

陸上生態系のモデリングと 陸上生態系への影響

清水 庸・大政 謙次

陸上生態系への温暖化影響評価において、生態系を構成する生物群とそれらに影響を与える気象・土壌・地形などの環境の複雑さから、温暖化に対する系全体の脆弱性を定量的に評価することは困難であり、影響のリスクを評価する方法を用いることが多い。本稿では、陸上生態系への温暖化影響を評価するための生態系モデリングとして、植生の地理分布を予測する植生分布モデルと、大気-植生-土壌における炭素循環に着目した生物地球化学モデルをとりあげ、概要を説明するとともに、温暖化時の予測結果を示した。また、モデルの一環として、統計的手法による温暖化影響の検出方法について紹介した。

はじめに

陸上生態系は、生物群と非生物的環境の微妙なバランスのうえに成り立っている。このため、温暖化による気温や降水量、積雪量などの環境の微妙な変化が、生態系のバランスを崩し、影響を顕在化させる。それゆえ、陸上生態系は温暖化に対して非常に脆弱であり、温暖化指標としても利用できるのではないかと考えられている。温暖化の影響としては、純一次生産量や生物季節、種組成などへの軽微な影響から、森林衰退などのように現存の生態系そのものが完全に破壊されるような影響まで、さまざまな状況が考えられるが、生態系のもつ複雑さから、わからないことが多い。

気候変動に関する政府間パネル (IPCC) の第三次評価報告書¹⁾によれば、影響の評価において、気候変化に対する「感受性」と「適応力」を分離し、これらの大小によって変化する系の「脆弱性」を評価することが求められている。感受性とは、気候変化に関連する外力により、マイナスまたはプラスに

影響される度合いと定義され、適応力とは、気候変化に対して、システムが対処しうる能力としている。また脆弱性は、気候変化の悪影響によるシステムの影響の受けやすさ、または対処できない度合いを示し、感受性や適応力にも依存するものと定義されている。しかし、陸上生態系においては、生態系を構成する生物群とそれらに影響を与える気象・土壌・地形などの環境の複雑さから、系全体の脆弱性を定量的に評価することは困難である。それゆえ、系全体としての影響評価を行う場合には、脆弱性を定量的に評価するというよりは、影響のリスクを評価する方法が一般に用いられる (図1)。しかし、特定の地域や動植物を対象とするような限られた系や、人工林や農業生態系のような人為的な適応策を講じることのできる系においては、感受性と適応力を個別に評価し、その脆弱性の評価を行うことも可能である。

本稿では、陸上生態系の温暖化影響評価に関して、モデルをツールとして扱っている研究を中心に数例を紹介する。モデルは、影響評価における客観的評価

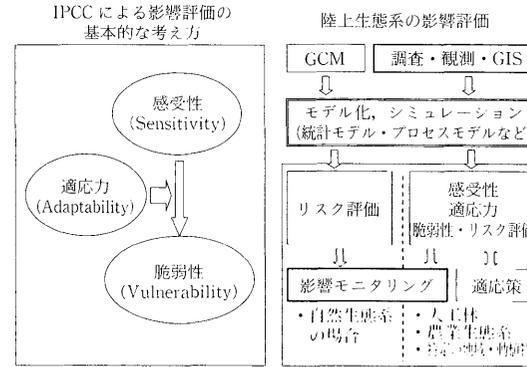


図1 温暖化影響評価の考え方。GCM: 全球気候モデル, GIS: 地理情報システム。

のツールとして位置づけられるとともに、生態系の構成要素間の複雑な関連性について理解を深めることに役立つと考えられる。とりあげるトピックスは、モデルの例として、(1)植生分布モデル、(2)生物地球化学モデルであり、そしてモデルの一環として、(3)陸上生態系における温暖化影響の検出方法を紹介する。

(1)植生分布モデルについて、植生とは植物体の総称であり、その地理的分布は(2)で扱う炭素などの物質の蓄積量や移動量を規定するとともに、野生動物の生息分布とも深く関わる。したがって、植生の分布は陸上生態系をおおまかに指標するものと考えられている。(2)の生物地球化学モデルでは、植物が光合成により生産した有機物生産量である純一次生産量の推定など、炭素の循環を中心として、大気-植物-土壌における物質循環によるストック(蓄積量)やフラックス(移動量)の推定に焦点をあてる。二酸化炭素(CO₂)は植物の光合成により吸収され、生物の呼吸により排出されるが、同時に化石燃料の燃焼など社会経済活動により排出される主要な温室効果ガスである。(3)の温暖化影響の検出では、陸上生態系モデリングの一環として、開花や動物の初鳴きなど、生物季節の長期観測データから、統計手法に基づいて、温暖化影響を検出する方法を紹介する。

