

水理実験センター草原生態系の現存量の 種別の季節変化と環境条件

Seasonal changes of the biomass in grassland and the environmental
conditions at the ERC, University of Tsukuba

劉 厦*・及川 武久**

LIU Sha and Takehisa OIKAWA

I はじめに

現在、大気中の二酸化炭素を中心としたいわゆる温室効果ガスの増加による地球温暖化が、世界的に大きな問題となっている。このような温暖化は地球上の各種陸上生態系に大きな影響を及ぼすことが予想される。なぜならば、現在の陸上生態系の基本的な分布は、その場の温度と乾湿度によって大きく規定されているからであり、地球温暖化はこの枠組を根底から覆す危険性が高いからである(及川, 1989)。

従来、陸上生態系に対する温暖化の解析は、単に温度の直接的な影響を調べるだけの研究が多い。しかし、温暖化の生態系への影響を明かにするには、それだけでは極めて不十分である。なぜならば、温暖化は陸上生態系に対して多くの間接的な影響も同時に及ぼすからであり、生態系の動態に対する主に気象学を中心とした従来の多くの議論で欠けている点は、下記の二点に要約できる。

II 研究の背景

1. 温暖化と乾燥

まず第一に、温暖化は植物にとっては乾燥の激化ももたらすということである。植物は太陽光をエネルギー源とし、大気中の二酸化炭素を葉の表面に開いている気孔と呼ばれる小さな孔から取り込んで、

有機物生産を行っているが、それは必然的に植物が拡散で大気へ水蒸気を放出し、水を失うことになる。この水の流れを蒸散といい、その速度は植物体と大気との間の水蒸気圧差に比例する。植物体の水蒸気圧はその温度での飽和水蒸気圧と見なせるので、温暖化は植物体温を上昇させる分だけ大気との水蒸気圧差が拡大し、植物はより多くの水を失うことになる(及川, 1991)。

図1は1-5℃温暖化(dT)した時に、それに応じてどれだけ水蒸気圧差(dEs)が拡大するかを、

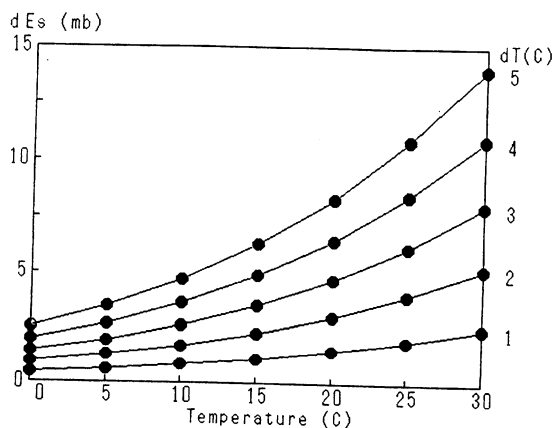


図1. 温暖化の度合いに応じた温度ごとの飽和水蒸気圧の上昇

*筑波大学・大学院環境科学研究科 **筑波大学・生物科学系

それぞれの温度に対して見たものである。図から明らかなように、その場の温度が高いほど水蒸気圧は拡大する。特に、温暖化が激しいほどこの傾向は顕著になる。例えば、30℃（熱帯に対応）の地域で5℃温暖化（ $dT=5$ ）すると、水蒸気圧差は14mbを超えるのに対して、0℃（亜寒帯に対応）の地域では3mb以下であり、その効果は5倍以上開きがある。つまり、温暖化が地球全体で一様に起こったとすると、高温地域ほど乾燥が激しくなる、ということである。

そこで逆に、温度が異なる地域で同じだけ乾燥をもたらすとした時に、それぞれどれだけ温暖化するかを示したのが、図2である。例えば、10mbの飽差拡大を起こすのに、現在の温度が30℃の地域では、 dT は3.7℃過ぎないが、0℃の地域では、 dT は14.2℃にも及ぶ。将来の地球温暖化に関しては、一般に大気大循環モデル（GCM）による予測に基づいて議論されており、二酸化炭素濃度が倍増した時には、地球全体で3℃前後温暖化するものと見られている。しかもこの温暖化は地球全体で一様に起きるのではなく、その度合いは高緯度地域ほど大きく、低緯度ほど小さいものと見積られている。従って、地球温暖化の影響は高緯度地域ほど顕著なものといわれているが、乾燥に関していえば、図2に示したように、必ずしもそうは成らない。しかも、この温暖化と乾

