

チベット高原を利用した温暖化の早期検出と早期予測に関する研究  
 (2) 温暖化に関連する生態系の構造と機能の定期調査

独立行政法人国立環境研究所

生物圏環境研究領域

唐 艶鴻・下野 綾子・沈 海花・沈 妙根

研究協力者

廣田 充 (筑波大学) ・大塚 俊之 (岐阜大学)

平成17～21年度合計予算額 65,793千円  
 (うち、平成21年度当初予算額 11,949千円) \*

[要旨] 本サブテーマは、温暖化に対する生態系の応答反応（生態系に及ぼす気候変化の影響）を早期に検出するため、植物の遺伝子、種・個体群、生態系について、現地調査・野外測定を行った。まず、温暖化が植物種分布への影響を検出・評価・予測するときの基礎的知見を得るために、過去の氷期・間氷期という気候変動に応じた植物の分布変化の歴史を、分子系統地理学的手法により推定した。チベット高原に広範囲に分布する植物キンロバイを対象に、23集団の葉緑体DNAを解析結果、高標高の高原中央部は過去の気候温暖期を通じてキンロバイ集団が存続可能だったことを示唆している。次に、温暖化影響の早期検出するためのモニタリング指標種を検討するため、青海チベット高原全体に分布する早春植物である天山報春の基礎的生理生態特性を調査し、本種は温暖化モニタリングの指標種に相応しい候補種であることを示した。また、指標種の気温変化に対する順応特性の定量評価を行い、竜胆属植物の光合成速度の順応程度が植物の成長への影響も評価した。一方、チベット高原の鉄道沿線に沿って、植物指標種になりうる種の空間的分布、それぞれ種の形態と物質生産特性の空間的変動を調査した。

つぎに、生態系の構造・機能と気候条件の関係を理解するため、二つサイトのトランゼクトのミニ生態系について、植物群落組成・土壌微生物の組成の調査を行い、それぞれの垂直分布パターンを明らかにした。植物群落について標高の違いが大きくなるほど構成種の類似度が小さくなり、400 mの標高差で約半分の種が入れ替わることが示された。また、微小菌類相は標高間で高頻度種に相違がみられ、セルロース分解は標高5200m以上では分解活性が有意に低く、最大分解活性は標高4950mでみられた。一方、生態系の機能面での検討から、生態系呼吸は低標高では高く、標高の上昇に伴い低下することを示したが、気温の変化に対する生態系呼吸の応答速度は高い標高では高いことがわかった。これらの結果は気温の上昇に伴う生態系の構造・機能の垂直変化の評価と予測に必要な知見を提供した。

チベット高原では多くの場合放牧が行われている。生態系構造と機能の変化を的確に検出するため、放牧の影響も評価擦る必要がある。そこで、本研究では、上記のトランゼクトにおいて、放牧の影響を取り除くための柵を作って比較観測を行った。放牧は植物種多様性への影響があることが示された。今後温暖化影響の検出と予測のため、2006年から高標高から低標高へのミニ生態系移植実験を行った。高い標高から移植したミニ生態系はバイオマス成長が増える場合が多いが、一部の種（特にクッション植物）の成長が悪くなることも示唆された。

[キーワード] 高山生態系、種多様性、指標種、光合成の温度順応、物質生産

\* 上記の予算額はサブテーマ（2）と（3）の合計額

## 1. はじめに

地球温暖化と生態系に及ぼす温暖化の影響は気温の低い極域や高標高地域で観測されやすい。平均標高が4000 mをこえるチベット高原は、北半球の同緯度ではもっとも気温の低い地域である。この地域では、温暖化とそれに伴う環境条件の変化に対して、生態系が脆弱のため、その応答反応も大きい<sup>①</sup>。すなわち、生態系に及ぼす温暖化の影響が大きい。これまでの観測では、チベット高原の気温の上昇幅は周辺地域より高い傾向が示唆されている。また、同じ程度の気候変化に対しても、標高の高い生態系は応答反応が大きい可能性もしばしば指摘されている。このような特性を利用してチベット高原で温暖化の影響を早期に検出する可能性がある。しかし、この地域の温暖化関連の情報が乏しく、温暖化とその影響を検出する方法も確立されていない。

生態系は遺伝子、個体、個体群、群落などから非常に複雑な階層構造を持っている。それぞれの階層に独自の構成要素と機能をもっている。高い階層（たとえば生態系全体）の特性は、下層階層（たとえば群落や種）の特性から成り立っている。従って、温暖化に伴う気候条件の変動に対する生態系全体の構造と機能の変化を解明するためには、異なる階層の特性を把握する必要がある。一部の階層だけについての情報は生態系全体の温暖化影響を評価することが難しい。一方、すべての階層について詳しい情報を獲得することも容易ではない。そこで、本研究では、生態系の挙動を把握するため、もっとも重要な階層と思われる植物種レベルと群落またはミニ生態系レベルに絞ることにした。

植物種レベルでは、温暖化影響の検出と評価のため、指標種を利用することが一つ重要なアプローチである。植物指標種を検討する場合、指標種の分布から生理生態特性までさまざまな情報を把握する必要がある。いままでの研究では、指標種に関する一部の特性の評価が多いが、特定の指標種についての統合的評価がほとんどない。本研究では、現地調査から指標種の空間分布とくにその分布と環境との関係を解明し、野外また室内の測定から指標種の生理生態学的特性を明らかにすることを計画した。また、実験を行い、これまでほとんど行われていなかった指標種の温度順応特性の評価も計画した。さらに、広範囲の生態系の温暖化影響を評価するためには、特定の指標種の分布範囲や対象範囲内潜在的に利用できる指標種の情報収集も必要である。本研究では、これらの角度から指標種の検討を行った。

群落またはミニ生態系レベルでは、植物群落の種組成また種多様性と群落の機能が生態系全体への理解において極めて重要である。生態系はさまざまな「機能」を持っている。これらの機能の中で、とりわけ、植物の炭素吸収機能がもっとも核心的なものとする。植物が光合成を通じて大気中からCO<sub>2</sub>を吸収し有機物を合成する。一方、植物や微生物の呼吸によって有機物はさらに分解され、CO<sub>2</sub>がまた大気中に放出される。光合成と呼吸の強度は生態系機能の重要な指標であり、温暖化影響の検出と評価において極めて有用な指標でもある。

本研究の一つの特徴として、標高に伴う温度環境の変化が高山生態系の諸特性にどのような影響を及ぼしているかを解明することである。標高1000 m幅の温度変化は約6° Cであり、この変化は南北の水平距離1000 kmもの移動に値する。したがって、短期間で生態系に及ぼす温度環境の影響を評価するため、標高の違いを利用することは有効な手段の1つである。近年、温暖化に伴って生物の分布が高標高にシフトする現象が報告されつつあり<sup>②③</sup>、標高あるいは温度に応じた生物の分布パターンの変化と生理的応答などから、温暖化の早期検出と早期予測に重要な情報が提示されることが期待できる。

