

課題名	F-052 生物相互作用に着目した高山・亜高山生態系の脆弱性評価システムの構築に関する研究		
課題代表者名	占部城太郎（東北大学大学院生命科学研究科進化生態学講座）		
研究期間	平成17-19年度	合計予算額	109,212千円（うち19年度 33,164千円） ※上記の合計予算額には間接経費25,202千円を含む
研究体制	<p>研究体制</p> <p>(1) 八甲田山系における高層湿原生態系の研究（東北大学大学院生命科学研究科）</p> <ol style="list-style-type: none"> 1) 温暖化が高層湿原植物群集に与える影響の研究 2) 温暖化に対する山岳湖沼の応答に関する研究 3) 生物分布に及ぼす温暖化影響 <p>(2) 大雪山系・阿寒山系における高山生態系・亜高山針葉樹林生態系の研究（北海道大学大学院地球環境科学研究院、低温科学研究所）</p> <ol style="list-style-type: none"> 1) 大雪山系における高山生態系の構造と環境応答に関する研究 <ul style="list-style-type: none"> ・温暖化実験による高山生態系の生態的応答 ・雪解け傾度に沿った植物集団の空間的遺伝構造 ・雪解け傾度に沿ったアオノツガザクラ集団の維持機構 2) 阿寒山系におけるアカエゾマツ個体群の年輪解析 3) 山岳湖沼のバクテリア群集構造解析 <p>(3) 陸系—水系間の物質フローが水系の食物網構造に及ぼす影響の解析（山梨大学工学部）</p>		
研究概要	<p>研究概要</p> <p>1. はじめに（研究背景等）</p> <p>人間活動の高まりに伴って、温暖化など地球規模の環境変化が懸念されている。これまで、温暖化の生態系への影響について国内外において数多くの研究が行われ、一定の成果をあげてきたが、その多くは環境（たとえば温度環境）傾度に沿ってどのような生物種や植生が存在しているかを基準に、生態系の応答予測を行うものであった。しかし、そのような予測は定常状態を想定しており生態系の変化プロセスは考慮されていない。生態系は環境に対する多様な生物の資源を獲得するための栄養関係や進化的適応によって成立しており、環境変動の影響は生物間相互作用を介して緩和されたり、増幅されたりすることが知られている。したがって、生態系の応答を予測して具体的な保全策を策定するためには、生物多様性を支える種間相互作用や食物網構造を考慮した、環境変化に対する脆弱性を評価するシステムを構築する必要がある。</p> <p>高山・亜高山生態系は、我が国の重要な景観・観光資源であるとともに、山岳地帯にしか生息しない特有の生物種も多い。人間社会は、山岳環境から様々な恩恵を直接・間接的に受けており、例えば我が国の登山人口は900万人にも達している。このような山岳地帯の生態系は、温暖化に最も脆弱な生態系の1つであると危惧されているものの、特有で多様な生物群集が維持されている生態学的な諸過程は殆ど判っていない。また水系に関しては、系統だった高山・亜高山帯の研究は全く行われておらず、どのような生物群集が高山・亜高山帯を特徴づけているかさえ分かっていない。特に、高層湿原や高山湖沼の生物群集は周囲の森林・植生と一体となって成立しているため、環境変化の直接的及び森林・植生を介した間接的な影響を受けやすい。このように、高山・亜高山帯生態系の脆弱性や地球環境変化に対する応答を予測するためには、生物多様性とそれを維持している種間相互作用を包括的にとらえ、水系をも含めた景観としての総合的な研究調査が不可欠である。</p> <p>2. 研究目的</p> <p>本研究は、高山・亜高山帯の生態系を対象に、(1) 温暖化に対する生物種の機能的・生理的応答とその多様性を把握し(2) 種レベルの応答が種間相互作用によって個体群や群集レベルの応答を増幅或いは緩和されるかを調べるとともに、(3) これら集団レベルの応答が食物網や空間構造によって異なるかを明らかにすることで、(4) どのような特性をもつ生態系が脆弱で危険度が高いかを提示することにある。</p> <p>我が国のすべての高山・亜高山帯を対象に研究を行うことは困難であるため、本研究では特徴的な生態系に重点を置いて研究を行った。すなわち、高山植物群落（大雪山）、高層湿原植物群落（</p>		

八甲田山系)、亜高山帯森林(阿寒山系)及びそれら地域を含めた高山・亜高山の湖沼である。研究にあたっては、環境傾度や標高差を利用した比較調査を行うことで、解析を行った。なお、高山植物群落と高層湿原植物群落では温暖化実験を行うとともに、亜高山帯森林では年輪を利用した長期変動解析を行った。また、水系においては多様な山岳湖沼を調査することで比較解析を行った。

3. 研究の方法及び結果

(1) 八甲田山系における高層湿原生態系の研究

1) 温暖化が高層湿原植物群集に与える影響の研究

植物群集の温暖化応答の研究では、温度変化によってどのように種組成が変わるかを調べるのが最初のステップである。本研究では、さらにその変化のプロセスやメカニズムを明らかにするために、植物種間の資源をめぐる競争と獲得した資源の利用の解析を行い、植物の機能に基づいた影響評価や将来予測を目指した。このために、我々は異なる標高における光と窒素獲得競争の解析を行った。まず、標高約600mにある田代平湿原、南駒込山湿原、標高約1000mにある高田谷地湿原、標高約1300mにある田茂湿原の3標高4湿原を調査地とし、各湿原4-5の方形区を設定して層別刈り取りを行った。植物の機能型(Functional type)に着目して種組成・バイオマス占有率を比較したところ、落葉種に比べ、常緑種の種数・バイオマスがともに低標高に比べて高標高で高くなることなどが明らかとなった。このような違いをもたらした機能型による原因を解明するために各種の光獲得効率(地上部重量あたりの獲得光量)を解析した。群落の地上部バイオマスが最大になる8月における光獲得効率(瞬間光獲得効率)は落葉種に比べ常緑種で低く、また、標高が低いほど常緑種の光獲得効率が低下した(図1a)。次に、フェノロジーの違いに着目し、各種の光獲得の解析を季節ごとに行い、年光獲得効率(一年間の光獲得量を8月のバイオマスで割ったもの)を計算したところ常緑種は落葉種に匹敵する年光獲得効率をもつことが明らかとなった(図1b)。これは常緑種が、落葉種が展葉していない春先に多くの光を獲得しているためであった。このことから落葉種と常緑種は光をめぐる季節的な棲み分けをしていることが示唆された。この結果は常緑種の種数やバイオマスが低標高少ないことをうまく説明するかもしれない。低標高では融雪が早いため落葉種の生育期間が長くなり、落葉種の生育が促進され、常緑樹にとって相対的に不利であると考えられる。さらに、この結果から温暖化が落葉種と常緑種間の相互作用に影響することが示唆される。すなわち、温暖化により融雪が早まり、落葉種の生育期間が長くなることにより常緑種の存続が脅かされることが予測される。