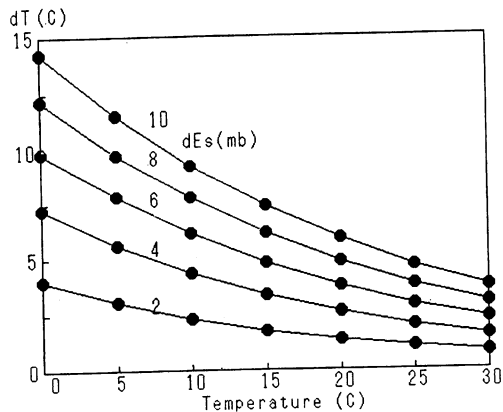


図2. 温度ごとの飽和水蒸気圧上昇をもたらすための温暖化の度合い

燥を植物の有機物生産の観点から見ると、 C_3 植物よりも C_4 植物に有利な条件となる。

これが注意すべき第一の点である。

2. 二酸化炭素の生理効果

第二の点は、大気中の二酸化炭素濃度の増加は単に温暖化を招くだけでなく、植物にとっては光合成の原料が増加することを意味するので、植物の一次生産力を向上させることにもなる、ということである。このいわゆる“大気の施肥効果”が陸上生態系の生産力を増加させ、中・高緯度地域で二酸化炭素のシンクになっている可能性が指摘されている。この“大気の施肥効果”は、多くの植物で普遍的に見られる現象であるが、特に C_3 植物で顕著であり、 C_4 植物では余り目立たない（Kimball, 1989）。従って、植物の二酸化炭素の固定のタイプに応じてその効果は異なるので、一つの生態系の内で競争関係に影響を与えて、将来植物群落の種組成に大きな変化をもたらさそうである。

さらに、大気中の二酸化炭素濃度の増加は、気孔を閉じがちにす。すなわち、蒸散で失う水が少なくて済むので、植物の乾燥を緩和することになる。従って、先ほど述べたように、温暖化は飽差の増大で乾燥を激化させる可能性と、この気孔閉鎖で乾燥を緩和するという、全く逆の作用が同時に働くことになる。そして、どちらの効果が卓越するかは、温暖化の度合という気象因子と、植物が気孔をどの程度閉鎖するかという、生理因子との兼合で決まってくる。

以上のことから分かるように、温室効果ガスの主役である二酸化炭素の植物への影響は多面的であり、場所によってはその作用は相反するので、それを十分に理解した上で、温暖化の生態系への影響を解析していなければならない。ところが、温暖化は二酸化炭素だけでなく、メタン、亜酸化窒素などの他の温室効果ガスの濃度上昇でも起こるし、現に増加中である。しかし気象学では、これらの気体を区別することなく、一括して温室効果ガスとして扱い、二酸化炭素以外の温室効果ガスも二酸化炭素に換算して、GCMによる地球温暖化の予測が行なわれている。しかし、植物側から考えれば、二酸化炭素とそ

の他の温室効果ガスとは、分けて取り扱わなければならない。この点が、地球環境問題の問題整理が主に気象学者によって進められているために、見逃されがちな第二の重要な点である。しかも、来世紀半ばに予想されている二酸化炭素倍増環境（600ppm前後）は、南極の氷床コアの解析（Barnola et al., 1987）から明らかのように、少なくとも過去16万年間、植物は経験したことのないほどの著しい高二酸化炭素環境におかれることになる。このような環境での現生の植物や生態系がどのように応答するかは、単に過去の氷期・間氷期における生態系の応答からだけでは推し量れない、未知の問題を含んだ興味深い研究領域といえるだろう。

以上の議論をまとめると一般に地球温暖化の、生態系、特に植物に対する影響として、1) 温暖化と乾燥の問題が密接に関連しており、この点に関してはC₄植物に有利に働く可能性がある、2) 二酸化炭素による“大気の施肥効果”からみると、C₃植物の方に効果的である、と考えられる。従って、ただ単に温暖化とひとまとめにしていたのでは、生物圏の問題は解決できないし、さらに、C₃植物、C₄植物と一応はタイプ分けできるが、それぞれのタイプの中でも二酸化炭素に対する種間の反応には差があるので、生物圏の応答をきめ細かく調べていく必要がある。

