

生態気象学特論 メモ

担当：植山

Ver. 2017/06

■はじめに

陸域生態系の物質循環、すなわち炭素循環や水循環は、植物や土壌微生物によってなされる。地球上の陸域生態系の分布は、その土地の気候によって強く制約を受けており、赤道付近の熱帯林から、乾燥地の砂漠やステップ、寒帯気候のツンドラ生態系など多岐にわたる。そのため陸域生態系の物質循環や大気—生態系間の物質交換は、気候や気象の条件によって強く影響を受けている。本講義では、陸域生態系における物質循環と気候との相互作用を理解することを目的とする。特に、生態系の物質循環を予測するための陸域生態系モデルの概要・原理について理解を深め、その結果の解釈法について学ぶ。

■生態系生態学 (Ecosystem Ecology)

生態系と物理環境と相互作用を学ぶ学問

■生態系と気候

バイオーム (生物群系 ; Biome) : 生物群集に対する大分類

ツンドラ、タイガ、温帯広葉樹林、熱帯雨林、サバンナ、砂漠

植物機能型 (Plant Functional Type) : 生態学的な機能による分類

落葉広葉樹、常緑広葉樹、落葉針葉樹、低木、草原

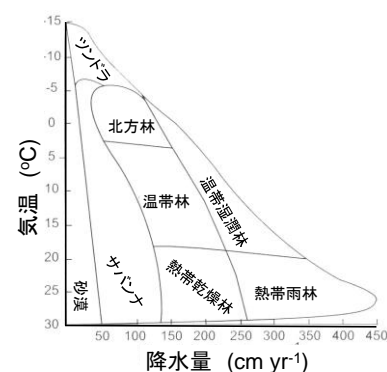


図 1. 世界の気候とバイオーム (Chapin et al., 2002)

■生態系プロセス

定常因子 (State Factor) : 気候、地理・地形、母材、時間、人間活動

物質循環 (水循環、炭素循環、窒素循環)、エネルギー循環

コンパートメントモデル : 生態系機能をコンパートメントに分けて評価する。

コンパートメント (プール)

フロー (フラックス)

$$\frac{\partial C_i}{\partial t} = F_1 + F_2 + F_3 \quad (1)$$

t : 時間、 C_i : コンパートメント i、 F_x : フラックス ($x=1, 2, 3, \dots$)

