

陸上生態系の地球規模の炭素循環モデルに関する研究の現状と課題

The Current Status and Related Issues of Studies on Global Carbon Cycle Model in the Terrestrial Ecosystems

後 藤 尚 弘*・迫 田 章 義**・鈴 木 基 之*

Naohiro GOTO, Akiyoshi SAKODA and Motoyuki SUZUKI

大気中の二酸化炭素濃度上昇による気候変動が地球環境に及ぼす影響を評価するためには地球規模の炭素循環モデルを構築する必要がある。本報ではこのようなモデルのサブモデルである陸上生態系の地球規模の炭素循環モデルについて既往の研究を整理し、気候変動に対応できるモデルの構築について検討する。

1. 緒 言

大気中の二酸化炭素濃度 (CO₂) の上昇によってもたらされる気候変動、あるいはその気候変動が地球環境へ及ぼす影響が懸念されて久しい。こうした地球温暖化問題を考えるとき重要なのは、その視点を地球規模に拡大しなければならないことであり、室内実験や野外調査などでは直接成果を上げることが難しいことである。

これまでの気候変動についての研究では、CO₂ が現在の2倍になったとき、地球の気温は1.9~5.2°C 上昇し、降雨量は3~15%増加することが予想されている¹⁴⁾。これは、地球規模の大気中のエネルギーや水蒸気、運動量などの収支を記述した大気循環モデル (GCM) によるものである。これに対し、温室効果ガスであるCO₂の地球規模の炭素収支を理解し、これを記述するモデルも重要である。さらに、そのサブモデルである陸上生態系の炭素循環を把握することによって、森林伐採などの人間活動の陸上生態系への影響が地球規模の炭素循環に及ぼす影響や、逆に気候変動の影響がどう陸上生態系の炭素循環に影響を及ぼすかを検討することができる。こうした点から、陸上生態系の炭素循環を記述する数理モデルを構築し、陸上生態系の定量的かつ時間的な変動を検討することが求められている。また、このような数理モデルを構築するためには、陸上生態系を一つのシステムとしてとらえ、それを構成する各部分を定式化する必要がある。

本報では、こうした陸上生態系の地球規模の炭素循環に関する既往の研究を整理し、今後の課題について考察する。さらに、陸上生態系を構成する各部分の炭素循環に関する既往の研究を整理し、気候変動に対応できる数

理モデルの構築について検討する。

2. 陸上生態系の炭素循環

2.1 陸上生態系の炭素循環のモデル化

表1に陸上生態系の植生、土壌の各現存量、植生の一次生産量の推定を示す。これらの値が気候変動によってどう変化するかを予測するためには、陸上生態系の炭素循環をモデル化する必要がある。これまでの陸上生態系の炭素循環を地球規模の視点でとらえた研究は、大きく分けて気候分類法、ブックキーピングモデル、気候モデル、炭素循環モデルの4つに分類できる (表2)。

気候分類法 気候と陸上生態系との対応関係を構築する方法。たとえば、Holdridge³⁰⁾は世界の陸上植生を温

表1 陸上生態系の炭素循環の推定

植生	土壌	一次生産	
GtC	GtC	GtC/yr	
829	-	73.2	Whittaker ら (1973)
-	-	100.2	Lieth (1975)
-	3000	-	Bohn (1976)
-	700	-	Bolin (1977)
-	1456	-	Schlesinger (1977)
592	1672	62.7	Bolin ら (1979)
560	2070	59.9	Ajtay ら (1979)
-	2946	-	Bohn (1978)
-	1395	-	Post ら (1982)
608	1213	39.6	依従 (1982)
-	1515	-	Schlesinger (1983)
-	1477	-	Buringh (1983)
560	1500	50	Houghton ら (1989)
-	1700	-	Bouwman (1990)
-	1394	-	Jenkinson ら (1991)

*東京大学生産技術研究所 第4部

**東京大学生産技術研究所 付属計測技術開発センター

表2 陸上生態系モデルの概要

モデル	特徴	長所	短所
気候分類法	・気候条件と陸上生態系との対応関係を構築する	・現状を良く再現できる ・植生の種類の分布図が書ける	・定量的、時間変化的な検討はできない ・土壌に関する検討はできない
ブックキーピングモデル	・過去のデータから、土地利用形態の変化による陸上生態系からの二酸化炭素放出量を予測する	・将来予測できる	・時間変化的な検討はできない ・気候変動の影響は考慮できない
気候モデル	・世界各地のデータを集め経験式を構築する	・現状を良く再現できる	・時間変化的な検討はできない ・各種植生、土壌の特長は考慮されない
炭素循環モデル	・陸上生態系内の炭素のフラックスを模式化する	・定量的、時間変化的な検討ができる ・様々な種類の植生、土壌について検討できる	・モデルの検証が必要