1. 植生分布モデル

植生分布モデルは、ある地域に分布する植生タイプ(高山植物・落葉/常緑広葉樹など)と、その分布の決定に影響を及ぼすと考えられる気候条件や土壌条件といったさまざまな環境条件との関連性をモデル化したものである。モデル化には、統計モデル(経験モデル)と呼ばれる、現在および過去の植生タイプと環境条件との統計学的な関係に基づいて作成される場合と、日射、気温、水分条件などの環境条件を入力データとして、植物の光合成など、生理生態学的プロセスを考慮して作成したプロセスベースモデルと呼ばれるものなどがある。

これらのモデルは、ある環境条件が与えられたとき、その条件が立地を支えることのできる植生タイプを推定することになる。したがって、温暖化時の気候条件を入力して将来の植生分布を予測した場合、現在の植生が、どの地域で別の植生タイプに置き換わるのかを示すことができる。植生タイプが置き換わると予測される地域では、将来の環境条件が現在の植生タイプにとって、最適ではなくなり、予想される気候変化の結果として、何らかの変化の生じる危険性の高い地域と判断される。たとえば、日本全国を網羅する植生タイプや気候条件のメッシュデータ(メッシュ単位1 km²)を利用して、自然植生の

分布と気温・降水量条件をモデル化した統計モデルでは、気温2°Cの上昇時の分布を予測した結果、現在と異なる植生タイプに移行するメッシュは全体の約44%であり、3°C上昇時の場合は約62%であった。とくに高山草地群落・亜高山帯針葉樹林の分布する地域が、他の植生タイプに置き換わる危険性を予測している²⁾。

全球を対象範囲としたプロセスベースモデルでは、BIOME 3、DOLY、MAPSSなどが知られているが³⁾、ここではBIOME 3⁴⁾を例に挙げて説明する。BIOME 3では、分析の空間単位となるメッシュサイズを緯度経度方向0.5度に設定している。モデルの基本構造は以下の通りである。

草本・木本の種別、葉の形態（針葉樹、広葉樹）、フェノロジー（常緑樹、落葉樹）、そして光合成経路（C₃、C₄）など、植物の生理生態学的プロセスに影響を与える特性から複数の植物機能タイプを作成し、そのタイプごとに最低気温への耐性など、少数の生理生態学的な制約条件を決めておく。各メッシュにおいて、それらの制約条件により、分布可能な複数の植物機能タイプが選ばれ、選び出された植物機能タイプごとに、土壌のテクスチャータイプ（粘土質、細砂、粗砂）による保水性の違いと根の深さに応じた土壌からの吸水を考慮した水分制約条件のもとで、単位面積当たりの葉の面積を示す葉面積指数と純一次生産量（次節にて詳述）を最大化させる最適化問題が解かれる。その結果、最大の純一次生産量をもつ植物機能タイプが、そのメッシュに優占的に分布する植物機能タイプとなる。植物機能タイプは、葉面積指数や最寒月気温などの補完的な条件により、植生タイプへと細分され、潜在自然植生分布が推定される。

全球を対象としたこのモデルを改良することによって、現気候条件下で推定された日本の潜在自然植生分布の結果が図2である^{5,6)}。同じく、図2に2020年、2050年、2080年時点の気候条件下で予測

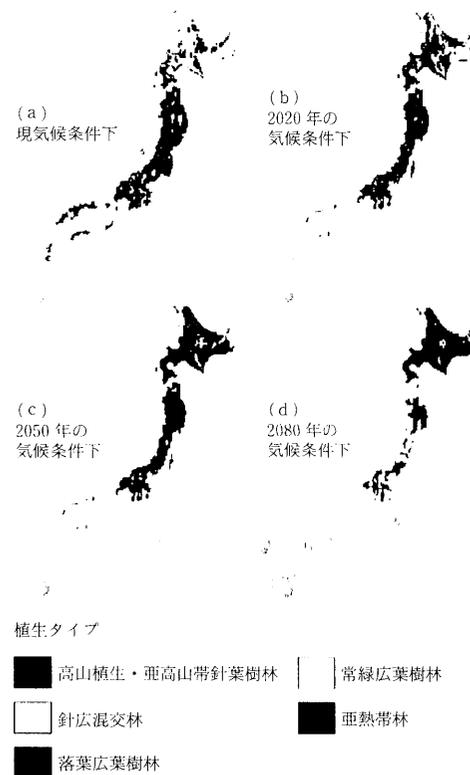


図2 日本の潜在自然植生分布の推定。aは現気候条件下（半年値）に基づいて推定された潜在自然植生分布であり、b～dは、気候シナリオ（モデル名：CCSR/NIES、IS 92aシナリオ）に基づいて推定された温暖化時の潜在自然植生分布である。カラー図は口絵⑥参照。

