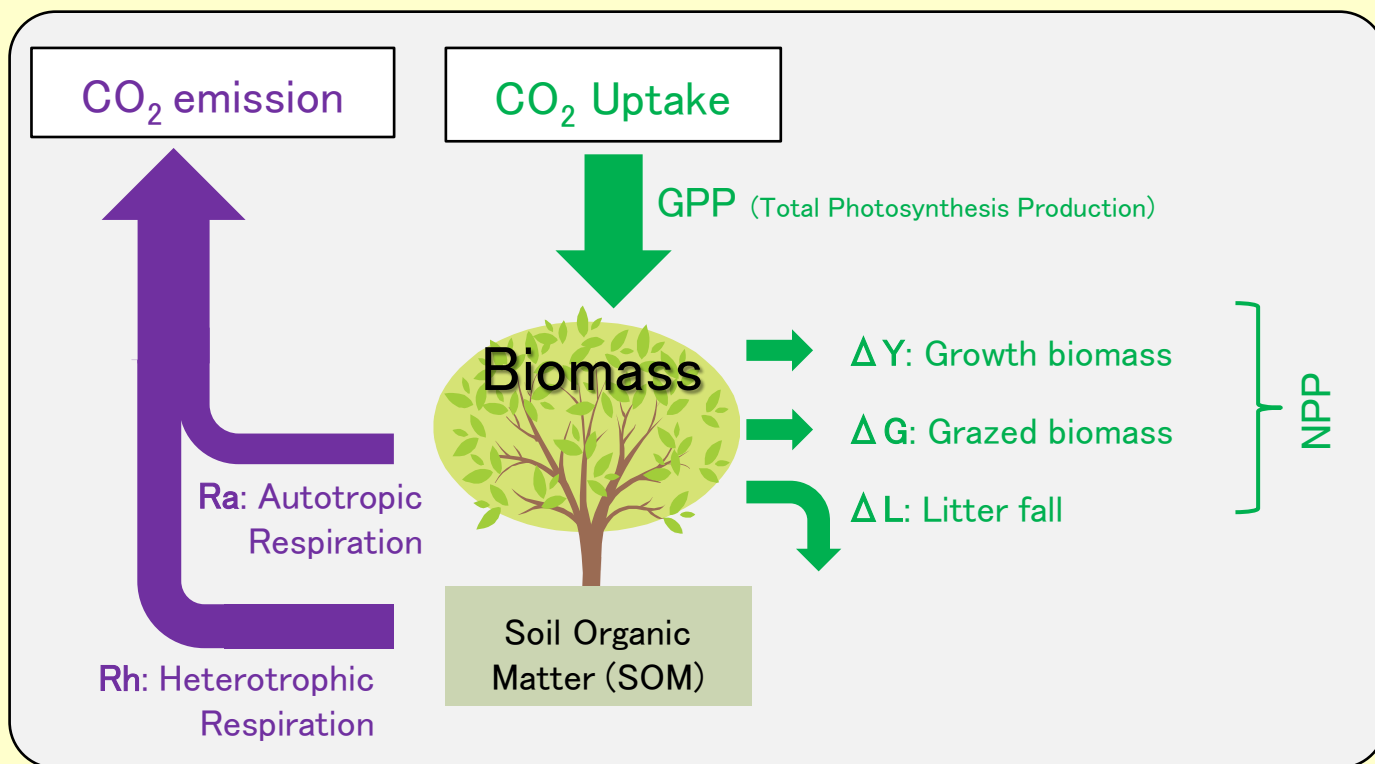


植物の成長・植生動態・炭素循環

佐藤 永 (海洋研究開発機構 / 東大院農学生命科学)



陸域生態系の炭素循環



コンテンツ

炭素が植生を循環する順番で解説します。なるべくですが。

1. 日射と光合成
2. 呼吸・分配・ターンオーバー
3. 樹木の成長
4. 土壌有機物の分解と腐植形成
5. 遷移と攪乱
6. 植生炭素循環の観測
7. グローバルな炭素循環

$$GPP^{\dagger} = NPP + R_r$$

$$NPP^{\ddagger} = \Delta Y + \Delta G + \Delta L$$

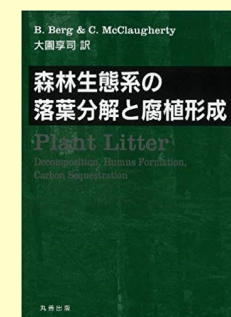
$$NEP^{\parallel} = GPP - R_a - R_h = \Delta \text{Biomass} + \Delta \text{SOM}$$

[†] Gross Primary Production

[‡] Net Primary Production

[∥] Net Ecosystem Production (\equiv -Net Ecosystem Exchange)

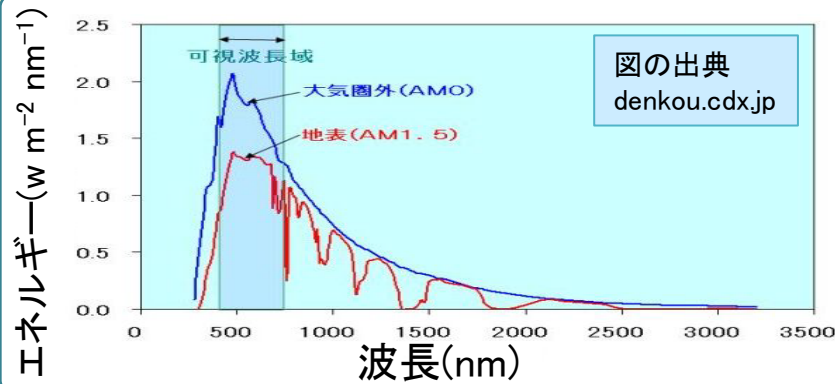
主なネタ本



コンテンツ

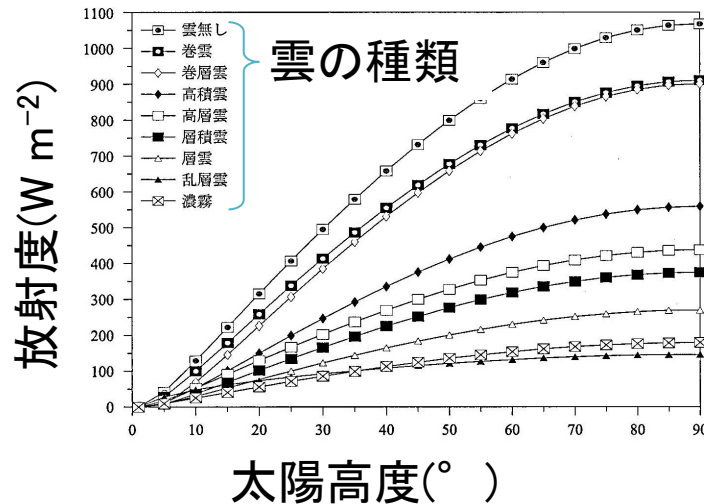
1. 日射と光合成
2. 呼吸・分配・ターンオーバー
3. 樹木の成長と森林の発達
4. 土壌有機物の分解と腐植形成
5. 遷移と攪乱
6. 植生炭素循環の観測
7. グローバルな炭素循環

地表に到達する日射について



太陽光に対して垂直な面がある場合、地球が大気圏外で太陽から受ける放射（大気上端放射強度）は全波長の合計で **1366Wm⁻²（太陽定数）**

緯度ごと季節ごとの影響については、Sato et al. (2007) Ecological Modelling 200のAppendixに、幾何計算式を載せています。



このうち地表に到着するのは晴天であっても最大1000～1100Wm⁻²。雲による減衰率は、雲の種類と太陽高度に応じて様々であるが（左図参照）、例えば次の様な経験式がある。

その1[†]) 地上/大気上端比 = $0.803 - 0.34CL - 0.458CL^2$

その2[‡]) 地上/大気上端比 = $0.8934 - 0.5392CL$

CLは雲度（日中の太陽が隠されている時間の割合）

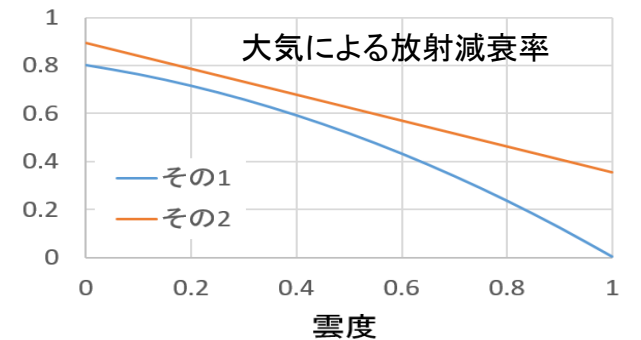


図: 久米篤ほか監訳「生物環境物理学の基礎 第2版」森北出版

[†] : Iqbal (1983) "An Introduction of Solar Radiation" Academic Press。雲度が高いときの値が酷い。

[‡] : 伊藤昭彦(東大)さんが、NCEP/NCAR再解析データを使って算出した経験式

地表に到達する日射：データセット

地表面の太陽光強度は実測データがあるので、シミュレーション的には、先に説明した雲の事とか、あまり気にしなくても良いかも。

Surface Radiation Budget (SRB)

観測由来の全球地上放射(下向き短波・長波)データ

期間: 1984~2017年頃まで

地理解像度: 1×1度

時間間隔: 3時間ごと、日平均、月平均、3時間ごと月平均値

<http://gewex-srb.larc.nasa.gov/>

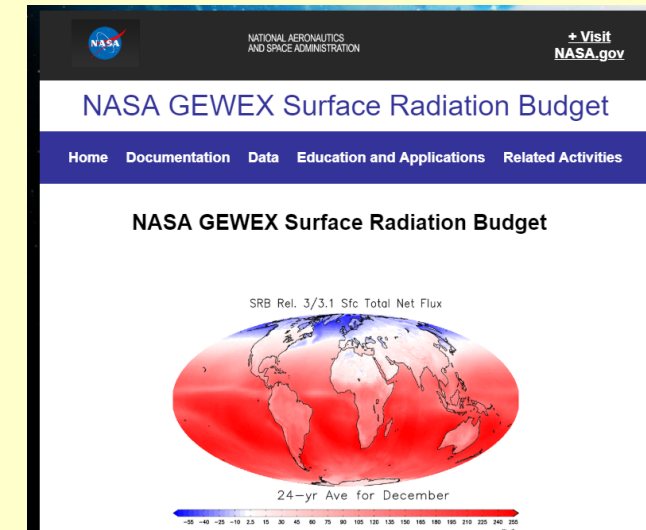
https://eosweb.larc.nasa.gov/project/srb/srb_table

Baseline Surface Radiation Network

地点観測データ。観測地点の密度はあまり高くない。

<http://www.bsrn.awi.de/>

下向き短波放射強度の日中変化については、 Sin^2 カーブで近似されることが多い。理由は、日平均の日射強度が、南中時の日射強度の丁度半分になるという、計算上の利便性があるため。



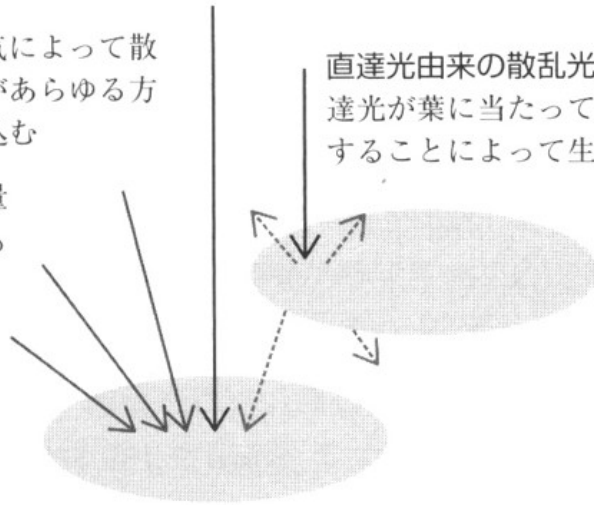
直達光と散乱光

直達光：強さは減衰しないが、直達光を受ける葉の割合 f_a が深さとともに減衰する

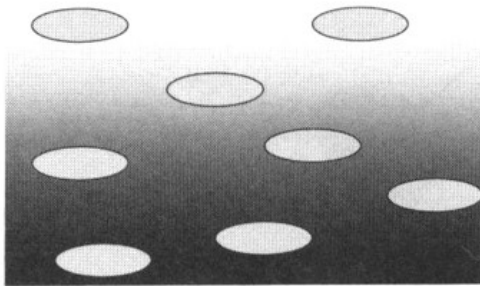
散乱光：大気によって散乱された光があらゆる方向から差し込む

散乱光の総量は高さとともに減衰する

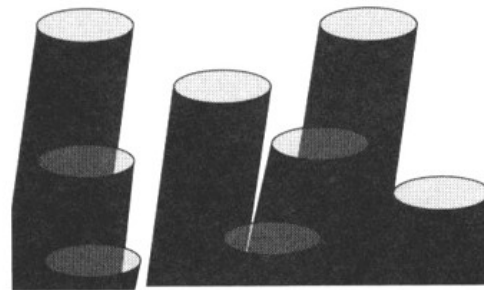
直達光由来の散乱光：直達光が葉に当たって散乱することによって生じる



散乱光の減衰



直達光の減衰



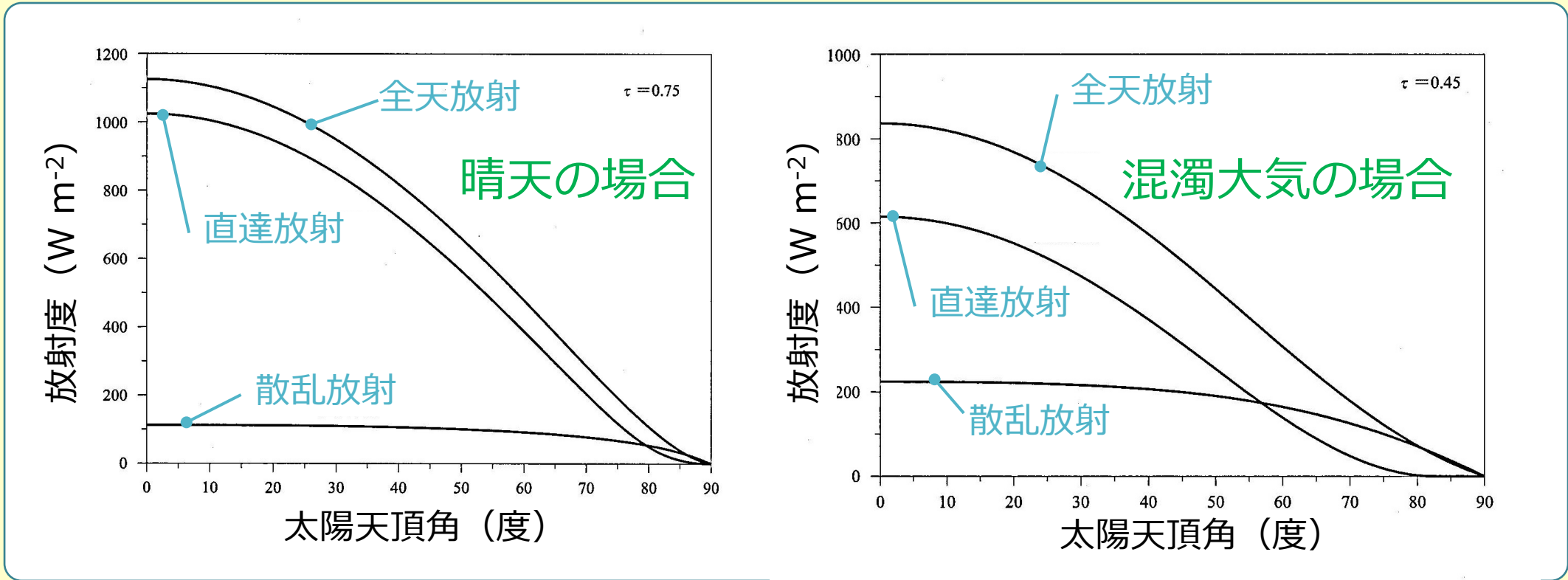
直達光と散乱光を分けて扱う陸面過程モデルもある（SEIB-DGVMもその一つ）

直達光と散乱光は、群落内の放射伝達パターンが異なる。直達光はメリハリがキツすぎて、光飽和している葉と、暗すぎて殆ど光合成できない葉とに二分されがち。

少しガスっていて、散乱光比の高い天気の方が、群落全体の光合成速度は高かったりする。

図1 直達光の減衰と散乱光の減衰，直達光，散乱光，直達光由来の散乱光の模式図

直達光比率は太陽高度が高く晴天の時に高い

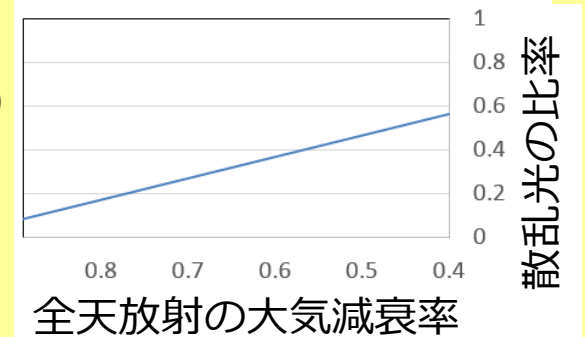


図の出典：久米篤ほか監訳
「生物環境物理学の基礎 第2版」 森北出版

こういう、真面目に考え出すとキリが無く、でもデータの厚みはある定量的事象は、**経験的モデリング**で扱うのが吉。例えばこんな感じ (Sim-CYCLEのパラメタライズ)

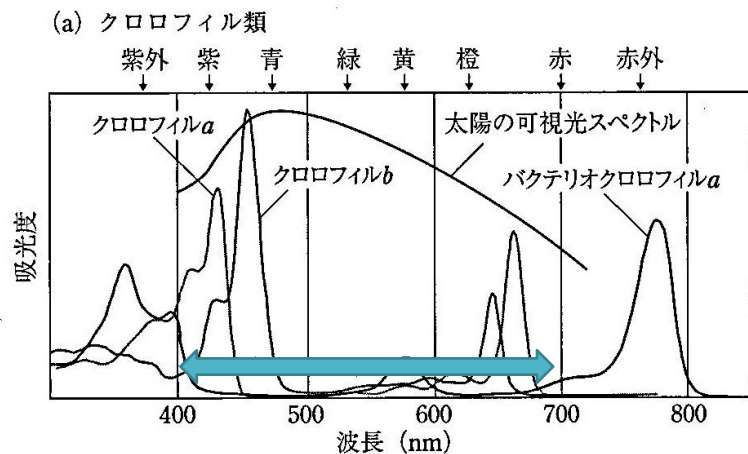
$$\text{散乱放射} = \text{全天放射} \times \left(0.958 - 0.982 \left(\frac{\text{全天放射}}{\text{大気上端の全天放射}} \right) \right)$$

$$\text{直達放射} = \text{全天放射} - \text{散乱放射}$$

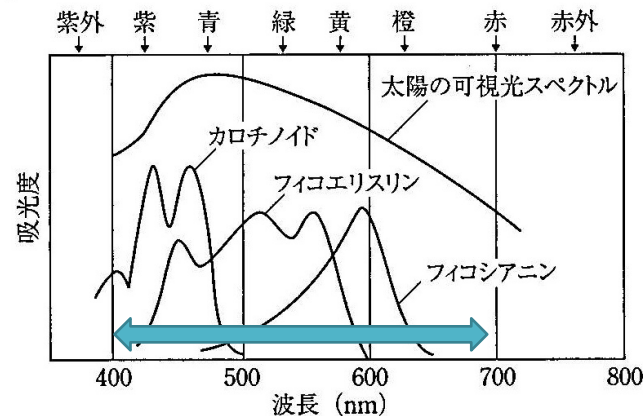


光合成有効放射 (PAR, Photosynthesis Active Radiation)

図 5.1.2 光合成色素の吸収スペクトル



(b) そのほかの光合成色素



(a) クロロフィル類の吸収スペクトル。ジエチルエーテル中のクロロフィル α 、クロロフィル b 、バクテリオクロロフィル α の吸収スペクトル。生体内では、クロロフィルは光化学系のタンパク質と結合しているため、吸収スペクトルは相当シフトする。(b) そのほかの光合成色素の吸収スペクトル。カロチノイドおよびフィコピリンの吸収スペクトル。(図版提供：増田建)

←陸上植物が持つ光合成色素の吸収スペクトルは、波長400～700nm範囲に大体収まる。よって、この波長範囲の日射強度は、**光合成有効放射量**(Photosynthetic Active Radiation, **PAR**)と定義される。

PARの変換には、以下の経験式が利用可能

$$\text{直達光PAR (W m}^{-2}\text{)} = 0.43 \times \text{直達光 (W m}^{-2}\text{)}$$

$$\text{散乱光PAR (W m}^{-2}\text{)} = 0.57 \times \text{散乱光 (W m}^{-2}\text{)}$$

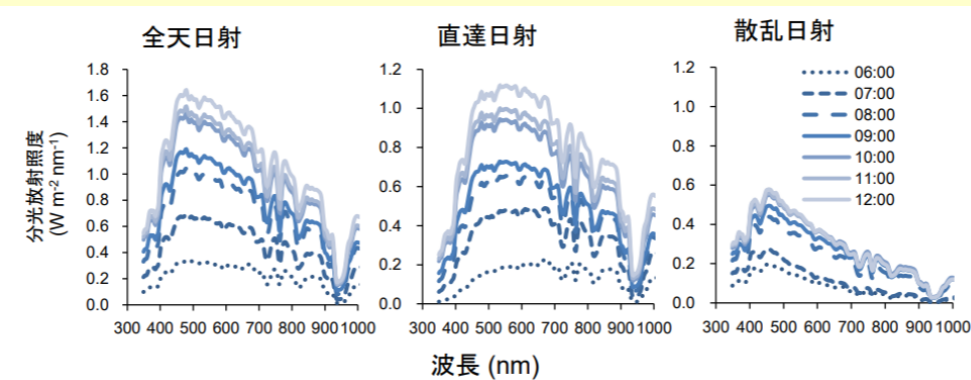


図 3 晴天日の各日射の分光放射照度(波長別エネルギー分布)。午前中の時刻別の測定値。太陽の方向からの直達日射と、空全体からの散乱日射では、波長エネルギー分布のピーク位置や最大値が大きく異なる。

←散乱光のPAR変換係数の方が大きい理由は、波長の短い(よりエネルギーの高い)日射ほど散乱しやすいため。

左図の出典：東京大学光合成教育研究会編「光合成の科学」東京大学出版会

上図の出典：Kume et al. (2016) JPR 129(4)

式の出典：Tooming (1977)。原典はロシア語。柴田和雄・内山善兵衛編「日本分光学会 測定法シリーズ15 “太陽エネルギーの分布と測定”」P135から孫引きしました。