度、降雨量などの気候条件によって39に分類した。これに対して、気候条件と土壌分類の関係を明確に表す指標というものはないのが現状である。Postら⁸⁰⁾はHoldridgeの植生分類と土壌炭素量との関係を構築している。Prentice⁸¹⁾はKöppenの気候分類やHoldridgeの植生分布図などいくつかの気候と植生の対応関係をGCMでも使用できるように再構築している。また、Emanuelら¹⁷⁾やMonserudら⁶³⁾は、GCMから得られる気候変動後の気候からHoldridgeの植生分類を用いて植生分布図を作り、現在の植生分布図との差から気候変動の影響を評価している。このような方法は植生分布の変動で気候変動を評価しているため、炭素量の変動を定量的に推定できないのが欠点である。これに対し、Prenticeら⁸²⁾はHoldridgeの植生分類図と世界各地の植生の現存量のデータを組み合わせ、気候変動による植生の変動を定量的に評価している。

ブックキーピングモデル 世界各地から植生の現存量や一次生産に関するデータを集め、それらをまとめる方法^{6), 32), 33), 90)}。過去の土地利用形態の記録を基にして、森林伐採や焼畑農業などによる陸上生態系の大気へのCO₂放出量を推定することができる。

気候モデル 世界各地の植生の現存量や一次生産に関するデータと、データを測定した場所の気候条件から、植生の現存量や一次生産と気候条件との間に経験式を構築する方法。Lieth⁵⁷⁾は温度および降雨量と一次生産の関係を示す経験式を構築した。Uchijimaら¹⁰⁰⁾は年間純放射、年間降水量、水の蒸発潜熱から植生の純一次生産を求める式を構築した。このモデルを基に清野ら⁹¹⁾は気候変動による一次生産の変動を+9.6~16.2%と推定している。

炭素循環モデル 炭素の蓄積形態によって地球をいくつかのボックスに分け、それらの間の炭素のフラックスを定量的に推定する方法。これまでは海洋を含めた地球全体の炭素循環をモデル化している研究が多い^{16), 21), 22), 28)}。また、Jenkinsonら⁴²⁾は地球全体の土壌の炭素循環をモデル化し、土壌から今後60年間に61×10¹⁵kgC放出すると推定している。しかしながら、これらのモデルは地域による違いを考慮していない研究が多く、GCMによって予測されている気候変動の地域による差⁶²⁾を組み込むには不十分である。Krapivinら⁵²⁾は地球を経度5°×緯度4°のメッシュに区切り、各メッシュ内の陸上生態系の炭素循環をモデル化した。ただし、各メッシュの一次生産や土壌の現存量をあらかじめ与えており、この点は、気候分類法と共通する。Esser¹⁹⁾は化石燃料の消費を含めた炭素循環を経験式を積み上げることによってモデルを構築した。さらに、陸地を2433メッシュに区切り、各メッシュごとに気候変動の影響を予測した。

2. 将来予測への応用

以上4種類の地球規模の陸上生態系モデルによる気候変動の影響評価は、CO₂が倍増し、気候変動が終了した場合の気候下で、陸上生態系がどのように定常状態に達するかを示しており、そこに至るまでの過程は考慮されていない。実際はCO₂上昇も気候変動も今後数十年かけて徐々に同時進行するため、従来のモデルではCO₂が倍増するまでの過程における大気と陸上生態系のCO₂の交換を評価できない。よって、陸上生態系の炭素循環を微分方程式などで定式化し、経時変化を考慮できる動的モデルを構築する必要がある。

また、GCMによると温室効果による温度上昇は低緯度地域より高緯度地域の方が大きいなど、地域でその変

動が異なることが予測されている⁶²⁾。よって、陸地をメッシュに区切り、各メッシュごとに陸上生態系を評価するなど局地的なレベルでも気候変動の影響を評価することのできるモデルが今後求められるだろう。それには、局地的な陸上生態系の特徴、たとえば、その地域を優占している植物の種類、土壌の種類、温度や降雨量などの気候条件を考慮しなくてはならない。

以上のような理由から、陸上生態系の炭素循環を構成する基本的な炭素のフラックスをモデル化し、そこに植物や土壌の種類による違いや、気候変動に対する応答を組み込む必要がある。以下に陸上生態系における炭素のフラックスに関する研究をまとめ、モデル構築への可能性を検討する。

3. 植生の炭素循環

これまでは、森林や草原などの局所的な植生の炭素循環に関する研究が多くなされてきた^{35), 38), 49), 61), 75)}。それらによると、図1のように植生の炭素循環は大気中のCO₂を光合成によって同化するフラックス、大気中へCO₂を呼吸によって放出するフラックス、植物から落葉や枯死によって土壌へ炭素を供給するフラックスの3つに分けることができる。これら個々のフラックスに関しては植物学、農学の方面から多くの研究がなされており、特に光合成過程は農作物の成長と直接結び付くので多くの研究がなされてきた。一方で、実際の自然植生は個々の植物が集まって群落を形成していることから、植物群落全体の物質生産や森林内の落葉、落枝を含めた炭素循環の研究が生態学の分野でなされてきた。こうした現状を踏まえ、それぞれのフラックスに関する研究を気候変動に対する応答を中心にまとめる。

