

7. 植生と気候との相互作用と、動的全球植生モデル

佐藤 永

7-1 気候-植生間における相互作用

地球の気候環境は絶え間なく変化し続けており、決して安定していない。例えば、大規模な氷床が北半球と南半球に両方に発達する時代を氷河期と呼ぶが、最近 10 億年の間に 4 回の大きな氷河期が生じたと考えられており、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（ベアリング & ウッドワード, 2003）。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 11500 年ほど前から続く間氷期とされている（図 1）。なお、この現在の間氷期は特に完新世と呼ばれる。このように気候が変動する要因としては、地球の軌道要素の周期（図 2）・海洋大循環の変化・火山活動・大陸配置の変化・太陽活動の変動などが挙げられているが、そのメカニズムは完全には解明されていない（大河内, 2008）。そのような気候変動を生じさせる要素の一つが、炭素・水・放射エネルギーの流れに関する大気-陸面間の相互作用である。本章では、まずこの相互作用が、いかに気候と植生の変動に関与してきたのか、古気候や古生態学的な知見が豊富に得られている現在の間氷期から例を 2 つ挙げる。なお追加的な説明として、Box1 では、人間活動による土地改変が気候を変えた事例を紹介する。

[Box1] 人間活動による土地改変が気候を変えた例

都市化に伴ったヒートアイランド現象は、土地改変が気候に変化を与える最も身近な例だろう。都市部では、陸面から植被が取り除かれ、また地表面がコンクリートやアスファルトで覆われて保水力が低下するために、蒸発散速度が低くなる。この場合、地表面から気化熱として奪われる太陽光エネルギーの割合が減るために、都市部の気温は高くなる。また、大面積で行われる農業によって気候が変化したという例が、世界の様々な地域から報告されている。例えばイスラエル南部では、20 世紀後半に耕作地が急拡大し、それに伴って灌水量が増加した。これが地表から大気へ供給される水蒸気量を増やしたことにより、1950 年代には平均 5mm 程度であった 10 月の降水量が、1980 年代には 20mm 程度まで増加したと見積もられている（Bengai et al., 1993）。

このような気候応答は、植生改変の地理スケールに応じて異なる場合がある。アマゾン盆地の南部では、1970 年代後半より大規模な森林伐採が行われてきたが、この伐採跡地では周囲の森林帯よりも、雲の量と降水量が高くなる傾向が生じている。他方で、気候シミュレーション研究では、熱帯雨林の伐採は陸面からの蒸発散量を減らすなどによ

って大気-陸域間の水循環を弱めるため、雲と降水量の減少を予測することが一般的であり、この観測傾向と矛盾する。実際に観測ベースでの研究からも、熱帯林における降水の25~56%が、その熱帯林からリサイクルされたものであると推計されている。この矛盾は、検討する地理スケールの差によって生じたものと説明されている。すなわち、広大な森林帯に囲まれた森林伐採跡地では、蒸発散量が減少することで日中の気温が周囲よりも高くなる。そして周辺よりも高い気温は、この地域に上昇流と低気圧を発生させ、これが周囲の森林帯から湿った空気を呼び寄せ、その空気を上昇させて、雲と対流性降雨を発生させるのだと考えられている (Aragao, 2012)。しかし、伐採された面積が更に大きくなり、たとえ上昇流が発生しても周囲から湿った空気が集まらない状況になったときには、気候シミュレーションの予測通りに、降水量の減少が生じると考えられている。

7-1-1 熱帯乾燥域における例

最初の例は、いわゆる「緑のサハラ」である。約11500年前に最終氷期が終わってから約6000年前までの間、アフリカのサハラとサヘル域は、今日よりも湿潤であったことが、花粉化石・堆積物・考古学上の証拠から分かっている (Kutzbach, 1988)。また、この湿潤な環境下においてサハラ・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。この湿潤な気候の理由は、一つは、当時の地球軌道の前では太陽放射量の季節変化が現在よりも大きかったことである。陸面は海面よりも熱しやすく冷めやすいという性質を有しているため、太陽放射量の季節変化が大きくなるにつれて、夏期の陸面と海面との温度差が高くなる。この場合、夏のモンスーン (季節風) がより活発になるため、より多くの水蒸気が海洋から内陸へ輸送されるというわけである (注1)。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生じないことが、その後の大気循環モデル (注2) を用いた定量的な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分布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のだと説明されている。

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、可視領域の太陽放射 (以下、短波とよぶ) が地表面で反射される比率をアルベド (反射能) とよぶが、一般に砂漠は植生帯よりもアルベドが低く (表1)、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。温度の下がった大気は重くなるため、高気圧が発生し、大気の下降流が発生することで雲や降水量が減

少する。雲は地表からの赤外放射を吸収し、その周囲を暖める機能を持つ。このため、雲量の減少は大気境界層上端の気温をさらに低下させて、高気圧を強める。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（すなわち、湿潤化、気温低下、そして雲が増えることによる地表面放射量の緩和）する。以上の説明は、砂漠と植生の違いが陸面のアルベドに与える影響のみを考えており、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、Kutzbachら（1996）やClaussen（1997）は、植生の蒸発散速度への影響なども考慮に入れた、より現実的なシミュレーションにおいても、Chaneyらの考えた機構が実際に機能することを明らかにした。

注1：地球には、赤道付近で暖められ上昇した空気が緯度30度付近で下降するという、大きな大気の流れがある。この大気の流れはハドレー循環と呼ばれるが、この循環において、上昇流に含まれていた水蒸気の大部分は上昇の過程で雨や雲として失われているため、下降流が吹き付けるアフリカ北部などの地域は、そもそも乾燥し砂漠となりやすい。「緑のサハラ」問題は、このハドレー循環とモンスーン循環の相対的な強度変化、という視点で捉える方が的確である。

注2：地球全体の気候循環をシミュレーションするAGCM（Atmospheric General Circulation Model）のこと。日本でもAGCMと呼ばれる事も多い。その実体は、複雑なコンピュータープログラムであり、そこでは流体運動を記述する方程式に、太陽放射・蒸発・雲の生滅・降水に伴うエネルギーの変換や移動という熱力学的要素を加えて、地球という回転球体の表面に広がる大気の流れを数値的に計算する。

7-1-2 亜寒帯域における例

もう一つの例は、7000年前から5000年前にかけての温暖化と、亜寒帯林の北進との関係である。この時期は、約11500年前から現在まで続く間氷期において最も温暖な時期であり、完新世の気候最温暖期と呼ばれている。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。しかし大気循環モデルのシミュレーションでは、現在と当時の地球軌道の違いだけでは、約1.8°Cの気温上昇のみが説明可能である（Foley et al., 1994）。そして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ものであると説明されている。

