気候変動と生物圏扶養能力

及 川 武 久*

Climate change and biological carrying capacity

Takehisa OIKAWA*

I. はじめに

大気中の二酸化炭素濃度は、19世紀後半の産業革命前の濃度 260~280 ppmv から 1988年の 350 ppmv へと上昇してきており、世界各地でモニターされている観測値は、最近では年に約1.5ppmv ずつ増加していることを示している (図1参照)。

この大気中の二酸化炭素濃度上昇は、陸上生物圏にも著しい影響を及ぼすものと思われるが、それは大きく2つの面から考える必要がある。その一つは、二酸化炭素は代表的な温室効果ガスであり、この濃度が上昇すれば、地球温暖化とそれに伴う乾燥の激化などの地球環境の変動をもたらす。もう一つは、二酸化炭素は植物にとっての光合成の原料であると同時に、気孔を閉じさせて蒸散を抑制する。このような影響は植物の炭素収支・水収支・熱収支を介して、植物の生活に大きなインパクトを与え、陸上生物圏の在り方も左右するものである。

この陸上生物圏への影響は、人間社会に重大な波及効果をもつものと思われるが、それはやはり二つの側面から捉える必要がある。その一つは、地球の自然システムの攪乱という側面であり、もう一つは、人類の食糧生産の基本である農業生態系への影響である。これらの影響は、いずれも気候変動に伴って、植物の生産力、すなわち生物圏扶養能力が変化することによって生じるものである。

そこでここでは、陸上生物圏が現在の地球環境

と如何に密接に関連して成立しているかを概観し、このところ世界的に大きな問題となっている気候変動が、陸上生物圏にどのような影響を及ぼすかを、二酸化炭素を中心として考察してみることにする。

II. 大気中の CO₂ 濃度の経年変化

図1は1957年からハワイのマウナ・ロア観測所 (北緯19°32', 西経155°35', 標高3400m) で測定されている大気中の CO₂ 濃度の経年変化を示している。この図から二つの重要な特徴を指摘することができる。その第一は、大気中の CO₂ 濃度が毎年確実に上昇しており、その年間の上昇速度は最近では1.5ppmv (1 ppmv は体積比で 1/100 万) 程度にまで達していることである。従って、1958年当時は平均で315ppmv であった CO₂ 濃度が、30年後の1988年にはついに350ppmv を超えるまでになり、今後さらに上昇の勢いである。これはとりもおさず人類が石油・石炭といった化石燃料を大量に燃やしている結果である。さらに、森林破壊によって発生した二酸化炭素の影響も加わっている。

図1の第二の特徴は、CO₂ 濃度が非常に規則正しく季節変化していることである。すなわち、1年のうちで濃度が極大になるのは4月下旬から5月上旬で、それを境に濃度は次第に減少していき、9月下旬から10月上旬に極小になる。その結果、極大と極小の差は約9 ppmv にも達している。この季節変化は北半球の温帯域の植生の光合成活動を反映したものである。すなわち、温帯域では春から秋にかけて、植物が光合成活動で CO₂ を

* 筑波大学・生物科学系

* Institute of Biological Sciences, University of Tsukuba

図 1 大気中の二酸化炭素濃度の経年変化。ハワイ（マウナ・ロア観測所）での測定値（Keeling et al., 1988）

大量に取り込むので、大気圏の CO_2 濃度が薄まり、逆に秋から春にかけては、呼吸や土壌有機物の分解が光合成を上回るので、大気圏の CO_2 濃度は再び上昇する。このように CO_2 濃度の季節変化は、生物圏と大気圏との間の大規模な相互作用を明瞭に示しているし、これを陸上生態系の息づかいとして見ることもできよう。