3.1 光合成

一般に植物の光合成はその炭素固定回路によってC₃, C₄, CAM植物に分けられる³⁷⁾。村田⁶⁵⁾がC₃, C₄植物

表3 植物の個葉の光合成速度 村田⁶⁵⁾を改変

草本類	13~82 (C ₃ 植物: 13~51, C ₄ 植物: 21~82)
木本類	5~17

単位: mgCO₂/dm²/hr

表4 C₃植物, C₄植物の光合成特性

	C ₃ 植物	C ₄ 植物
種類	全ての樹木、藻類、ほとんどの草本類	カヤツリグサ科、イネ科等の草本類
光合成速度	10~30mgCO ₂ /dm ² /hr	40~60mgCO ₂ /dm ² /hr
光特性	光飽和点が低い	光飽和点が高い
CO ₂ 特性	CO ₂ 飽和点が高い	CO ₂ 飽和点が低い
温度特性	至適温度は低い	至適温度は高い
水分特性	要水量は大きい	要水量は小さい

の個葉の光合成速度について内外の文献を整理し、まとめたものを表3に示す。一般に草本類は木本類よりも光合成速度が大きく、同じ草本類でもC₃植物よりもC₄植物の方が大きい傾向にある。このように地球上にはさまざまな光合成速度を持つ植生が存在しているが、これらの植生が将来予測される気候変動に対してどのような反応を示すのかが重要である。光合成を左右する要因として、日射量、CO₂、温度、水分、土壌などが挙げられる。それぞれの環境要因に対する植物の光合成特性を表4に示す。以下にこうした特性のモデル化への可能性を述べる。

光合成 光に対する個葉の光合成はC₃植物とC₄植物で異なる。C₃植物の光合成は30~40klux付近で飽和に達するが、C₄植物のそれはきわめて強に光強度まで飽和しない。しかしながら、どちらとも光に対する個葉の光合成速度は以下のように定式化できる。

$$p = \frac{bI}{1+aI} \quad (1)$$

p: 個葉の光合成速度, I: 光強度, a, b: 定数

個葉の光合成速度は(1)式で表わせるが、陸上生態系の炭素循環においては、植物群落の物質生産を考慮しなければならない。表5にさまざまな植物群落の物質生産を示す。植物群落の物質生産を定式化しようとする時、群落内のすべての葉に均一に光が当たらないため、個葉の光合成を植物群落全体に適用することはできない。草本群落の光透過の影響を考慮して(2)式のように個葉の光合成反応を植物群落に適用することができる⁶⁴⁾。また、森林においても同様である⁴⁸⁾。

$$P = \frac{b}{Ka} \ln \frac{(1-m) + KaI_0}{(1-m) + KaI_0 \exp(-KF(z))} \quad (2)$$

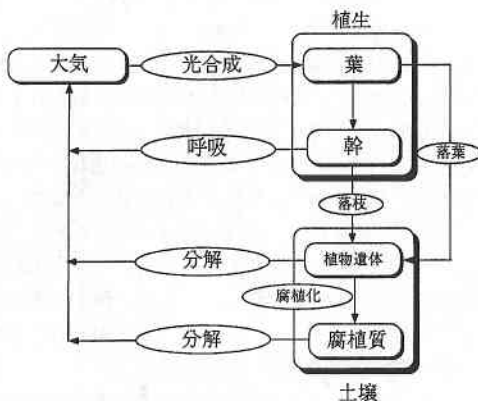


図1 陸上生態系における炭素循環概略図

表5 各植物の物質生産 Cannell¹²⁾より

Abies	7.3~19.9	Larix	15.67
Accasia	9.1~50.2	Liriodendron	10.53~11.26
Aesculus	13.1	Picea	3.18~47.57
Alnus	25.1	Pinus	3.48~25.07
Bamboo	16	Populus	11.48~24.5
Betula	2.07~18.1	Pseudotsuga	11.04~25.7
Camellia	16.9~26.3	Quercus	8.3~20.29
Castanopsis	18.7~22.66	Shorea	15.16
Cryptomeria	3.4~29.1	Tectona	1.74~4.37
Cupressus	4.03	Thuja	22.8~37.7
Eucalyptus	27.62	Thujopsis	8.36
Fagus	4.09~19.6	Tilia	7.9~11.2

単位: tonC/ha/yr

P : 群落の光合成速度, m : 葉の光透過率, I_0 : 群落最上部における水平照度, K : 吸光係数, $F(z)$: 高さ z までの積算葉面積指数

現在は(2)式に葉以外の非同化部分による光の遮断を含める^{54), 55)}などの修正が加えられている。

気候変動によって雲量が減少し, 日射量が増加するという予測もある。一方で, 化石燃料の消費などによって大気中へエアロゾルが排出され日射量が減少する可能性もある。こうした2つの要因が相殺しあって, 日射量, さらには光合成量もあまり変化しないことが予測される。しかしながら, 植生が多層構造をもつ熱帯雨林において, CO_2 増加が森林の上層の繁茂をもたらし, その結果, 下層への光の透過が減少し, 下層の植生が成立しなくなるという予測もある⁷⁵⁾。

