

1. 地球の気候システム

参考資料：「Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology」2章

地球の放射エネルギー収支

[図 1-1] 上の図は太陽放射（短波放射）と地球放射（長波放射）のスペクトル分布。下の図は、大気と大気を構成する主要ガスの吸収スペクトル。

大気は短波放射の半分程度を通過させるが、長波放射は 10%ほどしか通過させない。大気中で長波放射は、水蒸気・CO₂・CH₄などの Green House Gas (GHG)によって吸収される。この GHG の存在が、地表からの宇宙空間への赤外放射を妨げることで、温室効果が生じる。

[図 1-2] 地球大気における年平均のエネルギーバランス。大気上端に入射される 342Wm²の太陽放射（短波放射）のうち 31%が反射され宇宙空間に戻る。残り 69%の入射エネルギーが地球に吸収されるが、これと同量のエネルギーが地球放射（地球放射）として宇宙に放出され、平衡状態が保たれる。大気が、太陽放射から直接受けとるエネルギー量は、高層大気の UV 吸収(17%) + 雲による吸収(3%) = 20%。大気が、地表から受けとるエネルギー量は、地球放射(102%) + 顕熱(7%) + 潜熱(23%) = 132%。従って大気は 20%+132%=152%のエネルギーを受けとる。大気が放出するエネルギーは、宇宙への放射が 57%（48%は GHG から、9%は雲から）、地表への放射(95%)の合計で 152%。これで、大気へ入射・放出されるエネルギー量の釣り合いが取れる

地球の平均表面気温は、全球の放射エネルギー収支のみで、ほぼ決定される。しかし、気候環境の分布は、様々な空間的不均一性（太陽放射の分布、大陸と海洋の配置、大気・海洋ダイナミクスなど）によって決定される。植生の機能もそのひとつである。

大気の鉛直構造

[図 1-3] 大気温度の鉛直方向変化。

成層圏（Stratosphere）は、O₃による UV 吸収が主な加熱要因なので、上空ほど気温が高い。すなわち上空の空気ほど軽くなり、構造が安定的になるため、比較的穏やかで、鉛直方向の大気混合も弱い。

対流圏界面 (Tropopause) は、対流圏と成層圏の境で、高度と共に気温が上昇に転ずる大気圏領域。その高度は、緯度や季節によって変動する。熱帯域で高度 16km くらい、亜寒帯域で高度 9km くらい。夏期の方が冬期よりも高い位置にある。

対流圏 (Troposphere) : ここには大気質量の約 80%が含まれる。地表面からの長波放射・潜熱・顕熱によって主に加熱されるため、上空ほど温度が低い。対流圏は、地表面や界面の摩擦や熱の影響を直接的に受け、地表面との間で活発に空気の混合が生じる大気境界層(Planetary Boundary Layer, PBL)と、空気の運動に対する地面摩擦の影響が無視できると考えられる層である自由大気に区分される。

本講義では、主に大気境界層内の現象を扱う。大気境界層は、地表面や界面の摩擦や熱の影響を直接的に受け、地表面との間で活発に空気の混合が生じる部位である。PBL の高さは、中緯度の平均としては地表約 1km 程度であるが、安定度によって約 30m(大きな静的安定性のあるとき)から約 3km 以上(対流が活発なとき)にも及ぶことがある。

全球規模の大気循環

大気循環が生じるそもそもの理由は、地球の受ける太陽放射が、空間的に不均一であることによる。

[図 1-4] 地球への太陽光入射。高緯度帯ほど太陽光は大気中を長く通過し、また、より広範囲に投射されるため、地表面の単位面積あたり受光量は弱まる。

[図 1-5] 大気循環の大きなパターン。赤道付近に偏って分布する熱エネルギーを高緯度に運搬する作用を持つ。コリオリ力と球体の幾何学的特性により、北半球、南半球ともハドレー循環・フェレル循環・極循環の 3つの循環に分かれる。

[図 1-6] 地表付近の平均風向と平均気圧。(a)は 1 月、(b)は 7 月。緯度 30 度におけるハドレー循環の沈降帯では、海洋上に高気圧が分布している。陸面は冬期には高気圧、夏期は低気圧が分布する傾向がある。これは、冬期は海面のほうが陸面よりも、表面気温が低い傾向があるため、より強い沈降流が生じるため。この季節変化に伴って、卓越風も季節的に変化する。東アジアの卓越風 (monsoon) を例に見てみると、冬期は陸面から海洋面に向けて風が吹き出す。夏期は、陸面で温められた大気が低気圧となり、海洋から湿った空気を呼び寄せる。

気候変動

気候変動は、基本的に、太陽放射と大気組成の変動によって生じる（他に、火山噴火・造山活動・大陸移動）。

[図 1-7] 過去 45 万年における地球の平均気温の温度変化

[図 1-8] 地球軌道要素の変化（ミランコビッチ・サイクル）。公転軌道の離心率

（Eccentricity）とは、地球の公転軌道の楕円の度合いであり、約 10 万年と 40 万年周期で振動する。地軸の傾斜（Obliquity）とは、地球の自転軸の公転面に対する角度であり、約 4.1 万年周期で振動する。歳差（Precession）とは、公転面に対して地球の自転軸が円を描くように振れる現象であり、約 2.6 万年周期で振動する。この図では歳差を「地球の近日点-太陽-地球の春分の位置」の角度の正弦関数で表した。これら地球軌道要素の振動は、地球への太陽放射エネルギーの入射パターンを変化させることで、気候や植生分布に大きな影響を与えてきた。

[図 1-9] 太陽系の誕生からの太陽光強度変化

2. 植生における水循環

参考資料：「Principles of Terrestrial Ecosystem」 4章後半

地球システムや生態システムにおける水循環（と、それに伴うエネルギー循環）の影響は非常に大きいため、これがいかに制御されるのかを考えるのは重要である。

- ・ 地表面から大気への乱流によるエネルギー輸送（潜熱熱+顕熱）において、その約77%を潜熱による輸送が占める[図 1-2]。
- ・ 植生分布は降水量の多寡により大きく規定されるなど、水循環は生物地球化学過程も大きく制御する。
- ・ 現在、人は普通にアクセスできる淡水のうちの半分を利用している
- ・ 水蒸気は、主要な GHG である[図 1-1]。

[図 2-1] 植生における水循環の模式図。

樹冠から地表面までの水の流れ

[図 2-2] 様々なユーカリ属の森林における葉面積と樹冠に貯蔵可能な水量。

樹冠には、典型的には、針葉樹林では降水の15%程度を蓄え、広葉樹林では降水の5~10%を蓄えることができる。この量には、樹形や樹皮のテクスチャなども影響する。

森林において、遮断蒸発される降水の比率は10~50%にも達する。この比率は雨の降り方、葉量、樹冠構造などに応じて異なる。例えば、樹冠構造が入り組んで、乱流の発生しやすい植生では、一般に遮断蒸発量が高くなるが、このような条件における遮断蒸発速度は、正味放射量や飽差と強く相関せず、また昼夜の差も小さい。

樹冠に遮断される降雪の割合、降雨のそのの倍にも達することがしばしばである。ツンドラのように雪面が常に直射に晒される場所、または大陸性の亜寒帯林の様に降水量と風速の低い場所では、それぞれ約30%と約50%の冬期の降水が昇華によって失われる。

地表面から地中までの水の流れ

地表面の状態は、地中への水の入りやすさに影響する。

[図 2-3] 森林の下層植生バイオマス・リター量と土壌への浸透能力との関係

[図 2-4] 様々な森林における土壌浸食量。間伐の遅れたヒノキ林では、土壌の浸透能力が大幅に低下し、土壌流出量が高くなる。

森林伐採に伴う土壌流出は、人類の歴史において繰り返し文明を崩壊させてきた→参考図書「文明崩壊 滅亡と存続の命運を分けるもの ジャレド・ダイヤモンド著」

土壌に入った水は、圃場容水量 (Field capacity; 重力と基質ポテンシャルが釣り合った状態) に達するまで、または bed rock や凍結層に達するまで、下方に移動する。

[図 2-5] 土壌の種類ごとの圃場揚水量と萎れ点 (Wilting point ; 灌水しても回復しないほど植物を萎れさせてしまう土壌含水量)。この両者の差が植物にとっての Available Water。

地中の水の流れ

土壌中で、水は total water potential (ψ_t) の勾配に従って移動する

$$\Psi_t = \Psi_p + \Psi_m + \Psi_o$$

Ψ_t : Total の水ポテンシャル。地面直上の水を $\Psi_t=0$ と定義する。

Ψ_p : Hydrostatic pressure potential

Ψ_m : Matrix potential

Ψ_o : 浸透 potential

土壌中の水の移動速度 (J_s) は、水ポテンシャルの勾配と、水移動の抵抗値で決まる

$$J_s = \Delta\Psi_t \times L_s / l$$

l : 経路長

L_s : 水力 conductance。土壌タイプに応じて 3 桁程度も異なる。植物の根や動物によって生じた macrospores も大きく寄与。土壌含水率が下がると、大幅に低下する。これは matrix potential が強くなるのと、土壌中の水の流路が大幅に伸びるため。