この地球上の二酸化炭素濃度の過去16万年間にわたる詳細な変化が、南極バーストック基地で採取された長さ2000mに及ぶ氷床コア中に閉じ込められた空気を最新の技術で分析することにより、明らかにされてきた。図2に示したように、二酸化炭素濃度が、気温と密接に関連して変化していることが分かる。すなわち、この1万年間ほどの後氷期と、今から13万年前を中心とした前回の間氷期には、南極付近の平均気温は氷期よりも約 10°C も高かった。このような気温の変化に対応して、二酸化炭素濃度は間氷期には280ppmvを超え、逆に氷期には200ppmvを下回るまで低下したことが分かる。つまり、二酸化炭素濃度は間氷期には氷期に比べて20~30%高かった。さらに、二酸化炭素と同様にメタン濃度も平行的に変化しており、メタンは間氷期には100%も高かったことも知られている。

III. 陸上生物圏の有機炭素量と炭素フラックス

植物は太陽光をエネルギー源として、 CO_2 と

図 2 過去16万年間における二酸化炭素濃度と気温の変化（Barnola et al. 1987）南極バーストック基地で採取されたアイスコアの分析値

水を原料として有機物を合成している。これを生態系としてみた時に総生産（GPP；Gross Primary Production）と呼ぶ。植物は光合成で有機物を合成すると同時に、生命活動の源となる呼吸（ R_p ）を行なって、大気に CO_2 を放出している。GPP からこの R_p を差し引いた値が、一次の純生産（NPP；Net Primary Production）であり、この NPP が新たな植物体になる。我々人間も含めたあらゆる動物は有機物を合成できない。草食動物は直接植物を食べ、肉食動物は草食動物を食べることによって、間接的に植物に依存して生きている。このように食物連鎖を通じて、動物は植物の光合成産物を利用して生きており、その利用可能な量がこの NPP になる。従って、NPP は植物の生産力を表わす指標であると同時に、その生態系の規模を決める指標でもある。生物圏扶養能力と呼ばれる由縁である。

この一連の炭素の流れを式に表わすと、

$$\text{NPP} = \text{GPP} - R_p \quad (1-1)$$

$$= \Delta W + L + G \quad (1-2)$$

ここで、 ΔW はある期間の植物体の炭素増加量を表わし、 L は枯葉・枯枝となって植物から地面

表 1 生物群系ごとの現存量と純生産量 (Whittaker and Likens 1973)

生態系タイプ	面積 (億 ha)	純一次生産 (乾物)			現 在 量 (乾物)		
		変化幅 (t/ha・年)	平 均 (t/ha・年)	生産量 (億 t)	変化幅 (t/ha)	平 均 (t/ha)	全 量 (億 t)
熱帯多雨林	17.0	10 ~ 35	22	374	60~800	450	7,650
熱帯季節林	7.5	10 ~ 25	16	120	60~800	350	2,000
温帯常緑林	5.0	6 ~ 25	13	65	60~200	350	1,750
温帯落葉林	7.0	6 ~ 25	12	84	60~600	300	2,100
北方森林	12.0	4 ~ 20	8	96	60~400	200	2,400
高・低木林地	8.5	2.5~12	7	60	20~200	60	500
サバナ	15.0	2.0~20	9	135	2~150	40	600
温帯草地	9.0	2.0~15	6	54	2~ 50	16	140
ツンドラ・山岳高地	8.0	0.1~	1.4	11	1~ 30	6	50
砂漠・半砂漠植生	18.0	0.1~ 2.5	0.9	16	1~ 40	7	130
完全砂漠 (岩地, 砂地, 氷地)	24.0	0 ~ 0.1	0.03	0.7	0~ 2	0.2	5
耕 地	14.0	1.0~40	6.5	91	4~120	10	140
沼沢・湿地	2.0	8.0~60	30.0	60	30~500	150	300
湖・河 川	2.0	1.0~15	4.0	8	0~ 1	0.2	0.5
合計 (全大陸)	149.0		7.82	1,175		122.0	18,370