光合成有効光量子束密度 (PPFD; photosynthetic photon flux density)

光合成速度の計算では通常、PAR (単位は $W m^{-2}$) ではなく、PPFD (単位は $\mu mol photon m^{-2} s^{-1}$) が利用されます。PPFDは、400~700nmの範囲の日射を、単位時間に単位面積を通過する光粒子数で表したものです。

直達光と散乱光の400~700nmの範囲におけるスペクトル分布の観測結果より、次の変換係数が提案されている。

直達光PARでは、 $1 (W m^{-2}) = 4.6 (\mu mol 光量子 s^{-1} m^{-2})$

散乱光PARでは、 $1 (W m^{-2}) = 4.2 (\mu mol 光量子 s^{-1} m^{-2})$

この変換でも、直達光と散乱光を分けて扱う理由

PARのスペクトル範囲内でも、直達光と散乱光のスペクトル分布に違いがあり、そして光子1個が持つエネルギーは波長に依存するから。例えば、

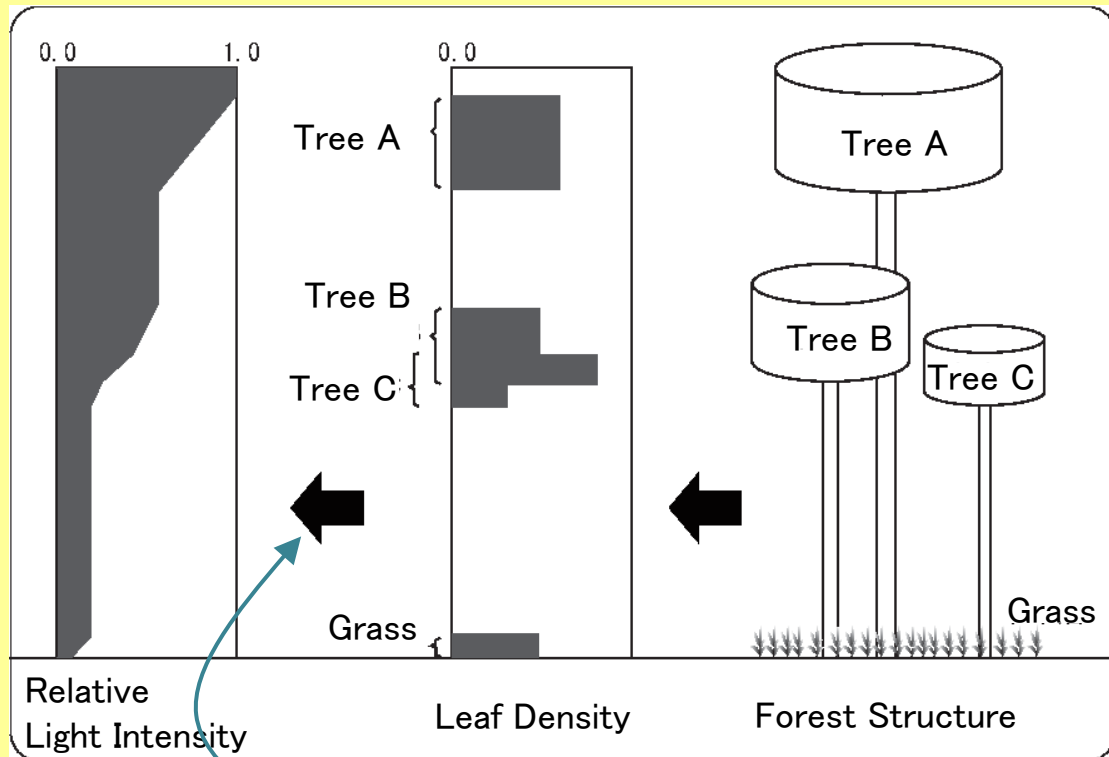
波長650nmでは、 $1 (W m^{-2}) = 5.56 (\mu mol photon s^{-1} m^{-2})$

波長450nmでは、 $1 (W m^{-2}) = 3.70 (\mu mol photon s^{-1} m^{-2})$

植物群落における日射の減衰

[参考]

LPJ-Guessにおける日射分配の計算方法。樹冠高の相対関係に応じて日射が分配される。



ここでランベルト・ベールの法則を使う

ランベルト・ベールの法則 (Lambert-Beer law) に従って減衰させるのが一般的

$$I = e^{(k \times LAI)}$$

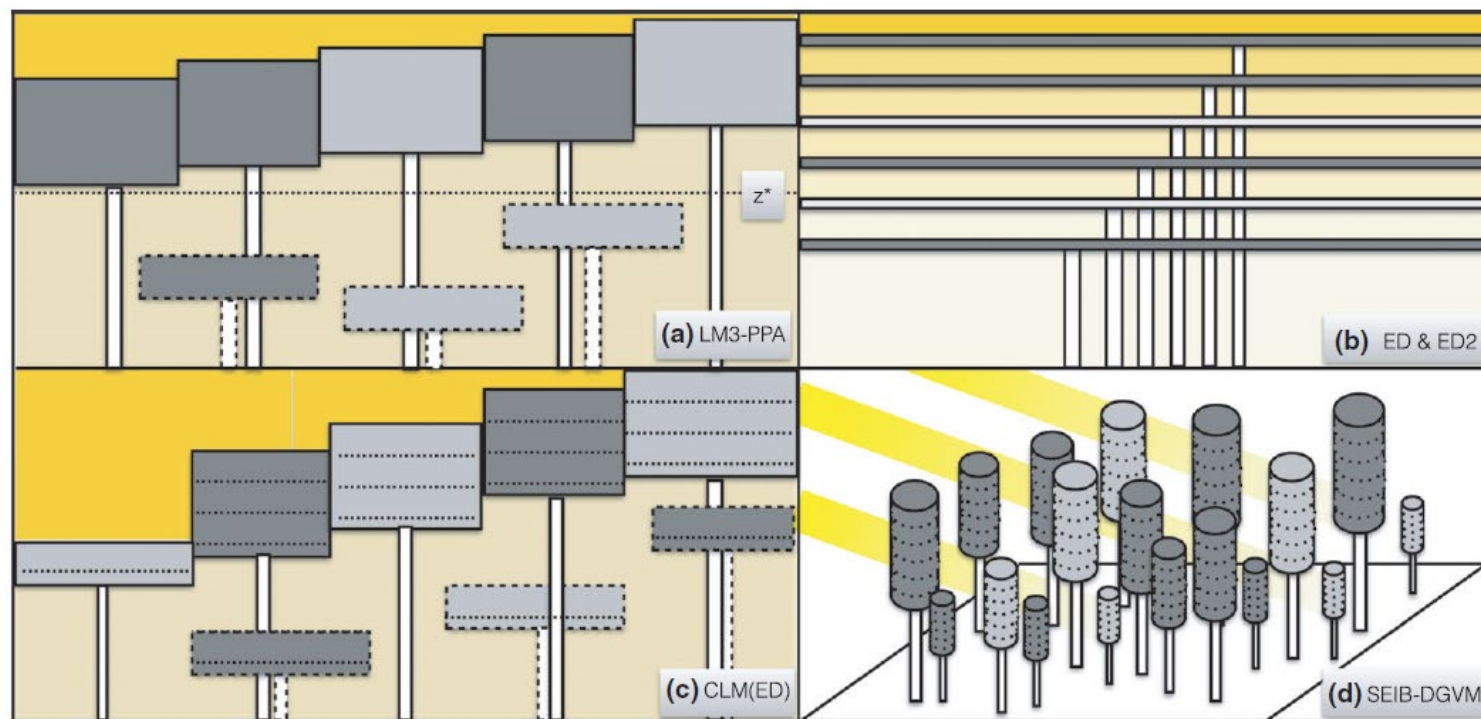
I 相対日射強度 (0.0~1.0)

LAI 群落上端からのLAI ($m^2 m^{-2}$)

K 光減衰係数、 -0.5 前後の値が用いられる

光減衰係数を、日射の入射角度に応じて変化させるモデルもあるが、そもそも、明るい場所の葉ほど光に対して縦方向に葉を傾けていたりするし、葉の厚さも同一木本においてすらマチマチだし、木漏れ日もあるので、あまり深く考えず本式を用いるのが一般的。

日射の分配 (植生モデル間の違い)



DGVMごとの放射伝達計算

- Perfect Plasticity Approximation (PPA)
- Flat-top crown idea
- 拡張版PPA (Crown内の光強度勾配を考慮)
- Crown Disk方式

黄色の濃さ→光強度, Box→コホート, 点線→樹冠の光レベルに応じた分割

Fisher et al. (2018) GCB 24

基本的に群落構造の取り扱い方に強く依存するが、それが同じでも、少々のヴァリエーションがある

SEIB-DGVMの計算方法が賢いと自負しているが、計算の妥当性が未検証なのが弱い(誰かやりませんか?)

光合成の計算（古典的なMichaelis-Menten型関数の場合）

$$P = \frac{P_{sat} \times Lue \times i}{P_{sat} + Lue \times i}$$

P : 個葉光合成速度 ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)

P_{sat} : 光飽和時のPC値 ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)

Lue : 光利用効率 ($\text{mol CO}_2 \text{ mol photon}^{-1}$)

i : PPF ($\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)

飽和値を決めるパラメータ

初期勾配を決めるパラメータ

$$P_{sat} = P_{sat0} \times f_1[\text{気温}] \times f_2[\text{CO}_2\text{濃度}] \times f_3[\text{土壌含水率}]$$

P_{sat0} は最適環境下の P_{sat} 値
 f_n は 0~1 の値を出力する関数

Farquhar式（実際の植物生理過程に基づいた光合成式）に比べた利点は、日射の一日の変化、日射の群落内鉛直方向の変化、その両方についての積分の解析式があること。これにより**圧倒的な計算量の縮減が可能**となる。

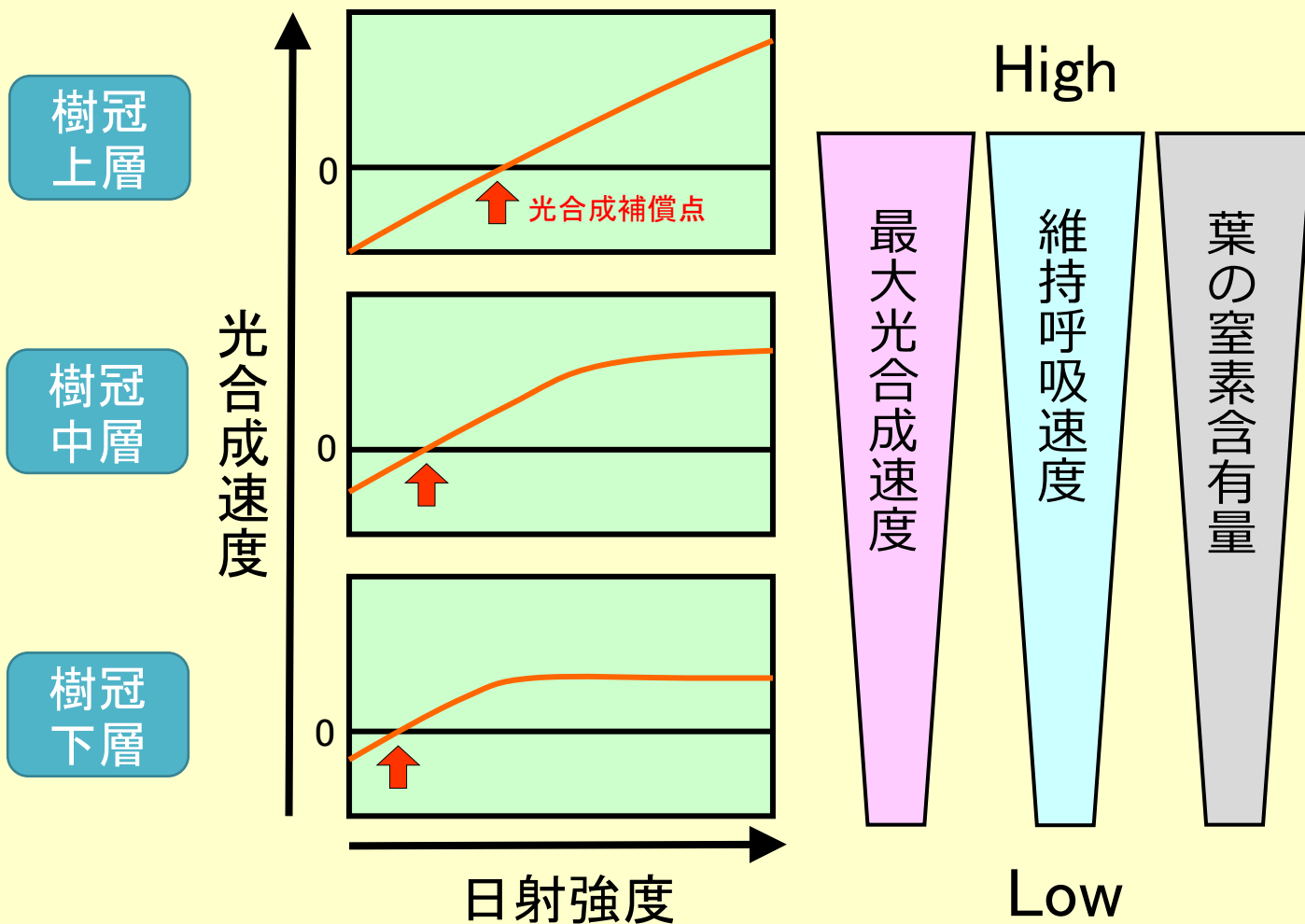
Farquhar式については説明を割愛します（かなり時間を喰うので）。わりとヤヤコシイのですが、ご自分で勉強しておいて下さい。

←このあたりの計算方法は、この古い日本語教科書か、入手困難な英語要旨集にしか掲載されていないようである。非常に勿体ない。

黒岩澄雄(1979)「群落光合成」
in 岩城英夫編「群落の機能と生産」3章、朝倉書店



光条件に応じた光合成プロパティの「最適化」



[参考] CLM4.5におけるモデリング

$$V_{cmax25}(x) = V_{cmax25}(0) \cdot \exp(-K_n \cdot x)$$

$$K_n = \exp[0.00963 \cdot V_{cmax25}(0) - 2.43]$$

$V_{cmax25}(0)$ は、樹冠最上層の25℃における最大カルボキシル化速度、
 x は 樹冠最上層からのLAI

$V_{cmax25}(0)$ は、ここでは57.7~62.5($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)が与えられている。
この時、 K_n は 0.153~0.161の範囲となり、 $i = 5$ ($\text{m}^2 \text{m}^{-2}$)付近で、 V_{cmax25} は $V_{cmax25}(0)$ の半分の値となる

葉の光合成プロパティは、与えられた光条件に対して「最適化」される

コンテンツ

1. 日射と光合成
2. 呼吸・分配・ターンオーバー
3. 樹木の成長と森林の発達
4. 土壌有機物の分解と腐植形成
5. 遷移と攪乱
6. 植生炭素循環の観測
7. グローバルな炭素循環

呼吸

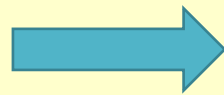
$$\text{生態系呼吸 (Ecosystem Resp.)} = \text{Autotrophic Resp.} + \text{Heterotrophic Resp.}$$

植物の呼吸は、**維持呼吸**(Maintenance Resp.)と**成長呼吸**(Growth Resp.)に分けて扱う事が一般的

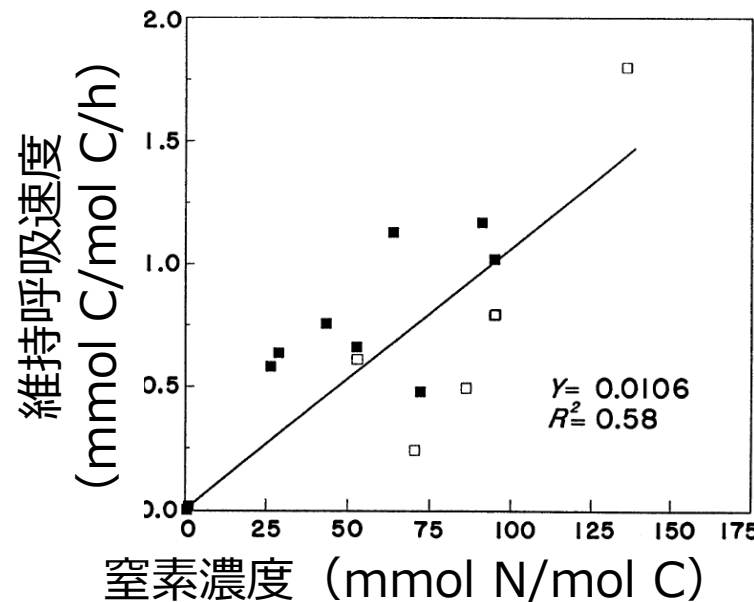
後で説明します

単位生物量の生産に必要な成長呼吸量の多種平均は、葉で1.56、辺材で1.44、根で1.34 (Poorter, 1994)

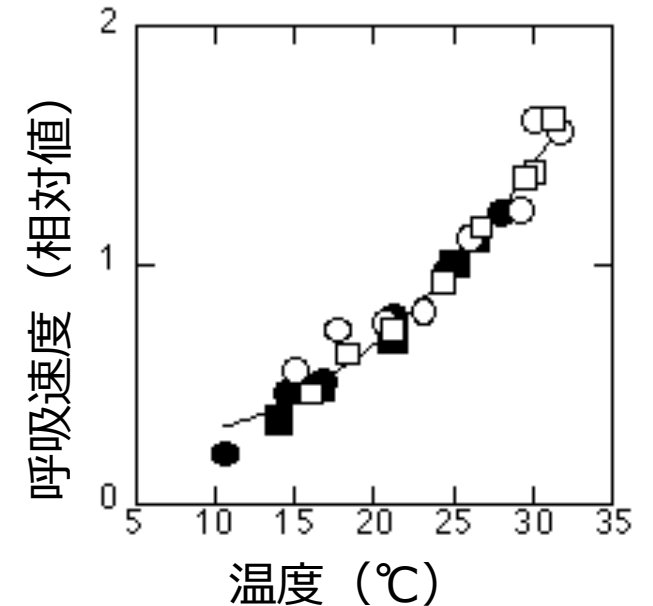
維持呼吸速度は、組織の窒素含量、および温度とともに上昇



例:維持呼吸速度のN依存性



例:維持呼吸速度の温度依存性



左図の出典: Ryan (1991) Ecological Applications 1(2)

右図の出典: 彦坂幸毅教授のWebSite、<http://hostgk3.biology.tohoku.ac.jp/hikosaka/temp-short.html>

維持呼吸速度のモデリング (温度依存性)

植物が成長期間に経験する温度範囲において、呼吸速度は10℃の上昇に対して2.0倍程度増加する。この上昇率は Q_{10} と業界で呼ばれる。10℃の上昇で2.0倍になる場合には、 $Q_{10}=2.0$

Q_{10} を使った呼吸速度のモデリング

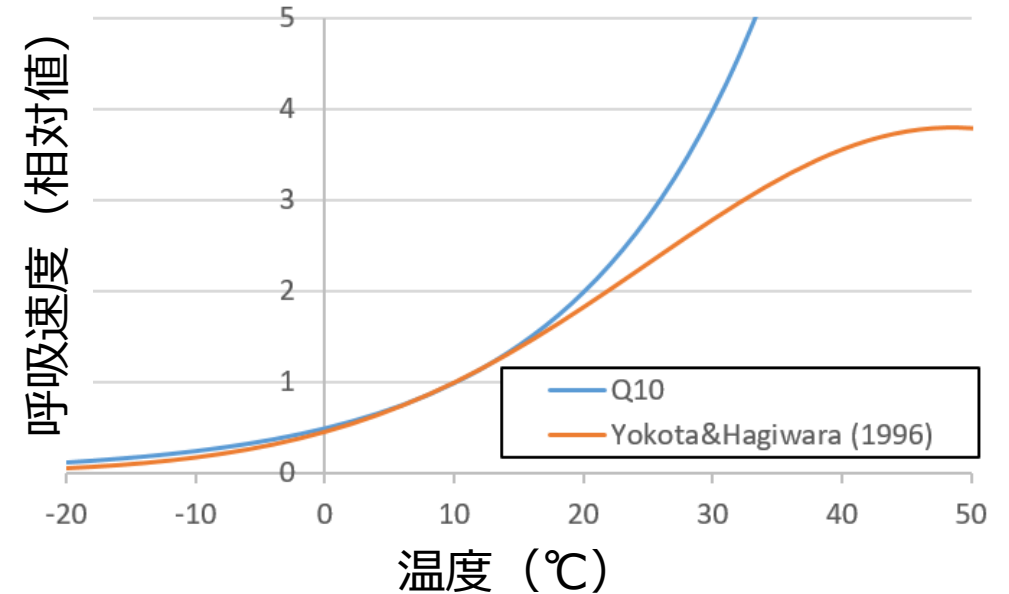
$$R = R_0 \times \exp\left[\ln(Q_{10}) \times \frac{T - T_0}{10}\right]$$

R	呼吸速度
R_0	温度 T_0 における R
T	温度(°C)
T_0	基準温度

上の式は高温域で呼吸速度が発散して危なっかしいので、VISITモデルやSEIB-DGVMでは下式*の q を Q_{10} 値として使用している

$$q = 2.0 \times \exp[-0.009 \times (T - T_0)]$$

オリジナル Q_{10} モデルと修正版 Q_{10} モデルの出力比較 ($T_0=10^\circ\text{C}$)



* Q_{10} 値をマイルドに修整する式の出典: Yokota & Hagiwara (1996) J. Forest Res. 1

維持呼吸速度のモデリング (窒素含量依存性)