植物体内の水の移動も、このような水ポテンシャルに従って生じる

[図 2-6] Hydraulic lift の模式図。夜間、葉の水ポテンシャルが上がると、植物の根茎が土壌の深部から浅い層に水を輸送することがある。この機構により木本が土壌深部からくみ上げた水で、草本が生育しているという生態系もある。このような生態系は、土壌有機物の分解を促進することで、浅い根を持つ植物へ栄養塩を供給しているとも考えられる。図の出典：Lee et al. (2005)。

地中から根までの水の流れ

[図 2-7] 根の深さ分布（植物種的生活型ごと）

[図 2-8] 根の深さ分布（Biome ごと）

[図 2-9] 隣接した草地と灌木地帯との間で、水ポテンシャルの鉛直分布を比較した図。灌木は、より深くに根を伸ばすため。土壌の深いところまで乾燥させる傾向がある。

幹における水の流れ

[図 2-10] 樹木の縦断面。樹木は根から水分と養分を吸収し、幹を上昇して樹冠部に達し、葉で太陽光線を受けて光合成を行う。この光合成産物が木部と樹皮部の間の形成層に送られ、ここで細胞分裂が生じ、樹木は成長する。

[図 2-11] そのようにして樹木は年々成長し年輪を重ねていくが、初め未着色である年輪はある程度古くなると着色される。未着色の部分を辺材といい、着色された部分を心材という。辺材の細胞は生きていて、水分を通したり養分を貯蔵したりしているが、心材の細胞は既に死んでおり、幹の機械強度を保つ以外の機能は喪失している。心材には、耐朽性を保つための物質が蓄積されている。

上の理由により、幹が水を通す能力は、辺材の断面積と個々の導管の通導性とによって決まる。

[図 2-12] 北米に分布する 3 つの針葉樹種において観察された、辺材断面積と葉面積との間の相関。傾きは、種や環境によって異なる。

幹内の通導組織は、死亡した細胞から構成される。水の凝集力と壁面への付着力が水中を維持する。水コンダクタンス（通導性）とキャビテーション（通導組織の水中が切れてしまうこと）のリスクとの間には、正のトレードオフがある。寒冷地の木本は、凍結によるキャビテーションのリスクに晒される。なので、細い導管を多数持つ種が多く、また導管の refill が出来る種もある。

[図 2-13] キャビテーションが生じる水ポテンシャル（横軸）と、生育地における最低水ポテンシャル（縦軸）との関係。正の相関がある。ちなみに水ポテンシャルは、水を

吸う力が大きいほど大きな負の値を持つ。すなわち大きな負の値を持つほど、植物体は乾燥した状態となる。

[図 2-14] シベリアのカラマツにおける、water uptake rate と transpiration rate の時系列変化。明け方は、幹に蓄えた水で蒸散を行い、失われた水は夜間に recharge される。木本の幹には、多くの場合、5~10 日分の蒸散量に相当する水が含まれている。

葉における水の流れ

気孔： 広葉の場合は葉の裏側に分布する。葉面の気孔以外の部位は、クチクラという不透水層で覆われている。したがって、顕熱の交換は葉の両面で生じるが、樹幹が乾燥している時の潜熱の交換は、ほぼ葉の裏面でのみ生じる。気孔の数は、1 cm²あたり約一万個。気孔面積の葉面積に対する比率は 1%程度であるが、移流効果（オアシス効果）により、葉面全体が濡れている時の 10%程度の効率で、蒸発が生じる。

[図 2-15] 気孔

[図 2-16] 植物が気孔を開く理由は CO₂の取り込み。気孔からの水蒸気の放出は、それに伴うコスト。従って、その開口度は、植物の水ポテンシャルに応じて制御される。

葉面からの蒸散速度は、飽差と風速、そして気孔コンダクタンスにより制御されている。気孔コンダクタンスには、次の経験的知見が得られている。

・暗黒下ではほぼゼロ。光強度が高いほど大きな値を持つが、ある程度以上の光強度では増加しなくなる。

- ・空気が乾燥すると下がる。
- ・CO₂濃度が上がると下がる。
- ・土壌水分が不足すると下がる。
- ・葉の水ポテンシャルが下がると下がる。
- ・夜がくると（明るくても）下がる種もいる。

Ball 型の気孔コンダクタンスモデル。実際には、もう少し改良された Leuning (1995) が用いられることが多いが、これでも結構良い結果が出ると知られている。

$$\text{気孔コンダクタンス} = \text{係数} \times \text{光合成速度} \times \text{相対湿度} / \text{大気中 CO}_2 \text{濃度} + g_{\min}$$

g_{\min} :最低気孔コンダクタンス

[図 2-17] Ball 型モデルの適用結果。出典：Ball et al. (1987)。

以下の Jarvis 型モデルも、しばしば用いられる。このモデルは、光合成速度を必要としないため、陸面物理モデルなどで良く用いられる。しかし、同時に最適化しなければならないパラメーター数が多く、運用は少々面倒。

$$\text{気孔コンダクタンス} = g_{\max}(\text{PAR}) \times f_1(\text{飽差}) \times f_2(\text{気温}) \times f_3(\text{葉の水ポテンシャル})$$

g_{\max} : 最大気孔コンダクタンス、PAR（光合成有効放射強度）の関数

f_1, f_2, f_3 : ストレス関数（出力範囲：0.0～1.0）

気孔コンダクタンスから群落コンダクタンスへのスケールアップの方法は、様々である。例えば多層モデルでは、陸面が水平方向に均一な葉群で被覆されていると仮定、葉群に複数の層を設定し、各層における光合成速度や PAR を元に、それぞれの層の気孔コンダクタンスを算出、これを鉛直方向に積み上げるといった具合。または、陸面が巨大な一枚の葉で被覆されていると仮定する Big leaf モデルでは、気孔コンダクタンス=群落コンダクタンスとして、パラメーターを推定する。

植生全体の水の流れ

[図 2-18] 植生からの蒸発散量の制御フロー。生物相・土壌・気候などの与えられた要素が、植物と土壌の相互作用を経て、粗度長や光合成速度などの非直接要因に影響し、それが境界層コンダクタンス・気孔コンダクタンス・土壌含水量などの直接要因を決定する。直近の制御要因になるにつれ、制御の時間スケールは短くなる。

[図 2-19] Available Water はおおむね最大値の 25%以下にならなければ、Plant water potential に対しても、蒸散速度に対しても影響を与えない。

[図 2-20] なので、ある程度以上の降水のある植生では、蒸発散速度は降水量の影響を殆ど受けない。蒸発散されなかった降水は、少々の時間遅れの後に stream flow として流出する。

[図 2-21] 森林伐採面積と河川流量の関係。

植被が Runoff を制御するという例。ちなみに常緑針葉樹林（一年中葉を持ち、蒸発散もより顕著に行う）は落葉広葉樹林よりも Runoff を減らす効果が高い。

[図 2-22] 森林は、流出水量を減らす効果を持つが、それを平滑化する効果も併せ持つ。これは緑のダム効果とも呼ばれる。

3. 植生が地表面のエネルギーバランスに与える作用

参考資料：「地表面に近い大気の科学」5, 7章

「Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology」4章前半

地表面の状態は、放射エネルギー量の吸収量、吸収されたエネルギーの分配パターン（長波放射・顕熱フラックス・潜熱フラックス）。また、植被によって、陸面粗度が高まると乱流が発生するので陸面から大気への熱輸送効率が上がる

例：植被が気温に与える効果

[図 3-1] 植皮の厚い地域で気温が大きく低下している事が分かる。考えられる理由は以下の2通り。(1)より多くの放射エネルギーが潜熱として放出される。(2)樹冠構造が乱流を生じさせ、上空大気との熱交換を盛んにする。

[図 3-2] 展葉後に、春先の気温上昇が一時的に停止した例

例：葉群の有無と熱フラックス・蒸発量

[図 3-3] 落葉における落葉期（左）と展葉期（右）の熱フラックス日変化。展葉に伴って、潜熱（●）の比率が上がり、顕熱（○）の比率が下がる。

[図 3-4] 落葉林と常緑林における蒸発量と降水量の年間変化。二つの森林で、夏期の蒸発量には大きな差はないが、冬期には落葉林のみに蒸発散量の大きな減少が生じる。これは落葉のためと考えられる（もちろん、降水量や気温、日射量の地域差も関与しているはずだが）。従って、落葉性よりも常緑性の森林で、熱フラックス構成の季節変化は低くなる。

[図 3-5] 日本の様々な森林における年蒸発量。日本では年降水量の約 40%が蒸発散で失われる。

地表面のエネルギーバランス

図 1-2 では、地球システムにおける放射収支を述べたが、ここでは陸域生態内の放射収支を検討する。正味放射量 (R_{net}) は次の式で与えられる。

$$\begin{aligned} R_{net} &= (K_{in} - K_{out}) + (L_{in} - L_{out}) \\ &= (1 - \alpha)K_{in} + \sigma(\epsilon_{sky} \times T_{sky}^4 - \epsilon_{surf} \times T_{surf}^4) \end{aligned}$$