に供給される有機炭素量を表わし、Gは動物に食われる植物の有機炭素量を表わす。

各生態系の NPP は、一般に (1-2) 式に基づいて求められる。例えば、森林の NPP を求めるには、ある一定面積に生えているすべての木の幹の直径を、ある年 t_1 と、1~2年経た t_2 に測定し、この測定値から t_1 と t_2 におけるそれぞれの現存量 W_1 と W_2 を推定して、 $\Delta W = W_2 - W_1$ とする。同時に、 t_1 から t_2 の間に落ちて来る枯葉・枯枝を地表面で定期的に回収して、Lを求める。Gは一般に小さいので省略し、 $\Delta W + L$ を NPP とする。このような方法で求められた世界各地の NPP と植物現存量が、表1に示してある。このような各生態系ごとの測定値をまとめて、地球規模の炭素現存量とフラックスを求めた値が、最近の IPCC のレポート (Watson et al. 1990) に見ることができる (図3)。

Watson et al. は、陸上生物圏には生きている植物体として550, 土壌中の死んだ有機物として、植物体の約3倍の1,500, 合計2,050 のC (単位はいずれも $10^{15} \text{g} = \text{Pg}$) が、有機態として存在するものと見積もっている。大気中の $\text{CO}_2\text{-C}$ は

750 (1990年の値で、現在年間3つつ増えつつある) なので、陸上生物圏の有機態の炭素量は、大気圏のその約3倍であり、有機物量の増減は、大気中の CO_2 濃度に大きな影響を与え得る。

次に炭素フラックス (単位はいずれも Pg C/yr) を見てみる。陸上生物圏全体では、GPP は102と見積もられている。これは約7年で大気中の全 CO_2 を固定し得る規模である。Watson et al. は (1-1) 式の R_p を GPP のほぼ半分の50と見積もっているので、NPP は52になる。

さらに、土壌中の死んだ有機物も土壌生物の働きで分解され、 CO_2 の大きな放出源になっている。これがいわゆる土壌呼吸 (D) と呼ばれている炭素フラックスであるが、D は R_p と同じ50と見積もられている。人間活動に由来する陸上生物圏からの大きな炭素フラックスは、森林伐採 (Df) によるものであり、ここでは2と見積もられている。以上述べた陸上生物圏に関連した炭素フラックスをまとめてみると、

$$\text{NEP} = \text{NPP} - \text{D} - \text{D}_f \quad (2-1)$$

$$= \text{GPP} - \text{R}_p - \text{D} - \text{D}_f \quad (2-2)$$

$$= 102 - 50 - 50 - 2 \quad (2-3)$$

図 3 地球上の炭素の存在量とフラックス (Watson et al. 1990)

= 0

(2-4)

となる。ここで、NEP は生態系純生産(Net Ecosystem Production)であり、この値が正ならば陸上生物圏は二酸化炭素のシンクであり、負ならばソースということになる。しかし、Watson *et al.* の見積もりでは NEP は 0 であり、現在の生物圏はシンクでもソースでもないということになる。

陸上生物圏の炭素量と炭素フラックスを考える上での最大の障害は、これらの量が時間的にも空間的にも大きな変動を含んでおり、正確な見積もりが非常に困難な点にある。表 1 には、純生産量についても現存量についても、その変動範囲も示されているが、同じ生物群系でありながら 10 倍以上の開きのあるのが普通である。また、ここに紹介した Watson *et al.* の見積もりの精度も分からないし、またその算出の根拠も明示されていない。今後、研究が進展するに連れて、値が大幅に書き換えられる可能性さえ残っている。

IV. 陸上生態系の成立と環境条件

地球上には、表 1 にまとめたような様々な陸上

生態系が成立しているが、そのタイプは主にその場の乾湿度と温度とによって規定されている。ここで植物にとっての乾湿度を表わす指標として、Budyko (1973) が提唱した放射乾燥度が有効のように思われる。この放射乾燥度はその場の年純放射量 R_n を、その場の年降水量 P に水の気化熱 λ をかけたものの比、 $R_n/\lambda P$ として定義されている。この放射乾燥度が陸上生態系のタイプと密接な関連がある。図 4 に示したように、放射乾燥度が 1 以下で森林、1 ~ 2 の間がサバンナからステップといった草原性の生態系、2 ~ 3 の間が半砂漠、3 以上が砂漠地帯になる。