III 研究の目的

研究の背景で述べたように、地球温暖化の生物圏への影響は、植物にとっては単に温度だけの問題でなく、植物の重要な生理機能である光合成、蒸散、さらには成長もからんでくる複雑な生命反応を通して顕在化してくるものと思われる。しかも、これらの反応は植物の種類によっても異なってくるのが予想されるので、その結果は種内、種間競争にも重大な影響を及ぼすために、植物群落の種組成にも次第に変化が生じ、その過程で絶滅する種もあらわれるものと思われる。すでにOikawa (1986) は、高二酸化炭素条件下で、熱帯多雨林の更新が阻害され、数百年オーダーで考えれば、森林生態系の崩壊につながる可能性があることを、炭素循環モデルによるシミュレーション結果から指摘している。

以上のことを念頭において、この研究では多種の草本種からなる草原生態系を対象として、現在の環境条件における各種植物の成長の在り方を季節を追って詳しくしらべる。それと並行して、微気象条件の日変化、季節変化特性を明らかにするとともに、熱収支法で草原における熱、水蒸気、二酸化炭素フラックスの測定を行い、野外における草原の成長を解析する。

このような野外測定に加えて、実験地から代表的な数種の構成種を実験室に持ち帰り、それらの光合成、呼吸と温度、二酸化炭素濃度に対する反応を調べて、これらの植物の野外での成長状況との突き合わせを行う。特に、構成種の中でもC₃植物とC₄植物に分けて測定して、将来の地球温暖化に対する草原生態系の応答を予測する。

以上の研究で、現在の気象条件における草原生態系の応答を明らかにした上で、引き続き、野外での二酸化炭素放出実験を行って、来世紀半ばには生じるものと見られている大気中の二酸化炭素倍増環境に対する草原生態系の応答を直接明らかにし、事前の予測との対応関係を明らかにする。

1992年には本研究の予備実験として、草原生態系の種組成、現存量と気象条件の変化の調査を行った。以下は、その結果のまとめである。

IV 結果

1. 測定地概要

この研究の実験地は筑波大学・水理実験センターの草地圃場である。その実験圃場には1978年と1988年に6種類の牧草が播種されたが、時間のとともに現在ではクリーピンググラスと多種の雑草が混じる草原になっている。

2. 気象要因

水理実験センターでルーチン的に観測されている気象要素の1992年の月平均値を10年間（1981-1990年）の月平均値（筑波大学水理実験センター報告）と比べると、1992年の特に夏の気象要因の特徴は、気温（図3a）、短波放射（図3b）は最近10年の平均値とほぼ同じであったが、7～8月は降水量（図3c）が極端に少なく、7月で平均の84%、8月で45%に過ぎず、この夏は乾燥が著しかった。このような気

