

1. 陸上生態系*

及川 武久**

1. 地球上における二酸化炭素の動態

地球環境に対する陸上生態系の役割を、ここでは二酸化炭素の観点から概観してみる。

まず現在の大气圏・陸上生態系・海洋それぞれの炭素量を Moore and Bolin (1986) の推定値をもとにして見てみると、大气圏に740, 陸上の植物に550, 土壌中の死んだ有機物として, 1,200, 海洋の表層水に900と見積もられている(単位はいずれも $\times 10^{15}$ g=Gt である)。ここで注目される点は、陸上の植物現存量は大气中の存在量とほぼ同規模であるのに対し、土壌中には死んだ有機物として大气圏の2倍近い炭素が貯えられていることである。従って、土壌も含めた陸上生態系全体には、大气中の約3倍の炭素が有機体の形で保有されており、その増減は地球環境にとっても大きな影響を及ぼさずにはおかない。

次に、炭素フラックスを見てみる。植物は二酸化炭素と水とを原料として、太陽光をエネルギー源として光合成活動を行っている。これを生態系全体で見るとき総生産(Pg)と呼び、その大きさは年間110程度である。しかし、植物は絶えず呼吸(R)も行っているため、その半分近くの50が大气圏に返される。さらに土壌中の死んだ有機物も、土壌生物によって分解(D)されて、二酸化炭素として大气圏に60戻される。従って、陸上生態系全体としてみれば、取り込み(Pg)が110に対して、放出(D+R)も110であり、収支としては0と見積もられている。一方、海洋と大气圏の間にも、両者の二酸化炭素の分圧差に応じて交換が起きている。その結果、海洋表層では取り込みが105に対して、放出が102で、正味3が海洋に貯えられている(ここでの単位はいずれも $\times 10^{15}$ g C/y である)。

以上が自然状態での炭素の動態であるが、これに加えて現在では化石燃料から5~6, 森林伐採によって1~2, 従って、人間活動の結果として、6~8の炭素が放

出されているので、大气圏の炭素は年々 3×10^{15} g ずつ増えている。以上のことから分かるように、人間活動による炭素放出速度は、陸地全体の植物生産力のすでに6%前後の規模に達しており、今後いっそう増加する傾向にある。

2. 陸上生態系の成立と環境条件

地球上には様々な陸上生態系が成立しているが、そのタイプは主にその場の乾湿度と温度とによって規定されている。ここで植物にとっての乾湿度を表わす指標として、Budyko (1973) が提唱した放射乾燥度が有効のように思われる。この放射乾燥度はその場の年純放射量Rを、その場の年降水量rに水の気化熱Lをかけたものの比、 R/Lr として定義されている。この放射乾燥度が陸上生態系のタイプと密接な関連がある。すなわち、放射乾燥度が1以下で森林、1~2の間がサバンナからステップ、2~3の間が半砂漠、3以上が砂漠地帯になる。

今述べた放射乾燥度と陸上生態系の対応関係は、たんに乾湿度だけが問題なのではない。すなわち、乾湿度に伴って、その場の土壌条件も同時に変わっている。一般に成帯性土壌と呼んでいるように、土壌も気候と密接に関連して作られる。つまり、放射乾燥度の小さい湿潤な地域は、降った雨の一部しか蒸発で大气に戻さない地域であるから、残った水は流出水となって、最終的には海へ出ていく。放射乾燥度の小さい湿った地域の高湿度地帯、すなわち熱帯多雨林地域ほど流出水は多くなる。この際、流出水は土壌中の塩類も溶脱したり、土壌自体を浸食するので、熱帯多雨林地域では土壌の酸性化と貧栄養化とが起りやすい。

一方、放射乾燥度の大きい地域は、地表面から活発に蒸発が起るので、多量の塩類が地表面近くに集積する。従って、この地域はたんに土壌含水量が少ないだけでなく、土壌の浸透圧も高まるので、根からの吸水はいっそう困難になる。さらに、高濃度のナトリウムや塩素の害作用も加わって、多くの植物の生育を阻害する。こ

* Terrestrial Ecosystem.

