

4. 物質循環としての陸域・海洋生態系との相互作用 (陸域)

伊藤 昭彦*

1. はじめに

大気-陸面間の相互作用を解明することは21世紀の気象学における重要課題の1つである。陸面過程の主役となるのは植生と土壌という私たちにとって極めて身近な存在であり、その性質は植物学や土壌学の対象として詳細に究明されてきた。また、生態学においては早くから環境-生物間の作用・反作用が想定されていた。しかし、広域的な気候形成に関与し大気組成にすら影響を与える存在として、陸域生態系が認識されるようになったのは比較的最近のことである。今日、地球環境関連プロジェクトでは、大気-陸面間相互作用が常に視野に入れられている。例えば1991年から開始されたIGBP (International Geosphere-Biosphere Program) では、生物圏機能の解明が1つの主要課題となっているし、筆者の属する地球フロンティア研究システムにも1999年には生態系変動予測研究領域が発足した。その背景の一方には、自然破壊や化石燃料消費に起因する温暖化といった、人間活動が自然生態系に与える影響に対する関心の高まりがある。その一方で、陸域における熱・水・物質交換が微気象から大気大循環において果たす役割が盛んに研究されている。

大気-陸面間相互作用には様々なスケールで多数の過程が複雑に関与しており、その研究は必然的に学際的にならざるを得ない(第1図参照)。以下の節では陸域の生物地球化学的循環(特に炭素循環)に焦点を当てる。バイオマスと土壌有機物の約半分は炭素から構成されているため、炭素循環を以て生態系動態を相当程度に近似できる上、二酸化炭素やメタンといった重要な温室効果気体の交換は炭素の移動を伴うものである。さらに、炭素循環は独立した過程ではなく、植物・微生物の生理応答や植物個体群動態、さらに水・熱収支とも密接に関連している。これらの過程の概要を述

べた後、今後解決すべき問題点を挙げるとともに将来展望について考えてみたい。

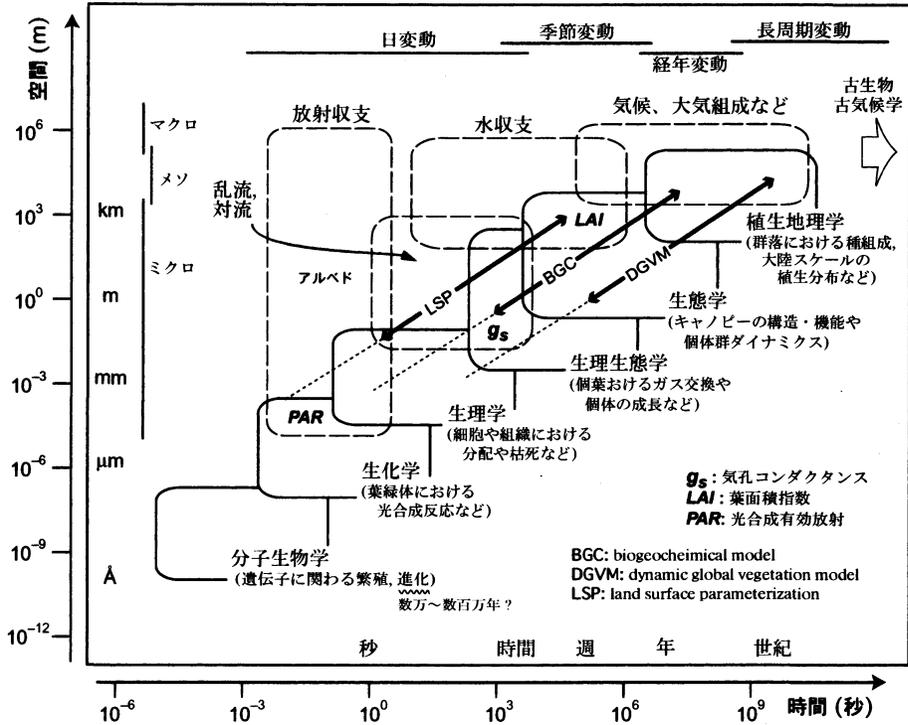
2. 大気-陸域生態系間の交換過程

全くの裸地が大気と交換するのは運動量、熱、水と少量の微粒子くらいであるが、生態系が成立することでそれらの交換速度が大きく変わるだけでなく、多様な生物起源の物質交換を行うようになる(第2図)。その物質は概して微量であるものの種類は多数に及び、中には温室効果気体として、大気化学的反応の担い手として、あるいは雲の凝結核として重要な機能を持つものが含まれている。