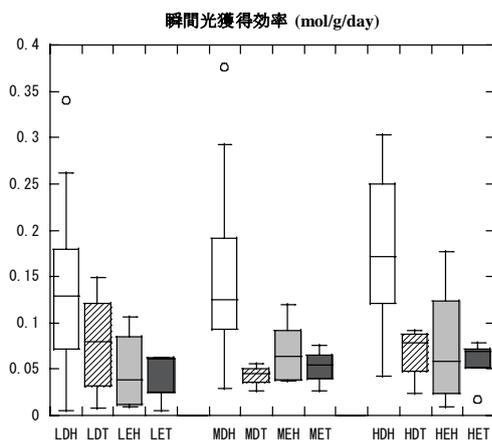


図1a

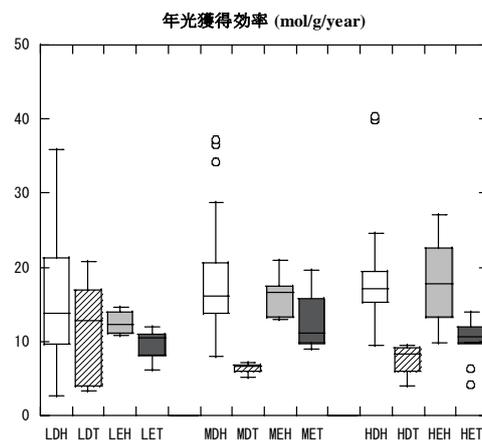


図1b

図1 各標高(L: 低標高590m, M: 中標高1030m, H: 高標高1290m)における、落葉草本(DH)、落葉木本(DT)、常緑草本(EH)、常緑木本(ET)の瞬間光獲得効率(a)と年光獲得効率(b)。

2) 温暖化に対する山岳湖沼の応答に関する研究

高山・亜高山帯湖沼の水質環境特性や生物群集の成立機構を把握し、環境変化に対する応答予測を行うことを目的に、高山・亜高山帯を含む80湖沼で調査を行い、緯度・標高傾度を利用した温暖化影響解析を行った。

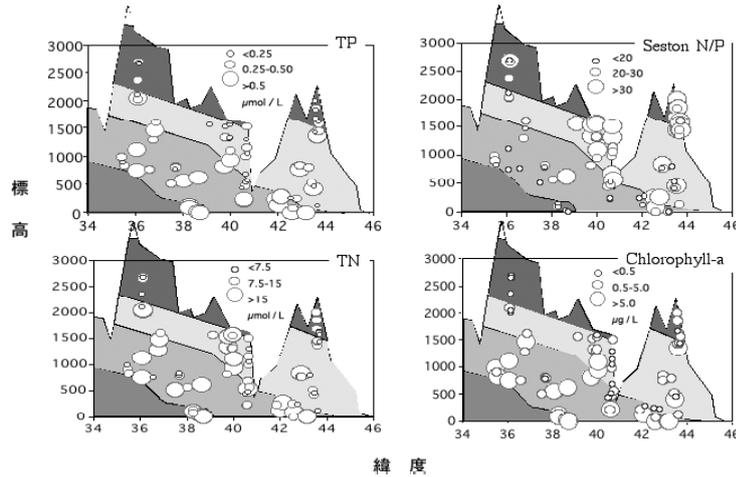


図2 調査した湖沼の全リン濃度(TP)、全窒素濃度(TN)、セストンN/P比及びクロロフィルa量と緯度・標高及び植生帯との関係。植生帯は高標高より、それぞれ高山帯、亜高山帯、夏緑樹林帯(山地帯)、常緑樹林帯(平地)。

水質に関しては、高山・亜高山帯湖沼の殆どが貧栄養であったが、これは全リン濃度が低いからである。しかし、窒素濃度は必ずしも低くなく、山地・平地湖沼に比べると、窒素：リン比が高い湖沼が多くみられた(図2)。集水域に人間活動による負荷源がないことから、高い窒素：リン比は大気降下物による窒素負荷を反映している可能性が示唆された。我が国の山岳湖沼では、これまで陸水・生態学的調査が殆ど行われてこなかった。したがって、本研究によって得られたデータは、大気降下物など今後の広域的なインパクトを調べる重要なベースラインデータになると考えられる。

高山・亜高山湖沼の動物プランクトン群集は、*D. dentifera* (ミジンコ類の仲間) など平地湖沼では見られない少数の大型動物プランクトン種によって構成され、そのグレージングにより植物プランクトンが少なく透明度の高い陸水環境を形成していることが判った。特に、*D. dentifera*は局所的な遺伝的特性を有している一方、亜高山帯下限域では近縁種の*D. galeata*と雑種形成している地域もみられた。さらに、80湖沼の動物プランクトン群集を対象に共分散構造解析など統計モデルによる解析を行ったところ、高山湖沼特有の生物群集は温度環境や栄養状態よりもむしろ魚類等の捕食者の不在や周囲植生によって維持されていることが示唆された(図3)。湖沼など不連続分布している生態系では、温暖化に際して、特に魚類など自然分布していない生物の人為的移動が特に深刻な影響を及ぼす可能性のあることを指摘した。

