

課題名 D-0904 気候変動に対する森林帯-高山帯エコトーンの多様性消失の実態とメカニズムの解明

課題代表者名 工藤 岳(北海道大学地球環境科学研究院環境生物学部門陸域生態学分野)

研究実施期間 平成21～23年度

累計予算額 64,975千円(うち23年度 20,885千円)
予算額は、間接経費を含む。

研究体制

- (1) 山岳生態系における植生変動の定量化に関する研究(酪農学園大学)
- (2) 山岳生態系の植物群集解析と環境変動への応答メカニズムの解明(北海道大学)
- (3) 山岳生態系の物質循環過程解析と環境変動への応答メカニズムの解明(東北大学)
- (4) 山岳植物群集の遺伝的多様性維持メカニズムに関する研究(信州大学)

研究概要

1. はじめに(研究背景等)

山岳生態系は生物多様性のホットスポットであり、水源涵養、レクリエーションなどさまざまな生態系サービスを有する。一方で、地球温暖化は山岳生態系の生物に最も深刻な影響を及ぼすと予測されている。山岳生態系の生物多様性は、標高傾度や微環境のモザイク構造により形成されており、気候変動による山岳生態系の影響を予測することは難しく、その評価手法についても不明点が多い。地球温暖化が生物多様性に及ぼす影響は、立地環境の変化、生理的ストレス、個体群動態や分布域の変化、そして群集組成や植生変化など、さまざまなスケールの生態プロセスが関係している(図1)。そのため、山岳生態系の保全管理には、それぞれの山岳生態系の特徴を理解し、生態系変化の検出と定量化を行い、変化のメカニズムの解明を行う必要がある。そして、適切な将来予測に基づいて、生物多様性の影響評価と保全対策の選定を行うことが重要である。本課題ではこのような視野に立ち、分野横断的な生態系評価手法の提示を目指すものである。本研究課題では、4つのサブグループが景観レベル、群集・生態系レベル、個体群レベル、遺伝子レベルで行った研究成果を統合し、山岳生態系の現状評価、多様性消失メカニズムの解明、地域性に基づいた将来予測、生態系監視体制の確立、生態系影響評価の提示を行うものである。

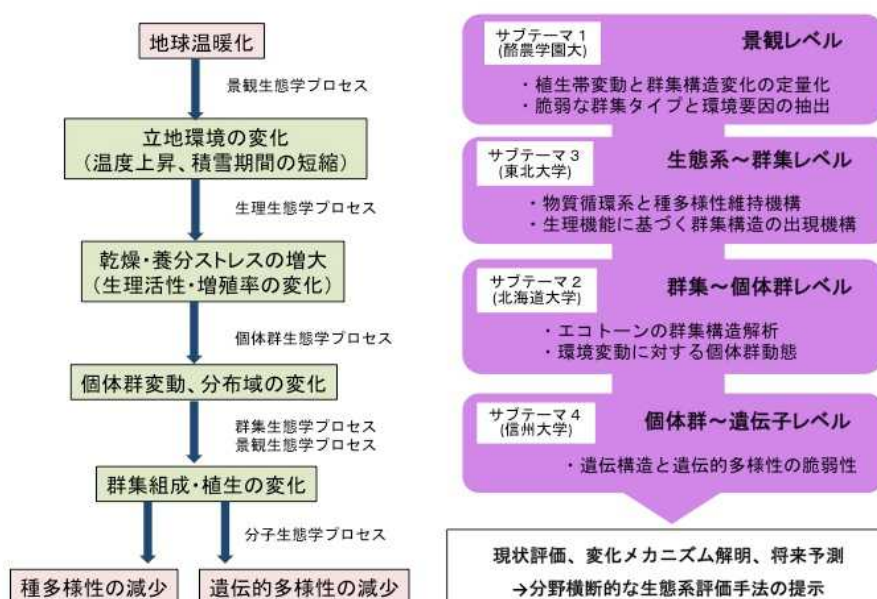


図1. 地球温暖化が引き起こす生態学的プロセス(左図)と、本研究課題の研究組織と役割分担(右図)。

2. 研究開発目的

景観レベルのアプローチでは、航空写真を用いた広域スケールでの植生変動を定量化し、自動識別により迅速に画像処理できる手法を開発する。また、衛星マイクロ波の後方散乱光解析により、植生密生地における土壌水分の推定モデルを開発し、土壌の乾燥化と植生変動の関連性を解析することにより、植生変化のリスクマップ作成への足がかりとする。

生態系～群集レベルのアプローチでは、衰退しつつある植生の特定と環境依存性について解析を行う。特に、オオシラビソ帯の変動と高層湿原の衰退に着目して、環境応答性の解析を行う。また、森林全体の物質循環が環境変化にどう影響を受けるのかをモニタリングする長期観測拠点を設置し、データの解析を行う。さらに、高層湿原の大きさと生物多様性の環境依存性について、温暖化実験やシミュレーション解析により予測する。

群集～個体群レベルでのアプローチでは、まず標高傾度に沿った種多様性の存在様式を一般化する。温暖化により植物の標高分布が変化した際に、全体的な種多様性がどのように影響を受けるのかを評価する基礎データの収集が目的である。また、高山帯で進行しているササの拡大やお花畑の縮小など、急速な植生変化メカニズムを解明するために、湿生お花畑の消失メカニズムとササ拡大による種多様性へのインパクトを定量化するための個体群追跡調査とササの刈取り実験を行う。さらに、気候変動に伴う森林帯の動向を予測するために、成長と乾燥ストレスの関連性を検出する手法を開発する。

個体群～遺伝子レベルのアプローチでは、まず日本の高山植物の遺伝的特徴を評価する解析手法を試みる。地理的に分布南限に位置する本州中部山岳域の遺伝的脆弱性を評価することを目的とする。また、標高傾度がもたらす植物個体群間の遺伝的多様性の形成メカニズムとして、遺伝子流動の制限による遺伝的分化と、送粉者からの選択圧による局所適応の結果としての生態的分化の可能性を評価する。

以上、さまざまなレベルのアプローチによる研究成果を統合し、分野横断的な生態系影響評価手法の枠組みを提示し、生態系影響評価プロトコル(生態系評価マニュアル)の作成への足がかりとする。

3. 研究開発の方法

(1) 山岳生態系における植生変動の定量化に関する研究

1) 植生変動の定量化モデルの開発

大雪山五色が原地域50haをモデル地区として、過去32年間の植生変動の定量化を試みた。変化の抽出のために、過去と現在の航空写真を使用して、三原色(赤(R)-緑(G)-青(B))で新たに合成画像を作成する手法を開発した。1977年に撮影した航空写真からササ、低木、高山植物の分布がはっきり判別できる指数(gNAVI)を算出し、R-G-B三原色のRとBを入力する。また、2009年に撮影した航空写真から同様にgNAVIを算出し、R-G-B三原色のGを入力する。出力画像から紫、緑、及び白(あるいは黒)の三色の画像を得られる。紫色は植生減少地域を示し、緑色は植生の増加地域を示し、それらの彩度の変化は植生増加の大きさを示すものである。

2) 広域における土壌水分の季節変動の推定

従来の研究では、植生密生域における土壌水分の推定は植物層(キャノピー)に干渉され精度が低くほぼ不可能とされてきた。本研究はマイクロ波Lバンドのデータを用いて、植物の季節変動が後方散乱光に作用する透過性と干渉性の差を利用し、季節毎にマイクロ波の後方散乱係数を算出し、季節間の差分によって地表面の粗度の影響を取り除くという手法で土壌水分の季節変動の推定を試みた。土の粒子の比誘電率と水の比誘電率には大きな差がある。このため、土壌に含まれる水分の量が多くなると、土壌全体の比誘電率は大きくなり、後方散乱強度は強くなる。この特徴を利用し、ALOS/PALSAR L-bandデータから後方散乱係数を算出し、観測した地域の土壌水分量を推定し、現地での計測値と比較してその制度の検証を行った。

(2) 山岳生態系の植物群集解析と環境変動への応答メカニズムの解明

1) エコトーンに沿った種多様性の存在様式に関する研究

森林限界を挟んだ森林帯上部から高山帯下部にかけての植物群集組成と種多様性の変化様式を一般化するために、日本国内14山域とカナダ・ニュージーランド各5山域で植生調査を行なった。植生データは単位面積あたりの出現種数(α 多様度)と各標高間で群集類似度を比較することにより、多様性の標高変化を山域間で比較した。特に、日本の山岳域と諸外国の中緯度山岳域で、森林帯-高山帯エコトーンに沿った多様性変化様式に違いが見られるのかどうかに着目した。

2) チシマザサの分布拡大に関する研究

チシマザサの拡大が確認されている大雪山五色が原地域で、ササ群生地を中心部から末端部にかけて6つの調査区を2008年に設け、対照区と刈取区に2分割し、ササの発達度合いと高山植物の多様性への影響を2011年まで経年的に定量化した。刈取区では、毎年8月下旬にササの地上部を刈取り、バイオマスの計測を行った。特に、対照区におけるササの発達速度と、刈取区における高山植生の回復過程に着目した。

3) お花畑の消失プロセスに関する研究

大雪山系で急速な衰退が報告された湿生草原の代表種ハクサンイチゲ個体群の動態を、雪解け時期の異なる3個体群で比較し、推移行列モデルを用いた個体群動態予測を行った。特に、雪解けの早い個体群では土壌乾燥化により生理的ストレスが増大し、繁殖活性が低下するかどうかに着目した。乾燥ストレスの尺度として、葉の気孔伝導度と土壌含水率を比較した。

4) 森林動態の生理ストレスからの予測に関する研究

温暖化がもたらす気温変化以外の気候改変作用として降水量の変化を介した水分ストレスに着目し、樹木の生長が温度と水分ストレスに対してどのように応答するのかを評価した。北海道阿寒地域と東大雪地域において、アカエゾマツをモデル植物として解析した。成長錐で過去20年分の年輪を採取し、年輪幅の計測により肥大成長を、材の炭素同位体比の計測により各年度の水分ストレスの度合いを評価した。そして、過去の気候データとの対応により、温度と降水量に対する樹木の生長応答を異なる標高間で比較した。

(3) 山岳生態系の物質循環過程解析と環境変動への応答メカニズムの解明

1) 空中写真解析

1967年と2003年の空中写真からオオシラビソ個体群の動態を解析した。さらに、新規参入と死亡率について環境(標高・湿原からの距離など)への依存性を最小二乗法で推定し、個体群動態モデルを構築した。

2) 森林物質循環解析

八甲田山のブナ帯・オオシラビソ帯・混交帯に400mから1400mまで様々な標高にプロットを作成し、成長錐コアによる材成長、葉リター生産、リター分解、土壌呼吸、土壌窒素無機化速度を調べた。

3) 湿原構成植物生理生態解析

八甲田山の標高600mと1200mの湿原にて構成種の光合成特性と受光量の季節変化を調べ、各種の年間光合成量を推定した。また、標高900mの湿原にオープントップチャンバーを設置し、温暖化実験を行い、植物の光合成特性を調べた。

4) 湿原の脆弱性評価

八甲田山の28湿原にて植生調査および葉の機能特性の調査を行った。湿原群集における多様性の空間スケールリングと、入れ子構造の理論をベースとした種の消失プロセスの推定を行った。種の消失プロセスのシミュレーションモデルを構築し、機能的な多様性の変化予測を行った。これに基づき、脆弱性評価地図を作成した。

(4) 山岳植物群集の遺伝的多様性維持メカニズムに関する研究

1) 周北極分布する日本産高山植物の系統地理的な起源と遺伝的多様性

高山植物の地史的な遺伝情報を得るために、クロマメノキについて日本の4山岳域およびカムチャッカから得られた計30個体を対象に葉緑体DNAによる系統解析を行った。また、日本列島に遺存分布する周北極植物種の遺伝的脆弱性を評価するために、チョウノスケソウを対象として、日本の7集団および国外の6集団から採取したサンプルについて、マイクロサテライトDNA(9遺伝子座)に基づいて遺伝的多様性を推定した。

2) 山岳植物の標高傾度に沿った遺伝的・生態的分化の維持過程

サラシナショウマの3生態型について、その標高分布および生態的形質の調査を行うとともに、中部山岳域の14地点から採取したサンプルについて、核DNAのITS領域とAFLPを用いた系統解析および集団遺伝解析を行った。中部山岳域の3山域(乗鞍岳、美ヶ原、八ヶ岳)の標高の異なる9地点においてヤマホタルブクロを採取し、マイクロサテライトマーカー(3遺伝子座)に基づいて集団間の遺伝的距離を推定し、標高間の遺伝子流動の評価を行った。乗鞍岳などの各標高において、ヤマホタルブクロとウツボグサの花形態形質の測定および送粉者種構成の調査を行った。標高の上下ですみ分けている近縁な2種のスミレ、アケボノスミレとナガバノスミレサイシン及びその種間雑種ナガバノアケボノスミレについて、アケボノスミレとナガバノスミレサイシンの分布境界域からの74個体を用いてAFLP解析と雑種判別をおこない、混生地における交雑の実態を明らかにした。

4. 結果及び考察

(1) 山岳生態系における植生変動の定量化に関する研究

1) 植生変動の定量化モデルの開発

1977年と2009年の航空写真は赤(R)-緑(G)-青(B)の三バンドがあり、トゥルーカラーで表示できた。ササは他の植生と比べて最も黄緑色に見え、識別が容易であった。この特徴を利用し、gNDVIを算出した。ササはgNDVI画像で高い値を示した。1977年のgNDVI₁₉₇₇を赤と青色に設定し、2009年のgNDVI₂₀₀₉を緑色に設定することにより合成画像が得られた。合成画像上で、緑色部分はササと低木(主にハイマツ)が増加した場所を示し、そのうち黄緑色部分は低木が増加した部分を示し、深緑色部分はササのみの拡大場所を示している。合成画像を基に植生の分類を行い、ササ、低木(ハイマツ)と湿生高山植物の32年間の変動を定量化することができた。その結

果、32年間で湿生高山植物群落の占める面積が52%減少し、換わってササとハイマツが顕著に分布を拡大していた。特にササの分布域は、115%も拡大したことが分かった。ササと低木の増加地域は東～南東向き斜面の緩傾斜地が顕著で、特にササは日当たりの良い雪解けが早い場所で拡大傾向にあった。

2) 広域における土壌水分の季節変動の推定

2時期のマイクロ後方散乱係数の差分から推定した土壌水分の季節変動を図2に示した。融雪期である6月下旬～7月上旬は、五色ヶ原全域において湿潤な状態であることが確認できた。しかし8月になると広域において土壌が乾燥状態であることが確認でき、9月以降に土壌の乾燥化がさらに進行していることが示された。ササの分布拡大が進行している地域では、特に土壌乾燥化が進行している傾向が示された。

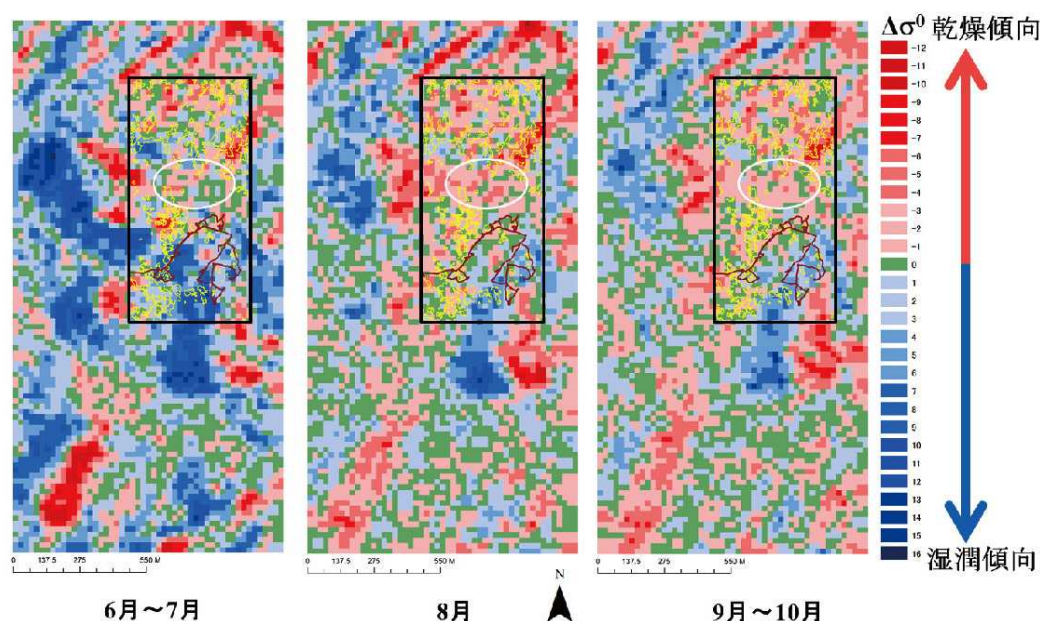


図2. 五色ヶ原における土壌水分の季節変動（赤色は乾燥化の傾向を示し、青色は湿潤傾向を示す）。ササ密生地域（黄色部分）は顕著な乾燥化の傾向にあることが示された。

(2) 山岳生態系の植物群集解析と環境変動への応答メカニズムの解明

1) エコトーンに沿った種多様性の存在様式に関する研究

日本の山岳域における維管束植物の出現種数は森林帯で最も多く、高山帯で少なくなる傾向が認められた。一方で、カナダとニュージーランドでは森林帯から移行帯にかけて出現種数の顕著な増加傾向が認められ、 α 多様度は高山帯で最も高かった。植生帯間の群集類似度を比較すると、日本では森林帯と森林限界移行帯は比較的似通った種構成を示すが、高山帯で大きく種構成は変化していた。すなわち、森林限界周辺部の植物群集は主に森林帯構成種により形成されているが、高山帯の植物群集はそれとは異なる固有の種構成を有していることが示された。これに対してカナダでは、森林の有無に関わらず標高に沿って種組成が緩やかに変化していく傾向が見いだされた。一方で、ニュージーランドでは、森林帯と移行帯の群集類似度が0.11と低いのに対して、移行帯と高山帯の類似度は0.49と極めて高かった。このような標高に沿った群集組成の地域性は、温暖化による森林限界の移動が種多様性に及ぼす影響は、地域により異なる可能性を示唆している。

2) チシマザサの分布拡大に関する研究

2011年の対照区のササ稈密度は、プロット設定時の2008年と比べて末端部で4.0倍、周辺部で1.6倍、密生部で1.6倍の増加であった。本調査地においてチシマザサは確実に増大傾向にあることが明らかとなった。刈取り処理区のササ稈高はいずれのプロットにおいても20 cm程度と小さく、刈取区の地上部バイオマスは、密生部においては対照区のバイオマスのわずか1%程度にとどまっていた。すなわち、地上部刈取りは、稈密度の減少にはそれほど貢献しないが、稈サイズとバイオマス蓄積を大きく減少させる効果があることが示された。

方形区あたりの出現種数は、末端部で平均17～18種、周辺部で12～20種、密生部で3～10種と、ササの密生地では顕著に減少した。ササの刈取りは出現種数を増加させ、その傾向は密生部で顕著であることが判明した。解析の結果、ササの刈取り効果が種多様度に有意な正の効果を及ぼしていることが示された。以上の結果より、ササの除去により3年間という短期でも高山植生の種多様性が回復することが実験的に示された（図3）。

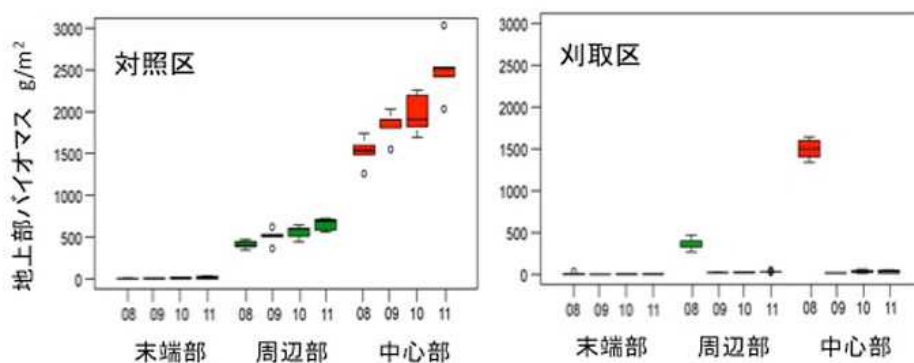


図3. ササ刈取り実験の地上部バイオマス(推定値)の経年変化. 刈取区では2008年に地上部刈取りを行った. 対照区では年々バイオマスが増大するが、刈取区ではバイオマスが低く保たれている.

3) お花畑の消失プロセスに関する研究

土壌水分・気孔伝導度ともに季節を通じて雪解けの最も早い場所で低かった。雪解けの最も早い場所の個体群では平均個体群成長率が低く、小さいサイズへの偏向があり、全体に占める繁殖個体の割合も3%と低かった。一方で、雪解けの最も遅い場所では個体数が低いにも関わらず繁殖個体の占める割合は13%と最も高かった。推移行列の解析結果から、雪解けの早い場所での個体群成長率の低さは、成長の遅延・後退による繁殖サイズへ移行率の低さと、繁殖個体が小さいことによる花数・結実種子供給数が低いことに起因していることがわかった。つまり、繁殖個体数の少なさが実生供給を低下させて個体群の衰退を引き起こしており、その原因として生育期の乾燥ストレスが考えられた。以上の結果より、大雪山五色ヶ原で進行している湿生お花畑の消失は、雪解けの早期化に伴う土壌乾燥化の影響によるものと推定された。

4) 森林動態の生理ストレスからの予測に関する研究

雄阿寒岳の高標高では夏季気温と同位体比に正の相関、年輪成長と同位体比に負の相関が見られたことから、乾燥化により成長が抑制され、森林限界が規定されている可能性が示唆された。一方、雄阿寒岳よりも降水量の多い東大雪山系では、夏季気温と年輪成長、および年輪成長と同位体比に正の相関が認められ、乾燥ストレスの影響が小さく、森林限界は温度環境により規定されていることが示唆された。雄阿寒岳の低・中標高では年輪成長と同位体比に明瞭な相関関係は認められず、水分ストレスの関与は小さいと考えられた。これらの結果は、雄阿寒岳では温暖化に伴う森林帯の上昇は起きにくい、西クマネシリでは温度上昇に伴い森林限界が上昇する可能性を示唆するものである。

(3) 山岳生態系の物質循環過程解析と環境変動への応答メカニズムの解明

1) 空中写真解析

オオシラビソの現在の分布を解析し、潜在分布地図を作成し、将来予測を行った。湿原周辺と高標高域がレフュージアとなり得ることを発見した。さらに、過去と現在の個体数変動を解析し、個体数が高標高で増加し、低標高で減少したことを発見した。この結果をもとに個体群動態シミュレーションモデルを構築し、オオシラビソの将来の分布予測を行った(図4)。



図4. 個体群動態モデルを用いたオオシラビソ個体数分布の将来予測.

2) 森林物質循環解析

炭素循環については、予想された通りどのプロセスにおいても低標高ほど高かった。このうち土壌呼吸速度の

温度依存性が、特に高標高域で高いことが明らかとなった。このことは、気温上昇による土壌からの炭素放出が高標高域ほど大きいことを意味する。高標高域の炭素貯留能力が温暖化によって低下することが危惧される。

3) 湿原構成植物生理生態解析

湿原構成種の年間炭素獲得量を計算した結果、高標高では常緑種と落葉種は同等の炭素獲得量をもっていたが、低標高では常緑種の炭素獲得量が落葉種に比べ低いことが明らかとなった。暖かい環境では常緑種は炭素獲得において不利であることが示唆され、温暖化によって常緑種の衰退が起こることが予測された。

4) 湿原の脆弱性評価

八甲田山の28湿原の多様性の解析を行い、八甲田全体の湿原群集が入れ子構造を持つことなどを明らかにした。この入れ子構造理論をベースとした種の消失プロセスのシミュレーションモデルを構築し、機能的多様性の変化予測を行った。湿原によって脆弱性に大きな差があることが明らかとなり、標高が高く、他の湿原から孤立しているほど脆弱であることが示唆された。このモデルに基づき、脆弱性評価地図を作成した。

(4) 山岳植物群集の遺伝的多様性維持メカニズムに関する研究

1) 周北極分布する日本産高山植物の系統地理的な起源と遺伝的多様性

クロマメノキには、北極・アルプス系統、環大西洋系統およびベーリンジア系統の3大系統が存在するが、日本列島から検出されたハプロタイプは全てベーリンジア系統に属することが明らかになった。ベーリンジアは、現在のベーリング海峡にあたる地域に該当し、寒地性植物の重要なレフュージアだと考えられている。日本に遺存する他の周北極植物種の大陸起源地を検討する際の重要な視点が得られた。

チョウノスケソウの遺伝的多様性は、高緯度から低緯度に向かうほど減少し、分布南限の日本において極端に低レベルであった(図5)。中でも本州中部、特に南アルプスでは遺伝変異の喪失が顕著であり、高緯度と比較すると最大で約90%もの遺伝的多様性が消失していることが明らかになった。遺伝的多様性が喪失した集団では近交係数が高く、小集団化に伴う近親交配の増加が遺伝的多様性の消失を促進したと考えられる。

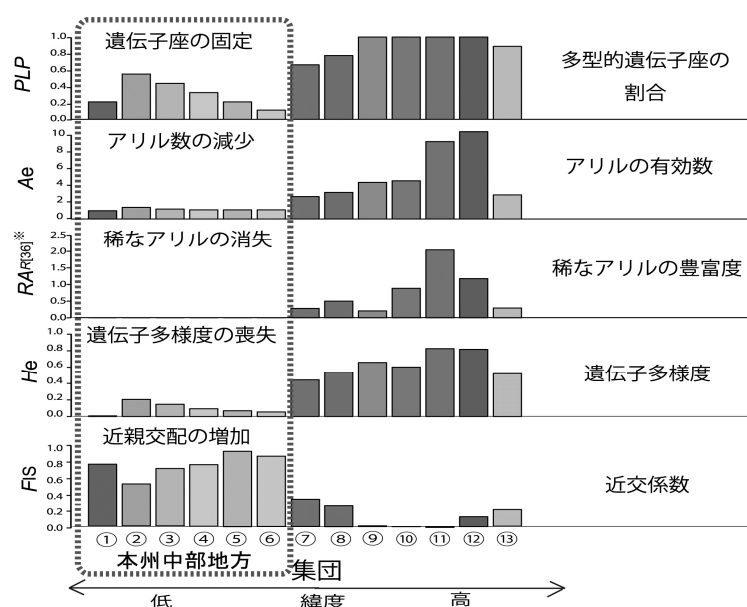


図5. チョウノスケソウの分集団内の遺伝的多様性。①悪沢岳、②ハケ岳、③木曽駒ヶ岳、④杓子岳、⑤鉢ヶ岳、⑥雪倉岳、⑦大雪山、⑧長白山(中国)、⑨カナナスキス(カナダ)、⑩ケブネケーゼ(スウェーデン)、⑪トゥーリック・レイク(アラスカ)、⑫デナリ(アラスカ)、⑬ニーオルセン(スバルバル諸島)。

2) 山岳植物の標高傾度に沿った遺伝的・生態的分化の維持過程

サラシナショウマのType I は高標高、Type IIは中標高、Type IIIは低標高に分布し、核DNAのITS領域を用いた系統樹ではType IIの系統とType I+IIIの系統が分かれた。さらにAFLP解析の結果、Type IとIIIの間でも遺伝子流動が制限されていることが明らかになったことから、3タイプは遺伝的にも生態的にも、標高間で分化していることが明らかになった。

ヤマホタルブクロの花形質は、標高が上がるにつれて小さくなっていく傾向が認められた。送粉者相は標高によって変化し、標高が上がるにつれ優占種が小型種へと置き換わっていた。これらのことから、標高間における花サイズの変異は、標高によって異なる送粉者サイズに適応した結果と考えられた。一方、集団間の遺伝分化

は、標高の違いが地理的距離による隔離ほど遺伝的分化に寄与しておらず、送粉者が異なっても遺伝子流動は生じていることが判明した。

ウツボグサでも各標高での花筒長の長短は、訪花マルハナバチ種の中舌長の長短と一致し、低標高では中型種ウスリーマルハナバチに適応した花サイズが維持されており、高標高では地点によって大型種のナガマルハナバチ適応と小型種のヒメマルハナバチ適応という二極化した適応が起こっていると考えられた。

アケボノスミレは比較的乾燥した南斜面～尾根沿い、ナガバノスミレサイシンは北側斜面に生育しており、雑種はその分布が接触する区域にのみ分布していた。AFLP解析による雑種判別を行なった結果、雑種の多くはF1個体であり、雑種後代は生じていない、もしくは生じていても長く生存できないと考えられ、両種の間には遺伝的融合を妨げる生殖隔離機構が作用していることが示された。

5. 本研究により得られた主な成果

(1) 科学的意義

サブテーマ1による植生変動の定量化の研究では、過去の航空写真に精密な幾何補正をすれば、近年に撮影したデジタル航空写真と比較することが可能となり、植生の長期変動を定量化することができることを示した。従来のアナログ的な目視分類は分類の精度が高く、より詳細な植生分布マップの作成が可能であるが、多くの手間と予算がかかる。変化の抽出を用いた「教師つき画像分類手法」は、広域における画像分類に適しており、安価で敏速な画像分類が可能であるが、詳細な植生判別が難しいというデメリットがある。二時期の画像を用いることにより、RGB色合成の三原色の原理を生かした変化の抽出モデルを提案することができた。この手法は変化地域の特定、変化量の抽出、及び長期変動の完全な定量化において非常に有効な手法であることが確認された。また、土壌水分の季節変動の推定の研究では、植生密生地域における植生の下層にある土壌水分の季節変動の推定に初めて成功した。この手法はマイクロ波の後方散乱係数の差分を算出する方法であり、大雪山のような悪天候が多い地域においても有効である。本研究で開発した手法では、多時期のマイクロ波後方散乱の画像を用いて、植生層による後方散乱への干渉性を取り除くことに成功し、土壌水分の季節変動を明らかにできた。本研究の手法は農作地や森林地域においても広く応用できる可能性がある。

サブテーマ2の一連の研究により、大雪山の高山帯で進行しているチシマザサとハイマツの拡大、ならびに湿生お花畑の縮小は、土壌の乾燥化と強い関連があることが明らかとなった。チシマザサの拡大は連鎖的に高山生態系の種多様性を減少させるが、ササの刈取りにより、比較的短期間で高山植生の回復が進行しうることが実験的に示された。この結果は、ササの動向によって引き起こされる高山植生の多様性評価に重要な知見を与えるものであり、また、今後の国立公園や保護地域での植生管理方法策定の際の指針となりうる。また、森林限界付近において、気温上昇による乾燥ストレスが樹木の成長を抑制する可能性があることが明らかとなった。この場合、気温上昇により必ずしも森林帯が上昇するとは限らず、地域によってはかえって下降する状況も存在し得る。低・中標高域では乾燥ストレスの影響の有無や方向性が山域により異なっており、温暖化に対する森林生態系の応答予測のために山域や標高の違いを考慮する必要性を示した。すなわち、温暖化に対する植生変動は、地域性を十分考慮する必要があることを提示できた。

サブテーマ3では、植生変化を予測するモデル開発に成功した。空中写真を用いた研究は多いが、潜在分布域を推定するときに用いた実際の分布が、真の潜在分布域と一致しているか、という問題と、予測された潜在分布域が正しいとしても、植物の分布変化がそれに追いつけるとは限らないという問題を残していた。本研究では過去の個体群動態に基づいた予測方法を開発した。この方法はこれらの問題を克服しており、画期的な予測手法であると考えられる。また、推定された種の消失プロセスを対象湿原ごとにシミュレーションし、種の減少による機能的多様性の変化を検証することで、将来的な環境変化に対する湿原の脆弱性の相対的評価を行い、脆弱性評価地図によるその可視化を実現した。このようなアプローチの開発は、保全生態学における新たな枠組みの構築、汎用可能な手法論の確立という点で根本的に重要である。実際の野外調査および既存の空間情報から得られる知見に立脚した湿原の脆弱性評価は、対象地域における保全区域の優先度の決定や、将来的な技術導入にあたっての科学的な意思決定基盤となることが期待できる。

サブテーマ4の遺伝子レベル研究により、高山植物の遺伝的脆弱性と、標高傾度に沿った遺伝的多様性の存在様式が明らかにされた。近年、北方由来の高山植物の系統関係や遺伝的分化についての研究がいくつか行われてきたが、実際に大陸のサンプルと比較した上で国内集団の遺伝的多様性の減少や集団間の遺伝的分化を論じた研究はほとんどなかった。本研究ではこの点について検討し、日本国内において遺伝的多様性の衰退がおこっており、それがとりわけ南方の山域で顕著であること、そして隔離遺存による地域分化が日本において際だっていることを示した。次に、広い標高域に分布する山岳植物について遺伝/形態解析をおこない、研究対象とした1種では低地型と高地型の間に明確な遺伝的分化がおこっていること、別の2種では高地において低地とは異なる花形質が進化していることを示した。この結果は、標高傾度によって植物種の生殖隔離や生態分化が起こっていることを示すものであり、高山植物の多様性研究に、これまでにない新しい視点をもたらす成果で

あると位置づけられる。

(2) 環境政策への貢献

直接的な人間の影響はほとんどない原生山岳地域におけるササやハイマツの拡大、及び湿生お花畑の消失は、地球温暖化などの気候変動の影響と考えるしかないことを、一連の研究により提示できた。リモートセンシングとGIS技術を活用した景観スケールの研究は、今後の環境政策、具体的生態系保全対策立案のベースとなる環境リスクマップを提示できることを実証した。

海外で報告された温暖化予測を日本の生態系に当てはめる場合には、地域性を十分に考慮する必要がある、個々地域に特有の生態系構造をベースに温暖化対策を行う重要性が示された。我が国の山岳生態系の温暖化対策策定においては、ササの挙動を十分に予測した管理政策が必要である。高山植生の生物多様性に深刻な影響を及ぼすチシマザサの管理対策として、刈取り処理の有効性が示された。より長期的なセンサスにより、ササによる高山植生への負荷を定量化し、効率的なササの管理方法を提示できると期待できる。

将来的な温暖化に対し、高標高域のオオシラビソ林の方が低標高域のブナ林よりも脆弱である可能性を示し、このことは保護区の設定などの環境政策への指針となる。得られた結果は、2009年10月に公表された「日本の気候変動とその影響」(文部科学省・気象庁・環境省)の改訂版の骨子検討に情報を提供し、2012年度に改訂される同報告には、その内容が掲載される予定である。

本研究が提供した、保全および管理の主体にとっての意思決定の基礎となる高層湿原の脆弱性地図によって、将来的な環境変化に対して高層湿原を保全し、観光資源としての持続的利用、環境教育としての効果を確保することができる。人間活動の直接的な影響を受けていない自然生態系においても、温暖化の影響が顕著に現れつつあることを示し、さらにその脆弱性を地図上で可視化することにより、広く社会に対して生態系変動の客観的証拠を示し、人間活動と環境保全との調和を志向するような政策への世論形成に貢献できるものと考えられる。

日本の高山植物は、生物地理学的な歴史背景により、特に中部山岳域で極めて遺伝的に脆弱な状態にあることが示された。このような遺伝的多様度の情報は、環境政策において、地球温暖化の影響を考慮してどの集団を保全すべきかを定める上で重要である。また、標高傾度に沿った植物の分化について、高地型が低地型とは別の、遺伝的・生態的に独自性の高い集団であることを示した。このことは、環境政策上、温暖化と関連して保全すべき単位(種、系統、生態型など)の再検討が必要であることを示している。保全すべきなのは、これまでひとくりにされていた「種」とは限らず、より細かく遺伝・生態分化した高地「型」である可能性があるからである。

本研究課題の一連の研究成果を統合することにより、分野横断的な生態系影響評価手法を提案できる。気候変動に対する山岳生態系保全対策には、景観・群集～個体群、個体群～遺伝子各レベルに応じた監視システムが有効となる、景観レベルでは、衛星データなどを利用した広域センサスに基づくハザードマップ作成など、広域監視システムの構築を目指す。群集・個体群レベルでは、個々の生態系の構造に適した種多様性の監視手法を組み込んだ定点監視システムの構築が有効となる。個体群・遺伝子レベルでは、地域個体群の遺伝情報に基づいた多様性維持の保管理体制を目的とする。このような一連の生態系影響評価プロトコルの提示を現在検討中である。

6. 研究成果の主な発表状況

(1) 主な誌上発表

<査読付き論文>

- 1) 中 静 透: 地球環境, 14, 183-188 (2009) 「温暖化が生物多様性と生態系に及ぼす影響」
- 2) B Hoshino, G Kudo, T Yabuki, M Kaneko, S Ganzorig: IEEE IGARSS 2009, 554-556 (2009)
“Investigation on the water stress in alpine vegetation using Hyperspectral Sensors”
- 3) S Nagano, T Nakano, K Hikosaka, E Maruta: Plant Biology 11, 94-100 (2009) “Needle traits of evergreen coniferous shrub growing at wind-exposed and protected sites in a mountain region: Does *Pinus pumila* produce needles with greater mass per area under wind-stress conditions?”
- 4) G Kudo, M Kimura, T Kasagi, Y Kawai, AS Hirao: Arctic, Antarctic, and Alpine Research 42, 438-448 (2010) “Habitat-specific responses of alpine plants to climatic amelioration: comparison of fellfield to snowbed communities”
- 5) Y Kameyama, G Kudo: Plant Species Biology 26, 93-98 (2010) “Clarification of genetic component of hybrids between *Phyllodoce caerulea* and *Phyllodoce aleutica* (Ericaceae) in Hokkaido, northern Japan”
- 6) C Kamiyama, S Oikawa, T Kubo, K Hikosaka: Oecologia 164, 591-599 (2010) “Light interception in species with different functional types coexisting in moorland plant communities”

- 7) K Hikosaka: Plant Biotechnology, 27: 223-229 (2010) "Mechanisms underlying interspecific variation in photosynthetic capacity across wild plant species"
- 8) N Osada, Y Onoda, K Hikosaka: Oecologia, 164: 41-52 (2010) "Effects of atmospheric CO₂ concentration, irradiance and soil nitrogen availability on leaf photosynthetic traits on *Polygonum sachalinense* around the natural CO₂ springs in northern Japan"
- 9) AS Hirao: Annals of Botany, 105, 637-646 (2010) "Kinship between parents reduces offspring fitness in a natural population of *Rhododendron brachycarpum*"
- 10) B Hoshino, H Bagan, A Nakazawa, M Kaneko, M Kawai, T Yabuki: IEEE IGARSS 2011, 724-727 (2011) "Classification of Casi-3 hyperspectral image by subspace method"
- 11) Y Kawai, G Kudo: Botany 89, 361-367 (2011) "Local differentiation of flowering phenology in an alpine-snowbed herb *Gentiana nipponica*"
- 12) G Kudo, Y Amagai, B Hoahino, M Kaneko: Ecology and Evolution 1, 85-96 (2011) "Invasion of dwarf bamboo into alpine snow-meadows in northern Japan: pattern of expansion and impact on species diversity"
- 13) G Kudo, Y Kawai, AS Hirao: International Journal of Plant Sciences 172, 70-77 (2011) "Pollination efficiency of bumblebee queens and workers in the alpine shrub *Rhododendron aureum*"
- 14) M Shimazaki, T Sasaki, K Hikosaka, T Nakashizuka: Global Change Biology 17, 3431-3438 (2011) "Environmental dependence of population dynamics and height growth of a subalpine conifer across its vertical distribution: an approach using high-resolution aerial photographs"
- 15) I Nakamura, Y Onoda, N Matsushima, J Yokoyama, M Kawata, K Hikosaka: Oecologia, 165: 809-818 (2011) "Phenotypic and genetic differences in a perennial herb across a natural gradient of CO₂ concentration"
- 16) AS Hirao, T Sato, G Kudo: Acta Phytotax. Geobot, 61, 155-160 (2011) "Beringia, the phylogeographic origin of a circumpolar plant, *Vaccinium uliginosum*, in the Japanese Archipelago"
- 17) K Hikosaka, T Kinugasa, S Oikawa, Y Onoda, T Hirose: Journal of Experimental Botany, 62: 1523-1530 (2011) "Effects of elevated CO₂ concentration on seed production in C3 annual plants"
- 18) B Hoshino, G Kudo, H Taniuchi, H Iino, M Kaneko, T Yabuki: IEEE IGARSS 2012, in press (2012) "Estimate soil moisture in vegetated area using multitemporal multipolarization data"
- 19) SC Elmendorf, GHR Henry, RD Hollister *et al.* Nature Climate Change DOI: 10.1038/NCLIMATE1465 (2012) "Plot-scale evidence of tundra vegetation change linked to recent summer warming"
- 20) M Shimazaki, I Tsuyama, E Nakazono, K Nakao, M Konoshima, N Tanaka, T Nakashizuka: Plant Ecology 213, 603-612 (2012) "Fine-resolution assessment of potential refugia for a dominant fir species (*Abies mariesii*) of subalpine coniferous forests after climate change"
- 21) T Sasaki, M Katabuchi, C Kamiyama, M Shimazaki, T Nakashizuka, K Hikosaka: Oikos, in press (2012) "Nestedness and niche-based species loss in moorland plant communities"
- 22) T Sasaki, M Katabuchi, C Kamiyama, M Shimazaki, T Nakashizuka, K Hikosaka: Biodiversity and Conservation, in press (2012) "Additive partitioning of species diversity in moorland plant communities across hierarchical spatial scales"

<査読付論文に準ずる成果発表> (「持続可能な社会・政策研究分野」の課題のみ記載可)
該当しない

(2) 主な口頭発表(学会等)

- Yonemori M, Hoshino B, Kudo G, Kaneko M, Yabuki T: The 38th COSPAR Scientific Assembly (Germany) (2010) "Evaluate the invasion of dwarf bamboo to alpine snow-meadow in northern Japan based on ground measurement and L-band microwave backscatter"
- Miyata R, Kubo T, Kohyama TS: Annual Meeting of British Ecological Society (UK) (2010) "Functional response of open-grown leader shoots at the top of crowns to aboveground height in deciduous broad-leaved trees"

- 神山千穂・片渚正紀・佐々木雄大・嶋崎仁哉・中静透・彦坂幸毅：日本生態学会第57回全国大会（2010）「葉特性からみた湿原群集構造」
- 平尾章・下野嘉子・和田直也・成田憲二・工藤岳：日本生態学会第57回全国大会（2010）「ミヤマキンバイにおける平行進化的なエコタイプ分化」
- Hoshino B, Kudo G, Kaneko M, Mori K, Amagai Y: The 31nd Esri International User Conference (USA) (2011) “Retrieving soil moisture in the vegetated surface in the Taisetsu Mountains in Japan, based on GIS & RS method”
- Hoshino B, Kudo G, Amagai Y, Kaneko M, Yabuki T: The 32nd Asian Conference on Remote Sensing (Taipei) (2011) “A new method for estimation of soil moisture from PALSAR polarization data in high density vegetation area”
- 嶋崎仁哉・佐々木雄大・神山千穂・片渚正紀・彦坂幸毅・中静透：日本生態学会第58回全国大会（2011）「航空写真からみる八甲田山の植生変化：過去 30 年間で何が変わったか」
- 井上晃・田中孝尚・黒川紘子・彦坂幸毅・中静透：日本生態学会第58回全国大会（2011）「土壌環境と湿原植物の資源利用様式」
- 平尾章・渡邊幹男・内田雅己・神田啓史・下野綾子・増沢武弘・大原雅・劉琪璟・李雪峰・韓士杰・和田直也：日本生態学会第58回大会（2011）「日本列島に隔離分布する周北極植物チョウノスケソウの遺伝的多様性」
- 楠目晴花・市野隆雄：日本生態学会第58回大会（2011）「生態的特徴と遺伝子解析からみたサラシナショウマ種内3型の分化」
- 長野祐介・北沢知明・市野隆雄：日本生態学会第58回大会（2011）「標高傾度に沿ったヤマホタルブクロの花サイズ変異と遺伝子流動」
- 田中孝尚・井上晃・福澤加里部・柴田英昭・黒川紘子・中静透：日本生態学会第59回全国大会（2012）「八甲田山の森林土壌における標高別の窒素無機化と土壌呼吸について」
- 片渚正紀・佐々木雄大・神山千穂・嶋崎仁哉・中静透・彦坂幸毅：日本生態学会第59回全国大会（2012）「環境傾度に沿った機能的多様性と群集集合の変化：湿原草本群集を例に」
- Inoue A, Nakashizuka T, Hikosaka K, Kurokawa H, Sasaki T, Tanaka T: EAFES 5th (2012) “Determinant of litter decomposition rate in peatland ecosystem”
- 川合由加・工藤岳：日本生態学会第59回大会（2012）「気候変動に伴うお花畑消失のメカニズム—大雪山ハクサンイチゲ個体群を事例として—」
- 宮田理恵・甲山隆司：日本生態学会第59回大会（2012）「標高傾度に沿ったアカエゾマツ肥大成長と材の炭素安定同位体比の関係」
- 平尾章・市野隆雄：日本生態学会第59回大会（2012）「山岳植物の遺伝的多様性、および標高傾度に沿った分化」
- 楠目晴花・絹田将也・市野隆雄：日本生態学会第59回大会（2012）「サラシナショウマの3生態型間の遺伝的分化の検証—AFLP と核DNA 系統樹を用いて—」
- Nagano Y, Itino T: 59th Annual Meeting of Ecological Society of Japan (2012) “Altitudinal variation in flower size and gene flow of *Campanula punctata*”