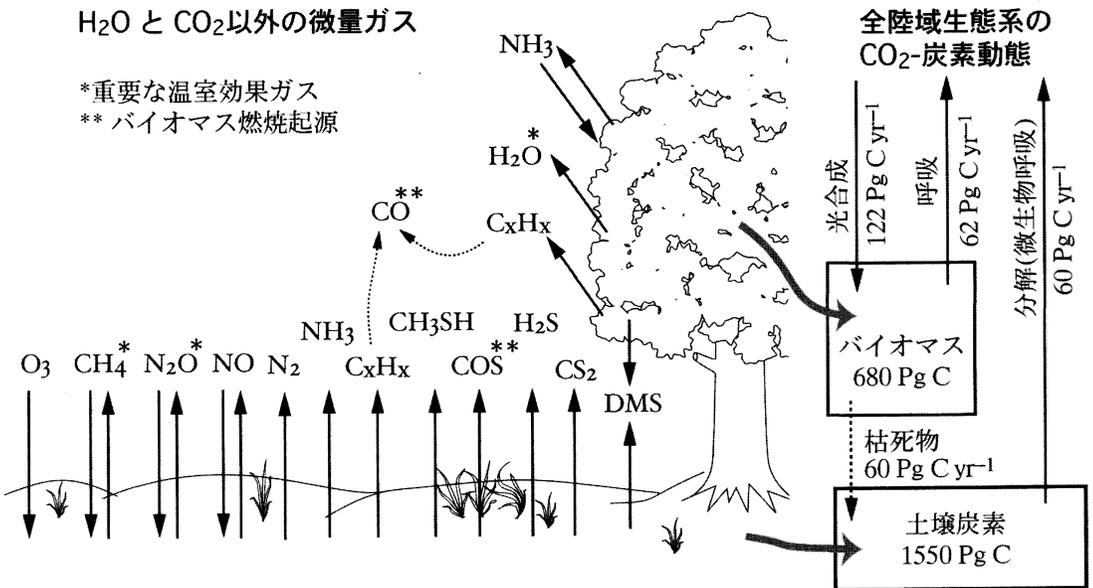
炭素の生物地球化学的循環から見ると、光合成によるCO₂固定と、植生の独立栄養呼吸と土壌微生物の従属栄養呼吸によるCO₂放出との差で大気-陸面間の正味交換量が決定されている(ただし、湿原やツンドラではCH₄放出の寄与が増す)。その収支は生態学的には純生態系生産量(NEP: Net Ecosystem Production)と呼ばれる。現在の実測・モデル推定に基づくと、陸域平均で1m²あたり年間約800g C(炭素量)が固定・放出されており、陸域総量は年間100~120Pg Cに達する(第2図参照)。これは全海洋における交換量に匹敵するが、陸地面積が小さい分、単位面積あたりでは2倍以上の交換速度である。しかし交換速度には陸海とも地域的な不均質さが明確で、例えば熱帯雨林と砂漠ではCO₂固定速度は何桁も異なる。大気CO₂の約750Pg Cに照らし合わせると、陸域生態系の炭素固定能力は非常に高いことが窺われるが、年間にほぼ同量が呼吸によって放出される。実際、大気CO₂濃度に見られる季節変動(例えばNakazawa *et al.*, 1992)はNEP変動に起因すると考えられているが、産業革命前までは年間の平均濃度は270ppmv前後でほぼ一定化していた。

ここで炭素収支を強調することは、それが水・熱収

* 地球フロンティア研究システム, itoh@jamstec.go.jp



第1図 生物現象と大気現象の時空間スケール. Osmond *et al.* (1980) および Sellers (1992) をもとに作製.



第2図 大気-陸域間の物質交換の概念図. Mooney *et al.* (1987) を改変. グローバル CO₂収支のみ Ito (未発表データ) より作製.