** Takehisa Oikawa, 筑波大・生物科学系.

のような地域には、塩生植物とよばれる特有な植物も多く見られる。

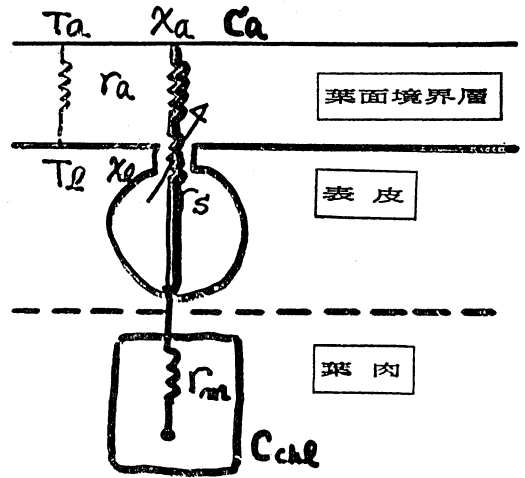
なお、このように環境条件に応じてその場に成立する陸上生態系が異なるのは、Lieth (1975) も指摘しているように、それぞれの気象環境や土壌環境の制約のもとに植物が行なっている生産活動が大きく関与している。今では生産力の基本になる光合成の炭素固定経路には3つのタイプがあることが分かっており、それぞれの経路を持つ植物を C₃ 植物、C₄ 植物、CAM 植物と呼んでいるが、C₃ 植物よりは C₄ 植物、さらに CAM 植物と進むにつれて耐乾性が高くなっていくので、陸上生態系の分布にもこの違いが反映している。

3. 地球環境変化と陸上生態系

初めにも述べたように、現在、石油・石炭などの化石燃料の大量消費によって、大気中には二酸化炭素が増え続けている。それに加えてメタン、亜酸化窒素、各種フロンガスなどの地球温暖化をもたらす微量気体（これらを一般に温室効果ガスと呼んでいるが、実際の温室はいわゆる温室効果によってではなく、換気が制限されているために暖まるので、ここでは地球温暖化気体と呼ぶ）も年々増加し続けていることも明らかになって来た。そしてこの増加傾向が今後この勢いで続くなら、来世紀の前半には二酸化炭素に換算して現在の濃度の2倍に達し、地球の平均気温が3°C前後も上がるものと見られている（気象庁, 1989）。このような地球温暖化は大気圏を中心とした現在の気候システムにも大きな影響を及ぼし、地球の水循環システムにも重大な変更を迫るであろう。

この大気中の二酸化炭素濃度上昇は陸上生態系にも著しい影響を及ぼすものと思われるが、その点を個葉（1枚の葉のこと）を例にして考えてみよう。第1図に示したように、葉では光合成による二酸化炭素の取り込みと、蒸散による水の消費と、大気との顕熱交換が、類似の拡散過程として同時に進行している。ただし、それぞれの拡散経路には長さに違いがある。すなわち、光合成では二酸化炭素は葉面境界層から気孔を通して、葉肉細胞まで拡散しなければならず、最も長い経路になっている。蒸散では水蒸気が気孔を通り葉面境界層を介して大気へと逃げていく。顕熱交換では単に葉面境界層だけを介して熱輸送が行われている。このことを式で表わすと、

$$P = \frac{C_a - C_{chl}}{r_a + r_s + r_m} \quad (1)$$



第1図 葉と周辺空気との間の二酸化炭素、水蒸気、熱の交換模式図

$$E = \frac{\chi_l(T_l) - \chi_a}{r_a + r_s} \quad (2)$$

$$C = c_p \rho \frac{T_l - T_a}{r_a} \quad (3)$$

ここで、P、E、Cは単位葉面積あたりのそれぞれ光合成速度、蒸散速度、顕熱輸送速度である。また、C_a - C_{chl}は周辺空気と葉緑体間の二酸化炭素濃度差を表わし、χ_l(T_l) - χ_aは葉面と大気間の湿度差を表わし、T_l - T_aは葉と周辺空気間の温度差を表わしている。一方、分母は拡散抵抗を表わしている。すなわち、r_a、r_s、r_mはそれぞれ葉面境界層、気孔、葉緑体の抵抗である。(3)式のc_p、ρはそれぞれ空気の定圧比熱と密度である。一般に、r_aは他の抵抗に比べて小さいので、(1)、(2)式ではそれを省略してもかまわない。