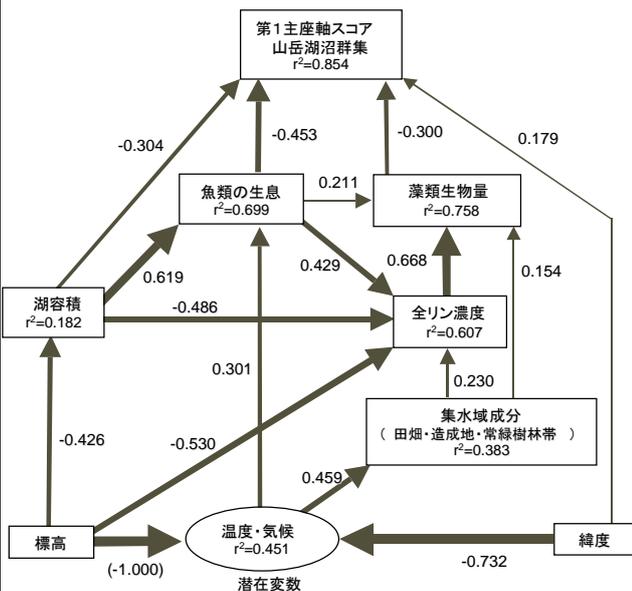


図3 山岳湖沼特有の動物プランクトン群集(第1主成分スコア)を説明する共分散構造分析によるパス図 ($\chi^2 / df = 0.982$, BIC = -65.831)。

3) 生物分布に及ぼす温暖化影響

高標高・高緯度-低標高・低緯度の環境勾配に分布している種が、どのような要因によって分布拡大を制限されているのかを調べると同時に、高標高・高緯度-低標高・低緯度の環境勾配に沿って側所的に分布している2種が温暖化などによってどのような分布の変化をするのかをシミュレーションモデルによって予測した。モデルは、温度勾配のある2次元空間上で個体ベースモデルを用いて行った。

分布制限要因の解析から、分布の拡大を制限する要因として、地理的障害や競争種の存在以外の要因として、移住荷重による分布境界領域の個体数の減少と、確率的な絶滅が分布の適応的拡大を阻止していることを明らかにした。

また、温度適応の異なる2種が緯度や高度勾配にそって側所的に分布する場合の温暖化影響を予測した。温暖化によってこれまで異所的に隔離されていた南方の種が北上し、北方の近縁種と接触

する場合、接触する種同士の交配前隔離が十分に進化していない場合、個体数の小さい種が絶滅したり、遺伝子浸透により2種を区別する特徴的な性質や生息地適応に関係する形質が均一化して多様性が減少したりすることが予測された。特に、2種が接触する生息域の環境が連続的で、個体の移動分散が近隣同士で生じるような場合、遺伝子浸透の影響を大きく受けることが明らかとなった。

(2) 大雪山系・阿寒山系における高山生態系・亜高山針葉樹林生態系の研究

1) 大雪山系における高山生態系の構造と環境応答に関する研究

・温暖化実験による高山生態系の生態的応答

大雪山の風衝地と雪田群集に設置した温暖処理区(OTC)及び対照区の植生応答を、実験開始から7年間の時間スケール(2001-2007年)で解析した。開放型温室を設置することにより、温暖処理区では日平均気温が約2°C上昇した。温暖処理により、植生高とバイオマスがともに増加する傾向が見られたが、その応答は標高やハビタットタイプにより大きく異なっていた。最も温暖化の効果が顕著だったのは低標高の風衝地群集(図4、F1サイト)であり、温暖処理2年目から成長促進が認められ、5年目までにバイオマスは約2倍に増加した。特に低木種の成長促進が顕著であった。高標高の風衝地群集(F2サイト)では3年目よりバイオマス増加が認められ、7年目にはやはりバイオマスは倍増した。ここでは禾本類の成長が特に加速した。一方で雪田群集では温暖化への応答は緩やかで、雪解けの比較的早い場所(S1サイト)では7年目によくバイオマス増加が認められたが、雪解けの遅い雪田(S2サイト)では目立った応答は確認されなかった。以上の結果は、温暖化が生育シーズンの気候条件を緩和するように作用する場合、森林限界付近の風衝地では急速に灌木帯へと移行し、稜線付近の風衝地では乾性草原へと移行する可能性を示している。一方で、雪解け時期の変化を伴わない場合、夏季の温度上昇は雪田植物群集への影響は比較的小さく、緩やかであると予測された。

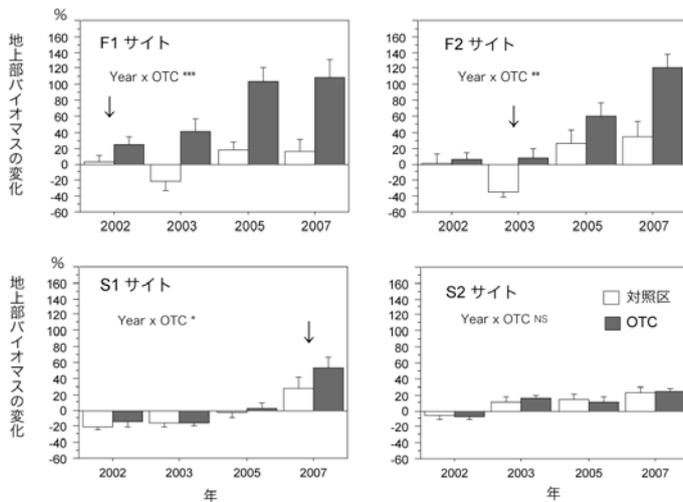


図4 温暖処理区と対照区の高山植物群集の推定バイオマスの経年変化。実験は2001年に開始した。バイオマスはポイントフレーム法により非破壊的に計測した。F1サイト：低標高風衝地、F2サイト：高標高風衝地、S1サイト：雪解けの早い雪田、S2サイト：雪解けの遅い雪田。↓は統計的に処理間で差が顕著となった年度を示す。