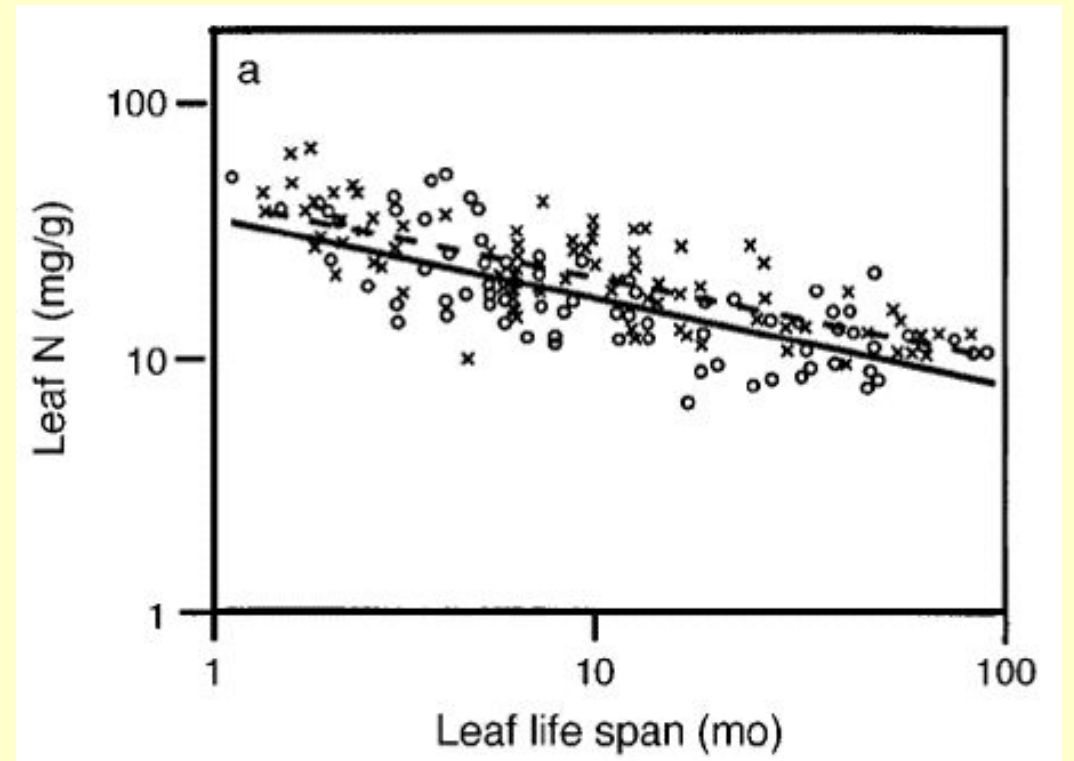
器官ごとに異なる R_0 (基準温度における呼吸速度) を与えることで、窒素含量依存性を明示的に考慮しない植生モデルも多い。

明示的に考慮する場合には、単位窒素量あたりの基準呼吸速度 (R_0) を与えている。

15°Cにおいて、 $R_0=0.1$ (gC gN⁻¹day⁻¹)くらい。

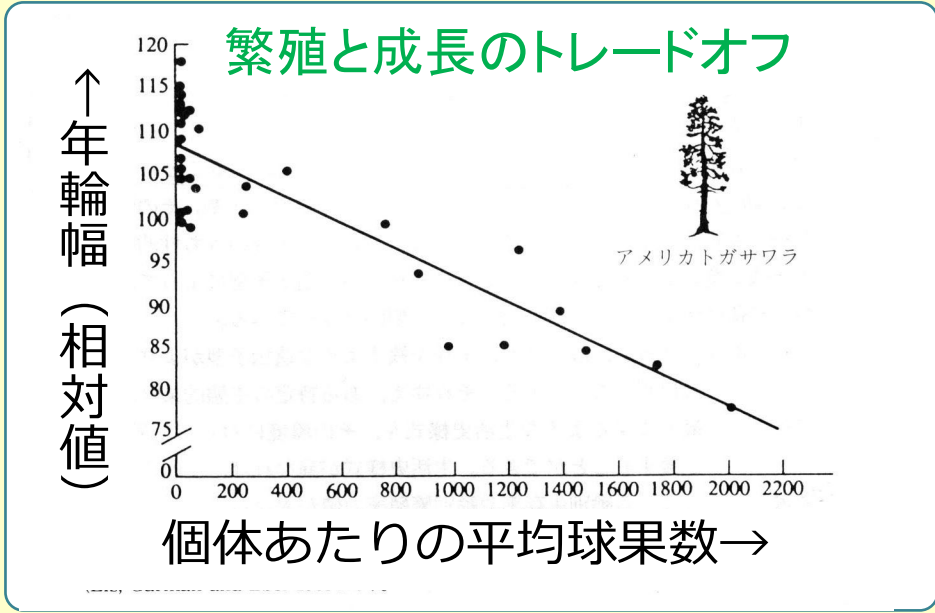
葉の乾燥重量における窒素比は、1.2~2.7%くらい*。これは葉寿命に強く相関する (右図)。

葉と細根との窒素含有比はほぼ同じ、辺材と細根の窒素含有比は0.1 (つまり辺材は同じ乾重量の葉に比べて1割ほどしか窒素を含まない) あたりが、大体の感覚である。



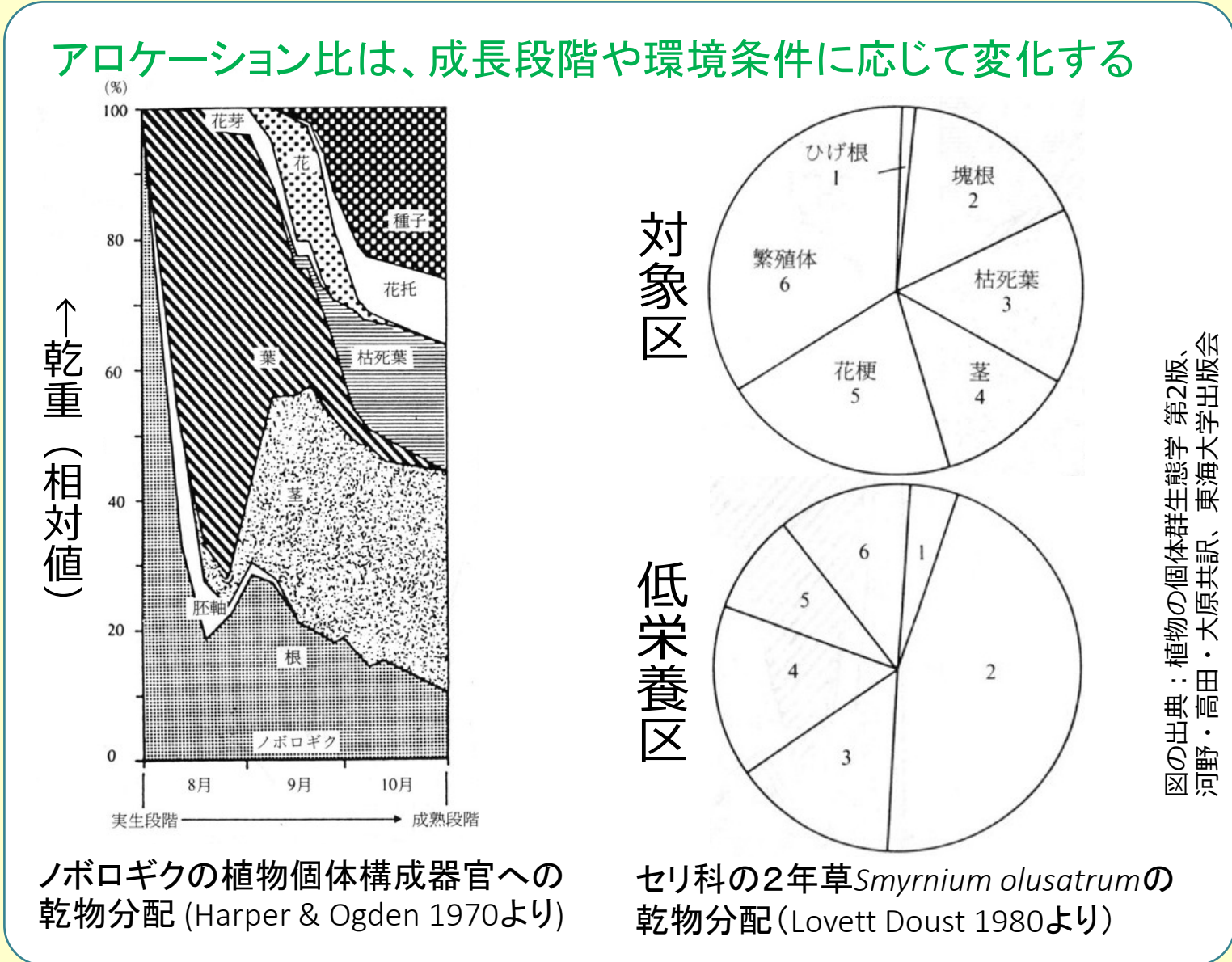
* 様々な種の葉の生理データが必要なら、Write et al.(2004) Nature428のサプリメントが便利 (種ごとBiomeごとに分類されている)。より網羅的なデータが必要であれば、TRYデータベース (<https://www.try-db.org/>) が利用できる。

成長資源のトレードオフとアロケーション



成長資源には、**トレードオフ**がある。この資源の配分を**アロケーション**と呼ぶ。

成長資源のアロケーションは表現型可塑性の程度が大きい。



図の出典：植物の個体群生態学 第2版、河野・高田・大原共訳、東海大学出版会

全球植生モデルにおけるアロケーションの扱い

全モデル共通の最初の手順

1. GPPから維持呼吸量を引いてNPPを求める。このNPPを様々な用途に配分する
2. 繁殖・根浸出物・BVOC等で、まずNPPの5%ほどを天引きするモデルもある。

Sim-Cycle

1. まずは最適葉面積を満たすまで葉群に配分
2. 残存した資源を、Biomeごとに定められた一定比率で幹と根に配分

LPJ-DGVM

以下の機能的制約条件を満たすように、幹・葉・根の3区分に配分する

- ・ 葉面積 = 定数 × 辺材部の胸高断面積
- ・ 葉重量 = 定数 × 水ストレスファクター (0~1) × 根の重量

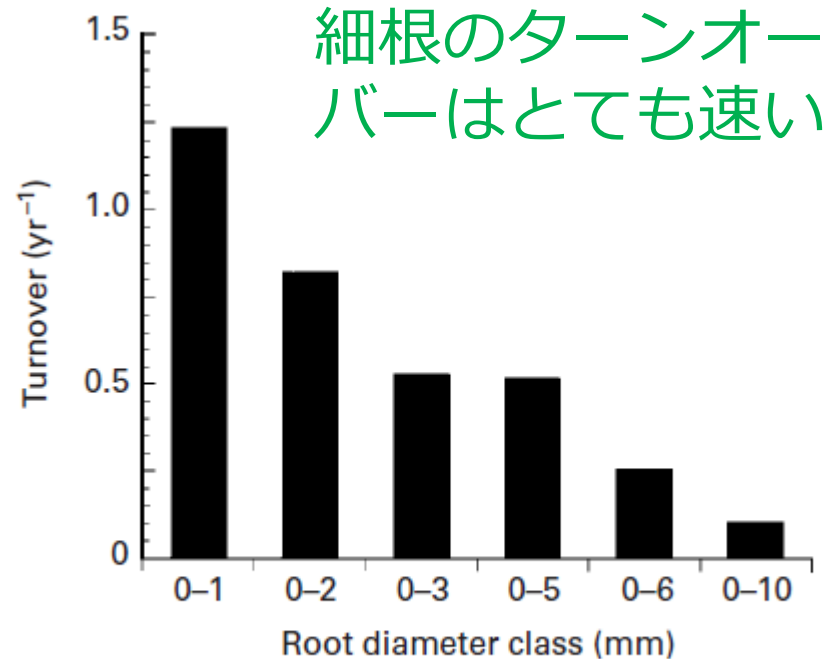
SEIB-DGVM

LPJ-DGVMのアロケーションの扱いに、最適葉量を考慮するスキーム、貯蔵資源を扱うスキーム、所与の空間制約下において実現可能な樹形の制約、等を追加している。個々の木本が、与えられた条件の下でオートマトン的に「賢く」振る舞う。

植生構造の扱い方、モデルの狙い、さらにはモデル開発者の主観などが入りやすい部分。良く言えば、植生モデルの個性が最も出やすい部分。

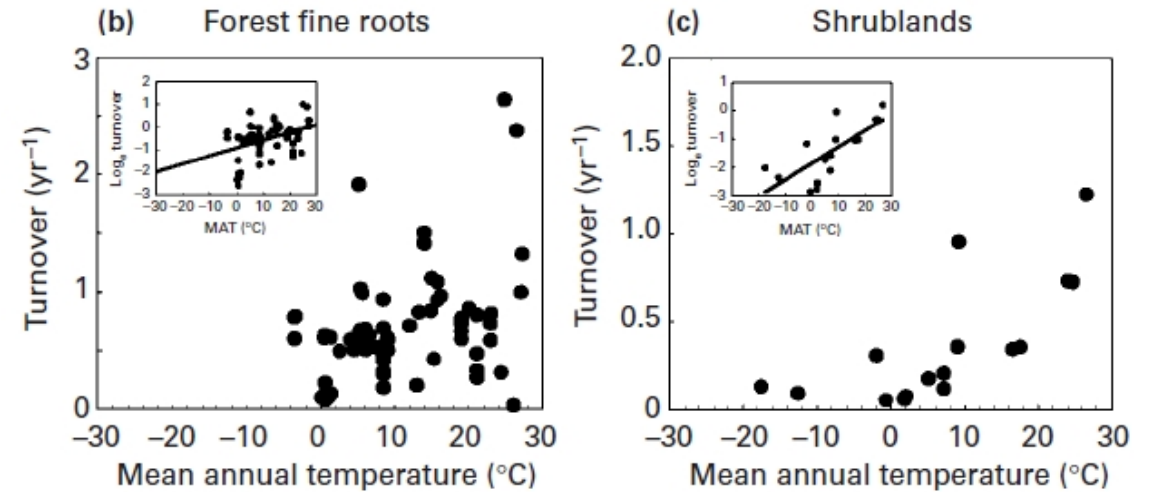
根のターンオーバー（回転）

樹木根は、直径2~5mm以下を**細根(fine root)**、それ以外を**粗根(coarse root)**と分けて扱われる場合がある。多くの植生モデルが細根を区別する。



これが細根を区別してモデリングする理由。実際、**森林生態系のNPPの3~7割**が細根生産に消費されているらしい

根のターンオーバーには温度依存性がある



上図の例では、森林生態系の細根（ここでは直径5mm以下と定義されている）で $Q_{10}=1.4$ 、灌木林の全根系で $Q_{10}=1.9$ 。

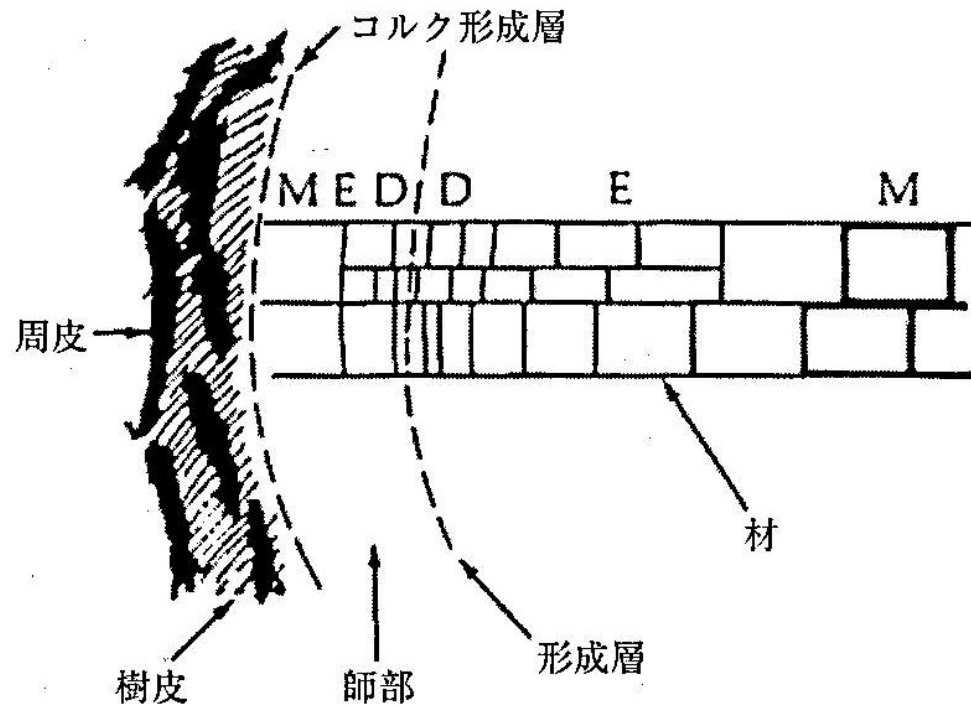
葉のターンオーバーは、なかなか奥深い話になるので、別に説明します。辺材から心材への置換も、広義のターンオーバーと捉えることができますが、これは後述のパイプモデルにて説明します。

コンテンツ

1. 日射と光合成
2. 呼吸・分配・ターンオーバー
- 3. 樹木の成長と森林の発達**
4. 土壌有機物の分解と腐植形成
5. 遷移と攪乱
6. 植生炭素循環の観測
7. グローバルな炭素循環

樹木の成長特性

樹木は一般に長く生き、巨大化する
形成層の存在が、幹の肥大成長*と樹木の巨大化を可能にしている



形成層、幹の肥大成長を生じさせる仕組み。形成層の内側では、材 (wood) になる細胞を、外側では師部 (phloem) になる細胞が分化される。コルク形成層では、樹皮 (bark) と周皮 (periderm) が作られていく。

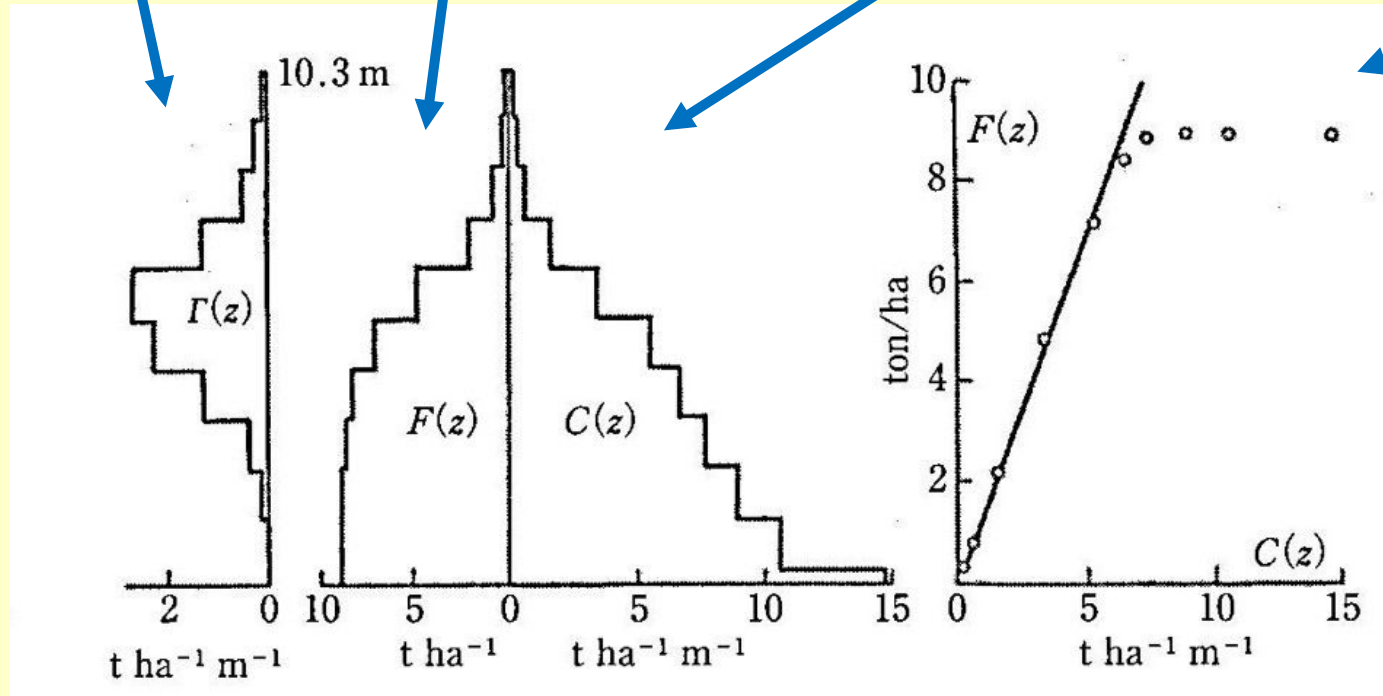
*但し、タケ・タコノキなどの単子葉植物の木本は、肥大成長しない。
タケノコの太さは成長したタケ殆ど一緒。ヤシは特殊。

図の出典：造林学、丹下・小池[編]

篠崎のパイプモデル

アカエゾマツ林で観測された
葉量 $\Gamma(z)$ 、上端からの積算葉量 $F(z)$ 、幹直径 $C(z)$ の鉛直分布

$C(z)$ と $F(z)$ は、 $C(z)$ が一定の値に到達するまで、綺麗な相関関係が見られる



幹の直径がある一定以上になると、葉量との正相関が見られなくなる
 ことについての説明

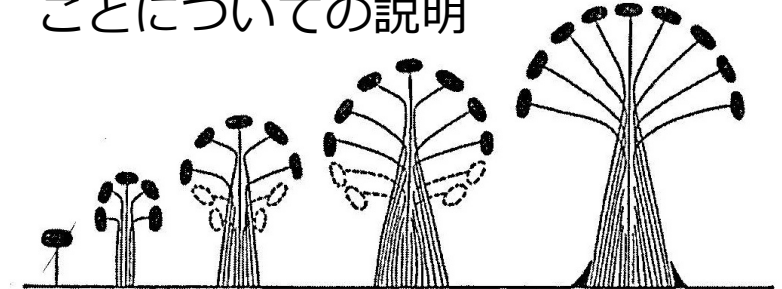


図 2.6 樹形のパイプモデル (Shinozaki et al. (1964)^[6], 依田 (1971)^[7] より)
 パイプモデルを想定することにより、成長に伴う樹形の変化を定量的に理解することが可能である

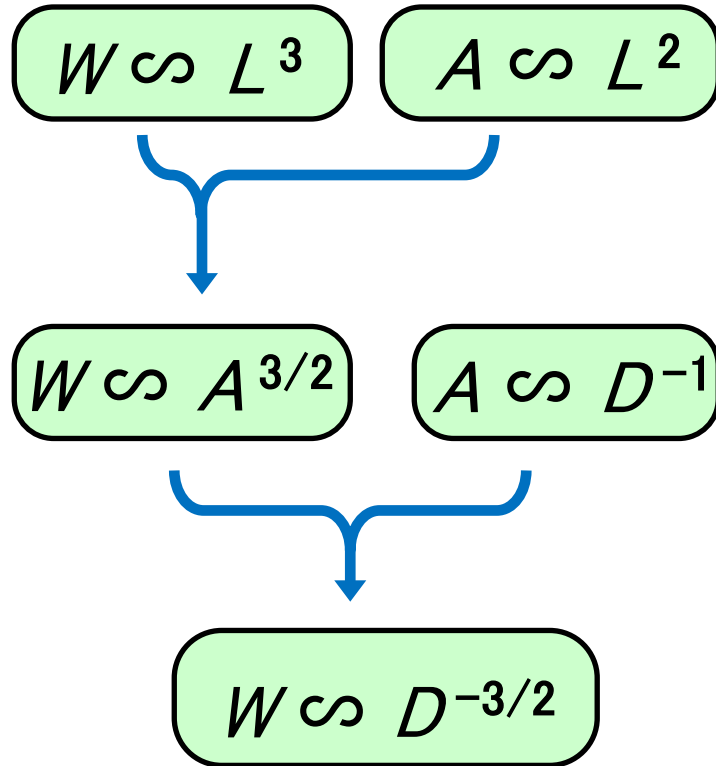
[参考] LPJ-DGVMにおける、パイプモデルの導入方法

1本の木が持つことのできる最大の葉面積 (m^2) = $A \times$ 胸高における辺材断面積 (m^2)