ここで温暖化を加速した機構とは、ツンドラが亜寒帯林に変化した事による、アルベドの低下である。亜寒帯域では、一年の長い期間が積雪に覆われるが、森林では木の幹や枝が雪面を覆い隠すため、ツンドラに比べアルベドが著しく低く、より高い割合の太陽

放射を吸収して周囲を暖めるのである。この機構の潜在的な影響は極めて大きく、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大気循環モデル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が示されている (Bonan et al., 1992)。

ただし、このシミュレーションでは、森林の除去が大気中 CO₂ 濃度に与える影響を一切考慮していない点に注意しなければならない。陸面には、生物量として 450~750Pg (注 3)、土壌有機物として 1400~1600Pg もの炭素プールがあると推定されており (伊藤, 2002)、これらの大きさは植生帯分布の変動によって変化する。大気中に CO₂ として存在する炭素量は、380ppm の時に約 835Pg と計算できるので、陸域生態系には大気中 CO₂ のおおむね 2~3 倍の炭素が貯蔵されている。よって、これら陸域生態系における炭素貯蔵量の変動は、温暖化ガスである CO₂ 濃度の影響に大きく影響する。

(注 3) 炭素換算の値。なお、1Pg は、1G トンまたは 10 億トンに等しい。

7-2 動的全球植生モデル (DGVM) の誕生

このように、炭素・水・放射エネルギーの流れに関する大気-陸面間の相互作用は、気候変動において大きな役割を有しており、これを無視しては、高い確度で気候変動を予測できない。そこで現在の気候変動予測モデルにおいては、大気循環モデルに動的全球植生モデル (DGVM; Dynamic Global Vegetation Model) を連動させることで、陸面と大気との間における水・熱・放射エネルギー交換と、植生が保持する炭素量変化を考慮することが一般的となりつつある。動的全球植生モデルは、気象データ・緯度・土壌条件などを入力し、植生・炭素・水循環の変化を、一定の時間間隔 (1 日ごと、または 1 ヶ月ごとが一般的) で出力する (図 3)。多くの動的全球植生モデルは、陸面物理・植物生理・植物個体群動態を扱うサブモデルから構成されており、またしばしば、山火事などの攪乱を扱うサブモデルが結合されている。本節では、気候学研究における陸面過程の扱いの変遷を紹介することで、動的全球植生モデルが生まれた背景を解説する。

7-2-1 大気循環モデルへの生物物理過程の導入

Manabe (1969) は、大気循環モデルにおいて地表面からの寄与を初めて考慮に入れた。そのモデルでは、地表は巨大な水槽を陸面の各格子に並べたものと仮定され、降水はその水槽に溜まり、水槽の容量以上の降水は直ちに流出し、そして水槽の水量に応じた蒸発散が生じる。すなわち水槽の水量が多いときには高い効率で、水量が少ないときには低い効率で、水槽の水を蒸発散させる。このようなモデル (一般に、水槽をバケツに見立て、バケツモデルと呼ばれる) には、その後、陸面の各格子が均一な葉群で覆われていると仮定する植物生理モデル (一般に Big leaf モデルと呼ばれる) が組み込まれ、

水槽からの蒸発散速度は生物物理過程によって制御されるようになった (Dickson, 1987) .

7-2-2 大気循環モデルへの陸域炭素循環の導入

その後、大気中の CO₂ 濃度変化を考えることが、長期の気候変動予測には欠かせないという認識が一般的となり、このような Big leaf モデルは陸域生態系の炭素収支を扱えるよう拡張された。これらのモデルにおいて植生は、蒸散に加えて光合成を行い、そして大気から取り込まれた炭素は幹や根といった生物量プールに転流される。葉群・幹・根の各生物量プールに溜まった炭素は、その一部が呼吸によって大気に戻され、また一定の回転率で枯死物プールへ流れていく。そしてその枯死物プール中の炭素は、いずれ分解され大気に戻り、ここで炭素は陸域生態系を一巡りする。なお、このあたりから、陸面モデルの開発は物理学者の手のみでは負えなくなり、植物生理学者や植物生態学者が加わるようになった。そのようなモデルにおいては、陸面は予め決められたタイプの植生で覆われ、それら植生タイプに応じたパラメーターセットを与えている。例えば、光合成により大気から取り込まれた炭素の幹生物量プールへの分配比率は森林帯で 30%、草原帯で 0% とし、したがって幹生物量は森林帯のみに蓄積されるといった具合である。このようなモデルで植生分布は、現在の植生分布データを与えられており、したがって気候変動に伴った植生分布の変化や、それによる大気-陸面相互作用の変化を検討できないという限界がある。

7-2-3 大気循環モデルへの植生分布変化の導入

その後、今後起こりうる気候変動は、かなり急速であるとの認識が広まるにつれ、植生分布を固定して扱うことの不適切性が懸念されるようになってきた。そこで、これらのモデルに、気候変化に応じて植生分布を変化させる仕組みが導入された。初期に導入された植生分布変化の方法は、いわゆる Bioclimatic envelop 法である。これは、気温や降水などの気候条件から、その気候における潜在自然植生を決定し、その潜在自然植生の変化に実際の植生被覆が直ちに追従するというものである。このようなモデルには、BIOME2, MAPSS, DOLY などがある (Melillo et al., 1995) .

しかしながら実際には、気候変化が植生分布の変化をもたらすまでには、相当な時間遅れがあるはずである。なぜならば、新しい気候環境に適応した植物が一定の個体密度に到達するまでには、その種子が侵入し、定着し、それが既存の植生との競争に打ち勝って、その被度を徐々に拡大していくという一連の植物個体群動態プロセスを経る必要があるからである。特に木本は寿命が長く、また定着から繁殖開始までにかかる期間も長いため、森林生態系の地理的分布が新しい気候分布に対して平衡に達するまでには、数千年以上も要するケースもあり得ることが、簡易的なシミュレーションによって示されている (甲山, 1996) . 事実、花粉記録から推定された最終氷期後の東イングランドに

おける森林拡大の例では、様々なタイミングで進出してきた樹種が、それぞれ 31~158 年ごとに個体数を倍増させてゆき、最終的に森林の樹木種数が安定な状態に達するまでに数 100 年~2000 年を要している (BOX1 を参照) .