K_{in}, K_{out} :短波放射のインプットとアウトプット

L_{in}, L_{out} :長波放射のインプットとアウトプット

α :アルベド

σ : ステファン・ボルツマン係数 ($5.67 \cdot 10^{-8} \text{ W m}^{-2} \text{ K}^{-4}$)

$\epsilon_{\text{sky}}, \epsilon_{\text{surf}}$: 大気と地表面の放射率

$T_{\text{sky}}, T_{\text{surf}}$: 大気と地表面の温度

このように、短波放射のインプット/アウトプット比はアルベドが決定する。短波放射は、direct radiation と diffused radiation に分けることが出来る。

[図 3-6] 典型的なアルベドの値。ちなみに針葉樹林で広葉樹林よりもアルベドが低いのは、その複雑な樹冠構造が、入射光の経路を長くするからである。

[図 3-7] アルベドと太陽天頂角との関係。日本における熱収支の日平均を対象にするような場合には、 $\theta = 20 \sim 50^\circ$ 付近の平均値を用いればよい。

地表面の放射率(ϵ_{surf})は 0.95~0.98、大気の放射率(ϵ_{sky})は快晴で空気中の水蒸気量が低い時で 0.6~0.7、低層雲に覆われているときで 0.9~0.95。このように雲があるときの放射率は高く、また雲は長波を良く吸収し周囲の空間より暖かいこともあり、曇天の日ほど空から地上に多くの長波放射が降り注ぐ。

[図 3-8] アメリカの針葉林における放射量の日変化@夏期。長波放射は短波放射に比べて安定している

正味放射量の分配

$$R_{\text{net}} = H + \iota E + G + \Delta S$$

H: 顕熱フラックス

ιE : 潜熱フラックス (ι は気化熱で 20°C の時に 2.45 M J Kg^{-1})

G: 地中への熱 Flux

ΔS : 植生におけるエネルギー Stock 量の変動

・ H の日本における典型値：晴天日中の最大値で 500 W m^{-2} 、夜間で $-100 \sim 0 \text{ W m}^{-2}$ 、年平均値で $0 \sim 20 \text{ W m}^{-2}$ 。

・ ιE の日本における典型値：年平均蒸発量は $500 \sim 1000 \text{ mm year}^{-1}$ なので、年平均値の潜熱フラックスは $39 \sim 78 \text{ W m}^{-2}$ 。

・ ΔS には、バイオマスの温度変化、光合成による短波吸収と呼吸による長波放出、の 2 経路がある。後者は、日平均で太陽光エネルギーの 1% 以下であり、熱収支を考える際には通常無視される。 ΔS は一般に R_{net} の 10% 以下程度。

・ G は一日平均では 0 に近い値を持つことが多いが、永久凍土帯では、夏期の 10%~20% の R_{net} が凍土の融解に用いられる。この凍土の融解は、東シベリアのカラマツ林帯などでは、植生の活動に大きな影響を与える。しかし年間平均では、やはり G は 0 に近い値を持つ。

顕熱と潜熱の間には複雑な相互作用がある。潜熱放出による熱消費は、地表面温度を下げる。そして地表面温度が下がると、空気の飽和水蒸気量を下げ、群落上の乱流を弱めることで、潜熱フラックスを低下させる。一般に、顕熱／潜熱比（ボーエン比）は、地表面乾燥度の強い制御下にある。

[図 3-9] 植生毎のボーエン比の例。同タイプの森林であっても、次の条件でボーエン比は低くなる傾向がある。(1) 成長の早い植物（蒸散速度が高いケースが多い）から植生が構成されている場合、(2) 樹冠の構造が入り組んでいて、乱流が発生しやすい場合

[図 3-10] エネルギー収支とボーエン比の季節変化@東シベリアの成熟カラマツ林。出典：Ohta et al. (2001)。

積雪は短波放射の 7～9 割を反射するが、融雪による地面の露出や、植生の展葉があると、アルベドが低下し、気温が上昇。それにより更に融雪が進むという、正のフィードバックが生じる。そのため、積雪が植被を完全に覆うツンドラ域のような植生帯では、融雪が始まると一気に気温が上昇するという傾向がある。

群落上の熱交換速度

地表面と高度 z との間の顕熱と潜熱の交換速度は、次の様に表現できる

表示方法	顕熱交換速度 (H_l)	潜熱交換速度 (λE_l)
バルク係数	$C_p \rho C_h U (T_s - T)$	$\lambda \rho C_h \beta U [q_{sat}(T_s) - q]$
コンダクタンス	$C_p \rho g_a (T_s - T)$	$C_p \rho g_a \beta (T_s - T)$
抵抗	$C_p \rho (T_s - T) / \gamma_a$	$\lambda \rho [q_{sat}(T_s) - q] / (\gamma_a + \gamma_s)$

U, T, q : 群落上の高度 z における風速、気温、比湿

C_p, ρ : 空気の定圧比熱と密度

$T_s, q_{sat}(T_s)$: 地表面温度 T_s 、地表面温度 T_s に対する飽和比湿

C_h : 顕熱の群落のバルク定数

β : 蒸発効率 (≡ 潜熱のバルク係数 ÷ 顕熱のバルク係数, 水面で 1.0)

$g_a (= C_h U)$: 空気力学的な群落コンダクタンス、または顕熱輸送の交換速度

γ_a, γ_s : 空気力学的な群落抵抗、蒸散の群落抵抗 (葉面が濡れているときには $\gamma_s = 0.0$)

[図 3-11] 水田における、高度 10m の風速と、空気力学的な群落コンダクタンスとの関係。パラメーターは上空と地表面との温度差。左図は LAI が 0.55 で草丈が 17cm の時、右図は LAI が 5.4 で草丈が 85cm の時。群落コンダクタンスは、風速の強いときほど、上空に比べ地表がより暖かくなるほど、そして植生が発達するほど、大きな値を持つ。

[図 3-12] 様々な地表面における顕熱輸送の交換速度 $g_a (= C_h U)$ 、と地表面粗度(z_0)の目安。

この表を適用とするときに、この表で指定されている高度で風速が計られていないときは、次の式を利用して、任意の高度の風速を推定することができる。ただし U_A は高度 z_A における風速、 U_B は高度 z_B における風速、 z_0 は地表面の粗度、である。

$$U_B = U_A \times \frac{\ln(z_B/z_0)}{\ln(z_A/z_0)}$$

[図 3-13] 蒸発効率 β の目安

群落上の熱交換速度を推定する際の問題点

前節で説明した式に従って群落上の熱交換速度を推定する際には、上空から観測された地表面の放射温度を地表面温度 T_s として用いるのが容易である。しかし、植生の構造によっては、この上空から測定した放射温度が、熱交換の盛んな部位の温度を代表しない場合があるため、注意が必要である。

[図 3-14] 植生密度の異なる森林の上から放射温度計で観測される温度の説明

- 左 : 疎な植生。熱交換・赤外放射ともに、その大部分は林床面から行われる。
- 右 : 密な植生。風や日射は林床面まで殆ど届かず、したがって熱交換・赤外放射ともに、その大部分は樹冠面から行われる。
- 中央 : 中間密度の植生。日射のかなりの割合は林床まで届くのに、林床の風速は弱く、熱交換の大部分は樹冠層で行われる。しかし、放射温度は日射で暖められた林床からの寄与をかなり含む。つまり、放射温度は熱交換の盛んな部位の温度を代表しない

[図 3-15] 水田の上で計測した、放射温度計の方向と放射温度との関係

- 左 : 朝 6 時の測定結果。太陽光は斜めから入射されるので、斜め方向の放射温度が高くなる。
- 右 : 15 時の測定結果。日射のかなりの部分は水面まで届くが、水面では風速が弱いので温度が上昇する。葉のある部位では、活発な蒸散により温度が低下。従って、斜め方向の放射温度が低くなる。

このような植生の熱交換の算出には、最適天底角の放射温度を利用するのが一つの方法である。このケースでは、この観測結果と上空で観測された顕熱輸送速度とを見比べて、平均的に天底角 70° で測定した放射温度を、群落の代表温度 T_s とすれば良いことが分かった。

4. 植生と大気との相互作用 (@乾燥域)

参考資料：「Vegetation-Climate Interaction」 5章

砂漠を成立させる地理的条件

[図 4-1] 世界の砂漠の分布。以下は、砂漠が形成される主な地理的条件。

- ・ハドレー循環の下降域（緯度 30 度付近）。そのためアフリカ北部などは、緯度帯的に高気圧トレンドとなり、そもそも乾燥と高温になりやすい。
- ・ペルーやナミビアの砂漠地帯などの、冷たい湧昇流のある沿岸部。冷涼な大気が暖かい陸面に吹き付ける状況になるため、雲が出来にくく乾燥する。
- ・山脈を越えた海風が吹き付ける地域。フェーン現象により、暖かく乾燥する。