今述べた放射乾燥度と陸上生態系との対応関係は、たんに乾湿度だけが問題なのではない。なぜなら、乾湿度に伴って、その場の土壌条件も同時に変わっているからである。一般に成帯性土壌と呼んでいるように、土壌も気候と密接に関連して作られる。つまり、放射乾燥度の小さい湿潤な地域は、降った雨の一部しか蒸発で大気に戻さない地域であるから、残った水は流出水となって、最終的には海へ出ていく。従って、放射乾燥度の小さい湿った地域の高湿地帯、すなわち熱帯多雨林

図 4 放射乾燥度と植生の対応 (及川 (1989), 吉良 (1976) に加筆)

地域ほど流出水は多くなる。この際、流出水は土壌中のナトリウム、カリウム、マグネシウムといった塩基性の塩類を溶脱したり、土壌自体を浸食するので、熱帯多雨林地域では土壌の酸性化と貧栄養化とが起こりやすい。

一方、放射乾燥度の大きい地域は、地表面から活発に蒸発が起こるので、多量の塩類が地表面近くに集積する。従って、この地域はたんに土壌含水量が少ないだけでなく、土壌の浸透圧も高まるので、根からの吸水はいつそう困難になる。さらに、高濃度のナトリウムや塩素の害作用も加わって、多くの植物の生育を阻害する。このような地域には、塩生植物とよばれる特有な植物も多く見られる。

尚、このように環境条件に応じてその場に成立する植生タイプが異なるのは、Lieth (1975) も指摘しているように、それぞれの大気環境や土壌環境の制約のもとに植物が行なっている生産活動、

すなわち生産力が大きく関与しているものと思われる。乾湿度や温度条件に応じて、生産力の基本になる光合成の炭素固定経路に3つのタイプがあることが、最近分かって来た。すなわち、それぞれ C_3 植物、 C_4 植物、CAM 植物と呼ばれているが、 C_3 植物よりも C_4 植物、 C_4 植物よりも CAM 植物と進むにつれて、一般に耐乾性が高くなっていくので、植生タイプの分布にもこのことが反映している。ただし、最も乾燥した砂漠地帯では、数年に一度といった不規則に、しかも一時に多量に降った雨を利用して急速に発芽、成長、開花・結実して、土壌が湿っている間に一生を終える短命な草本が優占しているが、これらは全て C_3 植物である。

前にも述べたように、放射乾燥度1を境にして、これよりも湿っていれば森林が成立し得るが、逆に乾いていれば草原になることは興味深い。つまりこのことは森林を構成する多くの樹種が生存し

表 2 各種温室効果ガスの最近の濃度と増加速度 (田中 1990)

温室効果ガス		産業革命 以前濃度	1987年 濃度	年間増加 濃度	年間増加率 (%)	大気中寿命 (年)	地球温暖化 ポテンシャル ^{b)}
二酸化炭素 (CO ₂)		275 ppm	348 ppm	1.5 ppm	0.4	~500	1
メタン (CH ₄)		0.7 ppb	1.7 ppb	16 ppb	1.0	7~10	26
亜酸化窒素 (N ₂ O)		285 ppb	305 ppb	0.7 ppb	0.2~0.3	~150	270
対流圏オゾン (O ₃)		0-25%減 ^{c)}	10-100 ppb	0.1-1 ppb	1.0~2.0	0.1~10.2 ^{a)}	204
フ	CFC-11 (CFCl ₃)	0	240 ppt	9.5 ppt	4.0	~75	4,500
ロ	CFC-12 (CF ₂ Cl ₂)	0	415 ppt	16.5 ppt	4.0	110	7,100
ン	CFC-113 (C ₂ F ₃ Cl ₃)	0	45 ppt	4-5 ppt	10.0	90	4,500