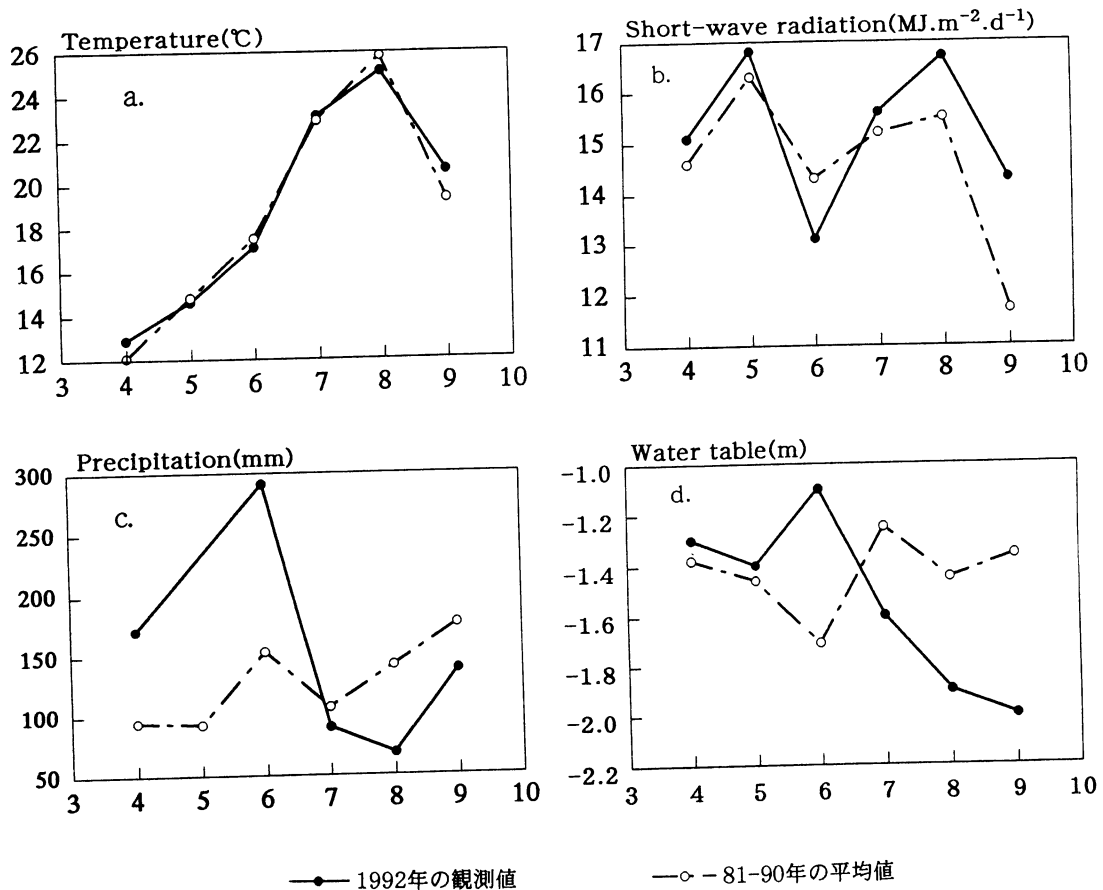


図3. 1992年気象要素の特徴

象状態を反映して、地下水位（図3 d）が4月上旬の1.2mから次第に下がり始め、梅雨時一時回復したが、8月下旬から9月下旬までは2.0mにまで下がって、土壌が著しく乾いたことを示している。

3. 植生の現存量の季節変化

(1) 植生の現存量調査：草原の草の現存量の刈り取り調査を5月から9月までの5ヶ月間毎月1回行った。刈り取りは5月、6月、9月には2ヶ所で、生長の盛んな7月、8月には5ヶ所で行って、刈り取った試料は室内で種別に葉と茎とに分けて、乾燥した後、葉重、茎重を秤量した。また、自動面積計で100cm²ぐらいの葉の面積を測って、比葉面積 (cm²/g d. w.) から種ごとに総葉面積を計算した。

(2) 草地圃場の種組成：サンプリングの結果から

21種類の植物を確認した。そのうちC₄植物はメリケンカルカヤを主体として、いずれもイネ科の合計5種を数え、残りの16種がC₃植物であった（表1）。草地圃場はヒロハノウシノケグサ（クリーピンググラス）とメリケンカルカヤを中心としたイネ科の多年生草本が多く生えているが、ネコハギ（マメ科）、チドメグサ（セリ科）などの広葉の草本も混在していることが明らかになった。

(3) 現存量の季節変化：現存量調査の結果を整理すると、表2になる。1992年にはその草地圃場の現存量の最大は7月で、193 g/m² d. w. を記録したが、8月に現存量が低下した。これは7月中旬に圃場の管理のために、全面の草を刈り取ったからである。