7. 研究者略歴

課題代表者：工藤 岳

1962生まれ、東京農工大学農学部卒業、学術博士、現在、北海道大学地球環境科学研究院准教授

研究参画者

(1): 工藤 岳 (同上)

(2) 1): 金子 正美

1957生まれ、帯広畜産大学畜産環境学科卒業、現在、酪農学園大学環境システム学部教授

2): 中静 透

1955生まれ、千葉大学理学部卒業、理学博士、現在、東北大学生命科学研究科教授

3): 市野隆雄

1958年生まれ、京都大学農学部卒業、博士(農学)、現在、信州大学理学部教授

D-0904 気候変動に対する森林帯-高山帯エコトーンの多様性消失の実態とメカニズムの解明
(1) 山岳生態系における植生変動の定量化に関する研究

酪農学園大学 環境システム学部 生命環境学科

金子 正美

同

星野 仏方

研究協力者 酪農学園大学環境システム学部生命環境学科

矢吹 哲夫

研究協力者 同

加藤 勲

平成21～23年度累計予算額 14,700千円

(うち、平成23年度予算額 4,800千円)

予算額は、間接経費を含む。

【要旨】 北海道大雪山系では過去30年間に、雪解け時期の早期化が進んでおり、乾燥化の指標となるチシマザサやハイマツなどの低木が分布域を拡大し、湿生植物群落（お花畑）の分布域を狭めている。しかし、広域における植生長期変動の定量化や変動のメカニズムは解明されていない。本研究では五色ヶ原を解析モデル区とし、現地調査、航空写真解析、及びマイクロ波衛星観測の手法を用いて、植生判別と植生変動地域の抽出、変動地域の地表面特性の抽出、土壌水分の分布と季節変動の抽出、及びササ分布拡大危険地域の予測を行った。また、植生密生地域における土壌水分の季節変動の推定に初めて成功した。1977年～2009年の32年間に五色ヶ原全体では、ササとイネ科草本を合わせて115%も分布域が増加し、ハイマツを主とする低木が52%増加していた。一方で、湿生高山植物群落は52%の減少が確認された。ササと低木の増加地域は、斜面方位が南東～東向きの傾斜度0～10度以下の場所で顕著であった。日当たりの良い、雪解けが早い場所でササは特に拡大していた。植生変動地域における土壌水分は、6月中旬～7月上旬の雪解け水の供給が多い時期に増加傾向が見られた。しかし、8月上旬～8月下旬、また9月～10月にかけて、特にササ分布域で土壌水分の低下が顕著に現れた。湿生植物群落は季節を通して土壌水分が高く維持され、傾斜度10～20度の場所に限って分布していることが確認された。ササ前線が侵入している場所では、湿生植物群落は全体的にはササとほぼ同じ土壌水分環境に置かれているが、局所的に土壌水分が高い部分に分布していることが確認された。しかし、ササとハイマツが“島”のような形で飛び地的に侵入している場所では、季節を通して土壌が乾燥している傾向を示した。以上の結果より、低木類の分布拡大と土壌乾燥化の強い関連性が明らかとなった。

【キーワード】 山岳生態系、GIS、リモートセンシング、植生変化の定量化、土壌水分の推定

1. はじめに

気候変動に伴う地球温暖化の陸域生態系への影響は、特に極地や高山帯で顕著であると予測され

ており¹⁾、近年、北海道大雪山系においても、雪解け時期が年々早まっている²⁾ことから、雪解けの早期化が土壌乾燥化を進行させチシマザサ (*Sasa kurilensis*、以下ササ) が分布拡大しやすい環境を作り、ササの侵入と乾燥化によって高山植生は急速に衰退することが危惧されている。また、ハイマツ (*Pinus pumila*) は高山帯においてきわめて大きなバイオマスを有しており、ハイマツの動向は他の高山植生にも強い影響を及ぼす。過去30年間に北海道大雪山系では雪解け時期の早期化や土壌乾燥化などの影響で、乾燥化の指標種といわれているチシマザサやハイマツなどの低木が分布域を拡大し、高山植物群落の分布域が縮小し、更に高山植物の局所的な絶滅も危惧されている。しかし、大雪山においてササがどのような場所でどの程度拡大しているのかについての定量的な情報はほとんどなく、また、その引き金となっている要因の特定も未解明である。そこでまず、ササやハイマツがどの程度分布域を変化させているのかについての定量化が必要である。

植生の分布変化の定量的な把握と要因解析には、リモートセンシング技術による解析とモニタリングが不可欠である。しかし、山岳地域では晴天日が少ないため、従来の地球観測衛星の光学センサーではデータの取得そのものが難しいうえ、10 m程度の空間解像度では植物の種類毎の分類が困難である。また、成長の遅い高山植生の変化を検出するには、数十年間のタイムスケールでの比較が必要であるため、現在の衛星光学センサーのデータのみで過去に遡って植生変化を解析することは難しい^{3), 4)}。さらに、ハイマツやササなどは表面粗度(roughness height)の影響により、マイクロ波後方散乱のデータを用いた土壌水分推定のアルゴリズムを大きく左右してしまう。この問題を解決するために、解像度の高い航空写真を精密に補正した2時期の画像の解析により、植生変動地域の抽出及び変動域の地形的特徴の解析を試みた。次に、常緑植物であるササとハイマツの葉量の季節変化が土壌水分や湿生植物群落（主に落葉草本植物）のバイオマスの季節変化よりはるかに小さいという特性を生かした、フェノロジー（生物季節）的なマイクロ波後方散乱係数の差分を取ったモデルを開発し、植生変動地域の土壌水分の季節変動についての解析を行った。

2. 研究目的

（1）植生変動地域の抽出及び変動メカニズムの解析

近年、亜高山性樹種の分布拡大による高山植生の減少が報告されている⁵⁾。大雪山国立公園でも急速な植生変化が進行し、五色ヶ原の景観が17年間で大きく変化していることが報告されている⁶⁾。しかし、植生変化がどこでどのように生じているのかについての定量的な解析はされていない。本研究では、五色ヶ原地区における2008年及び2009年の航空機によるリモートセンシングと1977年の航空写真を比較し、1) ササ及びハイマツの分布変化をGISを用いて定量的に明らかにすること、2) 航空写真から得られた植生及び地表の表面高 (DSM) から傾斜方向や傾斜度を算出し、ササの分布拡大と地形との関係を明らかにすること目的として解析を行った。

（2）植生変動地域の土壌水分の季節変動

ササの分布拡大と環境要因との関連を明らかにするため、まず植生密生域におけるマイクロ波後方散乱係数を用いた広域土壌水分の季節変化を抽出する手法を開発し、次に開発された手法を用いて、五色ヶ原地区における広域的なササの分布と土壌水分状態との関連性を、人工衛星ALOS/PALSARのデータ解析により明らかにすることを目的とした。

3. 研究方法

(1) 植生変動地域の抽出及び変動メカニズムの解析

1) 航空写真の目視判読によるササの変動地域の抽出と環境要因分析

調査地は、大雪山国立公園の標高約1700～1800 mの比較的緩やかな高山草原である五色ヶ原に設定した。500 m×500 mの方形区を2か所設置し、北方形区と南方形区とした。1977年（9月25日撮影）と2009年（9月3日撮影）の航空写真を用い、デジタル化・オルソ補正を行い、ESRI社製GISソフトArcGIS9.3及び実体鏡による目視判読により、それぞれの年代のササの分布域の抽出を行った。作成したデータの座標系は、平面直角座標系(12系)に統一した。

さらに、2009年度の航空写真から50 cmのメッシュで作成したDSM（数値表層モデル）データより、ササが拡大している地形の特徴を解析するために、ArcGISを用いて、傾斜方向（8方位）、斜度（10度ごと）、日射量（1年のうち開始日を120、終了日を270、日間隔を15、時間間隔を0.5）を作成した。ササの分布拡大域と地形（傾斜方向、傾斜度、日射量）との関連は、Manlyの選択性指数⁷⁾を用いて解析した。Manlyの選択性指数は通常生息地選択や資源利用に対する選択性などの統計処理によく用いる指数であり、選択性指数 w_i に基づいて次式によって計算される。

$$w_i = o_i / \pi_i \quad (1)$$

w_i ：微地形のパラメータ i (aspect, slope, shaded relite)の選択性指数

o_i ：ササ増加範囲 i を各微地形のパラメータ毎に計算した面積の割合

π_i ：調査地総面積における微地形パラメータ i の面積の割合

標準誤差は以下のように推定した。

$$SE(w_i) = \sqrt{o_i(1-o_i)/(u \cdot \pi_i^2)} \quad (2)$$

u ：総面積の中でササ増加範囲毎に集計した面積の割合

95%信頼区間はボンフェローニ法を用いて得られた。

$$95\%CI = w_i \pm z_{\alpha/2} SE(w_i) \quad (3)$$

α ：0.05/微地形パラメータのカテゴリー数

z ：標準正規分布での正の値の α 点

微地形パラメータ i が選択されているかどうかは、以下のように判断する。

下限値(Lower) ≥ 1 ：有意に選好されている（+と示す）

上限値(Upper) < 1 ：有意に避けられている（-と示す）

ただし、信頼区間が1を含む時は、その微地形に対する有意な選好性はない。表(1)3～5の解析結果において、(+)は選好、(-)は忌避、(0)は選好と忌避どちらも認められなかったことを示す。

2) オブジェクト型画像分類ソフトENVI-EXによる植生自動抽出

広域的な植生変動地域の抽出の効率化を図るため、上記調査区を含む地域に2,056,000 m²の広域

解析区を設置し、オブジェクト型画像分類ソフトENVI-EX4.8を用い、植生変動の抽出を行った。

(2) 植生変動地域の土壌水分の季節変動

地球温暖化の高山生態系への応答は、主に雪解け時期の早まりや土壌の乾燥化と指摘されている⁸⁾。土壌の乾燥化が湿生植物群落（お花畑）の消失やチシマザサの侵入の直接的、または間接的原因の一つである可能性が高い。従って、広域スケールでの土壌水分変化を評価する手法が重要となる。しかし従来の見解では、植生密生域における土壌水分の推定は、地上の植物層による多重散乱光の影響で精度が低くなるためにほぼ不可能とされてきた⁹⁾。そこで本研究では、マイクロ波Lバンドのデータを用いて、ササ、低木ならびに湿生植物群落の季節変動（生育シーズン中のフェノロジー）が後方散乱光に対する透過性(permeability)と干渉性(interference)へ及ぼす影響の違いを利用し、生育期間における多時期のマイクロ波の後方散乱係数を算出して、その差分によって地表面の粗度の影響を取り除くという手法で、土壌水分の季節変動の推定を試みた。土壌粒子の比誘電率と水の比誘電率には大きな差があるために、土壌に含まれる水分量が多くなると土壌全体の比誘電率は大きくなり、結果として、後方散乱強度は強くなる。この特徴を利用し、PALSAR Lバンドデータ（マイクロ波高分解能モードの多偏波データ）から後方散乱係数を算出し、観測した地域の土壌水分量を推定した。

合成開口レーダー衛星SAR(synthetic aperture radar)のトータル後方散乱係数(σ^0)には、三つの散乱光が含まれている。植物層からの散乱光(σ^0_{canopy})、土壌層からの散乱光(σ^0_{soil})、及び植物と土壌両方の多重散乱光(σ^0_{int})であり⁴⁾、次式で求めることができる。

$$\sigma^0_{dB} = \tau^2 \sigma^0_{soil} + \sigma^0_{canopy} + \sigma^0_{int} \quad (4)$$

但し、 σ^0_{canopy} はキャノピーからの直接の後方散乱、 σ^0_{int} は植物と地表面からの多重散乱、 σ^0_{soil} は裸地における土壌水分による後方散乱、 τ^2 は植物層による（双方向の）後方散乱係数(σ^0_{dB})の減衰係数である。理論上、PALSARのLバンド（波長23.6 cm、中心周波数1270 MHz）は、波長が長いマイクロ波であり、キャノピーを通過しやすい。PALSARにおいては、後方散乱係数(σ^0_{dB})は主に σ^0_{soil} に依存し、 σ^0_{soil} は土壌水分と地表面粗度（微地形やLバンドに干渉するその他の地物）に依存する。即ち、

$$\sigma^0_{dB} = f(R, m_s) \quad (5)$$

ここで、 R は地表面の粗度(roughness)（植物層や微地形など）で、 m_s は土壌水分である。植物が生えていない裸地では、式(4)は下式のように書くことができる。

$$\sigma^0_{dB} = \sigma^0_{soil} \quad (6)$$

後方散乱(σ^0_{dB})は直接土壌層からの散乱光からきており、土壌水分を表す。つまり、裸地では地

表面に植物による多重散乱の影響はないため、土壤に含まれる水分の量が多くなると土壤全体の比誘電率は大きくなり、後方散乱強度も強くなる。しかし、本研究の対象地である大雪山五色ヶ原は、ハイマツ、ササと湿生植物群落など植生が密集している地域であるため、マイクロ波が植物層に干渉し、多重散乱も起こり、正確な土壤水分の測定が困難であると考えられる。そのため本研究では、植物層によるLバンドマイクロ波の多重散乱を踏まえ、ハイマツ・ササとその他の高山植物群落の生物季節（フェノロジー）を配慮し、下記のような仮説を立てた。ハイマツとササは常緑性であり密生して生えているため、後方散乱光を強く干渉し多重散乱が起こる。但し、生育期にひと月間程度の間では、ハイマツとササの成長量（新たに成長した枝、葉、幹などの量）は僅かであり、その変化した部分が（基本部分に比べて）後方散乱に及ぼす影響は弱いと推定できる。従って、比較的近接した二時期の後方散乱係数の差をとることで、植生の影響（roughness）を取り除き、植物下層の土壤水分の季節変化をモニタリングすることが可能である。つまり、同じ季節の異なる時期の土壤水分変化を抽出することが可能になる。式(4)を用いて、二時期の差をとると、

$$\Delta\sigma_{dB}^0 = (\sigma_{t2}^0 - \sigma_{t1}^0) = \left| \tau^2 \sigma_{soil}^0 + \sigma_{canopy}^0 + \sigma_{int}^0 \right|_{t2} - \left| \tau^2 \sigma_{soil}^0 + \sigma_{canopy}^0 + \sigma_{int}^0 \right|_{t1} = (\sigma_{soil_t2}^0 - \sigma_{soil_t1}^0) \quad (7)$$

土壤水分の季節変化（ ΔVSM ）は、次式の通りである。

$$\Delta VSM = \left(\sigma_{soil_t2}^0 - \sigma_{soil_t1}^0 \right) \quad (8)$$

但し、 ΔVSM は土壤水分の季節変化を示す。 $\sigma_{soil_t2}^0$ 、 $\sigma_{soil_t1}^0$ はそれぞれ $t2$ 時期と $t1$ 時期の土壤の後方散乱係数である。同じ季節の二時期のマイクロ波衛星の画像を入手できれば、式(8)を用いて植生密生地域における土壤水分の変動の推定が可能となる。

本研究では、ALOS/PALSARのLバンドマイクロ波衛星データ、2010年の6月19日（HH/HV二偏波）、7月6日（HH/HV二偏波）、8月4日（HH単偏波）、8月12日（HH単偏波）、9月19日（HH/HV二偏波）及び10月6日（HH/HV偏波）のLバンドデータを用い、上記の方法を適用し解析を行った。

4. 結果と考察

（1）植生変動地域の抽出及び変動メカニズムの解析

1) 航空写真の目視判読によるササの変動地域の抽出と環境要因分析

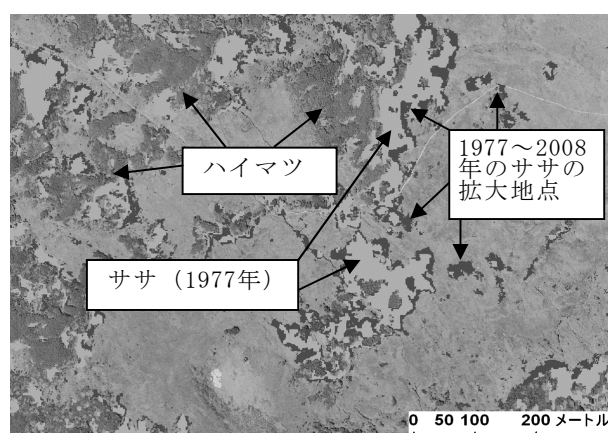
1977年と2009年のササの面積比較を行った結果、調査区全体で25.9%（13,689㎡）増加していた（表(1)-1、図(1)-1）。また、方形区毎に面積の増加割合を見ると、北方形区では10.9%、南方形区では47.5%であり、南方形区でより顕著に拡大していた。次に、ハイマツの面積比較を行った結果、ハイマツもササ同様に面積を拡大していた（表(1)-2）。調査区全体では14.4%（12,707㎡）の増加であり、ササより増加率は少ないが、実際に増加した面積はササと大きな違いはなかった。

表(1)-1. 1977年と2009年のササ面積と増減率.

調査区	1977年	2009年	増減率
北方形区	31,217.4㎡	34,613.5㎡	+10.9%
南方形区	21,687.4㎡	31,980.2㎡	+47.5%
全体	52,904.8㎡	66,593.7㎡	+25.9%

表(1)-2 1977年と2009年のハイマツの面積と増減率

調査区	1977年	2009年	増減率
北方形区	63,959.8㎡	73,320.0㎡	+14.6%
南方形区	24,061.1㎡	27,408.5㎡	+13.9%
全体	88,020.9㎡	100,728.4㎡	+14.4%



図(1)-1. ササ、ハイマツの分布とササの分布拡大.

方形区毎の面積の増加割合を見ると、北方形区では14.6%、南方形区では13.9%の増加で、ササのように北方形区と南方形区で差は見られなかった。ササの分布拡大地域と地形及び日射量に対する選好性は、表(1)-3～5のとおりである。傾斜方向では、北東～南東で選好性が確認され、南～北を忌避していた(表(1)-3)。斜度は0-20度で選好性が確認され、20度以上を忌避していた(表(1)-4)。日射量は83万(WH/㎡)以上(但し、91-100万 WH/㎡を除く)で選好され、81万(WH/㎡)以下を忌避していた(表(1)-5)。ササは越冬する際に、冠雪の保護を受けて、厳冬期の凍害、強風、乾燥ストレスから回避する必要がある¹⁰⁾。冬期の季節風の影響で北東～南東斜面では雪が吹き溜まり、ササは保護されるが、西斜面では雪が飛ばされ、積雪による保護は十分ではないかも知れない。そのために、ササは北東～南東斜面へ分布を拡大した可能性がある。今後、積雪及び融雪に関する詳細なデータとの対応が必要である。また、星野ら¹¹⁾による初期の解析では、ササは傾斜方向が南西～西へ拡大しているとの結果を導いたが、航空写真の解像度が本研究より荒かったため、精度の誤差による違いか、同一の場所でも解析ではなかったため、風雪の条件が異なっていることが考えられる。

日射量については、83～91万(WH/㎡)が選択されたことから、日射量の強い場所を好んでいるといえる。しかし、より日射量の高い91～100万(WH/㎡)では有意な選択性がみられなかったことは、強い日射がササを保護している積雪を早く融かした結果、凍害などを引き起こしてしま

う可能性も考えられ、今後検証が必要である。

表(1)-3. 傾斜方向に対するササの面積 (m²) と選択性.

傾斜	ササ面積	拡大面積	選択性
北東 (22.5–67.5)	26,183	5,467	+
東 (67.5–112.5)	27,590	6,169	+
南東 (112.5–157.5)	32,672	6,261	+
南 (157.5–202.5)	21,591	3,636	–
南西 (202.5–247.5)	10,555	1,779	–
西 (247.5–292.5)	10,019	1,583	–
北西 (292.5–337.5)	14,819	2,234	–
北 (337.5–22.5)	22,135	3,616	–

表(1)-4. 傾斜度に対するササの面積 (m²) と選択性.

傾斜度	ササ面積	拡大面積	選択性
0–10	65,137	14,068	+
10–20	61,875	13,218	+
20–30	21,463	2,510	–
30–40	9,949	575	–
40–50	4,432	235	–
50–60	1,855	94	–
60–70	706	35	–
70–80	138	10	–
80–90	6	0.3	–

表(1)-5. 日射量に対するササの面積 (m²) と選択性.

日射量 (万 WH/m ²)	ササ面積	拡大面積	選択性
0–50	2,717	87	–
50–70	9,692	432	–
70–81	19,535	2,251	–
81–83	7,438	1,450	0
83–85	10,421	2,255	+
85–87	15,128	3,514	+
87–89	21,242	4,911	+
89–91	28,494	6,138	+
91–93	35,366	6,728	0
93–100	15,528	2,977	0

2) オブジェクト型画像分類ソフトENVI-EXによる植生自動抽出と環境要因分析

表(1)-6に、ENVI EXによりオブジェクト分類を行った1977年から2009年までの2,056,000m²の解析地域における植生判読結果を示す。この地域では、ササ（イネ科草本を含む）は、317,900m²から684,300m²へと115%の増加を示し、また、ハイマツを含む低木も517,600m²から786,400m²と52%の増加を示した。その一方、その他の高山植生は、1,220,200m²から585,000m²と52%の減少を示した。ENVIEXによる植生タイプの自動抽出は、広域の解析を短時間で行えるという利点がある一方、

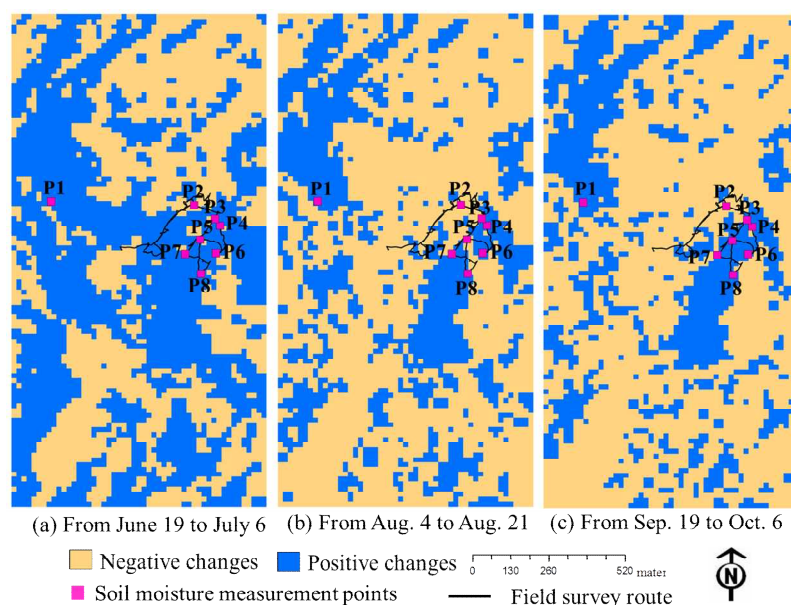
ササとイネ科草本群落及びハイマツとその他の低木群落の分類が難しいなど、目視判読に比べ判読精度に問題があった。このため、今後、地表面高（DSM）などのパラメータを追加するなどして、判読精度の向上を図る必要がある。

表(1)-6. 1977年と2009年のササ・低木・高山植物の面積（m²）。

	1977年	2009年	32年間の変化	増加率(%)
ササ（イネ科草本含む）	317,900	684,300	366,400	115
ハイマツ（低木含む）	517,600	786,400	268,800	52
他の高山植生（裸地含む）	1,220,200	585,000	635,200	-52

（２）広域における土壌水分の季節変動の推定

2010年の生育シーズンにおける五色ヶ原地区の土壌水分の季節変化（ ΔVSM ）を(図(1)-2)に示した。濃色部（青色）は土壌水分が増加傾向にある部分を示し、淡色部（黄色）は土壌水分が減少傾向にあることを示す。五色ヶ原全体では6月から10月にかけて土壌水分の減少傾向にあり、季節の進行に伴い土壌が乾燥していることが明らかである。月毎の変化を見ると、6月中旬から7月中旬にかけて土壌水分が増加傾向（変化なしを含む）にある面積は全体の67%を占め、雪解けに伴い多くの場所で土壌水分は増加することが確認された。一方で、8月上旬～下旬、9月～10月にかけては、土壌水分が減少傾向にある土地面積は51%に達している（表(1)-7を参照）。



図(1)-2. マイクロ波後方散乱係数を用いた土壌水分の季節変動の推定結果（但し、P1～P8は土壌水分計測地点；ラインは調査ルートを示す；水色は増加；黄色は減少を示す）。

表(1)-7. マイクロ後方散乱係数を用いた土壌水分の季節変動地域面積の抽出結果。

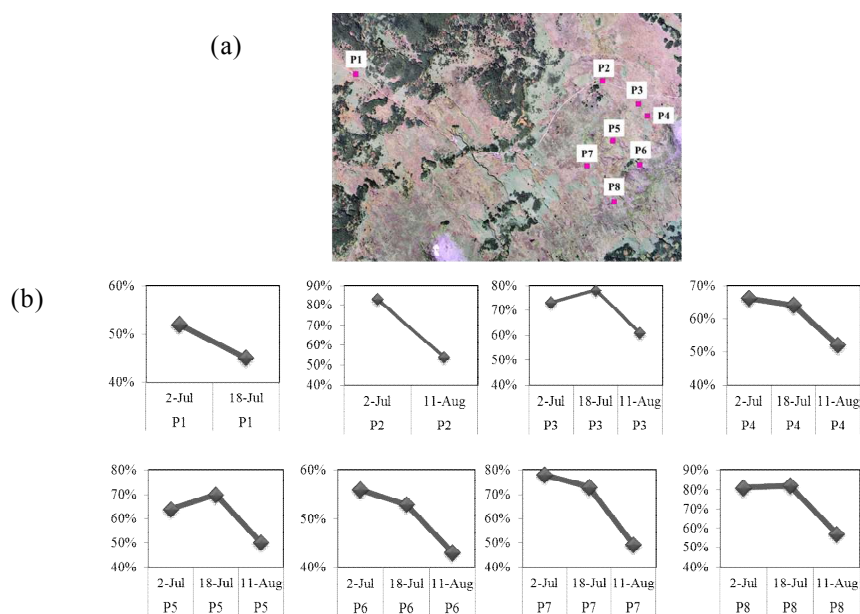
	6月19日～7月6日	8月4日～21日	9月19日～10月6日
増加	333,917m ² (67%)	244,188m ² (49%)	246,898m ² (49%)
減少	165,421m ² (33%)	255,150m ² (51%)	252,439m ² (51%)

（３）土壌水分季節変動の現場検証

2009年度から毎年数回にわたり大雪山系五色ヶ原の調査地点（表(1)-8、図(1)-3を参照）において土壌水分の定点計測を行った。また同じ場所で北大グループが長期観測を行っている。図(1)-3に示したように、どの地点でも7月2日～8月11日まで土壌水分は減少傾向にあった。この結果はマイクロ波Lバンドの後方散乱係数のモデル式(8)を用いた推定結果と一致した。P1～P8の中で、同じ季節（7月上旬）でも地形や傾斜度などの影響によって雪解け水の流路になっている箇所、またはササの刈取区（P2、P8、P7、P3；北大グループによる刈取り実験区）では土壌水分が他の場所より高かった。刈取区ではササによる蒸発散が抑えられることによって、土壌水分が高くなるのであろう。広域における土壌水分の季節変化は融雪期の6月～7月にかけて土壌水分が上昇傾向を示し、その後7月下旬から土壌乾燥化が始まり、8月～10月にかけて最も土壌が乾燥化する。現地計測値（図(1)-3を参照）から見ると土壌水分の変化が最も大きい地点はP2とP7であり、29%の減少が確認された。次いでP8の地点で24%の減少が確認された。湿生植物群落が発達するP3、P4、P5、及びP6の変化率はほぼ同じで、12%～14%の減少であった。

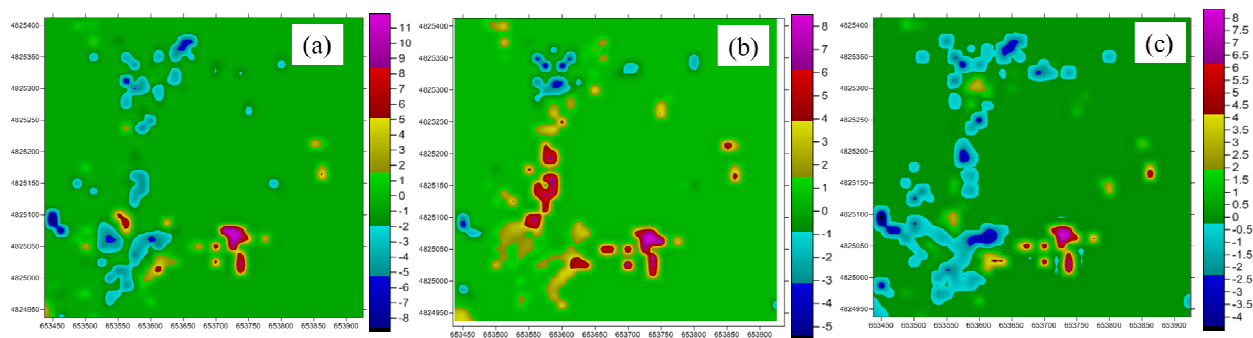
表(1)-8. 土壌水分計測地点の標高と植生の分布.

調査地	緯度	経度	標高 (m)	植生
五色岳直下 (P1)	N43°33'55"	E142°53'46"	1825m	キバナシャクナゲ
五色ヶ原プロット上木道 (P2)	N43°33'54"	E142°54'14"	1780m	ササ境界部
五色ヶ原プロット (P3)	N43°33'52"	E142°54'18"	1765m	ササ密生部刈取区
五色ヶ原プロット (P4)	N43°33'51"	E142°54'19"	1760m	ササ末端部
五色ヶ原プロット (P5)	N43°33'49"	E142°54'15"	1755m	ササ周辺部
五色ヶ原プロット (P6)	N43°33'47"	E142°54'18"	1750m	ササ密生部
五色ヶ原プロット (P7)	N43°33'47"	E142°54'12"	1760m	ササ周辺部刈取区
五色ヶ原プロット (P8)	N43°33'44"	E142°54'15"	1760m	ササ末端部刈取区



図(1)-3. 土壌水分の季節変化の計測結果. (a)計測地点の分布、(b)各地点における7月2日、7月18日、8月11日計測の土壌水分の平均値.

ササ密生域における土壌水分の季節変動を図(1)-4に示した。まず高解像度の航空写真から目視判別によってササの分布域を特定し、ササの分布マップを作成した。マイクロ波の後方散乱係数から推定した土壌水分のデータをササのポリゴンで切り取り、土壌水分推定マップ（図(1)-2参照）からササ分布域の土壌水分の季節変動マップを作成した。ササ密生域では6月中旬～7月上旬にかけて（図(1)-4 a）全体的に土壌水分量の増加がみられた。多量の融雪水が供給されているためである。8月～10月にかけて（図(1)-4 b, c）、ササ密生分布域では顕著な土壌水分の減少（乾燥化）傾向が見られた。ササが島状に侵入している箇所（図(1)-4の中央下）では土壌水分が高くなる場所もあったが、ササ密生域では特に9月～10月にかけて土壌乾燥化の傾向が明らかとなった。これはササによる蒸発散の影響で土壌水分が吸い上げられたためであろう。

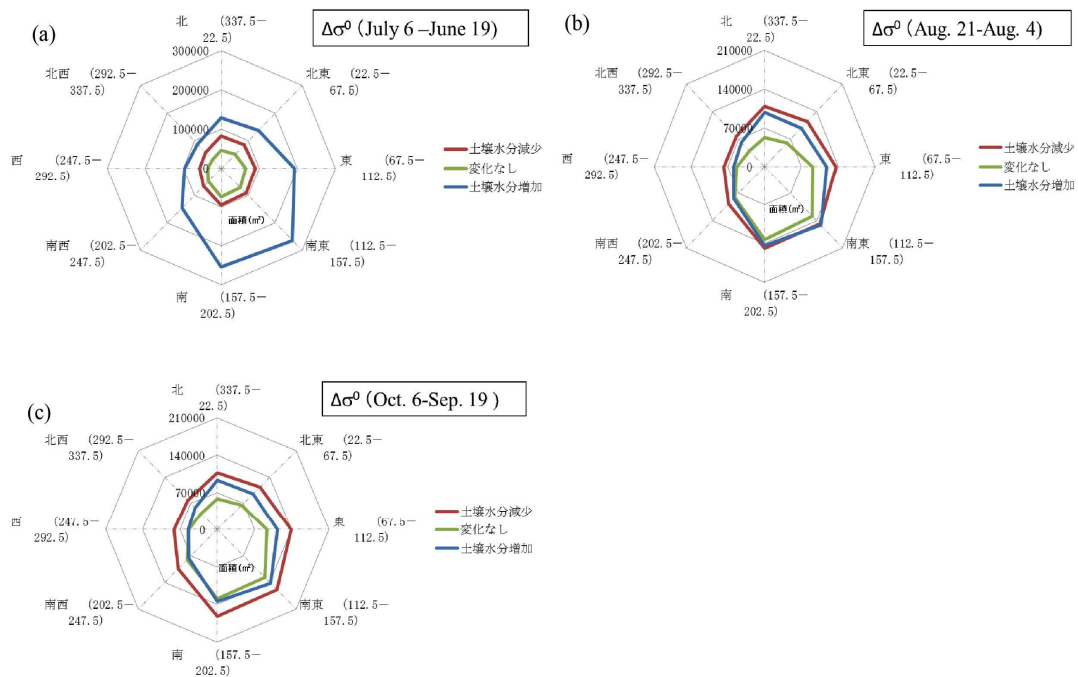


図(1)-4. 2010年のササ密生域における土壌水分の季節変動. (a) は6月19日～7月6日、(b)は8月4日～8月21日、(c)は9月19日～10月6日の土壌水分の季節変動である. 凡例はそれぞれの季節の $\Delta\sigma^0$ の値で、($\Delta\sigma^0 > 0$)は土壌水分の増加、($\Delta\sigma^0 < 0$)は土壌水分の減少、($\Delta\sigma^0 = 0$)は変化なしを意味する.

（４）土壌水分変化の地形的要因（微地形解析）

１）土壌水分の季節変動における斜面方位の影響

土壌水分の季節変動は、ササの従来の分布（1977年当時のササ分布エリア）やササ拡大域（2009年までの拡大エリア）の斜面方位に大きく左右される。例えば、融雪水の影響で6月下旬～7月上旬にかけて土壌水分が増加する場所は、どの斜面方位でも高い傾向を示すが、南～南東方位で特に土壌水分の増加面積割合が高い（図(1)-5 a）。8月～10月にかけては、土壌水分の季節変動はどの斜面方位でも減少傾向を示し、南～南東方位で顕著な減少を示した（図(1)-5 b, c）。土壌水分季節変動地域の斜面方位分布のManlyの選択性指数の計算結果を見ると（表(1)-9）、最初は北東～東から徐々に南、西、北西の方向に広がっていることが分かる。



図(1)-5. 2010年の土壌水分変動地域の斜面方位の分布. (a) 6月6日～7月19日、(b) 8月4日～8月21日、(c) 9月19日～10月6日.

表(1)-9. (a) 6月下旬～7月上旬の土壌水分増加域における斜面方位のManlyの選択性.

斜面方位		95%CI						
(aspect)	斜面方位の面積(m ²)	土壌水分増加の面積(m ²)	wi	se(wi)	Lower	Upper	選択性	
北	(337.5-22.5)	259,083	129,544	0.902	0.004	0.997	0.975	-
北東	(22.5-67.5)	274,709	138,358	0.909	0.004	1.044	1.022	+
東	(67.5-112.5)	346,052	192,263	1.002	0.004	1.034	1.015	+
南東	(112.5-157.5)	427,857	264,314	1.115	0.003	0.939	0.923	-
南	(157.5-202.5)	425,372	254,299	1.079	0.003	0.985	0.969	-
南西	(202.5-247.5)	259,848	145,225	1.008	0.004	1.052	1.030	+
西	(247.5-292.5)	189,125	96,692	0.922	0.005	1.075	1.048	+
北西	(292.5-337.5)	179,612	88,240	0.886	0.005	1.029	1.002	+

表(1)-9. (b) 8月上旬～8月下旬の土壌水分増加域における斜面方位のManlyの選択性.

斜面方位		95%CI						
(aspect)	斜面方位の面積(m ²)	土壌水分増加の面積(m ²)	wi	se(wi)	Lower	Upper	選択性	
北	(337.5-22.5)	259,083	97,643	1.094	0.003	1.102	1.085	+
北東	(22.5-67.5)	274,709	98,551	1.041	0.003	1.049	1.033	+
東	(67.5-112.5)	346,052	118,225	0.991	0.003	0.998	0.985	-
南東	(112.5-157.5)	427,857	151,353	1.026	0.002	1.032	1.020	+
南	(157.5-202.5)	425,372	143,803	0.981	0.002	0.987	0.975	-
南西	(202.5-247.5)	259,848	82,885	0.926	0.003	0.933	0.918	-
西	(247.5-292.5)	189,125	59,192	0.908	0.004	0.917	0.899	-
北西	(292.5-337.5)	179,612	62,273	1.006	0.004	1.016	0.996	0

表(1)-9. (c) 9月中旬～10月上旬の土壤水分増加域の斜面方位のManlyの選択性.

斜面方位		95%CI						
(aspect)		斜面方位の 面積(m ²)	土壌水分増加 の面積(m ²)	wi	se(wi)	Lower	Upper	選択性
北	(337.5–22.5)	259,083	93,149	1.107	0.003	1.116	1.099	+
北東	(22.5–67.5)	274,709	95,355	1.069	0.003	1.077	1.061	+
東	(67.5–112.5)	346,052	113,722	1.012	0.003	1.019	1.005	+
南東	(112.5–157.5)	427,857	142,195	1.023	0.002	1.029	1.017	+
南	(157.5–202.5)	425,372	134,131	0.971	0.002	0.977	0.965	–
南西	(202.5–247.5)	259,848	75,586	0.896	0.003	0.903	0.888	–
西	(247.5–292.5)	189,125	54,460	0.887	0.004	0.896	0.877	–
北西	(292.5–337.5)	179,612	58,399	1.001	0.004	1.011	0.991	+

2) 異なる傾斜度における土壤水分の季節変動

傾斜度は融雪水の流れを左右する微地形的要因の一つである。6月下旬～7月上旬は多量の融雪水が供給される時期で、土壤水分はどの傾斜度でも増加の傾向を示し、特に斜度0～20度の場所で高い増加傾向を示した。8月～10月にかけてはほぼ全傾斜域で、土壤水分減少面積が増加面積を上回っていた（図(1)-6）。Manlyの選択性指数の解析結果では、6月下旬～7月上旬の土壤水分の増加が起き易い部分として、斜度0～20度が選択された。8月上旬～下旬にかけては、斜度11～30度が増加の起き易い部分として選択され、9月～10月にかけては斜度11～30度が選択された。以上の結果から、6月～7月にかけて傾斜が20度以上になると融雪水の流れが速くなり土壤の乾燥化が進み、8月中は傾斜30度以上の急斜面で土壤の乾燥化が著しくなると推測される。特に9月～10月にかけては、斜度40度以上の急傾斜地で土壤の乾燥化の傾向が顕著に示された(表(1)-10)。これは、急傾斜地では降水が土壤中に留まらず急速に流れてしまうためと考えられる。

表(1)-10. (a) 6月下旬～7月上旬の土壤水分増加域の傾斜度に対するManlyの選択性.

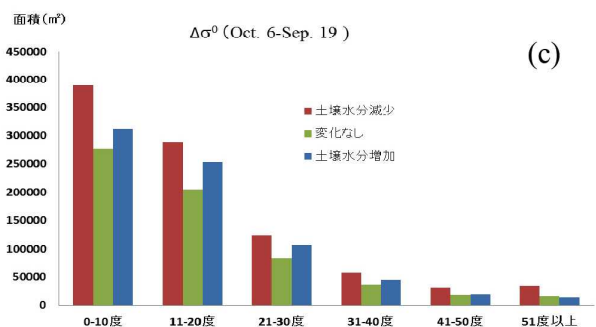
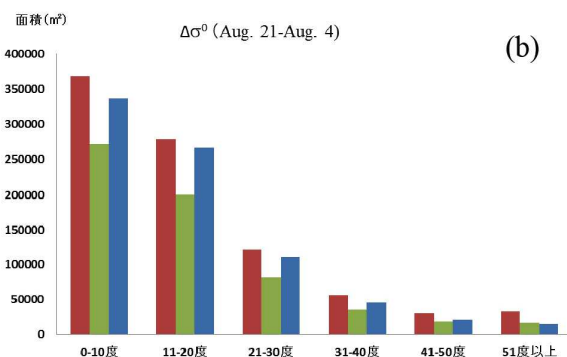
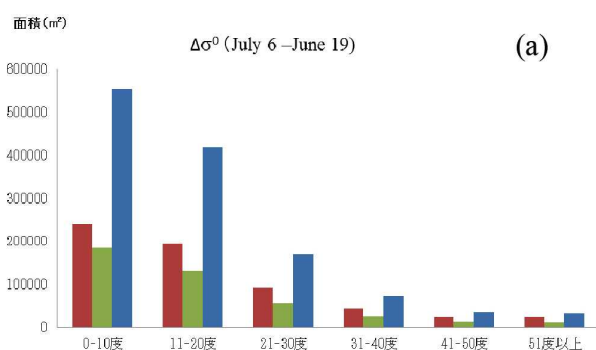
傾斜度		95%CI					
slope	傾斜度の 面積(m ²)	土壤水分増加 の面積(m ²)	wi	se(wi)	Lower	Upper	選択性
0-10 度	977474.9	553322.4	1.021	0.001	1.024	1.019	+
11-20 度	746000.4	419246.4	1.014	0.001	1.017	1.011	+
21-30 度	314155.1	169798.0	0.975	0.002	0.980	0.970	-
31-40 度	138210.8	71836.3	0.938	0.003	0.946	0.930	-
41-50 度	69076.4	34570.9	0.903	0.005	0.915	0.892	-
51 度以上	65667.7	31822.3	0.874	0.005	0.886	0.863	-

表(1)-10. (b) 8月上旬～下旬の土壌水分増加域の傾斜度に対するManlyの選択性.

傾斜度		95%CI					
slope	傾斜度の面積(m ²)	土壌水分増加の面積(m ²)	wi	se(wi)	Lower	Upper	選択性
0-10 度	977474.9	336370.3	0.998	0.001	1.002	0.995	0
11-20 度	746000.4	266985.9	1.038	0.002	1.042	1.034	+
21-30 度	314155.1	110734.4	1.023	0.003	1.030	1.016	+
31-40 度	138210.8	45904.1	0.964	0.004	0.974	0.953	-
41-50 度	69076.4	20848.5	0.876	0.006	0.890	0.861	-
51 度以上	65667.7	15532.1	0.686	0.005	0.699	0.673	-

表(1)-10. (c) 9月中旬～10月上旬の間土壌水分増加域の傾斜度に対するManlyの選択性.