炭素循環

コンパートメント : 葉、幹、根、細根、リター、土壌、微生物など

プロセス (フロー) : 光合成、独立栄養呼吸、展葉、落葉、転流、分解、枯死など

水循環

コンパートメント : 葉、雪、土壌など

プロセス (フロー) : 降雨、蒸発、蒸散、昇華、流出など

窒素循環

コンパートメント : 葉、雪、土壌、微生物など
 プロセス (フロー) : 沈着、空中窒素固定、脱窒、硝化など

■炭素循環

炭素フラックス

$NPP = GPP - Ra$

$NEP = NPP - Rh$

$RE = Ra + Rh$

$NEE = -NEP$

$NBP = NEP + F_{CO} + F_{CH4} + F_{VOC} + F_{DIC} + F_{DOC} + F_{POC} + F_{Fire}$

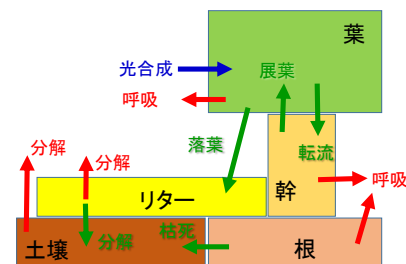


図 2. 炭素循環にかかわるプロセス
 矢印はフラックス、ボックスはコンパートメントを表す。

- GPP : 総一次生産量 (Gross Primary Productivity)
- NPP : 純一次生産量 (Net Primary Productivity)
- NEP : 純生態系生産量 (Net Ecosystem Productivity)
- NEE : 純生態系交換量 (Net Ecosystem Exchange)
- NBP : 純生物圏交換量 (Net Biosphere Productivity)
- RE : 生態系呼吸 (Ecosystem Respiration)
- Ra : 独立栄養呼吸 (Autotrophic Respiration)
- Rh : 従属栄養呼吸 (Heterotrophic Respiration)
- F_{CO} : 一酸化炭素フラックス (生態系への取り込みが正)
- F_{CH4} : メタンフラックス (生態系への取り込みが正)
- F_{VOC} : 揮発性有機物フラックス (生態系への取り込みが正)
- F_{DOC} : 溶存有機炭素フラックス (生態系への取り込みが正)
- F_{DIC} : 溶存無機炭素フラックス (生態系への取り込みが正)
- F_{POC} : 粒子性有機炭素フラックス (生態系への取り込みが正)
- F_{Fire} : 火災による消失炭素量 (常に負)

生態系への炭素の主な入力は植物による光合成のみである。生態系における炭素循環の総量は、光合成速度、すなわち総一次生産量 (GPP) によって決まっている。

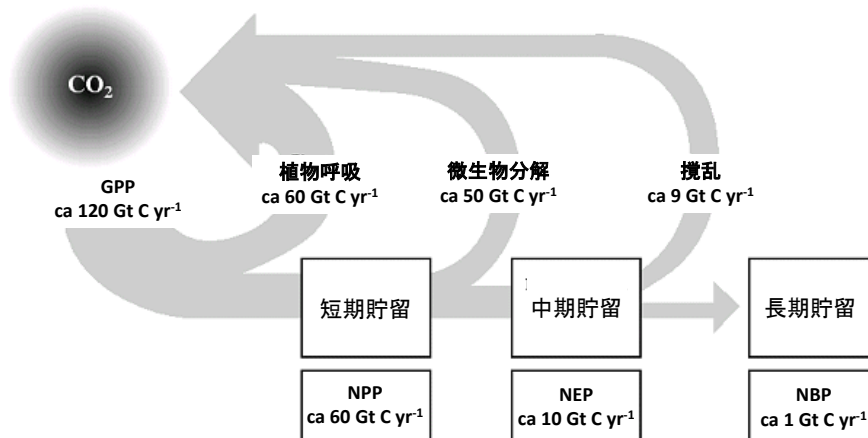


図 3. 全球炭素循環に関する概略 (IPCC 報告書より)
 (http://www.ipcc.ch/ipccreports/sres/land_use/index.php?idp=24)

★光合成速度

植物の光合成は、二つのプロセスによって律則されている。すなわち、炭水化物を合成するカルボキシル化と、合成に必要な化学エネルギーを得るための光化学反応の最小律によって個葉の光合成速度は決定される (Farquhar et al., 1980)。光が十分であっても炭素源である CO₂ が無い、あるいは CO₂ が十分であっても光が十分でない条件下では植物は光合成することができない。

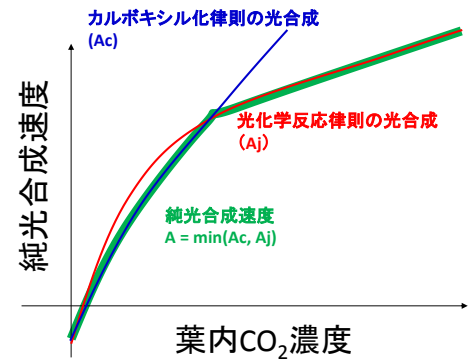


図 4. 葉内 CO₂ 濃度と個葉の純光合成速度の関係についての模式図

$$A = \min(A_v, A_j) \quad (2)$$

A_v : カルボキシル化律則 (炭素合成反応; 細胞内 CO₂ 分圧、葉温など)

A_j : 電子伝達速度律則 (光化学反応; 放射、葉温など)