A は定数で8000が与えられているが、その典拠は示されていない。

自己間引きと2/3乗則

理論



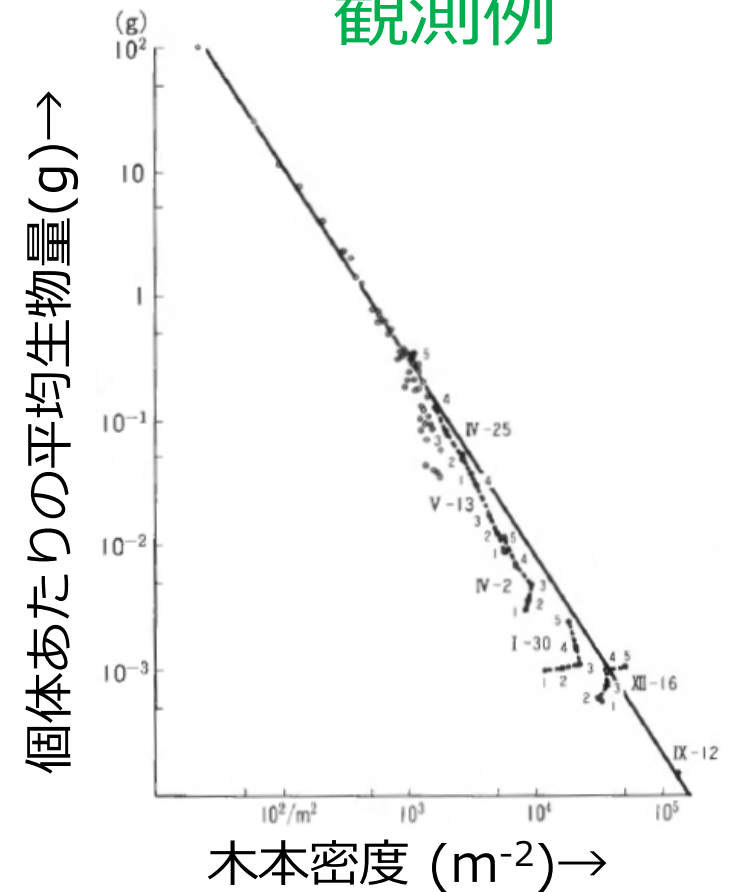
L : 植物体の一辺のサイズ

W : 植物体の平均バイオマス

A : 植物体あたりの面積

D : 植生密度

観測例



図の出典: 岩坪 (1996) 森林生態学

高密度な植物集団*では、平均個体サイズの増大と共に自己間引きが生じ、一般的に2/3乗則が観察される。

*同齡かつ同種から構成される集団だとパターンがクリア

樹冠の枯れ上がり

樹冠がほぼ閉鎖状態にある混み合った林分で観察された樹冠の枯れ上がり

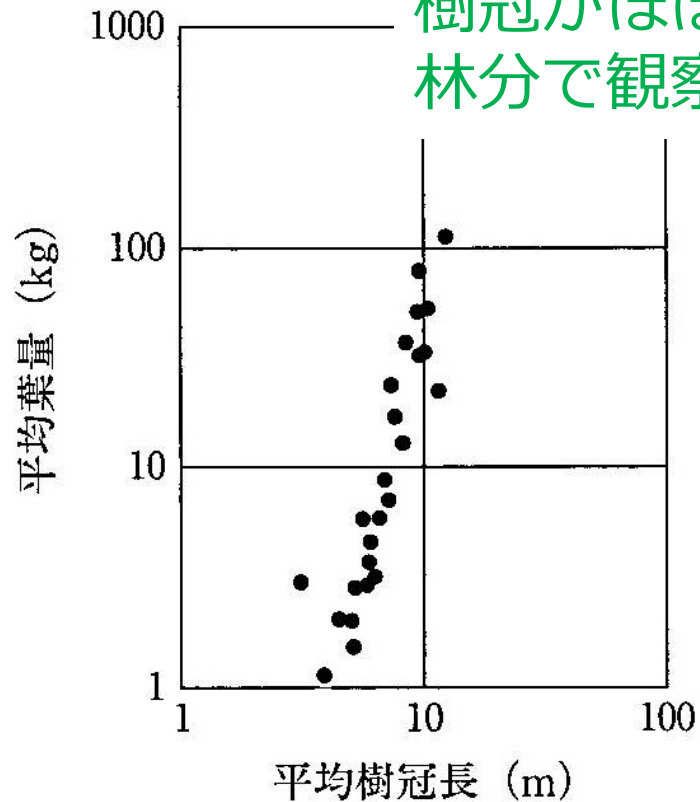


図 10.1 樹冠長と葉量のべき乗関係 (藤森 (2005)^[2] から作成)
林分あたりの平均葉量を w_L , 平均樹冠長を CL とすると次式で近似できる:
 $w_L = 0.00445 CL^{3.95}$ ($r^2 = 0.84$)

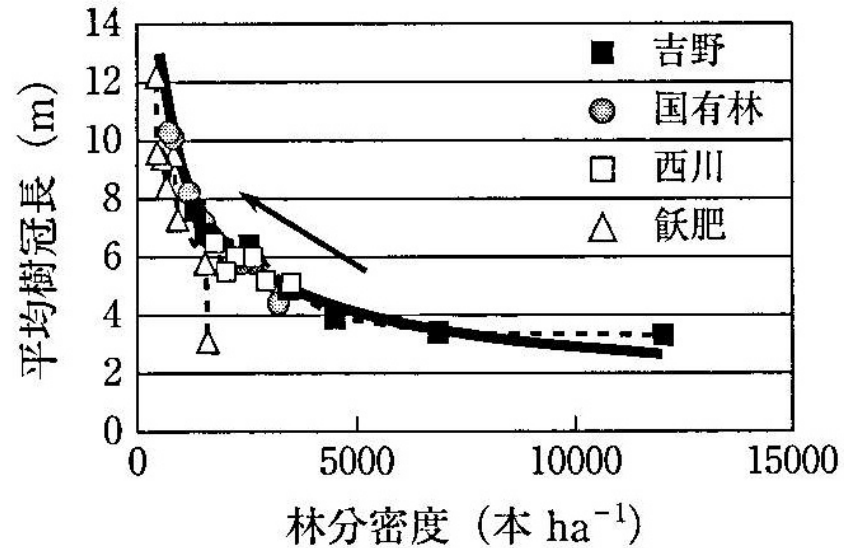


図 10.2 スギ人工林における平均樹冠長と林分密度の関係 (藤森 (2005)^[2] から作成)
太線は、閉鎖林分における平均樹冠長の近似曲線を示す。間伐等によって立木密度が減少し、それとともに図中の矢印の方向へ、平均樹冠長が増加する。

図の出典：造林学、丹下・小池[編]

(例) ヒノキの枯れ上がり

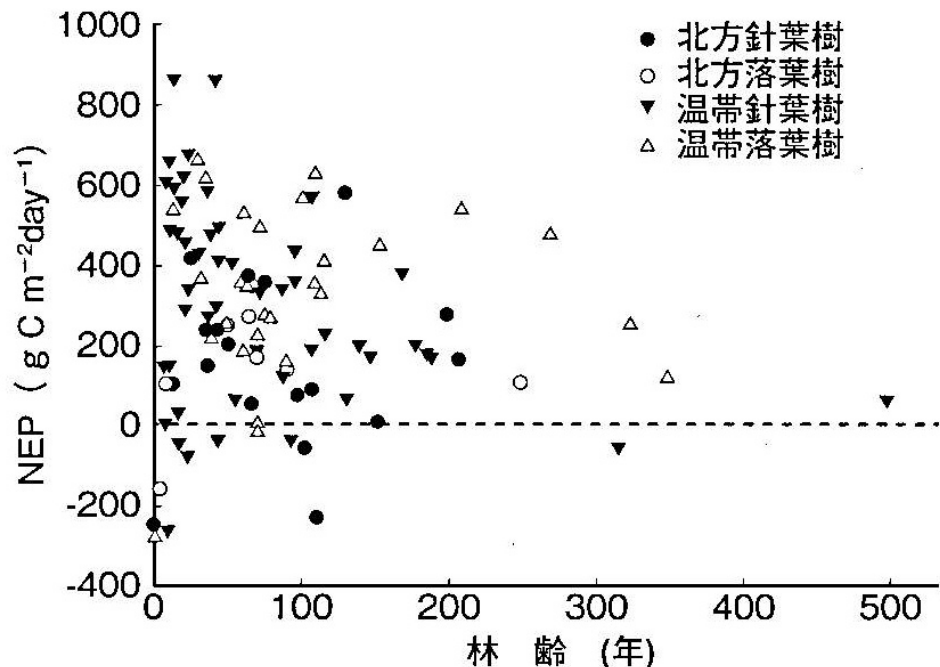


写真の出典：
<http://www.ffpri-ukk.affrc.go.jp/konsyu2005/konshu1210.html>

年平均NPPが負になるような*暗所の葉群は枯れ上がる

*栄養塩が不足が値の環境では、わりと明るい樹冠層でも枯れ上がると思った。

林齢に伴った植物生産の低下 (1/2)



温帯域および北方域の生態系に関する林齢と生態系生産力 (NEP) との関係

図中の各点は Luysaert *et al.* (2007) で取りまとめられた渦相関法で計測される CO₂ フラックスデータに基づいて算出された。正值が森林生態系により吸収された炭素吸収量, 負値は炭素放出量を表す。(Knohl *et al.*, 2009 より)

詳細な解説1: Ryan & Yoder (1997) *BioScience* 47(4)

詳細な解説2: 鍋嶋 & 石井 (2008) *J.Jpn.For.Soc* 90(6)

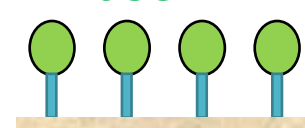
図の出典: 日本生態学会編「地球環境変動の生態学」共立出版

4つの仮説が出されている

- (1) GPPが飽和した後も材呼吸量は増え続けるのでNPPが下がる仮説 (古典的な仮説)
- (2) 窒素制限仮説
- (3) 成熟した木の成長速度が落ちるような遺伝的プログラムがある仮説
- (4) 高木ほど水制限が厳しくなる仮説

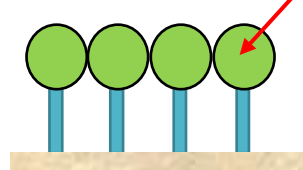
仮説(1)が主張する状況の解説

Phase 1

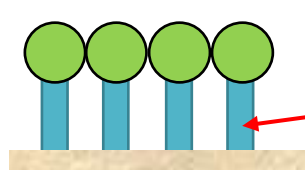


葉群バイオマスの飽和
これ以上GPPは増えない

Phase 2



Phase 3



その一方で幹成長は続くので、呼吸量は増え続ける

林齢に伴った植物生産の低下 (2/2)

(1) GPPが飽和した後も材呼吸量は増え続けるのでNPPが下がる仮説 (古典的な仮説)

一般に、木質組織の維持呼吸が消費するGPPは5~12%程度であり、観察されるレベルの植物生産性の低下を説明できない。

(2) 窒素制限仮説

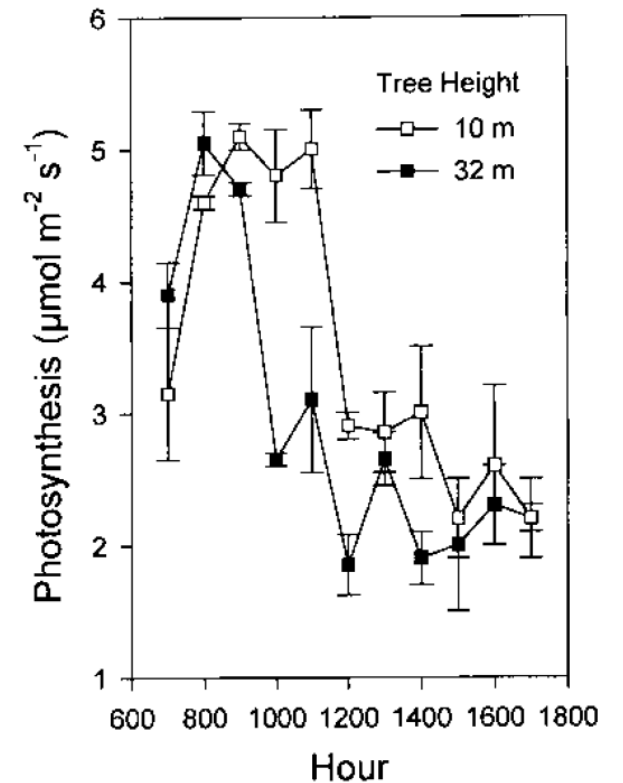
そういうことは実際に起こりうるだろうが、栄養制限がない環境下でも高齡樹の成長速度は遅くなるので、これだけでは説明できない

(3) 成熟した木の成長速度が落ちるような遺伝的プログラム仮説

たぶん無い。高齡樹から取った枝を若齡樹に接ぎ木すると、母樹の影響は殆ど残らないので。

(4) 高木ほど水制限が厳しくなる仮説

右図のような証拠から支持されている。しかし、この仮説の実証を試みる研究の約4割からは、否定的な結果が得られている。



光合成速度の日変化をマツの高齡樹(32m)と若齡樹(10m)で比較した。いずれも葉齡、葉の窒素含量は同じ。高齡樹では気孔を閉じるタイミングが早く、日光合成量が低下した。 Ryan & Yoder (1997) BioScience 47(4)

綺麗に決着がつく問題では無さそう

コンテンツ

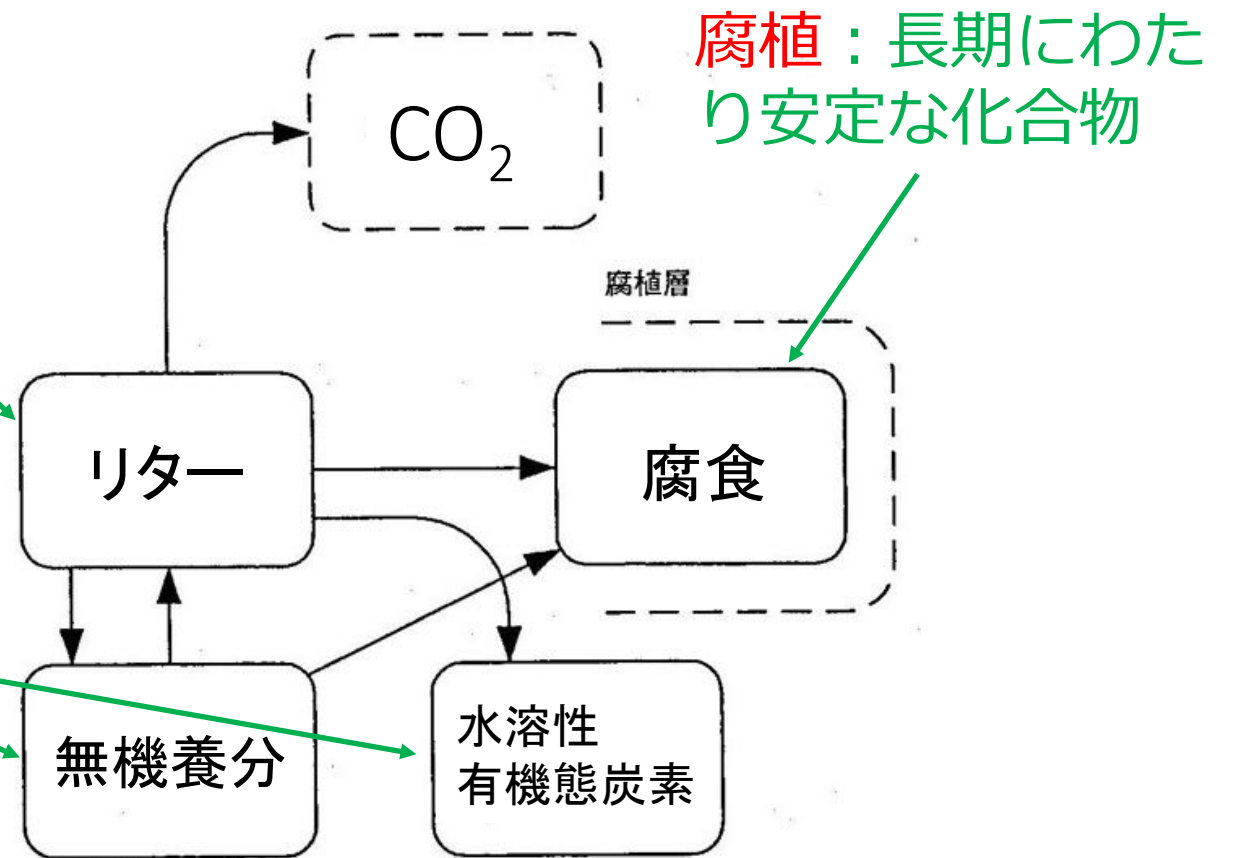
1. 日射と光合成
2. 呼吸・分配・ターンオーバー
3. 樹木の成長と森林の発達
- 4. 土壌有機物の分解と腐植形成**
5. 遷移と攪乱
6. 植生炭素循環の観測
7. グローバルな炭素循環

リター分解の一般経路

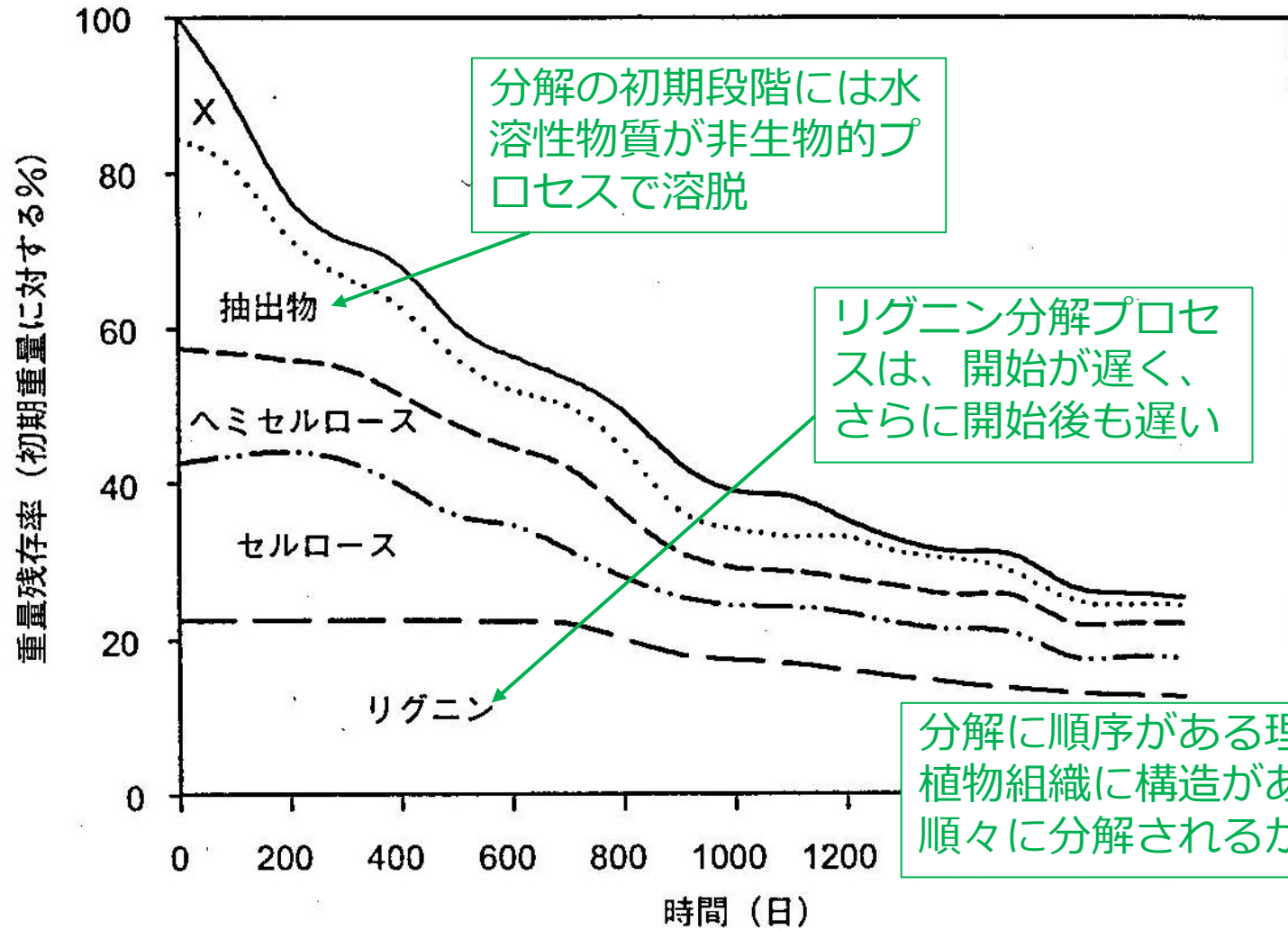
リターは、非生物的な過程における溶脱と、
土壌生物による分解を受ける

好氣的条件下の分解では主に CO_2 、
嫌氣的条件下では有機酸が生成される
(有機酸の一部はメタン菌によってメタン発酵される)

これらの一部は、腐植や粘土
土粒子に吸着し保持される



リター分解には順序がある



北方林のヨーロッパアカマツ針葉リター分解に伴う有機物の重量減少. Xは未同定の化合物. (Berg et al. 1982aより)