された潜在自然植生分布も示す。現気候条件下での潜在自然植生分布と比較すると、高山植生・亜高山帯針葉樹林の分布域が大幅に減少し、北海道における針葉樹と広葉樹からなる混交林の分布域の多くが落葉広葉樹林の分布域へと変化している。また、西日本に分布していた落葉広葉樹林の分布域は、常緑広葉樹林へと変化しており、亜熱帯林の分布が南方から拡大している。統計モデルによる予測結果と同様に、高山帯・亜高山帯植生など山岳植生は、温暖化の影響を受けやすいことが示される。

前述の通り、現行の植生分布モデルでは、ある気候条件下で立地が支えられる植生タイプが推定されるが、「いつ」その分布が形成されるかについての情報は含まない。IPCCの報告書では、現在の植生が新しい植生タイプの侵入を妨げるため、温暖化時の植生帯の移動は起こりにくいとの報告もある。近年、地球植生動態モデル（DGVM：Dynamic Global Vegetation Model）といった植生分布と大気環境の相互作用を扱うモデルも開発されはじめている（たとえば、Foley *et al.*, 1998⁷⁾など）。それらのモデルは、未だ信頼性の高いものではないとされるが、今後、モデル研究の蓄積によって、温暖化進行時の過渡的な植生分布の変化予測が可能になると考えられる。

2. 生物地球化学モデル

生物地球化学モデルは、あらかじめ与えられた植生分布を条件として、生態系内における各種の生物化学物質のフラックスおよびストックをシミュレーションするプロセスベースモデルである。温暖化問題において、温室効果ガスである大気中のCO₂濃度の将来予測が重要課題の一つであるが、それに関連して、構成要素となる大気、海洋、生物圏などの

間の炭素のフラックスや各構成要素でのストックの見積もりが必要になってくる。

IPCCでは、図3に示すように、大気、海洋、そして森林を中心とした陸上生態系の間での炭素のフラックスやストックについての推定結果をまとめている⁸⁾。このなかで、陸上生態系の炭素ストックは、植生と土壌を併せて、約2500 GトンC（10⁹トン・炭素量）と推定されており、この量は大気中のストックである760 GトンCの約3倍に相当し、大量の炭素が陸上生態系に蓄積されていることがわかる。

陸上生態系が全球の炭素収支に及ぼす影響を評価するにあたり、植物の光合成や呼吸、土壌微生物の呼吸などを考慮して作成される重要な指標がある。それらは、図4に示している総一次生産量（GPP：Gross Primary Production）、純一次生産量（NPP：Net Primary Production）、純生態系生産量（NEP：Net Ecosystem Production）、そして純バイオーム（Biome）生産量（NBP：Net Biome Production）である⁸⁾。総一次生産量とは、光合成によって植物が大気中の炭素を吸収した量であり、約120 GトンC/年と推定されている。純一次生産量は、植物により生産された正味（Net）の有機物の量であり、総一次生産量から植物が呼吸に