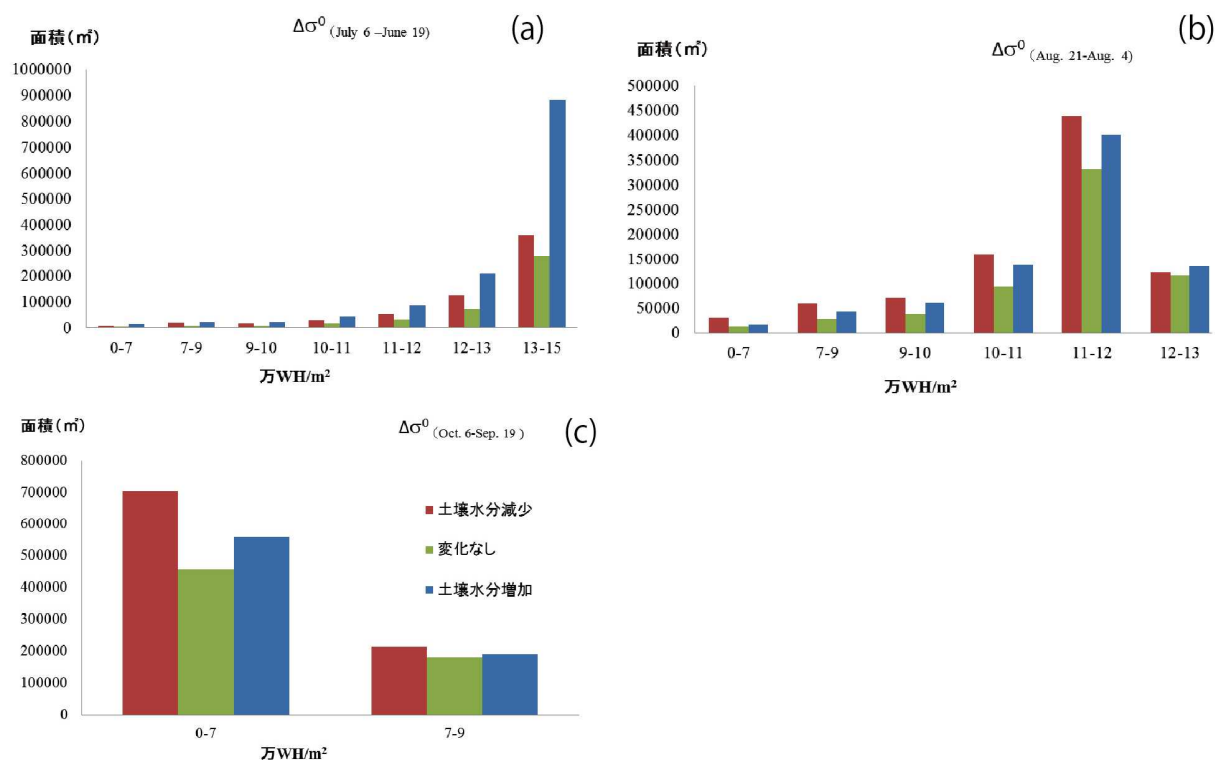
傾斜度		95%CI					
slope	傾斜度の面積(m ²)	土壌水分増加の面積(m ²)	wi	se(wi)	Lower	Upper	選択性
0-10 度	977474.9	311687.9	0.982	0.001	0.985	0.979	-
11-20 度	746000.4	253201.9	1.045	0.002	1.049	1.041	+
21-30 度	314155.1	106728.6	1.046	0.003	1.053	1.039	+
31-40 度	138210.8	44459.4	0.990	0.005	1.001	0.979	0
41-50 度	69076.4	19887.5	0.886	0.006	0.901	0.872	-
51 度以上	65667.7	14481.1	0.679	0.006	0.692	0.666	-



図(1)-6. 土壌水分変動地域の傾斜度の分布. (a) 6月6日～7月19日、(b) 8月4日～8月21日、(c) 9月19日～10月6日.

3) 日射量と土壌水分の季節変動

日射量は地形（特に斜面方位等）の影響を強く受け、季節によっても変化する。また、雪解けの時期や融水量を左右する重要な要因である。日照時間の季節変化を反映し、日射量は季節の進行とともに減少して行く（図(1)-7）。6月下旬～7月上旬に土壌水分が増加傾向にあった場所は、日射量の高い場所と一致していた。特に、日射量の値が13-15万WH/m²の場所で土壌水分の増加が高いことが解析から明らかになった。8月上旬～下旬は五色ヶ原全体で土壌水分の減少が起こり、日射量の最も高い場所は土壌水分の増加面積の割合が若干高いが、それ以外の場所では土壌水分が減少した場合が多かった。9月中旬～10月上旬にかけて、対象地全域で土壌水分の減少が認められた。Manlyの選択性指数によると、6月下旬～7月上旬に土壌水分が増加した部分は、日射量の高い場所であった（日射量が13～15万WH/m²、表(1)-11a）。8月上旬～下旬に土壌水分が増加した部分は表(1)-11bに示した通りであるが、土壌水分が変動と日射量との関連はやや不明瞭である。9月～10月にかけては、土壌水分が増加した場所は日射量の高い場所に多く見られた（表(1)-11c）。



図(1)-7. 土壌水分変動地域の日射量の分布 ($\times 10^4$ Watts/m²). (a) 6月6日～7月19日、(b) 8月4日～8月21日、(c) 9月19日～10月6日.

表(1)-11. (a) 6月下旬～7月上旬における土壌水分増加域の日射量に対するManlyの選択性.

日射量(万 WH/m ²)		95%CI					
Solar	日射量の面積(m ²)	土壌水分増加の面積(m ²)	wi	se(wi)	Lower	Upper	選択性
0-7	24,653	11,709	0.857	0.008	0.876	0.837	-
7-9	47,361	21,588	0.822	0.006	0.836	0.809	-
9-10	48,881	23,088	0.852	0.006	0.866	0.838	-
10-11	85,222	41,528	0.879	0.004	0.889	0.869	-
11-12	165,837	83,655	0.910	0.003	0.917	0.902	-
12-13	403,923	208,750	0.932	0.002	0.937	0.928	-
13-15	1,522,019	883,625	1.047	0.001	1.049	1.046	+

表(1)-11. (b) 8月上旬～下旬における土壌水分増加域の日射量に対するManlyの選択性.

日射量(万 WH/m ²)		95%CI					
Solar	日射量の面積(m ²)	土壌水分増加の面積(m ²)	wi	se(wi)	Lower	Upper	選択性
0-7	61,721	16,781	0.788	0.006	0.802	0.773	-
7-9	130,093	42,784	0.953	0.004	0.964	0.942	-
9-10	170,512	60,433	1.027	0.004	1.037	1.017	+
10-11	392,603	137,886	1.018	0.002	1.024	1.012	+
11-12	1,170,750	400,717	0.992	0.001	0.995	0.989	-
12-13	372,217	134,333	1.046	0.003	1.052	1.040	+

表(1)-11. (c) 9月中旬～10月上旬における土壌水分増加域の日射量に対するManlyの選択性.

日射量(万 WH/m ²)		95%CI					
Solar	日射量の面積(m ²)	土壌水分増加の面積(m ²)	wi	se(wi)	Lower	Upper	選択性
0-7	1,716,591	557,537	0.998	0.001	1.000	0.997	-
7-9	581,307	190,120	1.005	0.002	1.009	1.001	+

5. 本研究により得られた成果

(1) 科学的意義

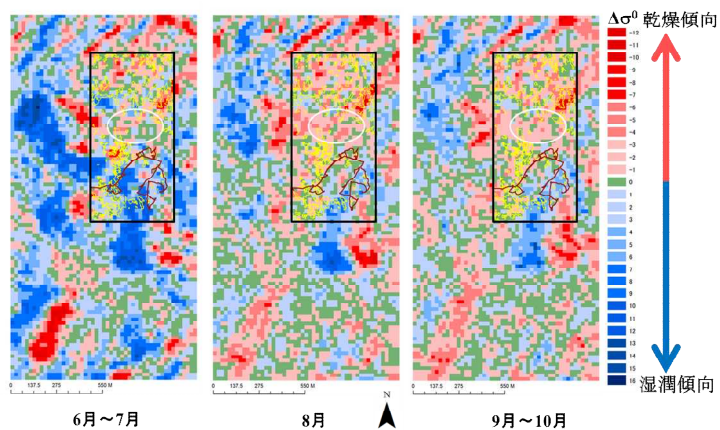
植生変動の定量化の研究では、過去の航空写真に精密な幾何補正(オルソ画像の作成)をすれば、新しく撮影したデジタル航空写真と比較することが可能となり、植生の長期変動を定量化することができることが実証された。また、アナログ的な目視分類は精度が高く、より詳細な植生分布マップの作成が可能であるが、多く手間と経費がかかる。変化の抽出(change detection)を用いたルールベースセグメンテーション教師つき画像分類手法は広域における画像分類に適しており、早く安価な画像分類が可能であるが、分類画像の空間解像度に多く依存することからミックスピクセルの分類は難しい場合がある。例えば、本研究では8月の画像を使用した、対象地においてイネ科草本とササの完全な分類が不可能であると示唆された。それぞれのメリットとデメリットがある。本研究では、二時期の画像を用いたRGB色合成の三原色の原理を生かした変化の抽出モデルを提案することができた。この手法は変化地域の特定、変化量の抽出、及び長期変動の完全

な定量化において非常に有効な手法であることが確認された。

土壌水分の季節変動の推定の研究では、初めて植生密生地域における植生の下層にある土壌水分の季節変動の推定に成功した。マイクロ波の後方散乱係数の差分を算出するこの手法は、悪天候が多い山岳地域において最も有効である。本研究は、生育シーズンに多時期のマイクロ波後方散乱の画像を用いることにより、植生層による後方散乱への干渉性を取り除くことに成功し、植生の下層にある土壌の水分の季節変動を明らかにできた。これまでにマイクロ波方向散乱を用いて、植生密生地域の土壌水分変化を精度良く推定できた例はない。今後、本研究の手法は農作地や森林地域においても広く応用できる可能性がある。

（２）環境政策への貢献

直接的な人間の影響がほとんどない大雪山五色ヶ原地域におけるササとハイマツの拡大、及びそれに伴う高山植物群落の消失は、地球温暖化などの気候変動の影響と考えるべきである。リモートセンシングとGIS技術を活用した本研究は、今後乾燥化が進む地域とそうではない地域の予測に応用できる（図(1)-8）。図(1)-8からも分かるように、五色ヶ原北側は乾燥化の傾向にあり、ササの侵入が最も懸念される地域である。南側に広く分布している湿生植物群落地域は、現在のところまだ湿潤傾向にあり、ササが侵入し難い地域であると予測された。但し、ササが現在分布している地域では、ササ自身による蒸発散効果により土壌の乾燥化が加速され、さらにササの拡大を引き起こすと懸念される。このようなリスクマップの作成は、環境政策の策定に大変有効である。



図(1)-8. 五色ヶ原における土壌水分の乾燥化の傾向と湿潤傾向にある地域の将来予測結果．赤色は乾燥化の傾向を示し、青色は湿潤傾向を示す．ササ密生地域（黄色）は顕著な乾燥化の傾向にあることが明らかである．

6．国際共同研究等の状況

アフリカ（スーダン、マラウイ）で行われている日本政府支援プロジェクトの技術支援部門に採用され、スーダンでの外来植物の駆除、メスキート（*Prosopis juliflora*）分布域における土壌水分の推定に貢献した。

7．研究成果の発表状況

（１）誌上発表

<論文（査読あり）>

- 1) B. Hoshino, G. Kudo, T. Yabuki, M. Kaneko and S. Ganzorig: IEEE IGARSS, 3, 554-556 (2009)
“Investigation on the water stress in alpine vegetation using Hyperspectral Sensors”
- 2) B. Hoshino, M. Kaneko and K. Ogawa: Advances in Geoscience and Remote Sensing, 45-56 (2009)
“Correction of NDVI calculated from ASTER L1B and ASTER (AST07) data based on ground measurement”
- 3) B. Hoshino, H. Bagan, A. Nakazawa, M. Kaneko, M. Kawai and T. Yabuki: IEEE IGARSS, 724-727 (2011)
“Classification of CASI-3 hyperspectral image by subspace method”
- 4) B. Hoshino, G. Kudo, H. Taniuchi and H. Iino, M. Kaneko and T. Yabuki: IEEE IGARSS (2012)
“Estimate soil moisture in vegetated area using multitemporal multipolarization data” (in press)

<査読付論文に準ずる成果発表>

特に記載すべき事項はない

<その他誌上発表（査読なし）>

- 1) 星野仏方、工藤岳、米森舞乃、雨谷教弘、金子正美、矢吹哲夫：酪農学園大学紀要、35, 47-53 (2010)「山岳生態系における植生変動の定量化に関する研究—北海道大雪山系五色ヶ原を例として」
- 2) 星野仏方：酪農ジャーナル、64, 44-45 (2011)
「地球は乾いている（シリーズ）—水環境の悪化が招く水資源の危機」
- 3) 星野仏方：酪農ジャーナル、65, 1, 56-57 (2012)
「地球は乾いている（シリーズ）—モンスーンアジアの生態系と日本の安全①」
- 4) 星野仏方：酪農ジャーナル、65, 2, 46-47 (2012)
「地球は乾いている（シリーズ）—モンスーンアジアの生態系と日本の安全②」
- 5) 星野仏方：酪農ジャーナル、65, 3, 45-46 (2012)
「地球は乾いている（シリーズ）—モンスーンアジアの生態系と日本の安全③」
- 6) B. Hoshino and H. Nawata H: The Cultures of Water Management, Springer, 1-31 (2011)
“Remote sensing methods for surface run-off, soil moisture and alien invasive species control in Asia and African arid and semi-arid land”
- 7) 金子正美：日本リモートセンシング学会編、理工図書、43-45 (2011)
陸域への応用「自然環境」.基礎からわかるリモートセンシング

(2) 口頭発表（学会等）

- 1) 星野仏方、工藤岳、金子正美、矢吹哲夫：日本生態学会第57回全国大会（2009）
「PALSAR衛星データを用いた大雪山五色ヶ原ササ侵入域における地表面特性の抽出」
- 2) M. Yonemori, B. Hoshino, G. Kudo, M. Kaneko and T. Yabuki: 38th COSPAR Scientific Assembly, Bremen, Germany, 2010
“Evaluate the Invasion of dwarf bamboo to alpine snow-meadow in northern Japan based on ground

measurement and L-band microwave backscatter”

- 3) 星野仏方、工藤岳、金子正美、矢吹哲夫、米森舞乃：日本景観生態学会全国大会 (2011)
「マイクロ波後方散乱係数と熱赤外センサーを用いた大雪山五色ヶ原ササ進入域における
地表面特性の抽出」
- 4) 雨谷教弘、工藤岳、星野仏方、矢吹哲夫、金子正美：日本写真測量学会北海道支部学術講演
会 (2011)
「大雪山五色ヶ原におけるチシマザサ拡大について：拡大部分の地形検証」
- 5) 星野仏方、雨谷教弘、金子正美、工藤岳、矢吹哲夫：日本生態学会第58回全国大会 (2011)「北
海道大雪山五色ヶ原地区広域における植物の環境応答」
- 6) B. Hoshino, G. Kudo, M. Kaneko, K. Mori and Y. Amagai: The 31nd Esri International User
Conference, San Diego, United States, 2011
“Retrieving soil moisture in the vegetated surface in Taisetsu Mountains in Japan, based on GIS &
RS method”
- 7) B. Hoshino, G. Kudo, Y. Amagai, M. Kaneko and T. Yabuki: The 32nd Asian Conference on
Remote Sensing, Taipei, Taiwan, 2011
“A new method for estimation of soil moisture from palsar polarization data in high density
vegetated area”
- 8) 谷内秀久、星野仏方、金子正美、矢吹哲夫、加藤勲、飯野久江、山畑順、雨谷教弘、工藤岳：
日本生態学会第59回全国大会 (2012)
「山岳生態系における植生変動の定量化-景観スケールからのアプローチ」企画集会「気候変
動に対する高山・亜高山生態系の応答の将来予測：遺伝子から景観レベルまで」

(3) 出願特許

特に記載すべき事項はない

(4) シンポジウム、セミナーの開催

- 1) 酪農学園大学環境システム学部フォーラム「地球温暖化と生態系保全」(2009年11月14日、
酪農学園大学、観客300名)
- 2) 酪農学園大学環境共生学類第一回フォーラム「気候変動と生態系の応答ーその観測、モデリ
ングと解析の最前線ー」(2011年10月17日、酪農学園大学、観客300名)

(5) マスコミ等への公表・報道等

特に記載すべき事項はない

(6) その他

特に記載すべき事項はない

8. 引用文献

- 1) F.S.III. Chapin, A.D. McGuire, J. Randerson, R. Pielke, D. Baldocchi, S.E. Hobbie, N. Roulet, W.

- Eugster, E. Kasischke, E.B. Rastetter, S.A. Zimov, S.W. Running: *Global Change Biology*, 6, 1-13 (2000)
 "Arctic and boreal ecosystems of western North America as components of the climate system"
- 2) G. Kudo and A.S. Hirao: *Population Ecology*, 48, 49-58 (2006)
 "Habitat-specific responses in the flowering phenology and seed set of alpine plants to climate variation: implications for global-change impacts"
 - 3) B. Hoshino, G. Kudo, T. Yabuki, M. Kaneko and S. Ganzorig: *IEEE IGARSS*, 3, 554-556 (2009)
 "Investigation on the water stress in alpine vegetation using Hyperspectral Sensors"
 - 4) M.S. Moran, C.D. Peters-Lidard, J.M. Watts and S. McElroy: *Canadian Journal Remote Sensing*, 30, 805-826 (2004)
 "Estimation of soil moisture at the watershed scale with satellite-based radar and land surface models"
 - 5) 西川洋子：北海道環境科学研究センター所報、20, 89-95 (1993)
 「アポイ岳におけるお花畑の縮小とそれにもなう高山植物相の変化」
 - 6) 環境省 (2008) 「STOP THE 温暖化」
 - 7) B.F.J. Manly, L.L. McDonald, D.L. Thomas, T.L. McDonald and W.P. Erickson: *Kluwer Academic Publishers*, Dordrecht (2002)
 "Resource selection by animals"
 - 8) G. Kudo, Y. Amagai, B Hoahino and M. Kaneko: *Ecology and Evolution*, 1, 85-96 (2011)
 "Invasion of dwarf bamboo into alpine snow-meadows in northern Japan: pattern of expansion and impact on species diversity"
 - 9) B. Hoshino and H. Nawata H: *The Cultures of Water Management*, Springer, 1-31 (2011)
 "Remote sensing methods for surface run-off, soil moisture and alien invasive species control in Asia and African arid and semi-arid land"
 - 10) Y. Konno, D. Ito, M. Shimizu and R. Doi: *Bamboo Journal*, 8, 50-55 (1990)
 "Distribution of the genus *Sasa*, Japanese dwarf bamboo and cost of leaf support"
 - 11) 星野仏方、工藤岳、米森舞乃、雨谷教弘、金子正美、矢吹哲夫：酪農学園大学紀要、35, 47-53 (2010)
 「山岳生態系における植生変動の定量化に関する研究—北海道大雪山系五色ヶ原を例として」

(2) 山岳生態系の植物群集解析と環境変動への応答メカニズムの解明

北海道大学地球環境科学研究所	工藤 岳
同	甲山 隆司
同	佐竹 暁子
研究協力者 同	川合 由加
研究協力者 北海道大学大学院環境科学院	宮田 理恵

平成21～23年度累計予算額 19,618千円

(うち、平成23年度予算額 6,086千円)

予算額は、間接経費を含む。

【要旨】 気候変動に対する山岳生態系の応答メカニズムと影響予測を行うために、(1) 森林帯-高山帯エコトーンの群集構造解析、(2) 高山帯におけるササ分布拡大メカニズムの解明、(3) 湿生お花畑消失メカニズムの解明、ならびに(4) 森林帯における気温変動と水分ストレスに対する樹木の応答に関する調査を行った。(1) 日本国内14山域、ナンキョクブナが優占するニュージーランドと針葉樹が優占するカナディアンロッキーそれぞれ5山域で、標高に沿った種多様性を比較した。日本の高山帯は単位面積当りの出現種数 (α 多様度) が低い、植物群集は固有性の高い種から構成されており、森林帯の上昇が高山帯の種多様性にもたらす影響は諸外国の山岳域に比べて高いと予測された。さらに、日本の森林帯でのササの増加は、種多様度を大きく減少させる傾向が明らかとなった。(2) 北海道大雪山系では、高山植物群集へのチシマザサの侵入が年々確実に進行していることが定量的に示された。ササの地上部刈取りにより、再生能力を低下させ、種多様性が回復する傾向が示唆された。さらに、地下茎の伸長だけでなく、種子散布によってもササの分布拡大が引き起こされている可能性が示された。(3) ササの侵入がない場所においても、湿生お花畑の急速な消失が見いだされた。その原因として、雪解けの早期化に伴う土壌乾燥化が生理ストレスを増大し、繁殖活性を低下させ、実生の供給不足により個体群が衰退することをつき止めた。(4) 北海道の雄阿寒岳と西クマネシリ岳でアカエゾマツを対象に、標高に沿った年輪成長と水分ストレスの関係を比較した。温暖化は必ずしも森林限界を上昇させるものではなく、高い夏季気温による生理的乾燥が樹木成長を抑制するという仮説の検証を試みた。水分ストレスの指標となる材中の $\delta^{13}\text{C}$ を年代別に計測し、高標高域において夏季気温上昇による水分ストレスの増大が樹木成長を抑制することが明らかとなった。

【キーワード】 山岳生態系、地球温暖化、植生変化、種多様性、個体群動態

1. はじめに

地球温暖化による生物多様性の脆弱化は、生育環境が比較小規模の地域毎に分断されている山

岳生態系で特に起りやすい¹⁾。高山環境には、多くの固有種が生育しており、微細な環境の違いが作り出す植生モザイクとして多様性パターンを形成している。標高傾度に沿ったエコトーンは、植物群集の多様性創出機構として重要であり、山岳生態系の気候変動に対する脆弱性評価予測には、森林帯から高山帯にいたるエコトーンとしての生態系理解が不可欠である。森林限界を境に地表付近の光環境は大きく変化するので、植物群集組成も急激に変わると予測される。また、森林限界を構成している樹種や林分構造によって、下層植生の多様性も大きく影響を受ける可能性がある。しかし、標高傾度に沿った植物群集の多様性変化については、山域間比較研究はほとんど行われていない。本サブテーマではまず、森林帯-高山帯エコトーンの群集構造解析により、森林限界周辺で植物群集の多様性がどのように変化するかを山域間で比較し、我が国の山岳生態系の特徴を定量的に明らかにすることを試みた。

気候変動に対する植生応答は、植生帯境界付近のみならず高山帯内部においても深刻である。大雪山系高山帯では、湿生お花畑へのチシマザサの侵入が広範囲で進行している(サブテーマ1の報告参照)。草丈の高い桿を密生させるササの分布拡大は、既存の高山植物の生育に及ぼす影響が極めて大きい。ササの分布拡大のメカニズム、拡大速度、ならびにその生態学的インパクトの評価は高山生態系保全に不可欠であり、経年モニタリングにより定量化を行った。そして、具体的な保全対策のひとつとして、ササの刈取りの有効性について検討を行った。一方で、ササの侵入が見られない場所においても、特に湿生お花畑(雪潤草原)の急速な消失が報告されている。その原因のひとつに、近年の雪解けの早期化に伴う土壌乾燥化が考えられる。雪潤草原の代表種であるハクサンイチゲをモデル植物として、雪解け時期の違いが個体群動態に及ぼす影響について検討を行った。

温暖化による森林生態系の変化を理解する上で、樹木の成長応答や森林帯の垂直移動の定量的評価・予測は重要な課題である。夏季気温の上昇により森林限界付近の樹木の生理活性が促進され、森林限界が上昇することが多くの研究で示唆されているが、夏季の高温が生理的乾燥を引き起こして成長を抑制し、森林限界が下降する可能性も示唆されている。気温上昇に対する樹木の生理的応答は他の気象要因(降水量や日射量)の影響も受けるため、標高間・山域間での比較を行った。

2. 研究目的

(1) 森林帯-高山帯エコトーンの群集構造解析

地球温暖化が高山生態系の種多様性に及ぼす影響は、森林帯の上昇による高山生態系の縮小と、群集構成種の変化を介して進行すると予測される。近年の温暖化に対応して、森林帯の高標高への移動が世界各地の山岳地域で報告されている²⁾。しかし、森林帯の移動により高山生態系の生物群集多様性がどのような影響を受けるのかについての知見は乏しい。標高傾度に沿った種多様性変化パターンは、森林限界を構成する樹木のタイプや林床植物相によって山域間や地域間で異なる可能性がある。そこで、日本各地の主要山岳域で、上部森林帯から高山帯にかけて変化する植物群集構造に着目して詳細な研究を試みた。多雪環境である我が国の山岳地域は、森林帯においてチシマザサが密生群落を形成することが多い。森林のタイプに加え、チシマザサの発達度合いは林床植物の種多様性に強く作用すると考えられる³⁾。したがって、ササの発達度合いを考慮して多様性の解析を行った。さらに、日本の山岳地域で観察された種多様性の標高傾度に沿った変化は、

中緯度域に分布する海外の山岳域でも見られる一般的なものであるかどうかを確かめるために、北米とニュージーランド南島の山岳域でも同様の調査を行い、日本の高山帯との比較を行なった。

国内の主要山岳地域として、北海道の大雪山系（黒岳、赤岳、ユニ石狩岳）と雄阿寒岳、東北地方の八甲田山系（大岳、赤倉岳）と鳥海山、中部山岳域の北アルプス山系（立山、白馬岳、爺ヶ岳、常念岳、蝶ヶ岳）、中央アルプス（西駒ヶ岳）、ならび白山の14箇所調査を行った。調査した山域の緯度は、N35°48'（西駒ヶ岳）からN43°40'（大雪山）に渡る。

海外の山岳域として、北米のカナディアンロッキー5山域（N50°13'~56', W114°51'~115°17'）と、ニュージーランド南島のサザンアルプス5山域（S42°54'~S44°25', E169°15'~E171°37'）で調査を行った。北米の山岳地域は一般に森林帯から高山帯への移行が緩やかであり、移行帯は森林帯を形成していた樹木の密度と樹高の低下を伴いながら徐々に変化する。これに対して、ニュージーランドの山岳林は常緑広葉樹のナンキョクブナが一般的であり、森林限界まで発達した林冠を構成しており、高山帯への移行は極めて急激である。一方で、我が国の亜高山帯林は地域により構成樹種が異なり、下層植生の垂直変化も多様であると予測される。同じ中緯度山岳地域にありながら、森林帯の組成と構造が異なる地域間の比較により、エコトーンが作り出す多様性パターンを明らかにし、気候変動に伴う森林帯の変動が高山生態系の生物多様性にもたらす影響を予測するベース作りを試みた。

（2）高山帯におけるササ分布拡大メカニズムの解明

大雪山系五色ヶ原一帯は、かつてハクサンイチゲやチシマノキンバイソウなどの草本植物が群生する雪潤草原であったが、近年急速な植生変化が進行しており、湿性お花畑の減少とイネ科草原やチシマザサの増加が顕著である⁴⁾。チシマザサは他の高山植物に比べて稈高が高く、バイオマスの大きい密生集団を形成することから、土壌や光環境の改変作用が強く、高山植生へ及ぼす影響が深刻である。航空写真解析により、過去30年間のササの面積拡大の実態が明らかになってきたが（サブテーマ1の成果）、その経年的な拡大速度や植物群集の種多様性に及ぼす効果は不明であり、現状把握が必要である。ササの拡大が急速に進行している地域では、種多様性維持のための保全政策が必要となる。そのひとつに、ササの人為的な除去によるコントロールが考えられる。しかし、高山帯におけるササの刈取り実験は例がなく、その効果については不明である。ササは地下茎の伸長による分布域拡大が顕著であり、クローン成長による空間の占有が一般的と考えられている。一方で、有性繁殖による種子生産を介した個体群維持メカニズムの可能性も考慮する必要がある。そこで、近年分布拡大が進行している五色ヶ原に永久調査プロットを設置し、チシマザサの動態と地上部刈取りによるバイオマス推定、刈取り後のササバイオマス回復と高山植生の種多様性の変遷過程をモニタリングしている。4年間の調査結果から、ササの拡大速度と刈取り処理の有効性を検討する。さらに、調査地全域で遺伝解析によりササのクローン構造を解析し、ササの分布拡大様式と高山植生への影響を調べた。

（3）湿性お花畑消失メカニズムの解明

山岳地域のなかでも特に高山帯は気候変動に対して最も脆弱な生態系であると考えられている⁵⁾が、気候変動が生態系に及ぼす影響のひとつとして、植物の分布域の変化が懸念されている。高山帯での急速な植生変化のメカニズムを解明するためには、景観スケールでの解析（サブテーマ1

の成果参照)だけでなく、個々の種の生理・生態的応答を理解する必要がある。近年、北海道大雪山系でも年々雪解け時期が早まっていることが報告されている⁶⁾。また、雪潤草原での湿性お花畑の減少が報告されており⁷⁾、その原因として雪解けの早期化に伴う土壌乾燥化が有力視されている。高山帯での不均一な雪解けは、雪解け時期の異なる場所に生育する植物個体群間のその動態を比較することで、雪解け傾度という環境変化に対する植物側の応答を明らかにするための優れた野外実験系となりうる。そこで、五色ヶ原を代表する草本植物のひとつであるハクサンイチゲを用いて、雪解け傾度に沿った個体群動態を比較・解析することで、雪解け時期の早期化が湿生お花畑個体群に与える影響について調べた。

(4) 森林帯における気温変動と水分ストレスに対する樹木の応答

温暖化によって森林帯、とりわけ森林限界がどのように移動するかを予測するために、過去の気温変動と森林限界の位置の変化の関係が注目されている。多くの研究は、生育好適期間の気温(夏季気温)が上昇すると樹木成長が促進され、森林限界が高標高へ移動すると報告している⁸⁾。一方、気温上昇による乾燥ストレスの増大が樹木の生理活性を低下させ、森林限界が低標高へ移動することも指摘されている⁹⁾。温暖化にともなう森林生態系の変化を予測するためには、森林限界付近だけではなく森林帯全体、つまり標高に沿って樹木の成長応答を定量的に把握する必要がある。また、気温上昇に対する樹木の生理的応答は他の気象要因の影響も受けるため、山域間での比較も重要である。阿寒山系雄阿寒岳のアカエゾマツを対象にした先行研究では、年輪幅に対して当年夏季気温が負の効果をもち、また、森林限界付近の個体群でその効果が大きいことが明らかになった。これらの結果は、高い夏季気温は樹木成長を促進することなく、生理的乾燥を引き起こして成長を抑制する可能性を示唆する。過去の気候変動に対する樹木の成長応答とその生理メカニズムを年輪幅や材の炭素安定同位体比から読み解く手法を採用し、本研究では森林帯における気温変動と水分ストレスに対する樹木の応答の標高間・山域間比較を行った。

3. 研究方法

(1) 森林帯-高山帯エコトーンの群集構造解析

森林帯上部から高山帯下部にかけてのエコトーンから、森林帯、移行帯、高山帯にそれぞれプロットを設置した。高山帯は森林限界を超えた地域(開空度100%)に、森林帯は発達した林冠を形成している地域にそれぞれ任意に決定した。移行帯は森林限界周辺部で、樹木がまばらに存在する地域である。ただし、ニュージーランドの山岳地域では、ナンキョクブナが森林限界まで発達した林冠構造を持つために、移行帯は森林限界のすぐ外側に設定した。

各プロットにおいて、10 m×2 mの带状区を1本設定した。各带状区は20個の1 m×1 m方形区に分割し、それぞれの方区に含まれる植生高2メートル以上の木本植物を除く全ての維管束植物について、植被率をパーセント表示で記録した。コケ類と地衣類についてはそれぞれひとまとめにして植被率を求めた。また、移行帯と森林帯では、带状区を含む20 m×5 mの範囲に生育する植生高2メートル以上の木本植物の種ごとの頻度と最大植生高を記録した。

得られた植生データより、10 m²当りの維管束植物の出現種数(α 多様度)と群落類似度(PS: percentage similarity)¹⁰⁾を算出した。類似度の算出は以下の通りである。

$$PS=1-0.5\times\sum_{i=1}^k(|P_iA-P_iB|)$$

ただし、 P_iA と P_iB はそれぞれプロットAとBにおける種*i*の相対優占度とする。 α 多様度の算出に際しては、各サイトで種数-面積曲線を求めて検討した結果、ほとんどのサイトにおいて調査面積10 m²で観察種の80%以上が出現していたことから、規定面積として採択した。

(2) 高山帯におけるササ分布拡大メカニズムの解明

2008年にササ群生地中央密生部から末端部にかけて、5 m×5 m の調査プロットを6つ設定した。3つはササの地上部を地表から刈取る刈取区、残りは無処理の対照区とした(図(2)-5参照)。各プロットの中央部に3 m×3 m の区画を設定し、9つの1 m×1 m 方形区に分割した。植生の計測はそのうち5つの方形区(Q1~Q5)で行った。毎年植物の生育が完了した8月下旬以降に、方形区に含まれるチシマザサの稈数をカウントし、稈の高さを計測後、刈取区については出現した稈すべてを地表部から刈取った。ササの刈取りは、毎年9月上~中旬に刈取区全域(5 m×5 m)で行っている。刈取ったササの一部を実験室に持ち帰り、乾燥後、重量を測定した。得られた稈重量に基づき、面積当りのバイオマス推定を行った。また、刈取りを行わない対照区のバイオマスは、2008年の刈取りサンプルを基に稈高と密度から推定した。

ササの刈取りによる植生構造への影響をセンサスするために、2009年、2010年、2011年にすべてのプロットで植生調査を行った。植生調査は方形区を100個の10 cmグリッドに分割し、グリッドに現れるすべての維管束植物種を記載した。植生データを基に、各方形区の出現種数とシャノンの多様度指数を求めた。出現種数と多様度指数の解析は、処理効果(刈取りと対照)とプロット位置(末端、周辺、密生部)を説明変数とし、2009年の計測値をオフセット項とした一般化線型モデル(GLM)により検定を行った。出現種数についてはポアソン分布を、多様度指数については正規分布を仮定したモデルを用いた。

五色ヶ原上部の50 ha区域からチシマザサの葉を採取し、マイクロサテライトマーカーを用いたクローン解析を行った(図(2)-5参照)。サンプリングは航空写真解析により識別されたほぼすべてのパッチから行い、GPSによるサンプリングポイントの特定を行った。サンプリングは2010年と2011年に合計259地点で行った。採取した葉はシリカゲルで常温乾燥後、DNAの抽出を行い、マイクロサテライトマーカーによる遺伝子型の特定制を行った。報告されている14マーカー¹¹⁾でスクリーニングを行い、多型の見られた8マーカーを遺伝子型の特定制に用いた。

(3) 湿生お花畑消失メカニズムの解明

大雪山系五色ヶ原で急速に消失している湿生お花畑の代表種であるハクサンイチゲを対象種とした。調査地は北海道大雪山系化雲岳周辺(標高約1800 m)の南東斜面とした。2009年の雪解け直後、雪解けの早い場所から遅い場所にかけてハクサンイチゲ個体群を3箇所選び、各サイトに1 m × 1 mの方形区を3つ設置した(図(2)-9参照)。雪解け時期と土壌の乾燥化の関係を調べるため、2010・2011年の雪解け直後に自動記録型の土壌水分センサー(DECAGON ECH20)を各サイトに設置し、生育期間(7~9月)を通しての土壌水分を記録した。また、2010年にはハクサンイチゲの水分ストレスの指標として用いるために開花期と結実前後の計3回リーフポロメータ

(DECAGON SC-1)を用いて現地で葉の気孔伝導度の測定を行った。2009年の開花期（7月）に方形区内のハクサンイチゲ全個体をマーキングし、葉数（当年生実生、1～2枚、3～4枚、5枚以上）と繁殖の有無（繁殖個体は花数）を、結実期（8月）には種子数をそれぞれ記録した。2010・2011年も同様の調査を行い、新規加入個体については適宜追加マーキングを行った。雪解け時期の異なる場所に生育するハクサンイチゲの個体群動態の変化を明らかにするために、3年分の個体群追跡データから推移行列を算出した。

（４）森林帯における気温変動と水分ストレスに対する樹木の応答

調査地は、阿寒・知床国立公園の雄阿寒岳（1371 m）と大雪山系の西クマネシリ岳（1635 m）である。夏季降水量（年間降水量）は雄阿寒岳で932 mm (1372 mm)、西クマネシリ岳で757 mm (1236 mm)である。月平均気温は両山域で差はなく、およそ-10.0～18.0℃である。両山域の森林帯から森林限界にかけてアカエゾマツが分布しており、林冠層を優占している。2010年9月中旬に雄阿寒岳の三地点（550 m, 800 m, 1100 m）、西クマネシリ岳の二地点（1360 m, 1500 m）において対象個体の胸高周囲長を測定した（表(2)-1）。成長錐を用いてアカエゾマツの年輪コアを各個体の樹皮表面から1本（約5 cm）採取した。コア採取跡からの腐敗を防ぐために、防腐剤入りのコーキング剤を採取跡に注入した。

植物体の炭素安定同位体比は、光合成期間に植物が受けた水ストレスを表す指標として用いられることが多い。ここでは材中の炭素安定同位体比を分析し、気温上昇によって乾燥ストレスが引き起こされているか、樹木成長が抑制されているかを明らかにする。ミクロトーム用替刃を用いて、各年輪コアの樹皮表面から最大20年分の材を切り出した。材切片をアセトンより脱脂し、水洗後、乾燥機で60℃、4日間乾燥させた。ここでは早材（春から夏に形成される材）と晩材（夏後半に形成される材）の区別は難しく、混合したサンプルを炭素安定同位体比（ $\delta^{13}\text{C}$ ）の分析を用いた。材中（0.25～1.0 mg）の $\delta^{13}\text{C}$ 値は標準物質PDBに対する相対千分偏差（‰）で表した。

年輪幅と $\delta^{13}\text{C}$ の関係、年輪幅および $\delta^{13}\text{C}$ の気象シグナルへの応答を、標高ごとに個体差を考慮した一般化線形混合モデル（GLMM）を用いて解析した。後者の解析では、気象要因（前年・当年夏季の累積気温、降水量、日照時間、前年冬季の累積降水量）と前年個体サイズを説明変数に設定した。5～9月を夏季、10～4月を冬季として扱った。

表(2)-1. 調査地点の標高、個体数、採取個体のサイズ、林床植生.

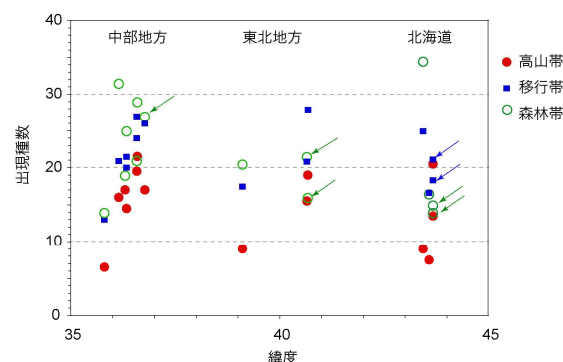
山域	標高(m)	個体数	平均胸高周囲長± SD(cm)	林床植生
雄阿寒岳	550	8	251.8± 53.6	コケ類
	800	8	121.9± 43.6	コケ類、ミヤコザサ
	1,100	7	94.9± 12.0	イワノガリヤス
西クマネシリ岳	1,360	8	135.7± 24.1	コケ類、コウラクツツジ
	1,500	9	111.1± 24.2	ミヤコザサ、コウラクツツジ

4. 結果及び考察

(1) 森林帯-高山帯エコトーンの群集構造解析

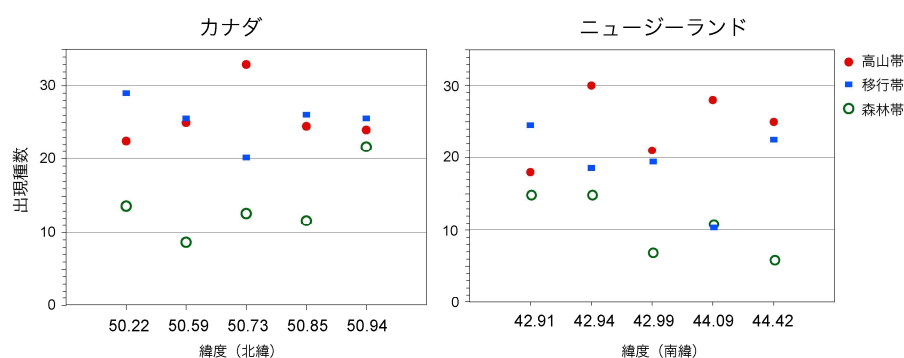
日本国内の森林限界構成樹木は、北海道大雪山系ではダケカンバ・ミネカエデ・ウラジロナナカマド、阿寒ではアカエゾマツ、本州ではオオシラビソ・ダケカンバ・ミネカエデ・ミヤマハンノキが一般的であった。森林限界の標高は、北海道で1145～1660 m、八甲田山で1450 m、中部山岳域で2360～2590 mあたりであった。森林帯の相対照度は一般に低く、2～21%（平均10%）であった。

日本の山岳域における維管束植物の出現種数（ α 多様度）と緯度の関係を図(2)-1に示す。出現種数は森林帯で多く、高山帯で少なくなる傾向が認められた。例外として、大雪山赤岳と八甲田山では森林帯の出現種数が移行帯や高山帯と比べて少なかった。これらの山域では、森林帯周辺がチシマザサに覆われていたために、ササによる被圧の影響を受けて種数が減少したと考えられた。出現種数を目的変数に、植生帯、緯度、植生高（キャノピー高）、ササの被度を説明要因に、山域をランダム要因とした一般化線形混合モデルで解析を行ったところ、高山帯は移行帯($P = 0.001$)や森林帯 ($P = 0.011$) に比べて有意に多様性が低く、ササの影響は負に作用している ($P = 0.015$) が示された。一方で、キャノピーの高さと緯度は多様性には影響していなかった ($P > 0.10$)。すなわち、日本の山岳地域では高山帯の α 多様度が森林帯に比べて低い一般的な傾向が明らかとなった。



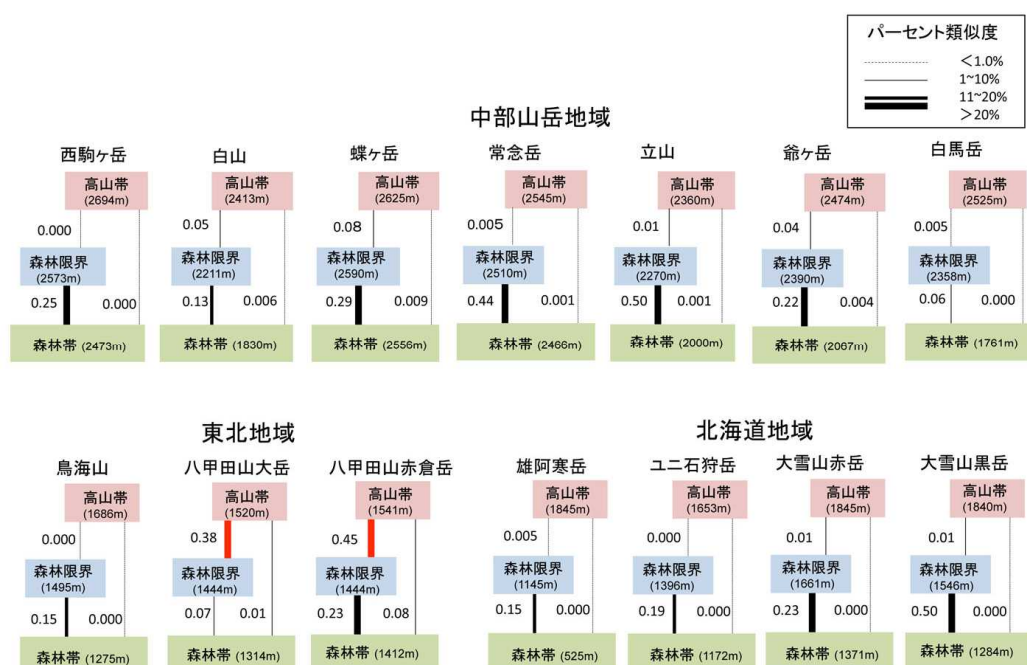
図(2)-1. 日本の主要山岳域における森林帯-高山帯エコトーンの種多様度（ α 多様度）の比較．種多様度は10 m²あたりの出現種数で示した．矢印は、チシマザサの植被が25%以上のプロットを示す．

カナディアンロッキーの森林帯は、ロジポールパイン(*Pinus contorta*)、エンゲルマントウヒ(*Picea engelmannii*)、アルプスモミ(*Abies lasiocarpa*)、カナダトウヒ(*Picea glauca*)などの針葉樹が一般的であり、森林限界は2180～2330 m付近であった。一方で、ニュージーランドの森林帯は、すべてナンキョクブナ(*Nothofagus solandri*, *N. menziesii*)の純林であり、森林限界の標高は平均1080mであった。カナダとニュージーランドでは、森林帯から移行帯にかけて出現種数の顕著な増加傾向が認められ、 α 多様度は高山帯で最も高かった（図(2)-2）。すなわちこれらの地域では、森林の発達に伴う光環境の低下が種多様性の減少と関連していると予測された。