草地植物の現存量に季節的な変化が起こっていつ

表1. 筑波大学水理実験センター植生調査結果

草 野 種 類	学 名	科	
単子葉植物			
メリケンカルカヤ	<i>Andropogon virginicus</i> L.	イネ科	C ₄
メヒシバ	<i>Digitaria ciliaris</i>	〃	C ₄
イヌビエ	<i>Echinochloa crus-galli</i> var.	〃	C ₄
コゴメカゼクサ	<i>Eragrostis japonica</i>	〃	C ₄
チガヤ	<i>Imperata cylindrica</i>	〃	C ₄
ハルガヤ	<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	〃	C ₃
カモガヤ	<i>Dactylis glomerata</i>	〃	C ₃
ヒロハノウシノケグサ	<i>Festuca elatior</i> L.	〃	C ₃
ネジバナ	<i>Spiranthes sinensis</i> var.	ラン科	C ₃
双子葉植物			
メドハギ	<i>Lespedeza juncea</i>	マメ科	C ₃
ネコハギ	<i>Lespedeza pilosa</i>	〃	C ₃
ヤハズソウ	<i>Lespedeza satriata</i>	〃	C ₃
カラスノエンドウ	<i>Vicia sativa</i> L.	〃	C ₃
チドメグサ	<i>Hydrocotyle sibthorpiodes</i>	セリ科	C ₃
ミツバツチグリ	<i>Patenilla freyniana</i>	バラ科	C ₃
アリノトウグサ	<i>Haloragis micrantha</i>	アリノトウグサ科	C ₃
ヘラオオバコ	<i>Plantago hakusanensis</i>	オオバコ科	C ₃
コナスビ	<i>Lysimachia thyrsoflora</i>	サクラソウ科	C ₃
フタナ	<i>Hypochoeris radicate</i>	キク科	C ₃
チチコグサ	<i>Gnaphalium uliginosum</i>	〃	C ₃
セイタカアワダチソウ	<i>Solidago altissima</i> L.	〃	C ₃
ヒメジョオン	<i>Stenactis annuus</i>	〃	C ₃

たが、それとともに葉重と茎重の比も規則的に変化
した。表2に示したように、5月に葉重/茎重比は
1より小さかったが、7月には1.5の最大値を示した。
8月になると、その値も再び低くなって、9月には
0.41にまで下った。このような変化は光合成産物の
分配を反映したものであろう。草原群落の成長、光
合成の盛んな季節は葉面積指数や、葉重/茎重比も
最大になっていた。

この草原の主要構成種はメリケンカルカヤ、ヒロ
ハノウシノケグサ、ネコハギの3種で、この3種の
月別の現存量を表3に示した。全体の現存量に占め
るこれら3種の割合は、5月で92%、6月で84%、7
月で90%、9月で86%であった。葉面積にも同じ傾
向が見られて、全生育期で、この3種類の葉面積の
和がいつも総葉面積の3/4強を占めていた。

さらに、C₃植物とC₄植物とに分けて見ると、

表2. 1992年草の地上部乾重と葉面積

季 節 (月・日)	サンプリング 回 数	葉 重 (g/m ²)	茎 重 (g/m ²)	現存量 (g/m ²)	葉/茎 の 比	比葉面積 (cm ² /g)	葉面積 (cm ²)	葉面積指数
5.14	2	51.8	58.2	112.8	0.9	182.5	5298	0.53
6.13	2	78.9	63.5	150.3	1.2	170.1	8226	0.82
7.14	5	83.4	57.1	193.0	1.5	167.8	11165	1.12
8.10	5	61.7	52.0	113.8	1.2	167.1	6954	0.70
9.23	2	46.0	115.6	161.6	0.4	104.3	4400	0.44

表3. 草地優占種3種の月別の地上部乾重と葉面積

種	乾 重 (g/m ²)						葉 面 積 (cm ²)						
	測定値	5月	6月	7月	8月	9月	測定値	5月	6月	7月	8月	9月	
メリケン カルカヤ	葉重	4.4	16.5	15.8	12.1	24.9	比葉面積	121	119	139	151	104	
	茎重	5.4	10.9	12.5	13.6	102.4		葉面積	540	1694	2170	1738	401
	葉/茎	0.8	1.5	1.3	0.9	0.2							
	乾重	10.6	27.4	28.3	25.8	127.3							
ヒロハノ ウシノケ グサ	葉重	42.6	46.1	45.0	13.2	7.7	比葉面積	95	87	97	105	83	
	茎重	48.7	37.6	18.7	7.4	4.3		葉面積	4015	3822	4436	1170	643
	葉/茎	0.9	1.2	2.4	1.8	1.8							
	乾重	92.9	90.8	110.3	20.6	12.1							
ネコハギ	葉重	—	4.2	16.0	17.8	—	比葉面積	—	206	111	145	—	
	茎重	—	3.3	18.3	20.1	—		葉面積	—	858	3282	2491	—
	葉/茎	—	1.3	0.9	0.9	—							
	乾重	—	7.5	34.3	37.9	—							
乾 重 合 計			103.5	125.7	172.9	84.3	139.4	面積合計	4555	6374	9888	5399	3044
現存量への%			91.8	83.6	89.6	74.1	86.3	面積の%	86.0	77.5	88.6	77.6	69.2

