

大気と陸域生態系の相互作用

—水と二酸化炭素の交換過程に着目して—*

桑形恒男^{*1}・渡辺力^{*2}・三枝信子^{*3}

1. はじめに

森林や草地に代表される陸域生態系は、大気との運動量や熱・水交換を通してさまざまなスケールの大気循環に影響を及ぼしている。また近年、大気中CO₂濃度の増加による地球温暖化が社会問題になるにつれて、グローバルな炭素循環に対する陸域生態系の役割が注目されるようになった。ここでは、大気-陸域生態系の水・CO₂交換に関する2~3の話題を取り上げたい。

2. 陸域生態系と炭素循環

大気-陸域生態系の水交換(水循環)が、気象学的な立場から重要なことは言うまでもない。ここでは、大気-陸域生態系のCO₂交換に関して、大気-植物-土壌間の炭素循環の立場から簡単に説明する。

グローバルな炭素循環において、大気-陸域生態系のCO₂交換は非常に重要な過程である。植物は光合成によって大気中のCO₂を吸収し、有機物を合成している。生態系が光合成で生産した有機物の総量を総生産量(GPP)と呼び、吸収した炭素量に換算して表される。植物はまた、生命活動に必要なエネルギーを得るためにO₂を吸収してCO₂を放出しており、これを独立栄養的呼吸(AR)という。生態系では微生

物による土壌有機物の分解にともなったCO₂の放出も生じており、従属栄養的呼吸(HR)とよばれる。ここで、生態系純生産量(NEP)は次式で表される。

$$NEP = GPP - (AR + HR) \quad (1)$$

すなわちNEPは生態系が大気から正味で吸収した炭素量に対応し、それは生態系が光合成によって吸収した炭素量(GPP)と呼吸によって放出された炭素量(AR+HR)との差で定義される。NEPが正のとき陸域生態系はCO₂の吸収源、負のとき放出源とみなされる。

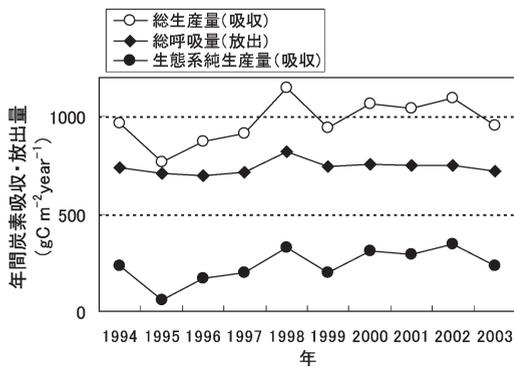
1960~70年代に実施された国際生物学事業計画IBP(International Biological Program)により、陸域生態系の炭素の蓄積量と生態系純生産量がはじめて世界的な規模で観測された。IBPの時代、生態系のCO₂交換量は主として植物体の現存量や変化量を測定することによって評価されていたが(生態学的方法)、1990年代になると、微気象学的方法(乱流変動法)によるCO₂フラックス観測に基づく方法によっても評価されるようになった。現在、気候帯や生態系の種類に依存した陸域生態系のCO₂吸収(放出)量の変化を解明するための研究が、世界各地で進められている。日本においても詳しい調査が進められ、(1)夏季1日あたりのCO₂吸収量は落葉広葉樹林の方が常緑針葉樹林より約1.5倍も多いが、1年間で光合成をすることが可能な期間は常緑針葉樹林の方が2倍も長いこと、(2)どちらの生態系も気象条件の変動の影響を受けて年による吸収量の違いが大きいことなどが明らかになってきた^{1,2)}。観測技術やデータ品質管理手法の進歩にともない、世界のいくつかの観測サイトで10年を超える長期の観測データが蓄積されるようになった^{3,4)}(第1図)。

* Interaction between Atmosphere and Terrestrial Ecosystem—Exchange of Water and Carbon Dioxide—.

^{*1} Tsuneo KUWAGATA, 農業環境技術研究所大気環境研究領域. kuwa@affrc.go.jp

^{*2} Tsutomu WATANABE, 森林総合研究所気象研究領域.

^{*3} Nobuko SAIGUSA, 産業技術総合研究所環境管理技術研究部門.



第1図 岐阜県の落葉広葉樹林における総生産量(GPP), 総呼吸量(AR+HR), および生態系純生産量(NEP, 生態系によるCO₂吸収量に対応)の年々変動^{3,4)}. 年間のNEPは約2.4 tC/haで, 多い年と少ない年の差は1.7 tC/ha以上に達する.