支と密接に関係のある要因であるためであることを再度強調しておきたい。最も象徴的なメカニズムは、植物の葉面上に配された気孔を介した水蒸気・CO₂交換である。一般にCO₂1分子を光合成で固定すると同時に数百分子のH₂Oが蒸散で失われるため、固着性でかつ運動性に欠ける植物にとっては例外的に、気孔は敏感な環境応答を示す。すなわち、蒸散量あたりの光合成量（水利用効率）をある程度まで最適化するように、気孔の開度を調節していると考えられている。結果的に、植物の気孔コンダクタンス（気孔を介したガス通導性、 g_s ）は0~500 mmol H₂O m⁻² s⁻¹と幅広い値を取り得ているが、それは必然的に葉面における潜熱・顕熱の分配に影響する。

個葉レベルの環境応答を生態系の微気象にまで拡張するには、植生の葉層（キャノピー）へのスケーリング問題を解決する必要がある。キャノピーを特徴付ける最も基礎的なパラメータは、単位土地面積あたりの葉面積で定義される葉面積指数（LAI）であり、それは砂漠~草原~疎林~密林に対して0~12程度まで変動を示す。 g_s が植物の生理学的性質を代表しているとしたら、LAIは生態系機能の量的側面を代表しており、近似的には g_s が大きい葉ほど個葉光合成速度が大きく、LAIが大きい生態系ほど光合成生産力が大きいとみなせる。多くの陸域生態系モデルでは何らかの形で g_s とLAIを扱っているが、第3図に示したのは筆者が開発した陸域生態系炭素循環モデルを用いて推定した g_s とLAIの地理分布図である（伊藤・及川, 1999）。ここでは、環境条件を反映して生態系特性が偏在していることが明瞭に示されている。

3. 温暖化と陸域生態系：影響とフィードバック

第3次IPCC報告書では1990~2100年の温度上昇幅は平均+1.4~+5.8°Cと予測されている。ごく単純に考えると、+5.8°Cの温暖化とは札幌（年平均気温8.2°C）が前橋（同14°C）と同程度まで暖かくなることに相当する（札幌~前橋間の距離は約850 km）。経験的關係から類推すると、その場合、札幌ではサクラの開花が約1か月早まり、モミジの紅葉が約20日遅れることになる。実際には日射も生物季節の決定要因として考慮しなければならないが、いずれにせよ温暖化によって生物活動に甚大な影響が及ぶことは容易に想像される。

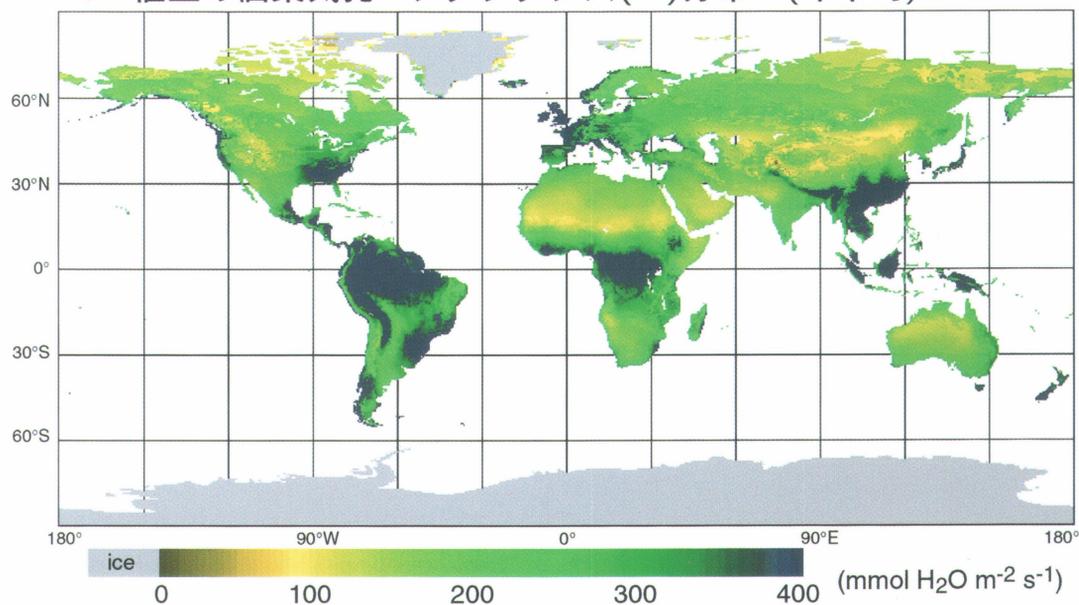
同じく第3次IPCC報告書では20世紀中の温度上昇幅は0.6±0.2°Cとされているが、この過去の気候変動