しかし、砂漠はそれ自身を維持する作用を持つことができる

花粉化石・堆積物・考古学状の証拠から、9000～6000 年前にはサハラには豊かな植生が広がっていたと考えられている。また、サハラ・サヘル以南の植生帯境界は現在よりも約 5° 北方に位置していた。

[図 4-2] 現在(左)と 8000～7000 年前(右)におけるアフリカの植生。サハラには、過去、豊かな植生が広がっていた。これは緑のサハラと呼ばれる。

この湿潤な気候の理由は、一つには、当時の地球軌道においては太陽放射量の季節変化が現在よりも大きく、それによって夏期の陸面と海面との温度差がより高くモンスーンが活発になることで、海洋から内陸へ輸送される水蒸気量が多かったからだと考えられる。しかしそのような地球軌道の違いだけでは、植生帯を 5° 北上させるほどの気候は出力されないことが、その後の AGCM を用いた研究で明らかとなった(Kutzbach et al., 1996)。そして地球軌道だけではなく、植生の分布を当時の分布に近づけた条件でシミュレーションを行った場合に、より当時に近い気候が出力されることから、緑のサハラの少なくとも一部は、植生帯の拡大に伴う大気-陸面間の相互作用の変化によって生じたと考えられる。

ここで生じた植生帯の拡大に伴う大気-陸面間の相互作用の変化とは、どのようなものであろうか。Charney ら(1975)は、熱帯域の砂漠は、大気との相互作用によって、それ自身を維持させる正のフィードバックを持つと考えた。すなわち砂漠は植生帯よりもアルベドが高く、より多くの太陽光を反射し宇宙に戻すため、大気境界層上端付近（高さ 1～2km 付近）の気温を下げる。すると地表からの大気の対流が弱まり、この地域の上空に元々ある沈降気流に押され気味となるため、雲や降水量が減少する。雲には、赤外放射を封じ込める機能があるため、雲量の減少は地表面からより多くの赤外放射を宇宙に戻すことに繋がり、その為さらに大気境界層上端の気温は下がり、沈降流は強まる。

これらより、砂漠には乾燥した空気が吹きつけ、砂漠が維持される。そして、そのような砂漠地帯に一度、植生が入り込むと、このフィードバック関係が崩れるため、その植生が維持される方向に気候が変化（湿潤化・気温低下・雲が増えることによる地表面放射量の緩和）する。

[図 4.3] 異なるアルベドを持つ地表間で、気流のトレンドを比較した

[図 4.4a] Charney(1975)の実験結果 1、サハラ域の降水量。サハラ域のアルベドを 14% と 35% に設定したときの GCM 出力を比較すると、前者の方が高い降水量が得られる。

[図 4.4b] Charney(1975)の実験結果 2、北アフリカ 7 月降水量の緯度分布。サハラ域のアルベドを低く設定した条件で、より北部にまで降水域が広がった。

この説明は、砂漠と植生の違いが陸面の太陽光反射率に与える影響のみを考慮しており、植生が蒸発散を促進する効果などは無視した、ごく単純なものである。しかし、Claussen (1997)では、植生の蒸発散速度への影響なども考慮に入れた現実的なシミュレーションにおいて、Chaney の考えた機構が実際に機能することを示している。

Claussen (1997) の実験。植生分布の初期値の異なる 2 つの GCM シミュレーションを行い、結果を比較した。条件 a：現在の気候分布における平衡植生を初期値に使用、条件 b：現在の気候分布の平衡植生を、サバナや砂漠を熱帯林に、熱帯林を砂漠に、それぞれ入れ替え。

[図 4.5a] バイオーム分布。上図は条件 a、下図は条件 b。

[図 4.5b] 夏期の大気上端における正味放射強度。上図は条件 a、下図は条件 a と b との差。

[図 4.5c] 大気圧 200hPa の上空における Velocity potential。上図は条件 a、下図は条件 a と b との差。

[図 4.5d] 年降水量。上図は条件 a、下図は条件 a と b との差。

[図 4.5e] サハラ域とインド陰気における陸面プロパティの一覧。この図をよく見ると、植生が蒸発散を促進することで、それが雲の形成と降水をもたらし、これによって植生を維持されるという正のフィードバックもシミュレートされていたことが分かる。

[図 4.6] サヘルにおける 20 世紀初頭からの降水量変動。この地域は、数千年にわたって農業や牧畜に利用されてきたが、それらは不安定な降水に依存している。サヘル域では、乾燥・湿潤のトレンドが数年以上続くという、トレンドが生じる傾向がある。このような乾燥・湿潤トレンドが持続する理由の一つに、植生-大気間の正のフィードバックがあると考えられている。

植生は1度成立すると、乾燥に対して割と強く、逆に乾燥からの回復は比較的短時間で完了する。そのため、乾燥トレンドは徐々に生じるが、湿潤トレンドは急に生じるという傾向が期待される。実際の傾向もそのようになっているように見える。

人間活動の影響

サヘル域の乾燥気候は、過放牧によるアルベドの上昇と蒸発散量の低下が生じさせていると考える学者もいる。しかし、太平洋の海面水温（SST）と、植生-気候フィードバックの影響の方が支配的である、というのが共通認識のようである。

人間活動が、実際に大きな気候変化を生じさせたと考えられる事例も存在する。アメリカ中央部は1800年代に大規模な開墾が行われた。プレーリー（温帯草原）を農地に転換し、蒸発散速度が減少したことで、日最大気温が1~6°C上昇したと考えられている。[図 4.7] コロラド州北東部における、8月初旬のお昼頃の気温分布。地下水による灌漑を行っている地域（影を付けたエリア）は、そうでない地域よりも気温が低い傾向がある。

逆の例：イスラエル南部では、過去50年間、耕作地が拡大し、それに伴って灌漑水量も増加した。この地域では、秋の降水量が200~300%も増加した。

Dust

Dustはまばらな植生のある半乾燥域で多く発生し、気候を寒冷かつ乾燥化させる効果を持つ。それにより、半乾燥地植生を維持させるという、生のフィードバック効果を持つことが出来る。

Dustは太陽光を拡散・吸収させる効果がある。植被の薄い地表面から多く発生するが、しかし完全に被覆のない砂漠よりも、サヘル域のように植生が多少分布する地域から、より多く発生する傾向がある。

[図 4.8] Dustは、太陽光を反射・吸収させることで、地表面に対して冷却効果を持つ（但し上空では、吸収された太陽光が熱に変わることで、発熱源として機能する）。他方で、地表面からの長波放射を封じ込めるという、GHGのような温暖化効果をももたらす。Dustが、冷却をもたらすか温暖化をもたらすかは、この両者のバランスで決まる。一般に、冷却効果の方が強いとされる。

降水量に対する影響：Dustは、雨粒の核となることで、降水量を増やすことが出来る。他方で、Dustを含む大気は太陽放射で加熱されるため、下層からの上昇気流を封じ込

める蓋の機能を持ち、降水量を減少させる効果ももつ。一般に、後者の作用の方が強く働くとされる。

Dust は一万年といった時間スケールでも、全球の気候に影響を与えるかもしれない。氷床中にトラップされた dust から推定した大気中 dust 濃度は、氷期は間氷期の約 3 倍。Dust 濃度の変動は、20 年ほど気温変動に先立っていることから、dust の変動が cue となり、氷期の低温と乾燥をもたらしたと考えられる。

5. 植生と大気との相互作用 (@湿潤気候)

参考資料：「Vegetation-Climate Interaction」 6章

森林生態伐採が気候に与える効果（一般的な傾向）

[図 5-1] 森林伐採は、アルベド低下による正味放射量 R_n の低下（寒冷化要素）と、LAI 低下による蒸発散フラックスの低下（温暖化要素）の両者をもたらす。アマゾンのような熱帯林では、後者の影響が強く、森林伐採は地域の気温を上昇させる。出典：Foley(2003)より。

他方で、亜寒帯林においては、蒸散がさほど活発ではなく、針葉樹林のアルベドはとりわけ低く、また地表は積雪の影響でアルベドが極めて高いため、アルベドの効果が強く働き、伐採で気温は大幅に低下する。（高緯度地域は太陽光の入射角度が浅いので、たとえ疎林であっても、それがアルベドに与える効果は大きい）

[図 5-2] Bonan et al. (1992)は、現在の地球の北緯 45 度以上に分布する森林を全て取り除いた条件で AGCM のシミュレーションを行うと、植生を除いた地域、およびそれよりも低緯度の地域にわたって、大幅な寒冷化が生じることを示した。

実線：SST と海氷も動的にシミュレートした場合。

破線：SST と海氷は Prescribed

[図 5-3a,b] Foley ら(1994)のシミュレーション。完新世の気候最温暖期（7000 年前～5000 年前）は、現在の間氷期において最も温暖な時期であり、古気候学的解析からは、ユーラシア大陸の北部や北米大陸の北部では、現在よりも年平均気温が約 3°C 高かったと推定されている。しかし現在と当時の地球軌道の違いだけでは、約 1.8°C の気温上昇しか説明できない。地球軌道の変更に加えて、植生の分布を当時の分布に近づけた場合には、さらに 1.6°C の気温上昇が出力されたことから、完新世の気候最温暖期は、亜寒帯林がツンドラに侵入し大気-陸面相互作用を変えた事で加速されたと考えられる。