CO₂ 特性 CO_2 に対する個葉の光合成反応も C_3 植物と C_4 植物で異なる。 C_3 植物の光合成は1000ppm 付近までの CO_2 と共にほぼ直線的に増加するが, C_4 植物のそれは400ppm 付近で飽和に達する。個葉の光合成は CO_2 に対して(1)式のような形の式に近似できる。しかし, 植物群落の物質生産と CO_2 の関係は群落内の CO_2 の拡散や風による多流などの影響を受けるため複雑である。Oikawa⁷⁴⁾ は群落内の CO_2 の拡散を微分方程式で表すことによって群落と光合成の関係を求めた。また, Bacastow⁴⁾ や Kohlmaier⁵¹⁾ は植生の一次生産と CO_2 の関係を以下の式のように表している。

$$\text{Bacastow ら } \Delta NPP = NPP^0 \beta \ln(CO_2/CO_2^0) \quad (3)$$

$$\text{Kohlmaier ら } \Delta NPP = NPP^0 (1 + \beta \Delta CO_2/CO_2^0) \quad (4)$$

ΔNPP : 気候変動による一次生産の変化, NPP^0 : 初期 CO_2 濃度 (CO_2^0) での一次生産, ΔCO_2 : CO_2 濃

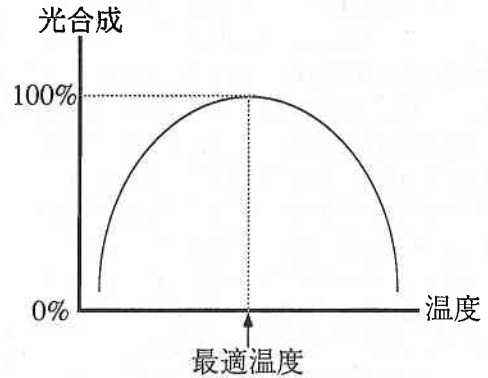


図2 温度-光合成関係図 Pisek et al.⁷⁸⁾を改変

表6 各植物の光合成の温度依存性

	至適温度	温度範囲	
Wheat	18°C		Vong ら(1977)
Barley	18°C		•
Soybean	24°C		•
Rice, indica	24°C		•
Rice, japonica	30°C		•
Maize	30°C		•
Poplar	22°C		Furukawa(1972)
Mandarin	15~22°C		本條ら(1988)
Abies	15°C		Pisek ら(1973)
Ranunculus glac.	17°C	-6~39°C	•
Taxus	18°C	-5~41°C	•
Betula	16°C	-3~43°C	•
Laurocerasus	23°C	-5~43°C	•
Olea	17°C	-4~47°C	•

度変化 ($= CO_2 - CO_2^0$), β : 生物成長因子

このように CO_2 の増加は一様に植物の光合成を増加させることが予測される。

温度特性 植物の温度と光合成の関係は図2のように釣鐘型になる⁷⁸⁾。植物は光合成反応をするための至適温度をもち, その温度から遠ざかると低温域でも高温域でも光合成は低下する。特に高温域では呼吸の増大が光合成の増大を上回るため正味の光合成が低下する。また, 光合成活動をおこなうには温度範囲があり, その範囲からはずれると光合成活動は停止する。表6に各植物の光合成速度の温度に対する特性を示す。

気候変動による温度の上昇があった場合, 光合成が増加する地域, 種類がある一方で, 減少する地域, 種類もあることが予想され, その応答はさまざまであるといえよう。

水分特性 水に対する光合成反応を考える場合, 植物にとって水分状態とは何かが重要になる。水分状態とし

て含水率や水欠差、水ポテンシャルなどが挙げられるが、いずれにしても植物はほとんど根から水を吸収するので土壤中の水分状態がまず重要となる。根が吸収できる土壤水分の上限は圃場容水量、下限はしおれ点で表される。この間を有効水分量といい、有効水分量と植物の活性は図3のように表すことができる²⁹⁾。Maruyamaら⁶⁰⁾は、ブナなどの苗木を用いて、土壤水分量と光合成の関係が図3のNo.3の直線のような結果を得ている。また、圃場容水量、しおれ点は土壤の種類に依存し、それは土壤に含まれる粘土、シルト、砂の割合で決まる。表7に各土壤における圃場容水量、しおれ点を示す⁹⁹⁾。

土壤の水分保有量には限界があるので、気候変動による降雨量の増加がそのまま光合成の増加には結び付かないといえよう。しかし、土壤中の水分状態が未飽和の地域では光合成が増加することが予想される。

土壤との関係 水分条件の以外の土壤特性の内、土壤中の酸素の拡散や栄養塩などが植物の光合成影響を及ぼす⁵⁶⁾。しかしながら、こうした関係が定式化された例はあまりない。また、Esser¹⁸⁾は各土壤の“肥沃度”を設定し、炭素循環モデルに組み込んだ。