図(2)-2. 北米（カナディアンロッキー）とニュージーランド南島の山岳地域における森林帯－高山帯エコトーンの α 多様度の変化．種多様度は10 m²あたりの出現種数で示した．

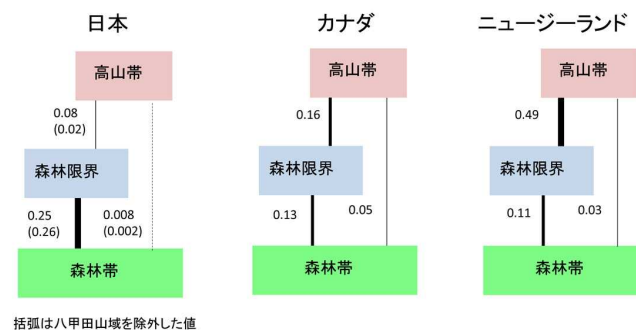
日本の各山域における植生帯間の群集類似度の解析結果を図(2)-3に示す．一般的に、森林帯と森林限界移行帯の類似度が高く、高山帯との類似度が極めて低い傾向が見られる。すなわち、森林限界周辺部の植物群集は主に森林帯構成種により形成されているが、高山帯の植物群集はそれとは異なる固有の種構成を有していることが示された。例外的に八甲田山域では移行帯と高山帯の類似度が0.38～0.45と極めて高くなっていた。八甲田山域の森林限界は1500 m付近に位置しており、気候的には森林が形成される標高である。すなわち、山頂効果による局所気候により森林の成立が妨げられている偽高山帯であり、厳密な意味での高山植物の生育が限られていることが原因と考えられる。八甲田山域を除いた山域では、高山帯と移行帯の類似度は0.00～0.08と極めて低い。



図(2)-3. 日本の主要山域における森林帯－高山帯エコトーンの群集類似度の比較．高山帯・森林限界移行帯・森林帯間のパーセント類似度を示す．

日本とカナダ、ニュージーランドの山岳域で植生帯間の群集類似度の平均値をまとめたのが図

(2)-4である。日本では森林帯から移行帯までは比較的似通った種構成を示すが、高山帯で大きく種構成は変化していた。これに対してカナダでは、森林帯～移行帯～高山帯間の類似度は0.13～0.16と同程度であり、森林の有無に関わらず標高に沿って種組成が緩やかに変化していく傾向が見いだされた。一方で、ニュージーランドでは、森林帯と移行帯の群集類似度が0.11と低いのに対して、移行帯と高山帯の類似度は0.49と極めて高かった。すなわち、ナンキョクブナの発達した樹冠を持つ森林帯が途切れると、急激な種組成の変化が起きていることが示された。



図(2)-4. 調査を行った3カ国の森林帯-高山帯エコトーンの群集類似度のまとめ。高山帯・森林限界移行帯・森林帯間のパーセント類似度を示す。

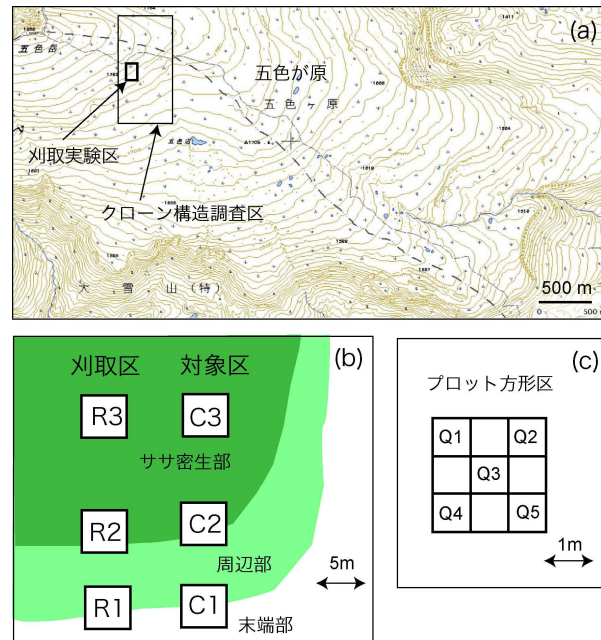
本調査により、標高に沿った種多様性の変化パターンは、地域によって大きく異なることが確認された。日本では種多様性は森林帯で高いが、カナダやニュージーランドでは森林限界を超えた明るい環境で多くの植物が生育している。また、日本の高山植物群集は、森林帯とは大きく異なる固有の種構成から成立していることが明らかとなった。このような標高に沿った群集組成の地域性は、温暖化による森林限界の移動が種多様性に及ぼす影響は、地域により異なる可能性を示唆している。日本やニュージーランドでは北米に比べ、森林帯の高標高への進出は、被圧による高山植物群集の種多様性の急速な低下を引き起こす可能性がある。さらに、日本の場合、チシマザサの分布挙動が種多様性に与える影響が強いことが示唆された。チシマザサの分布は高山帯でも拡大が報告されており⁴⁾、我が国特有の生物多様性への制限要因である。すなわち、温暖化による種多様性への影響評価には、森林帯とササの双方の挙動を考慮する必要があることが示された。

(2) 高山帯におけるササ分布拡大メカニズムの解明

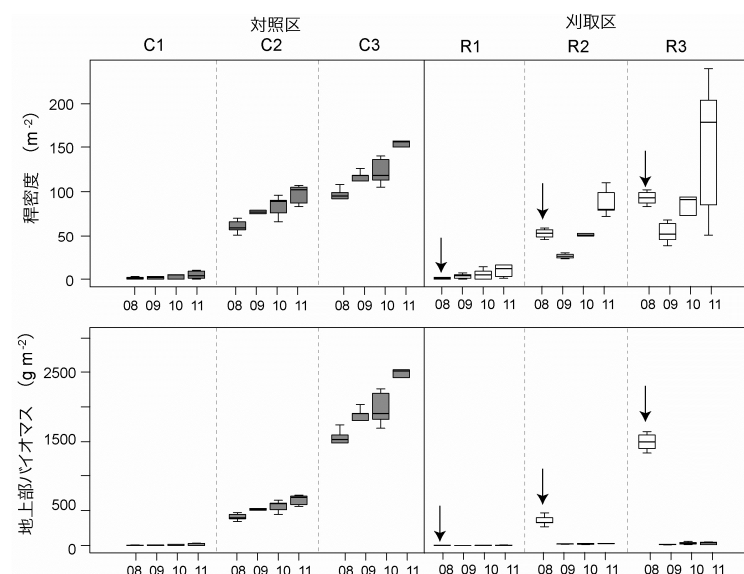
2011年の対照区のササ稈密度は、C1、C2、C3でそれぞれ 4.8 ± 2.0 (SE)、 97 ± 4.9 、 155 ± 9.8 本/m²であり、2008年と比べて末端部で4.0倍、周辺部で1.6倍、密生部で1.6倍の増加であった(図(2)-6)。稈高は、C1、C2、C3でそれぞれ 27.7 ± 1.3 、 46.3 ± 1.6 、 72.4 ± 1.5 cmで、発達に伴い増大する顕著な傾向が見られた。推定バイオマスは、それぞれ 16.3 ± 7.5 、 653 ± 33 、 2508 ± 159 g/m²であった。本調査地においてチシマザサは確実に増大傾向にあることが明らかとなった。

刈取り処理翌年の2009年に新たに出現した稈密度は、末端部以外では刈取り前に比べて大きく減少したが、2010年には刈取り前と同レベルにまで増加し、2011年には対照区と同程度にまで増大した(図(2)-6)。しかし、稈高はいずれのプロットにおいても20 cm程度と小さい(C1、C2、C3でそれぞれ 16.8 ± 1.0 、 23.2 ± 1.1 、 19.5 ± 1.2 cm)。刈取区の地上部バイオマスは、末端部で 3.8 ± 1.5

g/m^2 、周辺部で $32.2 \pm 4.2 \text{ g/m}^2$ 、密生部で $32.4 \pm 7.9 \text{ g/m}^2$ 程度と少なく、密生部においては対照区のバイオマスのわずか1%程度にとどまっていた。すなわち、地上部刈取りは、稈密度の減少にはそれほど貢献しないが、稈サイズとバイオマス蓄積を大きく減少させる効果があることが示された。

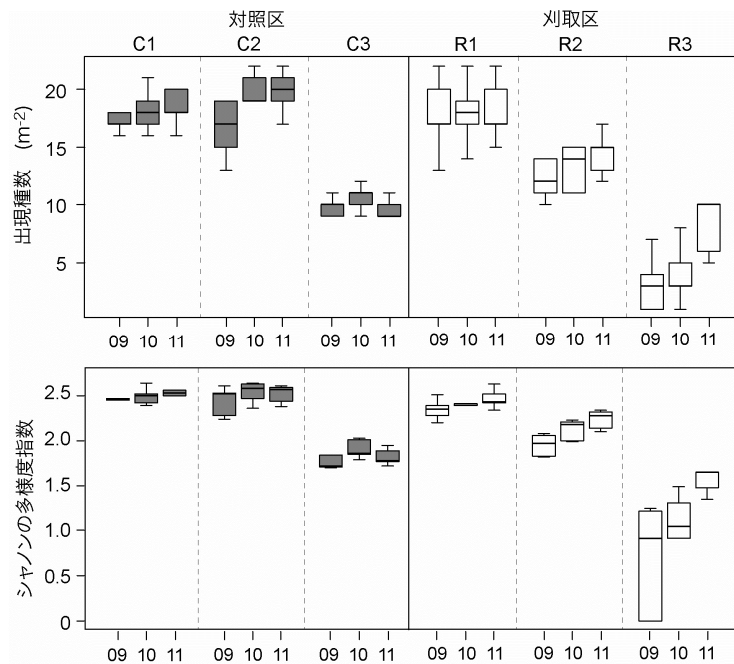


図(2)-5. 調査地およびプロット配置図概要. (a)五色ヶ原における刈取実験区とクローン構造調査区域. (b)ササ密生地から末端部にかけてプロットを6つ設定し、刈取区(R1, R2, R3)と対照区(C1, C2, C3)とした. (c)各プロット中央部に3 m×3 mの区画を設定し、9つの方形区に分割した. 植生調査は5つの方形区(Q1~5)で行った.



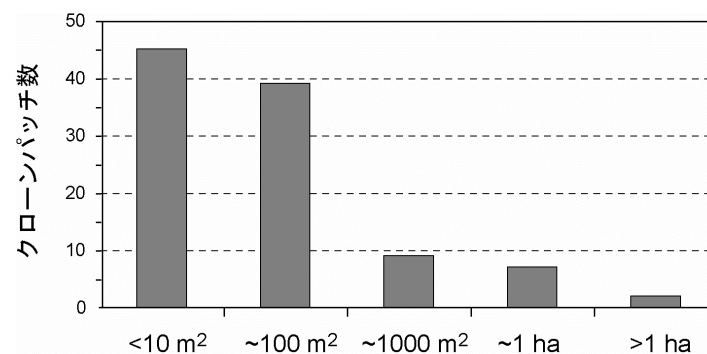
図(2)-6. チシマザサプロットの稈密度(上図)と地上部バイオマス(下図)の経年変化(2008~2011年). 刈取区の2008年データ(矢印)は刈取り前の値を示す. 箱ヒゲ図はデータ分布の10, 25, 50, 75, 90%の位置を示す.

方形区あたりの出現種数は、末端部で平均17~18種、周辺部で12~20種、密生部で3~10種と、ササの密生地で顕著に減少した（図(2)-7）。GLMによる解析の結果、ササの刈取りは出現種数を増加させ、その傾向は密生部で顕著であることが判明した($P < 0.0001$)。シャノンの多様度指数は、末端部で平均2.4~2.5、周辺部で2.0~2.5、密生部で0.7~1.9と、ササの密度の増加に伴い低下する傾向にあった（図(2)-7）。GLMによる解析の結果、ササの刈取り効果が種多様度に正の効果を及ぼしていることが示された($P = 0.0029$)。以上の結果より、ササの除去により3年間という短期でも高山植生の種多様性が回復することが実験的に示された。



図(2)-7. チシマザサプロットの出現種数(上図)とシャノンの種多様度指数(下図)の経年変化(2009~2011年). 箱ヒゲ図はデータ分布の10, 25, 50, 75, 90%の位置を示す. 刈取区の周辺部(R2)と密生部(R3)において種多様性の増加が認められた.

8つのマイクロサテライトマーカーで検出された16遺伝子座のうち、15遺伝子座で変異が見られた。259サンプルは103の遺伝子型に識別された。最も大きなクローンは1ha以上にも及ぶことが示された。一方で、10 m²以下の小さなパッチが45%の高頻度で確認された（図(2)-8）。様々な遺伝子型からなる多くの小パッチの存在は、有性繁殖による実生定着に由来する個体群維持が行なわれている可能性を示唆するものである。



図(2)-8. 50 ha区画内のチシマザサのクローンサイズの頻度分布.

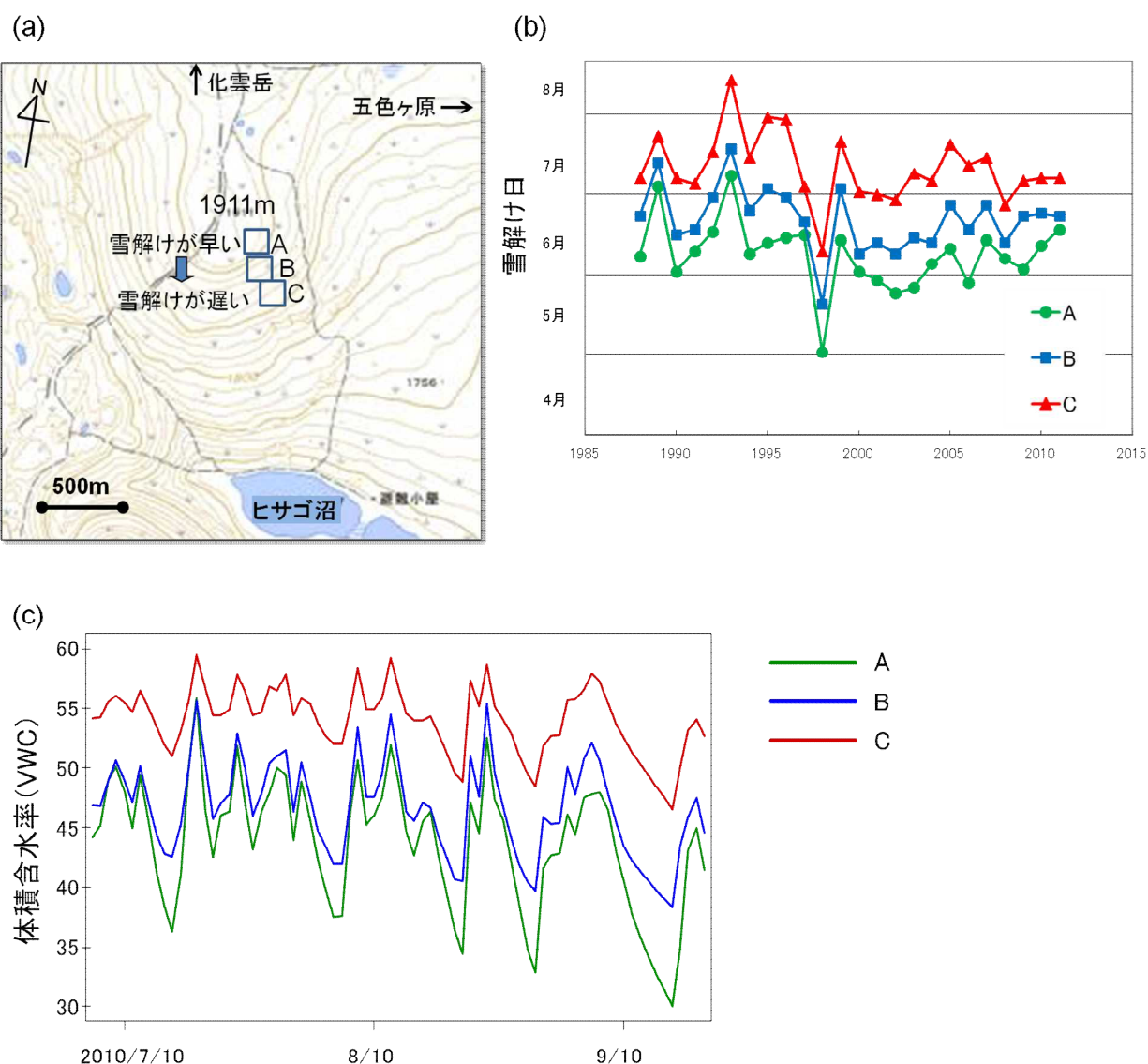
3年間のモニタリングにより、五色ヶ原のチシマザサは年々稈密度を増加し、バイオマスを蓄積している実態が明らかとなった。急速なササの拡大は、主に地下茎の分枝と伸長による栄養成長によるものと考えられる。草丈の高い密生した稈生産は、高山植物群落を強度に被圧し、種数を急速に低下させる。ササ密生地における3年間のバイオマス蓄積量は1.6倍と推定され、極めて急速にササが拡大している実態が明らかとなった。ササの分布拡大は高山生態系のバイオマス蓄積を増大するとともに、種多様性を大きく低下させる可能性がある。

マイクロサテライトマーカーによる遺伝子型解析で検出されたクローンサイズは、最大で長径150 mにも達していた。地下茎の伸長量を39 cmと仮定した時の（2009年の調査より）クローンパッチの存続時間は、少なくとも190年以上と推測される。一方で、湿生お花畑の中央部に小規模に分布するチシマザサの小パッチ集団は様々な遺伝子型から構成されており、有性繁殖による種子散布から定着した株である可能性を示唆している。生育環境の厳しい高山帯で、種子繁殖がどのように行なわれているのかについて、今後調べていく必要がある。特に、山地帯で報告されているような一斉開花とクローンの枯死¹²⁾が高山帯でも生じているかどうかは、ササの分布拡大を予測する上で重要である。

ササの地上部刈取り1年目に大きく稈密度が減少したが、2~3年目には稈密度が刈取り前の段階にまで回復した。しかし、刈取区の稈の高さは低く、刈取り後の生産性は低く維持されているので、刈取りによるササの制御は有効であると評価できる。さらに、実験3年目で刈取り処理により種多様性の回復傾向が認められた。この結果は、ササの被圧に対する高山植物の衰退は、ササの除去により緩和され、比較的短期間で植生回復が進む可能性を示唆するものである。高山植生の多様性回復は、残存していた種の成長が促進された効果と、新たな実生の出現による双方の効果によるものである。光を巡る競争が高山植生の衰退を引き起こしている主要因であることが、今回の実験により確認できた。一方で、今回の実験では、刈取り処理は毎年繰り返して行っており、一度刈取った後の経年的なササの回復過程については調べていない。保全対策としてのササの刈取り導入に関しては、その有効性と施行効率の実現性について、さらに長期のモニタリングが必要である。

（3）湿生お花畑消失メカニズムの解明

調査サイトの平均雪解け日は、雪解けの最も早いAサイトで6月上旬、中程度のBサイトで6月下旬日、最も雪解けが遅いCサイトはAサイトより約1ヶ月遅い7月上旬であった。雪解け日は年変動するが、サイト間の順序は3年間一定であった（図(2)-9. (b)）。土壌水分は雪解けから時間が経過するのに従い低下し、雪解けの早いAサイトは季節を通して最も低い値を示した図(2)-9. (c)）。なお、この傾向は2010年、2011年ともに同様であった。また、乾燥ストレスの指標でもある葉の気孔伝導度は、雪解けの最も早いAサイトで常に低かった（表(2)-2）。雪解けが早い場所ほど生育期間中の土壌水分が低く、その場所に生育する植物の乾燥ストレスが高くなることが示された。この結果は、気候変動による雪解けの早期化が、土壌の乾燥化を通じて、植物の乾燥ストレスを強める可能性があることを示唆している。



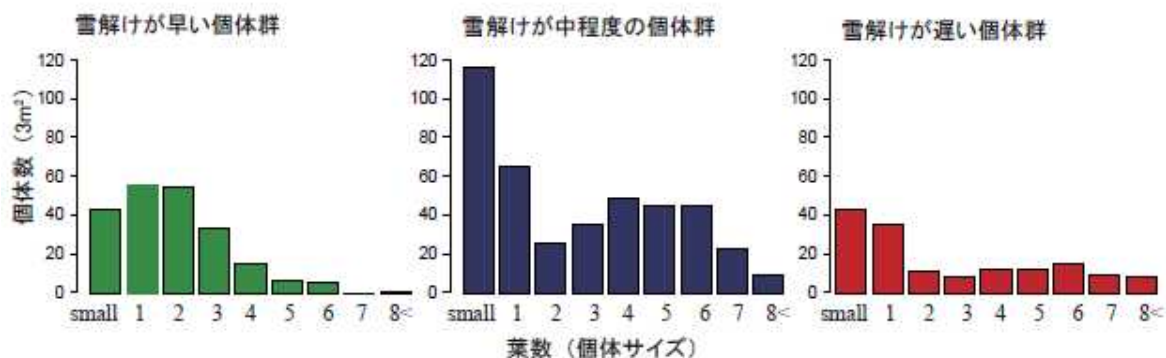
図(2)-9. 調査地およびプロット配置図概要. (a) 化雲岳南東斜面におけるハクサンイチゲ個体群調査サイト設置場所. Aサイト；雪解けの早い場所、Bサイト；雪解けが中間程度の場所、Cサイト；雪解けが遅い場所. (b) 過去24年間（1988年から2011年）の雪解け日の年変動. 平均雪解け日はAサイトが6月6日、Bサイトが6月19日、Cサイトが7月8日. (c) 各サイトの土壌水分の季節変化.

表(2)-2. ハクサンイチゲの葉気孔伝導度の季節変化 ($\text{mmol/m}^2\text{s}^{-1}$)

サイト	6月14日	8月10日	8月19日
A	387	465	402
B	405	634	429
C	514	522	380

ハクサンイチゲ個体群の個体群密度、サイズ分布、繁殖個体の割合は各サイトで大きく異なった。3年間の 3 m^2 あたりの平均個体数は、雪解けの遅いCサイトで最も少ない141個体、雪解けの早いAサイトで213個体、雪解けが中程度のBサイトはCサイトの約2.5倍の366個体であった。雪解けの最も早いAサイトの個体群は小さいサイズへの偏向があり（図(2)-10）、全体に占める繁殖個体

の割合も3%と低かった。一方で、雪解けの最も遅いCサイトでは個体数が低いにも関わらず繁殖個体の占める割合は13%と最も高かった。1個体あたりの平均花数はAサイトで2.7個、Bサイトで3.3個、Cサイトで3.5個であった。また、1個体あたりの平均結実数もAサイトで7.6個、Bサイトで11.5個、Cサイトで11.0個となり、花数・結実数ともに雪解けの早いAサイトで最も低くかった。前年の生産種子数と当年生実生数の関係はサイト間で大きく異なり、Aサイトでは生産種子数は少ないにも関わらず実生への貢献度は高かった。このように、雪解けの最も早い場所のハクサンイチゲ個体群は、大型個体や繁殖個体が少なく、花数・結実数が低いことから、何らかの生理的ストレスを受けていると考えられる。



図(2)-10. 雪解け傾度に沿ったハクサンイチゲ3個体群のサイズ構成比較.

3年間の個体追跡データから推移行列を作成した結果、雪解けの早いAサイトでは他の2サイトに比べて、より大きい葉数への移行率が低く小さいサイズへの移行率が高かった(表(2)-3)。推移行列から算出した個体群成長率(行列の最大固有値)は、雪解けの早いサイトの個体群で最も低い1.02、最も遅いサイトで1.06、中程度のサイトでは最も高い1.08であった。次に、定常状態に達したときの各生育段階の割合である安定生育段階構成を算出した。この結果から、Aサイトの個体群は定常状態に達したとき5葉以上の個体は約4%と非常に小さく、大型個体による実生の供給はあまり期待できないことがわかった。最後に、推移行列の各値の個体群成長率に対する相対的な寄与率である弾力性の結果を表(2)-4に示した。雪解けの早いサイトでは1~2葉の個体の生存率の弾力性が、雪解けが中程度と遅いサイトでは5葉以上の大型個体の生存率の弾力性が最も高かった。

以上の結果から、雪解けの早いサイトでのハクサンイチゲ個体群成長率の低さは、成長の遅延・後退による繁殖個体へ移行の低さと、繁殖個体のサイズが小さいことによる花数・結実種子供給数が低いことに起因していることがわかった。繁殖個体数の少なさが実生供給を低下させて個体群の衰退を引き起こしており、その原因として生育期の乾燥ストレスが考えられた。本研究では、個体群成長率は最も低かった雪解けの早いサイトでも1以上であったので個体群が衰退しているとは言えないが、少なくとも、雪解けの早期化に伴う土壌水分の低下が、ハクサンイチゲの成長を遅延させることで個体群成長を阻害していることが明らかとなった。このことから、大雪山五色ヶ原で進行している湿生お花畑の消失は、雪解けの早期化に伴う土壌乾燥化の影響によるものと推定された。

表(2)-3. 2009年から2011年のハクサンイチゲ個体群の推移行列、生存率、安定生育段階構成. (a) 雪解けが早い個体群A、(b) 雪解けが中程度の個体群B、(c) 雪解けが遅い個体群C.

(a) 雪解けが早い個体群

	実生	1-2 枚	3-4 枚	5 枚 ≤
実生	0.679	0	0.017	1.279
1-2 枚	0.169	0.847	0.313	0
3-4 枚	0	0.137	0.636	0.157
5 枚 ≤	0	0	0.051	0.771
生存率	0.848	0.984	1	0.928
安定生育段階	0.177	0.561	0.218	0.044
$\lambda = 1.022$				

(b) 雪解けが中程度の個体群

	実生	1-2 枚	3-4 枚	5 枚 ≤
実生	0.625	0	0.063	0.606
1-2 枚	0.143	0.791	0.054	0
3-4 枚	0	0.189	0.716	0.090
5 枚 ≤	0	0.006	0.230	0.910
生存率	0.768	0.986	1	1
安定生育段階	0.361	0.214	0.175	0.250
$\lambda = 1.076$				

(c) 雪解けが遅い個体群

	実生	1-2 枚	3-4 枚	5 枚 ≤
実生	0.535	0	0.113	0.490
1-2 枚	0.235	0.913	0	0
3-4 枚	0	0.070	0.729	0.084
5 枚 ≤	0	0	0.271	0.904
生存率	0.770	0.983	1	0.988
安定生育段階	0.246	0.382	0.138	0.234
$\lambda = 1.064$				

表(2)-4. ハクサンイチゲ個体群の弾力性分析. (a) 雪解けが早い個体群A、(b) 雪解けが中程度の個体群B、(c) 雪解けが遅い個体群C.

(a) 雪解けが早い個体群				
	実生	1-2 枚	3-4 枚	5 枚 ≤
実生	0.054		0.002	0.026
1-2 枚	0.027	0.434	0.062	
3-4 枚		0.089	0.160	0.008
5 枚 ≤			0.034	0.103

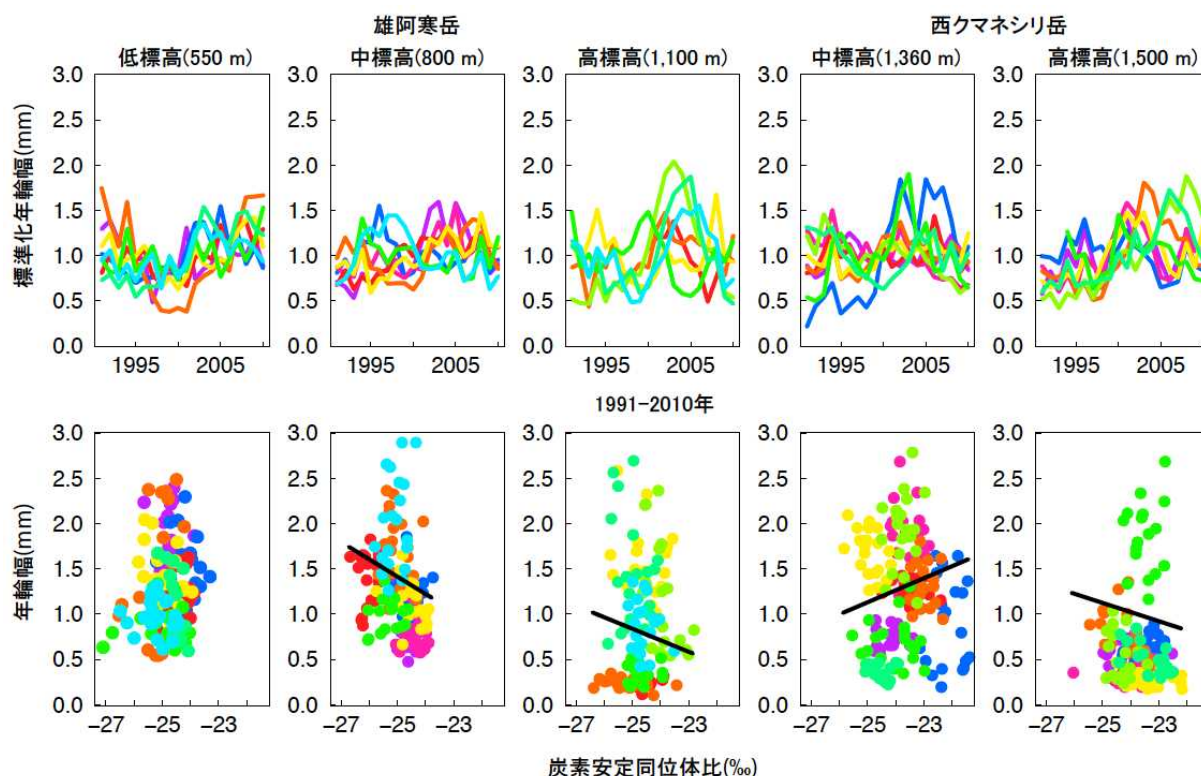
(b) 雪解けが中程度の個体群				
	実生	1-2 枚	3-4 枚	5 枚 ≤
実生	0.062		0.003	0.042
1-2 枚	0.045	0.148	0.008	
3-4 枚		0.051	0.157	0.028
5 枚 ≤		0.002	0.068	0.385

(c) 雪解けが遅い個体群				
	実生	1-2 枚	3-4 枚	5 枚 ≤
実生	0.040		0.005	0.035
1-2 枚	0.039	0.238		
3-4 枚		0.039	0.149	0.029
5 枚 ≤			0.064	0.361

(4) 森林帯における気温変動と水分ストレスに対する樹木の応答

森林限界は雄阿寒岳で1200 m、西クマネシリ岳で1500 m付近であった。森林構成樹木は、森林帯ではアカエゾマツとトドマツ、森林限界付近ではダケカンバも分布していた。林床は、林冠が閉鎖している低標高ではコケが発達しており、中～高標高ではミヤコザサ、コヨウラクツツジ、イワノガリヤスが優占していた（表(2)-1）。標高増加に伴って胸高周囲長が小さくなる傾向が両山域において見られた（表(2)-1）。

成長の良し悪しが個体間で同調している年が幾年か確認された（図(2)-11上段）。これは山域や標高の違いを超えて、広域スケールの気象シグナルに樹木が応答している可能性を示している。図(2)-11（下段）に年輪幅（絶対値）と各年の材 $\delta^{13}\text{C}$ の関係を示した。標高間で $\delta^{13}\text{C}$ に明瞭な差は見られなかった。GLMMにより、雄阿寒岳の中・高標高と西クマネシリ岳の高標高において、年輪幅と $\delta^{13}\text{C}$ の間に負の関係が認められた。すなわち、標高の高いところでは水分ストレスが増大すると樹木の肥大成長が抑制されることが示された。しかし、西クマネシリ岳の中標高では年輪幅と $\delta^{13}\text{C}$ の間に正の関係が見られた。これは、雄阿寒岳よりも西クマネシリ岳における夏季降水量が多いことから、水分ストレスの肥大成長への影響が小さい可能性を示唆している。雄阿寒岳の低標高では水分ストレスと肥大成長の間に明瞭な関係は見られなかった。



図(2)-11. 二山域および各標高におけるアカエゾマツの年輪幅の経年変化（上段）．標準化年輪幅は年輪幅の絶対値を各山域・標高の平均年輪幅で割った値である．下段は年輪幅の絶対値と材の炭素安定同位体比の関係．

年輪成長に対する気象シグナルの影響は山域および標高によって様々であった（表(2)-5）。雄阿寒岳の高標高では前年夏季気温が上昇すると年輪幅が狭くなり、年輪幅と $\delta^{13}\text{C}$ の負の関係も考慮すると、気温上昇による水分ストレスの増大が成長抑制の要因であると考えられる。また、西クマネシリ岳の高標高では前年夏季気温が上昇すると $\delta^{13}\text{C}$ が増大し、つまり水分ストレスが増大して肥大成長が抑制されていた。これらの結果は近年の温暖化によって森林限界が上昇することなく、下降する可能性を強く示唆している。

本研究により、特に高標高域において、気温上昇によって水分ストレスが引き起こされ、樹木成長への負の影響が大きいことが示された。ただし、降水量が少ない山域では気温上昇による水分ストレスの影響をより強く受ける可能性が示唆された。温暖化に対する森林生態系の応答、森林限界の移動を評価する際、山域や標高の違いを考慮する必要がある。

表(2)-5. 二山域の各標高における年輪成長と炭素安定同位体比の気象シグナルへの応答.

山域	標高	$\delta^{13}\text{C}$ vs 年輪幅		気象要因 vs 年輪幅		気象要因 vs $\delta^{13}\text{C}$	
		年輪幅		年輪幅		$\delta^{13}\text{C}$	
雄阿寒	低 (515 m)						
	中 (830 m)	$\delta^{13}\text{C} \uparrow$	減少				
	高 (1130_1180 m)	$\delta^{13}\text{C} \uparrow$	減少	前年の夏季気温 $\uparrow$	減少	前年・当年の夏季雨 $\downarrow$	増大
				前年・当年の日照時間 $\uparrow$	増大		
西クマネシリ	中 (1355_1365 m)	$\delta^{13}\text{C} \uparrow$	増大			前年の夏季気温 $\uparrow$	増大
	高 (1458_1500 m)	$\delta^{13}\text{C} \uparrow$	減少	当年の日照時間 $\uparrow$	増大	前年の夏季気温 $\uparrow$	増大

5. 本研究により得られた成果

(1) 科学的意義

大雪山の高山帯で進行しているチシマザサとハイマツの拡大、ならびに湿生お花畑の縮小は、土壌の乾燥化と強い関連があることが明らかとなった。チシマザサの刈取りにより、比較的短期間で高山植生の回復が進行しうることが実験的に示された。この結果は、ササの動向によって引き起こされる高山植生の多様性評価に重要な知見を与えるものであり、また、今後の国立公園や保護地域での植生管理方法策定の際の指針となりうる。

森林限界付近の個体群において、気温上昇による乾燥ストレスによって樹木の成長が抑制されることが明らかとなった。低・中標高域では乾燥ストレスの影響の有無や方向性が山域により異なっており、温暖化に対する森林生態系の応答予測のために山域や標高の違いを考慮する必要性を示した。

(2) 環境政策への貢献

海外や日本国内の他の山域で報告された温暖化予測を個々の山岳生態系に当てはめる場合には、地域性を十分に考慮する必要がある。個々地域に特有の生態系構造をベースに温暖化対策を行う重要性が示された。そのためには、保全すべき対象山域についての生態情報が極めて重要となり、山域を有する地方自治体や国立公園レベルでのデータベースの構築が臨まれる。

我が国の山岳生態系の温暖化対策策定においては、ササの挙動を十分に予測した管理政策が必要である。ササが急速に分布拡大している地域は、何らかの環境変化が進行している可能性が高く、地域の生物多様性が低下している可能性のある要注意地域と判断できる。高山植生の生物多様性に深刻な影響を及ぼすチシマザサの管理対策として、刈取り処理の有効性が示された。より長期的なセンサスにより、ササによる高山植生への負荷を定量化し、効率的なササの管理方法を提示できると期待できる。

6. 国際共同研究等の状況

特に記載すべき事項はない

7. 研究成果の発表状況

（１）誌上発表

<論文（査読あり）>

- 1) G. Kudo, M. Kimura, T Kasagi, Y. Kawai and AS Hirao: Arctic, Antarctic, and Alpine Research, 42, 438-448 (2010)
“Habitat-specific responses of alpine plants to climatic amelioration: comparison of fellfield to snowbed communities”
- 2) G. Kudo, Y. Kawai and AS. Hirao: International Journal of Plant Sciences, 172, 70-77 (2011)
“Pollination efficiency of bumblebee queens and workers in the alpine shrub *Rhododendron aureum*”
- 3) Y. Kameyama and G. Kudo: Plant Species Biology, 26, 93-98 (2010)
“Clarification of genetic component of hybrids between *Phyllodoce caerulea* and *Phyllodoce aleutica* (Ericaceae) in Hokkaido, northern Japan”
- 4) Y. Kawai and G. Kudo: Botany 89, 361-367 (2011)
“Local differentiation of flowering phenology in an alpine-snowbed herb *Gentiana nipponica*”
- 5) G. Kudo, Y. Amagai, B Hoahino and M. Kaneko: Ecology and Evolution, 1, 85-96 (2011)
“Invasion of dwarf bamboo into alpine snow-meadows in northern Japan: pattern of expansion and impact on species diversity”
- 6) T.Y. Ida, L.D. Harder and G. Kudo: Annals of Botany, 109, 237-246 (2011)
“Effects of defoliation and shading on the physiological cost of reproduction in silky locoweed, *Oxytropis sericea*”
- 7) S.C. Elmendorf, G.H.R. Henry, R.D. Hollister *et al.*: Ecology Letters, 15, 164-175 (2012)
“Global assessment of experimental climate warming on tundra vegetation: heterogeneity over space and time”
- 8) S.C. Elmendorf, G.H.R. Henry, R.D. Hollister *et al.*: Nature Climate Change (2012)
“Plot-scale evidence of tundra vegetation change linked to recent summer warming” (in press)
- 9) 工藤岳、横須賀邦子: 保全生態学研究、17 (2012)
「高山植物群落の開花フェノロジー構造の場所間変動と年変動：市民ボランティアによる高山生態系長期モニタリング調査」（印刷中）

<査読付論文に準ずる成果発表>

特に記載すべき事項はない

<その他誌上発表（査読なし）>

- 1) 地球温暖化観測推進事務局/環境省・気象庁：地球温暖化観測推進ワーキンググループ報告書 第2号、120-122 (2010)
「温暖化影響評価に関する観測．生態系分野/陸域/高山（工藤岳）」

（２）口頭発表（学会等）

- 1) 井田崇、工藤岳：第57回日本生態学会全国大会（2010）
「暗い林床を生き抜く術：光環境の季節性に応じた夏緑性植物ミミコウモリの資源利用戦略」

- 2) 甲山隆司：第57回日本生態学会全国大会（2010）
「バイオマス・生産力と多様性指数」
- 3) 工藤岳：第57回日本生態学会全国大会（2010）
「ランドスケープフェノロジーの生態的重要性」大会シンポジウム「開花フェノロジー研究のスケーリングアプローチ：分子から景観まで」
- 4) 川合由加：第57回日本生態学会全国大会（2010）
「高山生態系のフェノロジー傾度と送粉系を巡る種間競争」大会シンポジウム「開花フェノロジー研究のスケーリングアプローチ：分子から景観まで」
- 5) 宮田理恵、久保拓弥、甲山隆司：第57回日本生態学会全国大会（2010）
「明所における落葉広葉樹頂部葉の水利用効率の樹高依存性」
- 6) R. Miyata, T. Kubo, T.S. Kohyama: Annual Meeting of British Ecological Society 2010, Leeds, UK, 2010
“Functional response of open-grown leader shoots at the top of crowns to aboveground height in deciduous broad-leaved trees”
- 7) 川合由加、工藤岳：日本生態学会第 59 回大会（2012）
「気候変動に伴うお花畑消失のメカニズム-大雪山ハクサンイチゲ個体群を事例として-」企画集会「気候変動に対する高山・亜高山生態系の応答の将来予測：遺伝子から景観レベルまで」
- 8) 宮田理恵、甲山隆司：日本生態学会第 59 回大会（2012）
「標高傾度に沿ったアカエゾマツ肥大成長と材の炭素安定同位体比の関係」企画集会「気候変動に対する高山・亜高山生態系の応答の将来予測：遺伝子から景観レベルまで」

（３）出願特許

特に記載すべき事項はない

（４）シンポジウム、セミナーの開催（主催のもの）

- 1) 第57回日本生態学会全国大会シンポジウム「開花フェノロジー研究のスケーリングアプローチ：分子から景観まで」（2010年3月19日、東京大学、観客100名）

（５）マスコミ等への公表・報道等

特に記載すべき事項はない

（６）その他

特に記載すべき事項はない

８．引用文献

- 1) 地球温暖化観測推進事務局/環境省・気象庁：地球温暖化観測推進ワーキンググループ報告書第2号、120-122 (2010)
「温暖化影響評価に関する観測．生態系分野/陸域/高山（工藤岳）」
- 2) M.A. Harsch, P.E. Hulme, M.S. McGlone and R.P. Duncan: Ecology Letters, 12, 1040-1049 (2009)

- “Are treeline advancing? A global meta-analysis of treeline response to climate warming”
- 3) Y. Miyajima, T. Sato, K. Takahashi: *Vegetation Science*, 24, 29-40 (2007)
“Altitudinal change in vegetation of tree, herb and fern species on Mount Norikura, central Japan”
 - 4) G. Kudo, Y. Amagai, B. Hoahino and M. Kaneko: *Ecology and Evolution*, 1, 85-96 (2011)
“Invasion of dwarf bamboo into alpine snow-meadows in northern Japan: pattern of expansion and impact on species diversity”
 - 5) F.S.III. Chapin, A.D. McGuire, J. Randerson, R. Pielke, D. Baldocchi, S.E. Hobbie, N. Roulet, W. Eugster, E. Kasischke, E.B. Rastetter, S.A. Zimov, S.W. Running: *Global Change Biology*, 6, 1-13 (2000)
“Arctic and boreal ecosystems of western North America as components of the climate system”
 - 6) G. Kudo and A.S. Hirao: *Population Ecology*, 48, 49-58 (2006)
“Habitat-specific responses in the flowering phenology and seed set of alpine plants to climate variation: implications for global-change impacts”
 - 7) 環境省: (2008) 「STOP THE 温暖化」
 - 8) C. Körner C and J. Paulsen: *Journal of Biogeography*, 31, 713-732 (2004)
“A world-wide study of high altitude treeline temperatures”
 - 9) V.A. Barber, G.P. Juady, B.P. Finney: *Nature*, 405, 668-673 (2000)
“Reduced growth of Alaskan white spruce in the twentieth century from temperature-induced drought stress”
 - 10) R.H. Whittaker: Macmillan Company, New York, U.S.A (1975)
“Community and ecosystem” (2nd edition)
 - 11) K. Kitamura, T. Saitoh, A. Matsuo and Y. Suyama: *Molecular Ecology Resource*, 9, 1470-1472 (2009)
“Development of microsatellite markers for the dwarf bamboo species *Sasa cernua* and *Sasa kurilensis* (Poaceae) in northern Japan”
 - 12) K. Yamazaki and N. Nakagoshi: *Bamboo Journal*, 22, 93-103 (2005)
“Regeneration of *Sasa kurilensis* and tree invasion after flowering”

(3) 山岳生態系の物質循環過程解析と環境変動への応答メカニズムの解明

東北大学大学院生命科学研究科	中 静 透
同	彦坂 幸毅
研究協力者 東北大学大学院生命科学研究科	黒川 紘子
同	佐々木雄大
同	田中 孝尚
同	神山 千穂
同	永野聡一郎
同	片渕 正紀
同	嶋崎 仁哉
同	阿部ゆかり
同	山口 紘史
同	井上 晃
研究協力者 北海道大学フィールド科学センター	柴田 英昭
同	福澤加里部

平成21～23年度累計予算額：18,300千円

(うち、平成23年度予算額：6,000千円)