## 2. 研究目的

本研究では、生態系に及ぼす温暖化影響の早期検出と早期予測を目指して、チベット高原という大きな温度勾配を持つ生態系を利用して、以下を明らかにすることを目的とする。生態系に及ぼす温暖化の影響をなるべく早期に検出することを目指す。具体的に、まず、対象生態系の構造（群落の種組成、植生タイプ、土壌微生物など）と機能（主に炭素・水・エネルギーフラックス）、そして生態系における過去の変化歴などの背景状況を明らかにする。つぎに、物理環境の変化に対して、高山生態系の構造上・機能上の変化特性、とくに時間変動特性を把握する。さらに、生態系の階層構造（遺伝子、種、個体群、群落）にも注目し、気候変動が各階層に及ぼす影響を観測し、それぞれの変化特性、とくに指標種の特徴を解明し、サブテーマ3に必要なデータや知見を提供する。

## 3. 研究方法<sup>1</sup>

① 調査地の設置：中国青海省海北門源回族自治区の祁連山脈の一つの高山(頂上4350m a.s.l.)斜面に、標高3600mから植生限界付近である標高4200mまでの間に、3600m, 3800m, 4000m, および4200mの4か所を調査対象とした(図1)。この高山斜面は、毎年6月から9月までの間に夏の放牧地として利用されている。特に、3600m付近には牧民の居住用テントや家畜を休ませる場所がある

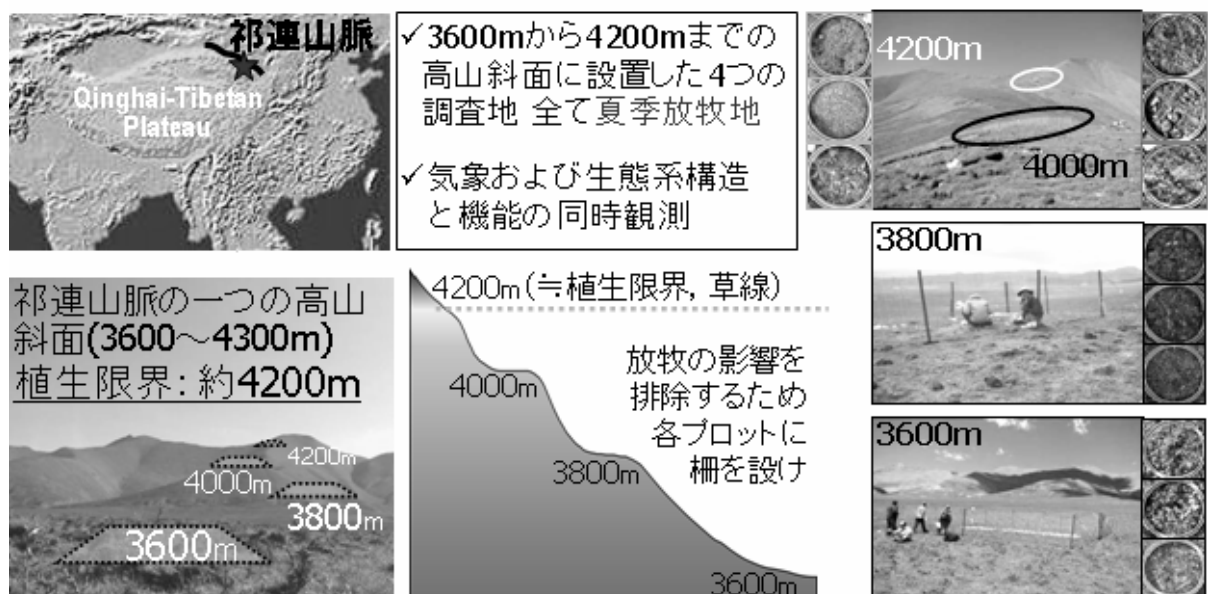


図1 調査地（海北）の位置と一部プロットの写真；各プロット放牧を排除するための柵を設け、気象観測と生態系構造・機能のモニタリングを行っている。

ために、常に多くの家畜がいて放牧圧は高くなっている。一方、標高の上昇に伴って徐々に放牧された家畜の数は減少していき、4200m付近ではほとんど目にする事ができない。このような状況

<sup>1</sup> 本サブテーマは多くの調査・実験があるため、紙面の制限もあり、方法についての記述は本研究での独自性の高い内容だけを記載することにした。

の中、2006年7月に各標高でスチール製の網(高さ1.5m)で家畜の影響を排除した保護区(4m x 20m)を設置した。さらに、それに近接する形の対照区(同4m x 20m)を設置した。保護区には、簡易気象タワーを設置した。

② 植生構造と群落レベルのCO<sub>2</sub>フラックス：2008年7月に、4つの標高で保護区と対照区の両区において植生構造と群落レベルのCO<sub>2</sub>フラックスを定量化するために、小型の透明円形チャンバー(直径15cm x 高さ10cm、n = 6)と小型温湿度センサーおよびCO<sub>2</sub>センサーを用いて、円形枠内の植物量と生態系CO<sub>2</sub>フラックスの測定を行った。CO<sub>2</sub>フラックスは、寒冷紗や暗幕を用いて光条件を人工的に変えながら10時から19時(北京時間)の間に繰り返し測定した。CO<sub>2</sub>フラックスは、チャンバー密閉後のCO<sub>2</sub>濃度の時間変化から以下の式によって求めた。

$$\text{CO}_2 \text{ flux} = \Delta\text{CO}_2 / \Delta t * \rho * V * 1/A \quad (\text{式 1})$$

ここでCO<sub>2</sub> flux ( $\mu \text{ mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )は、純CO<sub>2</sub>交換速度(明条件時は生態系純生産：net ecosystem production(以下NEPとする)を、暗条件時は生態系呼吸：ecosystem respiration (以下Reとする)を示す)、 $\rho$ は空気密度( $\text{mol m}^{-3}$ )、 $\Delta\text{CO}_2 / \Delta t$ はCO<sub>2</sub>濃度変化速度( $\mu \text{ mol mol}^{-1} \text{ s}^{-1}$ )、Vはチャンバー内の体積( $\text{m}^3$ )、およびAはチャンバーの表面積( $\text{m}^2$ )を示す。NEPとフラックス測定時の光強度(PPFD  $\mu \text{ mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )について、次の直角双曲線を用いて表した。

$$\text{NEP} = (\alpha * \text{NEPmax} * \text{PPFD}) / (\alpha * \text{PPFD} + \text{NEPmax}) + R \quad (\text{式 2})$$