・雪解け傾度に沿った植物集団の空間的遺伝構造

多雪環境にある高山生態系において、地球温暖化は積雪状態や雪解け時期の変化を引き起こし、生物の繁殖時期や遺伝子流動、さらには集団の遺伝構造にまで影響を及ぼすと考えられる。特に花粉散布による遺伝子流動は、開花時期が同調する個体間でのみ生じるので、雪解け時期の違いが作り出す開花時期の変異は、遺伝子流動パターンに強く作用すると考えられる。高山雪田生態系に成立する植物集団の構造的な特徴を明らかにするため、雪田草本のエゾコザクラを対象に、雪解け時期の不均一性を考慮した空間的遺伝構造の解析を行った。

大雪山・化雲平の雪田に100m×250mのプロットを設置し、10mグリッドでエゾコザクラの開花フェノロジーを記録した。プロット内の開花フェノロジーは、消雪時期に沿って6月下旬から8月中旬まで続き、最大50日以上の変異が存在するため、花粉媒介による遺伝子流動が制限される状況が生じていた。集団内では個体間距離が離れるにつれて血縁度が低下しており、血縁的な遺伝構造が認められた。さらに集団内の遺伝構造を(1)開花フェノロジーが同調するペア(同調)、(2)開花フェノロジーが分離するペア(分離)、(3)全てを込みにしたペア(標準)の3タイプに分けて解析した結果、遺伝構造の強さは(同調) < (標準) < (分離)の順となり、開花フェノロジーの異相による遺伝構造の増大が示された(図5)。エゾコザクラでは、開花フェノロジーの異相による花粉散布の制限によって血縁的な遺伝構造が強化されており、高山生態系に特有の遺伝構造と考えられた。地球温暖化の進行によって開花フェノロジーが変化した場合、現在維持されている集団内の遺伝構造が攪乱を受ける可能性が示唆された。

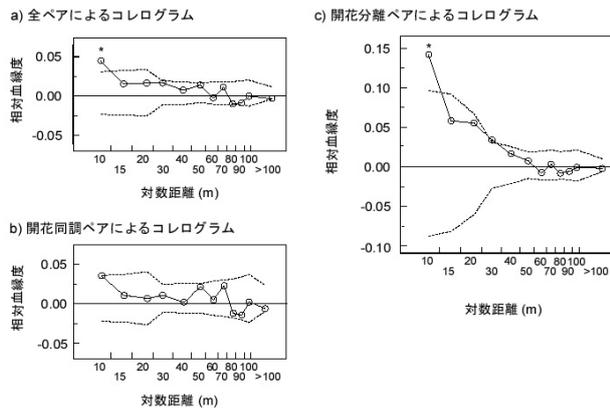


図5 エゾコザクラの空間的遺伝構造。破線は95%信頼区間、*は統計的にゼロよりも有意に大きな血縁度であることを示す (randomization test: $P < 0.05$)。

・雪解け傾度に沿ったアオノツガザクラ集団の維持機構

高山植物の開花フェノロジーは雪解けの時期に規定されており、それぞれの雪解け傾度内では花粉媒介者を巡る局所的な競争が起きている。地球温暖化は雪解けの時期を変化させ、開花フェノロジーや花粉媒介者を介した生物間相互作用の変化を通じて、種や集団の維持に大きな影響をもたらす可能性がある。本研究では、花粉媒介者を巡る近縁種間相互作用と種個体群の維持機構に着目した。

北海道大雪山系ではツガザクラ属植物を対象に多くの研究がおこなわれており、地球温暖化の影響を生物間相互作用という視点から考える上で最適な研究材料である。広範囲に分布するコエゾツガザクラはエゾノツガザクラとアオノツガザクラの雑種第一代であり、コエゾツガザクラがアオノツガザクラに戻し交配した分類群がニシキツガザクラであることが明らかになった。アオノツガザクラについて、雑種第一代であるコエゾツガザクラとの関係に着目して詳細な調査を行った結果、雪解けが早い場所では、花粉媒介者の数もしくは活性が低いことと、コエゾツガザクラとの花粉媒介者を巡る競争の双方を反映して、アオノツガザクラは十分な訪花を受けられないことが明らかになった。他家花粉の不足は自動自家受粉によって補われるが、形成された大量の自殖種子が次世代に貢献することはなく、雪解けが早い場所におけるアオノツガザクラの繁殖成功度は雪解けの遅い場所に比べると著しく低下していた。アオノツガザクラの分布域の上限は、同所的に生育する他分類群 (コエゾツガザクラ) との相互作用によって影響を受けているものと推察される。地球温暖化が雪解け時期を早めた場合、コエゾツガザクラとアオノツガザクラの競争は現在よりも激しくなり、アオノツガザクラ集団の存続に大きな影響を及ぼすと予測された。花粉媒介者を介した生物間相互作用は植物界全体で広く認められる現象であるが、開花フェノロジーが雪解け傾度に依存している高山生態系ではその相互作用は特に大きく、このシステム特有の気候変動に対する脆弱性が示唆された。

2) 阿寒山系におけるアカエゾマツ個体群の年輪解析

環境変動は森林生態系に対して影響を与えると考えられるが、生育期間が短く低温や積雪にさらされる亜高山帯では、特に気候変動の影響が大きいと考えられる。亜高山帯の動向は、それに隣接する高山生態系の存続にも影響する。本研究では昨年を引き続き、標高にともなって森林樹木の直径成長に与える気象変動の影響がどのように変化するか明らかにすることを目的として、標高の異なる地点での気候変動と樹木成長の関係を調べた。昨年の研究では各標高帯でのサンプル数が少なく、十分な精度の解析が困難であったため、今回の研究では大幅にサンプル数を増やし、過去の気候変動と成長の応答を詳しく解析した。

調査にあたっては、雄阿寒岳の標高500m、800m、1100m地点の3箇所に調査地を設置し、各地点100個体の対象木について年輪調査を行い、過去40~150年の直径成長の履歴を得た。過去100年間の直径成長を調べたところ、アカエゾマツ個体群の平均直径成長量は計測された期間を通じて変動し、その変動パターンは地点間で同調していなかった。アカエゾマツの平均直径成長量と年平均気温、年降水量との相関関係を調べたところ (表1)、夏季の累積気温は成長量と負の相関を示し、冬季の積雪量は成長と正の相関を示した。高標高の個体群はもっとも気象変動に鋭敏に反応した。以上の結果は、亜高山帯針葉樹林が気候変動に対して敏感であることを示した。阿寒山系においては、森林限界は温暖化に伴って上昇せず、かえって下降すると予測された。

