

研究種目：基盤研究（C）

研究期間：2006～2008

課題番号：18570013

研究課題名（和文） 気候変動とハイマツの年枝伸長量との関係

研究課題名（英文） Relationships between climate change and shoot elongation of alpine dwarf pine (*Pinus pumila*)

研究代表者

和田 直也（WADA NAOYA）

富山大学・極東地域研究センター・准教授

研究者番号：40272893

研究成果の概要：ハイマツの伸長成長量は異なる山岳間においても同調して変動しており、経年的に増加傾向にあり、その要因の一つとして前年の夏の気温の変動が関係していること等が分かった。当年枝の伸長様式はロジスティック曲線で近似でき、前年の冬芽サイズに依存し、有効積算温度 200℃・日までに約8割程度の伸長を示すことが明らかとなった。さらに、年枝伸長量と肥大成長量との関係は個体により様々であるが長期的な変動は類似していること、ハイマツ群落のリターフォール量も有効積算温度と正の相関関係にあること等が分かり、山岳上部に生育するハイマツの成長量から気候変動の影響を有効に検出・評価できることが分かった。

交付額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2006年度	3,200,000	0	3,200,000
2007年度	300,000	90,000	390,000
2008年度	300,000	90,000	390,000
年度			
年度			
総計	3,800,000	180,000	3,980,000

研究分野：植物生態学・環境科学

科研費の分科・細目：基礎生物学・生態・環境

キーワード：気候変動・地球温暖化・高山生態系・ハイマツ・モニタリング

1. 研究開始当初の背景

(1) 北極や高山などの寒冷地生態系は、地球規模の気候変動・地球温暖化の影響を強く受けやすいと同時にそれらの影響を検知しやすい自然環境である。特に山岳最上部に位置している高山帯は、人間活動の直接的な影響が少ないため、都市化の影響を無視することができ、地球温暖化等の広域的な気候変化の影響を検出し評価する場所として適している。しかしながら、日本の高山域において気候変動の影響を評価しようと試みた研

究は少ない。ハイマツは、日本の中部地方を世界的分布の南限とし、それ以北の高山帯や極東ロシアの亜寒帯にかけて分布している常緑性矮性低木である。ハイマツの伸長成長量は夏の気温との相関が高く、冬季は伸長が停止して節ができるため、その節間長（年枝）を測定することで夏季の成長量とその経年変化が容易に評価できる。この性質を利用すれば、夏季の気候変動が植物の成長に及ぼしている影響を過去約30年の間まで評価できる。本研究は、ハイマツの伸長成長様式と気

象条件との関係に着目し、この関係の地理的な変異を詳しく調べることで、ハイマツを指標とした地球温暖化の影響を高山帯の山頂部から検出することにある。

(2) 日本の高山帯には、東アジア要素や周北極要素の高山植物など、種の起源・歴史的背景の異なる植物群が同所的に分布しており、局所的生物多様性の高い植物群落は成立している。その一方で、一次生産力から見れば森林帯の植物に該当するハイマツが稜線部を中心に広く分布しており、このハイマツの成長変化や分布の拡大は高山生態系を質的にも機能的にも大きく変え得る影響力を持っている。ハイマツの被覆度の増大如何によっては、高山環境に適応した他の植物種群や地域個体群が排除されてしまう可能性が高い。従って、今後深刻化する温暖化と高山生態系の生物多様性保全を考える上で、日本の高山帯の優占種であるハイマツを対象に、その成長・動態と気候変動との関係を明らかにすることは急務であり必要不可欠である。

2. 研究の目的

(1) 本研究の目的は、日本の広義の高山帯における優占種であるハイマツを材料に、①中部山岳地域の日本海側に位置している飛騨山脈から太平洋側に位置している赤石山脈にわたる地理スケール、②一山岳内(立山)における分布下限から上限にかけての標高スケール、以上の異なる空間スケールと気候レジームにおいて、その成長量の時空間変動を明らかにすることにある。

(2) 非破壊的に計測可能な年枝伸長量と①物質生産量の指標の一つとしてリターフォール量との関係、あるいは②肥大成長との関係を明らかにする。

3. 研究の方法

(1) ①飛騨山脈から赤石山脈にかけて、ハイマツ個体群の最上部、すなわち山頂周辺に成立していたハイマツ群落を対象に、7つの山岳(白馬岳・立山(別山)・西穂高岳・乗鞍岳・仙丈ヶ岳・塩見岳・光岳)において、過去30年間にわたる年枝伸長成長量を調査した。調査は、2007年と2008年の8月～10月に実施した。それぞれの調査地において、20本の主幹を任意に選定した。選定にあたっては、同一のパッチから複数の主幹を抽出しないように注意し、主幹の標本はそれぞれが別個体の標本になるように努めた。得られた伸長量データは、調査地に近い気象庁の地方気象観測所の気温データ等を用いて相関解析を実施し、年枝伸長成長の年々変動に影響を及ぼす気温等の効果について考察を行った。