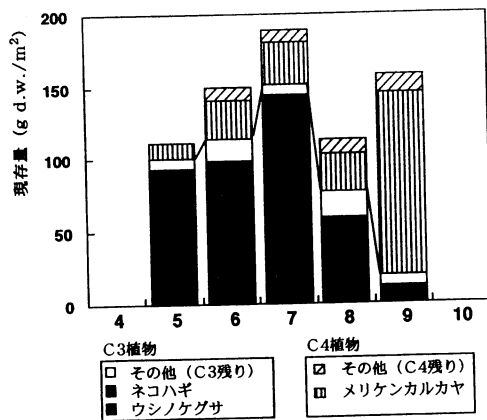


図4. 1992年現存量の季節変化

7月まではC₃植物の現存量が優占していたが(図4)、8月、9月の乾燥して高温な季節には、C₃植物に代わってC₄植物の現存量の割合が急に大きくなって、9月には全体の87%を占めるほどになった。

(4) 種別の現存量の季節変化と環境条件: 1992年草地圃場の現存量の最大は7月に記録したが、乾燥重量は平均200 g/m²以下であり、野外の通常の草原の現存量と比較すると、かなり小さかった。しかも、1992年の夏は、非常に降水量が少なく、乾燥した夏だったことも、植物の生育を抑えた可能性も高い。

種別に現存量を見ると、ヒロハノウシノケグサと

メリケンカルカヤの2種類が最も多かったが、乾燥が顕著になった8、9月にはC₄植物のメリケンカルカヤが優占した。その優占種の変化に伴って、草原景観も変わってきた。

V おわりに

今年度は予備調査の段階で、草地圃場の植物の分布や、種組成や、生育状況などの情報を把握したが現存量と環境要因との関係はまだ不明で、今後C₃植物とC₄植物ごとに生長パターンを調査しなければならない。来年度は同様の現存量調査を繰り返して、優占種の生長の季節変化を確認すると共に、主要構成種の光合成、呼吸、蒸散と環境条件の関係を実験的に調べて、季節的な優占種の交代を生理、生態学的に解析する。上の測定と並行して、熱収支法による水、熱、CO₂フラックスの測定を行う予定である。このような測定を通じて、この草原生態系の現存量の消長と微気象要素との動的な関係を明らかにし、草原生態系に対する地球温暖化の影響を解析する。

引用文献

- 及川武久(1989): 二酸化炭素濃度と陸上生態系。現代化学, 1989年11月号 61-67。
川村隆一・谷口真人・鳥谷均・嶋田純(1989):

- 熱収支・水収支観測資料—1988年 筑波大学水
理実験センター報告 1989年9月第13号, 159—
176
- 谷口真人・川村隆一・嶋田純 (1989): 熱収支・水
収支観測資料(3)水収支編 筑波大学水理実験セ
ンター報告 1989年12月第13号(別冊) pp 80
- 田少奮・杉田倫明・嶋田純 (1993): 熱収支・水収
支観測資料—1991年 筑波大学水理実験センター
報告 1993年2月第17号, 157—187
- 鳥谷均・川村隆一・古藤田一雄・嶋田純 (1988):
熱収支・水収支観測資料(2)熱収支編 筑波大
学水理実験センター報告 1988年10月第12号
(別冊) pp 73
- Barnola, J. M., Raynaud, D., Kortkevitch, Y. S.
and Lorius, C. (1987): Vostok ice core: A
160,000 year record of atmospheric CO₂,
Nature, **329**, 408—414
- Kimball, B. A. (1986): Chapter 8. Influence of
Elevated CO₂ on Crop Yield. ed. H. Z. Enroch
and B. A. Kimball “Carbon Dioxide Enrich-
ment of Greenhouse Crops Vol. II Physiol-
ogy, Yield and Economics” 105—115. CRC
Press Inc. Boca Raton
- Oikawa, T. (1986): Simulation of forest carbon
dynamics based on a dry-matter production
model. III. Effects of increasing CO₂ upon a
tropical rainforest ecosystem. *Bot. Mag.
Tokyo* **99**; 419—430.