が陸上生物活動に影響を及ぼした徴候はすでに現れているという。温帯~亜寒帯域では植物の展葉や開花の時期が継続的に記録されていることが多く、環境省の発表によれば例えばサクラの開花は最近50年で約5日早まっている。また、動物の繁殖活動の季節性にも温暖化を反映したと考えられる早期化が観察されており、例えば英国の鳥類の抱卵開始日は最近30年間で約9日早まったという。極地や山岳地といった温度限界付近では、すでに温暖化が植物の空間分布にすら影響を与えているという観察例もある。強いインパクトを与えた研究として、Myneni *et al.* (1997) はNOAA/AVHRRによる植生指数に基づいて、北半球陸上植生の生育期間が1980年代に約12日も延長したことを示した。これは、大気CO₂濃度の季節位相の早期化とも同調的であるという。

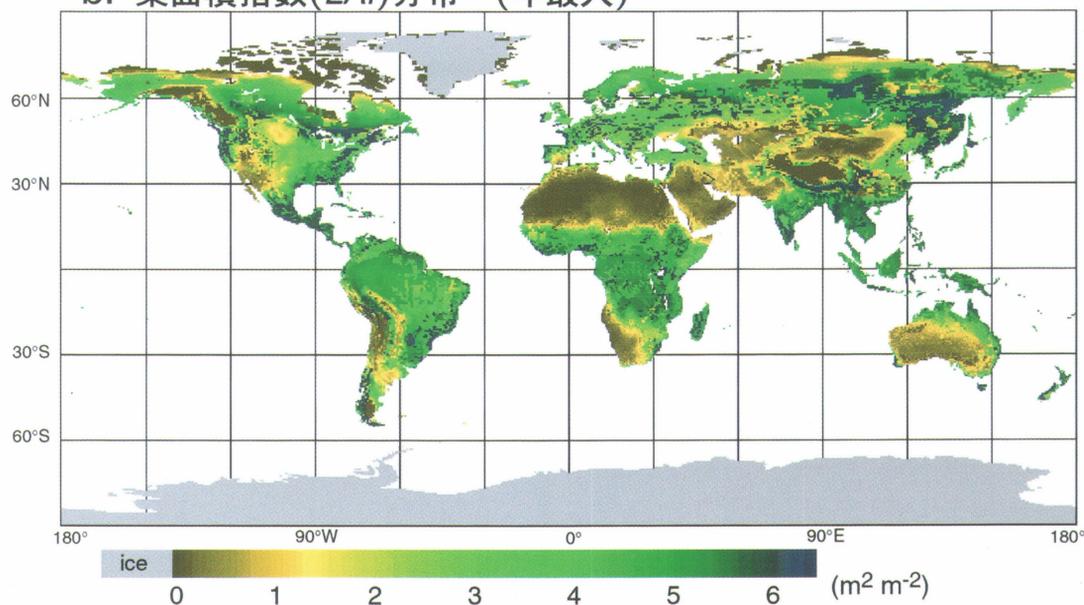
過去の環境変動は植物の光合成など生理学的活動に影響を及ぼしてきたと考えられる。植物の環境応答を基礎とする樹木年輪解析は古気候再現の手法の1つとなっているが、確かに最近数十年間に樹木生長量が有意に増加したことを示す結果は多い（例えばD'Arrigo *et al.*, 1998）。このバイオマス増加が大気CO₂におけるミッシングシンクの一要因になっていると考えている研究者もいる。今後数十年間の大気CO₂濃度上昇と気候変動を想定した操作実験も様々な手法で実施中であり、地球環境変動に対する陸域生態系の応答はIGBPのコアプロジェクトの1つGCTE (Global Change and Terrestrial Ecosystems) の主題になっている。例えば、野外生態系を高CO₂濃度に暴露するFACE (Free-Air CO₂ Enrichment) や外気より数°C高温に設定した温室での植物生育実験などがある。大気CO₂濃度が倍増することで概して光合成生産量は20~30%の増加を示すが、温度上昇が炭素収支に与える影響に関して共通見解は確立されていない。