★大気から葉内へのガス拡散：フラックスは連続している。

拡散によって大気からクロロフィルまで CO₂ は輸送される。拡散は二点間の CO₂ 濃度差とコンダクタンス (抵抗の逆数) の積によって表される。大気—クロロフィル間における主な抵抗は、葉面境界層抵抗、気孔抵抗、メソフィル抵抗の 3 つである。いずれの濃度差、抵抗を用いても数式化することができ、等式であらわすことができるのはフラックスが連続しているからである。3 式の左辺が光合成速度、すなわち炭素の需要をあらわし、右辺が拡散、すなわち炭素の供給を表している。

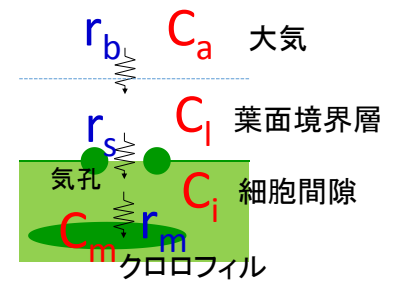


図 5. 大気からクロロフィルへのガス拡散の模式図

$$A = \frac{1}{r_t} (C_a - C_m) \quad (3)$$

$$= \frac{1}{r_m} (C_i - C_m) = \frac{1}{r_s} (C_1 - C_i) = \frac{1}{r_b} (C_a - C_1)$$

$$r_t = r_m + r_s + r_b$$

C_a : 大気 CO₂ 濃度、C₁ : 葉面境界層内 CO₂ 濃度、C_i : 細胞間隙 CO₂ 濃度、C_m : 細胞内 CO₂ 濃度、r_t : 総拡散抵抗、r_b : 境界層抵抗、r_s : 気孔抵抗、r_m : メソフィル抵抗

葉面境界層抵抗：風速や葉の形状による

気孔抵抗：気孔開度、気孔の数による

メソフィル抵抗：葉の厚さや水分条件などによる

蒸散 (個葉—大気間の水蒸気の拡散輸送; T) についても、3 式と同様に表すことができる。

$$T = \frac{1}{r_{sw}} D \quad (4)$$

r_{sw} : 水蒸気に関する気孔抵抗、D : 葉面境界層内の飽差

★気孔コンダクタンスのモデル化

気孔を開くと CO₂ を取り込めるが、蒸散により水を失う。閉じると、水損失は低減できるが、CO₂ 獲得量が減る。両者を最適化するように環境に応答して、気孔開度が変化する。気孔開度の環境応答については、古くからさまざまな定式化が成されており、経験的なものから詳細なプロセスと積み上げたもの、水利用と CO₂ 獲得の最適化理論に基づくものなどさまざまなものがある。

経験的モデル (Jarvis 型)

Jarvis 型のモデルは、最大気孔コンダクタンス (g_{ws}) に対して、環境要因によるストレス関数 (f ; 0~1 の値をとる) の積で、気孔コンダクタンスを表現している。観測により経験的に新たなストレス要因を追加しやすい。

$$g_{sw} = g_{swmax} f(T) f(PPFD) f(VPD) f(c_s) f(...) f(...)$$

半経験的モデル (Ball-Berry 型)

Ball-Berry 型のモデル (Ball et al., 1987) は、気孔コンダクタンス (g_{ws}) が光合成速度 (A)、相対湿度 (rh_s)、CO₂ 濃度 (c_s) によって関連付ける。m と b は経験的なパラメータである。

$$g_{sw} = m \frac{A}{c_s} rh_s + b$$

★日向と日陰の光合成

光—光合成の関係は非線形なので、日向と日陰の葉が受け取る光をそれぞれ求めて、日向・日陰ごとの光合成速度を評価する必要がある。日向は光飽和していても、日陰は光飽和していないことがある。日向・日陰を考慮しないモデルでは日向の葉が光飽和することを考慮しないため、葉面積が多い森林の群落光合成を過大評価する。(de Pury and Farquhar, 1997)