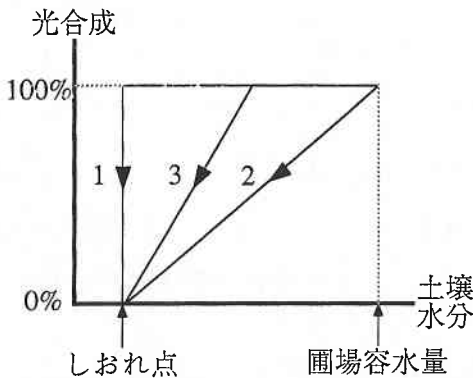


図3 土壤水分-光合成関係図 Hillel²⁹⁾を改変

表7 土壤の圃場容水量としおれ点 USDA⁹⁹⁾を改変

土壤	圃場容水量	しおれ点
Sand	7	2
Fine sand	12	4
Sandy loam	17	5
Fine sandy loam	22	8
Loam	27	10
Silt loam	30	12
Light clay loam	31	13
Clay loam	32	15
Hevy clay loam	32	17
Clay	33	20

単位：土壤深さ10cm 当たりの水分量 (mm)

3.2 呼吸

葉の呼吸は明所における光呼吸と暗所における暗呼吸の2種類に分けられ、それぞれ異なる呼吸速度をもつ。また、非同化部分(幹、枝など)の呼吸量は形成層で最も大きく、材の中心へ行くほど少なくなるため、幹の呼吸量はその太さによって異なる。表8にさまざまな植物の葉および幹の呼吸速度を示す。

呼吸速度は温度の影響を受け、その関係は一般に“温度係数(=Q₁₀)”で表わされる。これは温度が10度上昇すると呼吸が何倍になるかを表す。表9の各植物の呼吸速度の温度係数を示す。このように温度の上昇は確実に呼吸量を増大させるといえよう。

3.3 落葉、枯死

枯死速度は各器官の寿命に依存する。Reichら⁸³⁾はさまざまな植生の葉の寿命に関する文献を集め、葉の寿命と光合成速度、窒素含有量、植生の生長速度との相関を導いている。Janecekら⁴⁰⁾は落葉の過程をモデルに組み込み、温帯および熱帯落葉樹林の葉と幹の現存量の季節

表8 各植物の呼吸速度

Sunflower(葉)	6.20~6.32	佐藤ら(1975)
Sunflower(葉:暗呼吸)	1.24~1.28	・
Bean(葉)	2.02~4.03	・
Bean(葉:暗呼吸)	1.10~1.40	・
Sorghum(葉)	1.38~7.12	・
Sorghum(葉以外)	3.2	・
Corn(葉:暗呼吸)	3.1~6.2	秋山ら(1975)
Corn(葉以外)	1.66~5.33	・
Wheat(葉:暗呼吸)	0.1~0.5*	Iwakiら(1976)
Cotton(葉:暗呼吸)	0.3~3.2**	Harleyら(1992)
ヒノキ人工林(林分)	10.32***	Ninomiyaら(1983)
ヒノキ人工林(林分)	10.5****	Hagiharaら(1981)
アイグロマツ(林分)	9.22***	Ninomiyaら(1981)
Magnolia obovata	7.6~9.9	Negishi(1972)

単位：mg CO₂/dm²/hr *g CO₂/m²/hr **μmol/m²/s
ton CO₂/ha/yr *ton d.m./ha/yr

表9 各植物の呼吸速度の温度依存性 (Q₁₀)

アイグロマツ	1.14~9.81	Ninomiyaら(1981)
ヒノキ人工林	1.47~3.52	・
ヨーロッパブナ	2.3~2.5	Löhr(1957)
Pinus silverstris	1.82~2.10	Johansson(1933)
Picea excelsa	2.03~2.13	・
Larix europaea	1.88~2.01	・
Larix Kaempferi	2.07~2.08	・
Betula pubescens	2.00~2.06	・
Quercus robur	2.18~2.41	・
Magnolia obovata	0.83~2.45	Negishi(1972)
Wheat	1.9~1.8	Iwakiら(1976)

表10 各植物の枯死量

熱帯雨林	5.5~15.3	Brayら(1963)
暖温帯林	2.4~8.1	・
冷温帯林	1.0~6.2	・
寒帯林	0.6~1.5	・
ブナ天然林	4.4	河原ら(1979)
ヒノキ天然林	2.4~3.1	・
ヒノキ人工林	3.91~4.97	上田ら(1977)
タブ天然林	6.13~7.79	・
Pinus forest	506.1~563.5*	河原(1976)
Quercus forest	522.2~746.1*	・
Larix and chamaecyparis	306.0~390.6*	・
Evergreen Oak Forest	3.37~8.42	Nishiokaら(1978)