このとき、 $\alpha$ はこの曲線の初期勾配で見かけの量子収量を、NEPmaxはこの曲線の漸近線でNEPの最大値を、Rはこの曲線のy切片で暗呼吸速度を示す。

次にReと温度の関係について、フラックス測定時のチャンバー内気温との関係について指数関数で表した。

$$\text{Re} = \text{Ro} * \exp(\text{AT} * b) \quad (\text{式 3})$$

このときATは気温、R0はこの曲線のy切片で気温が0°Cの時のReを示し、bは係数である。Reの温度依存性Q10(温度が10°C上昇した時の速度の変化率; Raich & Schlesinger 1992)は、以下の式で表わされる。

$$\text{Q10} = \exp(10 * b) \quad (\text{式 4})$$

式(3)と実測したNEPから、その時の総一次生産速度(gross primary production(以下GPPとする))を以下の式から求めた。

$$\text{GPP} = \text{NEP} - \text{Re} \quad (\text{式 5})$$

最後に、(式5)で算出したGPPと光強度の関係式を、次の直角双曲線で表した。

$$\text{GPP} = (\alpha * \text{GPPmax} * \text{PPFD}) / (\alpha * \text{PPFD} + \text{GPPmax}) \quad (\text{式 6})$$

フラックス測定直後に、チャンバー内の土壌水分を測定し、その後円形枠内の植物を地上部・地下部(深さ5cmまで)ともに採取し、乾燥機にて乾燥後に秤量した。

#### 4. 結果・考察

##### 1) 指標種に関する研究

温暖化影響の早期検出するためのモニタリング指標種を検討するため、青海チベット高原全体に分布する早春植物である天山報春(*Primula nutans*、サクラソウ科サクラソウ属)の基礎的生理生態特性を一連の調査を行った。天山報春は早春緑の草原で目立ったピンクの花を咲くこと、物

理環境条件（気温、光、水分など）の変化に対して明瞭な形態的生理的变化を示す特性から、本種は温暖化モニタリングの指標種に相応しい候補種であることを示した。

植物は環境の変化に対して形態的・生理的な順応ができる。このような順応特性は温暖化影響の指標性を低下する側面がある。そこで、指標種の評価も気温変化に対する順応特性の定量評価が必要である。本研究では、Open Top Chamber (OTC)内で栽培した高山植物を対象に、気温の上昇に対する植物の光合成・呼吸の順応特性の測定と解析を行った。その結果、OTC内気温の上昇に対して竜胆属植物の光合成速度の順応が認められ、順応程度とそれが植物の物質生産の影響も評価できた。このような研究は、温暖化指標種についての検討に始めた試みであり、今後その成果の応用が期待される。

一方、本研究では、チベット高原の鉄道沿線に沿って、植物指標種になりうる種の空間的分布、それぞれ種の形態と物質生産特性の空間的変動を調査した。同じ種についても生息地の年平均温度低下に伴い個体サイズが小型化になり、地下部への配分が多くなることを明らかにした。これらのデータは、温暖化影響の評価に必要な指標種の選別に重要な基礎的知見を提供できる。

## 2) 生態系構造に関する研究

植物種多様性の変化：4200 m以外の標高では*Kobresia humilis* や*K. royleana*（カヤツリグサ科ヒゲハリスゲ属）が高山草原の優占種として主に出現した。優占種は標高によって変化していく傾向があるものの、*Potentilla saundersiana*のように全ての標高で豊富に生育する種もみられた。各標高の出現種総数の平均は33種で、合計79種が出現した。各コドラートに出現する平均種数は標高による大きな違いは見られなかったが、柵内は柵外に比べて種数が多く、多様性指数も柵内で大きかった。なお一般的に高標高域では、標高に伴い種数が減少することが知られている。調査地においてもその傾向は見られるものの、一般化線形モデルによる検定で有意な傾向は検出されなかった。年による違いも検出されなかった。

次に、Morishitaの類似度指数により群落の類似度を検討したところ、標高の違いが大きくなるほど群落の類似度が小さくなり、400 mの標高差で約半分の種が入れ替わることが示された。柵の内外では、どの標高でも類似度指数はほぼ1の値を示し、群落の違いはほとんど見られなかった。このことは群落組成が標高によって大きく規定されていることを示している。なお放牧により種組成が変化するという報告は数多くあり、調査地は放牧を排除してまだ3年であるため変化を検出できなかった可能性がある。図1に各標高のコドラートの種組成を主座標分析除歪対応分析法を用いて序列化を行った結果を示す。第1軸は標高と正の相関を示し、群落組成が標高によって規定されていることを裏付ける結果となった。第2軸は説明力が低かった。

さらに、ポイントフレーム法により推定した柵内のバイオマスは、標高とともに指数関数的に減少する傾向が見られた。このことは、バイオマスは温度上昇にともない劇的に増加する可能性を示している。バイオマスの変化は、種間の競争関係を変化させ、種組成の変化も引き起こす可能性があり、今後注意深くモニタリングする必要がある。柵外では家畜による採食があるため、全標高で小さい値に抑えられていた。被度についてはバイオマスの多かった3600mのサイトで高く、柵内の値はほぼ100%であった。

なお、放牧圧がある場所では、標高による違いは見られなかった。なお、一般化線形モデルによる検定で年の違いは検出できなかったが、2年間という短い調査であるため、年変動は今後も検討する必要がある。

以上の結果より、本調査地においては、種組成あるいはバイ

オマスが標高とともに大きく変化することが明らかとなった。今後温暖化の進行により、これらは大きく変化する可能性があり注意が必要である。

バイオマスの変化： 標高に伴う植物バイオマスの変化を検討するため、環境要因の検討も行った。気温、5cm地温ともに、標高が上がると共に低下していき(標高200mで1.1℃程度の上昇)、土壌水分も低下する傾向が見られた。ただし、保護区内外での温度や土壌水分の違いは、3800mの調査地での土壌水分を除いて見られなかった。3800mの調査地では、保護区の土壌水分が有意に高かった(約47%)が、これは対照区では被食圧が高く、地面が露出するところもあったことが影響している可能性が示唆された。光強度に関しては、4つの標高間で有意な差は見られなかったものの、標高の上昇に伴って非常に緩やかに減少する傾向が見られた。