表1 アカエゾマツの平均直径成長に影響した気象要因

標高	当年夏気温	前年夏気温	当年夏降水	当年冬降水	前年夏降水	前年冬降水	幹直径	定数
500 m	-5E-6	-	11E-6	34E-6	-	7E-6	-	2.7
800 m	-1E-6	-	-2E-6	9E-6	-	5E-6	-300E-6	2.4
1100 m	-6E-6	-	9E-6	9E-6	-	34E-6	-	2.4

低温や短い生育期間など生育条件の厳しい高所生態系では、気温の変化が与える影響が顕在化し、一定の成長を維持できないことが示された。これらの結果は、一般に予測されているような温暖化に伴う亜高山帯の高標高への移動は、必ずしも普遍的現象ではないことを示している。気候変動に対する亜高山帯の動向予測には、樹種特性や地域性を十分考慮する必要がある。

3) 山岳湖沼のバクテリア群集構造解析

調査に困難の伴う高山湖沼生態系に関しては、基礎的な知見が著しく欠如しており、環境変化に対する応答を予測することは極めて困難な状況にある。特に、山岳湖沼における微生物群集についてはほとんど明らかになっていない。微生物は生態系内での物質循環とエネルギーの流れに大きく関与していると考えられ、その群集の構造と機能を解明することは極めて重要な課題である。本研究では各地の山岳帯湖沼群に生息しているバクテリアを遺伝子情報を利用して網羅的に解析した。各湖沼から採取した試水中の全微生物を捕集し、DNAを抽出した。抽出されたDNAを鋳型にスモール

サブユニットリボソームRNA遺伝子 (SSUr DNA) をPCRによって増幅し、産物を変性剤濃度勾配ゲル電気泳動 (DGGE) に供した。DGGEバンドの主要なものについて塩基配列を決定し、対応する微生物の属分類群を推定した。さらにDGGEバンドパターンそのものの試料間比較によってバクテリア群集の特徴を捉え、別途測定された環境要因との関係性を解析した (図6)。その結果、山岳湖沼に特異的なバクテリア群集構造が存在し、その群集構造の成立に塩濃度とpHが関与していることが明らかとなった。さらに、山岳湖沼バクテリア群集を特徴付ける代表的なバクテリアを属レベルで特定することができた。それらはいずれも陸域由来有機物を利用しているものと考えられ、山岳湖沼バクテリア群集が陸域と水界の炭素フローのリンクとして機能していることが示唆された。

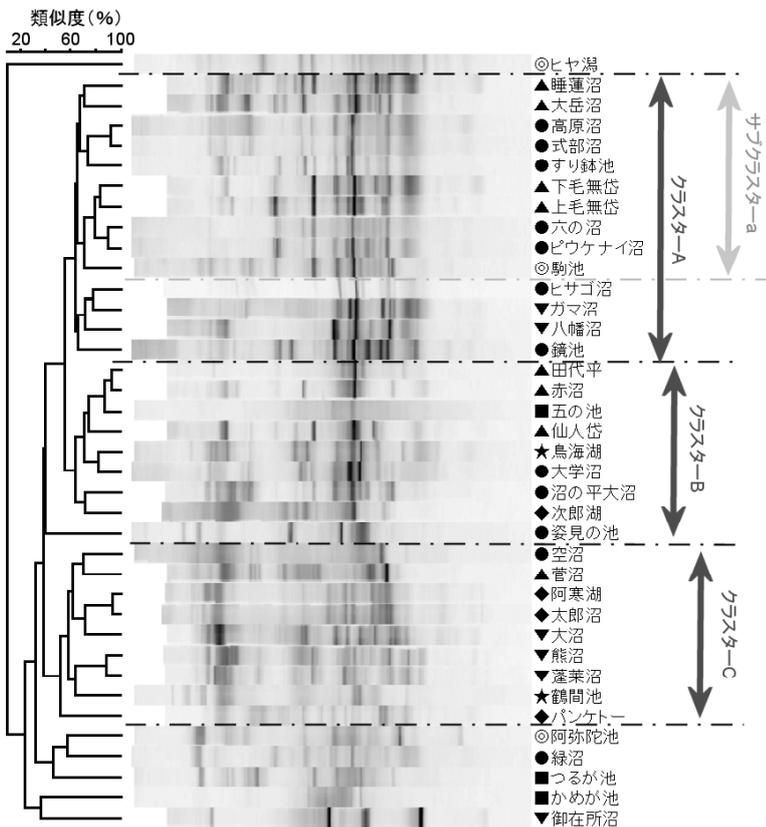


図6 各湖沼のDGGEバンドパターンとクラスター解析の結果。湖沼名の前の記号は山系に対応 (◎秋田駒ヶ岳、▲八甲田、●大雪山系、▼八幡平、■乗鞍山系、★鳥海山)。

(3) 陸系-水系間の物質フローが水系の食物網構造に及ぼす影響の解析

本研究は、高山・亜高山帯の植生変化に対する山岳湖沼生態系の応答を予測するため、山岳湖沼の食物網とその陸上炭素への依存特性を明らかにすることを目的に実施した。野外調査は、平成17-19年度にかけて本州中部地域から北海道にいたる高山・亜高山帯の計49湖沼で行った。まず安定同位体分析により食物網を支える炭素の起源推定を行い、次に陸上炭素に強く依存する山岳湖沼の地理的特徴を地理情報システム (GIS) で抽出した。GISによる流景観域解析の結果、水表面積が小さな山岳湖沼ほど集水域や陸域との接点 (湖沼の周囲長) が相対的に大きく、陸上有機物が大量に流入していることを明らかにした (図7)。また、溶存二酸化炭素の安定同位体比の結果か