単位: ton/ha yr *kg CO₂/m² yr

変化をシミュレートした。また、Yoneda⁽¹¹⁾によると材器官の寿命は直径の0.9乗に比例する。表10にさまざまな植物群落の落葉、落枝量を示す。

落葉、落枝を引き起こすのが各器官の寿命に依存することから、気候変動は直接には枯死速度に影響を及ぼさないといえる。

4. 土壌の炭素循環

土壌内の炭素のフラックスに関する研究は、植物遺体や腐植質の分解過程に関する研究^{(41), (76), (94), (95), (97), (109)}、森林や草原内の炭素循環の一部としてモデル化する研究^{(66), (67), (86), (101)}に分けられる。これらの研究によると、図1のように土壌の炭素循環は落葉や枯死によって土壌表面に堆積された植物遺体が土壌中の微生物や小動物によって分解され、直接大気へCO₂として放出されるフラックス、分解されなかった植物遺体が腐植質に変化し土壌中に蓄積されるフラックス、腐植質がゆっくりとCO₂に分解され大気中へ放出されるフラックスの3つに分けられる。しかしながら、土壌炭素は形態の違いにより土壌断面で連続的に分布しており、その発達具合によっていくつかの層に分けられるため、土壌炭素を明確なボックスに分けるのは困難である。中根⁽⁶⁶⁾は土壌をA₀層、鉍質土層、根の遺体に分けて、モデル化している。また、Jenkinson⁽⁴¹⁾は土壌炭素を易分解性と難分解性に分けている。さらに、土壌中の炭素の各フラックスも植生に比べて測定するのが困難である。以下に、土壌から大気へのCO₂のフラックスに関する文献をまとめ、環境条件がこのフラックスに及ぼす影響を中心に述べる。

4.1 土壌からのCO₂放出速度

土壌から大気へのCO₂のフラックスは一般に土壌呼吸で表される。表11にはさまざまな陸上生態系からの土壌呼吸を示す。土壌呼吸は植物遺体や腐植質の分解によるCO₂放出量および根の呼吸量の和であるが、各フ

表11 さまざまな生態系における土壌呼吸量

ブナ天然林	6.6	河原ら(1979)
Pinus forest	1.7***	河原(1976)
熱帯常緑乾燥林	340~1272*	Yodaら(1982)
Tropical forest	405~6100**	Schlesinger(1977)
Temperate forest	171~1414**	・
Boreal forest	147~653**	・
Woodland and shrubland	399~653**	・
Tropical savanna	515~785**	・
Temperate grassland	74~452**	・
Pine forest	1.0~1.4***	千葉ら(1967)
Mixed mesophytic forests	3.8***	Edwardsら(1973)
Evergreen forest	3.4~4.6***	Kirita(1971)
Tallgrass prairie	1.7***	Kuceraら(1971)
swamp	2.6~2.9***	Reiners(1968)
Tropical forest	1.9***	Wanner(1970)
Pine forest	1.1***	Witkamp(1966)
Subalpine coniferous	2.10~3.06	Takaiら(1977)

単位: ton/ha yr *mg CO₂/m² h ** g C/m² yr *** kg CO₂/m² yr

表12 土壌呼吸に占めるA₀層、鉍質土層における有機物の分解、根の呼吸の割合(%)

	A ₀ 層	鉍質土層	根の呼吸
落葉広葉樹	14~22	44~66	20~40 片桐(1988)
Beech/fir	39	20	41 中根(1980)
Evergreen oak	30~32	16~18	47~52
Tropical rain	33	18	49

表13 土壌呼吸量の温度依存性 (Q₁₀) 酒井ら⁽⁸⁶⁾を改変

Deciduous broadleaved	2.51~2.66	Anderson(1973)
Hinoki	2.6	萩原ら(1978)
Sugi	4.1	萩原ら(1984)
Japanese larch	3.0	萩原ら(1980)
Deciduous broadleaved	2.12~2.92	片桐ら(1979)
Evergreen broadleaved	2.86	Kirita(1971)
Evergreen broadleaved	2.59~2.89	中根(1975)
Beech-fir	3.17	中根(1978)
Mature akamastu	2.45	Nakaneら(1983)
Beech	2.18	Phillipsonら(1975)
Sawara-hinoki	1.8	酒井(1985)
Mixed oak	2.0	瀬戸ら(1978)
Beech and beech-fir	2.0	Virzo De Santoら(1976)
Evergreen Oak forest	2.14~2.94	Yonedaら(1978)
Subalpine coniferous	2.5~4.0	Takai et.al.(1977)
Deciduous broadleaved	1.85~2.33	酒井ら(1987)

ラックスを個別に推定しようとする試みもなされている^{(45), (46), (68)}。表12に土壌呼吸に占める各要素の割合を示す。植物遺体と腐植質ではその分解速度、土壌における滞留時間に大きな差があり、気候変動に対する応答を推定するためには、その分離が必要であるといえよう。

表14 陸上生態系の炭素循環における各フラックスの
気候変動に対する応答

	CO ₂ 倍増	温度上昇	降雨量増加
光合成	○	△	△
呼吸	—	○	—
枯死	—	—	—
土壤呼吸	—	○	△

○：フラックスが増加するもの

△：影響が一様でないもの

—：影響が不明、または影響のないもの

4.2 土壤呼吸速度に対する環境条件の影響

土壤呼吸速度は、微生物活動によるもので温度の影響を受け、その関係は Q_{10} で表わされる。表13に土壤呼吸速度の温度依存性を示す。温度の上昇によって土壤からの CO₂ 放出は確実に増えることが予測される。

また、土壤呼吸速度は水分条件の影響も受ける。Ino³⁶⁾によると土壤呼吸速度は含水率が80%のとき最大になる。また、土壤呼吸速度は溶存有機炭素量に直接的な関係があり、含水率とは間接的な関係があるという報告もある⁹³⁾。降雨量の変動が土壤呼吸に及ぼす影響は土壤の状態や変動の程度などによってさまざまであるといえる。