温帯林では、基本的にケースバイケースであるが、多くの場合は前者（アルベド）の影響が強く、伐採で地域の気温は低下する事が多いようである（日本では後者の影響が強く働くケースが多そうであるが）。

全球スケールでは、森林は地表面温度を暖める効果を有していると考えられる。

Gibbard et al. (2005)は、陸面が現在の植生・裸地・草原・森林で覆われていると仮定した各ケースについて GCM によるシミュレーションを行った。その結果、現在の植生を全て森林に置き換えた場合には 1.3°C の温暖化、全て草原に置き換えた場合には 0.4°C

の寒冷化が生じることを示した。但し、このシミュレーションでは森林による炭素の sequestration 効果を考慮していない。

[図 5-4] Gibbard et al. (2005)のシミュレーション結果。裸地と植被がある場合の気温の差を、緯度バンド毎にプロットした。左はオフライン実験、右はオンライン実験。

森林生態伐採が気候に与える効果（様々な例）

[図 5-5] アメリカのジョージア州南東部で、森林から耕作地への転換が、降水の中心地が移動した例。地表が連続的な森林だった頃は、降水の中心地は山頂付近だったが、森林と耕作地の境界で乱流が発生し、その周辺に降水の中心地が移動した。観測結果も、シミュレーション結果も、このような状況となった。

[図 5-6] コスタリカにおいて生じた、低地の森林伐採が山頂付近の雲量を減少させ、更に平均高度を上げた例

[図 5-7] 森林伐採は、降水量を増加させる場合もありうる事を示す例。広大な森林地帯に、小規模な伐採地が出来た場合、その顕熱フラックスは伐採地で周辺よりも高いため、ここを中心とした上昇気流を生じさせ、降水をもたらす。アメリカのジョージア州南東部におけるシミュレーション結果

Kanae et al. (2001) :

[図 5-8 a] タイでは、過去 30~40 年間の森林伐採で、森林面積が激減した。

[図 5-8 b] これに伴って、タイ北部の 9 月（雨期後半）の降水量が 30%低下。7~8 月（雨期前半）の降水量には、そのような減少トレンドは見つからない

[図 5-8 c] GCM を用いた検討によると、この降水量の減少は、森林伐採が降水の大気への循環率を低下させたことと、伐採後のより乾燥した大気が上昇気流を弱めたことによると推定される。9 月のみの降水量の減少が見られるのは、雨期前半にはモンスーンが活発で、湿潤な西風が強く吹き込み、地表面の状態がもたらす効果は相対的に弱まるからだと考えられる。

オーストリアのパース近郊では、20 世紀の中頃から森林を耕作地に転換した結果、降水量が減少し、河川流量が 42%も減少した。モデルによる検討の結果、この原因の半分は、植被変化による粗度長の低下であると推定された。

アマゾン盆地において、熱帯林を全て伐採した場合のシミュレーション出力の変化 (Shukla et al. 1990) :

[図 5-9a]、エネルギー収支の変化。伐採により、アルベド (a) が高くなるなどにより、有効入射放射強度 (R_n) は減少するが、潜熱フラックス (E) が大幅に低下するため、地表面温度は上がり顕熱フラックス (H) が増加する。

[図 5-9b] 一年間平均値における変化の地理分布。A: 地表面気温、B: 土壌温度、C; 降水量、D: 蒸発散量

[図 5-9c] 地域の平均値における季節変化の分布。A: 地表面気温、B: 土壌温度、C; 降水量、D: 蒸発散量。実線がコントロール、破線が伐採処理。

アマゾンの森林を全て伐採すると、降水量は 20%減少し、地域によっては熱帯雨林が存続できなくなる。アマゾン盆地では、降水の約 50%が盆地内の水循環によって賄われているが、その循環率が低下することが原因である。

これらの例は、森林伐採が地域の気候に与える効果のみを取り上げているが、GCM による検討では、森林伐採の影響はより遠い地域で働くことが出来ることも示されている。例えば、熱帯林の伐採が、大気への水蒸気と潜熱の供給量を減らすことで、中高緯度に低温と降水量の減少をもたらすことが可能である事が、示されている。

揮発性有機化合物 (Volatile Organic Compounds; VOC) と気候

葉面からは、特に太陽光の直射に晒されている時に、VOCs が放出される。VOCs を主に構成する物質は、熱帯林の場合はイソプレン、高緯度帯の針葉樹林の場合はモノテルペン。地球全体では、純一次生産量である約 600 億トン (炭素換算) のおよそ 2%が VOC として放出されていると推定されている。

[図 5-10] 通常の GCM では無視されているが、VOCs は気候システムに影響を与えうる: (1)青みがかった霞を形成し、太陽光を反射させることで地表面を冷却する、(2)雨の核になり降水量を増やす、(3)GHG である O_3 や CH_4 全球の大気中濃度を増加させ温暖化をもたらす。VOCs は通常数百 km 以上は飛散しないが、最後のケースの場合、影響は全球に及ぶことができる。以上の機構をカスケード的にまとめると、次の様になる。

(反応経路 1) VOC 放出→酸化されて微粒子になる→雲が形成される→降水量が増大・太陽光を反射し気候を寒冷化させる

(反応経路 2) VOC 放出→OH ラジカルで酸化される→OH ラジカルの大気中濃度が減少→ CH_4 の大気中濃度が増加→温暖化進行

(反応経路 3) VOC 放出→イソプレンの光化学反応ではオゾンが生成されることが多い、→オゾンの大気中濃度が増加→温暖化進行

6. 気候が植生の分布に与える作用

参考資料：「Vegetation-Climate Interaction」 2章

バイオーム (Biome) とは

全球の植生を大雑把に分別したもので、通常は5~20種類程度。バイオームの分布は主に気候が決定するが、土壌や人為の影響も受ける。

[図 6-1]バイオームの全球分布

種群の環境適応の違いが、このような分布パターンをもたらす。このため、例えば「熱帯多雨林」というバイオームは、大陸や地域ごとに種構成が異なるが、似た環境条件に対する適応様式が似ているため、以下に挙げるような共通する特徴を持つ。

- ・密で鉛直構造の発達した森林：一年を通じて高温多湿なため、植物生産力が高く、それに伴って樹木間の競争が激しく、多くの高木を含む植生となる。
- ・Drip Tip：葉の水の切れを良くすることで、葉面に菌類が繁茂する事を防ぐ適応と考えられている。
- ・着生植物：湿潤な環境下では、樹冠上でも水分の供給が可能なため、熱帯林では着生植物が多い
- ・板根：土壌が雨に濡れ緩まる事が多く、また林冠層が発達し林床植生が貧弱で土壌保持力が低下しがちな環境に対する適応と考えられている（または、貧栄養な土壌から養分を効率よく吸収するとか、呼吸を助ける、などの役割があると説明されることもある）。

寒い気候条件下に成立する森林バイオームで一般的に見られる特徴としては、例えば鋸葉の発達が上げられる。その理由はよく分かっていないが、春先に素早く展葉を行うための適応とも考えられている。また、効率良くCO₂を取り込むために有利な形態であるが、同時に蒸散量も増加させてしまう形態なので、低温環境（空気中の飽和水蒸気量が低くなるので蒸散速度が押さえられている）に生育する植物で発達するなどといった説明も可能かもしれない。

[図 6-2]北米のカエデ属における鋸葉の地理的分布。寒い地域に自生する種ほど、鋸葉を持つというパターンが見られる。

樹冠の形態は、熱帯や温帯域で水平方向へ強く展開するが、高緯度地域では鉛直方向に強く伸びローソク型となる。太陽光の入射角度に対する適応、または積雪による枝のダメージを減らすための適応、などと説明される。

個葉の大きさは、湿潤地から乾燥地に行くに従い小さくなる。大きな葉では効率よく放熱されずに、結果、より多くの水分が失われてしまうから？

生物多様性については、一般に生産力の高い低緯度や湿潤な地域で高いという明瞭なパターンが見られる。

[図 6-3] 自生する木本種数の等高線。緯度と相関する。

[図 6-4] 北米における木本種数の等高線。気温と降水量の両者と相関する。

バイオームの境界

バイオームの境界は、多くの場合段階的に生じるが、地形のヘテロ性（南斜面か北斜面かなど）に応じて、パッチ状に移行する場合もあるし、山岳地の森林限界のように急に生じる場合もある。