大気-陸面相後作用にとって重要なことに、高CO₂濃度条件で育つと植物はLAIが大きく、 g_s が小さくなる傾向がある。この両者は陸面からの蒸発散に対して逆方向に作用するため、CO₂濃度上昇による正味の効果を一概に述べることはできない。操作実験の結果をField *et al.* (1995) が総括したところでは、大気CO₂濃度倍増条件で育てることで植物の g_s は平均23%低下するという。Woodward (1987) は標本として保存されていた産業革命前の野生植物と、現在の同種個体とで気孔密度の比較を行い、大気CO₂濃度の上昇に伴い g_s が有意に低下してきた可能性を示した。また、

a. 植生の個葉気孔コンダクタンス(g_s)分布 (年平均)



b. 葉面積指数(LAI)分布 (年最大)



第3図 生態系モデル (Sim-CYCLE) による (a) 気孔コンダクタンス, (b) 年最大葉面積指数の分布.

Amthor (1999) は米国 Hubbard Brook 流域の河川流出に関する40年以上のデータから、長期的な流出量変化と g_s 低下、大気 CO_2 濃度上昇の相関を論じている。一方、野外で数十年以上にわたり LAI 変動を観測した例はなく、長期的な気候変動が現実の生態系の水・熱

収支に与える影響を推定するには情報が極めて不足している。

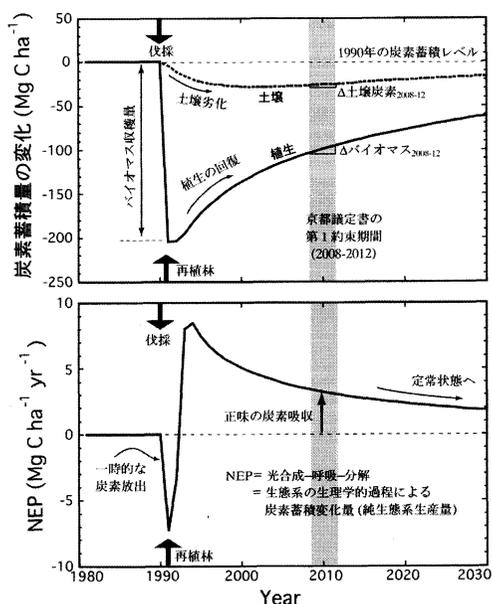
モデル研究には、温暖化予測シナリオを入力して生態系への影響評価を試みた例がいくつかある (例えば Cao and Woodward, 1998 ; Ito, 2001)。そこでは大気

CO₂濃度が急速に上昇すると、温度上昇による呼吸放出の増加よりも施肥効果による光合成の増加が量的に勝って、結果的に正味の炭素吸収の発生を予測する例が多かった（推定幅は100~500 Pg C）。これらのオフライン実験とは対照的に、Cox *et al.* (2000) はハドレーセンターのGCMと陸域生態系モデル (TRIFID) をインタラクティブに結合した、オンラインの数値実験を行っている。そこでは、人間活動に起因する温暖化の結果として、陸域生態系から正味の炭素放出、つまり生物学的な正のフィードバックの可能性が示されたことが強い印象を与えた。とはいえ、彼らの研究でキー・プロセスとなっているのは土壌有機物分解の温度応答であったが、目下、従来の土壌モデルに対して疑問を投じる研究例も提出されており、研究の動向次第で予測結果が根本的に変わる可能性もある。その他の面でも、生態系モデル研究の信頼性がフィールド研究に依存する度合いは今なお非常に大きく、基礎的データの蓄積は急務となっている。