植物バイオマスについては、4200mの調査地以外では、保護区内の光合成をしている地上部バイオマスが有意に大きかった。特に3800mと4000mの調査地では、対照区の植物バイオマスは保護区の植物バイオマスの半分程度しかなく、この標高を中心に非常に高い被食圧がある一方で、4200mの調査地ではむしろ対照区の植物バイオマスが大きいなど、被食圧には標高にともなう傾度があることが明らかになった。これは、エネルギーを使って高標高域に行くよりも低～中標高域で植食するという家畜の行動パターンによるものと思われた。また、昨年以前の植物地上部分の枯死体であるリターについても、特に低標高域の保護区内で多く、対照区では小さいことが明らかになったが、これも家畜の被食の影響によるものと考えられる。土壌5cmまでの地下部バイオマスについても、低標高域で保護区内の植生の方が有意に大きかった。これは被食圧が高い対照区では、生産器官である葉が少なく総生産量が減少し、結果的に地下部バイオマスも減少することに加え、地下部に蓄積している有機物を葉の再生産に充てるために、地下部バイオマスが減少した可能性が考えられた。

### 3) 生態系機能に関する研究

ミニ生態系のCO<sub>2</sub>フラックス：測定期間中の日中の平均生態系呼吸速度( $Re_{mean}$ )は、保護区

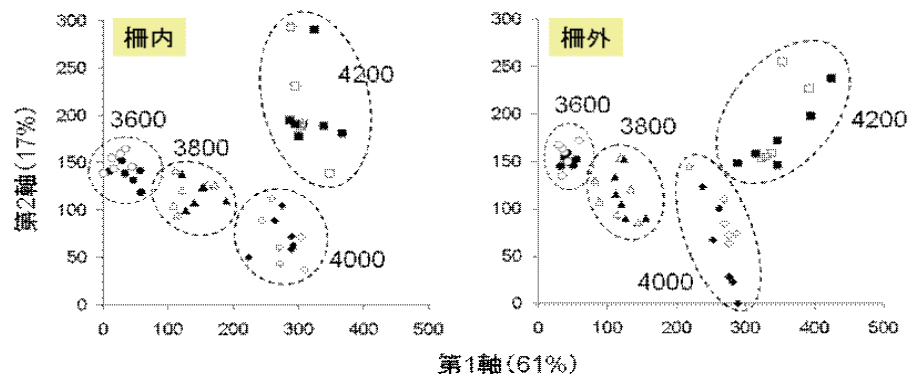


図1. 主座標分析除歪対応分析 (DCA : Detrended Correspondence Analysis) 法による序列化の結果 (a) および被度の変化 (b). 黒丸が2008年、白丸が2007年の値を示す。

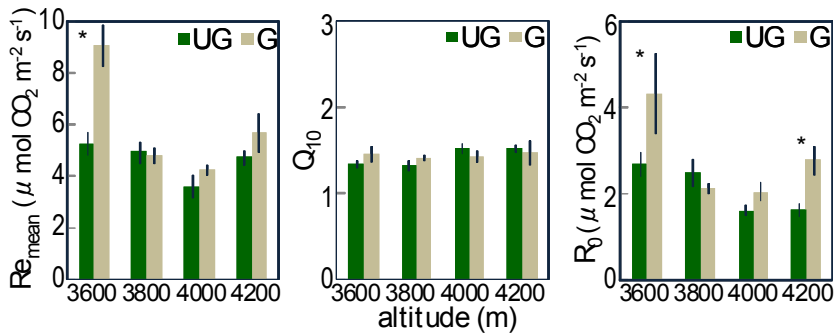


図2 各標高の保護区内 (UG) と対照区 (G) における生態系呼吸速度 ( $Re$ )、その温度依存性 ( $Q_{10}$ ) および  $R_0$

\* : 保護区と対照区間で有意差があるものを示す ( $p < 0.01$ )

では標高に伴う顕著な変化は見られなかった。一方対照区では、3600mの調査地で有意に高く、 $9 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ を超えるほど大きかった。3600mの調査地のみ、保護区内外で有意な差が見られ、対照区の方が1.5倍ほど大きいことが明らかになった(図2)。一方、温度依存性( $Q_{10}$ )については、保護区内外、および各標高で似たような値(約1.5)であった。しかしながら、保護区だけで見ると、 $Q_{10}$ は低標高域(3600mおよび3800m)に比べて、高標高域で有意に高い傾向があることが明らかになった(ただし  $p < 0.05$ )。また、3600mと4200mの保護区における生態系呼吸と気温の関係を見ても(図3)、4200mの方が温度に対する応答性が敏感であることがからこの事が事実であれば、高標高域ほど温暖化に敏感である可能性が高く、温度変化に対する生態系呼吸の応答については、今後の更なる調査が必要である。温度がゼロの時の生態系呼吸速度、 $R_0$ は呼吸の基盤となる速度と考えられており、呼吸に関与する生物活性・生物量、土壌有機物の質および量等を反映するとされている。 $R_0$ についてみてみると、3600mと4200mで、保護区よりも対照区の方が有意に高いことが明らかになった。その理由は本研究では明らかにできなかったものの、対照区の日中の生態系呼吸が高い理由は、この $R_0$ が大きいことによるものであることが明らかになった。従って家畜の被食という行動によって、植物および土壌微生物の呼吸活性が何らかの理由で挙げられている可能性が高く、温度依存性だけでなく $R_0$ についても今後詳細に調べていく必要がある。

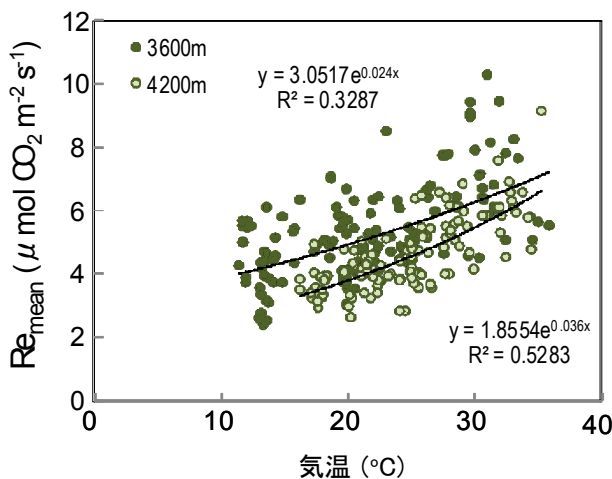


図3 生態系呼吸と気温の関係

群落レベルの総一次生産速度 (GPP)は、保護区では標高4000mまで緩やかに上昇し、4200mで顕著に減少しており、4200mの調査地でGPPが小さくなるという傾向が対照区でも同じであった(図4)。しかしながら対照区では3800mのGPPが最も小さく、これは3800mでの被食圧が高く植物の地上部バイオマスが極めて小さいことが主な原因と考えられた。総一次生産速度の最大値(GPPmax)は、この3800mにおいて保護区内外の差が有意であったものの、他の標高では有意な差が見られなかった。光—総一次生産曲線の初期勾配で表