3. 大気-陸域生態系の水・CO₂交換における植物の気孔の役割

植物からの蒸散は, 大気-陸域生態系の水交換において最も重要なプロセスである. 蒸散は, 植物体内の水分が葉面上の気孔を通して蒸発する現象で, 植生地における潜熱のかなりの割合は, 蒸散の形で陸域生態系から大気に輸送される. それに対して雨や露などで濡れた葉面からの蒸発は遮断蒸発と呼ばれ, さらに植物群落下の地面からの蒸発がこれに加わる. 植生地からの潜熱輸送に対する蒸散と蒸発の割合は, 年降水量や植物の種類などに依存して変化するが, 一般的には蒸散の寄与の方が大きく, 日本の森林では約5~7割を蒸散による輸送が占める⁵⁾. 気孔は葉面上に多数存在する直径10 μm程度の小さな穴であり, 葉の表面積に占める気孔開口部の面積の割合はわずか0.5~2%程度に過ぎないが, 十分に灌漑された農地や草地では, 水面蒸発に匹敵した潜熱が蒸散により大気に輸送される⁶⁾.

気孔は, 大気-植物間のCO₂交換においても重要な役割を果たしている. 植物の光合成のために吸収されるCO₂は, 気孔を通して大気から葉内に輸送され, ガス輸送の立場から蒸散(気孔を通した葉内から大気中への水蒸気の輸送)と同様に扱うことができる⁷⁾.

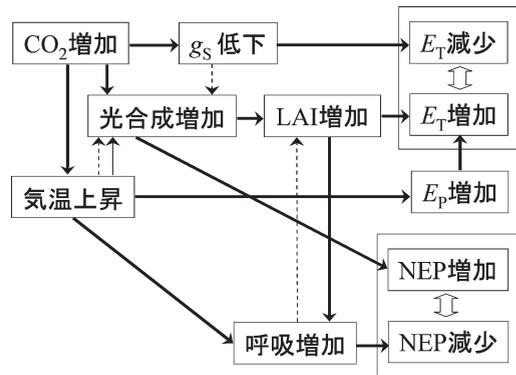
植物は, 土壌水分や光条件, 大気中CO₂濃度, 植物体内の水分状態に依存して, 気孔の開き具合(気孔開度)を調整しており^{8,9)}, それによって蒸散やCO₂交換が影響を受けている. すなわち気孔が開くと蒸散

量やCO₂交換量は増加し, 気孔が閉じた場合は両者とも減少する. 気孔開閉のメカニズムは, 植物生理学的にまだ未解明の部分が多く, 近年の分子生物学の急速な進展ともななって, 細胞・遺伝子レベルからの解明が進められている^{10,11)}.

4. 大気中CO₂濃度増加が大気-陸域生態系の水・CO₂交換に及ぼす影響

前節においては, 大気-陸域生態系の水・CO₂交換における, 植物の気孔とその開閉の重要性を説明した. それでは, 現在進行している大気中CO₂濃度の増加は, 大気-陸域生態系の水・CO₂交換にどのような影響を及ぼしているのだろうか? 第2図は大気中CO₂濃度の増加とそれともなう気温の上昇が, 大気-陸域生態系の水・CO₂交換におよぼす影響を示したものである. ここで気孔コンダクタンス g_s は植物の気孔を通したガス輸送の効率を表すパラメータで, g_s が大きいほど大気-植物葉内間の水・CO₂交換がしやすくなる^{7,8,9)}.

大気中CO₂濃度の増加は, 植物の気孔開度の低下(気孔コンダクタンス g_s の低下)をもたらす¹⁰⁾, 蒸散量 E_T を抑制する. 一方, 大気中CO₂濃度の増加は, 多くの場合で光合成活動の増加をもたらすため, 植物の成長が促進されて葉面積指数 LAI (単位土地面積



第2図 大気中CO₂濃度の増加とそれともなう気温の上昇が, 大気-陸域生態系の水・CO₂交換におよぼす影響. ここでは主要な要因のみを, 矢印で示した(実線: プラスの効果, 破線: マイナスの効果). 気温上昇が光合成に及ぼす効果は, 条件によりプラスまたはマイナスとなる. g_s : 気孔コンダクタンス, E_T : 蒸散量, E_p : ポテンシャル蒸発量, LAI: 葉面積指数.

