannathasan, K. (2008) Screening of certain mangroves for photosynthetic carbon metabolic pathway. *Photosynthetica*, 46;622—626.
- Yokota, T., Hagihara, A. (1998) Changes in the relationship between tree size and aboveground respiration in field-grown hinoki cypress (*Chamaecyparis obtusa*) trees over three years. *Tree Physiology*, 8 (1) ;37—43.
- Youssef, T., Saenger, P. (1998) Photosynthetic gas exchange and water use in tropical and subtropical populations of the mangrove *Aegiceras corniculatum*. *Marine and Freshwater Research* 49 (4) ;329—334.
- Tian, H., Lu, C., Yang, J., Banger, K., Huntzinger, D.N., Schwalm, C.R., Michalak, A.M., Cook, R., Ciais, P., Hayes, D., Huang, M., Ito, A., Jain, A.K., Lei, H., Mao, J., Pan, S., Post, W.M., Peng, S., Poulter, B., Ren, W., Ricciuto D., Schaefer, K., Shi, X., Tao, B., Wang, W., Wei, Y., Yang, Q., Xiang, B., Zeng, N. (2015) Global patterns and controls of soil organic carbon dynamics as simulated by multiple terrestrial biosphere models: Current status and future directions. *Global Biogeochemical Cycles*, 29 (6) ;775—792.
- Warszawski, L., Friend, A., Ostberg, S., Friler, K., Lucht, W., Schaphoff, S., Beerling, D., Cadule, P., Ciais, P., Clark, D.B. (2013) A multi-model analysis of risk of ecosystem shifts under climate change. *Environmental Research Letters*, 8 (4) ;044018.
- Wolanski, E. (1995) Transport of sediment in mangrove swamps. *Hydrobiologia*, 295;31—42.

- Ye, Y., Tam, N.F.Y., Wong, Y.S., Lu, C.Y. (2003) Growth and physiological responses of two mangrove species (*Bruguiera gymnorrhiza* and *Kandelia candel*) to waterlogging. *Environmental and Experimental Botany*, 49 (3) ;209—221.
- Yoshikai, M., Nakamura, T., Suwa, R., Sharma, S., Rollon, R., Yasuoka, J., Egawa, R., Nadaoka, K. (2022) Predicting mangrove forest dynamics across a soil salinity gradient using an individual-based vegetation model linked with plant hydraulics. *Biogeosciences*, 19;1813—1832.
- Zhong, Y.-H., Guo, Z.-J., Wei, M.-Y., Wang, J.-C., Song, S.-W., Chi, B.-J., Zhang, Y.-C., Liu, J.-W, Li, j., Zhu, X.-Y., Tang, H.-C., Song, L.-Y., Xu, C.-Q, Zeng, H.-L. (2023) Hydrogen sulfide upregulates the alternative respiratory pathway in mangrove plant *Avicennia marina* to attenuate waterlogging-induced oxidative stress and mitochondrial damage in a calcium-dependent manner. *Plant, Cell & Environment*, 46 (5) ;1521—1539.
- Zhou, H.C., Tam, N.F.Y., Lin, Y.-M., Wei, S.-D., Li, Y.-Y. (2012) Changes of condensed tannins during decomposition of leaves of *Kandelia obovata* in a subtropical mangrove swamp in China. *Soil Biology and Biochemistry*, 44 (1) ;113—121.