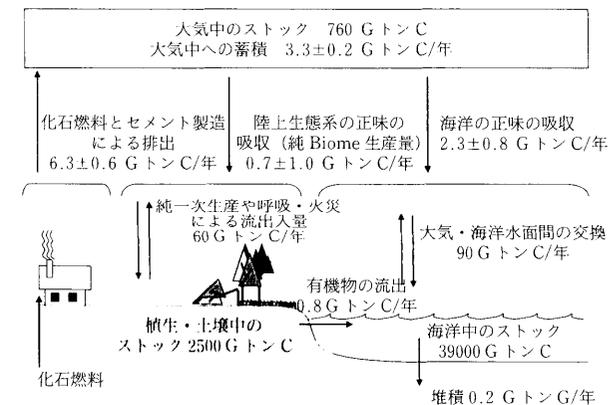


図3 全球レベルの炭素循環の推定（IPCC, 2000⁸⁾より改変）。

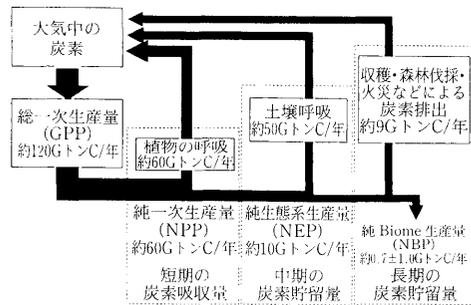


図4 全球レベルにおける陸上生態系の炭素吸収 (IPCC, 2000⁹⁾より改変)。

より排出した分を差し引いた量である。IPCCの報告では、約60 GトnC/年と推定している。この数値は単位中 (GトnC/年)のCが示す通り、生産物の乾物重ではなく、炭素量を示している。さらに、純生態系生産量は、純一次生産量から土壤呼吸分 (土壤微生物の呼吸によるCO₂の排出など)を差し引いたものである。純バイオーム生産量は、純生態系生産量から収穫、森林伐採や火災など人為的活動や自然現象による有機物の減少分を考慮して、それらの分を差し引いた指標であり、この指標は、たとえば数年間以上の長期間および100~1000 km²といった広いエリアを対象とした場合の炭素収支に利用することが適している。図4に示す数値 (約0.7±1.0 GトnC/年)は、1989年からの10年間の数値から、年平均値を算出したものである。

生物地球化学モデルでは、CENTURY、BIOME BGC、TEMなど、多くのモデルが開発されており⁹⁾、炭素、窒素、リン、そして水の循環など、モデルによって扱う物質の組み合わせは異なる。ここでは、炭素循環に着目したプロセスベースモデルであるSim-CYCLE⁹⁾の概要を説明する。

このモデルでは陸上生態系を単純化して、葉、幹、根、枯死有機物 (枯葉、枯枝など)、土壤有機物の五つのコンパートメント (炭素プール)で構成し、大気と陸上生態系のCO₂の交換を、植物の光合成、

植物の呼吸、そして土壤有機物の分解の3要素で表現することで、五つのコンパートメント間での炭素動態をモデル化している。具体的には、全球を対象として、緯度経度方向0.5度単位の6万1262点の各点において、既存の植生図による植生タイプと気温、降水量、短波放射フラックス、地温、土壤水分などの環境条件に基づき、純生態系生産量を推定している。このモデルをもとに、大気CO₂濃度倍増時・温暖化時における炭素循環を推定した結果、温度上昇に伴う呼吸の増加よりも、CO₂濃度上昇による施肥効果が大きく、純生態系生産量の増加が予測されている。

また、Chikugo Model¹⁰⁾は、植物の光合成と蒸散によるCO₂と水蒸気の流れの理論的考察をもとに、年間純放射量と放射乾燥度をパラメーターとした統計モデルにより、陸上生態系の純一次生産量を乾物重で推定している。このモデルでは、日本全域の純一次生産量を推定するにあたり、植生タイプに相当するものとして、森林地・樹園地・耕地・草地の四つの土地利用タイプを用いており、これらの土地利用面積下における総乾物重を380×10⁶ トンDM/年と推定している (DM: Dry Matterは乾物重量)。全球を対象とした場合、潜在自然植生分布での純一次生産量を136 GトンDM/年と推定しており、現在の植生分布では82 GトンDM/年と推定している。炭素量が乾物重量の約半分と仮定すると、IPCCによる予測よりは若干少なめではあるが、統計モデルでも推定可能であることがわかる。また、温暖化時の純一次生産量の推定では、CO₂濃度倍増時、15~20%増加することを予測している。

生物地球化学モデルでは、植生分布や土地利用状況をモデルの入力条件として用いているが、それらは既存の植生図や植生分布モデルの出力結果を利用したものである。今後は、植生分布モデルと生物地球化学モデルの機能をリンクさせることにより、植生分布の過渡的变化を考慮して、大気と陸面にお

ける生物化学物質の交換量および蓄積量をシミュレーションするモデルの開発が考えられる。

3. 陸上生態系における温暖化影響の検出

生物の活動は気温・降水量・日照時間などと関係が深く、1年間の気温を測らずとも、どのくらいの気候なのか、生物季節によって季節感を表し、季節の進みぐあいを把握することが可能であるとされる¹¹⁾。日本では、1953年に「生物季節観測指針」が定められ、統一された観測方法・項目に基づいて、全国の気象台にて観測が続けられている。それらのデータに基づいた具体的な生物季節への影響については、本別冊の増田の章 (「生物季節への影響」)にまとめられている。本節では、陸上生態系モデリングの一環として、「温暖化」と「生物に見られる変化」の統計的関連性に基づく温暖化影響の検出の方法について述べる。