日向の葉が受け取る光

日向の葉は、直達光と散乱光のどちらも受けとる。

$$PPFD_{sun} = PPFD_{direct} + PPFD_{diffuse} + PPFD_{scatter}$$

日陰の葉が受け取る光

日陰の葉は、散乱光のみを受けとる。

$$PPFD_{shade} = PPFD_{diffuse} + PPFD_{scatter}$$

$PPFD_{sun}$ は日向の葉が受け取る PPFD、 $PPFD_{shade}$ は日陰の葉が受け取る PPFD、 $PPFD_{direct}$ は PPFD の直達成分、 $PPFD_{diffuse}$ は PPFD の散乱成分、 $PPFD_{scatter}$ は $PPFD_{direct}$ のうち群落内で散乱した成分を表す。

★独立栄養呼吸

成長呼吸：バイオマス生成に対するコスト

維持呼吸：バイオマスを維持するために必要なコスト

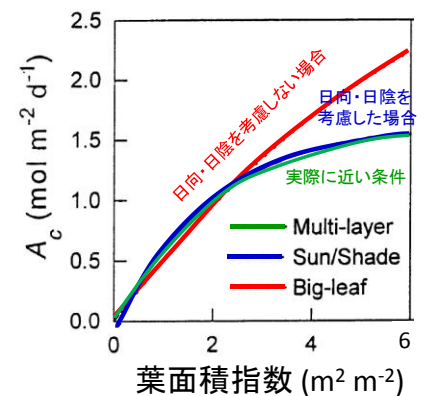


図 6. 日陰・日向を考慮した群落光合成モデルと考慮していない光合成モデルによる光合成速度と酔う面積指数の関係 (de Pury and Farquhar, 1997)

★CUE (Carbon Use Efficiency)

GPP に対する NPP の比は炭素利用効率と呼ばれ、光合成によって獲得した炭素がどの程度純一次生産量に利用されたかを表す指標である。

$$CUE = NPP / GPP$$

さまざまな生態系を比較すると、NPP はおおよそ GPP の半分程度となる。すなわち、GPP で獲得した炭素の約半分が、植物体の生産量となり、残りの半分は独立栄養呼吸に使われる。ただし、CUE は植生タイプごとに微妙に異なる。

★分配

リービッヒの最小律：植物は成長に対して最も足りていない資源の獲得を最大限にするために、バイオマスを分配する。

★分解 (従属栄養呼吸)

枯死した葉、幹、根、粗大有機物が分解されて土壌になり、土壌有機物も分解される。分解過程で CO₂ となり大気に放出され、また一部は、難分解性の有機物となり土壌に残る。

分解しやすい有機炭素：糖分、でんぷん、脂質、タンパク質

分解しづらい有機炭素：タンニン、セルロース、リグニン

分解速度は、土壌微生物の量や活性速度に依存する。例えば、土壌有機物(*i*)の分解速度 (R_{hi}) は、有機物 *i* に対する速度定数 (R_i) と地温、土壌水分による効果を表す関数を使って、以下のようにモデル化することができる。

$$R_{hi} = R_i f_d(T_{soil})f_d(W_{soil})$$

★メタンフラックス

炭素循環としては重要度が低いですが、CO₂ と比べて 34 倍の温室効果を持つため温室効果気体収支として重要である。森林などの好氣的土壌においてはメタン酸化菌により分解 (CH₄ 吸収) されるが、非常に微量であり温室効果気体収支、炭素収支の上で無視できる量である。一方、湿原や水田などの嫌氣的な場所ではメタン生成古細菌によりメタンが生成される。