わされる光利用効率( $\alpha_{GPP}$ )は、両区ともに低標高域ほど大きく、標高の上昇につれて小さくなる傾向が見られた。これは標高に伴って植生が変化することが影響している可能性もある。

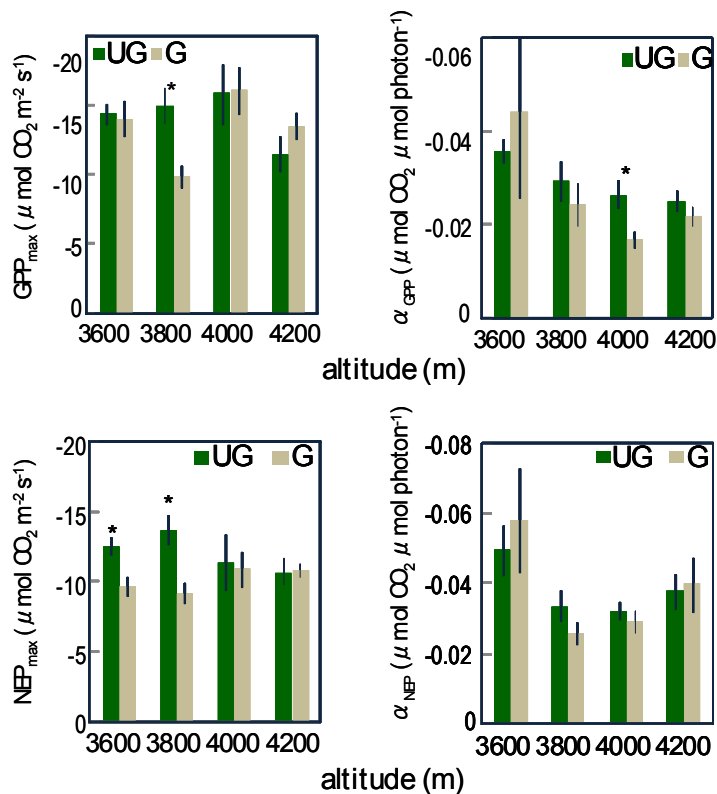


図4 各標高の保護区内(UG)と対照区(G)における総一次生産速度(GPP)および生態系純生産(NEP)とそれぞれの光利用効率 \* : 保護区と対照区間で有意差があるものを示す( $p < 0.01$ )

一方、生態系純生産(NEP)は、いずれの標高でもまた両区ともに全てマイナスの値であり、少なくとも日中はCO<sub>2</sub>を吸収していることが明らかになった。NEPは、3800mまでの低標高域では保護区内の方が顕著に高い一方で、高標高域では両区間に有意な差は見られなかった(図4)。低標高域で対照区のNEPが小さい理由は、Reが大きいことによると思われる。

バイオマスあたりの生態系呼吸速度は、対照区の特到低標高域で著しく大きく、4200mの調査地では保護区のものとは変わらないことが明らかになった。特に、3600mと3800mでは、対照区での値の2~2.5倍も大きかった。この事は、被食圧を受けている生態系は、何らかの影響で非常に呼吸活性が高く、その理由として被食にともなう障害呼吸の増加が考えられた。

その他に生産器官である葉を再生産するために地下部の貯蔵物質を用いて盛んに転流しており、その結果バイオマスあたりの呼吸速度が高くなっている可能性も考えられる。一方、バイオマスあたりの総一次生産速度も、4200m以外では対照区の方が非常に大きいことが明らかになった。この事は、生産性についても、被食下にある生態系の方が極めて高いことを示唆している。この理由として、被食によって群落上層部の葉が食されることによって地表面付近まで光が届き、群落全体の光利用効率が上昇したことが考えられ、図5の右端のグラフはその仮説を裏付けるものであり、対照区でかつ被食圧の高い低標高域ほど光利用効率が大きくなっている。その他の理由として、被食により比較的若い生産器官(葉)の割合が増えている可能性もあり、その場合もバイオマスあたりの総一次生産性が大きくなると考えられる。いずれにせよ、呼吸および生産に関して、被食が多大な影響を及ぼしている可能性が高く、今後も更なる調査が不可欠である。

本研究によって、チベット高原の高山斜面に広がる高山草原では、夏季の集中的な放牧によって、特に低標高域で被食圧が大きいことが明らかになった。その結果、低標高域では、植物バイオマスの減少と生態系呼吸量の増加が起こる一方で、総一次生産量は被食の影響を受けてもあまり減少しなかった。このように、生態系の炭素循環において重要な二つのプロ



セス（呼吸によるCO<sub>2</sub>放出と光合成によるCO<sub>2</sub>吸収）が変化したり、あるいは変化しなかったのは、被食による植生構造の量的および質的な変化が主因と考えられた。さらに、家畜の影響を除いた保護区における生態系炭素循環の特性が明らかになり、高標高域ほど温度上昇に対して敏感に反応して呼吸によるCO<sub>2</sub>放出速度が増加する可能性が示唆された。

## 5 本研究により得られた成果

遺伝子解析からみた気候変動と植物の分布：温暖化が植物種分布への影響を検出・評価・予測するときの基礎的知見を得るために、過去の氷期・間氷期という気候変動に応じた植物の分布変化の歴史を、分子系統地理学的手法により推定した。チベット高原に広範囲に分布する植物金縷梅 *Potentilla fruticosa* L.を対象に、葉緑体DNAの変異を解析した結果、高標高の高原中央部は過去の気候変動期を通じてキンロバイ集団が存続可能だったことを示唆している。この研究の一部成果は日本生態学会でポスター賞を受賞した。

指標種：温暖化影響の早期検出するためのモニタリング指標種を検討するため、青海チベット高原全体に分布する早春植物である天山報春 (*Primula nutans*、サクラソウ科サクラソウ属)の基礎的生理生態特性を一連の調査を行った。天山報春は早春緑の草原で目立ったピンクの花を咲くこと、物理環境条件（気温、光、水分など）の変化に対して明瞭な形態的生理的变化を示す特性から、本種は温暖化モニタリングの指標種に相応しい候補種であることを示した。また、気温の上昇に対して指標種の光合成速度の順応が認められ、順応程度とそれが植物成長への影響も評価した。一方、本研究では、チベット高原の鉄道沿線に沿って、植物指標種になりうる種の空間的分布、それぞれ種の形態と物質生産特性の空間的変動を調査し、温暖化影響の評価に必要な指標種の選別に重要な基礎的知見を得た。