②富山県立山山地の高山帯において、標高が異なるハイマツ群落の調査地を4つ(天狗

平・室堂平・ミクリガ池・室堂山・浄土山)を設定し、気象観測を実施するとともに、ハイマツの当年枝の伸長様式について、雪融け直後から成長停止期まで調査した。本調査は、2007年と2008年の5月～10月にかけて実施した。この観測結果を基に、Lu et al. (2003)を参考にして、以下に示すロジスティック式により回帰分析を行った。

$$Y = a(1 + be^{-cX})^{-1}$$

ただし、Yは当年枝の長さ、Xは時間、a、b、cはパラメータ、eは自然対数の底である。得られた回帰曲線より、伸長成長量に影響を及ぼす諸要因(例えば、雪融け後の成長開始時期と当年枝伸長成長量との関係など)を検討した。また、前年度の冬芽サイズと当年枝伸長量との関係についても検討した。

(2) ①立山の標高の異なる2つのハイマツ個体群(浄土山・ミクリガ池)において、リタートラップ(口径20cm、高さ22cm)をそれぞれ10個設置した。調査期間である夏季に回収したリターは、葉、鱗片葉、枝、樹皮、雄花、球果、昆虫類、昆虫類の糞、ハイマツ以外の植物器官に分類し、80°Cで72時間乾燥後、重量を測定した。本調査は、2008年7月中旬～10月中旬に実施した。

②立山における5つのハイマツ個体群(別山・浄土山・室堂山・ミクリガ池・天狗平)について、それぞれ約10本の主幹を選定し、年枝伸長量を測定した。同時に成長錐を用いて地際近くからコアサンプルを採取し、年ごとの肥大成長との関連性について検討した。年輪幅の測定は、十分に研磨された試料の木口面画像(2400～4800 dpi)を樹木年輪解析用ソフト WinDENDRO 2002 に取り込むことによって行った。年輪幅のデータは年輪年代決定支援ソフト(COFECHA)を用いて検証し(Holmes, 1986)、加齢にともなう年輪幅の減衰傾向を補正するために、Fritts (1976)の方法に従って年輪幅の推移を指数曲線で近似し、期待値に対する実測値の比として各年の年輪指数を計算した。月平均気温と年輪指数の関係を明らかにするため Fritts (1976)の方法に従って、富山地方気象台の前年5月～当年8月の平均気温(16変数)について主成分分析を行ない、16の独立した主成分に変換した。16の主成分のうち、寄与率の小さい主成分を除いた後に、主成分得点を独立変数として重回帰分析を実施して応答関数を求めた。

4. 研究成果

(1) 日本アルプスにおけるハイマツの年枝伸長量の経年変動について

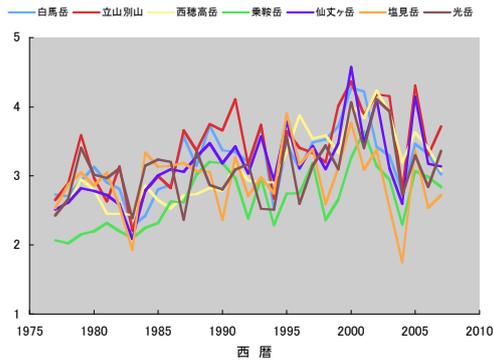


図1. 日本アルプスにおけるハイマツの年枝伸長量の経年変動 (1977年から2007年までの31年間). 各調査個体群において、主幹20本の平均値を示している。

7つの山頂におけるハイマツの年枝伸長量の経年変化を図1に示した。伸長成長が集団間で概ね同調して変動していることが分かった。各集団間について相関係数を求めたところ、21通りのすべての組み合わせにおいて有意な正の相関関係が認められた (相関係数 $r = 0.343 \sim 0.833$, $P < 0.05$)。各集団 (山岳) 間の水平距離を求め、年枝伸長量の同調性との関係を、相関係数を用いて解析したところ、有意な関係は得られなかった ($r = -0.317$, $P > 0.05$, $n = 21$)。このことは、山岳間の水平距離に非依存的に、ハイマツの年枝伸長成長が広域的に同調していることを示唆している。また、調査対象とした31年間においては、塩見岳 ($r = 0.053$, $P > 0.05$, $n = 31$) を除くすべての集団において、年枝伸長成長量は有意な増加傾向を示した ($r = 0.405 \sim 0.783$, $P < 0.05$, $n = 31$)。

調査したハイマツ集団について、最寄りの気象庁地方気象台における気温データを用い、気温と年枝伸長量との関係を解析したところ、いずれの集団においても前年の夏の気温 (6月～9月のいずれかの月平均気温) との間に関連が認められた。また、解析に用いた期間において、夏の気温も有意に上昇している傾向が見られたことから、気温の上昇が年枝伸長成長の経年増加をもたらしている可能性が高いものと考えられた。