図の出典: 大園享司訳「森林生態系の落葉分解と腐食形成」

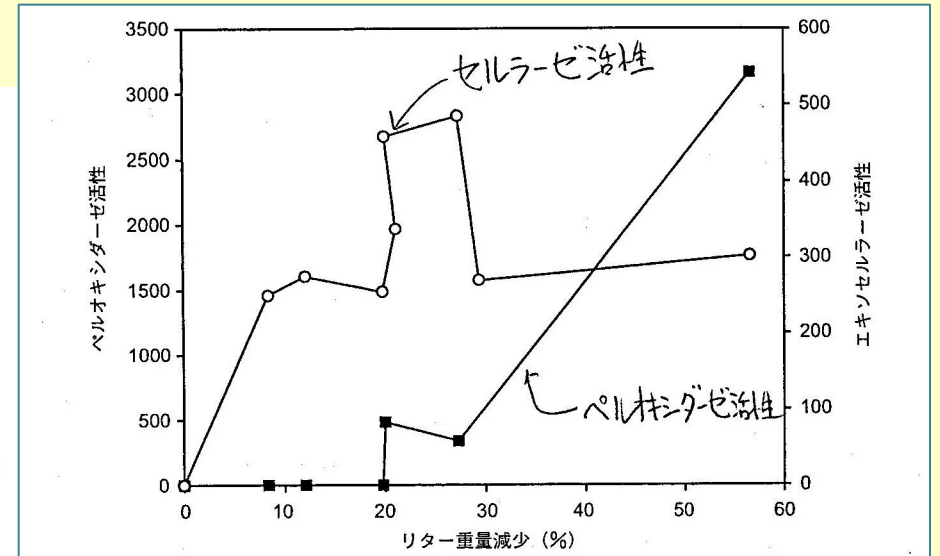
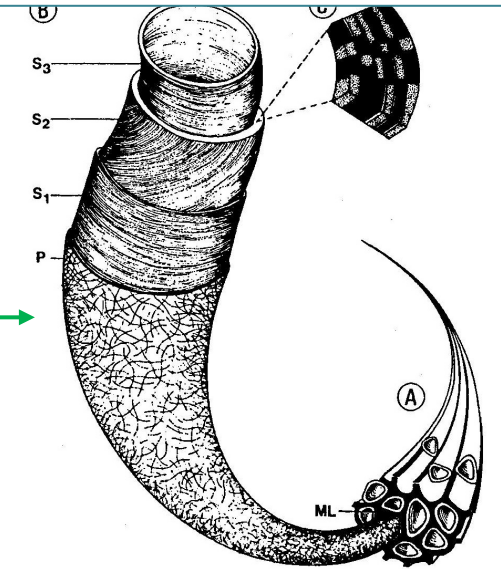


図2.7 ヨーロッパアカマツ針葉リターの分解に伴う酵素活性の変化. セルラーゼ活性(○)は分解開始後しばらくして認められたが, ペルオキシダーゼ活性(■)はそれよりも後に認められた. このペルオキシダーゼ活性の増加時期はリグニン分解開始と一致している. (C. McClaugherty未発表より)



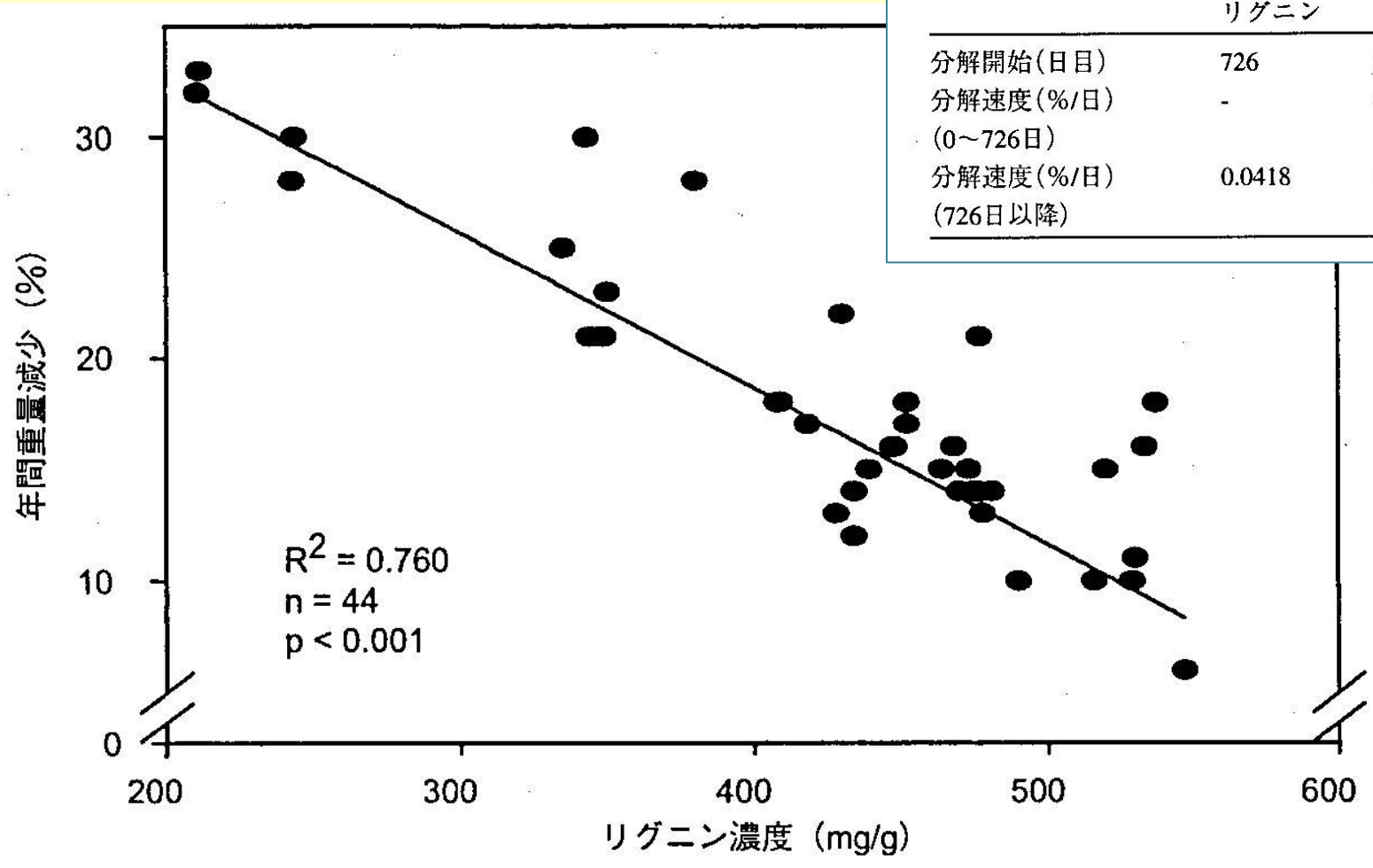
植物繊維の概略図. A 仮導管(tracheid). B 細胞壁. C 二次壁における炭水化物ポリマーとリグニンの配列. 細胞間層(middle lamella, ML), 一次壁(primary wall, P), 二次壁(Secondary wall, S1, S2, S3). 二次壁の3層ではミクロフィブリルの方向と厚さが異なる. S3層の内部に疣状の層を持つ樹種もある. Cはリグニン-ヘミセルロースのマトリクス(黒色部), ヘミセルロース(白色部), セルロースフィブリル(付点部)の分布を示す. (Eriksson et al. 1990より)

分解に順序がある理由の一つは、植物組織に構造があり、それが順々に分解されるから

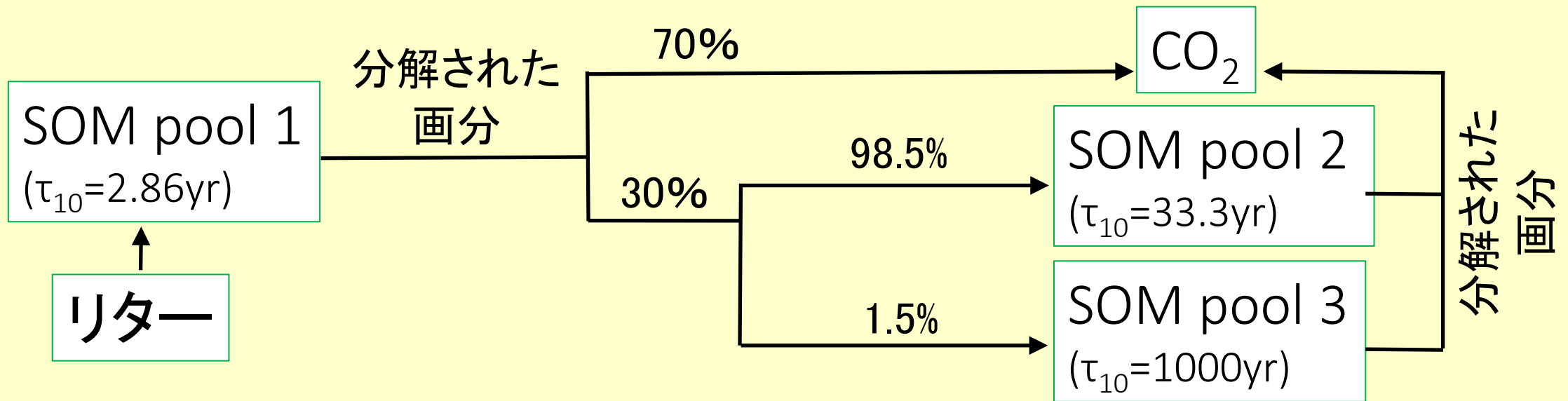
リグニン分解プロセスは、開始が遅く、さらに開始後も遅い

表2.1 有機物重量の純減少開始時期と重量減少速度。ヨーロッパアカマツ針葉リター。初期段階と後期段階の重量減少速度を示す。初期段階にはリグニン化を受けていない炭水化物ポリマーと水溶性物質が分解されるが、リグニンは分解を受けない。後期段階には炭水化物ポリマーの分解もリグニン分解により律速され、すべての構成成分の分解速度がほぼ同じになる(図2.5)。(Berg et al. 1982aより)

	リグニン	セルロース	マンナン	キシラン	ガラクトサン	アラビナン
分解開始(日目)	726	376	376	545	開始直後	開始直後
分解速度(%/日) (0~726日)	-	0.1041	0.0647	0.1077	0.0633	0.1461
分解速度(%/日) (726日以降)	0.0418	0.0393	0.0526	0.0461	0.0375	0.0449



LPJ-DGVMにおけるリター分解の扱い

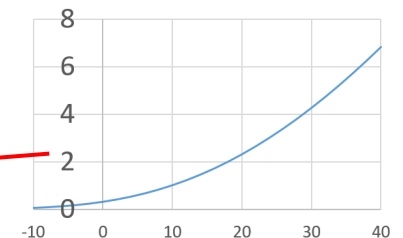


$$\text{月あたり分解率} = \frac{\left(\frac{1}{\tau_{10}}\right) \times f(W_1) \times g(T)}{12}$$

$$f(W_1) = 0.25 + 0.75 \times W_1$$

$$g(T) = \exp \left[308.56 \times \left(\frac{1}{56.02} - \frac{1}{T + 46.02} \right) \right]$$

土壌含水率が高ければ高いほど分解速度が上がる構造になっているが、これはイマイチ

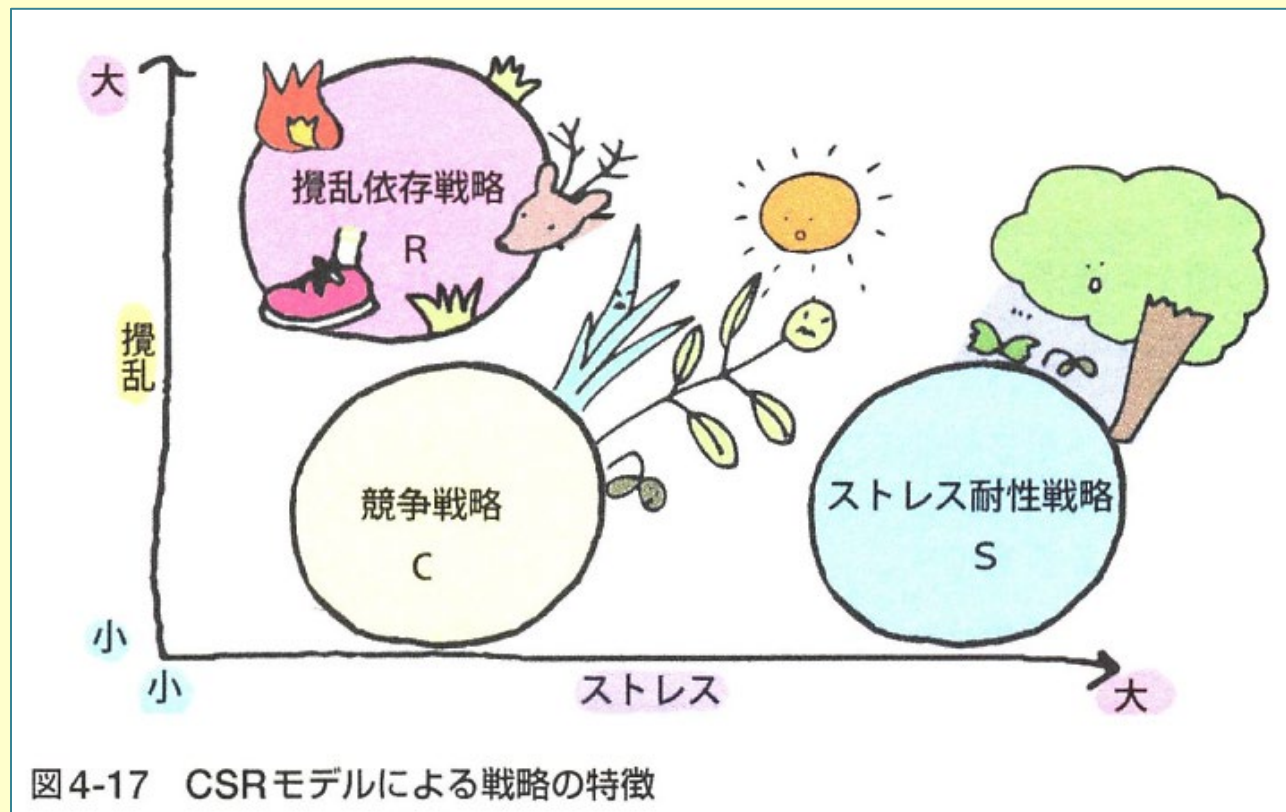
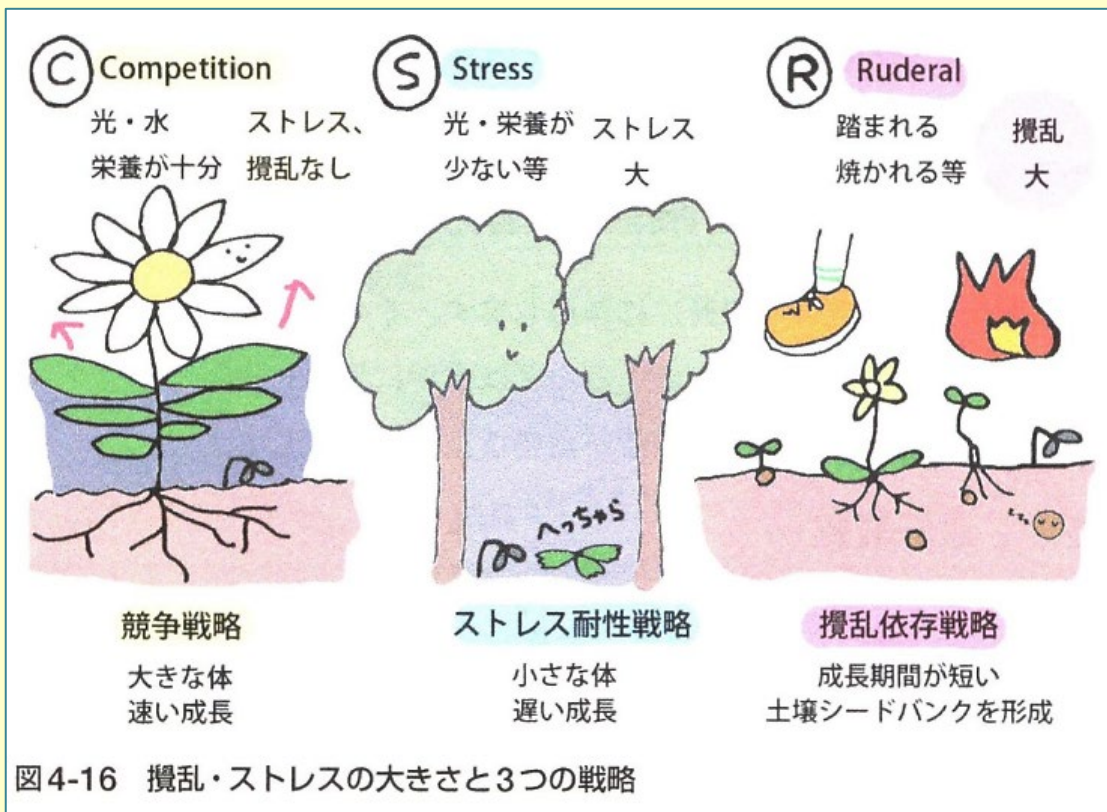


τ_{10} は、10℃・湿潤条件下における回転速度
 W_1 は、土壌第一層における有効含水量の充填率
 T は、気温

コンテンツ

1. 日射と光合成
2. 呼吸・分配・ターンオーバー
3. 樹木の成長と森林の発達
4. 土壌有機物の分解と腐植形成
- 5. 遷移と攪乱**
6. 植生炭素循環の観測
7. グローバルな炭素循環

攪乱とストレス



ここで、**攪乱**は「突発的な破壊」、**ストレス**は「継続的な成長阻害」のこと。

攪乱は、全ての種にほぼ無差別に影響するのに対し、
ストレスの影響は、それぞれの種が備える耐性によって異なる傾向が強い。
攪乱とストレスの程度は、植物に同所的なニッチ分割をもたらす。

主要な攪乱タイプと、その強度

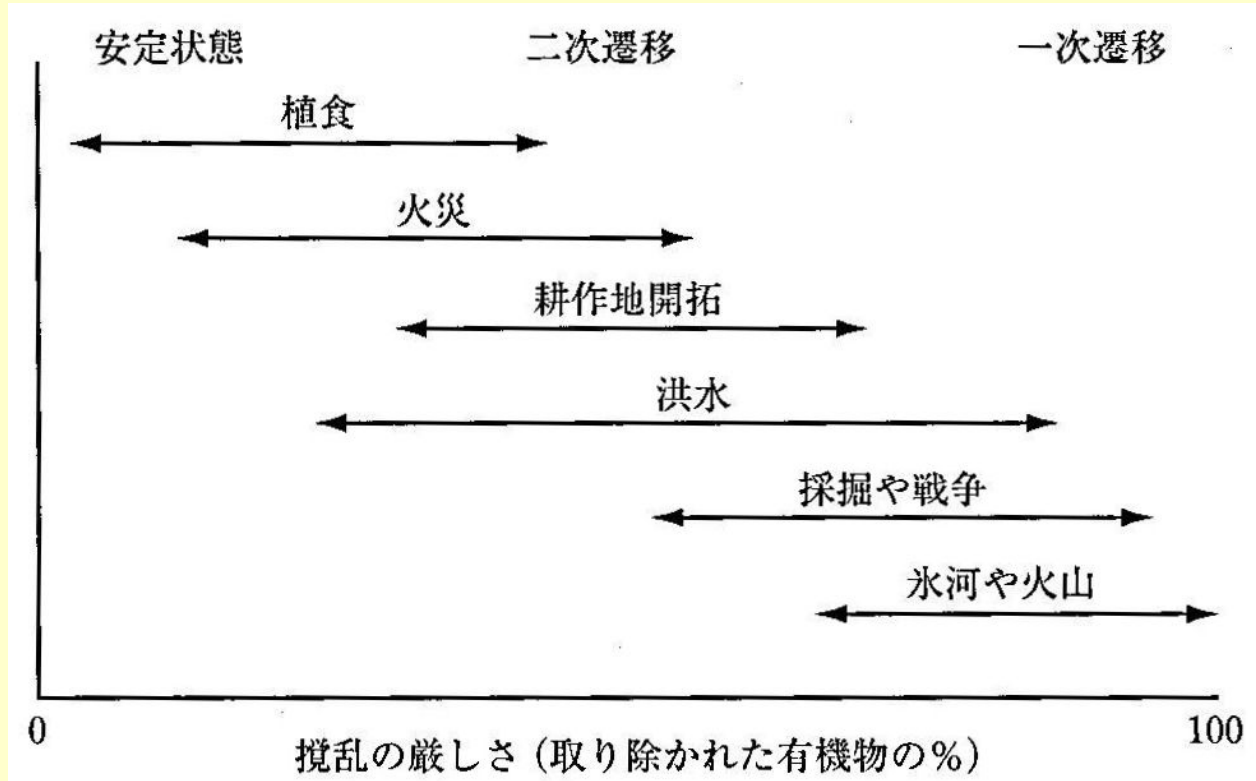


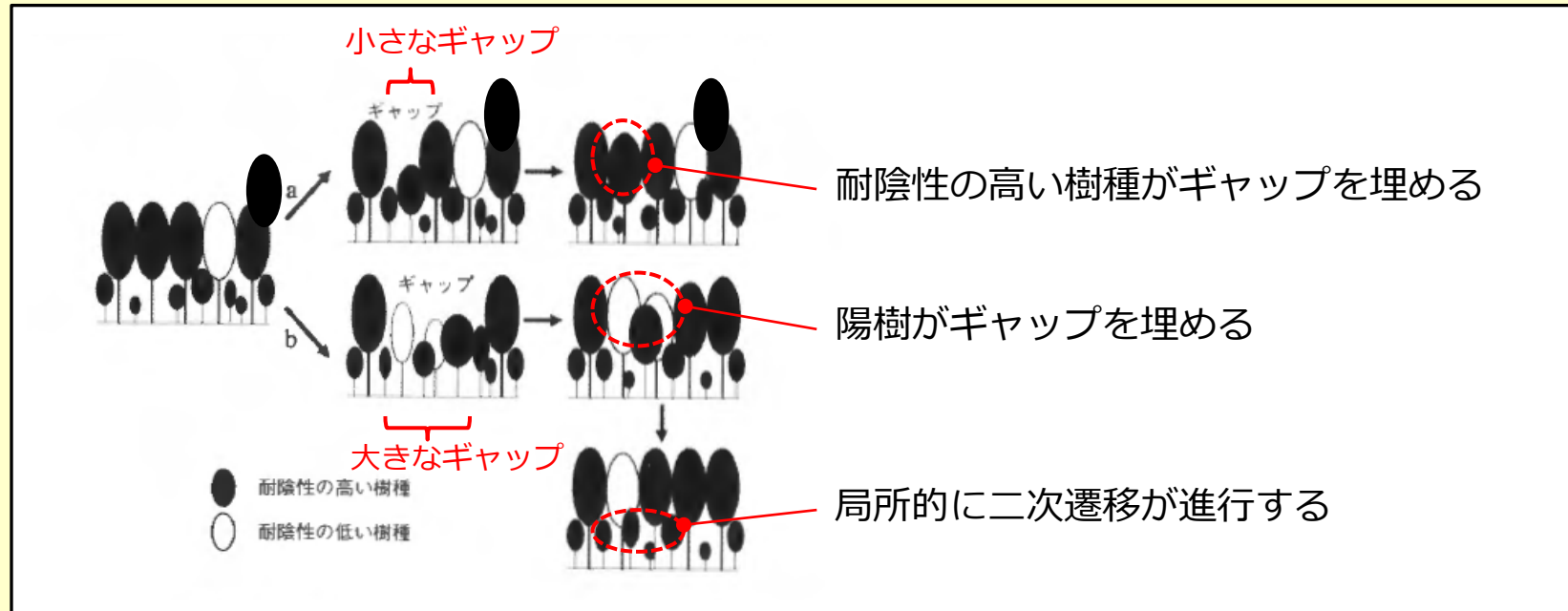
図 12.7 通常安定状態での生態系の機能から一次遷移までに及ぶ、主要な攪乱タイプと攪乱の厳しさの範囲。