日本のみでなく、ヨーロッパにおいても、生物季節の観測は広く行われているが、たとえば、ドイツやエストニアにおける陸上生態系の温暖化影響に関する研究では、草本・木本植物の開花・紅葉の時期など、40年以上の長期の生物季節データを使って、ある地点における生物季節データ (たとえば、1月1日を起算日としたときの経過日数で示した開花日)の変化を、時間の経過を示す年次データで線形回帰をしている^{12,13)}。たとえば、過去から現在にかけて、気温上昇の傾向が見られ、同時に春に見られる開花などの生物季節現象が年々早くなる傾向があるならば、年次データの回帰係数は負の値となる。反対に、秋に見られる紅葉が年々遅くなる傾向が見られるならば、回帰係数は正の値となる。分析自体の統計的有意性が得られた場合、すなわち、説明変数である年次データの回帰係数が統計的にゼロと見なされず、年次データを使って生物季節データの変化を説明できる場合には、温暖化の傾向に対応して生物季節が変化していると考え、温暖化の影響が見

られると判断する。

これらの分析では、観測データのうち、利用するデータの期間によって結果が異なることが知られているため、観測データの期間のうち、前半部分での生物季節データの平均値と後半部分の平均値を比較して、統計的な有意差の有無により、線形回帰分析の結果を再確認しているものもある。また、50年間を越えるような長期のデータの場合は、気温変化の長期トレンドも線形でないことが多いため、線形回帰分析は適さないといった指摘もある。

年次データでなく、気温や気圧などの気象データと生物季節との統計的関連性に着目した研究も多く見られる¹⁴⁾。相関係数などで示されるこれらの高い統計的関連性に基づいて、温暖化傾向に対応した生物季節現象の変化を確認し、温暖化影響の検出を行っており、動植物への温暖化影響の顕在化を指摘している。

おわりに

陸上生態系の温暖化影響評価に関して、モデルをツールとして扱っている研究を中心に紹介した。陸上生態系は、何らかの悪影響を受けた場合、人為的な復元は困難であるため、事前の影響評価がとくに重要視されている分野である。しかしながら、冒頭に述べたように、生態系のもつ複雑さゆえにわからないことも多いため、現状の温暖化時の影響評価では、リスク評価など定性的な評価にとどまることが多く、不確実性を多く含むものである。

今後は、影響評価における不確実性の度合いをできる限り明確にしつつ、温暖化影響評価を進めるとともに、危険性が高いと判断された生物や地域を温暖化指標として捉え、モニタリングを行う必要がある。

文 献

1) IPCC (気象庁・環境省・経済産業省 監修):

- 【IPCC 地球温暖化第三次レポート - 気候変化 2001 -】. 中央法規 (2002).
- 2) Tsunekawa, A. *et al.* : in "Climate Change and Plants in East Asia" (Omasa, K. *et al.* eds). Springer Verlag, pp 57-65 (1996).
- 3) VEMAP Members : *Global Biogeochem. Cy.*, **9**, 407-437 (1995).
- 4) Haxeltine, A. and Prentice, I. C. : *Global Biogeochem. Cy.*, **10**(4), 693-709 (1996).
- 5) 石神靖弘ほか : 農業気象, **58**(3), 123-133 (2002).
- 6) 大政謙次ほか : 生態工学, **14**, 19-29 (2002).
- 7) Foley, J. A. *et al.* : *Global Change Biol.*, **4**, 561-579 (1998).
- 8) IPCC : "Special Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change" (Watson, R. T. *et al.* eds.). Cambridge University Press (2000).
- 9) 伊藤昭彦・及川武久 : なかれ, **18**, 83-88 (1999).
- 10) 清野 裕・内嶋善兵衛 : 農業気象, **41**, 139-144 (1985).
- 11) 増田啓子ほか : 地球環境, **4**, 91-103 (1999).
- 12) Menzel, A. *et al.* : *Global Change Biol.*, **7**, 657-666 (2001).
- 13) Ahas, R. : *Int. J. Biometeorol.*, **42**, 119-123 (1999).
- 14) Root, T. L. *et al.* : *Nature*, **421**, 57-60 (2003).
- (しみず よう・おおまさ けんじ,
東京大学 大学院農学生命科学研究科)

*

*

*