生態系の構造と機能の評価：まず、二つサイトのトランゼクトのミニ生態系について、植物群落組成・土壌微生物の組成の調査を行い、それぞれの垂直分布パターンを明らかにした。海北で植生調査を行い、標高に伴う種多様性の変化パターンを明らかにした。標高の増加とともに種組成は変化し、400 mの標高差で約半分の種が入れ替わった。400 mの標高差は気温の変化にして約 2-2.5°C にあたる。従って将来温暖化が進行すれば多くの種の分布が変化し、種多様性のパターンも大きく変化すると考えられる。つぎにミニ生態系の機能面での検討から、生態系呼吸は低標高では高く、標高の上昇に伴い低下することを示したが、気温の変化に対する生態系呼吸の応答速度 (Q<sub>10</sub>) は高い標高では高いことがわかった。この研究の一部成果は日本生態学会でポスター賞を受賞した。

温暖化影響の検出に及ぼす放牧の影響：生態系構造と機能の変化を的確に検出するため、放牧の影響を評価した。放牧は植物種多様性への影響があることが示された。一方、生態系機能の指標である生態系呼吸を検討した結果、生態系呼吸は柵内では柵外に比べ低い傾向があった。放牧の影響も標高によって異なることがわかった。気温の上昇が植物の垂直分布を検討するとき、放牧の影響に注目する必要がある。

温暖化影響を評価するための移植実験：今後温暖化影響の検出と予測のため、ミニ生態系移植実験を行った。高い標高から移植したミニ生態系はバイオマス成長が増える場合が多いが、一部の種（特にクッション植物）の成長が悪くなることも示唆された。この実験は現在でも観測中であり、今後の観測結果が期待される。

## 6. 引用文献

- ① Demesure, B., B. Comps, and R.J. Petit, Chloroplast DNA phylogeography of the common beech (*Fagus sylvatica* L.) in Europe. *Evolution*, 1996. 50: p. 2515-2520.
- ② King, R.A. and C. Ferris, Chloroplast DNA phylogeography of *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. *Molecular Ecology*, 1998. 7: p. 1151-1161.
- ③ Ren, G.Y., Changes in forest cover in China during the Holocene. *Vegetation History and Archaeobotany*, 2007. 16(2-3): p. 119-126.
- ④ Yu, G., et al., Palaeovegetation of China: a pollen data-based synthesis for the mid-Holocene and last glacial maximum. *Journal of Biogeography*, 2000. 27(3): p. 635-664.
- ⑤ Raich, J.W., Schlesinger, W.H. (1992) The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus*, 44B, 81-90.

## [研究成果の発表状況]

## (1) 誌上発表 (学術誌)

- ① X.Y. Cui, Niu H.S., Wu J., Gu S., Wang Y.F., Wang S.P., Zhao X.Q. & Tang Y. (2006) *Environmental and Experimental Botany*, 58, 149-157.  
"Response of chlorophyll fluorescence to dynamic light in three alpine species differing in plant architecture. "
- ② T. Kato, Tang Y., Gu S., Hirota M., Du M.Y., Li Y.N. & Zhao X.Q. (2006) *Global Change Biology*, 12, 1285-1298.  
"Temperature and biomass influences on interannual changes in CO<sub>2</sub> exchange in an alpine meadow on the Qinghai-Tibetan Plateau. "
- ③ Y. Li, Zhang F., Liu A., Zhao L., Wang Q. & Du M. (2006) *Chinese Journal of Agrometeorology*, 27, 265-268, 272.  
"Responses of soil temperature and humidity to changes of vegetation coverage in alpine *Kobresia tibetica* meadow (in Chinese with English abstract). "
- ④ Y. Li, Zhao L., Wang Q., Du M., Gu S., Xu S., Zhang F. & Zhao X. (2006) *ACTA Agrestia Sinica*, 14, 72-76.  
"Estimation of biomass and annual turnover quantities of *Potentilla fruticosa* shrub (in Chinese with English abstract). "
- ⑤ Y. Li, Zhao L., Xu S., Yu G., Du M., Wang Q., Sun X., Tang Y., Zhao X. & Gu S. (2006) *Journal of Glaciology and Geocryology*, 28, 76-84.  
"Plant community structure and ecological characteristics of the alpine wetland in Haibei area of Qilian Mountains (in Chinese with English abstract). "
- ⑥ H. Shen, Tang Y. & Washitani I. (2006) *Journal of Plant Research*, 119, 257-264.  
"Morphological plasticity of *Primula nutans* to hummock-and-hollow microsites in an alpine wetland. "
- ⑦ L. Zhao, Xu S., Li Y., Tang Y., Zhao X., Gu S., Du M. & Yu G. (2006) *ACTA Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 26, 133-142.  
"Relations between carbon dioxide fluxes and environmental factors of *Kobresia humilis* meadow and *Potentilla fruticosa* meadows. "
- ⑧ H.K. Zhou, Tang Y., Zhao X.Q. & Zhou L. (2006) *Pakistan Journal of Botany*, 38, 1055-1069.  
"Long-term grazing alters species composition and biomass of a shrub meadow on the Qinghai-Tibet Plateau. "