[Box2] 古生態学的な証拠から推定された樹木の分布拡大の様子

過去の気候変動に伴った樹木の分布拡大速度は、古生態学的な記録の分析から 100 年あたり 5~100km 程度と推定されており、樹種間の差が大きい。北部ヨーロッパでは、約 11500 年前に最終氷期が終了すると、まずはヨーロッパアカマツ、カバノキ属、ハンノキが最初に分布を拡大した。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、そのような性質がツンドラや氷床退行後の荒地への速やかな進出を可能にしたと思われる。また、樹木の分布拡大においては、レフュージア (逃避地、待避場所という意味) の存在も重要であり、これら樹種は北部ヨーロッパにレフュージアを有しており、ここが種子の供給源となった可能性が高い。

植物が種子を通じて拡散していった経路は、オルガネラ (葉緑体やミトコンドリア) の DNA 多型の地理的分布から推定することができる。なぜならば、オルガネラ DNA は一般に母系遺伝するため、植物では種子を通じてのみ遺伝するからである。日本列島におけるブナのミトコンドリア DNA 多型の地理的分布からは、最終氷期の間、レフュージアに残存していた小さな群落が起点となって、現在の日本全国のブナ林へと拡大していった様子がうかがえる (図 A) . 特に、最終氷期のブナの北限であった北緯 38 度付近から、現在のブナの北限 (北海道の黒松内低地帯) にかけて分布するブナは 2 種類のミトコンドリア DNA のどちらかを有しており、これは単一または互いに近縁な少数群落が起点となって分布が拡大した痕跡とされている (戸丸, 2001) .

よって、レフュージアが存在せず、かつ海や山脈などで隔離された地域については、樹木の分布拡大が大幅に遅れる場合がある。例えば、最終氷期のイングランドでは、14500 年前から 12500 年前までの約 2000 年間、森林の成立が可能なほどの温暖な気候が一時的に生じたが、結局この期間に森林が広がることはなかった。これは、この温暖化な時期が始まる前のイングランドは、ツンドラや草地によって占められており、樹木の種子の供給源となりうる森林が殆ど存在していなかった事が主要因と考えられている (Adams, 2010) .

全球という地理スケールにおいて、植生分布が変わらないという仮定は、十年未満といった時間を扱う際には、妥当だろう。また、植生分布が気候変化に対して直ちに追従す

るという仮定は、数千年から一万年以上といった時間を扱う際には、妥当だろう。しかし地球温暖化の予測は、数十年後から数百年後といった時間スケールを対象とすることが多く、植生分布に関するいずれの仮定も適当では無い。

そこで、動的全球植生モデルは、そのような気候変化と植生変化との間の時間遅れを扱うために、それを制御している植物個体群動態プロセスを導入したモデルである。初期の動的全球植生モデルでは、まず植物を 3~9 種類程度の植物機能型 (PFT ; Plant Functional Type ; 亜寒帯性常緑針葉樹, 温帯性落葉広葉樹, C₄ 草本, などといった生態機能的な側面に基づいた植物の特徴型) に分類している。そして、全球を 50 km~300km の間隔の格子によって分割し、各格子には複数の PFT がモザイク状に、すなわち互いに排他的に、分布していると仮定する (但し、木本 PFT と草本 PFT は同じ場所に生育できる構造になっているモデルが多い)。そして、それぞれの PFT の単位面積あたり年間の純一次生産量といった個体群成長速度の指標を算出し、その差に基づいて翌年の各 PFT モザイクの被覆率を増減させている。このような手法を採用している動的全球植生モデルには、IBIS, LPJ, TRIFFID, SDGVM などがある。

7-3 初期の大気循環モデル-動的全球植生モデル結合実験

大気循環モデルに動的全球植生モデルを結合させたシミュレーションを最初に行ったのは、Foley ら (1998) である。この研究では、植生分布を気候に応じて変化させる条件においても、現在の気候と植生の分布が、おおよそとしては再現されることを示した。しかしここで行われたのは、そのような結合モデルの実現可能性を示すための簡易的な実験であり、例えば大気中 CO₂ 濃度は現在の値のままで変化させていない。観測事実によれば、1906~2005 年の 100 年間で地球の平均気温は約 0.74 度上昇したが、これはこの間における CO₂ を初めとした温室効果ガスの濃度増加を考慮しなければ説明できないとされている (IPCC, 2007)。よって、このように顕在化しつつある気候変動を予測するためには、少なくとも炭素循環の取り扱いは必須である。しかし、炭素循環を全球で取り扱うためには、陸面のみならず海洋の機能までも考慮する必要がある。何故ならば、海洋は巨大な炭素の吸収源であり (産業革命以降の化石燃料の燃焼と土地利用変化に伴って放出された CO₂ のうち、約 3 割が海洋に吸収された推定されている)、これを無視しては全球の炭素バランスを計算する事ができないからである。

Cox ら (2000) は、そのような大気・海洋・陸面間の炭素循環を考慮に入れた大気循環モデル-動的全球植生モデル結合モデルを用いて、IPCC 「Business as usual (IS92a)」炭素排出シナリオを仮定したシミュレーション実験を行った。その結果、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

昇となるとの予測が得られた。この予測の差の理由は、アマゾン盆地において生じる大規模かつ急速な森林崩壊である（図4）。アマゾン盆地においては、森林帯が蒸発散を促進するため、降水の多くが大気に戻されて再び降水となることで、内陸にも関わらず高い降水量を有している。しかし、大気中CO₂濃度の増大がアマゾン盆地に温暖化と乾燥化を生じさせるため、森林帯の崩壊が始まり、それに伴ってこの循環が弱まることで、更なる乾燥化と高温化が生じ、そして森林帯は更に崩壊するという正のフィードバックが生じる。同時に、大気中CO₂濃度の増大は気孔抵抗を上げるため、これも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る傾向を後押しし、更なる降水量の低下と地表面温度の上昇をもたらす。これらによってアマゾンの森林の崩壊が進行すると、その枯死物に含まれる大量の炭素がCO₂として大気中に供給され、これもアマゾン盆地の乾燥化と温暖化を更に加速させる。また、このシミュレーションでは考慮されていないが、乾燥化に伴った森林火災の頻度と強度の上昇や、森林伐採も、この変化を後押しすると指摘されている。

その後の研究の進展により、Coxらが予測した大規模かつ急速な森林崩壊が起こることについての反証が多く得られつつある。例えば、アマゾンの熱帯雨林は、気温の上昇や乾燥化に対して相当の耐性と回復力を持つことが明らかになり (Malhi et al., 2008), また、古気候学的知見と花粉化石からも、約8000年前から3600年前にかけて、アマゾン盆地は非常に乾燥したが森林面積はさほど減少しなかったと推定されている（ただし、より乾燥に強い樹種への置き換わりや、山火事頻度の増加に伴うサバナ帯の拡大は生じたようである） (Mayle et al., 2004)。このような乾燥耐性を引き起こしている植物生理メカニズムの一つと考えられているのが、湿潤な土壌深層から乾燥した土壌浅層へ、植物の根を介して土壌水を輸送するハイドロリックリフト（注4）である。この現象は、アマゾン盆地においても広く機能していることが確認され、これにより植生の乾燥への耐性が高まっていると考えられている (Oliveira et al., 2005)。実際に、アマゾン盆地では、乾期においても光合成速度も蒸発散速度も高い状態を保つという観測事実があり、また、ハイドロリックリフトを仮定しないと、アマゾン盆地の乾期における蒸発散量は過小に推定され、地表面温度が過大に推定されてしまうことが、シミュレーション実験によって明らかにされている (Lee et al., 2005)。