予算額は、間接経費を含む。

【要旨】 航空写真、群集解析、物質循環、生理生態と様々なアプローチにより植生の温暖化応答の解明を試みた。(1) 航空写真を用いた解析では、最初に現在の分布をもとにオオシラビソの潜在分布解析を行い、脆弱性評価を行った。次に、過去と現在の航空写真の解析から、オオシラビソの個体数が高標高と湿原周辺で拡大していることを明らかにした。さらに、個体数変動をモデル化し、従来よりも高精度の予測モデルを構築した。(2) ブナ林・オオシラビソ林の様々な標高にプロットを設置し、森林の物質循環解析を行った。温度が炭素放出に大きな影響をもつことを明らかにし、温暖化によって森林の炭素蓄積量が減少することが危惧された。また、ブナ林とオオシラビソ林では土壌の性質が大きく異なることがわかり、標高以外の要因も考慮する必要があることが示唆された。(3) 八甲田山系の湿原植物群集において共存する種について、光合成などの葉特性を調査し、構成種の炭素収支を計算した。常緑種は低標高で炭素収支が低いことが判明し、温暖化によって常緑種の存続が危ぶまれることを示唆した。(4) さらに湿原では種多様性の空間構造解析を行い、湿原間スケールのベータ多様性が最も重要な多様性の空間要素であることがわかった。さらに、機能的多様性の脆弱性評価を行い、八甲田の各湿原がどの程度脆弱かを評価するマップを作成した。

【キーワード】 亜高山帯、温暖化、レフュージア、物質循環、植生分布変化

1. はじめに

温暖化に伴って植物は分布を高標高域に移動すると考えられる。高標高域ほど土地面積は狭いため、各種の分布面積は狭くなり、絶滅する確率が高まると考えられる。同一植生内では、気温が高い低標高の林分ほど危機にさらされる確率が高いと考えられるが、植物の分布は標高のみで一義的に決まっているわけではない。例えば、八甲田ではオオシラビソは標高1000 m以上に分布するが、湿原の周辺など特殊な環境では1000 m以下でも分布している。このような生態系は温暖化進行後にレフュージア（避難所）として機能することが期待される。地球環境変化に対してオオシラビソの分布はどのように変わるのか、また、その原因を特定することは、レフュージアの確保など生物多様性の保全策定に大きく寄与すると考えられる。

湿原はわずかな面積に多数の種が共存する多様性の高い生態系である。観光資源としての価値も高く、その環境応答の理解は重要である。高層湿原における生物間相互作用については、すでに以前の地球環境研究総合推進費(F-052、平成17～19年度)において解析が着手された。異なる機能型に属す種が、光資源利用の季節的なすみわけをすることにより共存が可能となっていること、標高(温度環境)が異なると生育可能期間の長短を通して種組成に影響を与えることなどが明らかになってきた。

しかし植生の変化は様々なプロセスの統合であり、単独のアプローチでその環境応答を予測することは困難である。本サブテーマでは、亜高山帯林と湿原に対し、航空写真・生理生態・物質循環、群集多様性などといった様々な視点から解析を行い、統合し、その温暖化応答の予測を行った。

2. 研究目的

本サブテーマでは、大きく三つのアプローチにより亜高山帯林と湿原の将来予測をした。(1) 航空写真を用いた解析：現在の環境と植生分布の関係から導き出す潜在植生分布図の作成とそれによる脆弱性予測地図の作成を行った。さらに、過去と現在の植生を比較することにより、プロセス（個体数変動）に基づいたモデルの作成を試みた。(2) 亜高山帯林の解析：亜高山帯林の分布が上昇するという仮説を検証するための標高別永久プロットにおいて物質循環過程解析を行い、物質循環過程が温暖化によってどのような影響を受けるかを予測することを試みた。(3) 湿原の解析：F-052から行っている湿原構成種の生理生態解析に加え、群集組成解析を行い、群集組成から判断される脆弱性の定量化を試みた。

3. 研究方法

(1) 航空写真解析

1) 調査地および対象種

調査地は、八甲田山系全域を含む約20 km×15 km (N 40°33'～40°44', E 140°47'～140°57') の範囲とした。対象種は、亜高山帯針葉樹であるオオシラビソとした。

2) 現在のオオシラビソ分布と環境要因の関係に基づいた種分布モデルと脆弱性地図の作成

オオシラビソは特徴的な円錐形をした樹木であり、葉が濃い緑色をしていることから、航空写

真の立体視により判別することができた。航空写真は撮影地域によって撮影年代が異なるため、調査地すべてを網羅するために1996年10月（国土地理院発行）のものと2003年9月（林野庁発行）のものを合わせて使用した。最終的には50 mメッシュでの有／無データとした。

環境データは「暖かさの指数（WI）」、「地形要因（傾斜・斜面方位）」、「湿原からの距離」、「湿原の内側／外側」を用いた。暖かさの指数とは、各月ごとに+5℃を越えた温度を年間で積算した値として定義され、植物の成長期の熱量の指標となる。算出に際して、3次メッシュ気候値(気象庁, 1996)を使用し、その後50 mメッシュ解像度へダウンスケールした。地形要因に関しては国土地理院の「数値地図50 mメッシュ（標高）」をもとに算出した。湿原に関するデータを取り入れた理由は、野外観察からブナ帯であるにもかかわらず、湿原を取り囲むように分布するオオシラビソが確認されたからである。すなわち、「湿原周辺がオオシラビソの温暖化した際のレフュージアになるのではないか」と仮説を立てた。湿原データはオオシラビソ同様、航空写真より作成した。一連の空間解析にはArcGIS ver. 9.3とTNTmips ver. 7.0を使用した。

オオシラビソと環境データとの関係の解析には、ツリーモデルを用いた。解析には、地形等がよく表現されるように50 mメッシュ解像度を用いた。分類樹の作成時には、交差確認法により、最適な分離回数を確認した。分布規定要因としての重要度を判断する基準として、分離貢献度（DWS）を算出した。モデルの予測精度の判定はROC（Receiver Operating Characteristic）解析により算出されるAUC（Area Under the Curve）を用いた。AUCは0.5以上1.0以下の値をとり、1に近いほどモデルの当てはまりが良いことを示す。その評価基準は0.9より大きければExcellent, 0.8～0.9がGood, 0.7～0.8がFair, 0.6～0.7がPoor, 0.5～0.6がFailとされている。また、ROC解析により算出される閾値より、オオシラビソの潜在生育域を適域、辺縁域、潜在非生育域に分けた。なお、統計解析にはR(version 2.8.0)を使用した。

温暖化後の気候データは、現在の気温を基準とし各月でそれぞれ+1℃、+2℃、+3℃平均気温が上昇した場合について考えた。脆弱性地図とは現在オオシラビソが分布している地域について、適域の変化を追ったものである。すなわち、温暖化後に潜在生育域が、「①適域から適域に変化する地域」「②適域から辺縁域に変化する地域」「③適域から潜在非生育域に変化する地域」を地図化したものが脆弱性地図である。①はレフュージアとして有力であり、③は脆弱性が高いと考えられる。

3）航空写真を用いた過去30年間のオオシラビソの個体数の変化の把握

近年の地球温暖化に伴う植物種の分布域の変化が様々な地域で報告されている。しかし、ほとんどの研究は分布適域上限の境界付近での年輪解析や齢構造解析による比較的小スケールで行われている。本解析では、航空写真を用いて、過去30年間（1967年と2003年の写真の比較）のオオシラビソの個体数（林冠木の数）の変化と環境条件との関係を広域スケールで検証し、気候変動が個体数や成長量の変化にどのように影響しているかを考察した。

まず、林野庁によって1967年（過去）および2003年（現在）に撮影されたパンクロ航空写真（上述の約20 km×15 kmの範囲をカバー）をオルソ化した。対象地域を50 mメッシュに区切った後、ランダムに178個のセルを選択した。解析単位は、50 mメッシュセルを4分割した712セル（25 mメッシュ）で、セル内のオオシラビソの林冠木を立体視により判別しその数を計測した。林冠木の数の1967年と2003年の差分を取り、変化量とした。

この変化量を従属変数とし、それぞれの25 mメッシュセルごとの環境要因を独立変数とする統計モデルを構築した。環境要因にはDigital Elevation Model (DEM) を基に算出された、標高、傾斜、方位、地形の屈曲度 (curvature)、陰影度 (shaded relief)、湿度指数 (wetness index) を用いた。また、湿原の分布辺縁でのオオシラビソの個体数の変化を把握するため、各々のセルから最も近接する湿原までの距離も独立変数としてモデルに組み入れた。元々のオオシラビソの個体数が個体数の変化量に与える影響は、過去のオオシラビソの個体数を独立変数に入れることで考慮した。統計モデルには、データ駆動型の解析手法である一般化加法混合モデルを用いた。隣接するセルによる空間自己相関は、三次メッシュ (1 km×1 km) セルに50 mメッシュセルをランダム効果としてネストさせることで考慮した。Stepwise backward eliminationを用いて変数選択し、ベストモデルを決定した。

4) オオシラビソ個体群変動のモデル化とオオシラビソ個体群の将来予測

個体数変動のデータをさらに解析し、個体群動態モデルを構築した。個体数変動は新規参入と死亡の結果である。新規参入がロジスティック式に従って起こると仮定すると、単位時間あたりの個体数変化 $\Delta N / \Delta t$ は以下の式にて表される。

$$\Delta N / \Delta t = r N (1 - N/K) - m N$$

ここで、 r は内的自然増殖率、 K は環境収容力、 m は死亡率である。この式に基づき、 r と環境要因の関係と m と環境要因の関係を最小二乗法によって導きだした。環境要因として、 $\Delta N / \Delta t$ に有意な効果をもつことが明らかにされた標高、方位、湿原からの距離、過去の個体数を用いた。 K は実際の密度から70個体/プロットとした。

得られたモデルを用いてシミュレーションを行った。1967年の環境データにモデルを適用し、36年後の個体数密度を予測した。モデルの妥当性を評価するため、2) で作成した、環境要因と2003年の個体数分布の関係のモデルと比較した。さらに、2) のモデルを応用して、環境要因と1967年の個体数分布の関係のモデルを作成した。1967年から2003年までに0.8℃気温が上昇しているので、それによる分布の変化を予測した。

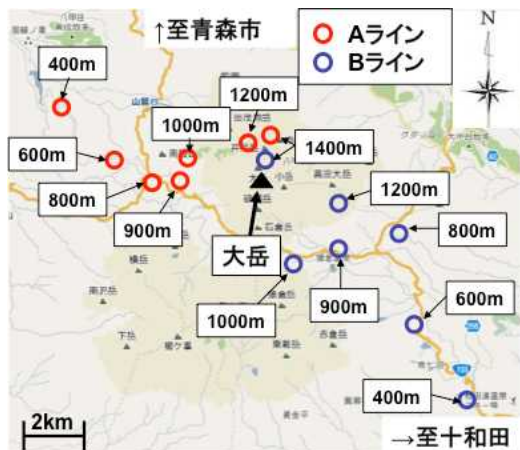
個体数変化のモデルを用いて将来予測を行った。36年ごとに0.8℃気温が上昇すると仮定し、 $\Delta N / \Delta t$ がどのように変化するかを調べた。計算にはR(version 2.8.0)を使用した。

(2) 森林物質循環解析

1) 現存量および純生産速度の推定

ラインAおよびラインBに設置した標高別固定調査プロット (それぞれ、標高400, 600, 800, 900, 1000, 1200, 1400 m) (図(3)-1) において、2007年より毎年8-9月に胸高直径 (dbh) をmmの精度で測定している。調査区の面積は、標高400~800 m のブナ林および標高900 mの混交林で0.25 ha, 標高1000~1400 mのオオシラビソ林で0.05~0.1 haとなっている。今回は、2010年と2011年のデータを用いて、各調査プロットにおける現存量および純生産速度の推定を行った。各プロットでの直径 (D) と樹高 (H) の関係を用い、全個体の樹高を推定し、広葉樹については既存のアロメトリ関係式を用いて、針葉樹については近縁のトドマツのデータから関係式を推定し、現存量を推

定した。2010～2011年で生存した個体の現存量成長量速度に新規加入個体の現存量を加えたものをこの期間の成長速度とし、これに落葉・落枝量を加えたものを純生産速度とした。被食量は無視した。これらに対し、0.5を乗じて炭素量に換算した。



図(3)-1. 各標高に設置した固定調査プロット.

2) 土壌呼吸速度の測定

土壌呼吸測定は、2011年6月～11月の期間に毎月2～3回、金属製カラーを用いたチャンバー法で行った。各調査プロットにそれぞれ5ヶ所を選定し、2010年9月に高さ18 cmの金属製カラーを設置した（下端5 cm埋設）。測定は、計測時にCO₂センサー(ヴァイサラ社製GMP222)を取り付けた塩ビ製チャンバー上部をカラーに結合し、ハンディCO₂計(GM70)で15分間の計測を行った。そして、測定時に計測した深さ5 cmの地温およびチャンバー内の温度から土壌呼吸量の算出を行った。

3) 落葉分解速度／土壌窒素無機化速度の測定

各調査プロットにおいて、落葉分解実験（リターバッグ法）および土壌窒素無機化実験（レジソコア法）を行っている。落葉分解速度や土壌窒素無機化速度の標高依存性を明らかにし、将来的な温暖化が各プロセスに与える影響を予測するため、各標高で採取した落葉や土壌を同じ場所で分解／無機化させると同時に、ある標高で採取した落葉や土壌を別の標高で分解／無機化させる移動実験を行った。

落葉分解実験は標高400, 600, 800, 900, 1000, 1200, 1400 mに設定した調査プロットで行った。標高400～800 m（ブナ林）の各調査区ではブナの落葉を、標高1000～1400 m（オオシラビソ林）の各調査区ではオオシラビソの落葉を、900 m（混交林）では両種の落葉を採取し、それぞれ元の調査プロットと、標高1400 mの調査プロットで採取したオオシラビソの落葉を標高1200, 1000, 800, 600, 400 mの調査区で、標高900 mの調査プロットで採取したブナの落葉を、標高800, 600, 400 mの調査プロットでそれぞれ分解させた。2009年11月より実験を開始し、2010年6月、2010年11月、2011年11月にリターバッグの回収を行い、分解速度を測定した。最後の回収は2012年11月に行う予定である。

無機化実験は標高400, 600, 800, 1000, 1200, 1400 mに設定した調査プロットで、2010年と2011年の夏期に行った。各調査プロットで採取した土壌を元の調査プロットと、1000 mの調査プロットで採取した土壌をその他の調査区で無機化させ、無機化速度を測定した。

4) 樹木の成長と気候条件

樹木の成長に対する気候条件の影響を見るため、地上50 cmの位置で直径を測定した後、成長錐(Haglof社製)を用いて年輪コア試料を採取した。1個体1測線とし、傾斜がある場合は斜面上部から採取した。サンプリングを行う個体は、調査プロット内でも比較的大きく、林冠に達して近隣の樹木による被陰を受けていないことを確認した。ブナ、オオシラビソそれぞれ原則として10個体ずつ（プロット内に存在しない場合には最少で4個体の場合もあった）、混交する場合は両種から採取した。

採取した年輪コアは木口面を片刃カミソリで削って年輪境界を明瞭にしたのち、年輪幅計測器（司技研製）で年輪幅を一年ごとに0.01 mmの精度で測定した。1個体あたり1測線のため、斜面などの影響を受ける。この影響を除去するため、得られたデータは幹の地上50 cm高における平均直径で補正した。年輪幅とサイズをプロットしたところ、ブナはサイズによる影響が確認されたが、オオシラビソは特に傾向が見られなかった。このため、ブナについては全個体のデータを用いてGAMM (Generalized Additive Mixed Model)によるフィッティング曲線を描き、サイズによる補正を行った。4-10個体の年ごと平均値を各プロットのその年の代表的成長速度とした。

こうして補正したデータに対して、正規分布を仮定したGLMM(Generalized Linear Mixed Model)を用いて気候条件を説明要因として回帰を行った。フルモデルは以下のようにした。

$$G = a + b \times T + c \times P$$

Gは年輪幅 (mm yr⁻¹)、Tは年平均気温 (°C)、Pは夏季の降水量 (mm) である。aは切片、b、cは係数である。プロットごとの回帰では個体を、ラインごとおよび全体の回帰では個体とプロットを変量効果とした。MCMC(マルコフ連鎖モンテカルロ法)を用いて、p値を求めた。有意水準は5%とした。

気温は、青森市(標高2.8 m)と酸ケ湯(標高890 m)の年平均気温の観測データから逓減率(-0.6°C/100 m)を求め、青森市の気温をもとに各プロットの標高で算出した。降水量は樹木の生育期間である夏季(6~9月)の合計値について各プロットの値を推定した。Aラインの標高400~900 mのプロットでは青森市と酸ケ湯、Bラインの標高400~900 mのプロットでは休屋(標高410 m)と酸ケ湯の観測データをもとに標高で内挿し、プロットごとの降水量を算出した。AラインとBラインは斜面方位が異なるため、雨の降り方も異なっている。このため、八甲田山の北西方向にある青森と南方向にある休屋の観測データを用いた。1000 m、1200 m、1400 mのプロットについてはAライン、Bラインともに八甲田山(標高1310 m)と酸ケ湯の観測データから標高で内挿した。降水量のデータは1976年から2009年の32年分を使用した。

(3) 湿原植物群集構成種の生理生態的特性とその環境依存性

1) 調査の概要

青森県八甲田山において、異なる標高に成立する湿原を対象に、群集の構造と構成種の形質を調べた。また、温度のみの影響に着目するため温暖化実験も同時に行い、短期的な温度上昇に対する群集の構造と各種の応答を調べた。温度変化による構成種の形質変化を、機能型に着目して解析を行った。

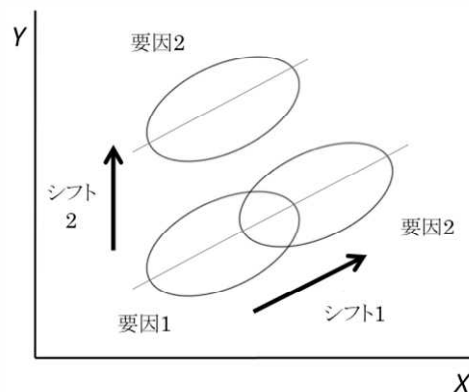
2) 機能型・生育標高・季節による湿原植物の葉特性の戦略シフト

青森県八甲田山系の標高597 mと1285 mに成立する2つの湿原群集において、2008年に合計15種（表(3)-1）を対象に葉特性の測定を異なる季節に合計4回（6月から9月に月一回）行った。着目した葉特性は、葉重葉面積比（LMA）、葉の窒素含量、光合成速度、呼吸速度、窒素あたりの光合成速度（PNUE）、窒素あたりの呼吸速度（RNUE）、葉寿命である。窒素は植物の光合成に必要な不可欠な資源であり、利用効率は種の生長の生理的戦略を表すよい指標となる。光合成と呼吸は、携帯用光合成測定器（LI6400, Li-Cor, Lincoln, NE, USA）を用いて、CO₂濃度370 ppm、湿度約80%の環境下で測定した。測定温度は、測定週の平均気温を用い、6月は低標高16℃・高標高13℃、7月は18℃・15℃、8月は22℃・19℃、9月は15℃・12℃とした。光合成速度は、光強度2000 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 下で測定し、また0 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 下で呼吸速度を測定した。測定後、一定面積の葉を切り取り70℃で3日以上乾燥させ、乾燥重量と窒素含量を測定した。

ある2つの葉特性間にみられる相関関係を、異なるカテゴリー（機能型、標高、季節）毎に、各要因について回帰し（常緑 vs. 落葉、低標高 vs. 高標高、6月 vs. 7月 vs. 8月 vs. 9月）、各回帰線の傾き、切片、あるいはX軸の平均値が有意に異なるかどうかを、SMATR packageを用いて調べた（図(3)-2）。この特性間の相関関係のシフトの検定については、あらかじめ各葉特性を従属変数、機能型・標高・季節を従属変数とした重回帰を行い、葉特性の組み合わせによって、検定するシフトの種類を選択した。（両方の葉特性が同じカテゴリーの影響を受けている場合にはシフト1と2について、片方の葉特性のみが影響を受けている場合にはシフト2だけについて検定。）

表(3)-1. 調査地と出現種の季節性と機能型.

標高 (asl. m)	日平均気温8月 (℃)	種名	出現(測定)季節	常緑・落葉	木本・草本	
597	16.4	ヌマガヤ	<i>Moliniopsis Japonica</i>	6月・7月・8月・9月	落葉	草本
		ウメバチソウ	<i>Parnassia palustris</i>	7月・8月	落葉	草本
		ヨシ	<i>Phragmites australis</i>	7月・8月・9月	落葉	草本
		ナガボノシロワレモコウ	<i>Sanguiorba tenuifolia</i>	6月・7月・8月	落葉	草本
		ヤチヤナギ	<i>Myrica gale</i>	7月・8月・9月	落葉	木本
		レンゲツツジ	<i>Rhododendron melle</i>	7月・8月	落葉	木本
		ワタスゲ	<i>Eriophorum vaginatum</i>	6月・7月・8月・9月	常緑	草本
		ショウジョウバカマ	<i>Helonias orientalis</i>	6月・7月・8月・9月	常緑	草本
		イヌツゲ	<i>Ilex crenata</i>	6月・7月・8月・9月	常緑	木本
1285	13.2	ヌマガヤ	<i>Moliniopsis Japonica</i>	7月・8月	落葉	草本
		キンコウカ	<i>Narthecium asiaticum</i>	7月・8月	落葉	草本
		イワイチョウ	<i>Nephrophyllidium crista-galli</i>	6月・7月・8月	落葉	草本
		チングルマ	<i>Sieversia pentapetala</i>	7月・8月	落葉	木本
		ショウジョウスゲ	<i>Carex blepharicarpa</i>	6月・7月・8月・9月	常緑	草本
		ワタスゲ	<i>Eriophorum vaginatum</i>	7月・8月・9月	常緑	草本
		ショウジョウバカマ	<i>Helonias orientalis</i>	6月・7月・8月・9月	常緑	草本
		イワカガミ	<i>Schizocodon soldanelloides</i>	6月・7月・8月・9月	常緑	草本
		アカモノ	<i>Gaultheria adenothrix</i>	6月・7月・8月・9月	常緑	木本



図(3)-2. 葉特性間における相関関係シフトの概略図。楕円は、各要因別にプロットした時のプロット集団を表す。各要因の回帰直線の傾き・切片は等しいがX平均値が異なる場合はシフト1、傾きは同じだが切片が異なる場合にはシフト2になる。

3) 異なる機能型に属する種間の生涯の炭素獲得と光利用

植物の成長はどれだけ効率的に光を獲得するかという光獲得効率と、獲得した光でどれだけ光合成を行うかという光利用効率に大きく影響される。上記2)で光合成に関わる生理特性を測定した種を対象に、相対光合成量（バイオマスあたりの光合成量）を、光獲得効率（バイオマスあたりの光獲得量）と光利用効率（光獲得量あたりの光合成量）の積として求め、両者が光合成量にどう影響しているかを調べ、また光合成量の違いが標高間の種組成の違い説明するかどうかについて考察した。

光獲得量とバイオマスに関しては、2005年から2007年に同調査地で測定した値を用いた。2005年8月に標高597 mの湿原に調査地点を三つ、標高1285 mの湿原に四つ設置し、各調査地点には50×50 cmの方形区を設定した。地上部の現存量が最大になる8月に、各方形区を4等分した（副方形区）後、各副方形区に生育している植物の地上部を地際で刈り取り、実験室に持ち帰った。実験室では植物を種別、器官別に分け、さらに高さ5 cmごとに切り分け、70℃で3日以上乾燥させた。これらの試料とは別に、各方形区の近傍で各種の葉を異なる高さ（20 cm間隔）から採取し、スキャナで取り込んだ後70℃で3日以上乾燥させた。このサンプルから葉面積あたりの葉重を求め、層別刈り取りサンプルの葉面積推定に用いた。これらのデータから、各種の葉面積の垂直分布を推定し、各種の光獲得量を求めた。2007年には、各調査地点において、各出現種のフェノロジーの追跡調査を行い、種毎に、葉の高さ、葉面積の季節変化量を測定した。8月に対する相対値から、2005年の刈取データをもとに葉面積の垂直分布の季節変化を種毎に推定し、2007年から2008年に測定した各種の葉寿命から、生涯の各種の光獲得量の積算値を求めた。各種の光獲得量はKamiyama et al. (2010)の方法に従って計算した。

光合成量は、2)で測定した各種の季節毎の光合成データから、季節毎に各種の経験する光環境で計算し、生涯の各種の光合成量の積算値を求めた。

各標高について、一般化線形モデルを用いて、生涯の葉の相対光合成量、生涯の葉の光獲得効率、生涯の光利用効率を従属変数とし、葉の高さと機能型（常緑vs. 落葉）を説明変数として、その効果を調べた。

4) オープントップチャンバーを用いた温暖化実験

温度に対する植物応答の正確な理解には、環境傾度と共に操作実験を行う必要性が報告されている。標高間では、風や土壌条件などその他の環境要因の影響も大きく、標高傾度は温度変化による長期的な群集応答の理解には有益であるが、温度だけの影響を見ているとは限らない。一方、現在ある植物群集の短期的な温度応答を予測するには温暖化実験が必須である。2004年6月から、青森県八甲田山系に位置する酸ヶ湯湿原において、3箇所につき2基ずつ、合計6基のOTC（オープントップチャンバー）を設置し、7年間に渡り、植物の生育期間中の気温を約2℃上昇させた。温度環境の変化が、群集構成種（7種：ヌマガヤ、イグサ、ワタスゲ、イワカガミ、シラタマノキ、ツルコケモモ、ツマトリソウ）の生長、葉のフェノロジー、光合成に与える影響について、2011年に破壊程度を最小限にして調べた。

生長の指標としての葉の高さとサイズ、光合成に関わる形質として光合成能力、窒素含量、葉面積あたりの葉重、窒素あたりの光合成速度（窒素利用効率：PNUE）について、種ごとに温暖化処理の効果をt検定で調べた。

（4）環境変化に対する高層湿原の脆弱性評価：生物地理学および群集生態学の理論の応用

1) 調査の概要

2009年8月から9月にかけて、八甲田山系に広がる標高傾度に沿った大小28の湿原サイトにおいて植生調査を行った。植生調査は、各湿原内で均一な空間的配置となるように20 mのトランセクトを6本設定した。各トランセクト上に5 m間隔で1 m四方のコドラートを設置し（つまり、トランセクトごとに5つのコドラート）、各コドラート内で出現種およびその被度の記録を行った。また、設置したコドラートのすぐ近くで、pH（pHメーターHORIBA B-212による）およびEC（電気伝導度）（ECメーターHORIBA B-173による）の測定を行った。各湿原に温度ロガーを設置し、植物生育期間の平均気温データを得た。また、各トランセクト上で出現種の葉の形質（葉のサイズ、葉面積あたりの葉重、葉の高さ）を合わせて計測した。

2) 空間パラメータの抽出

1996年10月と2003年9月に撮影された航空写真（オルソ補正済み）を用いて、湿原範囲を写真判読により特定した。Arc GIS 9.3（ESRI Inc.）を用いて、各湿原サイトの面積（m²）、各湿原の周囲で湿原が空間的に凝集している度合いを表す指標、各湿原間（調査した湿原間に限る）の距離（m）を基に算出した孤立度指数などの各種空間パラメータを抽出した。

3) 解析1：湿原群集における多様性の空間スケーリング

地域の生物多様性（ガンマ多様性）を生み出す生態的プロセスは様々なスケールで働いているため、地域の生物多様性を効果的に保全する際には、まず複数のスケールで多様性を定量化し、保全上重要な空間スケールを特定することが重要なステップとなると考えられる。植生調査から得られたデータに対し、加法分割という手法を用いて、地域全体の湿原群集の種多様性（ガンマ多様性）を湿原内トランセクト内スケールの多様性（アルファ多様性）と湿原内トランセクト間および湿原間スケールの多様性（ベータ多様性）に分解し、どのスケールでの多様性がガンマ多様性に貢献しているのかを統計的に解析することにより、多様性を保全する上で重要な空間スケール

ールを特定した。解析では、種多様性の変数として種数を用いた。データ解析には、PARTITION3.0が提供するアルゴリズムを用い、群集における多様性の空間分布がランダムに決まると仮定した場合の予測値と実際の観測値を比較した。

4) 解析2：入れ子構造の理論をベースとした種の消失プロセスの推定

湿原のような空間的に分断化されたパッチに生育する生物群集では、その構造にしばしば入れ子構造（種数のより小さい群集組成が種数のより大きな群集組成の部分集合となるような構造）が認められることがある。島嶼生態系をモデルとした入れ子構造の理論によれば、群集の入れ子構造は群集への種の移入と絶滅のプロセスの帰結であると考えられている。島嶼の場合、より大きなサイズの島はより多くの種を含むことができる一方でより小さなサイズの島は局所絶滅により種を多く含むことができず、また陸により近い島は陸からの生物の移入の確率が高まるため、より多く種を含むことができ、これによって入れ子構造が形成されることとなる。また、一般的に大きなサイズの島は、より多様な生息地環境を含むことができるため、ニッチの異なる生物種をより多く含めることができると予測できる。

湿原植物群集がランダムに構成される群集組成とは有意に異なる入れ子構造（種数のより小さい群集組成が種数のより大きな群集組成の部分集合となるような構造）を持つかどうか検証した。湿原サイトごとに、全30のコードラート（6トランセクト×5コードラート）を一まとめとし、植物種の存在の二値データを作成し、湿原サイト×出現種の存在の群集組成マトリクスを作成した。入れ子構造の解析には、より大容量のマトリクスの入れ子構造判定のために開発されたANINHADOアルゴリズムを用いた。有意な入れ子構造が確認できた後、入れ子構造の配列（入れ子構造においてより上位となる湿原サイトから下位の湿原サイトまでの順番）と、環境要因や空間変数との関係を解析することで入れ子構造が種の消失プロセスを反映しているかどうかを検証した。

5) 解析3：種の消失プロセスシミュレーションによる機能的多様性の変化とそれに基づく脆弱性評価地図の作成

4) から推定された種の消失プロセスをシミュレーションし、各湿原サイトでの種の消失が湿原植物群集の機能的多様性（群集における種の形質および機能の多次元性を定量化したもので、生態系の機能性や存続性を規定する重要な要因の一つと考えられている）に与える影響を予測した。機能的多様性の定量化手法にはRaoの指数を用いた。種の形質には、現場で実測した葉の形質と、図鑑情報から得られる形質（種子重、開花期など）のデータを用いた。

さらに、どの程度の種の消失によって元々の群集の機能的多様性が半減するのかを、機能的多様性の半減期（FD half-life）として定量化した。このパラメータは、機能的多様性が半減する種の消失数を消失シミュレーションの対象となる各湿原の全種数で割った値であり、1に近づくほど機能的多様性の半減期が長く、0に近づくほど半減期が短くなる。前者は、種の消失に対して機能的多様性の減少が遅いため脆弱性が相対的に低く、後者は逆に脆弱性が相対的に高いと考えることができる。このパラメータとGIS解析によって得られる空間要因・環境要因との関係をモデル化した後、対象地域全域の湿原（358湿原を同定したが、一部は空間属性の情報に欠損があったため、内挿できたのは全部で333湿原）に対してFD half-lifeの予測を行い、脆弱性評価地図を作成した。

4. 結果と考察

(1) 航空写真解析

1) 現在のオオシラビソ分布と環境要因の関係に基づいた種分布モデルと脆弱性地図の作成

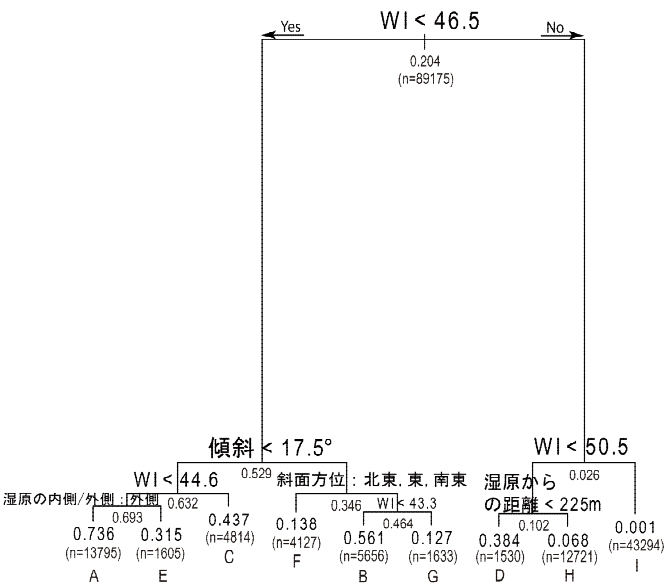
航空写真判読によって作成した分布図は図(3)-3のようになった。ツリーモデルによる解析の結果、オオシラビソの分布を規定する要因は、重要な順にWI(86.8%)、傾斜(5.4%)、斜面方位(3.0%)、湿原からの距離(2.4%)、湿原の内側／外側(2.3%)となった（図(3)-4）。モデルの予測精度を評価するAUCは0.930であり、このモデルはExcellentと評価された。

最も重要な説明変数はWIであったが、初めのWI=46.5における分岐が貢献度として最も重要であった（図(3)-4）。次に重要だったのは傾斜で、緩やかである方が高い分布確率を示していた。山地斜面に降り積もった積雪層は、自重ですべり落ちようとする。これを積雪グライドという。分岐値が17.5°であることから、積雪グライドなどの雪圧に対応してオオシラビソ分布が規定されていると考えられる。次にASPECTが重要だった。すなわち東斜面では分布確率が低くなった。これは、北西からの冬季季節風によって東斜面では雪が吹き溜まるためであると考えられる。傾斜の場合と同様に、雪圧へ対応と考えられるが、それ以外にも、このような地域では雪解けが遅く、オオシラビソの成長期間が短くなるため分布しにくいことが考えられる。最後に、注目すべきは図(3)-4においてノードがDに振り分けられた適域についてである。これは一般的なブナとの競合線よりも温暖であっても、湿原周辺であれば適域となることを示している。オオシラビソは過湿環境に対して、ブナよりも相対的に高い耐性を示すため、湿原周辺ではブナとの競争に勝ち、WIからみれば例外的な分布が可能になったと考えられる。

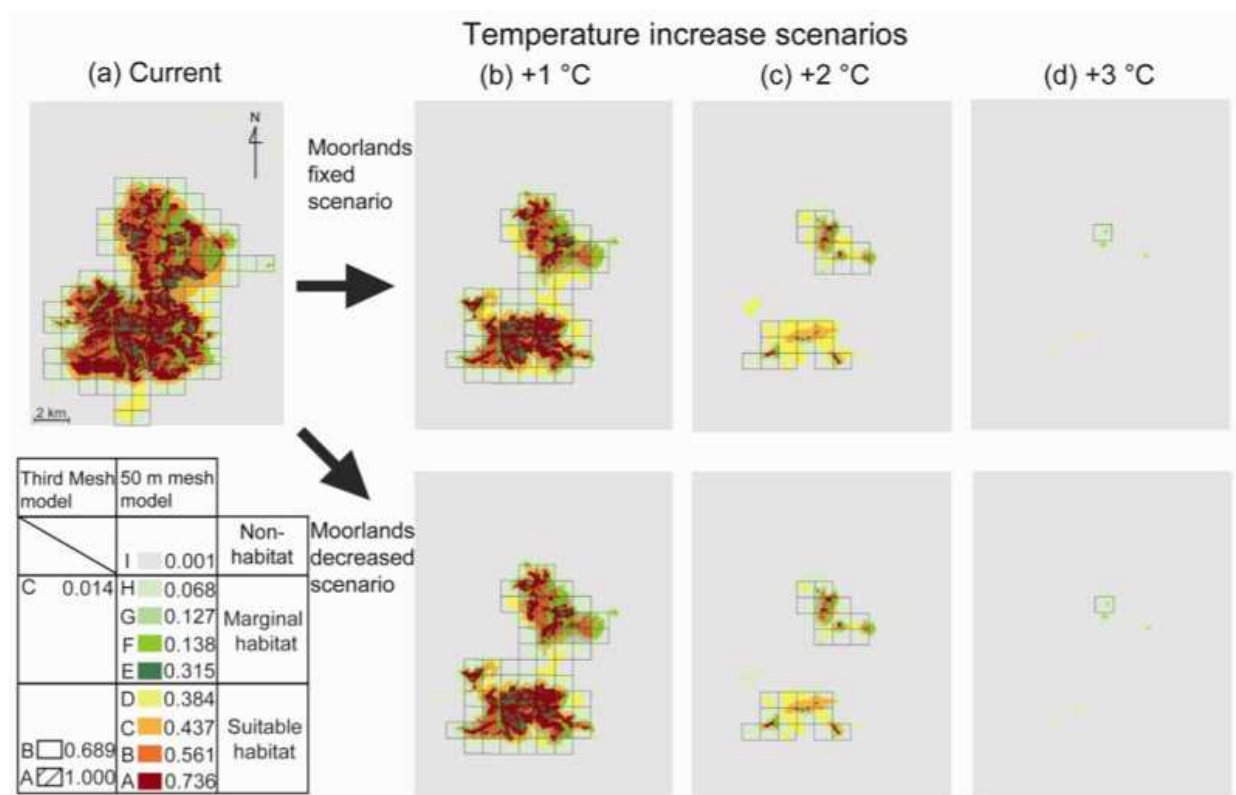
脆弱性地図（図(3)-5）によって八甲田山におけるオオシラビソの空間的な脆弱度の広がりを知ることができる。色の濃い順から①（黒色）、②（濃い灰色）、③（薄い灰色）の地域に当てはめられたことを表す。湿原の周辺であれば相対的に温暖化への耐性が高くなることがツリーモデルより分かったが、脆弱性地図においても、湿原周辺では①となる地域が多いことが確かめられる（+1℃と+2℃の場合）。しかし、温暖化が進行すればほとんどの地域が③へ分類されてしまう（+3℃の場合）。つまり、八甲田山における具体的な温暖化への適応策としては、温暖化後も適域として維持されやすい湿原周辺のオオシラビソを湿原とともに優先的に保全することが効果的であると考えられる。



図(3)-3. 航空写真より特定した現在の八甲田山オオシラビソ分布（黒）と湿原分布（灰色ドット）. ラインは国道を表す. 図中の白丸（記号○）は左から順に城ヶ倉温泉、大岳、谷地温泉を示す.



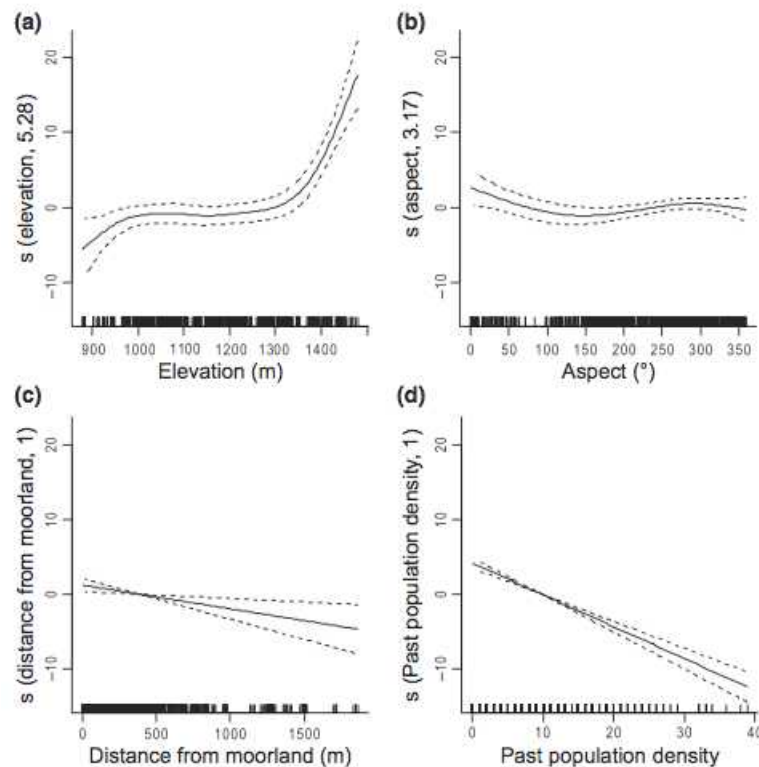
図(3)-4. 八甲田山オオシラビソのツリーモデル（解像度50 mメッシュ）。樹の頂点からスタートし、各ノード（節）で示される条件を満たせば左に、満たさなければ右に進み、最終的にターミナルノード（分類樹の末端）に到達する。各ノードには分布確率を示す。ターミナルノードABCDは適域、EFGHは辺縁域、Iは潜在非生育域に振り分けられた。括弧内の数字は、各ターミナルノードに振り分けられた50 mメッシュ数を示す。AからIは、分布確率が高い順に示したターミナルノード名称である。



図(3)-5. 八甲田山オオシラビソの脆弱性地図．現在および各温度上昇（+1℃、+2℃、+3℃）における分布適域（A～D）、辺縁域（E～H）、潜在非生育域（I）を示す．上段は湿原が温暖化によって衰退しない場合のシナリオ、下段は衰退する場合のシナリオに基づく．

2）航空写真を用いた過去30年間のオオシラビソの個体数の変化の把握

過去30年間のオオシラビソの個体数の変化は、標高、方位、湿原からの距離、過去の個体数によって最もよく説明されることがわかった（図(3)-6）。とくに、オオシラビソの個体数の変化と標高の関係は顕著で、低標高域で個体数が減少傾向にあったのに対し、高標高域では増加傾向にあった（図(3)-6a）。また、南東斜面で個体数が減少傾向となり（図(3)-6b）、湿原からの距離が小さくなるにつれて増加傾向になることがわかった（図(3)-6c）。オオシラビソの個体数の変化は過去の個体数の影響を受けることがわかった（図(3)-6d）。



図(3)-6. 一般化加法混合モデルによる過去30年間のオオシラビソの個体数変化と環境要因の関係の偏残差プロット．破線は95%信頼区間を表す。ベストモデルで選択された変数は全て有意となった。

以上のように、オオシラビソの分布適域上限（高標高域）と下限（低標高域）で個体数に大きく変化が生じており、気候変動に対するオオシラビソ個体群の応答の帰結を示唆するものと考えられる。また、湿原近辺でのオオシラビソの個体数が増加していることから、湿原が潜在レフュージアとなることが示唆された。

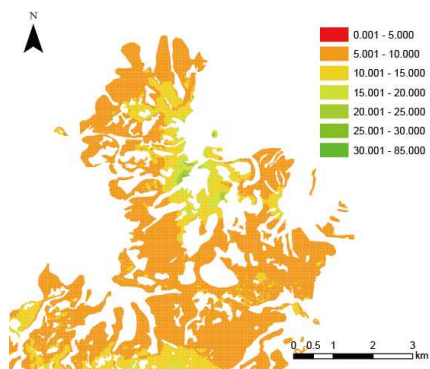
3) オオシラビソ個体群変動のモデル化とオオシラビソ個体群の将来予測

図(3)-7に、八甲田山域のオオシラビソの推定個体数分布を示す。2) で用いた計算方法を応用し、712プロット内の個体数の環境依存性をモデル化し、環境情報をもとに八甲田全域の個体密度分布を推定した。1967年時の分布（図(3)-7a）と現在（図(3)-7b）の個体数分布は異なり、2) で示したように、低標高では個体数が減少し、高標高では増加している傾向があった。1967年の個体数に個体群動態モデルによって計算した個体数変化（ $\Delta N / \Delta t$ ）を加えて推定した個体数分布を図(3)-7cに示す。現在の分布と個体群動態モデルによって予測された分布は良く一致し、互いのプロットの個体数の間には決定係数（ r^2 ）が0.5という高い相関が見られ、個体群動態モデルが個体数変動をよく予測できていることが明らかになった。図(3)-7dは、1) で用いた手法で現在の分布を予測したものである。すなわち、1967年の個体数と環境要因から潜在分布モデルを構築し、ここから温度が0.8℃上昇したときの潜在分布モデルを示している。潜在分布モデルの予測個体数も実際の個体数と有意な相関が見られたが、その相関は個体群動態モデルに比べて弱く（ $r^2=0.16$ ）、

個体群動態モデルのほうが優れていることが明らかである。

このモデルを用いて将来予測を行った（図(3)-8）。ここでは36年ごとに0.8℃ずつ上昇すると仮定している。年とともにオオシラビソの分布域は上昇し、低密度域が大きくなると予測された。144年後には分布域がほとんどなくなると予測された。

1) で用いた手法による予測には二つの問題がある。一つは、潜在分布域を推定するときを用いた実際の分布が、真の潜在分布域と一致しているか、という問題である。もう一つは、予測された潜在分布域が正しいとしても、植物の分布変化がそれに追いつけるとは限らないという問題である。これらの問題は、気候変動が大きいときには特に大きな影響を受けると考えられる。これに対し、個体群動態モデルは個体数変動の時間的遅れなどを考慮できるため、より正確な予測が可能である。本研究のような環境依存的個体群動態モデルを用いた予測例は過去になく、画期的な予測手法であると考えられる。



a 過去の個体数分布（実測）



b 現在の個体数分布（実測）

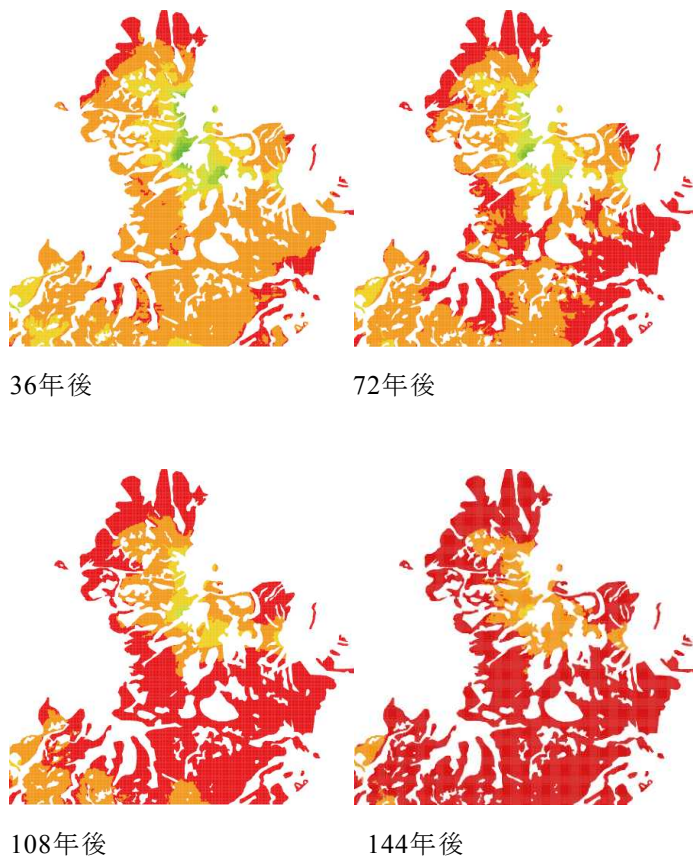


c 現在の個体数分布（動態モデルの予測）



d 現在の個体数分布（潜在分布モデルの予測）

図(3)-7. オオシラビソの個体数分布のモデル間比較.