4. 京都議定書と森林：温暖化の制御は可能か？

1997年の気候変動枠組条約の第3回締約国会議において、国別の温室効果ガス放出削減量の割り当てが京都議定書として定められた。しかし、そこでは化石燃料起源の放出分だけでなく、森林における炭素蓄積の変化分が評価対象に含まれることになった。当初の提案では伐採、植林、再植林を受けた人工林を対象とした炭素収支を想定していた。つまり、伐採を抑制するか、植林面積を拡大して生み出した炭素蓄積をCO₂排出削減として評価しようというものであったが、化石燃料起源の放出量削減を原則と考える国からの反発を買っていた。さらに紆余曲折を経て、人工林以外に自然林の炭素収支も加味する方向性が出てきた。それに基づくと、日本の場合、削減割り当て（1990年に対し-6%）の過半が森林による吸収でまかなえる上、排出権取引やクリーン開発メカニズムを併用することで、化石燃料消費の抑制はごく軽微に止まるという観測が出されている。この問題は政治色が強いが、①気候変動の解析と予測、②陸域生態系機能による温暖化抑制、③森林の炭素吸収量の定量化、は依然として科学者に残された問題である。

例として、日本の成熟した温帯林において1991年に伐採を行って直ちに再植林を行った場合、第4図に示すような炭素収支の経過を辿ることがモデルから予想されている。つまり、伐採に伴って大部分バイオマス



第4図 森林伐採・植林に伴う炭素蓄積の変動。温帯林の例（生態系モデルによる推定例）。

が系外に持ち去られると、直後から土壌炭素も減少してNEP<0となるが、その後の植生の回復段階では数十年にわたり大気からの炭素吸収源として機能することが分かる。しかし、この吸収速度は環境条件と植生・土壌条件、人為の加入によって大幅に変化するし、森林の定義と現場での吸収量の測定法には、なお不確実性が残されている。人工林の場合、植林後の樹木成長は非常によく研究されている反面、土壌炭素量の変化を追跡した例はほとんどないことも問題である。生態系全体のCO₂収支に関して、渦相関法などの微気象学的な手法による観測ネットワーク (FLUXNET) が展開中であり、そこでは森林の吸収能評価も目的の1つに挙げられている。第4図に示したのはグローバルスケールで用いられる簡略化されたモデルによる結果であるが、現在進行中の研究成果を反映させることで高い定量性を持つ炭素収支モデルが構築可能になるだろう。

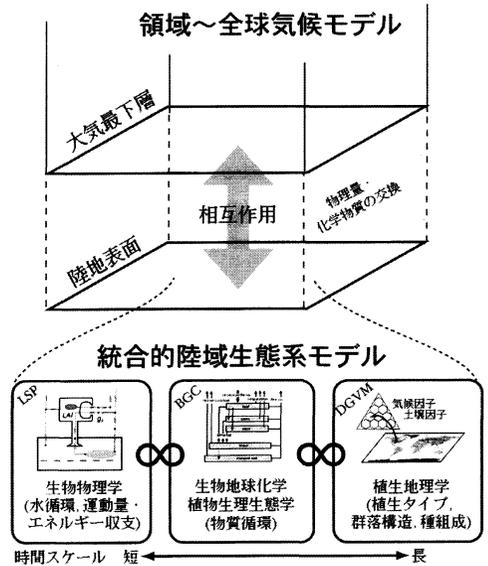
5. 大気-陸域結合モデルに向けて

陸域で行われる諸過程を物理的に扱いやすくするため、地表面の形状を粗度で、放射特性をアルベドで、水文特性を土壌保水力と気孔抵抗といった具合にパラメータ化が行われてきた。それらを統合し、気候モ

デルにおいて大気下層の境界条件を与えるモデルは陸面過程パラメタリゼーション (LSP) と呼ばれている (Sellers *et al.*, 1997). その発展の第1世代にあたるバケツ・モデル, 第2世代のSiB (Simple Biosphere) やBATS (Biosphere-Atmosphere Transfer Scheme) では, 大気-陸面相互作用のうち, 主に運動量・エネルギーの交換と降水・蒸発散による水収支を扱っている. さらに第3世代のSiB2などに至って, 植物生理学の成果を取り入れることでCO₂交換を表現できるよう改良が重ねられている.