[図 6-5a] 南房総における二次林の分布

[図 6-5b] 森林限界

森林生態系を成立させる条件

十分な暖かさと水の供給の両者が必要。

は、以下の 2 式をおおよそ満たす範囲である（岩坪五郎「森林生態学」文永堂出版）。

T は年平均気温(°C)、P は年降水量(mm)である。

$$T > -5$$

$$T < 42 \times \log P - 106$$

ただし、たとえ冬の寒さが緩く上の条件を満たす地域でも、夏期（成長期）の平均気温が 7～8°C 以下の地域には通常木本は生存できない。夏期の平均気温が高ければ、東シベリアのように冬期の気温が極度に低い地域でも森林が成立する。このような温度条件は、Shrub(低木林・灌木林)などでは少し緩和される。これら条件が生じる主な理由として挙げられるのは、森林は幹の維持に多くのエネルギーを消費するため、一年を通じた生産量の閾値が高いからというもの。また、高い生産量の達成には、より多くの葉を必要とし、実際に森林は多くの葉を有している。そのため、蒸散量が多くなり、より多量の水が必要となることが降水量の条件として生じる。

山火事の頻発する地域では森林が発達しないこともある

[図 6-6] リモセンから推定した世界の山火事発生頻度分布

[図 6-7] 山火事が生じたときの木本死亡率。大きなサイズの木は、生き残りやすい。

常緑性と落葉性

落葉は、温良不足や水不足の時に、予め葉から窒素などの養分を回収した上で、葉を脱落させる戦略。

葉を落とす Cue は、一般に、気温、日長、そして乾燥シグナルである。この Cue が適切に設定されていることは、植物の栄養収支において重要。早すぎると年間光合成量を低下させてしまうし、遅すぎると葉が霜でダメージを受け、そしてダメージを受けた葉からの栄養分の回収は困難になる。展葉させるタイミングも、同様に大切である。

[図 6-8] 一月の平均気温と展葉開始日の関係の例

なお、寒い気候帯には常緑針葉樹林が分布する。寒い気候帯は、一年の成長期間が短く毎年新しい葉を生産することが効率的でないため、脱水や霜害への耐性の高い針葉（細く堅くワックスで覆われている）を有する樹種が有利になるからだと考えられている。東シベリアの様に冬期の寒さが極めて厳しく、しかし夏期には十分暖かくなる環境では、落葉性針葉樹であるカラマツが分布する。

[図 6-9] モンスーンアジアでは、緯度と共に、常緑と落葉が順次縞状に切り替わっていく。

なお、亜寒帯で常緑性の針葉樹林が分布している理由としては、気候だけでなく、栄養塩の不足も関与している可能性も高い。落葉時に全ての栄養塩が葉から回収できるわけではないため。

バイオーム分布の予測

[図 6-10] ケッペンの気候区分。Köppen が 1923 年に考案した気候区分で、月平均降水量と月平均気温を用いる。用いる変数はシンプルだが、アルゴリズムは結構複雑。これによって、全球植生を大雑把に再現することはできるものの、イナイチな地域も多い。

[図 6-11] Holdridge の気候区分。生物気温（0℃以下の日は、全て 0℃と考える）と降水量に加えて、潜在蒸発量も考慮に加えた区分法。乾燥度の目安を考慮に入れ、より直接的に植生にとって水が十分に供給されているかを反映させているため、ケッペンの気候区分よりも若干の改善が行われたとも言える。ただし、いずれも年平均の値のみを用いているので、例えば東シベリアのカラマツ林体など、冬期の気温が極端に低いことで成立する植生帯などは再現できない。

[図 6-12] Whittaker の植生型。年平均気温と年降水量のみを考慮に入れたシンプルな区分法。

現在でも、これら古典的な生物地理学的な成果は、動的全球植生モデル (DGVM) の構築に利用されている。

7. 植生分布の変化

参考資料：「Vegetation-Climate Interaction」 3章、「森林生態学」

遷移

植生図には、一般に極相状態の植生が図示される。しかし、人為や山火事などの攪乱が頻発する地域では、遷移（Succession）の過程にある二次植生と極相植生の空間的なモザイクが見られる。遷移は、その切掛けとなった攪乱の強度により、一次遷移と二次遷移に分けられる場合がある。

一次遷移：火山跡地、砂丘、河岸など土壌が持ち去られた状態からスタートする遷移

二次遷移：山火事、森林伐採など、土壌には大きな攪乱を受けなかった状態からスタートする遷移。「一年生草本→多年生草本→陽樹→陰樹」というパターンが一般的。攪乱の強度によって、このカスケードのどこから遷移が始まるかが決まる。例えば、軽度の伐採であれば切り株からシュートが伸びてくることがあるので、草本が繁茂する前に木本が成長することができる。

先駆種：攪乱跡地にいち早く侵入、繁茂する樹種。軽い種子を持ち、材密度が低いなどといった特徴を持ち、迅速に侵入・成長できるが、最大樹高は低く、寿命も短いことが多い。

陽樹：最低限必要な光合成量が高めで、比較的明るい場所でのみ成長が可能な樹種。

陰樹：最低限必要な光合成量が少ないため、比較的暗い場所の成長が可能な樹種。一般に、明るい条件では、上記の陽樹よりも成長が悪く、競争に勝てない。

一次遷移の場合、開放された地域では光は十分に足りているが、土壌の養分資源は限られている。そのため、植生の進入に伴う土壌の発達、初期の遷移のトリガーとなる。一次遷移でも二次遷移でも、遷移の後半においては、土壌・光資源の利用において、より節約的（耐陰性が高く養分利用効率の高い）な種が極相の植生を形成する。

[図 7-1] アラスカで観測された河岸段丘における一次遷移の様子。I～II：攪乱頻度も高く、土壌表面に塩類も蓄積しており、植物にとってストレスの高い環境。III～IV：草本や、痩せた土地でも定着可能な先駆樹種のヤナギやハンノキが侵入し土壌の形成が始まる。特にハンノキは窒素固定を行う根粒菌が共生しており、土壌の窒素含量を高める。V：土壌条件がある程度好適になると、陽樹であるバルサムポプラが侵入する。VI～：続いて、陰樹であるシロトオヒが侵入し、次第に優占種となる。

[図 7-2] 日本において観察される典型的な二次遷移。一年草→多年草→陽樹（アカマツやカバノキ属）→陰樹

[図 7-3] 東シベリアのカラマツ（落葉性針葉樹）林帯における山火事後の植生遷移。火災強度や地下氷の量に応じて、辿る遷移の経路が異なる。

氷期－間氷期サイクル

地球では最近 10 億年の間に 4 回の大きな氷河期が生じたが、そのうち最も新しいものは 4000 万年前に始まり、これは現在も継続中である。氷河期の間も気候は一定ではなく、そのうち、より寒冷な時期が「氷期」、より温暖な時期が「間氷期」と呼ばれており、現在は 1 万 2000 年ほど前から続く間氷期であると考えられている。

[図 7-4 過去 41 万年における全球平均気温の変化。現在は、12000 年前から続く間氷期で、この時代を Holocene（完新世）と呼ぶ。最終氷期から Holocene への移り変わりは、約二万年前の最終氷期極相期（LGM）より約一万年後に、数十年のうちに急速な温暖化が生じ（地域によっては年平均気温が 5～20℃も上昇した）、移行が完了。

このように、比較的正確な記録の残っている氷期-間氷期サイクルにおいては、急激な温暖化と、その後のゆっくりとした（しかしながら、やがて加速）寒冷化というパターンが分かる。これは、温暖化について正のフィードバックがあることの間接的な証拠と考えられる。

過去の気候変化に対する植生の反応

花粉化石の分布より、過去の気候変化に対する植生分布の反応を、大雑把に推定することが出来る。氷期には、より低温と乾燥とに適応した植生が広がっていた。

[図 7-5] 現在と LGM の植生分布（全球）

[図 7-6] 現在と LGM の植生分布（北米とヨーロッパ）

[図 7-7] 北米における過去 21500 年間の、Spruce(トウヒ)と Oak(カシ)の分布変化。気候変動に対して、比較的スムーズに木本の分布が追従した例。出典：Davis et al. (1988)。

気候変動に対して植生の拡大的变化が完了するまでには、数 100～数千年の時間が必要な場合がある。しかし、海や山脈などで隔離された地域については、さらに時間がかかる場合がある。

[図 7-8] イングランドにおける晩氷期の気温変動。14500 年前の温暖化から、12500 年前の再びの寒冷化まで、結局森林が広がることはなかった。この温暖化の始まる前のイ

ングランドは、ツンドラや草地に被覆されており、殆ど森林が広がっていなかったのが原因であると思われる。

花粉化石の分析からは、それぞれの樹種が、様々な速度で分布を拡大することが分かった。また、分布拡大のルートも様々であった。そのため、現在と過去とでは、**Biome**の分布だけではなく、**Biome**の構成が異なっているケースもある。例えば、15000年前と現在の熱帯林は、その種構成が大きく異なっていることが知られている。また、**Steppe-Tundra**は最終氷期には一般的な**Biome**だったが、現在では殆ど見られない

[図 7-9] 東イングランドにおける **Scot Pine** の花粉化石量の時系列変化。現在の間氷期が始まると、**Scot pine** や **Silver birch** (カバノキ属) は一気に北部ヨーロッパへ分布を拡大した。これらの樹種はいずれも、風で散布される軽い種子を持ち、耐寒性が強く、薄く痩せた土壌でも生存可能であり、またレフュージア(逃避地、待避場所という意味)を北部ヨーロッパに持っていた可能性が高い。