ら、小湖沼ほど陸上有機物が活発に代謝されていることを明らかにした(図7)。このことは、小さな湖沼ほど流域から陸上有機物の補給を多く受けていることを示している。

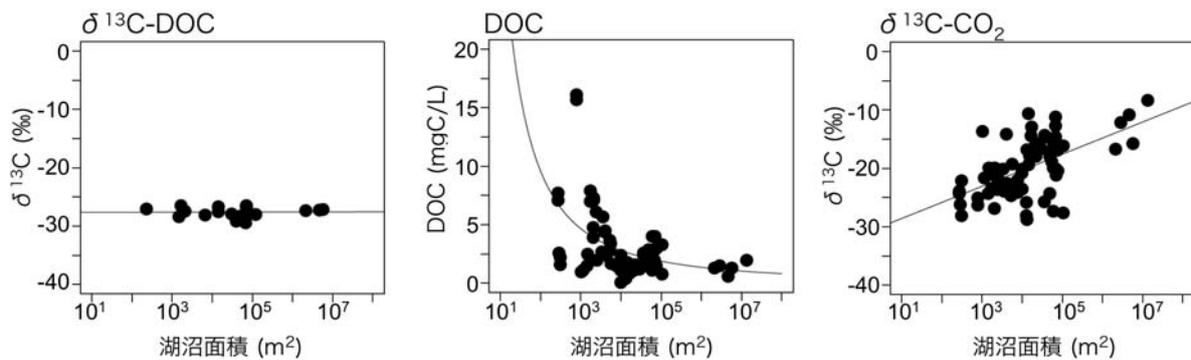


図7 湖沼面積と溶存有機態炭素(DOC)の炭素安定同位体比($\delta^{13}\text{C}$)、DOC濃度および溶存 CO_2 の $\delta^{13}\text{C}$ の関係。小型湖沼ほど陸起源の有機物($\delta^{13}\text{C}=-27\text{‰}$)が多く流入し、湖内で無機化されて CO_2 となっている。

食物網解析の結果、小湖沼では陸上有機物を起点とする腐食連鎖が沿岸帯の無脊椎動物(ユスリカなどの一次消費者とヤンマなどの捕食者)を維持する主なエネルギー経路となっていることを示した(図7)。一方、沖帯のプランクトン群集では主に微生物が炭素循環を駆動していたが、これらも陸上有機物を呼吸基質として利用している可能性を示した。このように複数の経路を通過しながら陸上有機物は湖沼生態系全体を流れており、陸域からのエネルギー補給はとくに小型山岳湖沼の生物群集維持に不可欠であると考えられた。国内の山岳地域では、水体サイズがきわめて小さな水域は湿原の池塘などが該当し、このような水域では温暖化などによる陸上植物群落の変化とそれに伴う有機物供給パターンの変化に、食物網全体が敏感に応答すると考えられた。とくに、陸上炭素への依存性が高い沿岸帯の無脊椎動物は、陸域環境変化に脆弱であると考えられる。

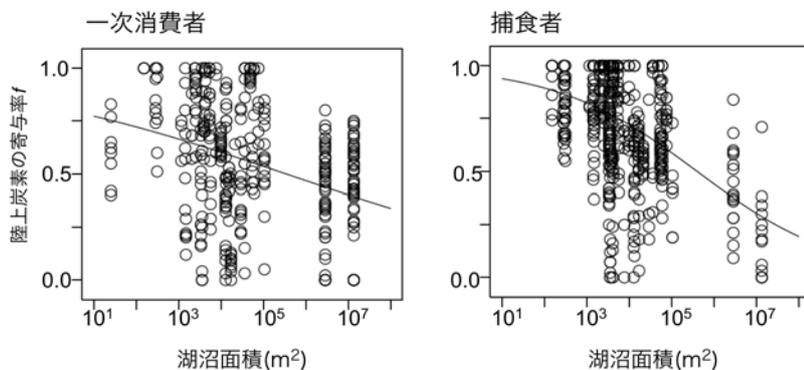


図7 底生無脊椎動物の一次消費者と捕食者の陸上炭素の依存特性。水体サイズの小さな湖沼面積で陸上有機物を多く利用している。

4. 考察

高山・亜高山帯は、森林、湿原、高山植物が標高に沿ってモザイク状に配置されており、水を湛える山岳湖沼が景観にアクセントを加えている。このような多様な生態系をもつ高山・亜高山帯の中で、どのような生態系が、また同じ生態系でもどのような特徴をもつ生態系が温暖化に脆弱で危険度が高いかを評価することが本研究の目的である。本研究により同じ山岳地域でも、生態系区分や局所環境により脆弱性やそれを生み出す要因が大きく異なることが明らかにされた。

高山帯で行った長期温暖化実験の時系列解析により、温暖化処理に対する高山植物群集の応答は、生育環境によりさまざまであることが実証された。森林限界付近の風衝地群集では環境緩和に対する応答が最も著しく、灌木帯へ移行する傾向が見られたのに対し、稜線付近の風衝地では乾性草原への移行が予測された。一方で、雪田群集の応答は緩やかで、雪解けの早い群集では単調な湿性草地へと徐々に移行する傾向が見られたが、雪解けの遅い雪田底部では、生育期の温暖化は植生高増へはほとんど影響しなかった。これらの結果は、温暖化による植生変化を予測するには、微環境や現存する植生タイプを考慮する重要性を示している。また、積雪分布の不均一性が作り出す季節性の変動が多様な生物現象の源となっていることを実証できた。種個体群レベルでは、微細な雪解け傾度の存在が開花時期変異を引き起こし、花粉散布による遺伝子流動に方向性を作り出し、雪

解け傾度に沿った空間的遺伝構造が形成されていた。このような遺伝構造は高山環境に特異的に見られる極めてユニークな現象であるが、今後の気候変動に伴い積雪環境が改変されると、これまでに形成された空間的遺伝構造は大きく攪乱されることになる。そのような遺伝攪乱が生態機能へもたらす影響を今後明らかにしていく必要がある。送粉系を介した生物間相互作用は、雑種形成や種分化にも直接関係する重要な生態現象であるが、高山生態系は雪解け傾度に沿って相互作用が大きく変化する動的なシステムである。気候変動はこの動的バランスを攪乱することにより、生態系構造を大きく改変すると予測される。このような視点は、これまでの温暖化影響予測には欠けていた新たな知見と言える。