Coxらの研究は、このような批判を受けてはいるものの、たかだか100年先の気候変動を予測する上でも、植生分布変化が甚大な影響を与えうることを初めて定量的に示した事で、動的全球植生モデル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。また動的全球植生モデルが、気候変動予測の不確実性を低減させる上で、重点的に研究を行うべき地域やプロセスを、ある程度絞り込むことができることを示せたとも言える。実際に、2000年代以降におけるアマゾン盆地植生の高温乾燥に対しての脆弱性を巡る実証的・理論的な研究の顕著な進展は、Coxらの研究が大きなきっかけとなっている。

(注4) Hydraulic lift. この機構による水の移動は、土壌深部から浅部に向けて起きるとは限らないために、Hydraulic redistributionとも呼ばれる。植物の根は、能動的なイオン吸収などにより浸透圧が高い状態を保つことで、土壌からの吸水を行っている。よって、土壌がある程度以上乾燥すると、根から土壌へと逆方向に水が移動する。この時、同じ植物体が根を拡げる範囲に湿潤な土壌があると、その湿潤土壌から水を吸い上げ、乾燥土壌に放出するという水の輸送が生じる。この現象は、夜間や曇天時など気孔が閉じて蒸散が抑制される時に、顕著に観察される。

7-4 動的全球植生モデルに導入が進められる森林ギャップダイナミ

ック

7.2節で説明したような初期の動的全球植生モデルにおける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。このような、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（またはパラメタリゼーション）と呼ばれ、例えば大気循環モデル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、観測データの少ない事象に対して適用することには無理がある。

そこでFriendら（1997）は、より現実的な植生変動プロセスを導入した動的全球植生モデルであるHYBRID3を開発した。HYBRID3では、林冠優占種の樹冠程度の大きさである樹木群集をシミュレーションの単位とし、そのような林分のシミュレーションを一地点につき10個独立に行って平均することで、森林全体の代表値を得ている。各林分では、複数の木本個体が定着し、それら個体間で鉛直一次元方向の光競争を行う（図5）。ここで表現されている競争は一方向性であり、高層木の葉は下層木が受ける光量を減少させるが、逆に下層木の葉は高層木が受ける光量に影響を与えない。また、10個の林分の間は一切の相互作用は無い。このようにして植物の光競争における、一方向性、かつ局所的という特徴をモデリングしている。このような競争は、林冠木の枯死に伴う森林内の間隙（ギャップ）形成と再生というサイクル（ギャップダイナミック）を生じさせることで、森林の更新や遷移において中心的な役割を果たしている。そのためギャップダイナミックを扱うモデルは、もともと森林の構造や動態を説明する目的で開発が始まり、（Bugmann, 2001; 竹中, 2002）動的全球植生モデルなどの生物地球化学モデルとは異なる研究者コミュニティの元で発展してきた（竹中, 2002）。

ギャップダイナミックは、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6）。したがって、HYBRID3

のようなギャップダイナミックが導入された動的全球植生モデルは、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。さらに、ギャップダイナミックを導入した動的全球植生モデルには、次のような利点を併せ持つと考えられている。

1) ギャップダイナミックを扱うモデルでは、森林の構成単位として、木本個体、または樹高や樹種で分類した小グループ（コホート）を採用している。そのために、植物個体群動態の素過程（すなわち定着、競争、繁殖、死亡）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おり、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) 同じ理由により、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をモデルで再現することは困難である（Scheiter & Higgins, 2009）。

3) ギャップダイナミックを扱うモデルは、森林の水平方向における光環境の不均一性を扱うが、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も重要である。

Pacala と Deutschman (1995) は、ギャップダイナミックモデル 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ることを示した。本来ギャップの下はとても明る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うことで、森林の再生が大幅に遅れるためである。従来、ギャップダイナミックを考慮しない動的全球植生モデルにおいては、生物量のモデル出力が実測値から大きく乖離しないように、光合成速度や生物量回転率などを「調整」する必要があり、実際に起きている過程とモデル内における過程との差異を拵げていた。4) ギャップ形成や森林火災など攪乱からの植生回復における、初期遷移種（一般に耐陰性が低く、成長が早く、寿命が短い）から後期遷移種（一般に耐陰性が高く、成長が遅く、寿命が長い）への遷移を再現することができる。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を過剰に推定する場合がある（Sato, 2009）。

7-5 動的全球植生モデルにおいて、いかに種多様性を扱うか

このようにギャップダイナミックは、植生の動態とそれが物質循環に与える影響を、より現実的に扱う上で本質的に重要であるため、Hybrid3以降に開発された動的全球植生モデル、たとえばLPJ-GUESS, ED, SEIB-DGVM, そしてaDGVMにおいて導入が進められ

てきた。しかし、ギャップダイナミックの導入は、モデルが要求するパラメーターを大幅に増やしてしまう点にも留意しなければならない。それらには、定着、競争、死亡、寿命に関するパラメーターが挙げられるが、このような値は文献中では通常、1カ所の観測地で得た種ごとの値として見つかる。そのような種ごとの値を、動的全球植生モデルが扱う大きな地理スケールで、そのまま用いることは現実的でない。かといって従来の動的全球植生モデルのように、全球の維管束植物を僅か3~9種程度のPFTに要約してしまうと、多くの場合、一つの森林に含まれる木本種を全て同じ木本PFTとして分類してしまう。年死亡率や相対成長速度といった値は、一つの森林を構成する木本種であっても、それら種間で一桁程度違ってくることが希ではない(Condit et al., 2006)。そのように膨大な生物多様性を一つのPFTで代表させることは、気候要素の変化に対する生態系の反応を、実際よりも大きく見積もってしまう事になりうる(Moore, 2005; Tilman et al., 2006)。

動的全球植生モデルが受け持つ大きな地理スケールにおいて、いかに生物多様性を扱うべきかについては、まだ試行錯誤の段階にあると言える。しかし、最も期待が持て、かつ複数の個体ベース動的全球植生モデルへ実際に導入されている方法は、従来の木本PFTを攪乱後の遷移段階に基づいて2~3種類程度に分割するというものである。このようなPFTの分割により、動的全球植生モデルに求められている諸出力(炭素循環、水循環、LAIの時系列変化など)へ生物多様性が与える効果については、かなり妥当にモデルへ取り込めると期待される(Purves & Pacala, 2008)。なぜならば、遷移段階の早い種は遅い種に比べ、初期成長速度が高く、耐陰性が低く、寿命が短いという、個体群動態パラメーター上の一般的、かつ強い相関があり(Gilbert et al., 2006)、他方で、初期成長速度が高い種は遅い種に比べ、SLA(Specific Leaf Area; 単位葉重量辺りの葉面積)が高く、最大光合成速度が高く、葉の寿命が短いという、植物生理学パラメーター上の一般的、かつ強い相関関係があるからである(Reich et al., 1997)。