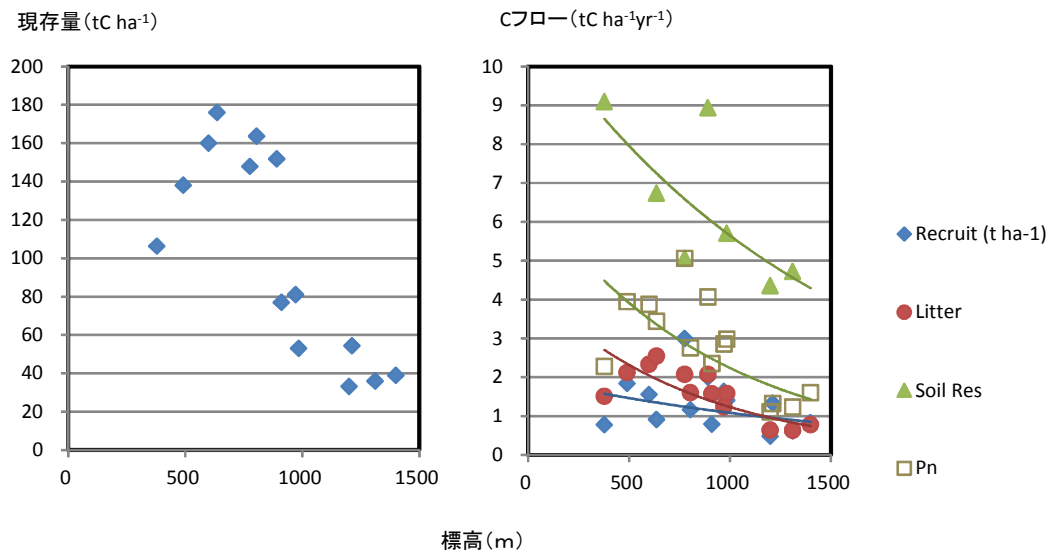


図(3)-8. 個体群動態モデルを用いたオオシラビソ個体数分布の将来予測。内的自然増加率と死亡率の環境依存性について、温度のパラメータだけ変えて全域に内挿した結果。36年間で 0.8°C ずつ上昇すると仮定した。

(2) 森林の物質循環

1) 標高と炭素収支

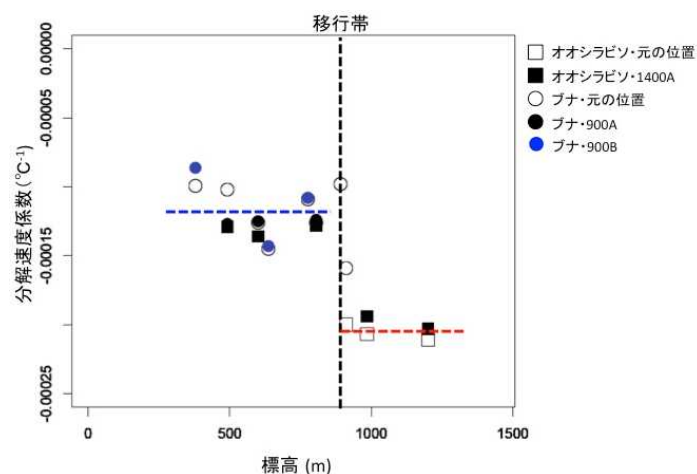
標高にともない、現存量、成長速度、純生産速度、土壌呼吸速度、リター量はともに低下した(図(3)-9)。土壌呼吸速度には、土壌の未分解有機物が分解されるプロセスと根の呼吸速度を含むが、この地域では、根の呼吸速度がかなり高いことが推定できる。炭素循環に関わるパラメータのうち、成長速度、純生産速度、リター量はその森林の現存量との相関が強いが、土壌呼吸速度は温度との相関が高い。したがって、温暖化が進行した場合に炭素収支がどう変化するかは、高標高域での森林発達がどの程度進むかに依存する。現在、標高1000 mを超えると、森林がまばらになり、このことが森林の現存量の急激な低下を招いている。これ以高の標高域で、樹木の更新がスムーズに進み、森林の発達が進むかどうか、炭素収支を左右する。今回の現存量や純生産速度には、林床のササ類を含んでいないため、この部分の推定と動態も今後調査する必要がある。また、ササ類は森林の更新にも大きくかわるため、温暖化による炭素収支の推定にも重要な役割を果たす可能性がある。



図(3)-9. 標高と現存量（左）、新成長速度(Recruit)、落葉量(Litter)、純生産速度(Pn)、土壌呼吸速度(Soil Res)の関係（右）。

2) 落葉分解速度

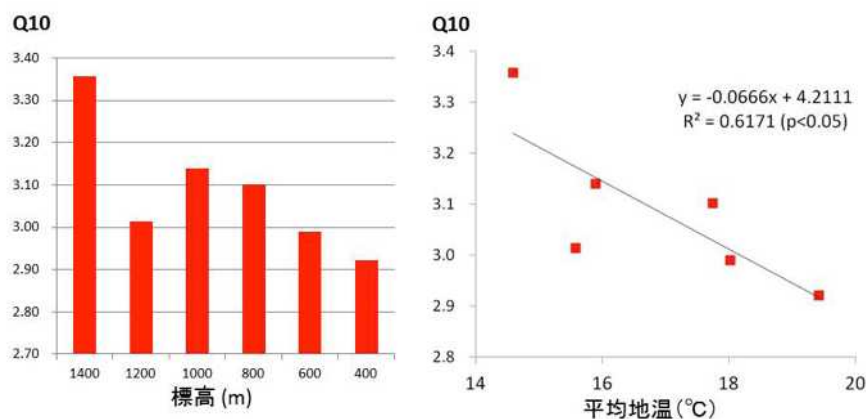
オオシラビソ林では、標高上昇（積算地温減少）に伴って落葉分解速度は遅くなる傾向にあったが、ブナ林では標高と落葉分解速度の間に明瞭な関係はみられなかった。全体の傾向として、落葉分解速度はブナとオオシラビソで大きな違いはないが、落葉分解速度を地温あたりに直すと、オオシラビソの方がブナより分解速度が速いことがわかった(図(3)-10)。ブナ林に移動したオオシラビソの落葉分解速度がその場のブナの落葉分解速度と殆ど変わらないことから(図(3)-10)、落葉分解速度は土壌の質に大きく依存しており、ブナ林とオオシラビソ林では土壌の質が大きく異なることが示唆された。これらの結果から、積雪期間の長いオオシラビソ林では、何らかのメカニズムにより地温あたりの分解速度が高く保たれ、ブナ林と同程度の時間当たりの分解速度を保っていることが予測される。つまり、ブナ林よりオオシラビソ林における落葉分解速度の方が、温暖化による気温上昇による影響を受けやすいと考えられる。



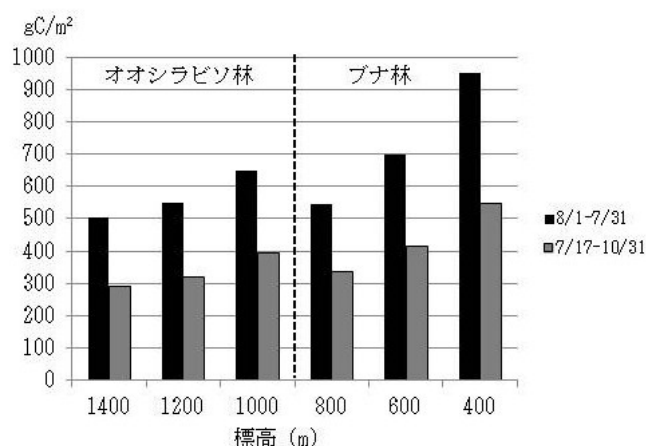
図(3)-10. 各標高におけるオオシラビソとブナの地温あたりの落葉分解速度.
縦軸はマイナスから0の値を取り、絶対値が大きい程分解速度が速い.

3) 土壌呼吸速度

八甲田山域における土壌呼吸速度の季節変動は、雪解け後の7月初旬から～初秋の9月までの期間で地温上昇とともに速度が増大していた。土壌呼吸速度は地温に強く依存しており、地温と土壌呼吸速度の間に指数関数的な関係が確認された。標高400～1400 mまでの標高別の土壌呼吸速度は、低標高域でやや高い傾向であった。各標高の温度依存性を表すQ10（温度が10℃変化したときの増加率）は、各標高の計測期間（6～11月）の深さ5 cmの平均地温と有意な負の相関が認められた。これは高標高域の方が低標高域よりも地温に対するレスポンスが高く、温度変化に対して高標高ほど脆弱であり、特に高標高域に分布するオオシラビソ林は温暖化による気温上昇の影響を受けやすいと考えられた（図(3)-11）。各標高の土壌呼吸による炭素の放出量を算出した結果、オオシラビソ林とブナ林ともに標高が下がるにしたがって増大しており、標高1400 mのオオシラビソ林では年間当たり約500 gC/m²の放出量であるが、標高400 mのブナ林では約950 gC/m²であり、標高差1000 mの環境の違いによって放出量に約2倍の差が生じていると推察された（図(3)-12）。



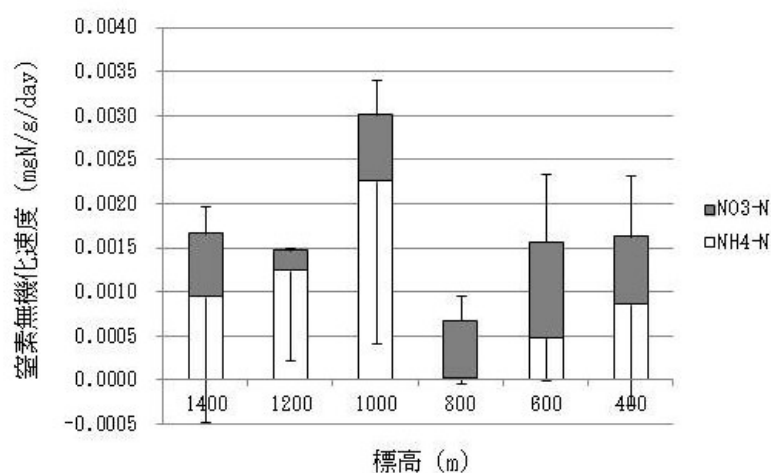
図(3)-11. 各標高の温度依存性(Q10)（左）、Q10と平均地温（深さ5 cm）との関係（右）。
Q10の値が大きいほど温度変化に対するレスポンスが高いことを表す。



図(3)-12. 各標高の土壌呼吸による炭素の放出量. 黒色のバーは年間あたりを、灰色のバーは生育期を表す.

4) 土壌窒素無機化速度

全体として、オオシラビソ林の方がブナ林より土壌窒素無機化速度が速く、オオシラビソ林、ブナ林ともに、標高上昇（積算地温減少）に伴って土壌窒素無機化速度は減少傾向にあった（図(3)-13）。1000 mの調査区で採取した土壌をその他の調査区で無機化させた移動実験の結果から、土壌窒素無機化速度は地温が上昇すると高くなることが示唆された。しかし、地温の低いオオシラビソ林での無機化速度が、地温の高いブナ林での無機化速度より速いことから、オオシラビソ林とブナ林では土壌の質が異なることが予測される。



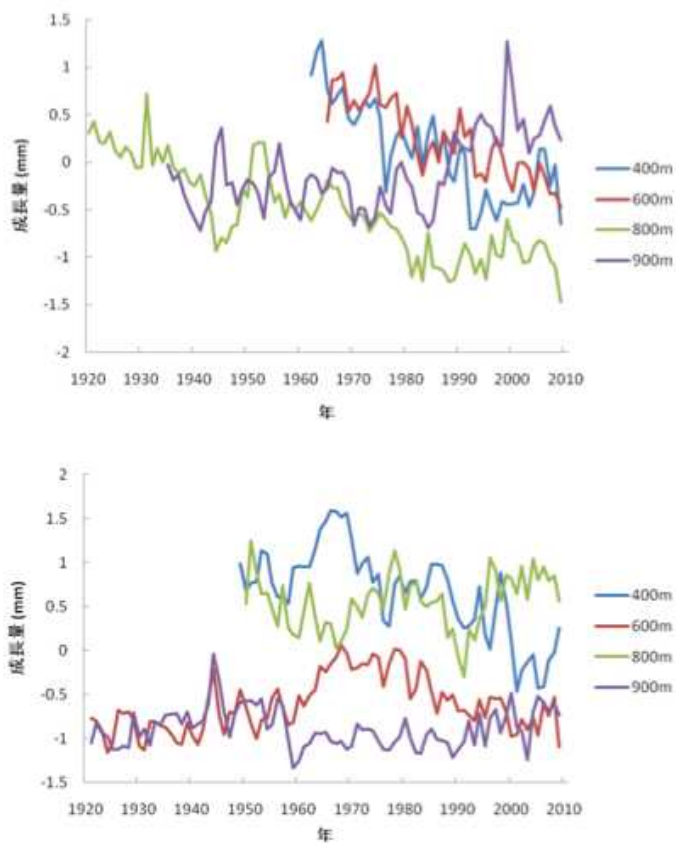
図(3)-13. 各標高における土壌窒素無機化速度. 灰色のバーは硝酸態窒素を、白色のバーはアンモニウム態窒素を示す.

5) 樹木の成長と気候条件

ブナの成長速度は、低標高と高標高で異なった傾向を示した（図(3)-14）。Aライン、Bラインと

もに400 m, 600 mの低標高プロットでは1970年以降、低下傾向にあった。一方で、900 mの高標高プロットでは、Aラインにおいて1985年以降、増大していたが、Bラインでは変化がなかった。800 mのプロットは、Aラインでは低下傾向にあったが、Bラインでは変化がなかった。これらは、ブナの分布が高標高側に移動しつつあることを示唆する。これに対しオオシラビソは、標高別の成長量変化に一定の傾向は見られなかった。

一年ごとのデータを用いたGLMMでは、全体として、ブナの成長量は夏季の降水量と負の関係があった（表(3)-2）。オオシラビソでは、気温も降水量も一定の傾向がなかった。ブナでは上述のように、温度との関係は標高によって異なり、年変動は、降水量あるいは、それに関連する気候条件（たとえば日射量など）により強く影響されると考えられる。この点は、さらに分析が必要である。



図(3)-14. ブナの成長量の経年変化.上図は A ライン、下図は B ライン.

表(3)-2. ブナおよびオオシラビソの成長量と気温、降水量のGLMM結果（一年ごと）。

ブナ					
	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)	
(Intercept) (mm)	2.0077	0.1689	11.8860	0.0001	*
temperature (mm/°C)	-0.0017	0.0216	-0.0780	0.4210	
precipitation (mm/mm)	-0.0003	0.0001	-2.8150	0.0028	*

オオシラビソ					
	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)	
(Intercept) (mm)	1.2720	0.1117	11.3880	0.0001	*
temperature (mm/°C)	-0.0133	0.0174	-0.7640	0.9134	
precipitation (mm/mm)	-0.0001	0.0001	-1.0620	0.2114	

* は $p=0.05$ で有意な結果。

（3）湿原植物の生理生態

1）機能型・生育標高・季節による湿原植物の葉特性の戦略シフト

葉特性は、機能型、標高、季節の影響を受けていた（表(3)-3）。葉の光合成速度と窒素含量の間には正の相関があり、この相関関係は、常緑種に比べて落葉種で、春と秋に比べて夏で上方にシフトした。また、LMAと光合成速度、LMAと窒素含量間にも正の相関があり、それぞれにおいて常緑種に比べて落葉種で相関が上方にシフトし（図(3)-15）、これらにより、落葉種と夏の植物の高いPNUE（窒素あたりの光合成速度）が示された（表(3)-3、図(3)-15）。落葉種の高いPNUEは、常緑種に比べて葉寿命が短いために、多くの窒素を葉の維持・防護よりも光合成系に投資できるためと考えられる。

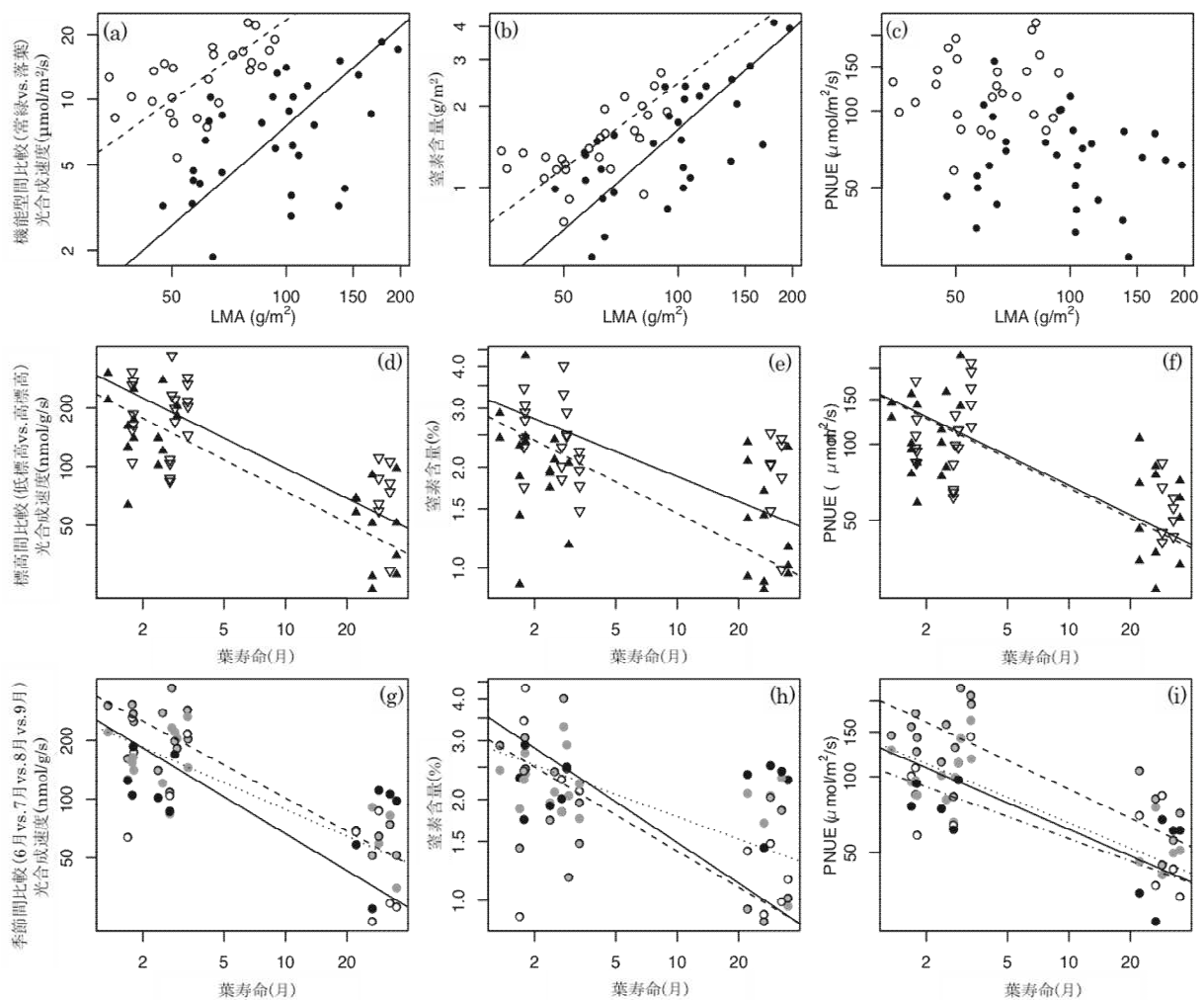
標高間では、高標高で葉の窒素含量と光合成速度が低く（表(3)-3）、また、葉寿命と光合成速度、葉寿命と窒素含量間の正の相関関係が、低標高に比べて高標高で下方にシフトしていること（図(3)-15）が影響し、PNUEは異ならないことが分かった（表(3)-3、図(3)-15）。先行研究では、高標高の植物では葉の窒素含量が高く低いPNUEが観察されているが、本研究結果はこれとは異なる。土壌水の電気伝導度は、高標高($162 \mu S/cm$)で低標高($46 \mu S/cm$)に比べて高く、高標高で栄養塩が不足しているためとは考えにくい。調査地は積雪によって植物の生育可能期間が限られており、高標高ではそれが45日短く、窒素吸収期間が短いことが、葉の低い窒素含量に影響しているのかもしれない。

異なる季節間では、窒素と光合成の正の相関は春と秋に比べて夏で上方にシフトし、夏の高いPNUEが示された（表(3)-3）。また、葉寿命と光合成速度間には負の相関があり、有意ではないものの夏に相関が上方にシフトすることが影響し、葉寿命とPNUE間の負の相関は、夏に顕著に上方にシフトした（図(3)-15）。季節間のシフトには、季節による種組成の変化（6月と9月は相対的に常緑種の種数が増加する）と季節による種内変異の両方の要因が含まれる。窒素と光合成の相関では、落葉種と夏にみられる傾向が一致している一方、葉寿命とPNUEの関係の季節間シフトは常緑種でも落葉種でも同様に夏でPNUEが高くなるように種内変異が生じていることを示唆する。本研究から得られた、様々な生態系プロセスに関わる葉特性間の関連が気候条件や種組成によって異なるという知見は、群集と気候のモデリングに重要な示唆を与えると考えられる。

表(3)-3. 各葉特性に標高・季節・機能型の与える影響についての重回帰結果.

Predictor variable	葉重葉面積比 Estimate	葉寿命 Estimate	窒素含量(area) Estimate	窒素含量(mass) Estimate	光合成速度(area) Estimate
(Intercept)	4.07 ***	0.79 ***	0.41 ***	0.97 ***	2.80 ***
低標高に対する高標高の効果	-0.09	-0.13	-0.32 **	-0.18 *	-0.24 +
夏に対する春の効果	0.06	0.09	0.01	0.00	-0.33 +
夏に対する真夏の効果	0.01	0.00	0.12	0.12	-0.18
夏に対する秋の効果	0.11	-0.07	0.36 *	0.26 *	-0.09
落葉に対する常緑の効果	0.48 ***	2.12 ***	0.13	-0.39 ***	-0.43 **
草本に対する木本の効果	0.23 *	0.42 *	0.03	-0.21 *	-0.08

Predictor variable	光合成速度(mass) Estimate	呼吸速度(area) Estimate	呼吸速度(mass) Estimate	窒素あたりの光合成 Estimate	窒素あたりの呼吸 Estimate
(Intercept)	5.63 ***	0.57 **	3.40 ***	5.05 ***	2.86 ***
低標高に対する高標高の効果	-0.12	-0.22	-0.03	0.06	0.09
夏に対する春の効果	-0.42 **	0.07	-0.05	-0.40 **	-0.17
夏に対する真夏の効果	-0.20	-0.18	-0.19	-0.34 **	-0.38 *
夏に対する秋の効果	-0.19	-0.66 *	-0.79 ***	-0.47 ***	-1.06 ***
落葉に対する常緑の効果	-0.91 ***	-0.30 +	-0.84 ***	-0.56 ***	-0.44 **
草本に対する木本の効果	-0.27 *	0.06	-0.14	-0.04	0.07

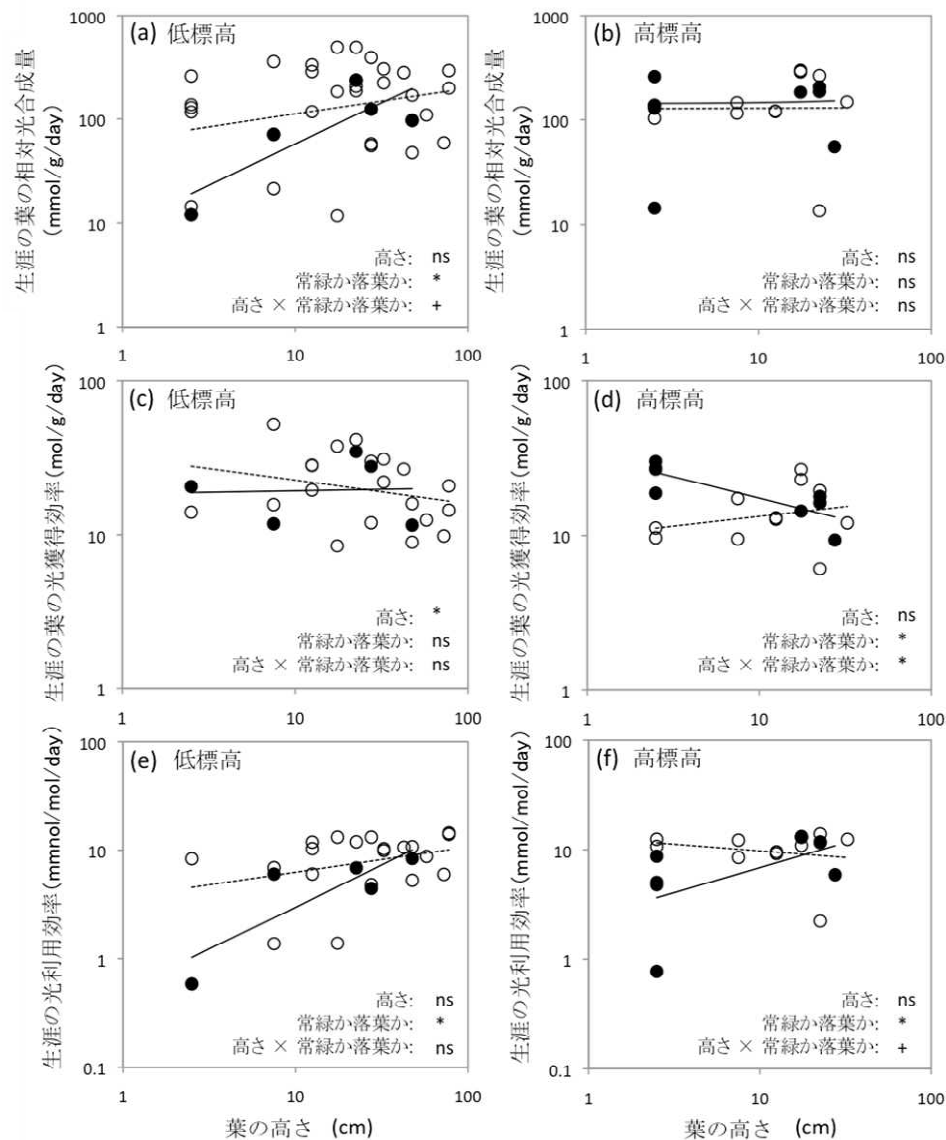


図(3)-15. 葉特性間の相関関係のシフト．直線は回帰曲線で、引かれているものは有意な相関があることを示す．Y軸にあたる葉特性は、左側の行(a,d,g)が光合成速度、中央の列(b,e,h)が窒素含量、右側の列(c,f,i)が窒素利用効率（窒素あたりの光合成：PNUE）を表す．上段(a,b,c)は、機能型間比較でX軸は葉重葉面積比（LMA）、白丸と点線は落葉種、黒丸と実線は常緑種を表す．中段(d,e,f)は標高間比較で、X軸は葉寿命、白三角と実線は低標高、黒三角と点線は高標高を表す．下段(g,h,i)は季節間比較で、X軸は葉寿命、黒ふち灰色丸と点線が7月を表す．

2) 異なる機能型に属する種間の生涯の炭素獲得と光利用

低標高では、落葉種に比べて常緑種の生涯の相対光合成量が低く（図(3)-16a）、これは生涯の光利用効率に起因していた（図(3)-16e）。さらに、生涯の光合成量は背丈の低い常緑種で落葉種に比べて顕著に低かった。背丈の低い種は、わずかではあるが背丈の高い種に比べて生涯の葉の光獲得効率が低く、落葉常緑種間で違いがなかったが（図(3)-16c）、光利用効率の低さを十分補うものではなかった。一方高標高では、常緑落葉間で生涯の光合成量は異ならず、葉の高さによる影響もなかった（図(3)-16b）。低標高と同様に、常緑種は光利用効率が低く背丈の低い種ほど光利用効率が顕著に低下していたが（図(3)-16f）、光獲得効率では、常緑種が落葉種に比べて高くまた背丈が低い種ほど光獲得効率が顕著に増加しており（図(3)-16d）、このことが常緑落葉間の同等な光合成量に貢献していた。

本研究では、光の獲得と利用をめぐる形質の機能型（常緑vs.落葉種）間の関係が、標高間で異なることが示された。八甲田の湿原では、高標高ほど常緑種の種数やバイオマスが増加する。高標高では常緑種は落葉種と同等の相対光合成量を有し、このことはそれらの共存関係を説明しているかもしれない。一方で、低標高では常緑種の相対光合成量は低下し、低標高での生存が不利であることが示唆された。また、このことは将来の温暖化によって常緑種が群集から排除される可能性を示唆している。

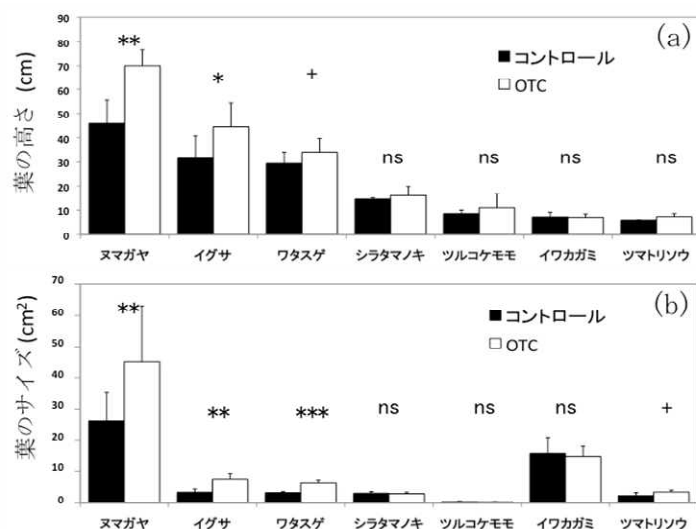


図(3)-16. 低標高 (a, c, e) と高標高 (b, d, f) における、生涯の葉の相対光合成量 (a, b)、生涯の葉の光獲得効率 (c, d)、生涯の光利用効率 (e, f) . 一点は一種を表す. X軸は全て各種の葉の高さ. 黒丸と実線は常緑種を、白丸と点線は落葉種を表す. 図中の解析結果は、一般化線形モデルによる説明変数の有意性について (高さ: 葉の高さの効果、常緑か落葉か: 落葉種に対する常緑種の効果、高さ × 常緑か落葉か: それらの交互作用) .

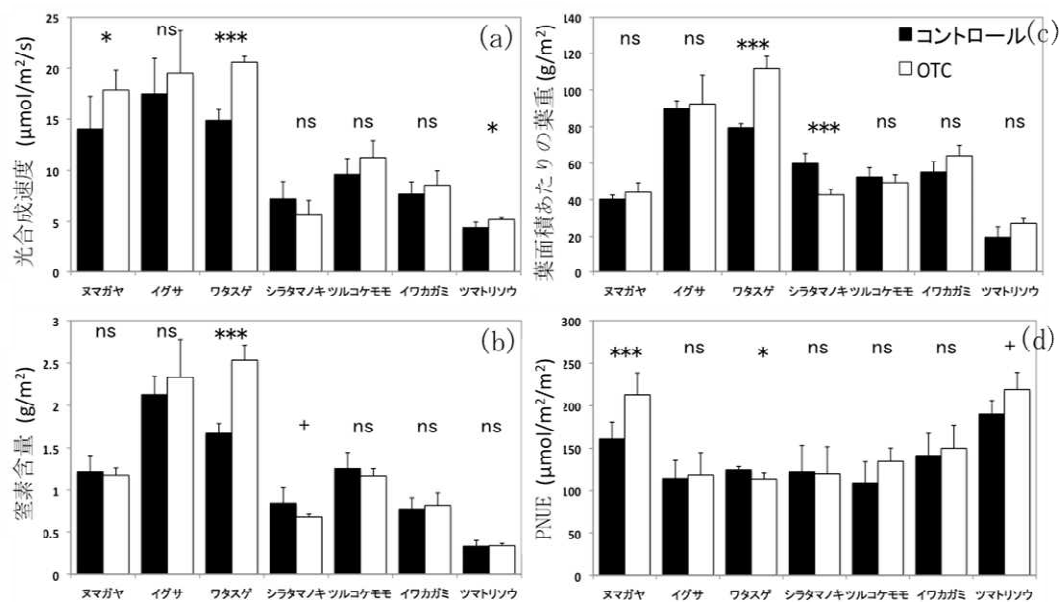
3) 7年間の温暖化実験における湿原群集構造の変化

群落の構造は、コントロール区、OTC区に関わらず、禾本型草本3種（ヌマガヤ、イグサ、ワタスゲ）の背丈が高く群落上層に多くの葉を展開し、それ以外の種は背丈が比較的低く群落下層に生育していた。群集高は、3箇所すべてで生育期間を通して、コントロール区に比べてOTC区で高かった。各種の生長の指標となる葉の高さと葉のサイズは、禾本型草本3種ではOTC区で高く、それ以外の広葉型草本2種（イワカガミ、ツマトリソウ）や木本2種（ツルコケモモ、シラタマノキ）では違いがなかった（図(3)-17）。常緑性の葉を持つ4種中3種（シラタマノキ、ツルコケモモ、イワカガミ）で、当年葉の展葉開始時期がOTC区で早まっていたが、禾本型草本にはそのようなフェノロジーの違いは見られなかった。一方で、光合成においては、3種の禾本型草本のうち2種（ヌマガヤ、ワタスゲ）ではOTC区で面積あたりの光合成速度が高かった（図(3)-18a）。それらは、窒素あたりの光合成速度（PNUE）、葉重葉面積比（LMA：葉面積あたりの葉重）、葉の面積あたりの窒素含量の変化による影響を受けていた（図(3)-18b, c, d）。ヌマガヤでは、葉の窒素含量はコントロール区とOTC区で異ならず、PNUEを高めることで高い光合成速度を実現していた。一方で、ワタスゲは、OTC区では葉を厚くすることで面積あたりの窒素含量を高め、光合成速度を高めていることが分かった。

本研究から、温暖化に伴う禾本型草本の成長の増加は、フェノロジー変化によるものではなく、光合成速度の増加による影響を受けていることが示唆された。さらに、光合成速度の変化には窒素の獲得と利用における変化が影響しており、温暖化による湿原植物の応答は、土壤に利用可能な窒素がどれだけ含まれているかによっても異なる可能性が考えられる。また、今回は、被度やバイオマスといった群集内での各種の量的な評価は行なっていないが、常緑種に観察された葉のフェノロジーの違いが、群集内での振る舞いに影響している可能性が示唆される。



図(3)-17. 各種の葉の高さ (a) と葉サイズ(b)の温暖化処理区 (OTC) とコントロールの比較。

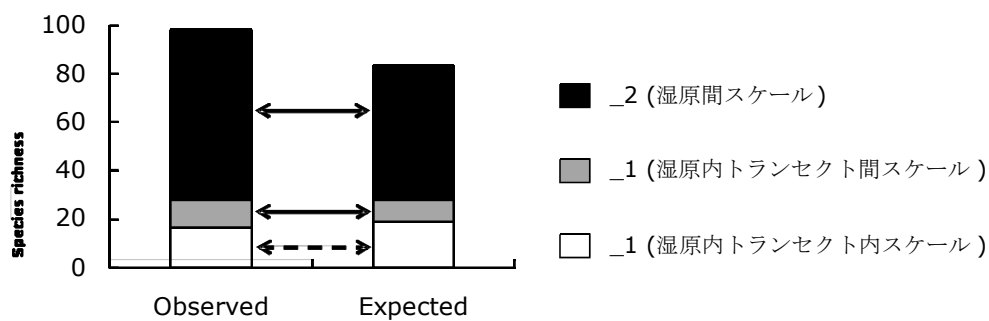


図(3)-18. 各種の光合成速度 (a)、窒素含量 (b)、葉面積あたりの葉重 (c)、窒素あたりの光合成速度 (PNUE; d) の温暖化処理区 (OTC) とコントロールの比較。

(4) 環境変化に対する高層湿原の脆弱性評価：生物地理学および群集生態学の理論の応用

1) 湿原群集における多様性の空間スケーリング

調査した全840コードラートに出現した種は98種であった。加法分割の結果、ベータ多様性の要素 (湿原内トランセクト間および湿原間スケールの多様性) の観測値は予測値よりも大きくなった (図(3)-19)。一方、アルファ多様性 (湿原内トランセクト内スケールの多様性) の観測値は予測値よりも小さくなった。各々の多様性の空間要素のガンマ多様性に対する貢献度を見ると、湿原間スケールのベータ多様性が全体種数の72%を占めることがわかった (図(3)-19)。



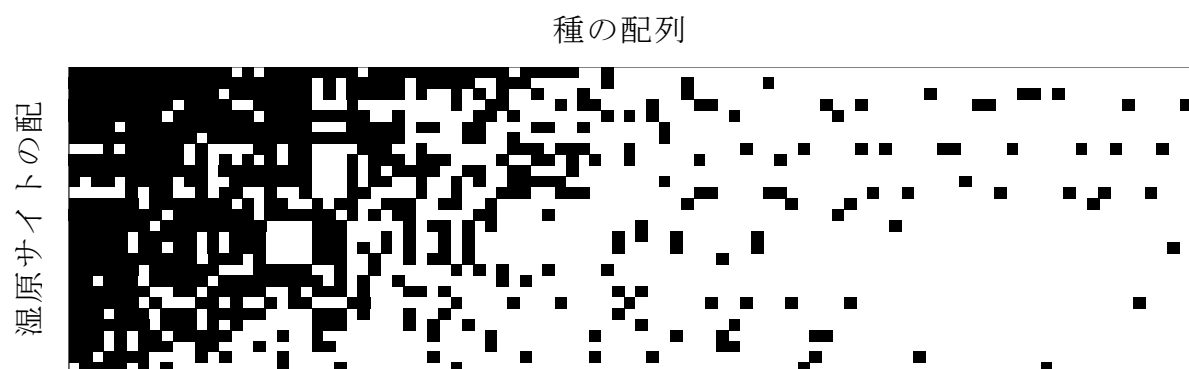
図(3)-19. 八甲田山系の湿原植物群集における種多様性の加法分割の結果. 矢印は観測値とランダムに予測される群集から算出された予測値が有意に異なることを表しており ($P < 0.05$)、実線は観測値の方が予測値よりも有意に高く、破線はその逆を示している。

以上の解析により、八甲田山系の湿原植物群集においては、湿原間スケールのベータ多様性が最も重要な多様性の空間要素であることがわかった。湿原間スケールのベータ多様性は観測値の方が予測値よりも高かったことから、このスケールで働くノンランダムな生態的プロセスが多様

性や群集組成を決定する上で重要であることが示唆された。以上より、地域の生物多様性保全においては、湿原間スケールでの種多様性を効果的に保全していく必要があることがいえる。ただし、全ての湿原を保全することで湿原間スケールの種多様性を保全することは現実的ではないため、保全的価値や脆弱性評価の基準を追加し、保全対象を優先順位付けすることが必要となることが考えられた。

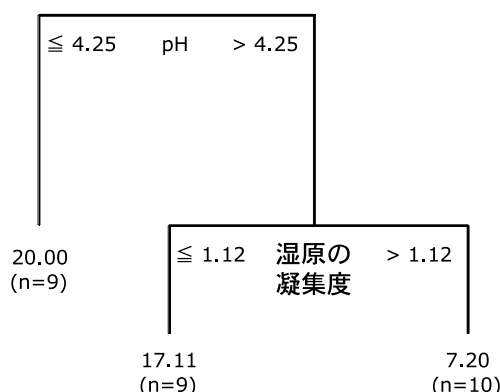
2) 湿原群集における種の消失プロセスの推定

解析の結果、八甲田の植物群集はランダムに構成される群集組成とは有意に異なる入れ子構造を示した（図(3)-20）（ $P < 0.05$ ）。この結果は、いくつかの種はどのような湿原にも出現するのに対し、それ以外の多くの種はより入れ子構造の上位にある湿原にしか出現しないことを表している。



図(3)-20. 八甲田山系の湿原植物群集における入れ子構造（統計的に有意な入れ子構造）。種数のより小さい群集組成が種数のより大きい群集組成の部分集合となるように配列されている。

入れ子構造の解析により得られた湿原サイトの配列と環境要因や空間変数との関係を解析したところ、湿原サイトの配列の順番はpHおよび各湿原サイトの周囲にある湿原の空間的凝集度によって説明されることがわかった（図(3)-21）。

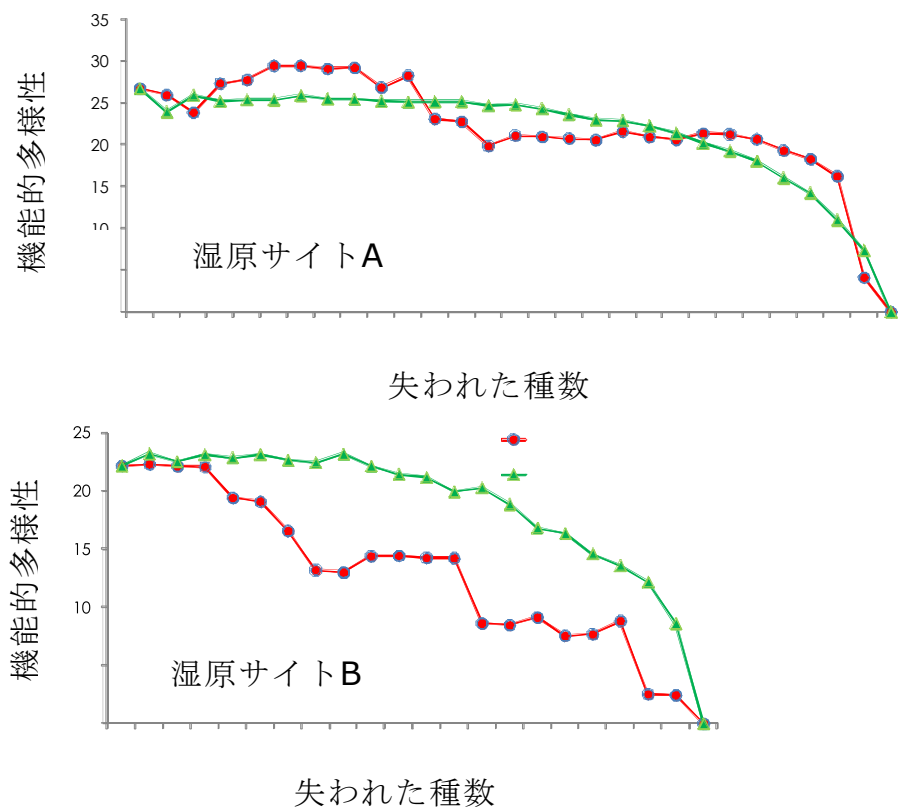


図(3)-21. 湿原植物群集入れ子構造（図(3)-22）における各湿原サイトの配列の順番と環境要因および空間変数の関係の解析結果。下部の数字は、分類された湿原サイトの順位の平均値を表す（入れ子構造の最上位を1位、最下位を28位として解析）。pHが高いほど入れ子構造の上位にあり、さらに湿原の凝集度が高いほど入れ子構造の上位にある。

この結果は、pHが低いほど環境条件が厳しいために種を多く含むことができず、さらに対象とする湿原の周りに湿原が固まって存在しないほど個体群の存続性が低くなるため種を多く含むことができない、ということを示唆している。つまり、湿原植物群集の入れ子構造は種の消失プロセスを反映していると解釈することができる。

3) 種の消失シミュレーションによる機能的多様性の変化とそれに基づく脆弱性評価地図の作成

2) での解析により、図(3)-20で示した入れ子構造の種の配列は種の消失の順番を表しているという仮定をおける。ここでは湿原ごとに、この順番通りに種が消失した場合と、ランダムに種が消失した場合で、それぞれどのように機能的多様性が変化するかシミュレーションを行った。シミュレーションの結果、種の消失による機能的多様性の変化のパターンは2種類に大別された。以下に、その典型的な結果を示す(図(3)-22)。

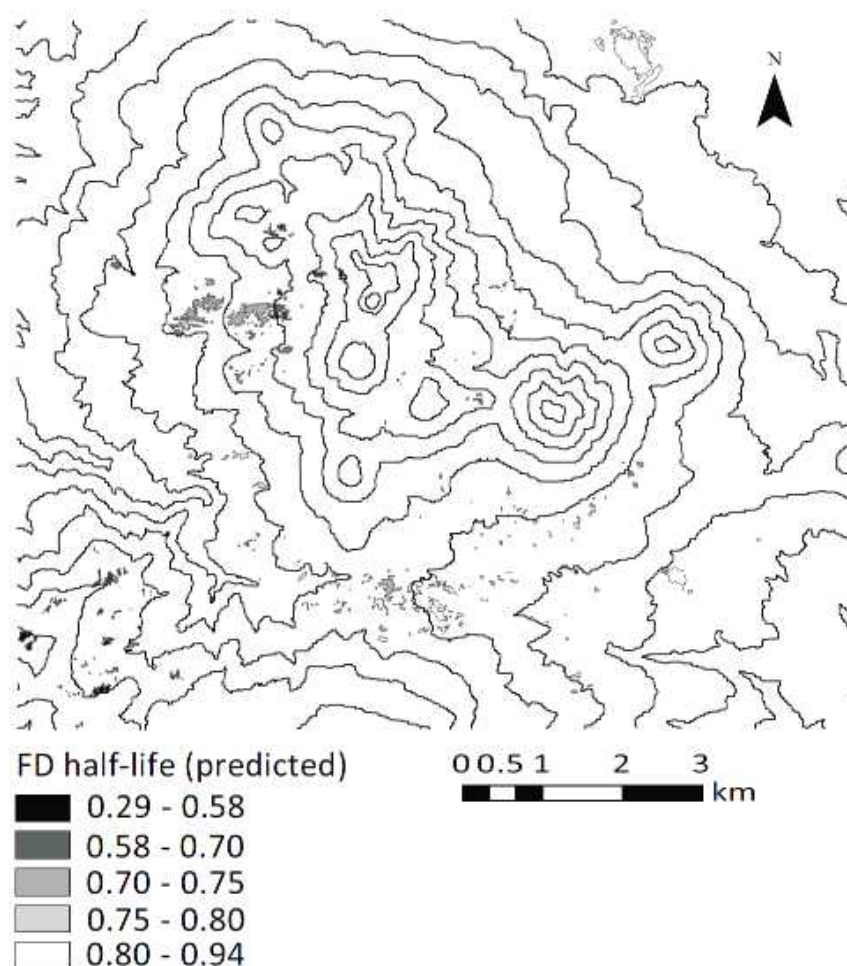


図(3)-22. 種の消失シミュレーションによる機能的多様性の変化. Δがランダムに種が消失する場合、○が推定される通り種が消失する場合.