当たりの葉面積)が増加し、逆に E_T の増加をもたらす。ただし気温の上昇は、植物の呼吸量の増加をもたらすため、LAIの増加に対して負のフィードバックとして働く。気温の上昇自体は、ポテンシャル蒸発量 E_p (大気からの蒸発要求量)の増加をもたらすため¹²⁾、結果として E_T の増加に貢献する。次に生態系純生産量 NEP に着目すると、大気中 CO_2 濃度の増加自体は NEP の増加をもたらす、気温上昇ともなった植物や土壌からの呼吸量の増加は、逆に NEP の低下に貢献する。

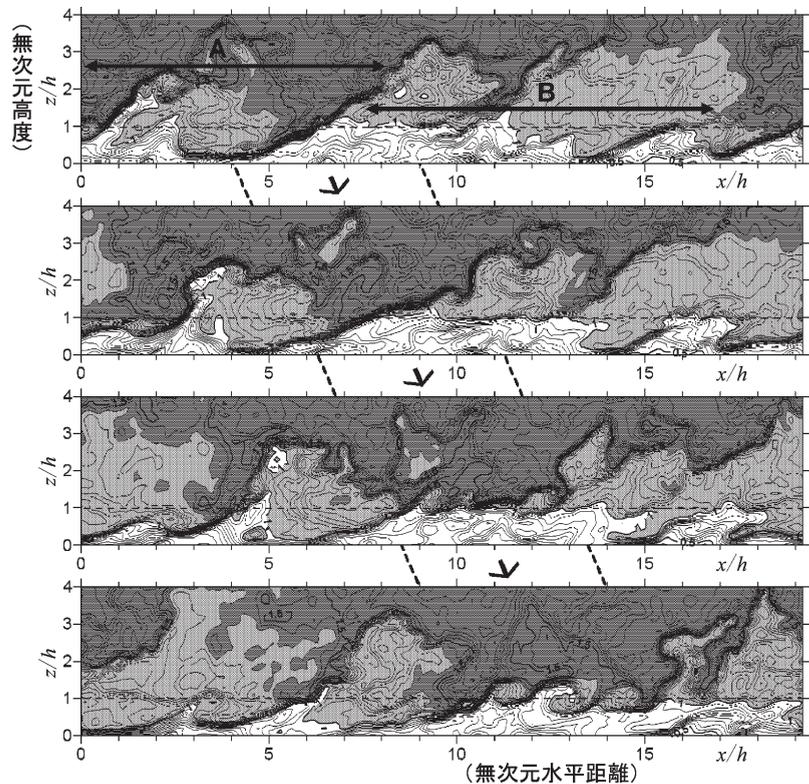
このように、大気中 CO_2 濃度の増加とそれともなった気温の上昇は、複数のプロセスが絡み合って蒸散量 E_T と生態系純生産量 NEP に影響し、気象条件や生態系の種類によってその結果が変わってくる。さらに第2図では考慮しなかった、土壌中の窒素動態や、温暖化によって生じる降水量や日射量の変化も、大気-陸域生態系の水・ CO_2 交換に大きな影響を与える。

われわれが大気-陸域生態系の水・ CO_2 交換に関して持ち合わせている知識は、その将来予測を実施するにはまだ不十分な段階にある。ただし将来予測につながる研究成果が出つつあることも事実である。例えば最近、観測データと陸面モデルを用いた解析によって、大気中 CO_2 濃度の増加が原因で生じた陸域生態系での蒸散量の低下が、地球上で河川流出量の増加をもたらしている可能性が示された¹³⁾。また、主として作物を対象とした開放系大気 CO_2 増加実験 (FACE; free air concentration enrichment) によって、高 CO_2 濃度下における生態系の光合成能力が、当初予想していたほど増加しないことが明らかになっ

た¹⁴⁾。

5. 植物群落の水・ CO_2 交換に関わる乱流の組織構造

気孔を通して交換される水と CO_2 は、植物群落上の乱流によって群落-大気間を輸送される。最後に、植物群落上で発達する乱流の組織構造について述べる。この問題に初めて取り組んだのは、かつての乱流研究の大家である井上栄一博士 (当時、農業技術研究所) であった。井上は群落上で発達する「穂波」(乱流の組織構造が可視化されたもの)を、「連結乱子モデル」という独自の乱流理論で説明した^{15,16)}。その後、野外観測や風洞実験から得られた乱流データの解析などにより、植生乱流の組織構造やその発生メカニズムがしだいに明らかになってきた (詳細について