そのようなパラメーター間の諸関係をより明確にし、動的全球植生モデルをはじめとする植生モデルの信頼性を向上させる目的で、幅広い地域と分類群から、包括的にパラメーターを集めデータベースを構築するという活動も始まっている。たとえばTRYデータベース(www.try-db.org)では、120程度の既存のデータセットを集めることで、2012年末時点において69000もの植物種における様々なパラメーター値(例えば、SLA、種子重量、材密度、光合成や呼吸に関わる生理学上の測定値)を集積している。

ところで、そもそもPFTの数を単純に増やしても、それらを共存させる機構をモデルが持たなければ、それぞれのシミュレーション格子で最も適応的なPFTが独占的に優占してしまうだけである。ギャップ形成や森林火災後のような攪乱後の遷移は、様々な生態系で最も一般的に観察される種多様性維持機構であり、また炭素循環など動的全球植生

モデルに求められている諸出力にも最も顕著に影響する。したがって、植物種の諸形質間に観察される様々な相関を利用した生物多様性的確なグループ化と、攪乱の的確な導入は、動的全球植生モデルの信頼性を高めることに大きく寄与すると期待される。

7-6 おわりに

7-6-1 動的全球植生モデルの諸課題

動的全球植生モデルを構成している多くの物理的・生理的・生態的過程は、あらゆる植生帯において高い精度が保証できるほど、データや知見が充実していることは希である。多くの過程は、常識的な認識と大きく矛盾しないような、とりあえずの単純なモデル化を行っている。さらに、実際に植生の構造や機能の分布変化を強く規定すると考えられながら、あまり検討が進んでいない過程（例えば種子散布など）も存在する。そのような、動的全球植生モデルの改善に向けた諸課題、および動的全球植生モデルの検証方法については、(Moorcroft, 2006; Purves & Pacala, 2008; 佐藤, 2008)に詳しい記載がある。

7-6-2 動的全球植生モデルの見通しと可能性

ともあれ、Manabe (1969) では、7.2 で説明したとおり、ただの水槽であった気候学研究における陸面の扱われかたも、今や大幅に複雑化し、しかもそのような流れは当面継続する見通しである。また気候予測モデルには、陸域生態プロセスだけでなく、海洋と海氷の物理、エアロゾル、海洋炭素循環、大気化学など対流圏内の様々な物理化学過程がサブモデルとして結合され続けており、より包括的な地球システム統合モデルへと変貌しつつある。しかし、これを単純に進歩と捉えることには慎重になりたい。そもそもモデルの構築とは、多かれ少なかれ、複雑な自然システムを高度に抽象化するものであり、説明したい現象における最も本質的な部分のみからシンプルにモデルを構築し、その挙動の見通しを良くしておくことが実務上重要だからである。実際に、Manabe (1969) のモデルは、全球の降水や熱バランスの分布を定量的にかなり良く再現しており、これはすなわち、現在気候における全球の降水や熱バランス分布を大局的に説明する上で、陸面の機能を水槽以上に複雑なものと捉える必要性は低いことを意味している。とはいうものの、今後 200~500 年の間に生じると考えられる潜在植生の分布変化速度は、過去 18000 年間における最大速度の 2~5 倍以上と推定されており (Overpeck et al., 1991), そのように急速な環境変化の元において、植生がいかに関与し気候へフィードバックしていくのか、我々は直接的な検証を行う材料を持たない。したがって、このような事象に大きな影響をもたらす可能性のある過程は、全てモデルに取り込んでいくというアプローチも、やはり必要であろう。また、そのように様々な過程を取り込むこと

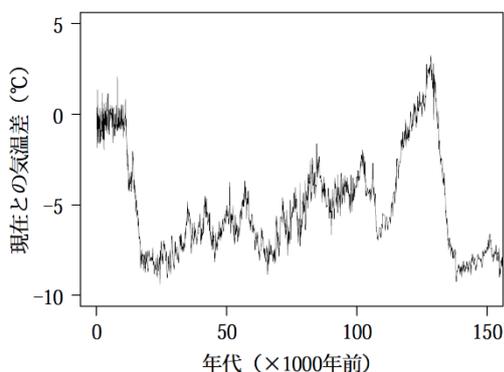
は、これまで殆ど接点の無かった、水文・微気象・植物生理生態・植物個体群生態の各プロセス研究の間に、連携を生じさせるという副次的な効果をもたらすだろう。動的全球植生モデルは、まだまだ未成熟な技術であるが、まさにそのような連携の産物である。動的全球植生モデルは、気候環境によって制御される陸域生態系の分布や機能、そして大気-陸面間のエネルギーや物質相互作用を、総合的かつ定量的に解析する唯一の手段であり、今後様々な応用的な解析を可能にする事が期待される。例えば、動的全球植生モデルを、変動環境下においてより合理的な陸域生態系管理を行うためのツールへと発展させることができるかもしれない。気候学研究側からの要請にも応えつつ、そのような「寄り道」を積極的に行っていくことも、生態学が活躍できる場面を増やすことに繋がるだろう。

図表

表1) 地表面に入射される短波放射のうち、上空に向けて反射される割合(アルベド)。近藤(2000)より抜粋。

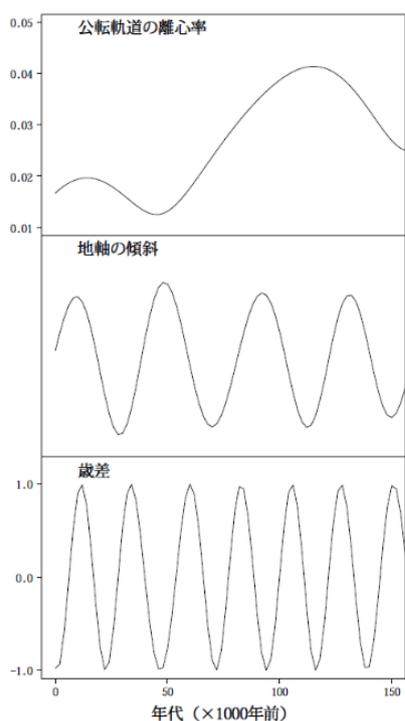
砂漠	0.2~0.45
新しい積雪	0.8~0.9
古い積雪	0.4~0.5
ツンドラ	0.15~0.25
落葉樹林	0.15~0.20
針葉樹林	0.05~0.15
冠雪の森林	0.2~0.4