1～数個体の木本の死によりもたらされるものから、噴火による広域の植生破壊まで、様々。

ある程度以上、大きな攪乱後には遷移が生じる。数十～数千年にわたる遷移的变化は、生態系間の局所的な違いの大部分を説明する。

山火事のように、ある程度定期的に繰り返されるタイプの攪乱に対しては、しばしば生物の適応が見られる。

低～中緯度の森林生態系は、局所的な崩壊と再生を繰り返すギャップ動態が顕著に生じる



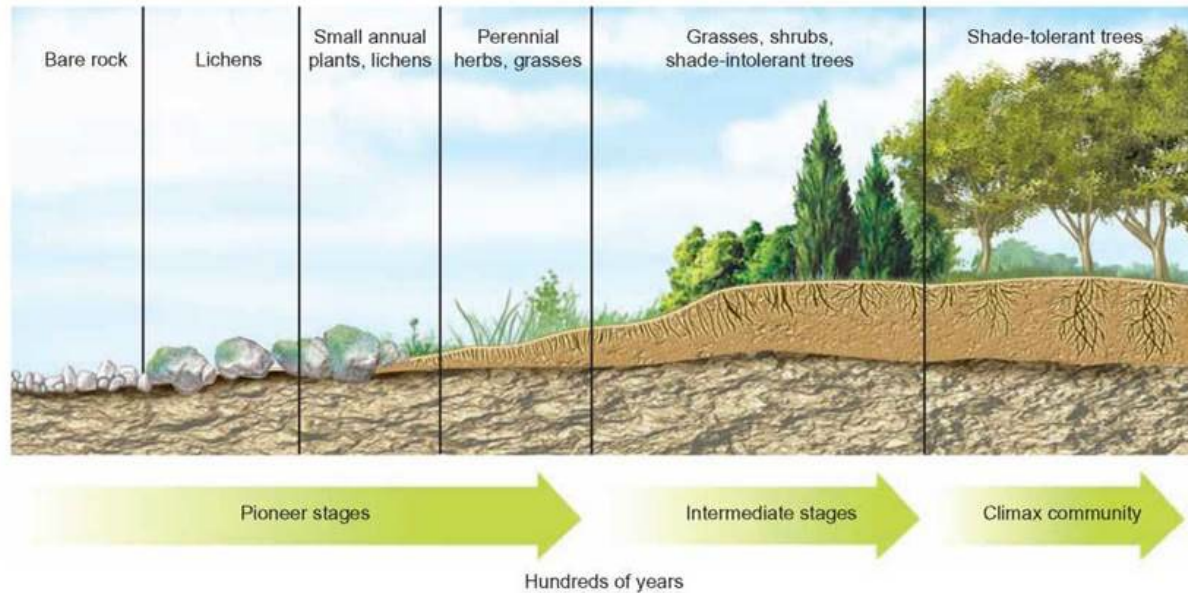
ギャップ動態モデルSORTIEが示した森林の水平方向構造を考慮することの重要性

光環境を空間的に平均してしまうシミュレーターでは樹種の交代の様子が変化だけでなく、総バイオマスも実際の森林の半分くらいになってしまう。なぜならば、ギャップの下にはとても明るい環境があるはずなのに、これを暗いところと併せて平均してしまうことで、ギャップ内での森林再生が遅れてしまうから。

遷移：攪乱後の植生回復において、優占する種が次々と変わる現象

一次遷移

(土壌が殆ど無い条件から始まる遷移)



図の出典：schoolbag.info/biology/concepts/108.html

二次遷移

(土壌のある条件で始まる遷移)

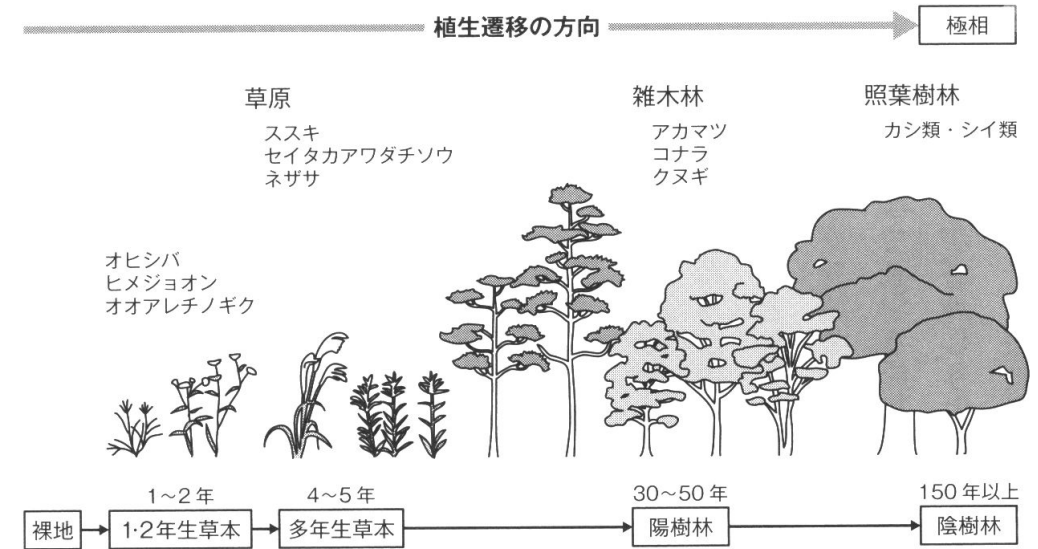


図 3-10 関東および西日本の低地における植生遷移

〈『里山の自然をまもる』築地書館、p.35 を参考に作成〉

図の出典：富田啓介「はじめて地理学」

攪乱は、植生の発達に伴う環境変化が、ニッチの異なる植物種を次々と優占させることで生じる。攪乱からの経過時間に対してのニッチ分割とも言える。

アラスカの氷河後退後の一次遷移

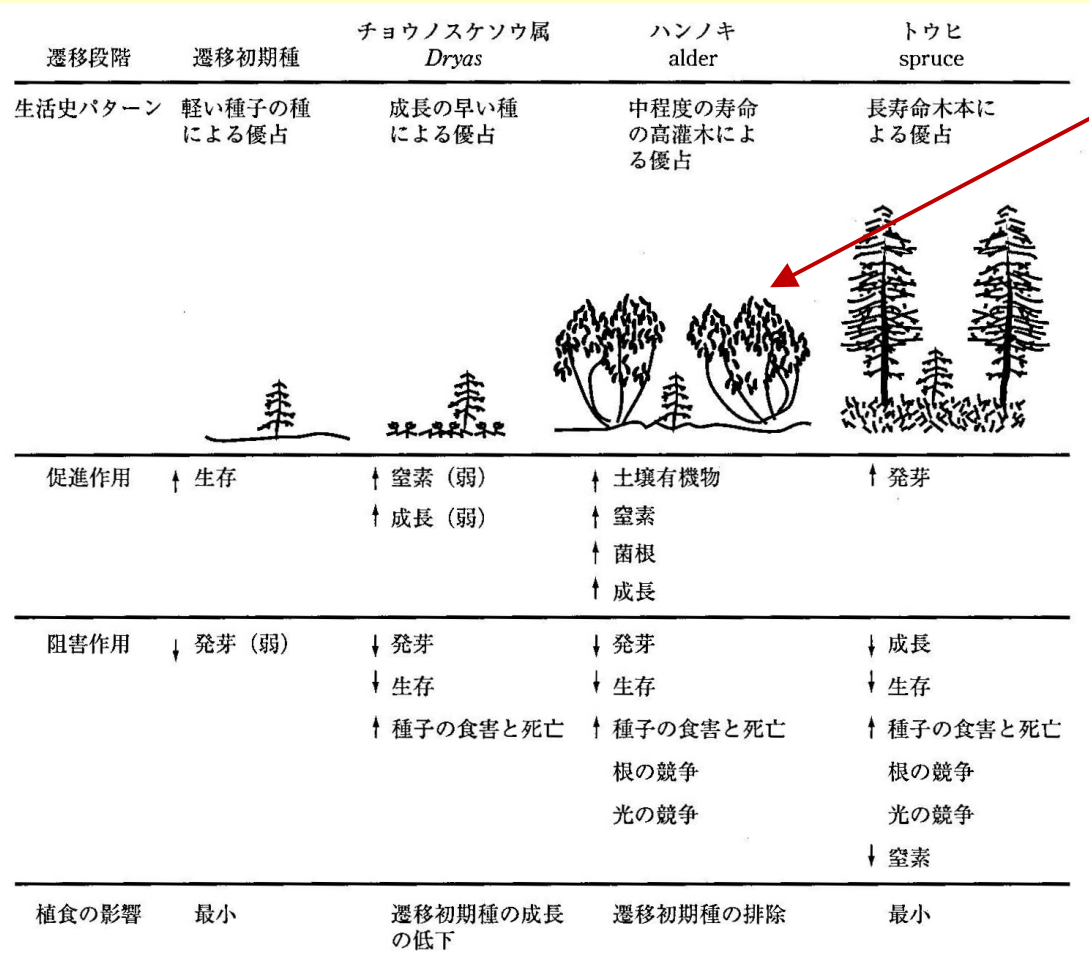
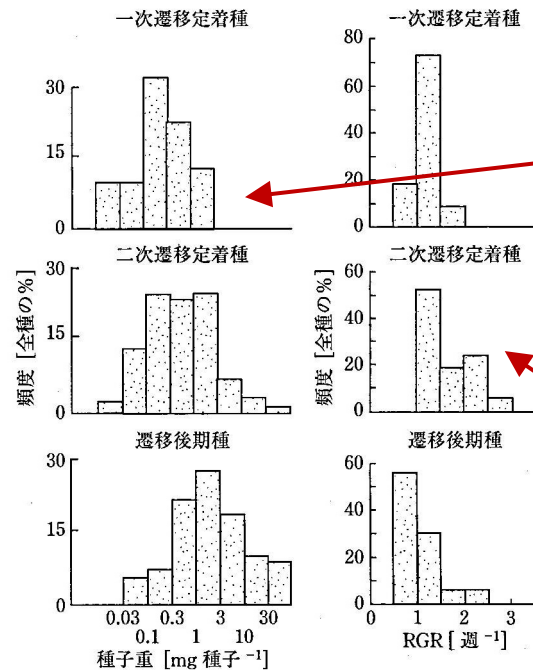


図 12.9 アラスカのグレーシャー (Glacier) 湾での氷河後退後の遷移状態の変化にともなう生活史特性, 競争, 促進, 植食の相互作用の変化. 生活史特性は各遷移段階での優占パターンを決定する. この優占種変化の速度は, 優占種の促進作用/抑制作用や植食者のパターンによって決定される. 一般的に, これら四つのプロセスは同時に遷移状態の移行に寄与しており, 遷移初期では生活史特性, 遷移中期では植食, ハンノキ段階では促進作用, 遷移後期では競争が卓越する. Chapin et al. (1994) を改変.

Walker (1993): 一次遷移においては、窒素固定細菌を共生させた植物による、成長の促進が生じる。初期の一次遷移の殆どにおいて(研究サイトの75%)、共生細菌による窒素固定能力を持つ維管束植物の優占が観測される。

一次遷移種 vs 二次遷移種 vs 遷移後期種



一次遷移では、シードバンク・実生バンクが存在しないので、初期に優占する集団は、小さな種子を持つ

二次遷移の場合は、土壌シードバンク、実生バンクから、速やかな植生回復が生じる

図 12.10 イギリスの一次遷移種, 二次遷移種および遷移後期種における種子重 (対数スケール) および相対成長速度 (RGR) の頻度分布. データは Grime and Hunt (1975) および Grime et al. (1981) より. Chapin (1993a) より.

遷移に伴う物質・エネルギー循環の変化

森林伐採後の流出量変化 @アメリカ南東部

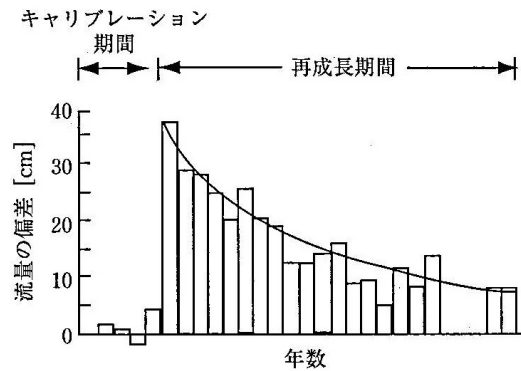


図 12.11 アメリカ南東部のノースカロライナの森林における、自然状態（キャリブレーション期間）および森林伐採後（再成長期間）の流域からの流出量。流域からの流出量は植生の消失により著しく増加し、20年以内に伐採前のレベルまで減少した。Hibbert (1967) より。

植物バイオマスを消費させる
攪乱は、蒸散量の減少を通じて、
流出水量を減少させる

火災後のアルベド変化 @アラスカ

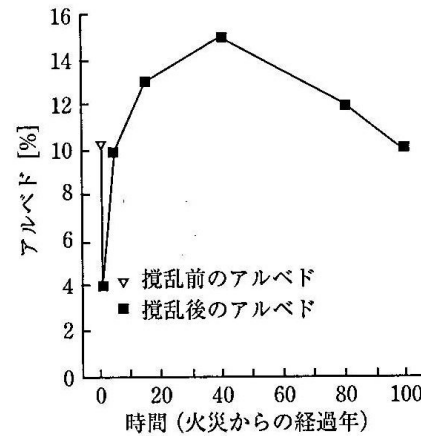


図 12.12 アラスカ北方林における火災後の遷移に伴うアルベドの変化。火災後の黒色の地表面がアルベドの低下を引き起こす。アルベドは遷移の草本・落葉樹林期に増加し、針葉樹林に移行する遷移後期に低下する。このような遷移的变化は、中程度の火災後に、針葉樹によって落葉樹種がより速やかに置き換わることで、より急速に生じる。データは Chambers and Chapin (2002) より。

火災前は針葉樹林、火災後しばらくの草本と広葉樹が優占する次期に最大

林齢に伴うNPP変化 @ロシア東部のトウヒ優占林

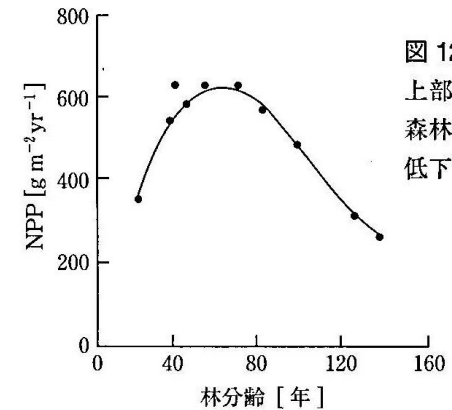


図 12.13 ロシア東部におけるトウヒの地上部生産量の遷移に伴う変化。NPPは森林が樹齢60年で最大LAIに到達した後に低下する。Ryan et al. (1997) より。

・古典的な説明 (Odum 1969) : 葉量は比較的早く平衡値に達しGPPは変化しないが、生物量の増加は持続するから。

・最近の説明: 林齢に伴って、窒素制限、一部の森林では水コンダクタンスの低下による水不足が生じ、GPPが低下するから

一次遷移と二次遷移の間の炭素フラックスの違い

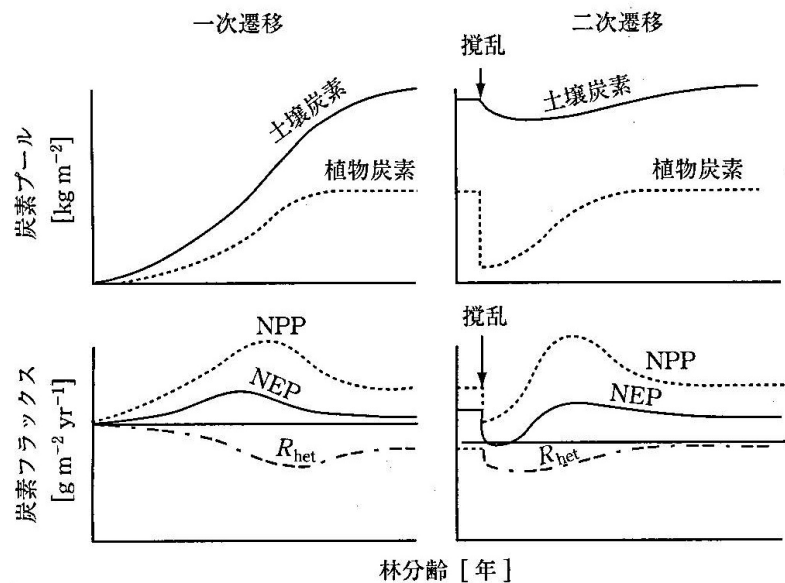


図 12.16 一次および二次遷移における炭素プール（植物および土壌）およびフラックス（NPP, R_{het} , NEP）の変化の理論パターン。一次遷移の初期では、NPP が従属栄養呼吸よりも高い、すなわち NEP が正の値であるため、植物および土壌炭素はゆっくり蓄積する。二次遷移の初期では、従属栄養呼吸からの炭素消失が NPP からの炭素獲得を上回るため、土壌炭素は攪乱後に減少し、NEP は負の値になる。二次遷移後期では、植物炭素および土壌炭素は（この理論図では）安定状態に達し、NEP はゼロに近づく。一次および二次遷移のいずれも、NPP と NEP は遷移中期で最大になる。純生態系炭素収支（NECB）は、溶脱による損失やその他の炭素フラックスが相当量である場合には、ここで示したパターンと異なるだろう。

初期の炭素プールやフラックスは、一次遷移よりも二次遷移の方が大きい。特に土壌呼吸速度は、しばしば攪乱直後にとても大きくなる（攪乱に伴うリターの大量供給 and/or 土壌温度と土壌湿潤度の上昇に伴う土壌分解率の増加）。

攪乱後のNEE変化（実測値）

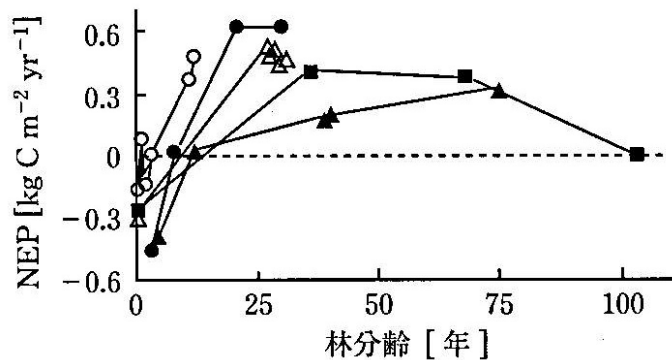
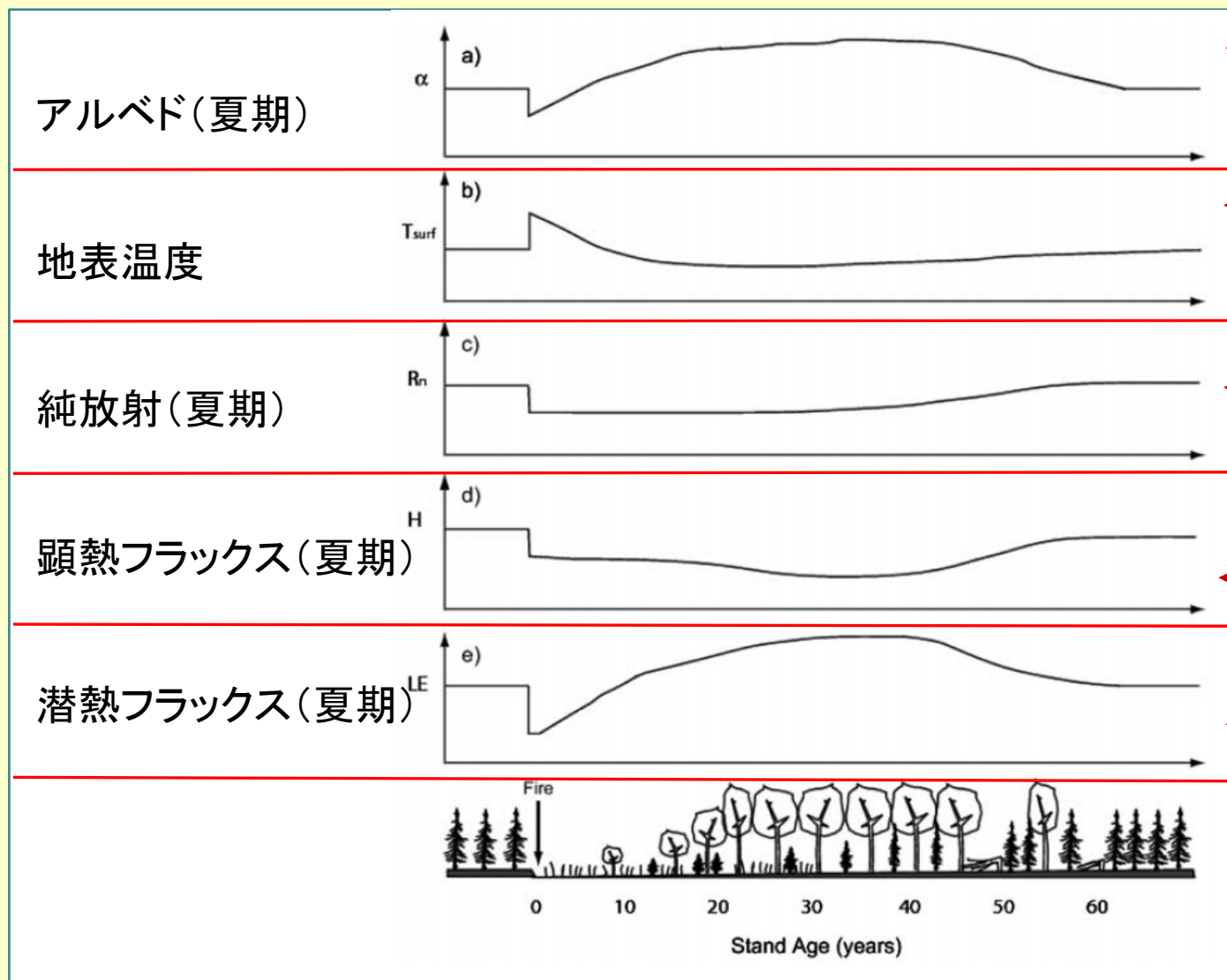