(ppm=1/10⁶, ppb=1/10⁹, ppt=1/10¹²)

a): オゾン自身の寿命は数時間程度であるが^{a)}, 地域, 季節によって変動が大きく, 成層圏上部~1時間, 成層圏下部~1ヶ月, 対流圏, 数時間~数日

b): 気温上昇倍率で, 二酸化炭素を1にした時の値 (同じ重量の気体と比較)

c): 1987年濃度に比較

* DOE/NBB-083, (1988), 環境庁編「地球温暖化を防ぐ」(NHK ブックス, 1990)などを参照

ているが, これらの樹種が大きく見れば, 草原を構成する草本種よりも乾燥に対する耐性, すなわち耐乾性が弱いことを意味しているのではないだろうか。木本という生活形が草本という生活形と比べて耐乾性が劣っているのである。

V. 地球環境変化と陸上生物圏

現在, 石油・石炭などの化石燃料の大量消費によって, 大気中には二酸化炭素が増え続けている。それに加えてメタン, 亜酸化窒素, 各種フロンガスなどの温室効果ガスも年々増加し続けていることも明らかになって来た。表2はこれらの温室効果ガスの最近の濃度と増加速度をまとめたものである。

この温室効果ガスが今後もこの勢いで増加するなら, 来世紀の前半には二酸化炭素に換算して現在の濃度の2倍に達し, 地球の平均気温が3℃前後も上がるものと見られている(気象庁1989)。このような地球温暖化は大気圏を中心とした現在の気候システムにも大きな影響を及ぼし, 地球の水循環システムにも重大な変更を迫るであろう。

このような観点を念頭において, 植物と大気環境との間の基本的な生理反応である光合成と蒸散, さらに顕熱交換を個葉(1枚の葉のこと)を例にして考えてみよう。葉では光合成による二酸化炭素の取り込みと, 蒸散による水の消費と, 大気

との顕熱交換が, 類似の拡散過程として同時に進行している。但し, それぞれの拡散経路には長さの違いがある。すなわち, 光合成では二酸化炭素は葉面境界層から気孔を通して, 葉肉細胞まで拡散しなければならない, 最も長い経路になっている。蒸散では水蒸気が気孔を通り葉面境界層を介して大気へと逃げていく。顕熱交換では単に葉面境界層だけを介して熱輸送が行なわれている。このことを式で表わすと,

$$P = \frac{C_a - C_{chl}}{r_a + r_s + r_m} \quad (3-1)$$

$$E = \frac{x_1(T_1) - x_a}{r_a + r_s} \quad (3-2)$$

$$C = c_p \rho \frac{T_1 - T_a}{r_a} \quad (3-3)$$

ここで P, E, C は単位葉面積あたりのそれぞれ光合成速度, 蒸散速度, 顕熱輸送速度である。また, $C_a - C_{chl}$ は周辺空気と葉緑体間の二酸化炭素濃度差を表わし, $x_1(T_1) - x_a$ は葉面と大気間の湿度差を表わし, $T_1 - T_a$ は葉と周辺空気間の温度差を表わしている。一方, 分母は拡散抵抗を表わしている。すなわち, r_a, r_s, r_m はそれぞれ葉面境界層, 気孔, 葉緑体の抵抗である。(3-3)式の c_p, ρ はそれぞれ空気の定圧比熱と密度である。一般に, r_a は他の抵抗に比べて小さいので, (3-1), (3-2) 式ではそれを省略しても