図1)



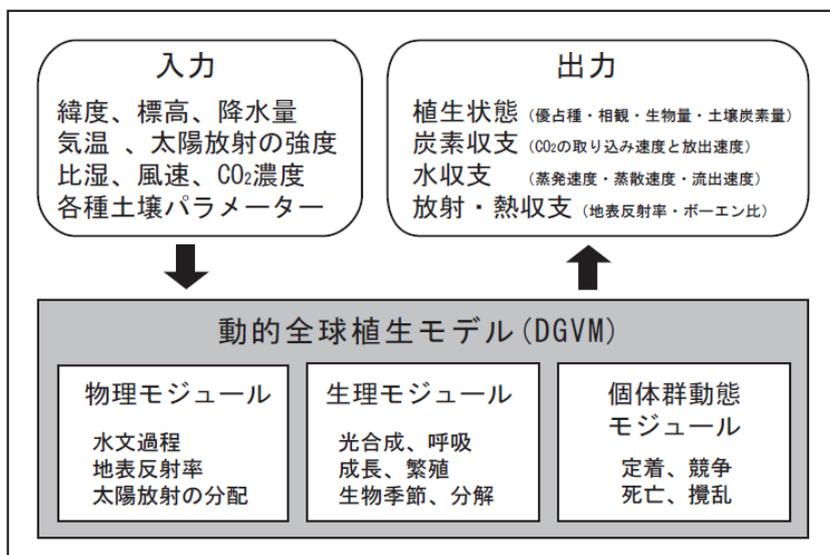
東南極氷床のポストーク基地で採掘された氷床コアから推定された、過去15万年における温度変化 (Petit et al., 1999)。

図2)



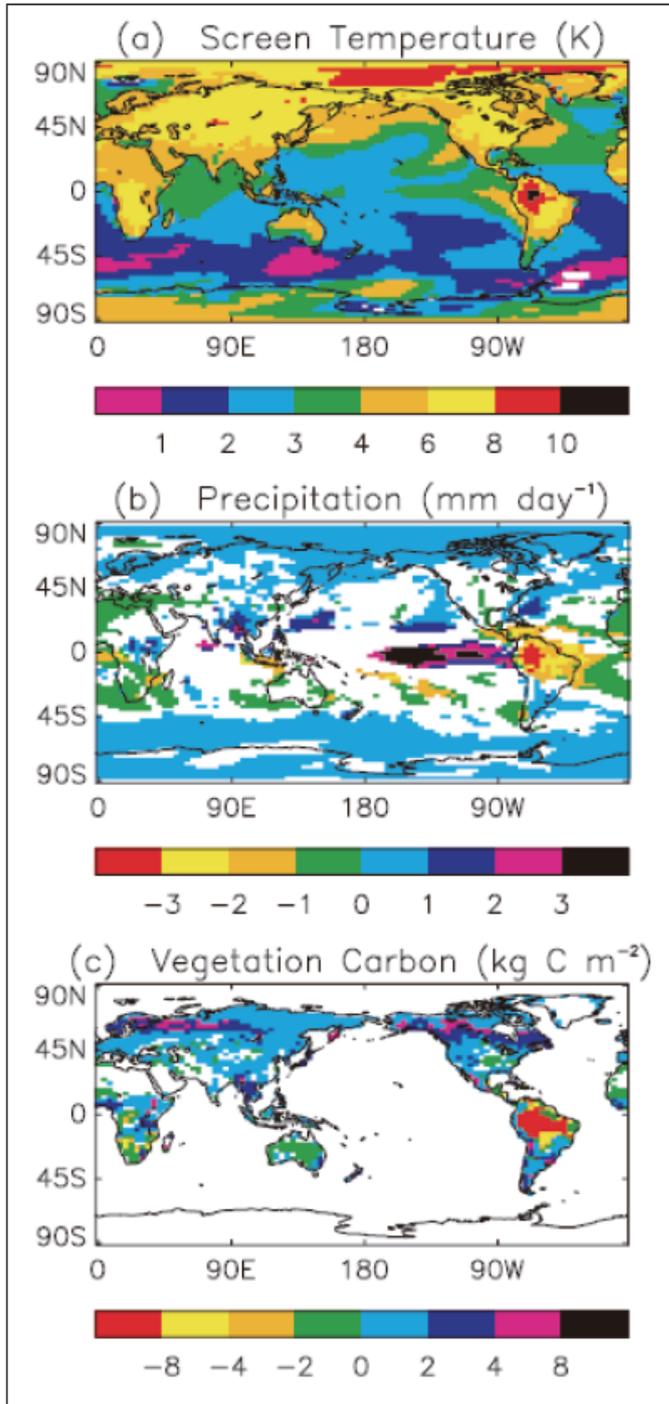
地球軌道要素の変化 (ミランコビッチ・サイクル) . 公転軌道の離心率 (Eccentricity) とは, 地球の公転軌道の楕円の度合いであり, 約 10 万年と 40 万年周期で振動する. 地軸の傾斜 (Obliquity) とは, 地球の自転軸の公転面に対する角度であり, 約 4.1 万年周期で振動する. 歳差 (Precession) とは, 公転面に対して地球の自転軸が円を描くように振れる現象であり, 約 2.6 万年周期で振動する. この図では歳差を「地球の近日点-太陽-地球の春分の位置」の角度の正弦関数で表した. これら地球軌道要素の振動は, 地球への太陽放射エネルギーの入射パタ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 3)