また、高層湿原においては、群落構造が標高により異なり、その違いは常緑/落葉性や葉の角度など、種の形態的特性によって説明できることが明らかとなった。さらに、この形態的な違いは各種の機能と密接に関連しており、常緑/落葉性の違いは窒素の獲得・利用を通して、葉の角度の違いは光獲得競争を通して各種の生産性に影響を及ぼし、各種のバイオマスや分布に影響していることが示唆された。このように、群落を構成する植物種の機能と立地環境特性との関係を解明することで、温暖化に伴う季節性（光条件）や大気降水物等による窒素負荷の影響を予測することが可能となることが示された。

高山生態系に隣接する亜高山帯の動向は、高山生態系の存続に直接関わる重要問題である。これまでは、温暖化に伴い亜高山帯が拡大し、高山帯が縮小されるという単純な気候帯モデルで捉えられることが多かったが、今回の研究成果は、温暖化が必ずしも亜高山帯の成長を促進するわけではなく、その影響予測には地域性や樹種特性を十分に考慮する必要があることが示唆された。亜高山帯の動向を具体的に明らかにするには、異なる地域との比較や亜高山帯と高山帯の境界領域でのモニタリングなどが必要と思われる。

水系においては、大雪山系、乗鞍岳・八ヶ岳、鳥海・秋田駒ヶ岳山系の山岳湖沼を含む80湖沼について調査を行い、高山・亜高山帯湖沼の現状と生物群集の成立・維持機構を把握した。これら山岳湖沼ではリン負荷量は低いものの、窒素：リン比は山地・低地湖沼に比べて高い傾向にあったことは見逃せない。このような山岳湖沼では、直接的な人為負荷源がなく、窒素負荷源として大気降水物の影響が考えられること、リンの負荷が増大すれば内部生産により水質が悪化する可能性があるためである。これまで、我が国の山岳湖沼の知見は極めて乏しかった。したがって、本研究で得られた水質・微生物データは大気降水物などの広域的な影響の動向を把握する唯一のベースラインデータとして活用出来るだろう。なお、集水域の人間活動が盛んな平地・低地湖沼では、その変化が集水域の直接的影響によるものか、大気降水物や温暖化など広域的な影響によるものか、判別することは困難である。集水域での直接的な人為影響のない山岳湖沼は、大気降水物など生態系への広域的な影響を把握するための重要なモニタリングサイトになると考えられる。

高山・亜高山帯湖沼のプランクトン群集は、数種の大型動物プランクトンによって特徴づけられ、水質や透明度は、リン負荷量が低いことに加え、大型種からなる特有の動物プランクトン群集により維持されていることが示された。これら大型種は魚類に捕食されやすい。このため、温暖化の直接的な影響よりも、魚類の分布拡大に特に脆弱である。山岳湖沼への魚類等の移植は、特有の生物群集が衰退するだけでなく、水質を大幅に悪化させる可能性があるため、厳しく制限する必要があるだろう。

安定同位体を用いた解析では、山岳湖沼の生物群集は主に陸上植物によって生産された有機物への依存度が高く、その傾向は特に面積が小さい湖沼の沿岸帯食物網で顕著であることが明らかとなった。このことは、小規模な水界ほど温暖化や土地利用などによる周囲植生の変化や乾燥化による水体サイズの縮小に影響されやすいことを意味している。このように、陸域と強くリンクした湖沼を水体サイズにより抽出できることを明らかとしており、陸域環境変化に対して脆弱な山岳湖沼群集を特定する際の重要な知見となり得るだろう。

5. 本研究により得られた成果

(1) 科学的意義

- ・気候変動に対する高山植物群集の応答は、群集タイプや生育場所により応答速度も方向性も非常に多様であることを具体的に明らかにした。
- ・高山雪田生態系に成立する植物集団において、雪解け傾度を反映した特異的な遺伝構造が生じていること、また、集団の花粉散布パターンを形成する雪解け傾度の生態学的重要性を明らかにした。
- ・多雪環境に生育する高山植物集団は、花粉媒介者獲得を巡る近縁種間競争を通じて、雑種の存在が親種の繁殖成功に多大な影響を及ぼしており、雪解け傾度に沿った生物間相互作用や集団維持メ

カニズムは非常に動的なバランスの上に成り立っていること、それ故、気候変動に対して極めて影響を受けやすい特性を持っていることを明らかにした。

- ・ 亜高山帯を構成する樹木集団の動態は、気候変動に対する応答が一樣ではなく、温暖化に対する影響予測には、地域性や標高に特異的な性質を十分に考慮する必要性を示した。
- ・ 高層湿原植物群落においては、標高によって種組成が異なっており、その違いは温度・生育期間や栄養環境に対応した、資源獲得競争を反映したものであること、それゆえ温暖化等の環境変化は資源獲得競争に影響を及ぼすことで群落構造を変化させる可能性があることを示した。
- ・ 高山・亜高山湖沼の殆どは貧栄養状態にあり、その水質環境はリン負荷量が低いことに加え、特有の大型動物プランクトンによって維持されていることを示した。
- ・ これら湖沼では、山地・低地湖沼に比べ窒素：リン比が高く、その原因として大気降水物の影響が伺われた。
- ・ 山岳湖沼バクテリア群集が陸域と水界の炭素フローのリンクとして機能していることが示唆された。これまでほとんど調査されていなかった山岳湖沼のバクテリア群集の構造と機能の特徴を明らかにしたことは、山岳湖沼生態系の理解へ大きく貢献するものであるとともに、微生物生態学分野においても重要な進展をもたらさしうる発見である。
- ・ 山岳湖沼に特有のミジンコ類は局所的な遺伝構造をもつ一方、亜高山帯の下限域では、一部の地域で近縁種と雑種形成していることが示唆された。
- ・ 湖の大きさと栄養状態が湖沼食物網の周囲植生への依存度に影響し、水体サイズが小さい山岳湖沼で、生物群集の多くが陸上炭素の補給で維持されていることを示した。
- ・ 殆どの高山・亜高山湖沼では魚類は生息していないが、人為的移動等により分布を拡大した場合には、山岳特有の生物群集や水質は壊滅的な影響を及ぼすことが示唆された。