かまわない。

(3-1), (3-2) 式で共通していることは、二酸化炭素にしる水蒸気にしる、気孔と呼ぶ小さい孔（長さは10~22 μ m）を介して拡散が起こっており、この気孔抵抗の大小が両者の交換速度に大きな影響を与えていることである。気孔の数は植物の種類によっても、あるいは環境条件によっても変わるが、一般に葉の裏に1mm² あたり40~500を数えるし、種によっては葉の両面に持っているものもある。植物はその場の環境条件に応じて、気孔をどの程度開けるかが、植物の生存と成長とを決める大きな要因になっている。すなわち、気孔を開ければ、(3-1) 式から明らかなように、二酸化炭素を容易に取りこめるが、同時に (3-2) 式に示したように、葉から多くの水を消費することになる。水を失い過ぎれば当然植物は枯れてしまうし、逆に乾燥を恐れて気孔を閉じ過ぎれば、成長はおろか、自分自身の呼吸分も賄えなくなって、やはり枯れてしまう。図4に示した放射乾燥度と植物の分布との関係も、ひとつにはこの結果を反映したものであろう。

上での論議を踏まえて、ここでは大気中の二酸化炭素濃度上昇の陸上生態系への影響を考えてみよう。二酸化炭素濃度上昇の直接影響は (3-1) 式の C_a の増加と r_s の増大をもたらすので、光合成を促進すると同時に、(3-2) 式の蒸散を抑制する。すなわち、 C_a 上昇は植物にとっては生産力の増加と乾燥の緩和をもたらす可能性がある。一方、 C_a 上昇に伴う温暖化は、(3-3) 式の気温 T_a の上昇を意味しているから、その結果、葉温 T_1 も上昇する。(3-2) 式の葉面の水蒸気量 γ_1 は T_1 の飽和水蒸気圧として捉えられるので、 T_1 の上昇は葉面での飽差を拡大し、植物にとっては乾燥の激化となる可能性も大きい。従って、 C_a の増加を植物の水条件からみると、環境変化の度合いと植物の生理反応との兼合いで、乾湿両面の可能性がある。一方、植物の呼吸や土壌有機物の分解は、気温の上昇によって間違いなく促進される。

次に、二酸化炭素濃度の植物への影響を実験的に調べた例を見てみよう。表3はこれまで主に作

表3 二酸化炭素倍増による各種植物の収量の変化 (Kimball, 1986)

植物群	平均値	-95%	+95%	種数	事例数
C ₃ 植物					
繊維作物	118	88	156	1	7
果 菜 類	31	21	42	5	27
穀 類	31	17	49	4	21
葉 菜 類	25	11	44	5	14
豆 類	31	18	47	3	31
根 菜 類	49	35	65	2	10
非農作物	34	20	52	7	10
木本植物	26	19	34	5	14
全C ₃ 植物	34	29	40	32	134
全C ₄ 植物	14	5	27	4	13
全 植 物	32	27	38	36	147

物で得られた二酸化炭素倍増実験の結果をまとめたものである。表から明らかなように、植物のタイプによって反応の程度は異なるが、平均で収量が32%増加している。しかし、ここに示した結果は、水条件も栄養条件も良い状態で栽培されたものであり、自然植生、特に森林でこの結果がどの程度当てはまるかは全く分からない。この植物に対する大気の富栄養化効果と関連して注意しなければならないのは、気象学では二酸化炭素と、それ以外のメタンや亜酸化窒素なども区別することなく、温室効果ガスとして二酸化炭素濃度に換算して扱っていることである。今述べたように、両者は植物にとっては、非常に違った効果を持っているので、それぞれ別個に取り扱わねばならない。

これまでの論議は個葉、あるいは個体レベルのものであったが、実際には陸上生態系に対する地球環境変化の影響を考えていかなければならない。しかし、植物の生理現象を基礎としてこの生態系の問題を捉えていくのは、これまでの学問レベルでは無理であり、生態学にとっての今後の大きな課題といえよう。そこでここでは二酸化炭素濃度上昇の光合成への影響のみを考慮して、森林生態系の炭酸動態をシミュレートした例を紹介しよう。Oikawa (1985) はまず植物の生理・生態情報を基礎として生理的に三層に分化した熱帯多雨林モデルを作りシミュレートしたところ、最