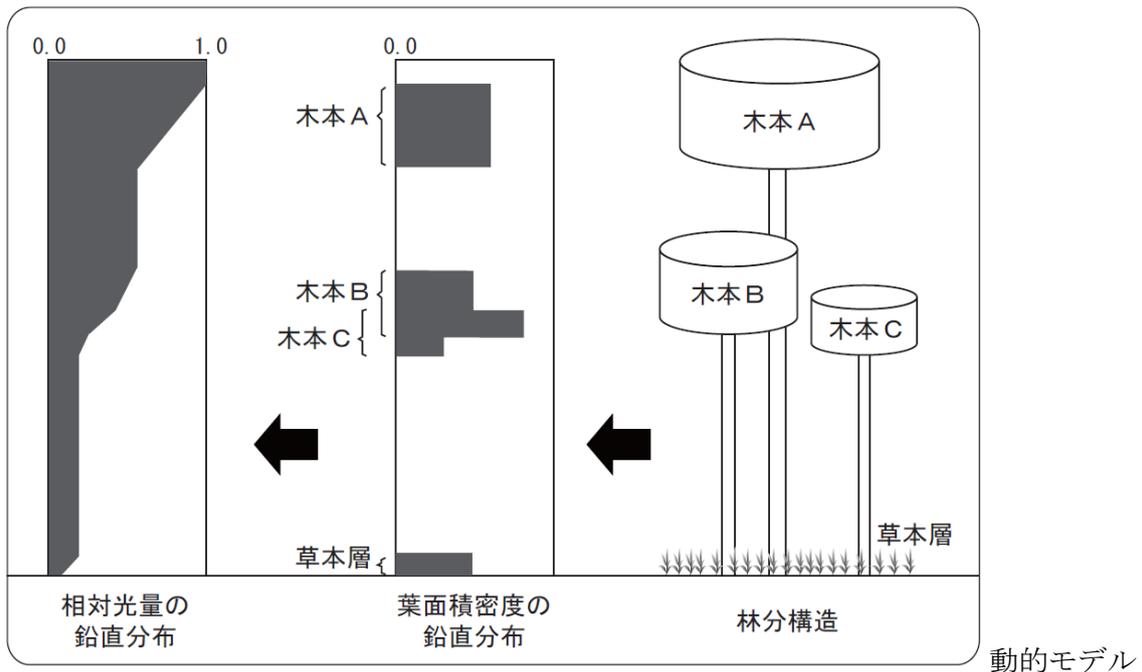
動的全球植生モデルの基本構造と入出力. 佐藤 (2008) より一部改変して転載. 多くの動的全球植生モデルは, 物理・生理・植物個体群動態の 3 つのモジュールから構成される. このような構成によって, 与えられた気象・緯度標高・土壌・CO₂濃度の条件下における, 水・炭素・放射収支といった植生機能, および葉面積指数・生物量・土壌炭素量といった植生構造の両者を出力することができる.

図 4)



大気・海洋・陸面間の炭素循環を考慮に入れた大気循環モデル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ら(2004)より転載. 2090年からの10年間と1990年からの10年間とで、それぞれ平均値を算出し、その差を描画した.

図 5)



Hybrid3 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.

図 6)

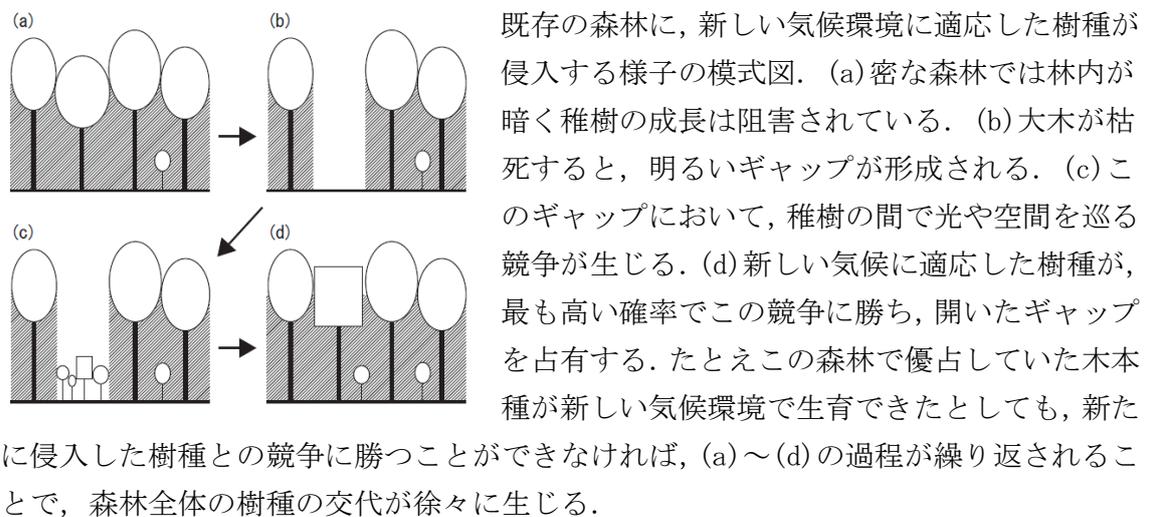
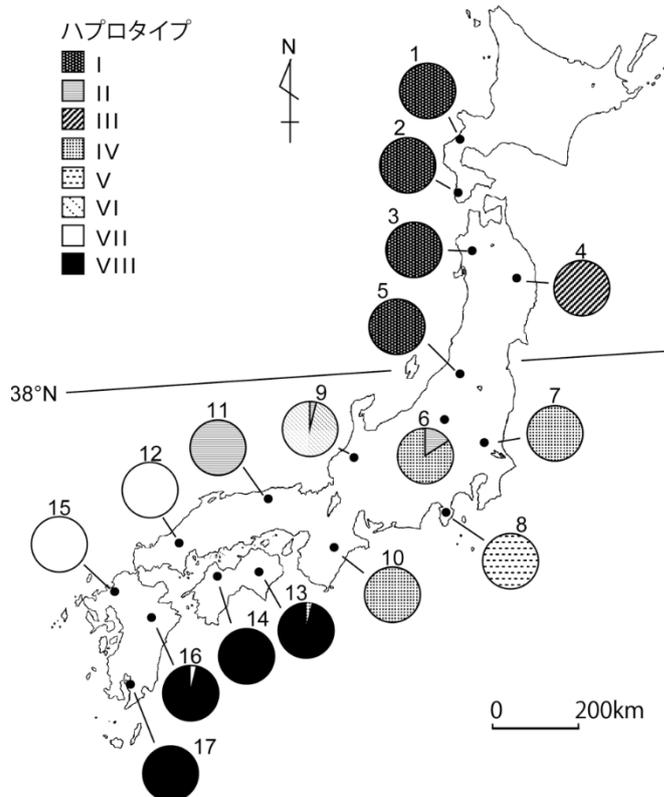


図 A)



ブナ17集団のミトコンドリアDNA多型の地理的分布. Tomaruら (1998) より一部改変して転載. 円グラフは, 現在のブナ天然林において調査された, ミトコンドリアDNAの遺伝子型(ハプロタイプ)の頻度を示している. ハプロタイプに明瞭な地理的構造が生じていることが分かる. また, またこの図から, 太平洋側と日本海側のブナの間には, 遺伝的な交流が殆ど無いことも読み取れる.

引用文献

- Adams, J. (2010) *Vegetation–Climate Interaction – How Plants Make the Global Environment* -, Second ed., Springer.
- Aragao, L. E. O. C. (2012) The rainforest’s water pump, *Nature*, **489**, 217–218.
- Bengai, T., Bitan, A., Manes, A., & Alpert, P. (1993) Long-term Change in October Rainfall Patterns in Southern Israel, *Theoretical and Applied Climatology*, **46**, 209–217.
- Bonan, G. B., Pollard, D., & Thompson, S. L. (1992) Effects of boreal forest vegetation on global climate, *Nature*, **359**, 716–718.
- Bugmann, H. (2001) A review of forest gap models, *Clim. Change*, **51**, 259–305.