湿原サイトAでは、種が推定された順番通り消失した場合も、ランダムに消失した場合も、ある程度の種数の減少まで機能的多様性が減少しなかった（このようなパターンの一例）。一方、湿原サイトBでは、種が推定された順番通り消失した場合と、ランダムに消失した場合で、機能的多様性の変化のパターンが異なった。推定された順番通りに消失した場合、種の消失に伴って機能的多様性が減少した（パターンの一例）。湿原サイトAのようなパターンでは将来的な環境変化に対する湿原の脆弱性が相対的に低く、一方、湿原サイトBのようなパターンでは湿原の脆弱性が相対的に高い

ことが、機能的多様性の観点から評価できる。

最後に、機能的多様性が半減する種の消失数を、消失シミュレーションの対象となる各湿原の全種数で割ることで、機能的多様性の半減期（FD half-life）を定量化した（1に近づくほど機能的多様性の半減期が長く、0に近づくほど半減期が短くなる）。FD half-lifeとGISから得られる各湿原の空間要因・環境要因（湿原面積、平均標高、平均傾斜、湿原の空間的凝集度、孤立度）との関係の統計モデルを構築した。AICによるモデル選択の結果、FD half-lifeは平均標高、平均傾斜、孤立度によって説明されることがわかった。選択されたモデルを解釈すると、平均標高および孤立度が高いほどFD half-lifeが短く、平均傾斜が大きいほどFD half-lifeが長いと考えられた。これは平均標高、孤立度が高いほど、他湿原に比べて異質な種組成が形成されやすく、かつそのような種組成では地域スケールで見たときにレアな種が占める割合が大きいことが反映されているものと考えられた。得られた統計モデルを基に、対象地域全域の湿原（358湿原を同定したが、一部は空間属性の情報に欠損があったため、内挿できたのは全部で333湿原）に対してFD half-lifeの予測を行い、脆弱性評価地図を作成した（図(3)-23）。



図(3)-23. 種の消失プロセスシミュレーションによる機能的多様性の半減期（FD half-life：算出の方法は本文参照）に基づいた脆弱性評価地図。標高が高く、孤立度の高い湿原ほど、FD half-lifeが短い（つまり、脆弱性が高い）ことが見て取れる。等高線の間隔は100 m。

以上のように、生物地理学・群集生態学をベースとした湿原生態系における生物多様性の一連の解析によって、最終的に湿原生態系の脆弱性評価地図を作成することができた。保全および管理の主体にとっての意思決定の基礎となる脆弱性地図によって、将来的な環境変化に対して高層湿原を保全し、観光資源としての持続的利用、環境教育としての効果を確保することができるものと考えられる。

5. 本研究により得られた成果

(1) 科学的意義

航空写真を用いた研究は多いが、潜在分布域を推定するときに用いた実際の分布が、真の潜在分布域と一致しているか、という問題と、予測された潜在分布域が正しいとしても、植物の分布変化がそれに追いつけるとは限らないという問題を残していた。本研究で開発した予測方法はこれらの問題を克服しており、画期的な予測手法である。

低標高域から高標高域にかけ、成長速度、純生産速度、リター量といった炭素固定に関わるパラメータは森林の現存量との相関が強いが、炭素放出に関わる土壌呼吸速度は温度依存性が高かった。つまり、炭素収支は森林の発達具合と温度のバランスで決まることが示唆されるが、森林の発達しにくい高標高域、特に標高1000 m以上で森林がまばらになるオオシラビソ林では、温暖化に伴い炭素放出量が炭素固定量を上回っていくと予測される。さらに、土壌呼吸速度、落葉分解速度、土壌窒素無機化速度ともに、ブナ林とオオシラビソ林では、温度変化に対して異なる挙動を示すことが示唆された。各プロセスとも、温度当たりの速度や、温度上昇に対する反応性が、ブナ林よりオオシラビソ林で高いことが明らかとなった。このことは、炭素放出が単に温度に依存するだけでなく、植物種と土壌の相互作用に強く制約されていることを示唆しており、温暖化に対する森林の応答を予測する上で、森林の構成種を考慮する必要性を示した点で科学的に意義深い。つまり、温暖化による気温上昇は、低標高域のブナ林より高標高域のオオシラビソ林の炭素放出や窒素循環をより増大させ、高標高域の森林衰退を加速させる可能性がある。これらの結果から、高標高域のオオシラビソ林は低標高域のブナ林より温暖化に対して脆弱であることが予測される。

湿原のような空間的に分断化されたパッチに生育する生物群集では、その構造にしばしば入れ子構造が認められることがある。これまでの関連研究は、入れ子構造のパタンの報告にとどまっており、群集が形成されるプロセスの推定を試みた研究は限られていた。今回の結果は、湿原植物群集の入れ子構造が種の消失プロセスを反映していることを示唆した研究として学術的重要度は高い。

さらに、推定された種の消失プロセスを対象湿原ごとにシミュレーションし、種の減少による機能的多様性の変化を検証することで、将来的な環境変化に対する湿原の脆弱性の相対的評価を行い、脆弱性評価地図によるその可視化を実現した。このようなアプローチの開発は、保全生態学における新たな枠組みの構築、汎用可能な手法論の確立という点で根本的に重要である。実際の野外調査および既存の空間情報から得られる知見に立脚した湿原の脆弱性評価は、対象地域における保全区域の優先度の決定や、将来的な技術導入にあたっての科学的な意思決定基盤となることが期待できる。

(2) 環境政策への貢献

将来的な温暖化に対し、高標高域のオオシラビソ林の方が低標高域のブナ林よりも脆弱である可能性を示し、このことは保護区の設定などの環境政策への指針となるだろう。今回得られた結果は、2009年10月に公表された「日本の気候変動とその影響」(文部科学省・気象庁・環境省)の改訂版の骨子検討に情報提供した。2012年度に改訂される同報告には、その内容が掲載される予定である。

本研究が提供した、保全および管理の主体にとっての意思決定の基礎となる高層湿原の脆弱性地図によって、将来的な環境変化に対して高層湿原を保全し、観光資源としての持続的利用、環境教育としての効果を確保することができる。人間活動の直接的な影響を受けていない自然生態系においても、温暖化の影響が顕著に表れつつあることを示し、さらにその脆弱性を地図上で可視化することにより、広く社会に対して生態系変動の客観的証拠を示し、人間活動と環境保全との調和を志向するような政策への世論形成に貢献できるものと考えられる。

6. 国際共同研究等の状況

国際新研究機関連合 (IUFRO) の理事として中静が参加しており、2010年以降5年間の重点課題として、森林と温暖化の緩和・適応策が取り上げられている。この研究の研究計画や成果をもとに、国際的な研究計画の重点化に関して提言を行ってきた。

7. 研究成果の発表状況

(1) 誌上発表

<論文(査読あり)>

- 1) S. Nagano, T. Nakano, K. Hikosaka and E. Maruta: Plant Biology, 11, 94-100 (2009)
“Needle traits of evergreen coniferous shrub growing at wind-exposed and protected sites in a mountain region: Does *Pinus pumila* produce needles with greater mass per area under wind-stress conditions?”
- 2) 中静 透: 地球環境, 14, 183-188 (2009)
「温暖化が生物多様性と生態系に及ぼす影響」
- 3) K. Hikosaka: Plant Biotechnology, 27, 223-229 (2010)
“Mechanisms underlying interspecific variation in photosynthetic capacity across wild plant species”
- 4) C. Kamiyama, S. Oikawa, T. Kubo and K. Hikosaka: Oecologia 164, 591-599 (2010)
“Light interception in species with different functional types coexisting in moorland plant communities”
- 5) N. Osada, Y. Onoda and K. Hikosaka: Oecologia, 164, 41-52 (2010)
“Effects of atmospheric CO₂ concentration, irradiance and soil nitrogen availability on leaf photosynthetic traits on *Polygonum sachalinense* around the natural CO₂ springs in northern Japan”
- 6) K. Hikosaka, T. Kinugasa, S. Oikawa, Y. Onoda, T. Hirose: Journal of Experimental Botany, 62, 1523-1530 (2011)

“Effects of elevated CO₂ concentration on seed production in C3 annual plants”

- 7) I. Nakamura, Y. Onoda, N. Matsushima, J. Yokoyama, M. Kawata and K. Hikosaka: *Oecologia*, 165, 809-818 (2011)
 “Phenotypic and genetic differences in a perennial herb across a natural gradient of CO₂ concentration”
- 8) M. Shimazaki, T. Sasaki, K. Hikosaka and T. Nakashizuka: *Global Change Biology* 17, 3431-3438 (2011)
 “Environmental dependence of population dynamics and height growth of a subalpine conifer across its vertical distribution: an approach using high-resolution aerial photographs”
- 9) M. Shimazaki, I. Tsuyama, E. Nakazono, K. Nakao, M. Konoshima, N. Tanaka and T. Nakashizuka: *Plant Ecology* 213, 603-612 (2012)
 “Fine-resolution assessment of potential refugia for a dominant fir species (*Abies mariesii*) of subalpine coniferous forests after climate change”
- 10) T. Sasaki, M. Katabuchi, C. Kamiyama, M. Shimazaki, T. Nakashizuka and K. Hikosaka: *Biodiversity and Conservation* (2012)
 “Additive partitioning of species diversity in moorland plant communities across hierarchical spatial scales” (in press)
- 11) T. Sasaki, M. Katabuchi, C. Kamiyama, M. Shimazaki, T. Nakashizuka and K. Hikosaka: *Oikos* (2012)
 “Nestedness and niche-based species loss in moorland plant communities” (in press)

<査読付論文に準ずる成果発表>

特に記載すべき事項はない

<その他誌上発表（査読なし）>

- 1) 日本生態学会編集（中岡雅裕責任編集）:文一総合出版、6-17(2011)
 エコロジー講座4:地球環境問題に挑む生態学 「地球環境と生態系の長期変動を明らかにする（執筆担当：中静 透）」
- 2) 中静 透: NISTEP REPORT 139, 223.(2010)
 「温暖化影響／生物・生態系. サイエンスマップ2008」

（2）口頭発表（学会等）

- 1) 神山千穂、片渕正紀、佐々木雄大、嶋崎仁哉、中静透、彦坂幸毅：日本生態学会第57回全国大会（2010）
 「葉特性からみた湿原群集構造」
- 2) 神山千穂、片渕正紀、佐々木雄大、嶋崎仁哉、中静透、彦坂幸毅：日本生態学会第58回全国大会（2011）
 「湿原群集における環境傾度に沿った機能型の分布と葉特性の変化」

- 3) 嶋崎仁哉、佐々木雄大、神山千穂、片渕正紀、彦坂幸毅、中静透：日本生態学会第58回全国大会（2011）
「航空写真からみる八甲田山の植生変化:過去 30 年間で何が変わったか」
- 4) 井上晃、田中孝尚、黒川紘子、彦坂幸毅、中静透：日本生態学会第58回全国大会（2011）
「土壌環境と湿原植物の資源利用様式」
- 5) 田中孝尚、井上晃、福澤加里部、柴田英昭、黒川紘子、中静透：日本生態学会第59回全国大会（2012）
「八甲田山の森林土壌における標高別の窒素無機化と土壌呼吸について」企画集会「気候変動に対する高山・亜高山生態系の応答の将来予測：遺伝子から景観レベルまで」
- 6) 神山千穂：日本生態学会第59回全国大会（2012）
「異なる標高の湿原における群集構造と光をめぐる種間相互作用」企画集会「気候変動に対する高山・亜高山生態系の応答の将来予測：遺伝子から景観レベルまで」
- 7) 片渕正紀・佐々木雄大・神山千穂・嶋崎仁哉・中静透・彦坂幸毅：日本生態学会第59回全国大会（2012）
「環境傾度に沿った機能的多様性と群集集合の変化:湿原草本群集を例に」
- 8) Inoue. A, Nakashizuka. T, Hikosaka. K, Kurokawa. H, Sasaki. T, Tanaka. T: EAFES 5th (2012)
“Determinant of litter decomposition rate in peatland ecosystem”

(3) 出願特許

特に記載すべき事項はない

(4) シンポジウム、セミナーの開催（主催のもの）

特に記載すべき事項はない

(5) マスコミ等への公表・報道等

特に記載すべき事項はない

(6) その他

特に記載すべき事項はない

8. 引用文献

特に記載すべき事項はない

（４）山岳植物群集の遺伝的多様性維持メカニズムに関する研究

信州大学理学部・山岳科学総合研究所	市野 隆雄
信州大学山岳科学総合研究所	平尾 章
研究協力者 信州大学理学部	長野 祐介
同	徳田奈菜子
同	阿部 航大
同	楠目 晴花
同	栗谷さと子
同	北沢 知明

平成21～23年度累計予算額: 12,357千円

（うち、平成23年度予算額: 3,999千円）

上記の予算額は、間接経費を含む。

【要旨】 温暖化によって、高山植物は将来的に消失の危機にさらされるだろうといわれている。

この消失の危険度を測るバロメーターとして、遺伝的多様性の減少があげられる。周北極植物の分布南限地にあたる日本における高山植物の起源と遺伝的多様性の減少について検討した。クロマメノキは、寒地性植物の重要なレフュージア（避難地）と考えられているベーリンジア地域を起源とすることが明らかになった。またチョウノスケソウの遺伝的多様性は、高緯度から低緯度に向かうほど減少し、分布南限の日本において極端に低レベルとなっていた。日本の中でも本州中部、特に南アルプスでは遺伝変異の喪失が顕著であり、高緯度と比較すると最大で約90%もの遺伝的多様性が消失していることが明らかになった。遺伝的多様性が喪失した集団では近交係数が高く、小集団化に伴う近親交配の増加が遺伝的多様性の消失を促進したと考えられる。

さらに、山岳地域で広い標高分布を持つ植物種に高地型と低地型の間で遺伝的分化があるか、また高地型と低地型の生殖隔離に関与する花形質が生態的に分化しているかどうかについて、3種の草本植物を対象に検討した。サラシナショウマは、遺伝的にも生態的にも標高間で分化していることが明らかになった。ヤマホタルブクロは、標高は地理的な距離による隔離ほどは遺伝的分化に寄与しておらず、標高の上下で送粉者が異なっても遺伝子流動は生じていることが判明した。さらにヤマホタルブクロとウツボグサの花サイズは、標高が上がるにつれて小型化しており、この小型化は異なる送粉者の口吻サイズに適応した結果であることがわかった。これらの結果は、標高傾度に沿って植物種の分化と生殖隔離機構が働いていることを示しており、温暖化と関連して「保全すべき単位」の見直しが必要であることを示唆している。

【キーワード】 温暖化、保全すべき単位、遺伝的固有性、遺伝的分化、生態的分化

1. はじめに

温暖化によって、高山植物は将来的に消失の危機にさらされるだろうといわれている。具体的には、植物分布が上方移動することによって頂上付近の高山植生が行き場をなくし、消滅してしまうことが想定されている¹⁾。地史的な歴史を経て形成されてきた高山植物群集を失うこと自体、憂慮すべきことであり、このような観点から温暖化に対して警鐘をならすことはきわめて重要である。しかし、単にある地点の高山植生が無くなるだけではなく、特定の種や亜種、地域個体群などの「保全すべき単位」自体がなくなってしまうとしたらどうだろう。この場合、高山植生保全の危急性と重要性はいっそう高まる。では、現在日本の各山域に分布する高山植物集団は、それぞれどれほどの遺伝的独自性をもった「単位」なのだろうか。実は、この点についての系統だった研究はほとんどおこなわれていない。

まず明らかにすべきなのは、日本の高山植物種と、それに近縁な大陸産植物との分子系統学的な関係である。日本の高山植物種の中には、同種や近縁種が大陸にも分布している場合が多い。したがって、日本の高山植物種の独自性や保全の必要性を評価するためには、大陸集団との遺伝的近縁性や起源の道筋、さらには日本集団の遺伝的脆弱性を解明する必要がある。本研究の前半では、この点について2種の高山植物を材料として分子遺伝学的な解析をおこなった。

次に、日本のみに固有に分布する高山植物種の中には、低地性の植物種から分化したと考えられる「低山要素」のものがかなりある。しかしその分化プロセスはわかっていない。これと関連して、広い標高域に分布する山岳植物の中には低地集団と形態の異なる「高地型」として認識されているものが少なからずあり、上記の「低山由来の高山植物」の分化との関係が注目される。このような「高地型」と「低地型」の遺伝的・生態的相違および両者の交雑状況を評価することは、山岳地域の生物多様性の評価・保全上、きわめて重要である。そこで本研究の後半では、山地帯から高山帯にかけて分布する「山岳植物」を用いて、①1種と認識されていた植物が実は低地タイプと高地タイプとに遺伝的に分化していた例、②高地型と低地型が標高によって異なる送粉者からの選択圧を受けることによって局所適応していた例、および③低地種と高地種が混生地において交雑していた例について、それぞれ報告する。

高山植物における「保全すべき単位」の実態解明という研究課題は、ガラパゴス諸島や小笠原諸島など大洋島での生物保全の問題と類似点がある。たとえば小笠原諸島に分布する生物の中でも、小笠原固有で日本本土には分布していない種もあれば、本土と共通の種もある。それらを区別し、その由来と、諸島内での遺伝的分化の実態を明らかにすることは、保全事業の前提をなす基本的な研究項目である。高山帯はいわば「天空の島(sky island)」であり、高山帯にしか生育ない高山植物について、その「保全すべき単位」を確定し、固有性を明らかにすることは、高山植物の保全を考える上で避けて通ることができない研究課題である。

2. 研究目的

(1) 周北極分布する日本産高山植物の系統地理的な起源と遺伝的多様性

日本列島の高山帯に遺存的に分布する植物は、更新世におよそ10万年周期で到来した氷期には広い分布域を持っていたものの、最終氷期以降の温暖化によって標高の高い地域に追い上げられ、現在では高山帯に隔離分布するに至ったと考えられているものが含まれる。このような北方の周北極地域に起源すると考えられてきた植物種について、大陸の起源地との分子系統学的な関係を明らかにすることで、日本産高山植物種の独自性を適切に評価することができる。

加えて、これらの氷河期遺存種は、温暖化の影響が特に深刻な寒冷適応の生物群の1つである。産業革命以前の最終氷期以降の温暖化という自然環境変化に対して、寒冷な高山帯へ逃げこむことで集団の分断化や集団サイズの縮小が顕著に起こったと考えられたため、現時点において遺伝的多様性が大幅に喪失している可能性がある。

そこで日本列島に遺存的に分布する周北極植物種を対象に選定して、(1) 日本産と大陸産の分子系統的な関係（系統地理的な起源）、さらに、(2) 遺伝的多様性レベルの減少の程度（遺伝的脆弱性）、の2点を明らかにすることを目的として研究をおこなった。

（2）山岳植物の標高傾度に沿った遺伝的・生態的分化の維持過程

日本のみに固有に分布する高山植物種の中には、上記の北方起源種以外に、大陸の高山に近縁種がおらず、日本や極東の低地に近縁種が存在する「低山要素」のものがかなりある²⁾。これらは、低地性の植物種から分化した可能性がある。このような「低山要素」の高山植物は日本産高山植物の10%以上を占め、そのほとんどが日本固有種である。

これと関連して、山地帯から高山帯にかけて分布する山岳植物の中には、種内に低地集団と形態の異なる「高地型」が区別されているものがかなりある。しかし、低地型と高地型の遺伝的交流自体が途絶えているかどうか（遺伝的分化）、標高によって異なる送粉者からの選択圧を受けることにより、標高傾度に沿った花形質の局所適応が起こっているかどうか（生態的分化）、さらにすでに異所的に遺伝分化している別の低地種と高地種が、混生地において交雑しているかどうか（遺伝的融合）についてはほとんど研究がおこなわれていない。

そこで幅広い標高域に分布する山岳植物を対象に選定して、(1) 高地型と低地型の間で遺伝子流動があるか（遺伝的分化）、(2) 高地型と低地型の生殖隔離に関与する花形質が、標高によって異なる送粉者からの選択圧を受けることによって局所適応しているかどうか（生態的分化）、さらに、(3) 高地種と低地種（同属近縁の2種）が接触域で交雑しているかどうか（遺伝的融合）の3点を明らかにすることを目的として研究をおこなった。

3. 研究方法

（1）周北極分布する日本産高山植物の系統地理的な起源と遺伝的多様性

1) 日本産クロマメノキの系統地理的な起源

日本列島の高山帯に広く分布する周北極植物クロマメノキ（*Vaccinium uliginosum* L.）を対象種として分子系統地理的な解析を行った。日本列島の4つの山岳地域（大雪山、浅間山、白馬岳、木曽駒ヶ岳）およびカムチャッカから採取された計30個体分のサンプルからDNAを抽出し、葉緑体DNAの*trnS-trnG*領域および*trnS-trnG*領域の塩基配列を決定した。周北極域全域を網羅した既存の塩基配列データ³⁾とあわせてバイズ系統樹を作成し、日本産クロマメノキの系統地理的な関係を検証した。

2) 日本列島に遺存分布するチョウノスケソウの遺伝的脆弱性

日本列島の高山帯に分布する代表的な周北極植物であるチョウノスケソウ（*Dryas octopetala* L. *sensu lato*）を対象に、日本列島の7集団（大雪山、雪倉岳、鉢ヶ岳、白馬鍾ヶ岳、木曽駒ヶ岳、八ヶ岳、悪沢岳）および国外の6集団（中国・長白山、アラスカ・デナリ、アラスカ・トゥーリッ

クレイク、カナダ・カナナスキス、スウェーデン・ケブネケーゼ、ニーオルセン・スバルバル諸島）から、集団あたり24～46個体の葉を採取し、マイクロサテライトDNA⁴⁾の遺伝的多様性を解析した。遺伝的多様性の指標値として、多型的遺伝子座の割合(*PLP*)、アリルの有効数(*Ne*)、稀なアリルの豊富度(*RA_R*)、遺伝子多様度(*He*)、近交係数(*F_{IS}*)を算出した。集団間の遺伝的分化係数としては*F_{ST}*を用いた。集団の遺伝構造はSTRUCTURE解析で推定し、集団間の系統関係を推定するために遺伝距離に基づいたNJ系統樹を作成した。

(2) 山岳植物の標高傾度に沿った遺伝的・生態的分化の維持過程

1) サラシナショウマにおける標高傾度に沿った3生態型間の遺伝的分化

サラシナショウマ(*Cimicifuga simplex*)には異なる送粉生態をもつ3つの送粉型(pollination morph)が存在する。Pellmyrは3送粉型の分布と生態について、栃木県における状況を以下のように記載した⁵⁾。Type I は高標高に分布し、明るい林内に生育するタイプで、9月に開花しマルハナバチ類に送粉される。Type II は中標高以下に分布し、やはり9月に開花し甘い芳香を放つことでチョウ類を送粉者としている。そしてType III は中・低標高の林床に生育するタイプで、他のタイプの開花が終わる頃に遅れて咲き始め、マルハナバチ類を送粉者としている。本研究では以下の調査を行った。

- a. 長野県的美ヶ原山系と北アルプス山系の2山系の標高860 mから2330 mの15地点において、各送粉型の分布標高、開花時期、花の香り、個体サイズ、および生育環境を調べた。
- b. 3送粉型について草丈・花序長・小花柄長・花序数・小花数・めしべ数の6形質を計測した。
- c. 3送粉型間の表現型の違いが倍数性の違いに起因する可能性を検証するため、根端分裂組織を用いて染色体数を調べた。
- d. 3送粉型の遺伝的分化の程度を明らかにするため、Type I-46個体、Type II-34個体、Type III-12個体について、核遺伝子のITS領域の配列決定を行い、Yamaji et al.⁶⁾がすでに記載しているITS領域の7つのリボタイプ(特定サイトにおける塩基配列を基準としたタイプ)との一致性を確認した。さらに、外群としてイヌショウマの配列を加え、MEGA 5.0を用いて系統解析を行った。
- e. 3送粉型が遺伝的に分化したグループであるかどうかを明らかにするため、Type I-3個体、Type II-5個体、Type III-6個体について、AFLP法を用いて解析を行った。バンドの有無に基づいて主座標分析を行った。

2) 標高傾度に沿ったヤマホタルブクロの花サイズ変異と遺伝子流動

ヤマホタルブクロ (*Campanula punctata* var. *hondoensis*) は中部山岳域の幅広い標高帯に生育しており、主な送粉者であるマルハナバチ類は中部山岳域において、標高によってその種組成が変化することが知られている。このことから、マルハナバチ類によるヤマホタルブクロに対する選択圧が標高間で異なっていることにより、標高間で花形質に変異が生じている可能性が考えられた。

このことを検証するために、まず花形質の地理的変異について調査を行なった。2010年に乗鞍6地点、2011年に乗鞍6地点、美ヶ原3地点、および八ヶ岳2地点において花冠口直径、花冠最大幅、花冠全長、花柱長、草丈、および花数を計測し、4つの花形態形質をもとに主成分分析を行なった。

各植物形質及び主成分分析の結果得られた主成分得点（PC1）について、山域ごとに標高間で違いがあるかをANOVAで、また花サイズと植物体サイズ（草丈、花数）の間に相関があるかをPearsonの積率相関分析で、それぞれ検定した。

花形質の変異が遺伝的なものかを検証するために共通圃場実験を行なった。2010年に乗鞍地域2地点（最低標高と最高標高）で48株ずつを採集し、各株をポットに植え替え、信州大学構内（標高630 m）で栽培した。花茎が成長した株について、花サイズを計測し、自然状態と栽培下での形質の平均値に違いがあるかをt検定によって検定した。

ヤマホタルブクロに訪花したマルハナバチ類の種組成、及び体サイズに地理的な変異があるかを検証するために、各標高における訪花マルハナバチの個体数調査及び形態測定を行なった。花サイズを測定した各地点において訪花マルハナバチ数をカウントし、また各マルハナバチ種について胸高、中舌、前脚基節～外葉先端、頭幅、体長、および全長を計測した。

各標高地点間における花サイズとハチサイズの変異の対応性を見た。地点ごとのハチサイズの指標として、まず、計測した6つのハチサイズを基に主成分分析を行い、種ごとの平均主成分得点を算出した。そして、地点ごとのハチの訪花割合に応じて、各マルハナバチ種の平均PC1得点×訪花割合を算出し、その地点のハチサイズの指標平均PC1とした。地点ごとに平均化した花サイズPC1と、ハチサイズのPC1の相関があるかをPearsonの積率相関分析によって検定した。

集団間で遺伝的分化が見られるかどうか、及び遺伝子流動の障壁となりうる要因は何かを検証するために3つのマイクロサテライト遺伝子座を用いて解析を行った。4山域の標高上下2地点に低標高地点の1地点を加え、合計9地点で各20～24サンプルずつ採集した。マイクロサテライト解析では3つの遺伝子座の遺伝子型を決定し、地点間の遺伝的分化度（ F_{ST} ）を算出し、Mantel testによって、地点間の距離や標高差が遺伝的分化にどれほど寄与しているかの解析を行なった。地理的距離には各集団間の直線距離を用いた。

3) ウツボグサにおける花サイズの地理的モザイクと訪花マルハナバチ相の関係

中部山岳域の乗鞍岳（標高1150、1370、1450、1700、1800、1995、2050 m）、八ヶ岳（標高1570、1580、1650、1730、1785 m）、および美ヶ原（標高1082、1977 m）において、ウツボグサ（*Prunella vulgaris*）とその送粉者であるマルハナバチ類*Bombus* spp.（マルハナバチ亜科）の調査を行った。

ウツボグサの送粉者種構成が標高ごとに変化しているかを調べるため、各標高でウツボグサ2～59個体を含む区画を設けた。各区画は1 m×1 mで、6:30～17:00の時間帯にウツボグサを訪花するすべてのマルハナバチ類を観察し、マルハナバチの種名と小花への訪花回数を記録した。

ウツボグサの花サイズが標高ごとに変化しているかどうかを調べるため、野外で花を採集し、70%エタノール中に保存し、研究室に持ち帰った。花の基部から花冠口までの筒状の部分の長さを花筒長とし、デジタルノギスを用いて測定を行った。

ウツボグサに訪花したマルハナバチ類の体サイズに地理的な変異があるかを検証するために、マルハナバチの形態測定を行なった。胸高、中舌、前脚基節～外葉先端、頭幅、体長、および全長を計測し、地点ごとのハチサイズの指標として、計測した6つのハチサイズを基に主成分分析を行い、種ごとの平均主成分得点を算出した。そして、地点ごとのハチの訪花割合に応じて、各マルハナバチ種の平均PC1得点×訪花割合を算出し、その地点のハチサイズの指標平均PC1とした。

4) 種間雑種ナガバノアケボノスミレ形成集団における交雑現象の解析

スミレ科スミレ属のアケボノスミレ (*Viola rossii*) とナガバノスミレサイシン (*Viola bissetii*) は日本国内において側所的な分布様態を示し、分布が接触する一部の地域において種間雑種ナガバノアケボノスミレを形成している。雑種形成地における両親種間の交雑の実態をAFLP解析により明らかにした。

調査は雑種形成地のひとつである山梨県大月市扇山（標高1138 m）で行なった。アケボノスミレ、ナガバノスミレサイシン、及びその種間雑種とされるナガバノアケボノスミレを計74個体採集した。1個体につき葉1枚、同一クローン個体である可能性が高いと思われる近接した個体同士は採集せず、最低でも1m離れた個体を採集するようにした。

AFLP解析では2つのプライマーペアEcoRI-ACA/ MseI-CCA、EcoRI-ACG/ MseI-CATを用いて選択的増幅反応を行なった。シーケンサー泳動の後、フラグメントを選出し、その中から多型基準（0.05 < 保有個体率 < 0.95）に合った計153のフラグメントを解析に用いた。

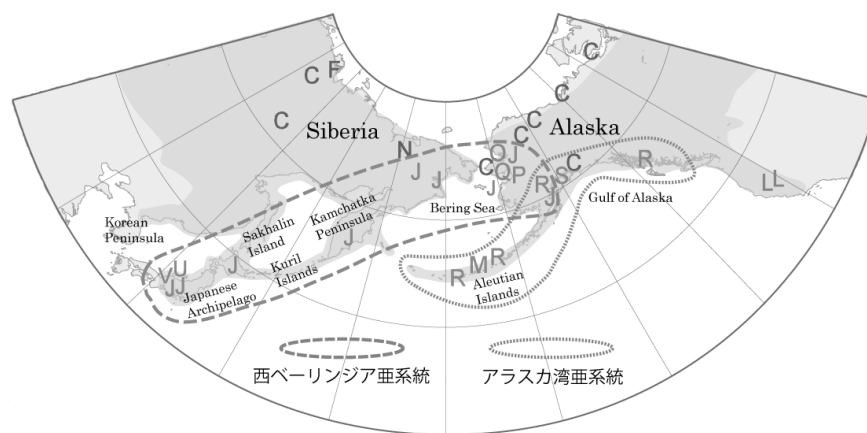
得られたフラグメントデータから主座標分析を行なった。また、解析ソフトNewHybridsを用いてベイズ推定に基づいた雑種判別を行なった。MCMC計算の試行回数は5,000回の焼き捨ての後に、100,000回行ない、6つの交雑段階（各親種、F₁雑種、F₂雑種、各親種との戻し交雑）に当てはまる確率を算定させた。

4. 結果及び考察

（1）周北極分布する日本産高山植物の系統地理的な起源と遺伝的多様性

1) 日本産クロマメノキの系統地理的な起源

日本産クロマメノキからは3つのハプロタイプ(J,V,U)が検出された。カムチャッカ半島のハプロタイプは、日本でも検出されたJタイプであった。極東アジア地域を除いてクロマメノキの分布全域を網羅した分子系統解析の結果³⁾によると、クロマメノキには周北極・アルプス系統と環大西洋系統およびベーリンジア系統の3大系統が存在する。今回の研究によって、日本およびカムチャッカ半島から検出された3つのハプロタイプは、全てベーリンジア系統に属していた。ベーリンジアは北米大陸北西部とアジア大陸北東部の間の現在のベーリング海峡をまたがる地域であり、最終氷河期には海水面の低下によって陸橋化して、寒地性植物のレフュージア（避難所）だったと考えられている^{7), 8)}。Eric Hulténが提唱したベーリンジア・レフュージア仮説⁷⁾は、クロマメノキのみならず日本列島に遺存分布する他の周北極植物種の大陸起源地を推定するための重要な視点を提供していると考えられる。さらにベーリンジア系統を詳しく検討すると、西ベーリンジア亜系統とアラスカ湾亜系統の2つの亜系統が判別され、日本産のものは西ベーリンジア亜系統に含まれることが分かった（図(4)-1）。日本産クロマメノキは、更新世の寒冷期にベーリンジアを起源として、カムチャッカ半島などを経由し日本列島にまで南下したと推察される。

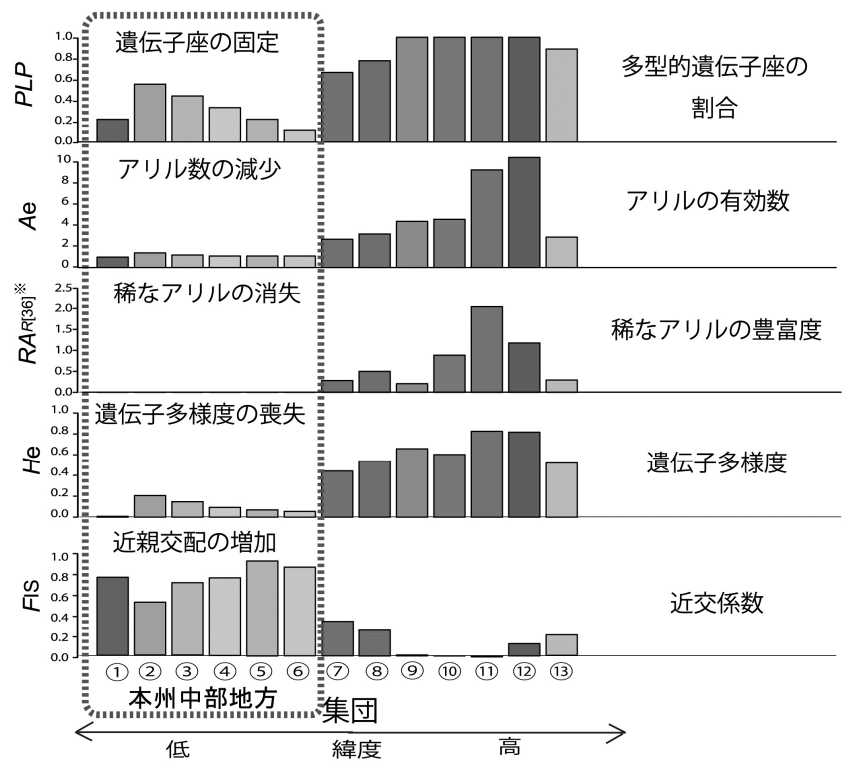


図(4)-1. クロマメノキにおける葉緑体ハプロタイプ
(*trnS-trnG*および*trnS-trnG*領域)の地理的分布。

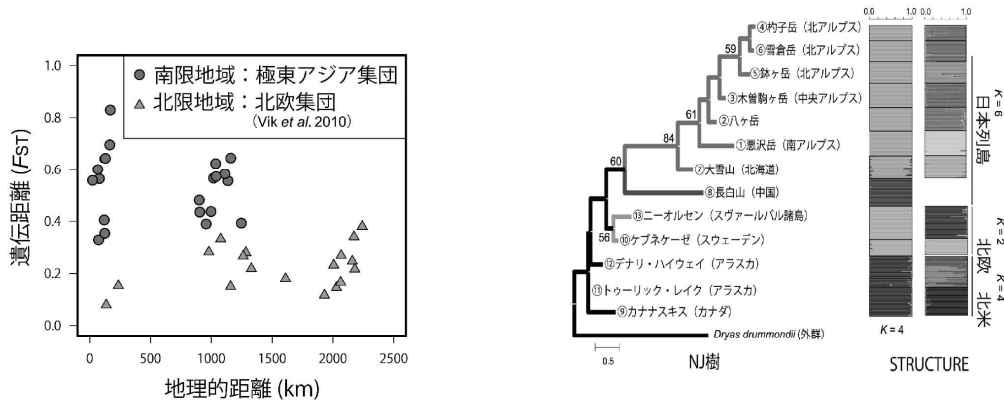
2) 日本列島に遺存分布するチョウノスケソウの遺伝的脆弱性

チョウノスケソウの遺伝的多様性について、日本の高山帯に遺存分布する集団と高緯度地域のものを比較すると、集団内の遺伝的多様性が大きく喪失していることが明らかになった(図(4)-2)。日本列島の中でも、本州中部地域、とくに南アルプスにおける遺伝変異の喪失が顕著であり、高緯度地域では多型性を示す遺伝子座の多くが固定し、アليل数が減少しており、遺伝子多様度が非常に低いレベルを示した。遺伝的多様性のレベルが低い集団では近交係数が高く、小集団化に伴随する近親交配の増加が遺伝的多様性の消失を促進したと考えられる。本州中部地域と比べると、北海道・大雪山の遺伝的多様性は比較的に保持されていた。

国外の集団に目を移してみると、より高緯度地域の集団が高い遺伝的多様性を保持している傾向が認められ、最も高い遺伝的多様性を示したのはアラスカの2つの集団であった。日本産クロマメノキの系統地理的な起源について考察したように、ベーリンジアは寒地性植物のレフュージアだったと考えられており^{7), 8)}、アラスカ集団の高い遺伝的多様性はベーリンジア・レフュージア仮説を支持する。一方で、最も高緯度に位置するスバルバル諸島のニーオルセン集団では、アラスカの集団よりも遺伝的多様性レベルが低くなっていた。最終氷期のスバルバル諸島は氷河に完全に覆われていたため、現存の個体は最終氷期以降に移住したものの子孫であり、移住初期の低いレベル遺伝的多様性の影響(創始者効果)を現在にまで引きずっていると考えられる。集団間の遺伝的な違いの程度について遺伝分化係数(F_{ST})で評価したところ、日本列島の分集団は平均で0.549となり、高緯度に位置する北欧の分集団分化レベル(0.264)と比較して、遺伝的な分断化が促進されていた(図(4)-3)。



図(4)-2. チョウノスケソウの分集団内の遺伝的多様性. ①悪沢岳（南アルプス）、②ハヶ岳、③木曾駒ヶ岳（中央アルプス）、④杓子岳（北アルプス）、⑤鉢ヶ岳（北アルプス）、⑥雪倉岳（北アルプス）、⑦大雪山、⑧長白山（中国）、⑨カナナスキス（カナダ）、⑩ケブネケーゼ（スウェーデン）、⑪トゥーリック・レイク（アラスカ）、⑫デナリ（アラスカ）、⑬ニーオルセン（スバルバル諸島）.



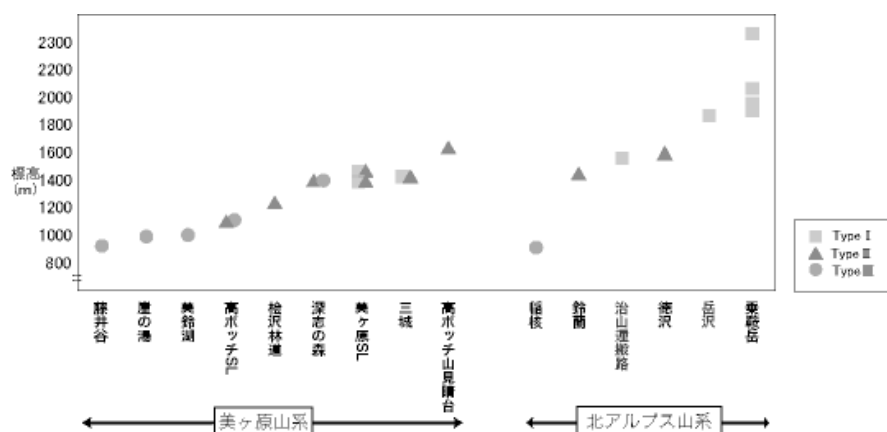
図(4)-3. 集団間の遺伝距離と地理的距離の関係. 図(4)-4. 集団の遺伝構造と系統関係.