一方, 生態学方面では植生および土壌の挙動を表現するモデルが様々なレベル (m²~全球) で構築されており, 代表的な炭素循環モデル (Cramer *et al.*, 1999 参照) を用いれば, 光合成から植物体内の分配, 呼吸, 枯死, 分解に至る炭素動態を包括的に推定することが可能である. これらの生態系モデルには, 個体ベースで群集動態を扱うものや, 物質の貯留と移動をコンパートメントモデルとして扱うものがある. 大気科学と異なり, 生態系には基礎方程式と呼ばれるものがほとんど存在しないため, 同じ対象について多様なモデルが構築されるのが常である. いずれのモデルでも, 樹木が成長する数十年以上にわたり長期積分を行うことで生態系動態を表現することができる. しかし, 多くの場合は環境条件は所与のデータを入力しているため大気へのフィードバックはシミュレーションに反映されていない.

第3世代のLSPは確かに植物生理に基づいて大気-陸面間のCO₂交換を推定することが可能であるが, 炭素蓄積量は予報変数になっていない. そのため, 環境変動による生態系構造の変化 (例えばLAI増加) を反映させることは難しい. 変動環境下で長期積分して生態系変動を明示的に扱いつつ大気-陸面相互作用を計算するためには, LSPと炭素循環モデルを統合したモデルを用いることが有効である. 例えば, 時々刻々変化する g_s はLSPで, 季節変化が顕著なLAIは炭素循環モデルで推定するなどの分業が可能だろう. 一方, 長期的な環境変動を考える場合, 植生分布の変化が新たな問題を惹起する. 例えば, ある場所が草原 (LAI=1~3) で占められるか森林 (LAI=5~8) で占められるかによって陸面機能は大きく異なる. 多くのモデルでは, 熱帯多雨林や北方針葉樹林, 草原や砂漠といった有限数の植生タイプの分布図をデータとして入力し, 各タイプに応じた生理特性を与えることで地域性を反映させている. 植生地理学の流れを汲んだ植生分



第5図 大気-陸面間相互作用を扱う統合モデルの概念図.

布モデル研究は, 今まで述べた陸面・生態系モデルとは別な路線で進められてきた. それら植生分布モデルは温度・水分指標との経験的な関係から出発したが, 植物の生理的応答を加味するに従って生態系モデルとの共通点を増しつつある. これまでの植生分布モデルで最大の問題点だったのは, 一定気候条件下での静的植生分布しか扱えないという点だったが, 現在では変動環境下での植物-植物相互作用を考慮した動的全球植生モデル (DGVM) を指向するようになってきている. このような流れで, これまで別個に開発されてきた運動量・水・熱交換といった生物物理を扱うLSPと, 物質循環を扱う生物地球化学 (BGC) モデル, 植生分布を扱うDGVMとを統合した, 大気-陸面間相互作用モデル (第5図; 第1図も参照) の実現性が出てきた. その先駆としてはFoley *et al.* (1996) によるIBIS (Integrated Biosphere Simulator) モデルなどがある.

LSPを組み入れた地域・全球気候モデルを用いて, LAIや g_s といったパラメータに対する感度実験が行われており, 各種スケールの気候形成に対する植生機能の影響力が評価されてはいる. それでも, 上記のような統合的陸域モデルの適用は数値実験上の選択肢の1つとはなっても, 純粋な大気力学研究や天気予報目的の気候モデルにおいて必須項目になるとはいうわけではない. 確かに統合モデルが地球温暖化予測実験に

おける生物的フィードバックの定量化に役立つ期待感
は高いが、その重要性はやはりスケール依存的である
ことに留意する必要がある。

6. おわりに

本稿では大気との相互作用の観点から陸域生態系の
物質循環、特に炭素循環について問題点のいくつかを
取り上げた。生態系機能を特徴付けるパラメータとし
て g_s と LAI の重要性を殊更に強調したのは、気候モ
デルで用いられている LSP と生態系炭素循環モデル
の共通化を視野に入れてのことである。すでに IGBP/
GAIM (Global Analysis, Interpretation and Model-
ing) においては炭素循環を導入した気候モデル間の相
互比較研究が開始されており、今後は、温暖化予測を
行う際に生物的フィードバックを導入したモデルが主
流な手法になる可能性が高い。そのときには大気や海
洋と結合したグローバル炭素循環がモデル的に再現さ
れることになる。その反面、陸域生態系の炭素収支に
不確定要因が大きいことは周知の事実であり、それを
予測に導入することが精度の向上につながるかどうか
疑問視する向きも当然ある。それでも、近年盛んに行
われているフラックス観測やモデル研究を継続するこ
とで、量的な不確定性の幅は徐々に縮小されると期待
したい。