5. 結 言

本報では、陸上生態系における炭素のフラックスと環境要因との関係について既往の研究をまとめ、温室効果による気候変動が陸上生態系へ与える影響を予測するためのモデルについて考察した。

陸上生態系の炭素循環における個々のフラックス、およびそれらの気候変動との関係はある程度まで解明されている(表14)。しかしながら、重要なのは、これらのフラックスをすべて統合した陸上生態系の炭素循環と気候変動の関係であって、これは実験や実測によって解明して行くことはきわめて困難であろう。こうした点から、陸上生態系の炭素収支を総合的に記述するモデルが必要である。(1993年5月10日受理)

参 考 文 献

- 1) Ajtay, G. L. et al., The global carbon cycle, John Wiley & Sone, 129, 1979
- 2) 秋山侃ら, 日作紀, 44, 275, 1975
- 3) Anderson, D. W., J. Soil Sci., 30, 77, 1979
- 4) Bacasow, R. B. et al., Carbon and the biosphere, U. S. Atom. Energy Commission., 86, 1973
- 5) Bohn, H. L., Soil Sci. Soc. Am. J., 40, 468, 1976
- 6) Bohn, H. L., Tellus, 30, 472, 1978
- 7) Bolin, B., Science, 196, 613, 1977
- 8) Bolin, B. et al., The global carbon cycle, John Wiley & Sons, 1, 1979

- 9) Bouwman, A. F., Soil and the greenhouse effect, John Wiley & Sons, 61, 1990
- 10) Bray, J. et al., Adv. Ecol. Res., 2, 298, 1963
- 11) Buringh, P., The global carbon cycle, John Wiley & Sons, 91, 1979
- 12) Cannell, M. G. R., World forest biomass and primary producton data, Academic Press, 1982
- 13) 千葉喬三ら, 京大農演報, 39, 91, 1967
- 14) Cubasch, U. et al., Climate change, Cambridge Univ. Press, 69, 1990
- 15) Edwards, N. T. et al., Ecology, 54, 406, 1973
- 16) Emanuel, W. R. et al., Ecology, 65, 970, 1984
- 17) Emanuel, W. R. et al., Climatic Change, 7, 29, 1985
- 18) Esser, G., Progress in Biometeorogy, 3, 253, 1984
- 19) Esser, G., Tellus, 39B, 245, 1987
- 20) Furukawa, A., J. Jap. For. Soc. 54, 80, 1972
- 21) Goudriaan, J. et al., Climatic Change, 6, 167, 1984
- 22) Gowdy, C. et al., Int. J. Systems Sci., 6, 965, 1975
- 23) 萩原秋男ら, 89回日林論, 191, 1978
- 24) 萩原秋男ら, 日林中支講, 28, 43, 1980
- 25) Hagihara, A. et al., J. Jap. For. Soc., 63, 156, 1981
- 26) 萩原秋男ら, 95回日林論, 361, 1984
- 27) Harley, P. C. et al., Plant, Cell and Environment, 15, 271, 1992
- 28) Harvey, L. D. D., Cilmatic Change, 15, 343, 1989
- 29) Hillel, D., Applications of soil physics, Academic Press, 1980
- 30) Holdridge, L. R. Science, 105, 367, 1947
- 31) 本條均ら, 農業気象, 44, 23, 1988
- 32) Houghton, R. A. et al., Ecol. Monographs, 53, 235, 1983
- 33) Houghton, R. A. et al., Tellus, 39B, 122, 1987
- 34) Houghton, R. A. et al., Sci. American, 260, 18, 1989
- 35) Hunt, H. W. et al., Ecol. Model., 53, 205, 1991
- 36) Ino, Y. et al., Jap. J. Bot., 20, 153, 1969
- 37) 石井龍一ら, 日作紀, 47, 165, 1978
- 38) Iwaki, H. et al., JIBP Synthesis, 13, 263, 1975
- 39) Iwaki, H. et al., Proc. Crop Sci. Soc. Jap., 45, 32, 1976
- 40) Janecek, A. et al., Ecol. Model., 49, 101, 1989
- 41) Jenkinson, D. S., Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. 329, 361, 1990
- 42) Jenkinson, D. S. et al., Nature, 351, 304, 1991
- 43) Johansson, N., Svenska Skogvårdsför. Tidskr., 31, 53, 1933
- 44) 片桐成夫, 日林誌, 70, 151, 1988
- 45) 片桐成夫ら, 鳥根大農研報, 13, 50, 1979
- 46) 河原輝彦, 日林誌, 58, 353, 1976
- 47) 河原輝彦ら, 日生態誌, 29, 387, 1979
- 48) Kira, T. et al., Plant and Cell Physiol., 10, 129, 1969
- 49) Kira, T. et al., JIBP Synthesis, 18, 131, 1978
- 50) Kirita, H., Jap. J. Ecol., 21, 230, 1971
- 51) Kohlmaier, G. H. et al., Tellus, 39B, 155, 1987
- 52) Krapivin, V. F. et al., Ecol. Model., 50, 57, 1990
- 53) Kucera, C. L. et al., Ecology, 52, 912, 1971
- 54) Kurachi, N., et al., Ecol. Res., 1, 173, 1986
- 55) Kurachi, N., et al., Ecol. Res., 4, 189, 1989
- 56) Letey, J., Advances in Soil Science, 1, 277, 1985
- 57) Lieth, H., Human Ecology, 1, 303, 1973