- ⑨ M. Hirota, Kawada K., Hu Q.W., Kato T., Tang Y., Mo W.H., Cao G.M. & Mariko S. (2007) *Limnology*, 8, 161-170.  
"Net primary productivity and spatial distribution of vegetation in an alpine wetland, Qinghai-Tibetan Plateau. "
- ⑩ Y. Tang & Li S. (2007). The heterogeneity of light environment and its ecological consequences. In: *Modern Ecology (in Chinese)* (ed. Wu J). China Higher Education Press Beijing and Springer-Verlag Heidelberg Beijing.
- ⑪ Y. Zhang, Liu C.M., Tang Y. & Yang Y. (2007) *Journal of Geophysical Research-Atmospheres*, 112.  
"Trends in pan evaporation and reference and actual evapotranspiration across the Tibetan Plateau."
- ⑫ Y. Zhang, Tang Y., Jiang J. & Yang Y. (2007) *Science in China Series D-Earth Sciences*, 50, 113-120.  
"Characterizing the dynamics of soil organic carbon in grasslands on the Qinghai-Tibetan Plateau."
- ⑬ J. Chen, Yamamura Y.ori Y., Shiyomi M., Yasuda T., Zhou H., Li Y. & Tang Y. (2008) *Ecological Research*, DOI 10.1007/s11284-007-0423-7.  
"Small-scale species richness and its spatial variation in an alpine meadow on the Qinghai-Tibet Plateau."
- ⑭ S. Gu, Tang Y., Cui X.Y., Du M., Zhao L., Li Y., Xu S.X., Zhou H., Kato T., Qi P.T. & Zhao X. (2008) *Journal of Geophysical Research-Atmospheres*, 113, 113, D08118, doi:10.1029/2007JD009173.  
"Characterizing evapotranspiration over a meadow ecosystem on the Qinghai-Tibetan Plateau. "
- ⑮ T. Kato & Tang Y. (2008) *Global Change Biology*, 14, 2333-2348.  
"Spatial variability and major controlling factors of CO<sub>2</sub> sink strength in Asian terrestrial ecosystems: evidence from eddy covariance data. "
- ⑯ T. Ohtsuka, Hirota M., Zhang X., Shimono A., Senga Y., Du M., Yonemura S., Kawashima S. & Tang Y. (2008) *Polar Science*, 2, 277-285.  
"Soil organic carbon pools in alpine to nival zones along an altitudinal gradient (4400-5300 · m) on the Tibetan Plateau. "
- ⑰ H. Shen, Tang Y., Muraoka H. & Washitani I. (2008) *Journal of Plant Research*, 121, 191-200.  
"Characteristics of leaf photosynthesis and simulated individual carbon budget in *Primula nutans* under contrasting light and temperature conditions. "
- ⑱ Y. Yang, Fang J.Y., Tang Y., Ji C.J., Zheng C.Y.e J.S. & Zhu B.A. (2008) *Global Change Biology*, 14, 1592-1599.  
"Storage, patterns and controls of soil organic carbon in the Tibetan grasslands. "
- ⑲ Y. Zhang, Yu Q., Jiang J.I.E. & Tang Y. (2008) *Global Change Biology*, 14, 757-767.  
"Calibration of Terra/MODIS gross primary production over an irrigated cropland on the North China Plain and an alpine meadow on the Tibetan Plateau. "
- ⑳ J. Chen, Gu S., Shen M., Tang\* Y. & Matsushita B. (2009) *International Journal of Remote Sensing* (in press).  
"Estimating aboveground biomass of grassland having a high canopy cover: an exploratory analysis of *in situ* hyperspectral data. "
- ㉑ **J. Chen, Shen M. & Kato T. (2009) *Journal of Plant Ecology* 2, 173-185.**  
**"Diurnal and seasonal variations in light-use efficiency in an alpine meadow ecosystem: causes and implications for remote sensing. "**<sup>2</sup>
- ㉒ J. Chen, Shen M.G., Zhu X.L. & Tang Y. (2009) *Ecological Indicators*, 9, 818-823.

---

<sup>2</sup> ボルド字体の論文は *Journal of Plant Ecology* の特集論文を示す

- "Indicator of flower status derived from in situ hyperspectral measurement in an alpine meadow on the Tibetan Plateau. "
- ②③ X.Y. Cui, Gu S., Wu J. & Tang Y. (2009) *Ecological Research*, 24, 645-653.  
"Photosynthetic response to dynamic changes of light and air humidity in two moss species from the Tibetan Plateau. "
- ②④ **D. Hirose, Shirouzu T., Hirota M., Ohtsuka T., Senga Y., Du M., Shimono A. & Zhang X. (2009) *Journal of Plant Ecology*, 2.**  
**"Species richness and species composition of fungal communities associated with cellulose decomposition at different altitudes on the Tibetan Plateau. "**
- ②⑤ **M. Hirota, Zhang P., Gu S., Du M., Shimono A., Shen H., Li Y. & Tang Y. (2009) *Journal of Plant Ecology*, 2, 197-206.**  
**"Altitudinal variation of ecosystem CO<sub>2</sub> fluxes in an alpine grassland from 3600 to 4200m. "**
- ②⑥ M. Saito, Kato T. & Tang Y. (2009) *Global Change Biology*, 15, 221-228.  
"Temperature controls ecosystem CO<sub>2</sub> exchange of an alpine meadow on the northeastern Tibetan Plateau. "
- ②⑦ **H. Shen, J. K., Zhao X. & Tang Y. (2009) *Journal of Plant Ecology*, 2, 207-216.**  
**"Leaf photosynthesis and simulated carbon budget of *Gentiana straminea* from a decade-long warming experiment. "**
- ②⑧ H. Shen, Tang Y. & Washitani I. (2009) *Ecological Research*, 24, 75-81.  
"Ecological responses of *Primula nutans* to centimeter-scale topographic and environmental variability in an alpine wetland. "
- ②⑨ M. Shen, Chen\* J., Tang Y. & Zhu X. (2009) *Canadian Journal of Remote Sensing*(in press).  
"Yellow flower can decrease NDVI and EVI values:Evidence from a field experiment in an alpine meadow. "
- ③⑩ **M. Shen, Tang Y., Klein J., Zhang P., Gu S., Shimono A. & Chen J. (2009) *Journal of Plant Ecology*, 1, 247-257.**  
**"Estimation of aboveground biomass using in situ hyperspectral measurements in five major grassland ecosystems on the Tibetan Plateau. "**
- ③⑪ **S. Suh, Lee E. & Lee J. (2009) *Journal of Plant Ecology*, 2, 225-231.**  
**"Temperature and moisture sensitivities of CO<sub>2</sub> efflux from lowland and alpine meadow soils."**
- ③⑫ **Y. Tang, Wan S., He J. & Zhao X. (2009) *Journal of Plant Ecology*, 2, 169-171.**  
**"Foreword to the special issue: looking into the impacts of global warming from the roof of the world. "**
- ③⑬ Y. Wu, Tan H., Deng Y., Wu J., Xu X., Wang Y., Tang Y., Igashi T. & Cui X. (2009) *Global Change Biology*  
"Partitioning pattern of carbon flux in a Kobresia grassland on the Qinghai-Tibetan Plateau revealed by field <sup>13</sup>C pulse-labeling. . "
- ③⑭ Y. Yang, Fang J., Smith P., Tang Y., Chen a., Ji C., Hu H., Rao S., Tan K. & He J. (2009) *Global Change Biology*, doi: 10.1111/j.1365-2486.2009.01924.x.  
"Changes in topsoil carbon stock in the Tibetan grasslands between the 1980s and 2004. "
- ③⑮ **P. Zhang, Hirota M., Shen H., Yamamoto A., Mariko S. & Tang Y. (2009) *Journal of Plant Ecology*, 2, 187-196.**  
**"Characterization of CO<sub>2</sub> flux in three Kobresia meadows differing in dominant species. "**
- ③⑯ P. Zhang, Tang Y., Hirota M., Yamamoto A. & Mariko S. (2009) *Soil Biology & Biochemistry*, 41, 663-670.  
"Use of a regression method to partition sources of ecosystem respiration in an alpine meadow. "