一方、広範な分布域の全体から見ると、日本列島の分集団は同じ系統グループにまとめられる（図(4)-4）。国外の集団の中で日本列島と最も系統的に近いのは中国・長白山であり、日本の大雪山集団と最も遺伝距離が短かった。したがって、更新世のいずれかの氷河期にチョウノスケソウが高緯度地域から南下して日本列島の本州中部まで至ったルートは、朝鮮半島経由ではなく、サハリンまたは千島列島から経由したと考えられる。今回の研究によって、代表的な寒地性生物種であるチョウノスケソウは、本州中部山岳の遺存集団において遺伝的に脆弱な状態になっており、特に分布の最南限に位置する南アルプスの悪沢岳では高緯度集団と比較すると最大で約90%の遺伝的多様性が消失していることが明らかになった。今後、日本、特に南方山域の高山植物の遺伝的多様度については、地球温暖化の影響を検知するための「炭鉱のカナリヤ」として、その推移に注目していく必要がある。

（2）山岳植物の標高傾度に沿った遺伝的・生態的分化の維持過程

1）サラシナショウマにおける標高傾度に沿った3生態型間の遺伝的分化

先行研究⁵⁾と異なり、3タイプの標高分布は連続的であり、美ヶ原山系では複数の送粉型が同所的に分布する地点があることが明らかになった（図(4)-5）。また6形態形質のうち、全ての形質において少なくとも2つの送粉型間で有意な差が検出された。一方、3送粉型の染色体数はいずれも $2n=16$ であった（図(4)-6）。

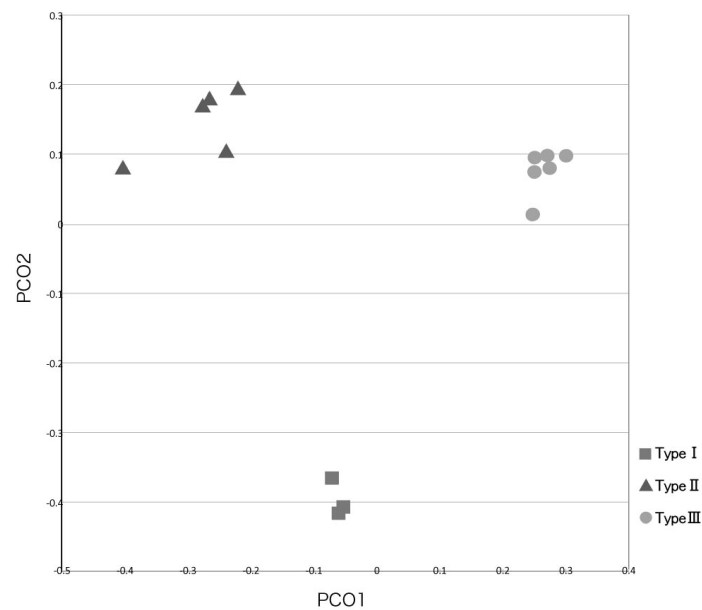


図(4)-5. 長野県におけるサラシナショウマ3送粉型の分布標高.



図(4)-6. サラシナショウマの染色体. 左からTypeI, TypeII, TypeIIIの順に示した. どの送粉型も $2n=16$ であった.

図(4)-7. 最尤法で作成した核リボソームDNAのITS領域の変異に基づく系統樹.



図(4)-8. サラシナショウマのAFLP解析結果の主座標分析.

2) 標高傾度に沿ったヤマホタルブクロの花サイズ変異と遺伝子流動

ヤマホタルブクロの花サイズは、各山城の標高間で変異しており（ANOVA： $P < 0.05$ ）、標高が上がると共に小さくなる傾向にあった（図(4)-9左）。4つの花形質を基にした主成分分析では、因子分析表よりPC1（寄与率：62.1%）は花冠全体のサイズ変異に影響されていた。各花サイズ及びPC1、PC2は各山城の標高間で有意な違いがあった（ANOVA：それぞれ $P < 0.05$ ）。植物体サイズ（草丈と花数）も各山城で標高地点によって変異していた（ANOVA：それぞれ $P < 0.05$ ）。しかし、草丈や花数の変異は、はっきりとした標高に沿ったパターンは見られなかった。

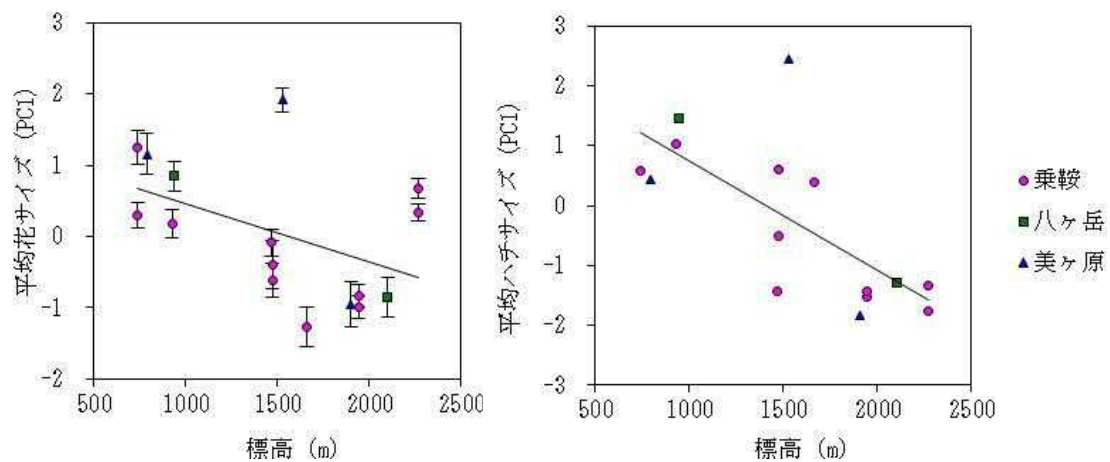
栽培個体のうち、花茎が成長したのは乗鞍低標高：8/48株、乗鞍高標高：14/48株のみであった。乗鞍低標高と乗鞍高標高の各平均花サイズを、各地点の自然状態での平均花サイズと比較したところ、有意な差は認められなかった（それぞれt-test： $P > 0.05$ ）。一方、植物体サイズは両標高とも有意に異なっていた（それぞれt-test： $P < 0.05$ ）。

各標高、各地点でのマルハナバチ種組成に関して、1000 m以下の低標高の地点では、主に大型種のトラマルハナバチ及びコマルハナバチが優占していた。1500 m前後の中標高地点では大型種のトラマルハナバチと小型種のヒメマルハナバチが優占していた。ただし、美ヶ原中標高地点に限り、最大種のナガマルハナバチが優占していた。2000 m前後の高標高域では、いずれの山城、地点においても小型種のヒメマルハナバチが優占していた。

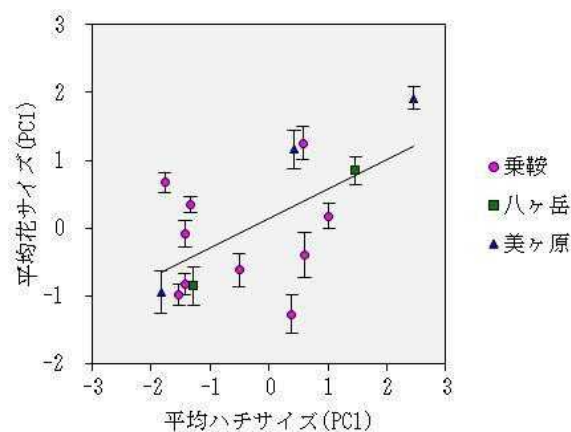
6つのハチ形質を基にした主成分分析では、因子分析表よりPC1（寄与率：92.3%）は全体的なハチサイズの変異に影響されていた。観察された主なハチ種の平均PC1は大きい順にナガマルハナバチ、トラマルハナバチ、コマルハナバチ、ヒメマルハナバチであった。各地点のハチサイズの指標平均PC1は一部地点を除き、標高があがるにつれて低い値を示す傾向があった（図(4)-9右）。これは、高標高ほど小型種が優占していた為である。

地点ごとに平均した花サイズPC1と、ハチサイズPC1の変異の間には有意な相関が見られた（ $P <$

0.05、 $r=0.60$ ：図(4)-10)。一方で、標高と花サイズPC1との間には有意な相関は見られなかった ($P=0.07$ 、 $r=0.48$ ：図(4)-9左)。



図(4)-9. 花サイズ（左：各地点の花における平均PC1±標準誤差）とハチサイズ（右：各マルハナバチ種の平均PC1×各地点における訪花割合）の標高間変異．共に一部地点を除いて、各山域で標高があがると共に小さくなる傾向が見られた．

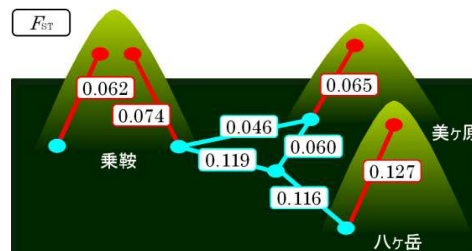


図(4)-10. 花サイズとハチサイズの対応性．横軸は各地点における平均ハチサイズ（各マルハナバチ種の平均PC1×各地点における訪花割合）、縦軸は各地点における平均花サイズ（平均PC1±標準誤差）を示す．有意な相関が見られた ($P < 0.05$ 、 $r=0.60$) ．

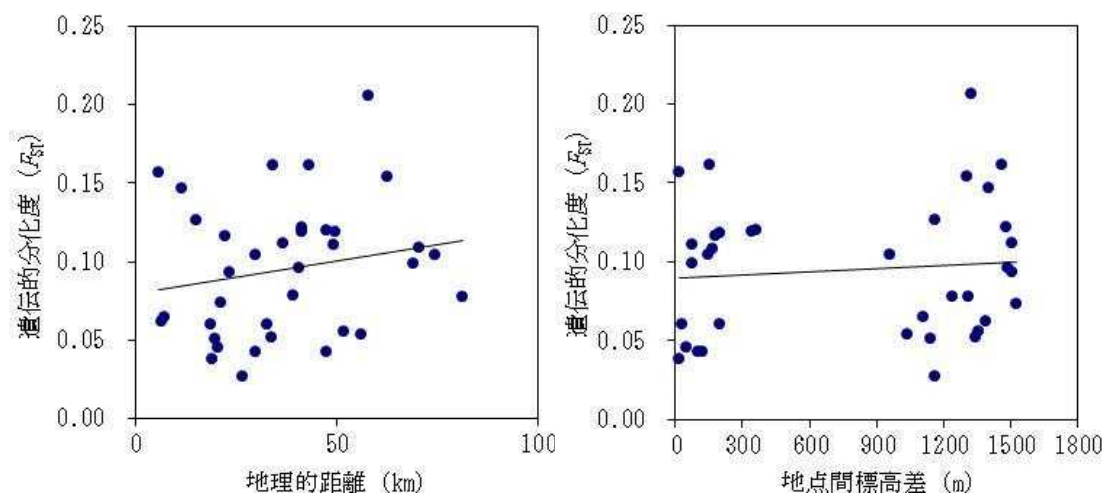
ヤマホタルブクロの花サイズと主な送粉者であるマルハナバチの体サイズの対応が、一訪花当たりの花粉持ち出し率（雄性適応度）を高めることが示されている（阿部 未発表）。これは、送粉者のサイズが花サイズに対して選択圧となるということである。また、マルハナバチ種組成が標高間で異なっており、標高間で訪花するマルハナバチの体サイズが異なることから、ヤマホタルブクロの花サイズに対して標高間で異なった選択圧が働いていると考えられた。これらのことから、標高間でヤマホタルブクロの花サイズに適応的な変異が生じている可能性が考えられる。実際に、種組成の変異に基づく送粉者サイズの標高間変異と花サイズの標高間変異の間には対応性が見られた。

集団間の遺伝子流動の評価を行なうために、各集団間における遺伝的分化度 (F_{ST}) を算定した。

F_{ST} の値は0.062～0.127と低く、同標高の地点間における値と比較しても同程度の値を示した（図(4)-11）。また、集団間の距離や標高の違いが遺伝的分化にどれほど寄与しているかを確かめるために、Mantel testによりこれらの間の相関性の検定を行なった。地点間の地理的な距離（ $r=0.20$ 、 $P=0.14$ ：図(4)-12左）と遺伝的分化度との間に有意な相関は見られなかった。標高の違い（ $r=0.09$ 、 $P=0.21$ ：図(4)-12右）と遺伝的分化度との間にも有意な相関は見られなかった。

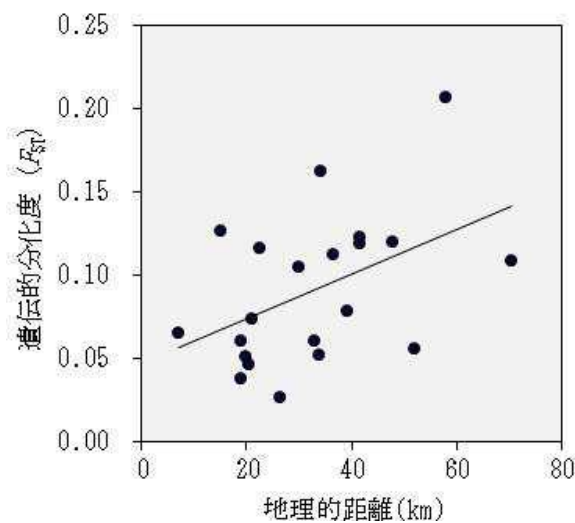


図(4)-11. 各地点間の遺伝的分化度（ F_{ST} ）。



図(4)-12. 遺伝的分化度（ F_{ST} ）と地点間の標高差（左）及び地理的距離（右）の関係。共に有意な相関は見られなかった（左： $r=0.09$ ， $P=0.21$ ，右： $r=0.20$ ， $P=0.14$ ）。

以上のことから、花サイズなどの形質に変異があった集団間においても、遺伝子流動は少なからず存在しているということが示された。一般に距離が離れるほど遺伝子流動は少なくなる（距離による隔離：isolation by distance）とされ、地理的距離は遺伝的分化に影響しているものと考えられる。しかし、Mantel testではその相関に有意性は見られなかった。これは、狭い地理的スケールの中で解析を行なったため、山などの地理的障壁の影響が強く反映されたためと考えられる。例えば、高山帯にヤマホタルブクロは生育していないため、北アルプスの尾根は遺伝子流動の障壁となると考えられる。実際に、北アルプスを境にした西側の乗鞍岐阜県側2集団との比較点を除いて解析を行ったところ、有意性こそ認められなかったものの、相関係数が高い値をとり、より強い相関が見られた（ $r=0.47$ 、 $P=0.06$ ：図(4)-13）。このことから、地理的距離に関しては、有意性は認められなかったが、ある程度、遺伝子流動の障壁となっていると考えられる。



図(4)-13. 岐阜県側の比較地点を除いた際の遺伝的分化度 (F_{ST}) と地理的距離の関係. 有意ではないが、比較的高い相関性が見られた ($r=0.47$, $P=0.06$) .

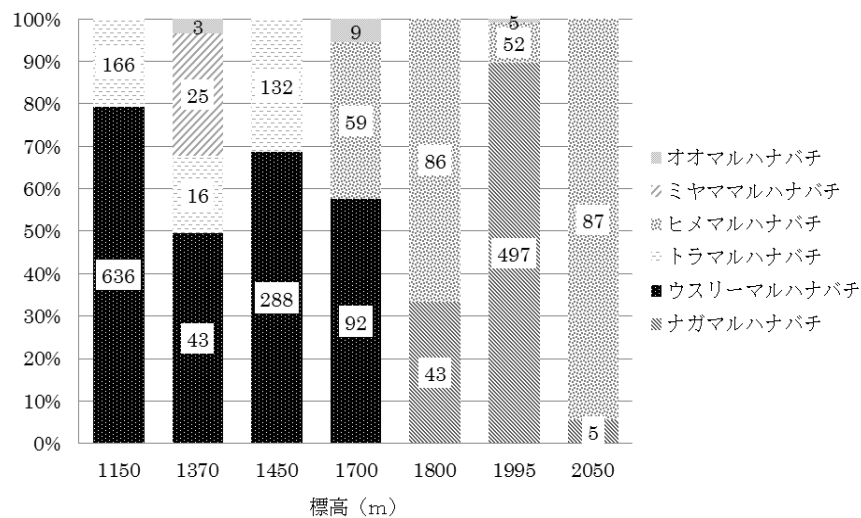
以上のように、マイクロサテライト3遺伝子座によるAMOVA解析の結果、集団間の遺伝的差異は少なく、 F_{ST} と地理的距離の比較から標高は遺伝子流動の障壁となっていないことが明らかとなった。このことから、花形質の変異に関して二つの仮説が挙げられる。ひとつは、遺伝子流動は存在するものの遺伝形質である花形質に強い選択圧がかかっていることで形質の分化が生じているというものである。今回、集団遺伝解析に用いたマイクロサテライト遺伝子座は、遺伝的に中立なマーカーであり、自然選択の影響を受けない。実際には、中立遺伝子で集団間に分化が見られなかったとしても、花サイズに関わる機能遺伝子には分化が見られるかもしれない。

もうひとつの仮説は、花形質が環境によって可塑的に変化する場合である。一般的に遺伝子流動は地域適応を阻害するとされているが、一方で、集団間の高い遺伝子流動は可塑性の進化をもたらすとされている。この場合、高い可塑性を持ち、環境ごとに最適な形質（例えば、送粉効率のいい形質など）をとることができるような（可塑性）遺伝子を選択されていくと考えられる。この場合でも、花形質が可塑的に変化する中で、異なる送粉者によって選択圧を受けることによって標高間で（可塑性）遺伝子の変異が生じていることが考えられる。いずれの仮説にしても、送粉者のサイズ変異が花サイズへの選択圧になりうるため（阿部 未発表）、標高間の花形質変異が送粉者による選択圧によって、維持されている可能性は高いと考えられる。

3) ウツボグサにおける花サイズの地理的モザイクと訪花マルハナバチ相の関係

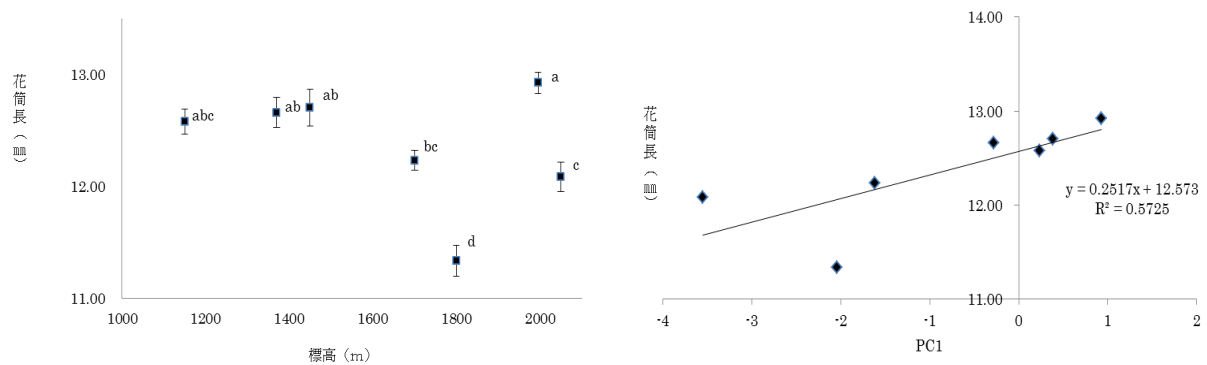
乗鞍岳におけるウツボグサの送粉者種構成は標高ごとに異なっていた（図(4)-14）。標高1150～1700 mではウスリーマルハナバチ（*Bombus ussurensis*）が多く見られたが、1800～2050 mの高標高ではヒメマルハナバチ（*B. beaticola*）またはナガマルハナバチ（*B. consobrinus*）が主な訪花者であった。これらのハチは形態サイズが異なっており、ナガマルハナバチが最も大きく、ヒメマルハナバチが最も小さい。各地点のハチサイズの指標平均PC1は、その場所の訪花者種構成を反映しており、値が大きいほど訪花者の形態サイズが大きいことを表している。各標高のハチサイズ指標平均PC1は、1150m : 0.2352、1370m : -0.2828、1450m : 0.3813、1700m : -1.6182、1800m : -2.0458、

1995m : 0.9291、2050m : -3.5531であった。



図(4)-14. 乗鞍岳の各標高における訪花マルハナバチ種構成. 各バー内の数字は訪花数.

ウツボグサの平均花筒長と標高の相関は、乗鞍岳においても ($P=0.4876$ 、図(4)-15左)、八ヶ岳においても ($P=0.2035$) 有意ではなかった。一方、乗鞍岳における花筒長と各標高の訪花マルハナバチ類の体サイズ指標平均PC1の相関は有意であった ($P=0.0490$ 、 $r=0.7567$ 、図(4)-15右)。



図(4)-15. 乗鞍岳における平均花筒長と標高 (左図)、および訪花マルハナバチサイズの指標平均PC1 (右図) の関係. バーは標準誤差. 異なるアルファベットは有意差があることを示している.

一般に標高が高くなると植物の形態サイズは小さくなるといわれている。しかし、ウツボグサの花筒長は標高と有意な相関がなかった。その代わりに、訪花に訪れるマルハナバチ類の形態サイズとの間に正の相関があった。マルハナバチ類は標高ごとに種組成が異なる。主成分分析で得られた各標高の平均PC1のばらつきからもわかるように、それぞれの標高に分布するマルハナバチ類の平均形態サイズは異なっている。また、ウツボグサは筒状の花であるため、花筒の長さよりも短い口吻をもつ昆虫の吸蜜を制限する反面、花筒長よりも口吻長が長すぎる場合は、訪花者による花粉の送受粉が行われない。そのため各標高において、分布するマルハナバチ類の送受粉を

伴う採餌行動にもっとも適した花筒長サイズのウツボグサがその場所においてもっとも繁殖したことによって、形態サイズの大きな送粉者が分布する場所では大型の花、小さな送粉者が分布する場所では小型の花をつけるという結果が得られたと考えられる。

以上の結果から、中部山岳域において送粉者種構成に関連したウツボグサ種内での花サイズ変異が広く起こっていることが示唆される。

4) 種間雑種ナガバノアケボノスミレ形成集団における交雑現象の解析

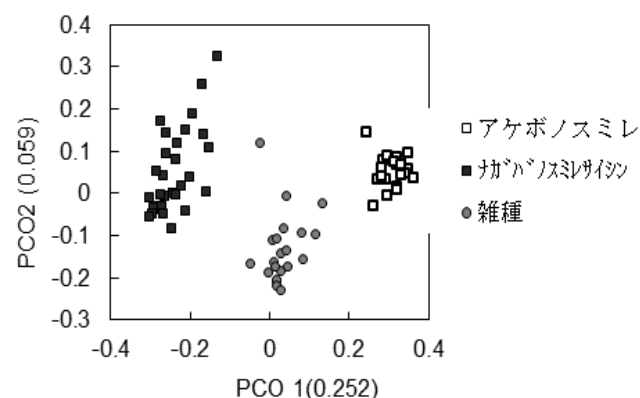
主座標分析の結果、第一軸（寄与率:0.252）、第二軸（寄与率:0.059）における分布は、3つのクラスターに大別され、それぞれ形態的に雑種と判断した個体と両親種に当てはまった（図(4)-16）。

NewHybridsによる判別の結果、各種（雑種）に属する確率が示され、形態的分類によって雑種と認識した個体のほとんどが F_1 雑種であることが確認された。また、 F_1 同士の交配による F_2 個体がわずかながら存在することが示唆された（図(4)-17）。

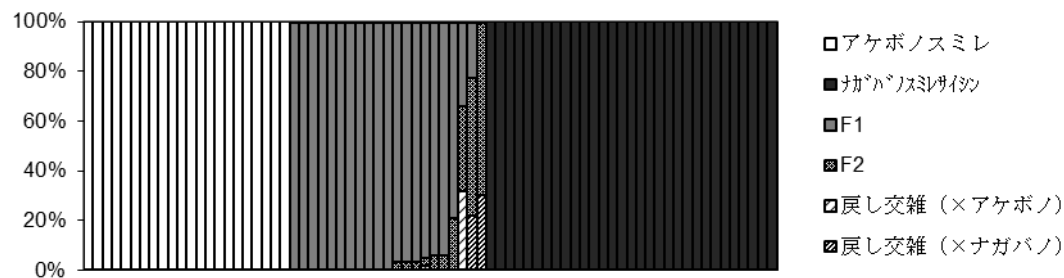
判別結果と主座標分析の比較においては、3つのクラスターはそれぞれ両親種と雑種に当てはまった。 F_2 または戻し交雑個体の可能性を示唆された個体は、雑種クラスターからやや外れた。クローン個体の存在は確認できなかった。

AFLP解析の結果、形態的にナガバノアケボノスミレと判断した個体のほとんどが、アケボノスミレとナガバノスミレサイシンの F_1 雑種であることが確認された。雑種形成地において雑種個体数が多く確認されながらも、生育する雑種の多くが F_1 個体であるという結果から、アケボノスミレとナガバノスミレサイシンの種間交雑が繰り返し起こっても雑種個体のほとんどは一代限りであり、雑種後代は生じていない、もしくは生じていても長く生存できないと考えられる。このことから、少なくとも現在は両親種間における遺伝子流動はほとんどなく、両種の間には遺伝的融合を妨げる生殖隔離機構がはたらいていると推察される。

両種が本州の中部と太平洋側にほぼ側所的に分布していることから、両種の共存は何らかの干渉要因によって妨げられている可能性が高い。このような分布接触と交雑のパターンは、標高や緯度を違えて側所分布する近縁系統群のあいだでは一般的に起こりうる。温暖化が起こった場合、高地種（型）の分布変動が近縁の低地種（型）の分布動向に影響されることを示唆する結果といえるだろう。



図(4)-16. AFLP解析の主座標分析の結果．横軸はPCO1（寄与率：0.252）、縦軸はPCO2（0.059）を示す．



図(4)-17. NewHybridsによる雑種判別の結果．横軸は各サンプル個体，縦軸は各個体がそれぞれの交雑段階に当てはまる確率を示す．

5. 本研究により得られた成果

(1) 科学的意義

最近、北方由来の高山植物の日本国内における系統関係や遺伝的分化についての研究が次第におこなわれるようになってきている。しかし、実際に大陸のサンプルと比較した上で国内集団の遺伝的多様性の減少や集団間の遺伝的分化を論じた研究はほとんどなかった。本研究ではこの点について検討し、日本国内において遺伝的多様性の衰退がおこっており、それがとりわけ南方の山域で顕著であること、そして隔離遺存による地域分化が日本において際だっていることを示した。

次に、広い標高域に分布する山岳植物について遺伝/形態解析をおこない、研究対象とした1種では低地型と高地型の間に明確な遺伝的分化がおこっていること、別の2種では高地において低地とは異なる花形質が進化していることを示した。この結果は、標高傾度に沿って植物種の生殖隔離や生態分化が起こっていることを示すものであり、高山植物の多様性研究に、これまでにない新しい視点をもたらす成果であると位置づけられる。

(2) 環境政策への貢献

前半の研究では、周北極分布するチョウノスケソウにおいて、遺伝的に最も脆弱な集団は、分布の最南端に位置する本州の南アルプス・悪沢岳であり、高緯度集団と比較すると最大で約90%の遺伝的多様性が消失していることが明らかになった。このような遺伝的多様度の情報は、環境政策において、地球温暖化の影響を考慮してどの集団を保全すべきかを定める上で重要である。

後半の研究では、標高傾度に沿った植物の分化について、高地型が低地型とは別の、遺伝的・生態的に独自性の高い集団であることを示した。このことは、環境政策上、温暖化と関連して保全すべき単位（種、系統、生態型など）の再検討が必要であることを示している。保全すべきなのは、これまでひとくくりにされていた「種」とは限らず、より細かく遺伝分化した高地「型」である可能性があるからである。

6. 国際共同研究等の状況

特に記載すべき事項はない

7. 研究成果の発表状況

(1) 誌上発表

<論文(査読あり)>

- 1) A.S. Hirao: Annals of Botany, 105, 637-646 (2010)
 “Kinship between parents reduces offspring fitness in a natural population of *Rhododendron brachycarpum*”
- 2) A.S. Hirao, T. Sato and G. Kudo: Acta Phytotax. Geobot, 61, 155-160 (2011)
 “Beringia, the phylogeographic origin of a circumpolar plant, *Vaccinium uliginosum*, in the Japanese Archipelago”

<査読付論文に準ずる成果発表>

特に記載すべき事項はない

<その他誌上発表(査読なし)>

- 1) 片岡陽介、平尾章、長野祐介、市野隆雄：信州大学環境科学年報、31, 96-110 (2009)
 「上高地徳沢における林床植物の開花フェノロジーと訪花昆虫」

(2) 口頭発表(学会等)

- 1) 平尾章：日本森林学会第121回大会，テーマ別シンポジウム(2010)
 森林の分子生態学 -森林分布のダイナミックス- 「高山植物の景観遺伝学」
- 2) 長野祐介、平尾章・市野隆雄：第42回種生物シンポジウム (2010)
 「種間雑種ナガバノアケボノスミレ形成集団の遺伝的構成と交雑の方向性」
- 3) 楠目晴花、市野隆雄：中部山岳3大学連携年次研究報告会(2010)
 「山地性植物サラシナショウマにおける種内3タイプの生態的・遺伝的分化」
- 4) 阿部航大、長野祐介、北沢知明、市野隆雄：中部山岳3大学連携年次研究報告会(2010)
 「花と送粉昆虫のサイズマッチングが送受粉効率におよぼす影響」
- 5) 徳田奈菜子、市野隆雄：中部山岳3大学連携年次研究報告会(2010)
 「ツリフネソウ-キツリフネ間における異種花粉の受粉による繁殖成功度の低下」
- 6) 徳田奈菜子：日本生態学会第57回全国大会 (2010)
 「ツリフネソウ-キツリフネ間における繁殖干渉の検出」
- 7) 楠目晴花、長野祐介、市野隆雄：日本生態学会第57回全国大会 (2010)
 「サラシナショウマにおける送粉エコタイプとDNA系統の対応関係」
- 8) 長野祐介、平尾章、市野隆雄：日本生態学会第57回全国大会 (2010)
 「スミレ種間雑種(ナガバノアケボノスミレ)形成集団における交雑現象の解析」
- 9) 阿部航大、市野隆雄：日本生態学会第57回全国大会(2010)
 「ホタルブクロの花における雄性期-雌性期の蜜分泌パターンとマルハナバチ類の訪花パターンの関係」
- 10) 平尾章、下野嘉子、和田直也、成田憲二、工藤岳：日本生態学会第57回全国大会 (2010)
 「ミヤマキンバイにおける平行進化的なエコタイプ分化」
- 11) 平尾章、渡邊幹男、内田雅己、神田啓史、下野綾子、増沢武弘、大原雅、劉琪璟、李雪峰、

- 韓士杰、和田直也：日本生態学会第58回大会(2011)
「日本列島に隔離分布する周北極植物チョウノスケソウの遺伝的多様性」
- 12) 畑中佑紀、尾関雅章、平尾章、井鷲裕司：日本生態学会第58回大会(2011)
「AFLPとマイクロサテライト多型解析による絶滅危惧種タデスミレの残存個体群評価」
- 13) 楠目晴花、市野隆雄：日本生態学会第58回大会 (2011)
「生態的特徴と遺伝子解析からみたサラシナショウマ種内3型の分化」
- 14) 長野祐介、北沢知明、市野隆雄：日本生態学会第58回大会 (2011)
「標高傾度に沿ったヤマホタルブクロの花サイズ変異と遺伝子流動」
- 15) 徳田奈菜子、市野隆雄：日本生態学会第58回大会 (2011)
「ツリフネソウーキツリフネ間の繁殖干渉」
- 16) 阿部航大、市野隆雄：日本生態学会第58回大会 (2011)
「花サイズと送粉昆虫サイズのマッチングによる送受粉効率への影響 ～ホタルブクロを用いて～」
- 17) 楠目晴花、絹田将也、市野隆雄：日本昆虫学会第71回大会 (2011)
「サラシナショウマ種内3型間での送粉昆虫相の相違と遺伝的分化」
- 18) 栗谷さと子、市野隆雄：日本昆虫学会第71回大会 (2011)
「標高傾度に沿ったウツボグサの花形態および送粉マルハナバチ相の変化」
- 19) 栗谷さと子、市野隆雄：第43回種生物シンポジウム (2011)
「ウツボグサにおける花サイズの地理的モザイクと訪花マルハナバチ相の関係」
- 20) 栗谷さと子、市野隆雄：中部山岳地域環境変動研究機構2011年度年次研究報告会 (2011)
「山岳域におけるウツボグサの花サイズと訪花マルハナバチ相の場所間変異」
- 21) 長野祐介、市野隆雄：中部山岳地域環境変動研究機構2011年度年次研究報告会(2011)
「中部山岳域におけるヤマホタルブクロの標高間で見た花サイズ変異と遺伝子流動」
- 22) 楠目晴花、市野隆雄：中部山岳地域環境変動研究機構2011年度年次研究報告会 (2011)
「中部山岳域におけるサラシナショウマの3送粉型の遺伝的分化の検証」
- 23) 北沢知明、江川信、市野隆雄：中部山岳地域環境変動研究機構2011年度年次研究報告会(2011)
「上高地におけるマルハナバチ6種の花利用形態の変異と季節発消長」
- 24) 市野隆雄、平尾章：中部山岳地域環境変動研究機構2011年度年次研究報告会(2011)
「山岳植物の遺伝的多様性、および標高傾度に沿った分化」
- 25) 平尾章：中部山岳地域環境変動研究機構2011年度年次研究報告会(2011)
「中部山岳地域の高山植物相における分布型組成」
- 26) 平尾章、恩田義彦、清水（稲継）理恵、瀬々潤、清水健太郎、田中健太：中部山岳地域環境変動研究機構2011年度年次研究報告会(2011)
「ミヤマハタザオの環境適応を担う遺伝子のスクリーニング」
- 27) 田中健太、恩田義彦、平尾章、山田歩、永野惇、山口正樹、工藤洋、小林元：中部山岳地域環境変動研究機構2011年度年次研究報告会(2011)
「標高万能植物ミヤマハタザオの適応機構：生態・生理・遺伝子」
- 28) 平尾章、市野隆雄：日本生態学会第59回大会(2012)
「山岳植物の遺伝的多様性、および標高傾度に沿った分化」 企画集会「気候変動に対する高

山・亜高山生態系の応答の将来予測：遺伝子から景観レベルまで」

- 29) A.S. Hirao, Y. Onda, R. Shimizu-Inatsugi, J. Sese, K.K. Shimizu and T. Kenta: 59th Annual Meeting of Ecological Society of Japan, Otsu, Japan (2012)

“Screening for diversifying selection on six flowering and herbivory-defence genes among 19 natural populations of *Arabidopsis kamchatica*: from pooled-DNA analysis with parallel sequencing.”

- 30) 北沢知明、江川信、市野隆雄：日本生態学会第59回大会(2012)

「中部山岳亜高山帯におけるマルハナバチ類6種の形態変異と花利用様式」

- 31) 楠目晴花、絹田将也、市野隆雄：日本生態学会第59回大会(2012)

「サラシナショウマの3生態型間の遺伝的分化の検証－AFLP と核DNA 系統樹を用いて－」

- 32) Y. Nagano and T. Itino: 59th Annual Meeting of Ecological Society of Japan, Otsu, Japan (2012)

“Altitudinal variation in flower size and gene flow of *Campanula punctata*”

(3) 出願特許

特に記載すべき事項はない

(4) シンポジウム、セミナーの開催（主催のもの）

特に記載すべき事項はない

(5) マスコミ等への公表・報道等

特に記載すべき事項はない

(6) その他

特に記載すべき事項はない

8. 引用文献

- 1) H. Pauli, M. Gottfried, K. Reier, C. Klettner and G. Grabherr: *Global Change Biology*, 13, 147-156 (2007)

“Signals of range expansions and contractions of vascular plants in the high Alps: observations (1994--2004) at the GLORIA master site Schrankogel, Tyrol, Austria”

- 2) 清水建美: 保育社、東京(1982)

「原色新日本高山植物図鑑(2)」

- 3) P.B. Eidesen, I.G. Alsos, M. Popp, O. Stensrud, J. Suda and C. Brochmann: *Molecular Ecology* 16, 3902-3925 (2007)

“Nuclear vs. plastid data: complex Pleistocene history of a circumpolar key species”

- 4) U. Vik, M.H. Jorgensen, H. Kauserud, I. Nordal and A.K. Brysting: *American Journal of Botany*, 97, 1-10 (2010)

“Microsatellite markers show decreasing diversity but unchanged level of clonality in *Dryas octopetala* (Rosaceae) with increasing latitude”

- 5) O. Pellmyr: *Oecologia*, 68, 304-307 (1986)
"Three pollination morphs in *Cimicifuga simplex*: incipient speciation due to inferiority in competition"
- 6) H. Yamaji, I. Sakakibara, K. Kondo, M. Shiba, E. Miki, N. Inagaki, S. Terabayashi, S. Takeda and M. Aburada: *Journal of Japanese Botany*, 80, 109-120 (2005)
"Phytogeographic analyses of variation in *Cimicifuga simplex* (Ranunculaceae) based on Internal Transcribed Spacer (ITS) sequences of nuclear Ribosomal DNA"
- 7) E. Hultén: *Lehre H Cramer*, New York (1937)
"Outline of the history of arctic and boreal biota during the Quaternary period: their evolution during and after the glacial period as indicated by the equiformal progressive areas of present plant species"
- 8) R.J. Abbott and C. Brochmann: *Molecular Ecology* 12, 299-313 (2003)
"History and evolution of the arctic flora: in the footsteps of Eric Hulten"

Current Situation of Biodiversity Crisis in the Forest-Alpine Ecotone and its Mechanism under Global Change

Principal Investigator: Gaku KUDO

Institution: Faculty of Environmental Earth Science, Hokkaido University
N10, W5 Kita-ku, Sapporo, Hokkaido 060-0810, JAPAN
Tel: +81-11-706-2269 / Fax: +81-11-706-4954
E-mail: gaku@ees.hokudai.ac.jp

Cooperated by: Rakuno Gakuen University, Tohoku University, Shinshu University

[Abstract]

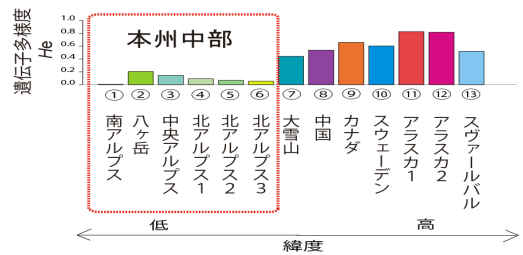
Key Words: Mountain ecosystem, Global warming, Vegetation change, Species diversity, Population dynamics

High-mountain ecosystem is a hotspot of biodiversity because of the existence of many endemic species and vulnerability against climate change. We aimed to quantify recent vegetation change, clarify its mechanism, and construct a research protocol for the assessment of global-change impacts on mountain ecosystem. Sub-group 1 developed the methods of quantification of vegetation change and soil-water situation at landscape level using aerial photos and satellite images. In the Taisetsu Mountains, dwarf bamboo is expanding the distribution area toward alpine meadow vegetation during last 30 years. Dwarf bamboo prefers to grow on east-facing slopes with higher radiation. Soil moisture was commonly lower in the bamboo clumps and around expanding area in comparison with alpine vegetation without bamboo invasion, indicating that soil aridification may cause the rapid vegetation change in alpine meadow. Sub-group 2 surveyed the altitudinal changes in plant communities and mechanisms of vegetation changes in mountain ecosystem. Species richness tended to decrease with elevation, and species composition in alpine communities was very different from the timberline communities, indicating scarcity and fragility of alpine communities. Ecological impacts of the dynamics of dwarf bamboo on biodiversity were serious, but a removal of bamboo culms accelerated the recovery of alpine vegetation during 3 years. Apart from the bamboo impacts, the declination of alpine meadow was caused by the limitation of reproductive activity due to drought stress. Correlation analyses between annual-ring growth and water stress of *Picea glehnii* revealed that drought stress negatively influenced the growth of trees in higher altitudes. This indicates that upward moving of tree-line is not always true under global warming. Sub-group 3 assessed forest dynamics and ecological functioning of high-moor

in the Hakkoda Mountains. *Abies mariesii* tended to increase the population around upper limit and decrease in lower limit, indicating upward moving of subalpine forests in this area. Spatial structure analyses of species diversity indicated that β -diversity among high-moors is an important component of biodiversity. Long-term monitoring of altitudinal changes in leaf traits, species diversity, productivity, and nutrient dynamics have been started in this area. Sub-group 4 studied genetic diversity of alpine and montane plants. Phylogenetic analyses of alpine plants revealed that genetic diversity was lower and highly localized in central Japan, suggesting genetic vulnerability to climate change. Some montane plants having wide altitudinal distribution indicated genetic, morphological and physiological differentiations between elevations. These results indicate that 'ecotype' should be an important unit of conservation.

山岳生態系の地域特性

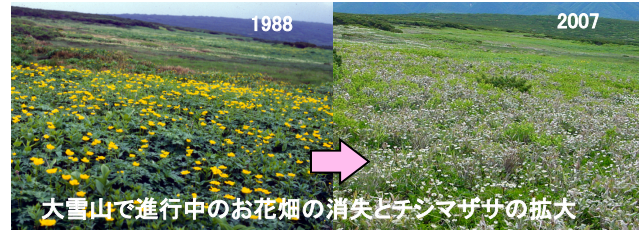
- ・景観構造を反映した植生のモザイク構造
- ・植物相の固有性(ホットスポット)
- ・隔離集団の遺伝的脆弱性



本州中部における遺伝的多様性の顕著な喪失

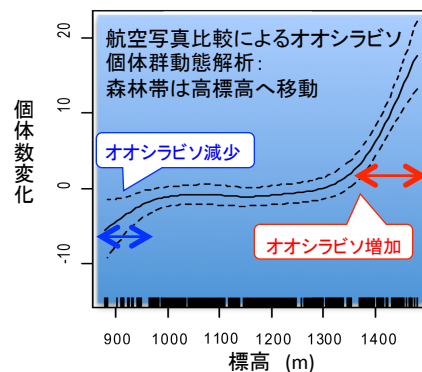
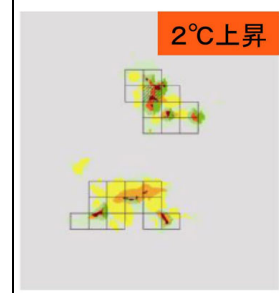
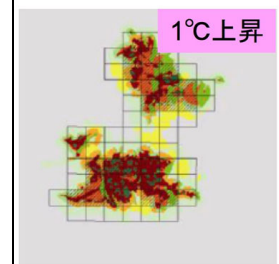
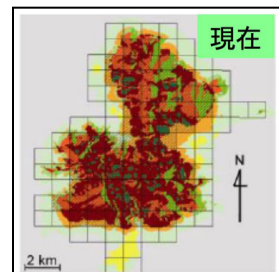
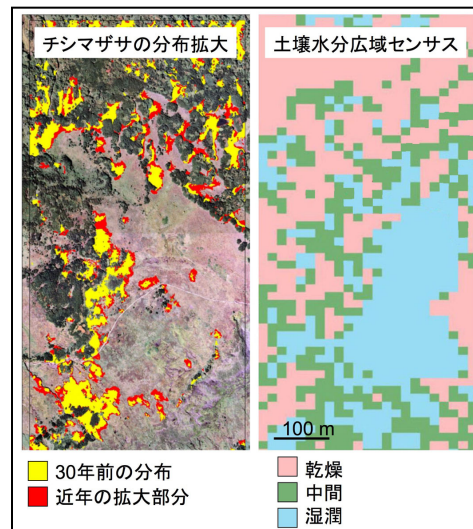
変化の検出・定量化

- ・雪解けの早期化と土壤乾燥化
- ・ササの拡大とお花畑消失
- ・森林帯の地域特有の変動
- ・広域センサス手法の開発

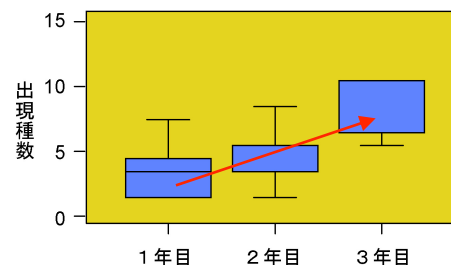


変化メカニズムの解明

- ・個体群センサスによる動態解析
- ・年輪・同位体解析による森林動態
- ・環境操作実験による生物の応答
- ・長期モニタリングシステムの構築



温暖化に伴うオオシラビン
分布域の変化予測



ササ刈取り後の高山植物出現種数の変化

ササの刈取り実験



生態系への影響予測

- ・予測モデルとシミュレーション
- ・多様性消失の予測シナリオ
- ・生物間相互作用の改変
- ・脆弱性・絶滅リスクマップの作成

順応的保全管理計画策定

- ・地域レベルの植生データベース構築
- ・空間構造を考慮した保全スケール策定
- ・遺伝的多様性を維持できる管理計画
- ・脆弱地域の重点的な監視対策
- ・気候変動の影響を軽減できる管理手法

気候変動に対する山岳生態系影響
評価手法のマニュアル化を検討中