- 58) Lieth, H., Primary productivity of the biosphere, Springer-Verlag, 203, 1975
- 59) Löhner, E., *Physiol. Plant*, 10, 340, 1957
- 60) Maruyama, K. et al., *J. Jap. For. Soc.*, 69, 165, 1987
- 61) Miller, P. C. et al., *Simulation*, 119, 1983
- 62) Mitchell, J. F. B. et al., *Climate change*, Cambridge Univ. Press, 131, 1990
- 63) Monsrud, R. A. et al., *Ecol. Model.*, 62, 275, 1992
- 64) Monsi, M. et al., *Jap. J. Bot.*, 14, 22, 1953
- 65) 村田吉男, 光合成と物質生産, 理工学社, 437, 1980
- 66) 中根周歩, *日生態誌*, 25, 206, 1975
- 67) 中根周歩, *日生態誌*, 28, 335, 1978
- 68) 中根周歩, *日生態誌*, 30, 155, 1980
- 69) Nakane, K. et al., *Jap. J. Ecol.*, 33, 397, 1983
- 70) Negisi, K., *J. Jap. For. Soc.*, 54, 257, 1972
- 71) Ninomiya, I. et al., *J. Jap. For. Soc.*, 63, 8, 1981
- 72) Ninomiya, I. et al., *J. Jap. For. Soc.*, 65, 275, 1983
- 73) Nishioka, M. et al., *JIBP Synthesis*, 18, 231, 1978
- 74) Oikawa, T., *JIBP Synthesis*, 19, 167, 1978
- 75) Oikawa, T., *Bot. Mag. Tokyo*, 99, 419, 1986
- 76) Parton, W. J. et al., *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 51, 1173, 1987
- 77) Phillipson, J. et al., *Oecologia*, 20, 203, 1975
- 78) Pisek, A. et al., *Temperature and life*, 102, 1973
- 79) Post, W. M. et al., *Nature*, 298, 156, 1982
- 80) Post, W. M. et al., *Nature*, 317, 613, 1985
- 81) Prentice, K. C., *J. Geoph. Res.*, 95, D8, 11811, 1990
- 82) Prentice, K. C. et al., *Nature*, 346, 48, 1990
- 83) Reich, P. B. et al., *Ecol. Monographs*, 62, 365, 1992
- 84) Reiners, W. A., *Ecology*, 49, 471, 1968
- 85) 酒井正治, 日林関西支講, 36, 96, 1985
- 86) 酒井正治ら, *日林誌*, 69, 41, 1987
- 87) 佐藤亨ら, *日作紀*, 44, 281, 1975
- 88) Schlesinger, W. H., *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 8, 51, 1977
- 89) Schlesinger, W. H., *The role of terrestrial vegetation in the global carbon cycle*, John Wiley & Sons, 111, 1983
- 90) Seiler, W. et al., *Climatic Change*, 2, 207, 1980
- 91) 清野裕ら, 農業気象全国大会要旨, 72, 1990
- 92) 瀬戸昌之, *日生態誌*, 30, 385, 1980
- 93) 瀬戸昌之ら, *生環調*, 16, 109, 1978
- 94) Smith, O.L., *Soil Biol. Biochem.*, 11, 607, 1979a
- 95) Smith, O.L., *Soil Biol. Biochem.*, 11, 585, 1979b
- 96) Takai, T. et al., *JIBP Synthesis*, 15, 167, 1977
- 97) 武田博清, *京大農演報*, 59, 79, 1987
- 98) 上田晋之助ら, *京大農演報*, 49, 30, 1977
- 99) USDA, *The yearbook of agriculture*, 120, 1955
- 100) Uchijima, Z. et al., *J. Agr. Met.*, 40, 343, 1985
- 101) Van Breemen, N. et al., *Soil and the Greenhouse Effect*, John Wiley & Sons, 195, 1990
- 102) Virzo De Santo et al., *Oikos*, 27, 144, 1976
- 103) Vong, N. Q. et al., *Jap. J. Crop Sci.*, 46, 45, 1977
- 104) Wanner, H., *J. Ecol.*, 58, 543, 1970
- 105) Whittaker, R. H. et al., *Carbon and the biosphere*, U. S. Atom. Energy Commission, 281, 1973
- 106) Witkamp, M., *Ecology*, 47, 492, 1966
- 107) 依田恭二, *地球化学*, 16, 78, 1982
- 108) Yoda, K. et al., *Jap. J. Ecol.*, 32, 275, 1982
- 109) Yoneda, T., *Jap. J. Ecol.*, 25, 132, 1975
- 110) Yoneda, T. et al., *JIBP Synthesis*, 18, 239, 1978
- 111) Yoneda, T., *Jap. J. Ecol.*, 32, 333, 1982