[図 7-10] ブナのミトコンドリア DNA ハプロタイプ分布。最終氷期の日本列島において、ブナは北緯 38°C以南のレフュージア(大きな黒点が候補地)にのみ残存していたと考えられる。この分布図からは、現在の間氷期に入ってブナは直近のレフュージアを起点に分布が拡大していった様子がうかがえる。出典：Davis et al. (1988)。

しかし、一気に分布を拡大させる樹種の全てが、そのような迅速な分布拡大をもたらす形質を持っているとは限らない。例えばヘーゼルナッツは重い種子を持つが、現在の間氷期が始まりごく短期間に東イングランド全域を覆ったことが知られている(ただし、これには先史時代の人間が関与した可能性もある)。植生の移動に関しては **by chance** な部分も大きいと思われる。

ヤンガードライアス期終了(11500年前、数年で 7°Cという非常に急激な温暖化が生じた)に伴い、木本がヨーロッパ南部から北部へ分布を拡大した。その際には、最初に到達した樹種が純林を形成することがしばしばあり、そのような純林は、やがて複数の樹種から構成される森林へ移り変わっていった。東イングランドでは、侵入した樹種は 31~158年毎に数を倍増させ、数 100年から 2000年ほどかけて、安定状態に達した北ヨーロッパに森林の侵入が遅れた理由としては、根に共生する菌類が不在だったことも、一つの可能性として挙げられている。

現在の気候変化に対する植生の反応

特に北極周極域において、植生変化の傾向が顕著。山岳の森林限界高度が上昇したとの報告も多い。周極域に限らず、様々な地域で観察されるのが、植物種の分布北限が拡大したというもの。ただし、これらが必ずしも気候変化のみで生じたとは言えない点に注意。大気中 CO₂濃度の増大の影響かもしれないし、都市化の影響かもしれない。

[図 7-11] 過去 120 年間の全球平均気温

[図 7-12] カナダ北部における 20 世紀後半の植生変化。ハンノキの侵入が観測される。
出典：Stow et al. (2004)。

[図 7-13] リモートセンシングデータ (NDVI) より推定した北極周極域における 1982 年～1999 年の緑化傾向。出典：Stow et al.(2004)。

分布だけではなく、フェノロジー（生物季節）にも大きな変化が見られている。

[図 7-14] 東京の中心部では、周辺部よりも一週間早く桜が開花する。これは都市化に伴う温暖化が原因と思われる。

近未来の気候変化に対する植生の反応

現在の植生分布と気候分布との対応を利用することで、樹種毎に、それらが存続できるための気候条件 (**Climate Envelop**) が推定できる。これを、予測される気候環境分布に適用して、将来の植生分布を推定することが可能。但し、このような手法による予測は、植生の分布が気候の分布に直ちに追従できることを仮定している。また、樹種分布は気候だけではなく、多種との競争の結果であるので、同時に分布する樹種の構成が変化すると、Climate Envelop にも少なからず影響が出る点に注意が必要である。

[図 7-15] Sugar maple の分布図、(a)現在、(b)2090 年に予測されている気候条件

花粉化石の記録から推定される、過去の温暖化に対する木本種の分布拡大速度は、ヨーロッパで 0.02～2km / year、北米大陸で 0.08～0.4 / year。現在の温暖化の速度は 5km / year に相当するため、今後、植生の分布は気候変化に追従できない期間が長く続くことが予測されている。気候適応域の狭い植物種の中には、絶滅するものも出てくるかもしれない。

ただし、植生分布変化速度に関しては、上の数値はあくまでも一つの目安である。実際の速度は、現在の植生分布（特にレフュージアの有無）・地形（特に海峡や山脈などのバリア）・フラグメント状の土地利用などの人間活動、等々の影響を受けるため、非常に不確実。

他方で、最終氷河期以降の急速な温暖化時に、より寒冷な気候に適応した森林が一気に枯死したという証拠は少なく、温暖化したところで現在存続している森林は引き続き存続できるケースが多いと考えられる。しかし例外もあり、アメリカのニューイングランド地方南部では、ヤンガードライアス期の終わりに、幾つかの亜寒帯性針葉樹種が約30年で姿を消した。

[図 7-16] 熱帯雨林における、乾燥ストレスに伴った木本死亡率の上昇。黒線はボルネオ島（インドネシア）のデータに対して、灰色線はアマゾンのデータに対して、それぞれの **best-fit model** を示したもの。ボルネオの熱帯樹は、アマゾンの熱帯樹よりも、乾燥ストレスに弱い。出典：Phillips et al.(2010)。

黒点：ボルネオ、灰色：アマゾン、白点：それ以外の熱帯域

上段：死亡率の絶対値変化、下段：死亡率の比率変化

8. 動的全球植生モデル (Dynamic Global Vegetation Model, DGVM)

参考資料：「新しい地球学」1章4節 + 佐藤 (2008)

いかに DGVM は生まれたのか

[図 8-1] 過去 35 年間の気候モデルの発展。それぞれ独立に開発された要素モデル群 (白抜き Box) が、次々と気候モデル (色つき Box) へ結合されていった様子を示す。IPCC 第 3 次評価報告書の元図を加筆訂正した。

現在の長期 (数十年以上の時間スケール) 気候変動予測モデルにおいては、AGCM に動的全球植生モデル (DGVM; Dynamic Global Vegetation Model) を結合し、気候変化に対する、植生の分布と機能の変化を考慮に入れる事が一般的となりつつある。

以下に DGVM が誕生するまでの陸面モデル発展の流れを俯瞰する。

バケツモデル (例 : Manabe 1969) :

[図 8-1 左] 真鍋(1969)は、初めて AGCM に陸面過程を導入した。そこでは、陸面の各格子は巨大なバケツと仮定され(Budyko の Bucket Model)、降水がそのバケツに溜まり、バケツの容量以上の降水は直ちに流出し、そしてバケツの水量に応じた蒸発散が生じる。バケツの深さ (土壌の最大保水量) は、土壌の種類に応じた間隙量や土壌の厚さに応じて変わる

$$\text{顕熱交換速度, } H = \frac{T_s - T_r}{r_a} \rho C_p$$

$$\text{潜熱交換速度, } \iota E = \beta \left(\frac{e_s - e_r}{r_a} \right) \frac{\rho C_p}{\gamma}$$

C_p, ρ : 空気の定圧比熱と密度

T_s, T_r : 地表面と参照高度の温度

e_s, e_r : 地表面と参照高度の水蒸気圧

r_a : 空気力学的抵抗 (風速の関数)

ι : 水の蒸発熱

β : 蒸発効率 (0.0~1.0)。バケツモデルでは、この係数を土壌の乾湿状態のみで決定させ、植生の効果は考えない。土壌が湿っているときほど、値は大きくなる。

γ : 乾湿計定数

植物生理的モデル (例 : Dickson 1987) :

[図 8-2 左&右] 陸面はバケツの上に葉群が覆った構造を持つと仮定する。このような仮定は Big leaf と呼ばれる地表の蒸発散速度が気孔抵抗によって制御される。なお、気孔抵抗には Jarvis 型モデルが用いられている。

$$\text{潜熱交換速度, } \lambda E = \left(\frac{e_s - e_r}{r_a + r_c} \right) \frac{\rho C_p}{\gamma}$$

$$\text{キャノピー抵抗, } r_c = r_{st} / LAI$$

$$\text{気孔抵抗, } r_{st} = \{g_{max}(\text{PAR}) \times f_1(\text{飽差}) \times f_2(\text{気温}) \times f_3(\text{葉の水ポテンシャル})\}^{-1}$$

g_{max} : 最大気孔コンダクタンス

f_1, f_2, f_3 : ストレス関数

静的植生モデル (例: Ito & Oikawa 2002) :

[図 8-3] 植物生理学的モデルでは、植生の葉群のみを考慮に入れていたが、このモデルでは植生を葉・幹・根・土壌有機物などといった炭素プールで表現する。葉で取り込まれた光合成産物は、幹や根の成長に使われ、植物帯の各炭素プールからの枯死脱落物は、土壌有機物プールへ加わる。このような要領で陸域生態系内部の炭素プールをシミュレートし、その結果として炭素プール量とフラックス速度を出力する。植生タイプの分布は固定されており、これにより静的モデルと呼称される。

動的全球植生モデル (例: Friend et al. 1997, Sitch et al. 2003, Sato et al., 2007)

[図 8-4] DGVM では気候変動に応じて植生分布が変化する。植生を変化させるために、PFT 間の競争などを扱う植物個体群動態と、山火事などの攪乱を扱う為のサブモデルが結合されている。他の特徴は静的植生モデルに準じている。

初期の AGCM-DGVM 結合実験

Foley et al. (1998): AGCM に DGVM を結合させたシミュレーション研究。しかし、ここで行われたのは AGCM-DGVM 結合モデルのコンセプトを示すための簡易的な実験のみである (大気中 CO₂ 濃度は現在の値で固定、SST 分布固定、植生の構造や機能が十分な平衡状態に到達する以前の状態を解析)。