図 12.17 CO₂ 交換法によって測定されたヨーロッパの森林における遷移にともなう NEP の変化。
● シトカトウヒ (*Picea sitchensis*) ; △ フランスカイガンシヨウ (*Pinus pinaster*) ; ■▲ ヨーロッパアカマツ (*Pinus sylvestris*, 異なる 2 サイト) ; ○ トルコカシ (*Quercus cerris*). Magnani et al. (2007) より。

山火事後の遷移に伴う熱水収支の変化@亜寒帯林



アルベド(夏期)

地表温度

純放射(夏期)

顕熱フラックス(夏期)

潜熱フラックス(夏期)

山火事直後は地表は黒っぽい。広葉樹林は、針葉樹林よりも明るい。

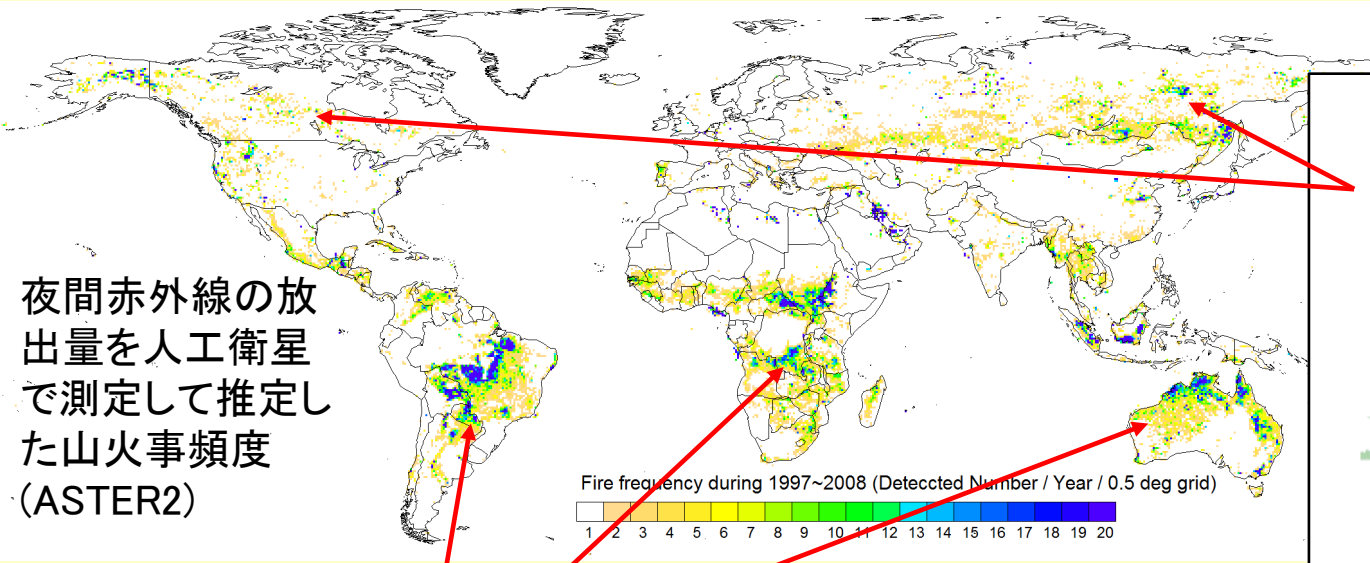
山火事直後は、地表は黒っぽく、粗度長も低下するため、地表温度は高くなる。森林の回復に伴い、低下する。

山火事直後の高い地表温度は上向き長波放射量を増すことで、広葉樹林の高いアルベドは上向き短波放射量を増やす事で、それぞれ純放射を下げる。

広葉樹林の高い潜熱フラックスは、顕熱フラックスを低く保つ

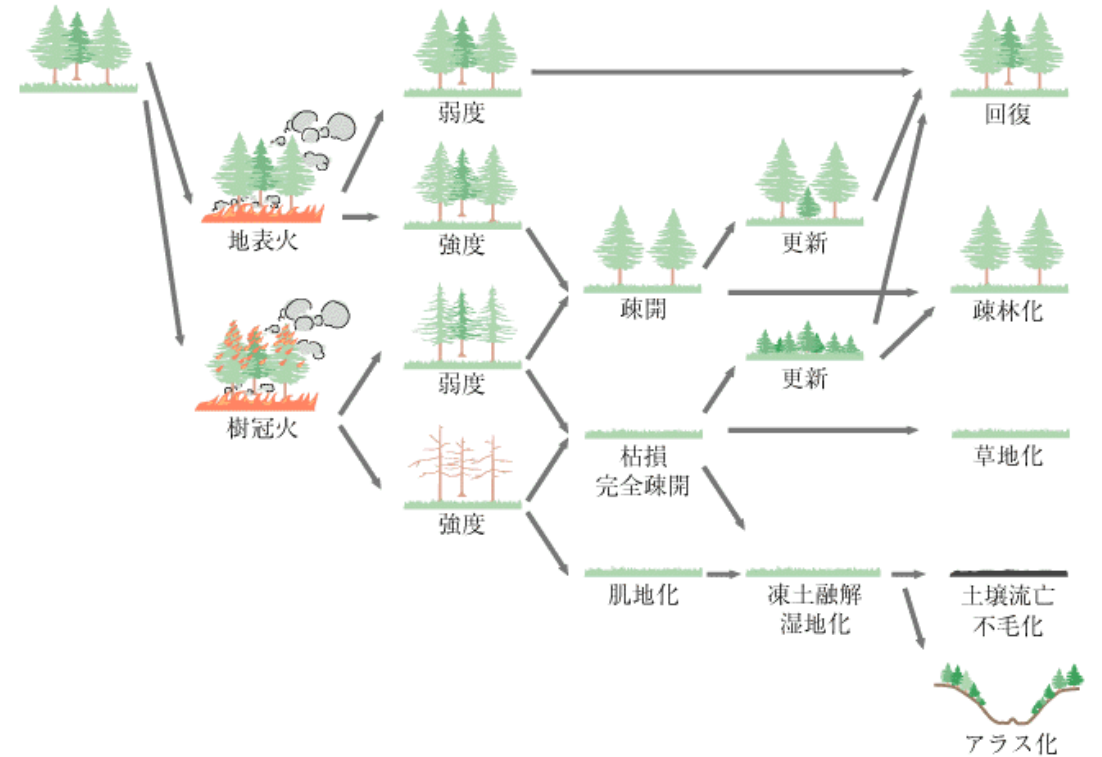
広葉樹林は針葉樹林よりも、蒸散量が高い。

山火事 (Wild fire)



亜寒帯林では、頻度は高くないが、植生の回復にかかる時間がとても長いので、やはり重要な攪乱スキーム。

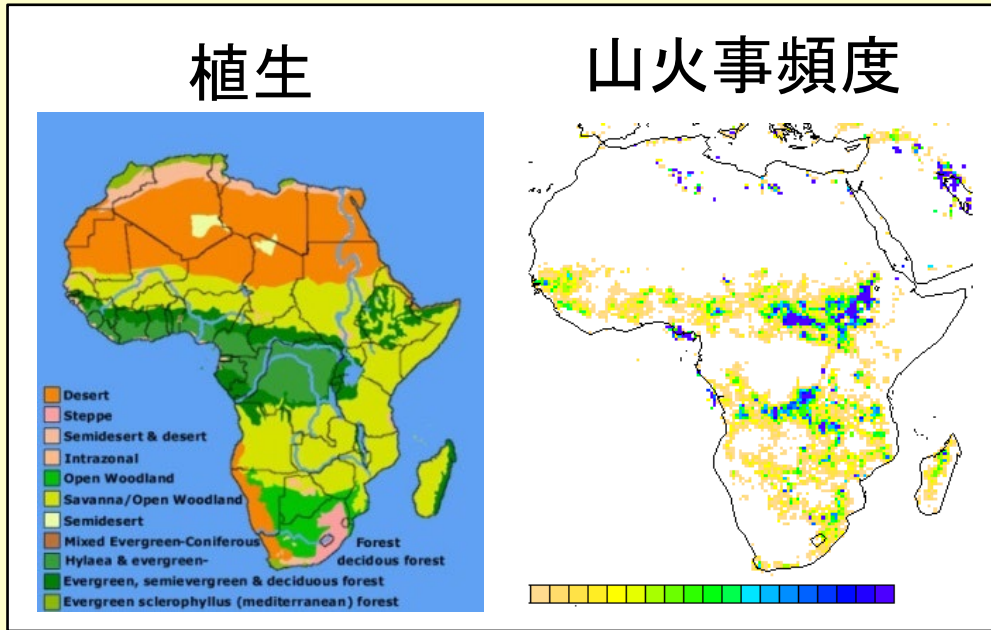
第2-2-16図 森林火災の種類、強度、植生回復の過程 (模式図)



特に半乾燥的なバイオームにおいて重要な攪乱スキーム。特にアフリカ大陸のサバナ帯では、多くの場所でFire exclusion実験で森林が生じるため、その背負う現生態系を中心とする景観は山火事が維持していると考えられている

出典：農林水産省森林総合研究所北海道支所 鷹尾元氏作成

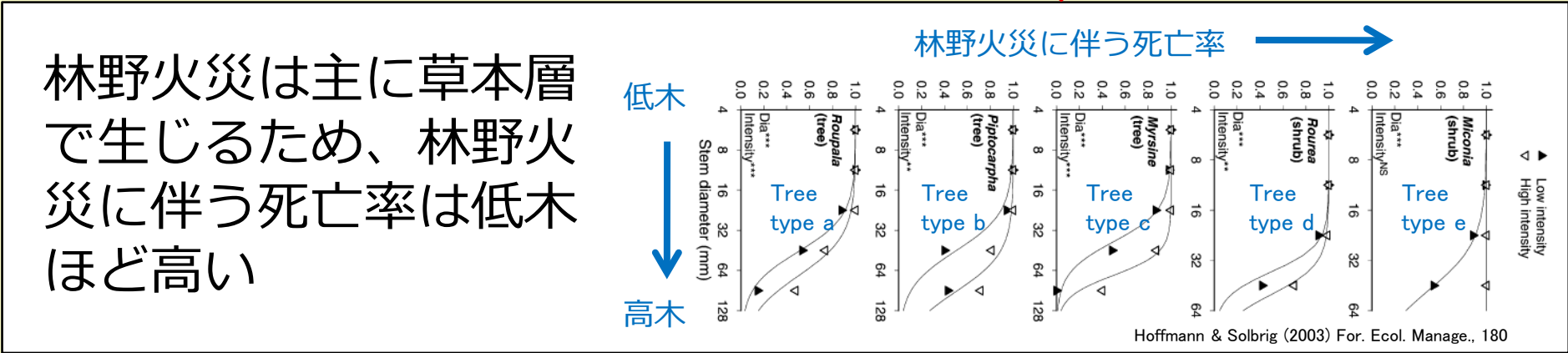
アフリカ大陸では、山火事がサバナ帯を維持している主張されている



疎林は厚い草本層を生じさせる



乾期には、この厚い草本層が林野火災を拡大させる



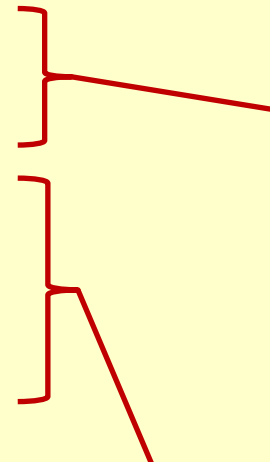
林野火災は主に草本層で生じるため、林野火災に伴う死亡率は低木ほど高い

コンテンツ

1. 日射と光合成
2. 呼吸・分配・ターンオーバー
3. 樹木の成長と森林の発達
4. 土壌有機物の分解と腐植形成
5. 遷移と攪乱
6. 植生炭素循環の観測
7. グローバルな炭素循環

NEP Estimation 1 (Summation Method)

$$\begin{aligned}
 & \text{NPP} \\
 & \quad \parallel \\
 & \Delta Y \text{ (Growth Biomass)} \\
 & \quad + \\
 & \Delta L \text{ (Litter Fall)} \\
 & \quad + \\
 & \Delta G \text{ (Grazed Biomass)}
 \end{aligned}$$



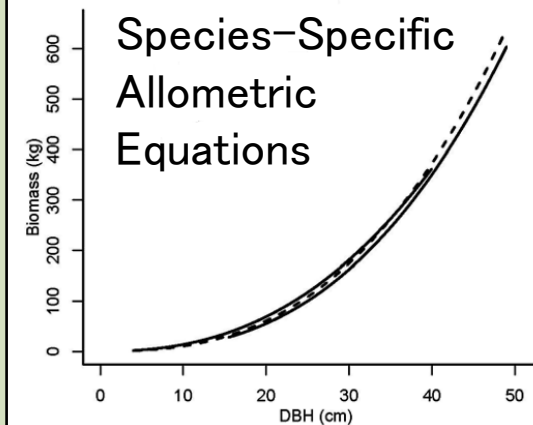
by Stem diameter measurements



<http://www.forestry.ac.nz/>



Combined with
Species-Specific
Allometric
Equations



by Litter Trap Measurements



<http://www.crestmonsoon.org/maemoh/>

by Estimated Root
Turnover rate

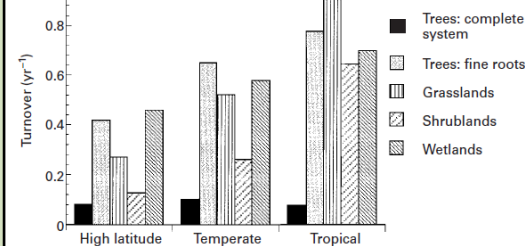


Fig. 5. Root turnover for vegetation types separated by latitudinal zone.

Gill & Jackson (2000) New Phytol 147

NEP Estimation 2

GPP Estimate

Measurements of photosynthesis rate

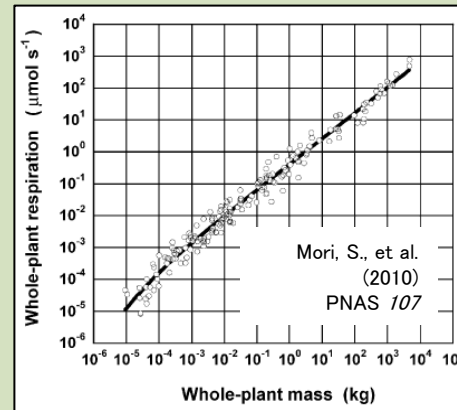
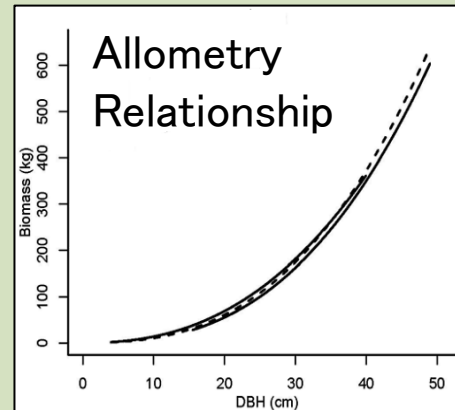


Integration for both of Time and Leaf layers

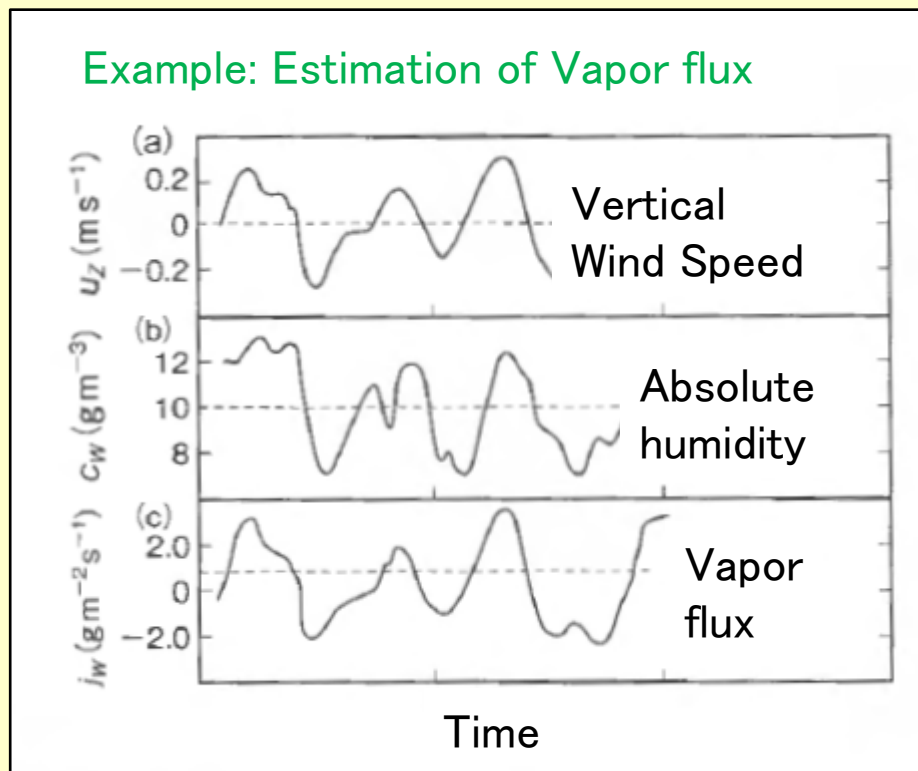
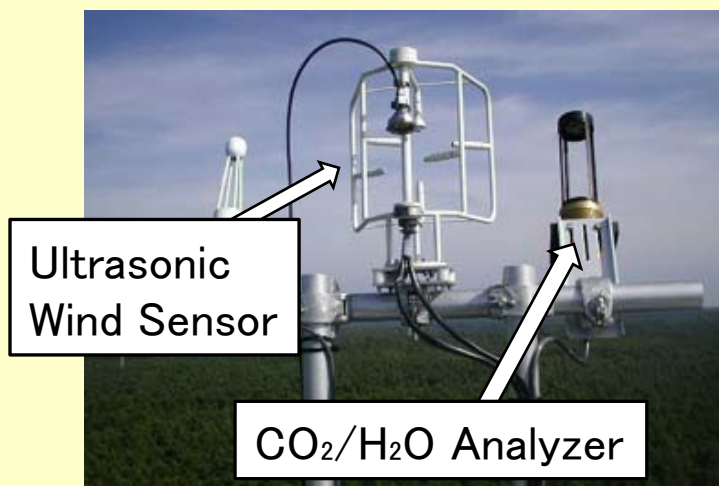
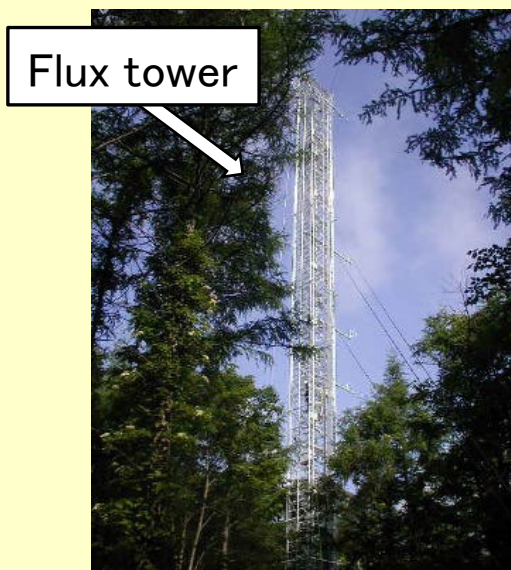
|

Respiration rate Estimate

Stem Diameter Measurements



Estimation of NEP (or NEE) With the Eddy correlation method



$$\text{NEP} = -\text{NEE} = -(\text{FC} + \text{SC})$$

FC: CO₂ flux

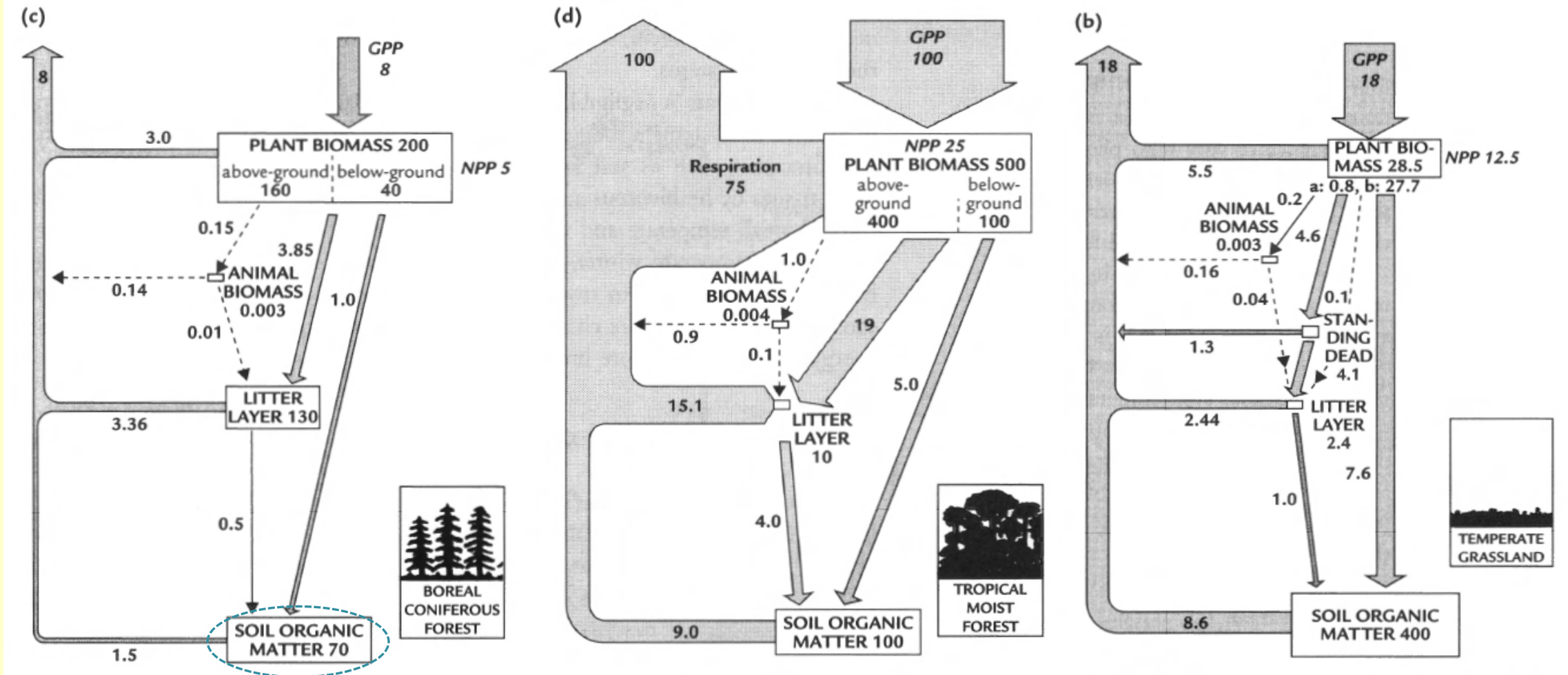
SC: Changes in CO₂ concentration

バイオームごとの炭素サイクル (1/2)