(1)、(2)式で共通していることは、二酸化炭素にしろ水蒸気にしろ、気孔と呼ぶ小さい孔（長さは10~22 μm）を介して拡散が起こっており、この気孔抵抗の大小が両者の交換速度に大きな影響を与えていることである。気孔の数は植物の種類によっても、あるいは環境条件によっても変わるが、一般に葉の裏に1cm²あたり4,000~50,000を数えるし、種によっては葉の両面に持っているものもある。植物はその場の環境条件に応じて、気孔をどの程度開けるかが、植物の生存と成長とを決める大きな要因になっている。すなわち、気孔を開ければ、(1)式から明らかのように、二酸化炭素を容易に取りこめるが、同時に(2)式に示したように、葉から

第1表 各種作物の CO₂ 拡散にたいする気孔抵抗と葉肉抵抗 (矢吹, 1985より)

植物名	r_s	r_m	測定者
トウモロコシ	{0.8 1.5	1.0	Shimshi (1963) El-Sharkawy & Hesketh (1965)
ヒマワリ	{0.62 1.7	1.5	Holmgren (1965) El-Sharkawy & Hesketh (1965)
Sorghanalumus	0.94	1.10	Ludlow (1971)
ワタ	2.0	2.9, 3.0	Slatyer & Bierhuizen (1964)
カラスムギ	1.7	4.1	El-Sharkawy & Hesketh (1965)
タバコ	3.6	5.5	El-Sharkawy & Hesketh (1965)
ソラマメ	{2.7 }	5.5	El-Sharkawy & Hesketh (1965) Kuiper (1961)
カブラ	2.7~3.1	5.0~7.0	Gaastra (1959)
テンサイ	2.7~3.1	5.0~7.0	Gaastra (1959)
タバコ	0.6		Zelitch (1971)
コムギ	{0.62 2.4		Penman, Schofield (1951) Milthorpe & Penman (1960)
トマト	4.1~5.8	2.0	Kuiper (1961)
インゲンマメ	4.1~5.8		Kuiper (1961)
ヒロス	4.1~5.8		Kuiper (1961)
キュウリ	1.0	1.9, 2.1	矢吹・清田 (1976)

多くの水を消費することになる。水を失い過ぎれば当然植物は枯れてしまうし、逆に乾燥を恐れて気孔を閉じ過ぎれば、成長はおろか、自分自身の呼吸分も賄えなくなって、やはり枯れてしまう。初めに述べた放射乾燥度と植物の分布との関係も、ひとつにはこの結果を反映したものである。第1表はこれまでに主に作物で得られた気孔抵抗 r_s と葉肉抵抗 r_m を示している。なお、ここに示した r_s は環境条件の良い、気孔が最も開いた状態での最低値である。

上での論議を踏まえて、ここでは大気中の二酸化炭素濃度上昇の陸上生態系への影響を考えてみよう。二酸化炭素濃度上昇の直接影響は(1)式の C_a の増加と r_s の増大をもたらすので、光合成を促進すると同時に、(2)式の蒸散を抑制する。すなわち、 C_a 上昇は植物にとっては生産力の増加と乾燥の緩和をもたらす可能性がある。一方、 C_a 上昇に伴う温暖化は、(3)式の気温 T_a の上昇を意味しているから、その結果、葉温 T_l も上昇する。(2)式の葉面の水蒸気量 γ_l は T_l の飽和水蒸気圧として捉えられるので、 T_l の上昇は葉面での飽差を拡大し、植物にとっては乾燥の激化となる可能性も大きい。従って、 C_a の増加を植物の水条件から見ると、環

境変化の度合いと植物の生理反応との兼合いで、乾湿両面の可能性がある。一方、植物の呼吸や土壌有機物の分解は、気温の上昇によって間違いなく促進される。

これまでの論議は個葉レベルでのものであったが、実際には陸上生態系に対する地球環境変化の影響を考えていかなければならない。しかし、植物の生理現象を基礎としてこの生態系の問題を捉えていくのは、これまでの学問レベルでは無理であり、生態学にとっての今後の大きな課題といえよう。そこでここでは二酸化炭素濃度上昇の光合成への影響のみを考慮して、森林生態系の炭素動態をシミュレートした例を紹介しよう。植物の生理・生態情報を基礎として熱帯多雨林をモデル化した Oikawa (1986) は、二酸化炭素濃度が倍増すると森林の現存量も炭素フラックスも1.8倍増加するものと予測した。ところが熱帯多雨林のような顕著な階層構造を示す森林生態系では、二酸化炭素濃度上昇とともに、多雨林の上層が茂り、中・下層の光環境が悪くなって、400 ppm 程度でも中層が存在できないことも示した。このことは上層の後継者がうまく育たないことを意味しており、その結果として森林の健全な更新が妨げられる恐れがある。しかし、実際の森林の複雑性と比べれば、これはかなり