Cox et al. (2000): DGVM を結合した AGCM による、最初の現実的な気候予測実験。IPCC の Business as usual 炭素排出シナリオを仮定したシミュレーションにおいて、1850 年から 2100 年にかけての全球平均気温の変化は、植生分布が現在のまま変わらないと仮定した場合には 6°C の上昇、植生分布が気候変化に応じて変化するとした場合には 8°C の上昇と予測。この差が生じた主な理由は、アマゾン盆地において予測された大規模かつ急速な森林崩壊である。

[図 8-5] 大気・海洋・陸面間の炭素循環を考慮に入れた AGCM によって予測された、21 世紀中の(a)気温、(b)降水、(c)植生炭素、の変化。Cox et al., (2004)より転載。2090 年からの 10 年と 1990 年からの 10 年とで、それぞれ平均値を算出し、その差を描画した。

この急速な森林崩壊を生じさせた機構：化石燃料起源の CO₂ が、アマゾン盆地の気温を上げ降水量を下げる。それによってアマゾンの森林の崩壊が始まると、その枯死物に含まれる大量の炭素が大気中に供給され、アマゾン盆地の乾燥化と温暖化を更に加速させる。同時に、CO₂ 濃度の増大は気孔抵抗を上げるため、アマゾン盆地における地表から大気への水の流れを弱め、更なる降水量の低下と地表面温度の上昇をもたらす。

このシミュレーション結果には、その後、批判も多く出ている。しかしこの研究は、たかだか 100 年スケールの気候変動を予測する上でも、植生分布変化が多大な影響を与えうることを初めて定量的に示した事で、DGVM を発展させることに対して大きなモチベーションを与えた。

DGVM は植物動態過程をいかに扱っているか

[図 8-6] 初期の DGVM において一般的な植生被覆の扱い方。一つの陸面グリッドは、単一の PFT に被覆されたモザイクから構成される。各モザイクは一つの「平均個体」によって代表される。各モザイクの単位面積あたり生産量などに応じて、その大きさが徐々に変化していく。出典：Prentice et al. (2007)。

上のような単純な植生被覆変化の扱いは、もちろん、現実のプロセスを反映したものではない。このように、複雑なプロセスを持つ現象を単純な関数で近似的・経験的に扱う手法はパラメーター化と呼ばれ、例えば AGCM における雲の発生過程などに利用されている。しかし、一般にパラメーター化は、膨大な観測データの集積がある事象に対してのみ有効に活用できる手法であり、気候変動に伴った植生変化の応答速度などといった、システムチックな観測データの極めて少ない事象に対して適用することには無理がある。

[図 8-7] 動的植生モデル Hybrid3 (Friend et al. 1997)における木本個体間の光競争の扱われかた。佐藤 (2008)より転載。木本は個体ベースで扱われ、光と空間を巡る個体間競争を行う。この競争では、鉛直一次元方向の葉群分布のみを考慮に入れ、光は上か

ら下へと透過しながら、透過する葉群の葉量に応じて減衰していく。そして、各葉群の鉛直方向の位置に応じて光資源が個体間に分配されていく。

ここで扱われている、局所的な資源（太陽光）をめぐる木本間の競争は、既存の森林が別のタイプの森林に置き換わるケースの植生変化過程において、中心的な役割を演じると期待される。

[図 8-8] 既存の森林に、新しい気候環境に適応した樹種が侵入する様子 of 模式図。(a) 密な森林では林内が暗く稚樹の成長は阻害されている。(b) 大木が枯死すると、明るいギャップが形成される。(c) このギャップにおいて、稚樹の間で光や空間を巡る競争が生じる。(d) 新しい気候に適応した樹種が、最も高い確率でこの競争に勝つと期待されるため、開いたギャップを占有する。たとえこの森林で優占していた木本種が新しい気候環境で生育できても、新たに侵入した樹種との競争に勝つことができなければ、(a)～(d) の過程が繰り返されることで、森林全体の樹種の交代が徐々に生じる。

したがって、Hybrid3 のようなギャップ動態が導入された DGVM は、少なくともそのようなケースの植生変化においては、気候変動と植生変化との間の時間遅れを、より妥当に出力すると期待される。

また、ギャップ動態を導入した DGVM には、次のような利点を併せ持つと考えられている。

1) 植物個体群動態の素過程を、例えば PFT ごとの定着率や死亡率といった野外において直接観測可能な量で扱っている。そのため、少なくともローカルスケールにおいては、モデルの改良に向けた見通しが立てやすい。

2) 森林の水平方向における光環境の不均一性を扱うことは、これは森林の総生物量を正しくシミュレートするために重要。Pacala & Deutschman (1995) は、ギャップ動態モデル SORTIE のシミュレーションにおいて、森林全体の平均的な光環境を仮定した場合では、通常の不均一な光環境を扱った場合に比べて、森林の総生物量が半分程度になってしまうことを示した。本来ギャップの下はとても明るいいため森林は速やかに再生されるが、これを森林全体の平均的な光環境で扱ってしまうことで、森林の再生が大幅に遅れてしまうためである。

3) 個体サイズ依存の過程を直接的に扱うことができる。例えば、山火事が起きたときの木本の死亡率は小さな個体ほど高いと知られており、このような死亡率の個体サイズ

依存性を考慮しなければ、草原帯に大きな木本が疎らに分布するというサバナ地帯の特徴的な景観が説明できない事が示唆されている(Scheiter & Higgins, 2009)。

4) ギャップ生成や森林火災など攪乱インシデントからの植生回復における、初期遷移種から後期遷移種への遷移を陽に扱うことができる。攪乱依存の木本種は、後期遷移種の木本種に比べ材密度が低い傾向があるため、この過程を無視すると、熱帯多雨林の生物量蓄積量を過剰に推定してしまう場合がある(Sato 2009)。

現在の DGVM の問題・課題

[図 8-9] 様々な DGVM における、全球陸域炭素修理の時系列変化。21 世紀末における予測結果は、正から負まで大きくばらつく。出典：Purves & Pacala (2008)。

[図 8-10] 気候-炭素フィードバックを予測する上で、陸域生態系の機能の不確実性が、最も大きな問題となっている。出典：IPCC 第四次報告書より改変。

References

この授業のネタ本

「Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology」 Chapin III et al. 編, Springer

「Terrestrial Ecosystems in a Changing World」 Canadell et al. 編, Springer

「Vegetation-Climate Interaction, 2nd edition」 Adams 著, Springer

「新しい地球学」 渡邊 et al. 編, 名古屋大学出版会

「地表面に近い大気の科学」 近藤純正 著, 東京大学出版会

「生物地球化学モデルの現状と未来」, 日本生態学会誌, 58(1), 11-21.

「森林生態学」 岩坪五郎著, 文永堂出版

図表の出典

Ball et al. (1987) Progress in Photosynthesis Research, edited by J. Biggens, pp. 221-224, Martinus Nijhoff Publishers, Dordrecht.

Bonan et al. (1992) Nature, 359(6397), 716-718.

Charney et al. (1975) Science, 187(4175), 434-435.

Claussen (1997) Climate Dynamics, 13(4), 247-257.

Cox et al. (2000) Nature, 408(6809), 184-187.

Dickson (1987) Advances in Space Research, 7(11), 17-26.

Foley et al. (1994) Nature, 371(6492), 52-54.

Foley et al. (1998) Global Change Biol., 4(5), 561-579.

- Foley et al. (2003) *Front. Ecol. Environ.*, 1(1), 38-44.
- Friend et al. (1997) *Ecol. Model.*, 95(2-3), 249-287.
- Gibbard et al. (2005) *Geophys. Res. Lett.*, 32(23).
- Ito and Oikawa (2002) *Ecol. Model.*, 151(2-3), 143-176.
- Jarvis (1976) *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 273, 593-610
- Kanae et al. (2001) *Journal of Hydrometeorology*, 2(1), 51-70.
- Kutzbach et al. (1996) *Global Biogeochemical Cycles*, 10(4), 727-736.
- Lee et al. (2005) *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(49), 17576-17581.
- Leuning (1995) *Plant Cell and Environment*, 18(4), 339-355.
- Manabe (1969) *Monthly Weather Review*, 97(11), 739-774.
- Ohta et al. (2001) *Hydrological Processes*, 15(8), 1459-1476.
- Pacala and Deutschman (1995) *Oikos*, 74(3), 357-365.
- Phillips et al. (2010) *New Phytol.*, 187(3), 631-646.
- Prentice et al. (2007) *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*, edited by J. G.
- Purves and Pacala (2008) *Science*, 320(5882), 1452-1453.
- Sato (2009) *Forest Ecology and Management, For. Ecol. Manage.*, 257, 2277-2286.
- Sato et al. (2007) *Ecol. Model.*, 200(3-4), 279-307.
- Scheiter and Higgins (2009) *Global Change Biol.*, 15(9), 2224-2246.
- Shukla et al. (1990) *Science*, 247(4948), 1322-1325.
- Sitch et al. (2003) *Global Change Biol.*, 9(2), 161-185.