- Charney, J., Stone, P. H., & Quirk, W. J. (1975) Drought in Sahara – Biogeophysical feedback mechanism, *Science*, **187**, 434-435.
- Claussen, M. (1997) Modeling bio-geophysical feedback in the African and Indian monsoon region, *Climate Dynamics*, **13**, 247-257.
- Condit, R., et al. (2006) The importance of demographic niches to tree diversity, *Science*, **313**, 98-101.
- Cox, P. M., Betts, R. A., Jones, C. D., Spall, S. A., & Totterdell, I. J. (2000) Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model, *Nature*, **408**, 184-187.
- Cox, P. M., Betts, R. A., Collins, M., Harris, P. P., Huntingford, C., & Jones, C. D. (2004) Amazonian forest dieback under climate-carbon cycle projections for the 21st century, *Theoretical and Applied Climatology*, **78**, 137-156.
- Dickson, R. E. (1987) Evapotranspiration in global climate models, *Advances in Space Research*, **7**, 17-26.
- Foley, J. A., Kutzbach, J. E., Coe, M. T., & Levis, S. (1994) Feedbacks between climate and boreal forests during the holocene epoch, *Nature*, **371**, 52-54.
- Foley, J. A., Levis, S., Prentice, I. C., Pollard, D., & Thompson, S. L. (1998) Coupling dynamic models of climate and vegetation, *Global Change Biol.*, **4**, 561-579.
- Friend, A. D., Stevens, A. K., Knox, R. G., & Cannell, M. G. R. (1997) A process-based, terrestrial biosphere model of ecosystem dynamics (Hybrid v3.0), *Ecol. Model.*, **95**, 249-287.
- Gilbert, B., Wright, S. J., Muller-Landau, H. C., Kitajima, K., & Hernandez, A. (2006) Life history trade-offs in tropical trees and lianas, *Ecology*, **87**, 1281-1288.
- IPCC (2007) Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, In: *Climate Change 2007: the Physical Science Basis*, S. Solomon, D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K. B. Averyt, M. Tignor and H. L. Miller (eds.), Cambridge University Press.
- Kutzbach, J. E. (1988) Climatic changes of the last 18,000 years – Observations and model simulations, *Science*, **241**, 1043-1052.

- Kutzbach, J. E., Bonan, G., Foley, J., & Harrison, S. P. (1996) Vegetation and soil feedbacks on the response of the African monsoon to orbital forcing in the early to middle Holocene, *Nature*, **384**, 623-626.
- Lee, J. E., Oliveira, R. S., Dawson, T. E., & Fung, I. (2005) Root functioning modifies seasonal climate, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **102**, 17576-17581.
- Malhi, Y., Roberts, J. T., Betts, R. A., Killeen, T. J., Li, W. H., & Nobre, C. A. (2008) Climate change, deforestation, and the fate of the Amazon, *Science*, **319**, 169-172.
- Manabe, S. (1969) Climate and the ocean circulation. I. The atmospheric circulation and the hydrology of the earth's surface, *Monthly Weather Review*, **97**, 739-774.
- Mayle, F. E., Beerling, D. J., Gosling, W. D., & Bush, M. B. (2004) Responses of Amazonian ecosystems to climatic and atmospheric carbon dioxide changes since the last glacial maximum, *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, **359**, 499-514.
- Melillo, J. M., et al. (1995) Vegetation ecosystem modeling and analysis project - Comparing biogeography and biogeochemistry models in a continental-scale study of terrestrial ecosystem responses to climate-change and CO2 doubling, *Global Biogeochemical Cycles*, **9**, 407-437.
- Moore, P. D. (2005) Ecology - Roots of stability, *Nature*, **437**, 959-+.
- Oliveira, R. S., Dawson, T. E., Burgess, S. S. O., & Nepstad, D. C. (2005) Hydraulic redistribution in three Amazonian trees, *Oecologia*, **145**, 354-363.
- Overpeck, J. T., Bartlein, P. J., & Webb, T. (1991) Potential magnitude of future vegetation change in eastern north-america - comparisons with the past, *Science*, **254**, 692-695.
- Pacala, S. W., & Deutschman, D. H. (1995) Details that matter: The spatial distribution of individual trees maintains forest ecosystem function, *Oikos*, **74**, 357-365.
- Petit, J. R., et al. (1999) Climate and atmospheric history of the past 420,000 years from the Vostok ice core, Antarctica, *Nature*, **399**, 429-436.
- Purves, D., & Pacala, S. (2008) Predictive models of forest dynamics, *Science*, **320**, 1452-1453.

- Reich, P. B., Walters, M. B., & Ellsworth, D. S. (1997) From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **94**, 13730-13734.
- Sato, H. (2009) Simulation of the vegetation structure and function in a Malaysian tropical rain forest using the individual-based dynamic vegetation model SEIB-DGVM
Forest Ecology and Management, *For. Ecol. Manage.*, **257**, 2277-2286.
- Scheiter, S., & Higgins, S. I. (2009) Impacts of climate change on the vegetation of Africa: an adaptive dynamic vegetation modelling approach, *Global Change Biol.*, **15**, 2224-2246.
- Tilman, D., Reich, P. B., & Knops, J. M. H. (2006) Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment, *Nature*, **441**, 629-632.
- Tomaru, N., Takahashi, M., Tsumura, Y., & Ohba, K. (1998) Intraspecific variation and phylogeographic patterns of *Fagus crenata* (Fagaceae) mitochondrial DNA, *Am. J. Bot.*, **85**, 629-636.
- ベアリング, D. J., & ウッドワード, F. I. (2003) 植生と大気の4億年 陸域炭素循環のモデリング, 京都大学学術出版会.
- 伊藤昭彦 (2002) 陸上生態系機能としての土壌有機炭素貯留とグローバル炭素循環, *日本生態学会誌*, **52**, 189-227.
- 近藤純正 (2000) 地表面に近い大気の科学 - 理解と応用, 東京大学出版会.
- 戸丸信弘 (2001) 遺伝子の来た道: ブナ集団の歴史と遺伝的変異, In: *森の分子生物学 - 遺伝子が語る森林のすがた*, 種生物学会 (eds.), 85-109, 文一総合出版.
- 甲山隆司 (1996) 森林アーキテクチャーから植生帯動態モデルへ, *日本生態学会誌*, **46**, 57-61.
- 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.
- 大河内直彦 (2008) チェンジングブルー 気候変動の謎に迫る, 岩波書店
- 竹中明夫 (2002) 陸上生態系のモデル化, In: *生態系とシミュレーション*, 楠田哲也 and 巖佐庸 (eds.), 62-77, 朝倉書店.