単純化されたモデルから得られた結果であり、その仮定の妥当性を実験的に詳しく調べることが、今後の緊急課題といえよう。

4. おわりに

今年4月、日本学術会議は政府に、IGBP（地球圏・生物圏国際協同研究計画）の推進を勧告した。また、第1回目のIGBP国際シンポジウムが1991年9月に日本で開かれることも、すでに内定している。このシンポジウムでも、二酸化炭素を中心とした地球温暖化気体の動態が取り上げられることになっており、IGBPによる生態学者や気象学者などの広範な国際的な研究協力を通じ

て、多分野にわたる地球生態系の研究が、これから大いに進展するものと思われる。

参考文献

- Budyko, M., 1973: 気候と生命（上・下）、内嶋・岩切共訳、東大出版会
 気象庁, 1989: 異常気象レポート'90, 気象庁編
 Lieth, H., 1975: Primary productivity of the biosphere, ed. by Lieth & Whittaker, Springer-Verlag (New York), 285-304.
 Moore and Bolin, 1986: *Oceanus* 29, 9-15.
 Oikawa, T., 1986: *Bot. Mag. Tokyo* 99, 213-223.
 矢吹万寿, 1985: 植物の動的環境, 朝倉書店。

408 (土壌生態系; 微生物; 温室効果ガス)

2. 土壌生態系から放出される微量温室効果ガス*

犬伏和之**・土器屋由紀子***

1. はじめに

温室効果ガスのうち、一酸化二窒素 (N_2O , あるいは亜酸化窒素とも言う) とメタンは、土壌からの発生量が全発生量の中で特に大きい割合を占める。大気中の濃度は二酸化炭素の1/100-1/1,000と小さいが、水と二酸化炭素の赤外吸収がない、いわゆる“窓領域”の波長に吸収を持つため、温室効果における寄与率は第1表に示すように大きく見積られている。ここでは、これらの微量温室効果ガスの土壌システムからの放出について紹介する。

2. ガス発生の際としての土壌

最初に、土壌について定義しておきたい。土壌とは、「地表部における気候・生物・母材・地形の自然環境因子と人間活動および時間的因子の影響下で、岩石の風化物である無機物質と動植物・微生物の遺体およびその分解物である有機物質との相互作用によって垂直方向に分化した物理性・化学性・生物性の異なる土層の集合した体制で、高等植物の根の生育を支持できる部位をいう」

(高井・三好, 「土壌通論」, 1977)。つまり土壌は、深さ数10 cm から数mの厚さで地表を覆い、縦方向に構造を持ち、現在地球上の生命のほとんどを直接・間接に維持している場である、と理解される。

さて、土壌からのガス発生はその大部分が、土壌生物（土壌微生物を主体とする）に起因している。また大小様々の土壌動物も、ガス発生に大きく寄与する場合がある。従って特にガスの発生を考える場合、土壌は土壌生物の棲息する生態系としてとらえる必要がある。 N_2O やメタンの相当部分がこの領域で発生し、また他の微生物により酸化されたり、還元されたりエネルギー源として利用されたりする。大気へ放出されるのは、これらの微生物が放出・吸収した結果で、いわばそれらの決算値のようなものである。

土壌中に棲息する生物を大きさで分類すると、ミミズなど数 cm の大きさのものから数 μm の細菌まで、多くの種が生存している。各生物の個体数は第2表のようになる。圧倒的に多いのがバクテリアであるが、土壌の種類による差は小さい。その点、土壌動物は条件の違いによって個体数が大きく変動する。また二酸化炭素の発生量について調べると、土壌動物が土壌全体からのガス発生に寄与している割合は、1.4~17%程度である(武田, 1989)。

* Greenhouse-effect trace gases emitted from soil ecosystem.

** Kazuyuki Inubushi, 三重大・生物資源学部。

*** Yukiko Dokiya, 気象庁・気象大学校。