(2) 地球環境への貢献

本研究で示されたように、高山生態系や高層湿原では、雪田位置や栄養条件など、微妙な周囲環境が繁殖や生物間相互作用をつうじて植物群落を成立・維持されている。このことは、気候変動により植物群落がそのまま移動するといった植生帯モデル予測は必ずしも成り立たず、応答速度や方向性は局所的な生育環境により極めて多様であることが実際のデータとして示された。また、側所的に分布する近縁種との相互作用によっては、移動せずに集団自体が絶滅する可能性もあることが、アオノツガザクラやシミュレーション研究で示唆された。

一方で、微妙な周囲環境に注目し、生物間相互作用を維持させることで温暖化に際した有効な保全も可能であるかも知れない。例えば、高山植物については、広く雪田が残る局所域の保全などである。また、山岳湖沼においては、本研究により温暖化の直接的影響よりも周囲植生の変化や魚類の放流などが大きな脅威になる可能性が示唆された。自然公園法等では、生物の採取は規定されており、外来生物法では外来種の持ち込みや移動を規定している。温暖化に際しては、高山・亜高山生態系の変化を加速、あるいは変質を招くような行為、例えば在来種であろうと、動植物であろうと、人為的な生物の移植を厳しく規制し、人間活動にともなう生物の移動を極力阻止するための措置を講じていく必要がある。

集水域での直接的な人為影響のない高山植物群集や山岳湖沼は、温暖化や大気降水物など生態系への広域的な影響を把握するための鋭敏でかつ重要なモニタリングサイトになることが、本研究により確かめられた。残念ながら、我が国では山岳生態系での定期的なモニタリングは行われておらず、定点拠点さえ確立されていない。その意味で生態系に及ぼす地球環境変化影響の研究は遅れをとっている。高山生態系の研究拠点の整備に加え、例えば本研究で行った研究プログラムを定期的に行うことは、環境変化と生態系応答を一層明らかにしていくうえで極めて重要であることを指摘した。なお、本研究で得られた高山湖沼に関する知見の一部は、環境省地球温暖化影響・適応研究委員会自然生態系分野の報告書に活用された。

6. 研究者略歴

課題代表者：占部城太郎

1959年生まれ、東京都立大学理学研究科博士課程単位取得中退、理学博士、現在東北大学大学院生命科学系研究科教授

主要参画研究者

(1) : 占部城太郎 (同上)

(2) : 工藤 岳

1962生まれ、北海道大学大学院環境科学研究科卒業、博士（環境科学）、現在、北海道大学大学院地球環境科学研究院准教授

(3) : 岩田智也

1974年生まれ、北海道大学水産学部卒業、博士（理学）、現在、山梨大学工学部准教授

7. 成果発表状況（本研究課題に係る論文発表状況。）

(1) 査読付き論文

- 1) Kudo, G. and Hirao, A. S. (2006) Habitat-specific responses in the flowering phenology and seed set of alpine plants to climate variation: implications for global-change impacts. *Population Ecology*, 48, 49-58
- 2) Kameyama, Y., Kasagi, T. and Kudo, G. (2006) Eight microsatellite markers for sympatric alpine shrubs. *Phyllodoce aleutica* and *P. caerulea* (Ericaceae). *Molecular Ecology Notes*, 6, 402-404
- 3) Kohyama, T. 2006. The effect of patch demography on the community structure of forest trees. *Ecol. Res.* 21, 346-355.
- 4) Kameyama, Y., Kasagi T. and Kudo, G. (2008) A hybrid zone dominated by fertile Fls of two alpine shrub species, *Phyllodoce caerulea* and *Phyllodoce aleutica*, along a snowmelt gradient. *Journal of Evolutionary Biology*, 21, 588-597
- 5) Kudo, G., Tani, T. and Ida, Y.T. (2008) Linkages between phenology, pollination, photosynthesis, and plant reproduction in deciduous forest understory plants. *Ecology*, 89, 321-331.
- 6) Hirao, A. S. and Kudo, G. (2008) The effect of segregation of flowering time on fine-scale spatial genetic structure in an alpine-snowbed herb *Primula cuneifolia*. *Heredity*, 100, 424-430.
- 7) Kawai, Y. and Kudo G. (2008) Effectiveness of buzz pollination in *Pedicularis chamissonis*: significance of multiple visits by bumblebees. *Ecological Research*, 23, in press
- 8) Kato, S., Urabe, J. and M. Kawata. (2007) Effects of temporal and spatial heterogeneities created by consumer-driven nutrient recycling on algal diversity. *Journal of Theoretical Biology*, 254, 364-377
- 9) Miyagi, K.M., T. Kinugasa, K. Hikosaka, T. Hirose (2007) Elevated CO2 concentration, nitrogen use, and seed production in annual plants. *Global Change Biology*, 13, 2161-2170.
- 10) Ishikawa K., Y. Onoda, K. Hikosaka (2007) Intraspecific variation in temperature dependence of gas exchange characteristics of *Plantago asiatica* ecotypes from different temperature regimes. *New Phytologist*, 176, 356-364.
- 11) Shimizu, Y. & Urabe J. : Regulation of phosphorus stoichiometry and growth rate of consumers: theoretical and experimental analyses with *Daphnia*. *Oecologia*, 155: 21-31 (2008).
- 12) Sterner, R. W., T. Andersen, J. J. Elser, D. O. Hessen, J. M. Hood, E. McCauley, J. Urabe (2008) Scale-dependent carbon:nitrogen:phosphorus seston stoichiometry in marine and freshwaters *Limnology and Oceanography*, 53:1169-1180.

(2) 査読付き論文に順ずる成果発表(社会科学系の課題のみ記載可)

なし