- ③⑦ C. Li, Shimono A., Shen H. & Tang Y. (2010) *Journal of Plant Ecology* 3, 9-15  
 "Phylogeography of *Potentilla fruticosa*, an alpine shrub on the Qinghai-Tibetan Plateau. "
- ③⑧ W. Ren, Tan H., Wu J., Deng Y., Wu Y., Tang Y. & Cui X. (2010) *Journal of Plant Ecology* 3, 17-24  
 "UV light spectral response of photosynthetic photochemical efficiency in alpine mosses. "
- ③⑨ M. Shen, Chen J., Zhu X., Tang Y. & Chen X. (2010) *International Journal of Remote Sensing*, in press.  
 "Do flowers affect biomass estimate accuracy from NDVI and EVI? "
- ④⑩ A. Shimono, Ueno A., Tsumura T. & Tang Y. (2010) *Heredity*, in press.  
 "Range shifts of *Potentilla fruticosa* on the Qinghai-Tibetan Plateau during glacial and interglacial periods revealed by chloroplast DNA sequence variation "
- ④⑪ A. Shimono, Zhou H., Shen H., Hirota M., Ohtsuka T. & Tang Y. (2010) *Journal of Plant Ecology* 3, 1-7.  
 "Patterns of plant diversity at high altitudes on the Qinghai-Tibetan Plateau. "
- ④⑫ K. Tan, Ciais P., Piao S., Wu X., Tang Y., Vuichard N., Liang S. & Fang J. (2010) *Global Biogeochemical Cycles*, in press.  
 "Application of the ORCHIDEE global vegetation model to evaluate biomass and soil carbon stocks of Qinghai-Tibetan grasslands. "
- ④⑬ X. Zhang, Gu S., Zhao X., Cui X. & Tang Y. (2010) *JGR-Atmospheres* in press.  
 "Radiation partitioning and its relation to environmental factors above a meadow ecosystem on the Qinghai-Tibetan Plateau

(2) 口頭発表 (ポスター発表を含む)

- ① 大塚俊之、廣田充、下野綾子、唐艷鴻：第53回日本生態学会新潟大会（2006）  
 「チベット高山草原の標高傾度に伴う土壌炭素蓄積量の変化」
- ② 唐艷鴻、沈海花、張鵬程 & 周華坤：(2007). 第54回日本生態学会大会 松山、愛媛県。  
 「チベット草原における植物種数と地上部バイオマスの関係。」
- ③ 白水貴、廣田充、大塚俊之、千賀有希子、杜明遠、下野綾子、唐艷鴻：第54回日本生態学会大会（2007）  
 「チベット高山草原の標高傾度に伴うセルロース分解と微小菌類相の関係。」
- ④ 広田充、張鵬程、古松 & 唐艷鴻：第54回日本生態学会大会（2007）。  
 「青海・チベット高山草原におけるCO<sub>2</sub>フラックスの空間変動特性。」
- ⑤ 杜明遠、川島茂人、李英年、古松、趙亮、趙憲州 & 唐艷鴻：日本農業気象学会2007年春季大会。  
 「チベット高原における気温と標高の関係について(初報)」
- ⑥ 沈海花、李瑞成、下野綾子、古松、唐艷鴻、鷲谷いづみ：第54回日本生態学会大会（2007）  
 「チベット高原における標高に伴う開花植物のバイオマスアロケーション」
- ⑦ Y. Tang: Eco Summit 2007, Beijing, China, 2007.  
 "Potential strength of carbon sink in different grassland ecosystems on the Qinghai-Tibetan Plateau"
- ⑧ X. Cui and Y. Tang: Eco Summit 2007, Beijing, China, 2007  
 "Linking architecture with physiology in alpine plants with contrasting statures"
- ⑨ X. Zhao, A. Julia and Y. Tang: Eco Summit 2007, Beijing, China, 2007

“Climate change and its ecological impacts- The evidences from the field experiments on northeastern Tibetan Plateau”

- ⑩ A. Shimono, S. Ueno, S. Gu, X. Zhao, Y. Tsumura and Y. Tang: 10th Symposium of the International Organization of Plant Biosystematists, Vysoke Tatry, Slovakia, July 2008  
“Repeated range shifts of *Potentilla fruticosa* during glacial and interglacial periods on the Qinghai-Tibetan Plateau revealed by chloroplast DNA sequence variation”
- ⑪ 廣田充、張鵬程、高橋健太、根岸正弥、下野綾子、沈海花、唐艷鴻：第55回日本生態学会福岡大会（2008）  
「チベット高山草原の標高傾度に伴う生態系CO<sub>2</sub>フラックスの特性」
- ⑫ 沈海花、唐艷鴻、Klein J、趙新全：第55回日本生態学会福岡大会（2008）  
「温度上昇実験条件下*Gentiana straminea* の光合成順応」
- ⑬ 下野綾子、上野真義、津村義彦、古松、唐艷鴻：第55回日本生態学会福岡大会（2008）  
「チベット高原の矮性低木キンロバイの遺伝的多様性」
- ⑭ 八代裕一郎、志津庸子、廣田充、大塚俊之、下野綾子、沈海花、杜明遠、唐艷鴻：第56回日本生態学会盛岡大会（2009）  
「チベット高山草原における標高傾度に伴う低木金露梅群落と生態系CO<sub>2</sub>フラックスの変化」
- ⑮ 廣田充、大塚俊之、古松、八代裕一郎、志津庸子、下野綾子、沈海花、杜明遠、唐艷鴻：第56回日本生態学会盛岡大会（2009）  
「家畜の被食が制御するチベット高山草原の生態系構造と炭素循環」
- ⑯ 廣田充・古松・沈海花・唐艷鴻：日本生態学会（2010）  
「日中と夜間の生態系呼吸の違い：チベット草原における夏季と冬季の観測から分かったこと」

### （3）出願特許

なし

### （4）受賞等

- ① 第55回日本生態学会福岡大会 ポスター優秀賞「物質循環部門」
- ② 第55回日本生態学会福岡大会 ポスター優秀賞「分子部門」

### （5）一般への公表・報道等

- ① 2006年国立環境研究所公開シンポジウム「アジアの環境と私たち」において、講演内容の一部として広く紹介した。
- ② 2007年3月2日に国立環境研究所において、日中共同のワークショップを開催し、これまでに得られた結果を公開した。
- ③ 2008年NHKの番組「ちょっと変だぞ日本の自然Ⅲ風が吹けば〇〇が…大変だSP」の一部協力
- ④ 大学の講義を通じて、本研究成果の紹介・普及を行った。
- ⑤ 国際会議や外国訪問の際、本研究の成果を紹介し、高い評価を受けた。
- ⑥ 2006年国立環境研究所公開シンポジウム、ポスター発表で一部の結果を紹介する。