亜寒帯性常緑針葉樹林

熱帯多雨林

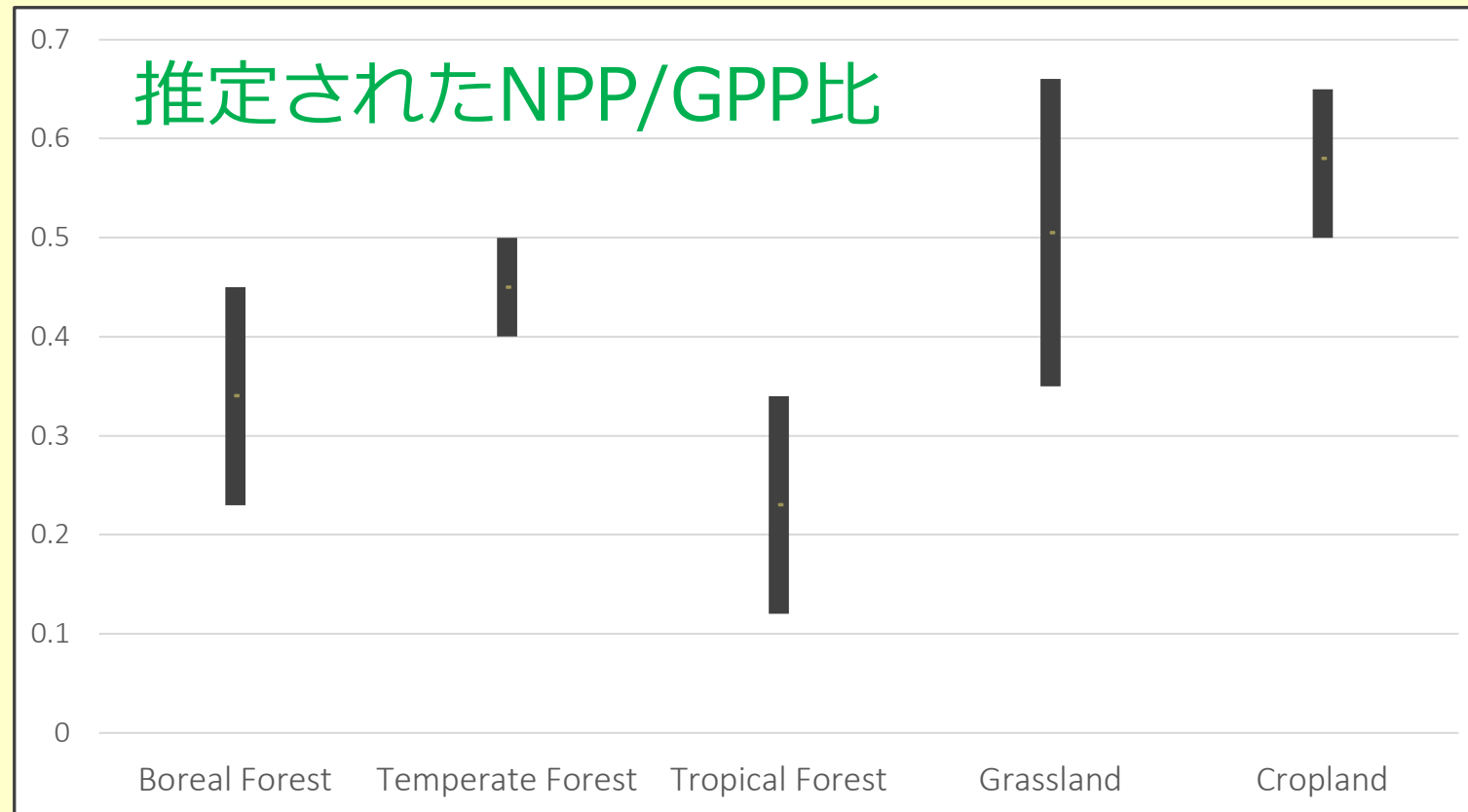
温帯草原



これは値が小さすぎる気がする

Figure: Eddy van der Maarel (2005) Vegetation Ecology

バイオームごとの炭素サイクル (2/2)



Amthor & Boldocchi (2001): Terrestrial higher plant respiration and net primary production *vs.* Terrestrial global productivity

- 幹バイオマスを持たないバイオームは高い値
- 熱帯林では、ここでは最も低い値を持つ

ステーションスケールの検証データ

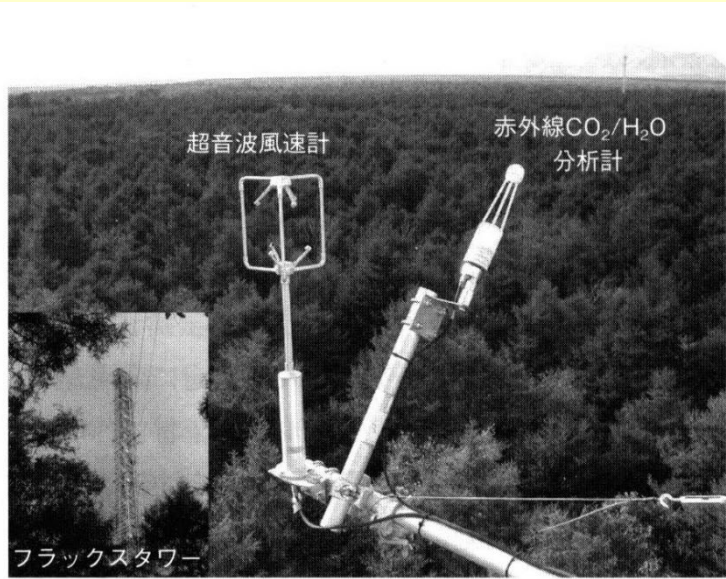


図 2.8 渦相関法によるフラックス観測 (苫小牧カラマツ林)

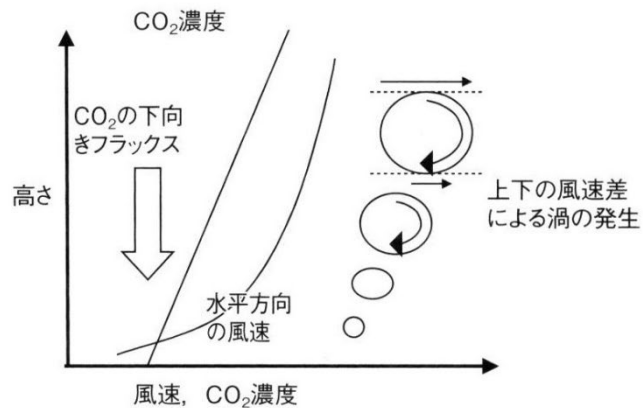
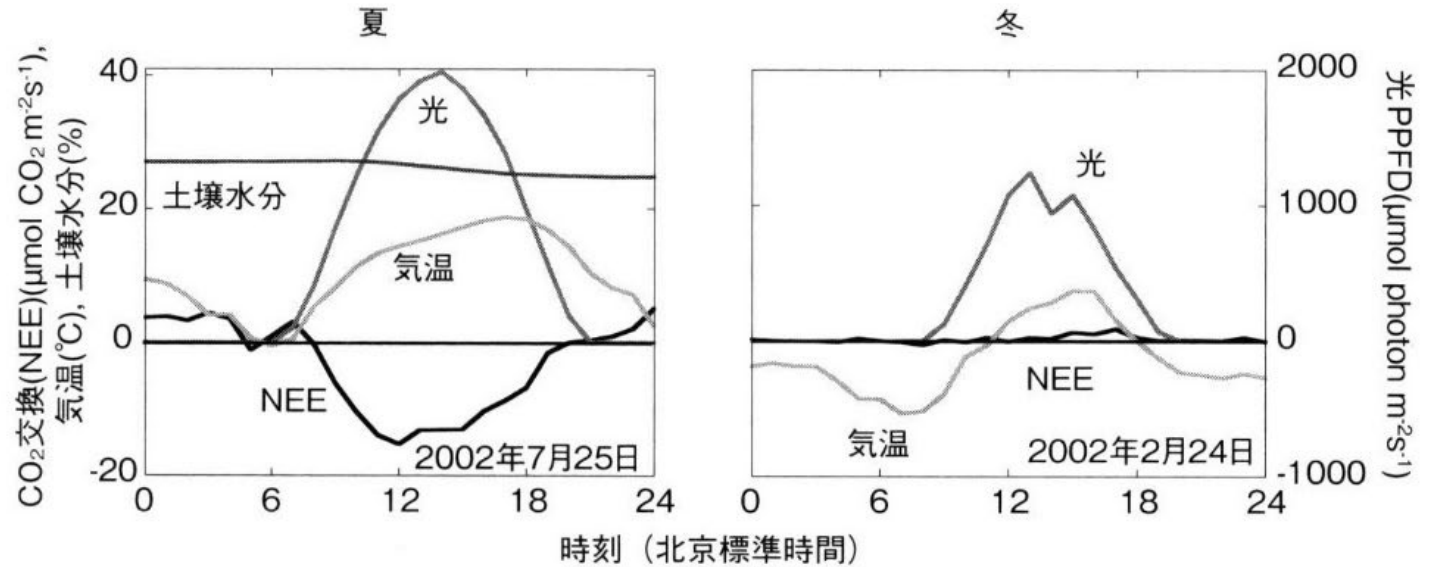


図 2.9 大気の接地境界層中の乱流拡散の模式図



- ・日中はCO₂吸収, 夜間はCO₂放出
- ・日中は光に依存する

- ・微量のCO₂放出
- ・気温の上昇によって, 午後にCO₂放出がわずかに大きくなる

図 2.10 CO₂ フラックスの日変化 (中国青海省の草原)

NEE (net ecosystem CO₂ exchange, 純生態系 CO₂ 交換) は負の値が生態系による吸収を示す.

コンテンツ

1. 日射と光合成
2. 呼吸・分配・ターンオーバー
3. 樹木の成長と森林の発達
4. 土壌有機物の分解と腐植形成
5. 遷移と攪乱
6. 植生炭素循環の観測
7. グローバルな炭素循環

グローバルな炭素循環

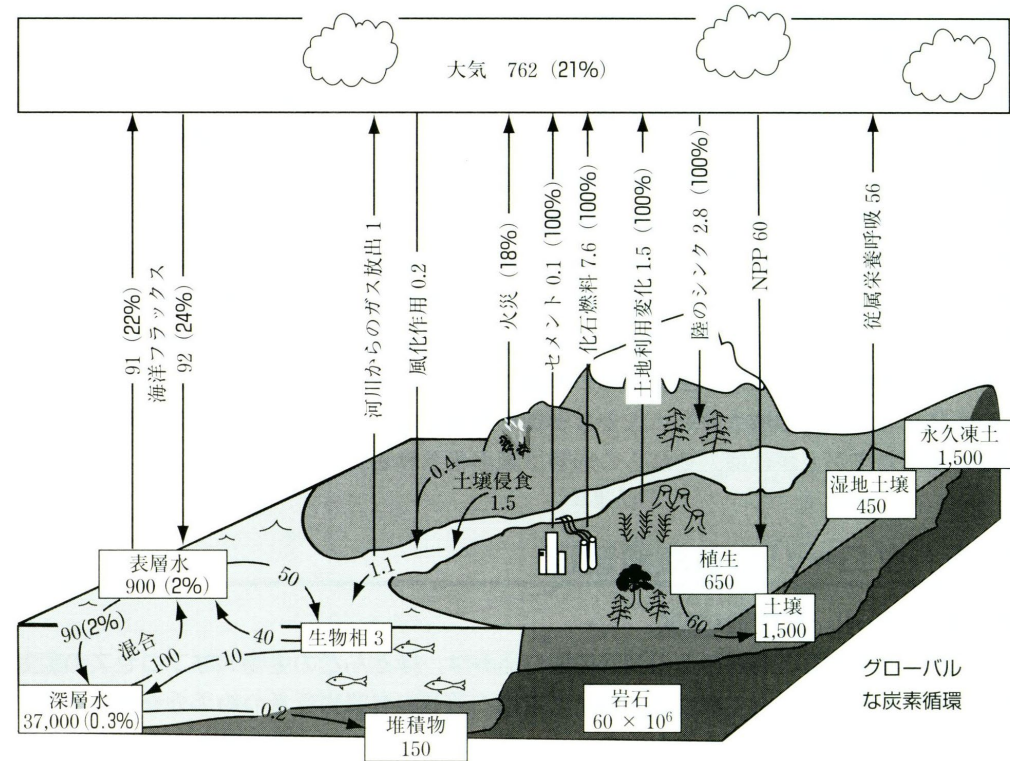


図 14.5 1990年代のグローバルな炭素循環における主要なプール(枠)とフラックス(矢印)の近似的な大きさ。各値の単位は Pg yr^{-1} (10^{15}g yr^{-1}) で、カッコ内の太い数字は産業革命以前の時代に対する人為的貢献の割合である。データは Sabine et al. (2004), Sarmiento and Gruber (2006), IPCC (2007) より。さらに、2000~2006年の人為起源フラックスの値は Canadell et al. (2007) から引用している。数十年から数世紀にわたり炭素循環に寄与する炭素プールは、大気、陸域(植生と土壌)そして海洋表層水である。陸では高い CO_2 と窒素蓄積(すなわち陸域シンク)の施肥効果による植生の炭素の獲得は、土地利用変化による炭素の損失よりわずかに大きく、正味の陸への炭素移動をもたらす。陸域の炭素と同量が川の中に失われ、そのうち半分が大気へガス放出され、もう半分が海へと運ばれる。大気から海への炭素流入も、大気に戻される炭素よりわずかに大きい。このような陸域と海洋のシンクは、化石燃料の燃焼によって大気へ放出され蓄積する炭素の半分未満である。陸域生物圏はグローバルな NPP の 50~60% を占める。海の NPP のほとんど(80%)は、従属栄養呼吸によって環境へ放出され、残りの 20% は生物ポンプによって深海へ行く。その炭素の大部分が、湧昇流によって海洋表層水へ戻る。

大気中の炭素プール(主に CO_2) の回転率は約5年。各炭素プールの中で最小であるが、最も活発。

陸上植物は大気とほぼ同量の炭素を保持する。そのほぼ2~3倍量の炭素が土壌(永久凍土・泥炭を除く)に存在。植生炭素の回転率は約11年、土壌炭素は約25年。

海洋中の炭素の大半(98%)は、溶存無機態(Dissolved Inorganic Carbon)として存在する。そのうち90%は重炭酸塩(HCO_3^-)、残りの多くは炭酸塩(CO_3^{2-} を含む化合物の総称)として存在する。海洋バイオマスは 3PgC と、陸上バイオマス(約 650PgC) と比べて僅かであるが、陸上植物とほぼ同量の炭素を循環させている。海洋バイオマスの回転率は、約3週間。

岩石と堆積物に含まれる炭素は、地球上に存在する炭素全量の99%以上を占めている。この炭素プールは地質学的プロセスにより何百万年という時間スケールで回転する。

メタンについて

表 14.2 メタン CH₄ のグローバルなソースとシンク. Wang et al. (2004), Chen and Prinn (2006), IPCC (2007) のデータ.

メタンのソースとシンク	年間フラックス [Tg CH ₄ yr ⁻¹]
自然のソース	168
湿地帯	145
シロアリと反芻動物	23
人為起源ソース	428
石炭燃焼	48
石油・ガス燃焼	36
埋立地と廃棄物	70
家畜牛による発酵	119
稲作農業	112
バイオマス燃焼	43
合計ソース	596
シンク	581
OH基との反応	511
成層圏での除去	40
土壌による除去	30
大気中の増加	1~22 ^a

^a 大気中の年間増加量は、1990年代の 22 Tg CH₄ yr⁻¹ から、2000~2004年の約 1 Tg CH₄ yr⁻¹ へと減少した。

大気中CH₄濃度の1.85ppmは、CO₂濃度(400ppmv)の**1/200以下**。しかし、1分子あたりの温暖化効果はCH₄分子はCO₂分子の**約23倍**あるため、2番目に重要なGHGとなっている。

CH₄は嫌氣的条件下のみで生じるため、自然起源のCH₄の約85%は湿地で生じている。なお、**人為的なCH₄ソースは、自然ソースの2.5倍**となっている。CH₄の**大気中の回転率は約9年**。

CH₄の消失プロセスの約85%は、大気中でのOHラジカルとの反応。ここでOHラジカルとは、オゾンが紫外線の元で反応性O原子となり、これがH₂Oと反応し、2分子のOHラジカルとなる

人為起源CH₄フラックスのうち、約10%が大気中に大気中に蓄積している (CO₂の場合は、概ね50%)

グローバルな窒素循環

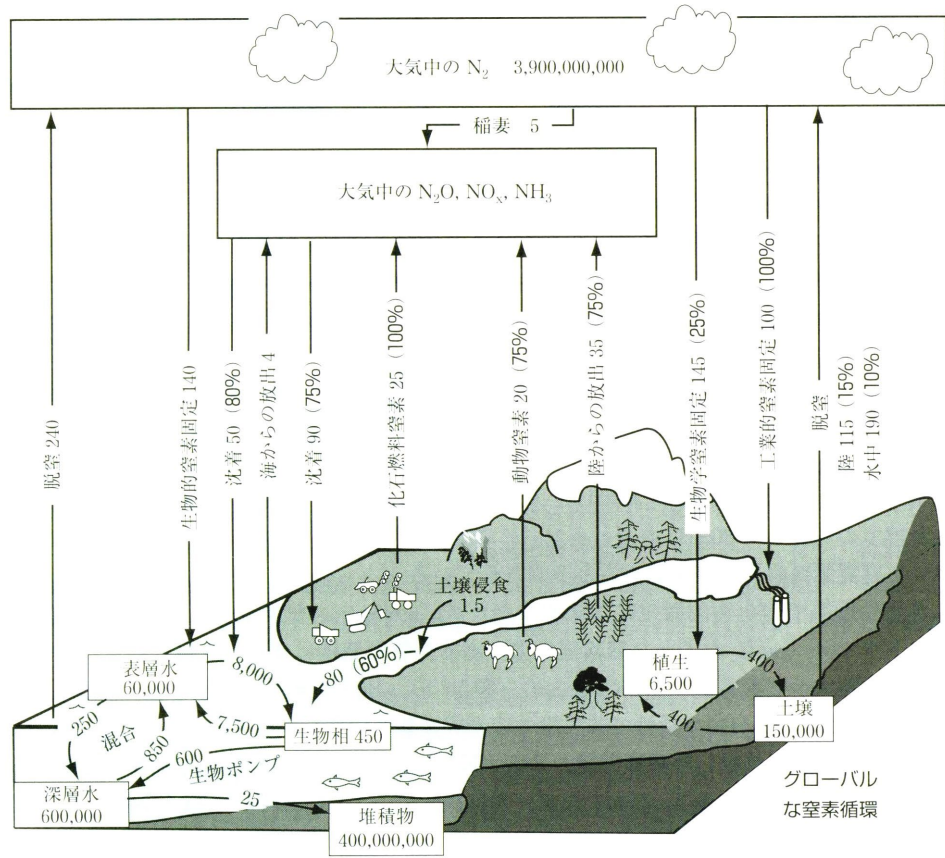


図 14.8 グローバルな窒素循環における主要なプール（枠）とフラックス（矢印）の近似的な大きさ。各値の単位は Tg yr^{-1} ($10^{12} \text{ g yr}^{-1}$) で、カッコ内の太い数字は人為起源の寄与の割合を示している。データは、Reeburgh (1997), Chapin et al. (2002), Galloway et al. (2004), Gruber and Galloway (2008) より。他の元素のグローバル循環との整合性をとるために、生物相のプールとフラックスは、質量基準の C:N 比（海洋生物相: 6.6、陸域植生: 100、陸域リター: 150; Sterner and Elser 2002）を想定し、グローバルな炭素収支（図 14.5）から計算された。これらの値はグローバルな窒素収支の推定値に近い。大気は地球の窒素の大部分を含む。作物以外の陸上植物を通して年間循環する窒素の量は、窒素固定による流入量より 4 倍大きい。さらに、海洋での生物相を通じた窒素の年間の循環は、窒素固定による流入量より 60 倍大きい。脱窒は、窒素の大気への主要な流出経路である。人間活動は、肥料生産や窒素固定作物の栽培、化石燃料の燃焼を通して窒素流入を増やすだけでなく、化石燃料放出や土地からの放出（農業、火災、土地利用変化）、畜産を通して、窒素微量ガス (NO_x , N_2O , NH_3) の放出も増やす。

←有機窒素のプールは、大気のプールと比べて非常に小さく、主に陸上と陸上植生の中に存在する

人為的窒素固定と自然の窒素固定の比較

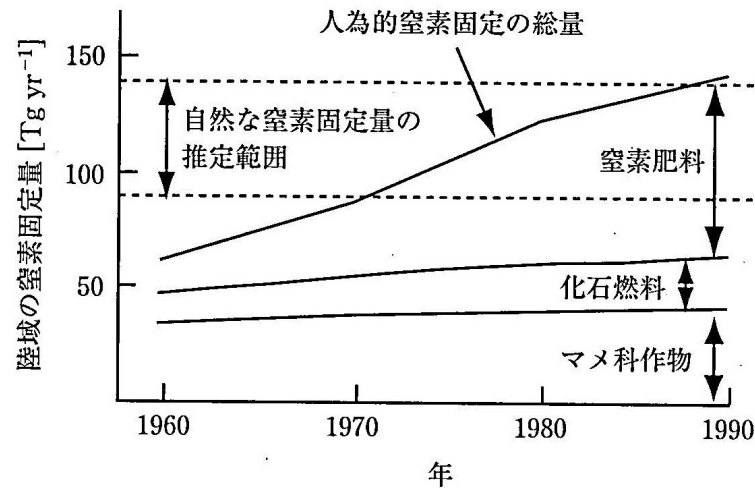


図 14.9 自然の生物的窒素固定の推定範囲と比較した、陸域生態系における窒素の人為的固定の変化。Vitousek et al. (1997a) より。

人間活動は、陸域生態系へのN供給量を約2倍にした。また、陸から大気に移動する窒素微量ガス (NO ・ NO_2 ・ N_2O ・ NH_3) の大半は、人為起源である。