嫌氣的土壌でメタン生成古細菌により生成

- 湿原、水田
- 拡散、噴出、植物を介した輸送の 3 つの経路で大気へ放出
- 酸化層の有無 (水位) が重要なプロセス

好氣的土壌でメタン酸化菌により分解

- 森林など

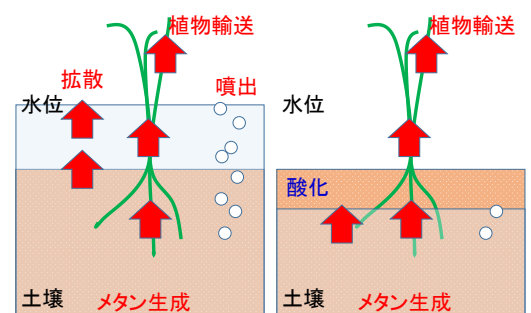


図 7. 湿原におけるメタン交換プロセス

■水収支

$$P = T + E_s + E_c + S + R + \Delta S$$

P	: 降水量
T	: 蒸散量
E _s	: 土壌蒸発量
E _c	: 遮断蒸発量 (樹冠にトラップされた雨が樹冠から蒸発)
S	: 昇華量
R	: 流出量
ΔS	: 貯水量変化 (土壌水分の変化など)

■生態系モデリング

個々のプロセスを積み上げて仮想的なモデル生態系を構築し、そのモデルを用いて生態系の機能を評価する。各プロセスのモデル化に当たっては、化学量論や物理を模したプロセスモデルや実験から得た経験式を組み合わせることで表現する。対象とする生態系プロセスを説明するために必要ないくつかのプロセスを結合させることで、生態系の機能を表現する。

★モデルの利用

1. 空間・時間的外挿、予測

過去や未来の生態系機能の評価や、生態系機能の広域推定に用いることができる。

2. 因子解析

計算された結果が、どの入力データの影響を強く受けているかを評価するための解析を因子解析という。

例えば、生態系モデルの入力である気温、日射量、湿度のうち、1つのみを実際のデータとして入力とし、残りの2つを一定値として入力することにより、どの入力データが出力結果に大きな影響を及ぼしているかを明らかにすることができる(図8)。

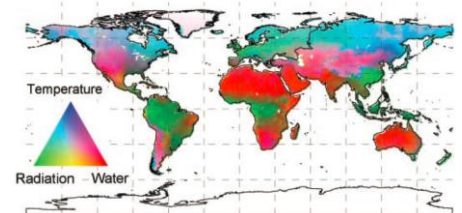


図8. 群落光合成に影響を与える環境要因 (Nemani et al., 2003)

3. 最適化

観測等でモデルの出力に該当する変数が得られている場合、その結果をうまく再現するようにモデルのパラメータを客観的に調整する手法を最適化という。最適化により実データを説明するためのパラメータを得ることができ、観測データからプロセスを類推することができる。パラメータの最適化は、非線形最適化やベイズ推定により実施することができる。さまざまな観測・実験データを統合利用してモデルを制約し、高度な情報を抽出する Data-Model Fusion ととばれる研究分野が近年、注目されている (Keenan et al., 2011)。

★Check list

必要なプロセスは全て入っているか？

入力データに問題はないか？

検証は十分にされているか？ (信頼のあるモデルか？、モデルの不確実性は？)

References

- Ball, J., Woodrow, I., Berry, J., 1987. A model predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions. In: *Progress in Photosynthesis Research* (ed. Biggins J), pp. 221–224. Martinus Nijhoff Publishers, Dordrecht.
- Chapin III, F. S., Matson, P. A., Mooney, H. A. 2002. Principles of terrestrial ecosystem ecology, Springer-Verlag Press, New York, 436 pp.
- de Pury, D. G. G., Farquhar, G. D., 1997. Simple scaling of photosynthesis from leaves to canopies without the errors of big-leaf models. *Plant, Cell Environ.* 20, 537-557.
- Farquhar, G. D., von Caemmerer, S., Berry, J. A., 1980. A biochemical model of photosynthesis CO₂ assimilation in leavers of C₃ species. *Planta* 149, 78-90.
- Keenan, T. F., Carbone, M. S., Reichstein, M., Richardson, A. D., 2011. The model-data fusion pitfall: assuming certainty in an uncertain world. *Oecologia*, 167, 587-597.
- Nemani, R., Keeling, C. D., Hashimoto, H., Jolly, W. M., Piper, S. C., Tucker, C. J., Myneni, R. B., Running S. W., 2002. Climate-driven increases in global terrestrial net primary production from 2982 to 1999. *Science*, 300, 1560-1563.