WP 全生物量 (左の縦軸)
 WC 幹枝の量 (")
 WM 土壌中の死んだ有機物量 (")
 LAI 葉面積指数 (右の縦軸)

図5 シミュレーションによって得られた大気中の二酸化炭素濃度増加による熱帯林の炭素蓄積量の変化 (Oikawa 1986)

最終的な定常値は現存量にしろ炭素フラックスにし、パソの熱帯多雨林で得られた実測値 (Kira 1987) とよくあうことを示していた。続いて、Oikawa (1986) は、二酸化炭素濃度が倍増した状態で同様の森林成長のシミュレーションを行なうと、現存量も炭素フラックスも1.8倍増加するという結果を得た (図5参照)。ところが熱帯多雨林のような顕著な階層構造を示す森林生態系では、二酸化炭素濃度上昇とともに、多雨林の上層が茂り、中・下層の光環境が悪くなって、400ppmv 程度でも中層が存在できないことも示した。このことは上層の後継者がうまく育たないことを意味しており、その結果として、百年以上に及ぶ森林の動態を考えた時、森林の健全な更新が妨げられる恐れがある。しかし、実際の森林の複雑性と比べれば、これはかなり単純化されたモデルから得られた結果であり、その仮定の妥当性を実験的に詳しく調べるのが、今後の緊急課題といえよう。

文 献

Barnola, J. M., Raynaud, D., Korotkevitch, Y. S. and Lorius, C. (1987): Vostok ice core: A 160,000 year record of atmospheric CO₂, *Nature*, **329**, 408-414.

Budyko M. I. (1973): 内嶋善兵衛・岩切敏共訳 (1975) 気候と生命(上・下). 東京大学出版会.

Kellling, C. D., Bacastow, R. B., Carter, A. F., Piper, S. C., Wholf, T. P., Heimann, M., Mook, W. G., and Roeloffzen, H. (1989): A three dimensional model of atmospheric CO₂ transport based on observed winds: 1. Analysis of observational data. "Aspects of climatic variability in the Pacific and the Western Americas" ed. Peterson, D. H. *Geophysical Monograph* **55**, AGU, Washington 305-363.

Kimball, B. A. (1986): Chapter 8. Influence of Elevated CO₂ on Crop Yield. ed. H. Z. Enoch and B. A. Kimball "Carbon Dioxide Enrichment of Greenhouse Crops. vol. II, Physiology, Yield and Economics" 105-115. CRC Press Inc. Boca Raton.

吉良竜夫 (1976): 陸上生態系一概论一生態学講座. 18 共立出版, 18 166p.

Kira, T. (1987) Primary production and carbon cycling in a primeval lowland rainforest of peninsular Malaysia. pp 99-119. ed. M. R. Sethuraj and A. S. Raghavendra "Tree Crop Physiology" Elsevier, Amsterdam.

気象庁編 (1989): 異常気象レポート '89.

Lieth, H. (1975): Some prospects beyond production measurement. pp 285-304. ed. H. Lieth and R. H. Whittaker "Primary Productivity of the Biosphere" Springer-Verlag, New York.

Oikawa, T. (1985): Simulation of forest carbon dynamics based on a dry-matter production model. I. Fundamental model structure of a tropical rainforest ecosystem. *Bot. Mag. Tokyo*, **98**, 225-238.

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.

及川武久 (1989): 二酸化炭素濃度と陸上生態系. 現代化学, **11**, 61-67.

田中正之 (1990): 地球温暖化がわかる本 北野・田中編著 マクミラン・リサーチ.

Watson, R. T. et al. (1990): 1. Greenhouse Gases and Aerosols. ed. J. T. Houghton et al. "Climate Change, The IPCC Scientific Assessment" 1-40. Cambridge University Press, New York.

Whittaker, T. H. and Likens, G. E. (1973): Carbon in the biota. ed. G. M. Woodwell and E. V. Pecan "Carbon and the biosphere" US Atomic Energy Commission, 281-300.