第3図 LES (Large Eddy Simulation) によって計算された中立条件における群落内外のスカラー量 $(\chi - \chi_c) / (\chi_h - \chi_c)$ の鉛直断面の時間変化¹⁸⁾。 χ はスカラー量を表し、添字 c と h で地表面ならび群落上端における平均値を示している。各コマの時間間隔は $0.8 h / U_h$ (h : 群落上端高度, U_h : 群落上端の平均風速)。最上図において、高速ストリーク (A) と低速ストリーク (B) の間にスカラー量の不連続 (微細前線) が確認できる (矢印は微細前線の動き)。

は、渡辺による解説¹⁷⁾を参照)。

ここでは、LES (Large Eddy Simulation) によって計算された、群落上で発達した乱流場におけるスカラ量の鉛直断面の時間変化¹⁸⁾を見ながら、乱流の組織構造について説明する(第3図)。(1) 群落上には、流れ方向に長く伸びた構造(ストリーク構造)が卓越し、風が弱いストリークと強いストリークが交互に並ぶ。(2) 高速ストリークは、低速ストリークの上に覆いかぶさるように進行し、その境目にはスカラ量の不連続(微細前線)が形成される。(3) 微細前線の通過前は群落内では上昇流が生じ、下層の低速な空気塊が群落外へ輸送される(イジェクション領域)。(4) 微細前線の通過後、群落内では下降流にともなって気温の急降下が生じ、上層の高速な空気塊が群落内へ流入する(スweep領域)。微細前線の通過にともなう気温のノコギリ状の時間変動パターンは、ランプ構造と呼ばれる。(5) 微細前線の付近には大きな風速鉛直シアが形成され、ケルビン・ヘルムホルツ不安定による渦構造が発生する¹⁹⁾(最下図, $x/h=11-15$ 付近)。

このように、群落内外の物質輸送には、群落乱流のストリーク構造が本質的な役割を演じている。ストリーク構造の生成メカニズムについては、残念ながら現時点では明らかになっていない。ストリーク構造は、壁に沿った流れの粘性底層においてもごく普通に見られることが知られており²⁰⁾、今後の解明が期待される。

参 考 文 献

- 1) Ohtani, Y. *et al.*, 2005 : *Phyton*, **45**, 73-80.
- 2) Takanashi, S. *et al.*, 2005 : *Ecol. Res.*, **20**, 313-324.
- 3) Saigusa, N. *et al.*, 2005 : *Phyton*, **45**, 81-85.
- 4) 小池勲夫編, 2006 : 地球温暖化イニシアティブ気候変動分野第2次報告書, 丸善, 277pp.
- 5) 近藤純正ほか, 1992 : 水文・水資源学会誌, **5**, 8-18.
- 6) 近藤純正, 1998 : 天気, **45**, 269-278.
- 7) Sellers, P. J. *et al.*, 1996 : *J. Climate*, **9**, 676-705.
- 8) Jarvis, P. G. and J. I. L. Morison, 1981 : *Stomatal Physiology*, Cambridge Univ. Press, 247-274.
- 9) 小杉緑子, 1995, 水文・水資源学会誌, **8**, 221-230.
- 10) Hetherington, A. M. and F. I. Woodward, 2003 : *Nature*, **424**, 901-908.
- 11) Hashimoto, M. *et al.*, 2006 : *Nature Cell Biol.*, **8**, 391-397.
- 12) 近藤純正, 1999 : 天気, **46**, 769-777.
- 13) Gedney, N. *et al.*, 2006 : *Nature*, **439**, 835-838.
- 14) Long, S. P. *et al.*, 2006 : *Science*, **312**, 1918-1921.
- 15) 井上栄一, 1955 : 農業気象, **11**, 18-22.
- 16) 井上栄一, 1952 : 農業技術研究所報告, **A2**, 1-93.
- 17) 渡辺 力, 2004 : 水利科学, **48**, 1-26.
- 18) Watanabe, T., 2004 : *Bound.-Layer Meteor.*, **112**, 307-341
- 19) Raupach, M. R., 1996 : *Bound.-Layer Meteor.*, **78**, 351-382.
- 20) 木田重雄ほか, 1999 : 乱流力学, 朝倉書店, 450pp.