参 考 文 献

- Amthor, J. S., 1999 : Increasing atmospheric CO₂ con-
centration, water use, and water stress : scaling up
from the plant to the landscape. Carbon Dioxide
and Environmental Stress, Edited by Y. Luo and H.
A. Mooney, Academic Press, 33-59.
- Cao, M. and F. I. Woodward., 1998 : Dynamic res-
ponses of terrestrial ecosystem carbon cycling to
global climate change, *Nature*, **393**, 249-252.
- Cox, P. M., R. A. Betts, G. D. Jones, S. A. Spall and I.
J. Totterdell, 2000 : Acceleration of global warm-
ing due to carbon-cycle feedbacks in a coupled
climate model, *Nature*, **408**, 184-187.
- Cramer, W., D. W. Kicklighter, A. Bondeau, B. I.
Moore, G. Churkina, B. Nemry, A. Ruimy and A. L.
Schloss, 1999 : Comparing global NPP models of
terrestrial net primary productivity (NPP) : over-
view and key results, *Global Change Biol.*, **5**, 1-15.
- D'Arrigo, R. D., E. R. Cook, M. J. Salinger, J. Palmer,
P. J. Krusic, B. M. Buckley and R. Villalba, 1998 :
Tree-ring records from New Zealand : long-term
context for recent warming trend, *Clim. Dyn.*, **14**,
191-199.
- Field, C. B., R. B. Jackson and H. A. Mooney, 1995 :
Stomatal responses to increases CO₂ : implications
from the plant to global scale, *Plant Cell Environ.*,
18, 1214-1225.
- Foley, J. A., I. C. Prentice, N. Ramankutty, S. Levis,
D. Pollard, S. Sitch and A. Haxeltine, 1996 : An
integrated biosphere model of land surface proces-
ses, terrestrial carbon balance, and vegetation
dynamics, *Global Biogeochem. Cycles*, **10**, 603-628.
- 伊藤昭彦, 及川武久, 1999 : 植生の地理分布と地球環境,
ながれ, **18**, 83-88.
- Ito, A., 2001 : A broad-scale simulation of transi-
tional change in the carbon dynamics of boreal and
arctic land ecosystems along with environmental
gradients, *Bull. Res. Center North Eurasia North
Pacific Reg., Hokkaido University*, **1**, 67-82.
- Mooney, H. A., P. M. Vitousek and P. A. Matson, 1987 :
Exchange of materials between terrestrial eco-
systems and the atmosphere, *Science*, **238**, 926-932.
- Myneni, R. B., C. D. Keeling, C. J. Tucker, G. Asrar
and R. R. Nemani, 1997 : Increased plant growth in
the northern high latitudes from 1981 to 1991,
Nature, **386**, 698-702.
- Nakazawa, T., S. Murayama, K. Miyashita, S. Aoki
and M. Tanaka. 1992 : Longitudinally different
variations of lower tropospheric carbon dioxide
concentrations over the North Pacific Ocean, *Tel-
lus* **44B**, 161-172.
- Osmond, C. B., O. Björkman and D. J. Anderson,
1980 : Physiological Processes in Plant Ecology,
Springer, 468 pp.
- Sellers, P. J., 1992 : Biophysical models of land sur-
face processes. Climate System Modeling, Edited by
K. E. Trenberth, Cambridge University Press, 451-
490.
- Sellers, P. J., R. E. Dickinson, D. A. Randall, A. K.
Betts, F. G. Hall, J. A. Berry, G. J. Collatz, A. S.
Denning, H. A. Mooney, C. A. Nobre, N. Sato, C. B.
Field and A. Henderson-Sellers, 1997 : Modeling
the exchanges of energy, water, and carbon
between continents and the atmosphere, *Science*,
275, 502-509.
- Woodward, F. I., 1987 : Stomatal numbers are sensi-
tive to increases in CO₂ from pre-industrial levels,
Nature, **327**, 617-618.