さらに、各集団内における主幹間の伸長成長の同調性についても相関係数を用いて解析したところ、集団内の同調性が高い個体群ほど、前年の気温との間に相関を示す主幹の占める割合が高く、その結果として集団平均の年枝伸長量と前年の気温との相関関係が強くなることが分かった。

立山においては、標高の異なる3つの集団にて、年枝伸長量を比較した (図2)。3つの集団間で同調性が見られ、相関係数 (r) は0.544 (ミクリガ池-浄土山)、0.620 (ミクリガ池-室堂山)、及び0.696 (室堂山-浄土山)

であった。さらに、いずれの集団においても、年枝伸長量が経年的に増加する傾向が確認された (ミクリガ池, $r = 0.589$, $P < 0.001$; 室堂山, $r = 0.515$, $P < 0.01$; 浄土山, $r = 0.404$, $P < 0.05$)。さらに、年枝伸長量は前年の夏の気温 (7月～9月のいずれかの月平均気温) との間に関連を示した。

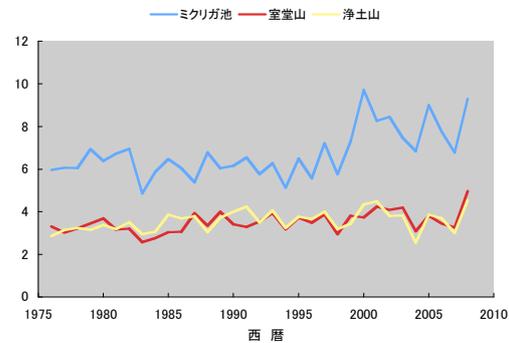


図2. 立山におけるハイマツの年枝伸長量の経年変動 (1976年から2008年までの33年間). 各調査個体群において、主幹20本の平均値を示している。

以上の結果から、同一山岳内や異なる山岳間において、ハイマツの年枝伸長成長は同調して変動していること、経年的に増加傾向にあること、その要因の一つとして前年の夏の気温の変動が関係していること等が分かった。

(2) 立山におけるハイマツの当年枝伸長様式について

① 生育環境と年枝伸長量

2008年6月上旬から10月上旬までの間、天狗平 (標高2,300m)、ミクリガ池 (2,420m)、室堂山 (2,660m)、浄土山 (2,830m) における気温の日平均値は、それぞれ10.5°C、10.1°C、8.5°C、8.1°Cであった (通減率0.49°C/100m)。また、各調査地における土壌水分 (%体積) は、それぞれ77.2%、35.8%、73.4%、62.5%であった。

表1. ハイマツの冬芽長 (mm: 平均値±標準偏差, $n = 20$).

	天狗平	ミクリガ池	室堂山	浄土山
2006	12.9 ± 1.5*	12.8 ± 1.3	10.9 ± 1.8	8.8 ± 1.2
2007	12.8 ± 2.1	16.4 ± 2.2	11.1 ± 2.1	10.2 ± 1.3
2008	12.5 ± 2.9	16.0 ± 2.3	9.0 ± 2.0	9.5 ± 1.9

ただし、*のみ $n = 10$ 。

表2. ハイマツの当年枝長 (cm: 平均値±標準偏差, $n = 20$). ただし、*のみ $n = 10$ 。

	天狗平	ミクリガ池	室堂山	浄土山
2006	3.7 ± 0.7*	7.7 ± 2.0	3.2 ± 1.2	3.5 ± 1.0
2007	6.3 ± 1.5	9.1 ± 2.0	4.4 ± 0.9	4.4 ± 1.2
2008	5.7 ± 0.9	10.1 ± 3.4	5.0 ± 1.5	5.0 ± 1.6

生育終了期である10月における冬芽長とシュート長を表1と表2にそれぞれ示した。冬芽長とシュート長は、年によって異なるものの、必ずしも標高傾度と対応していない。土壌水分量の高い天狗平と室堂山の個体群においては、それぞれの生育温度環境から予想されるサイズよりも小さな値を示している。

②冬芽サイズと年枝伸長量

前年の冬芽のサイズは、当年のシュート伸長量（長枝長）に影響を及ぼすことが分かった。図3には、冬芽長と次年度の長枝長との関係を示した。2006年-2007年の関係 ($r^2 = 0.531$, $n = 69$, $P < 0.001$)、2007年-2008年の関係 ($r^2 = 0.564$, $n = 78$, $P < 0.001$)、いずれも有意な正の相関関係が認められた。前述の(1)では、年枝伸長量は前年の夏の気温と正の相関を示すことを述べたが、図3の結果は、このことをさらに支持するものである。冬芽の中には、次年度に伸長する枝条原基や葉原基（短枝）がすでに用意されており（酒井, 1995）、このことにより次年度に伸長できる長さが冬芽の段階である程度決まってしまうことを示唆している。

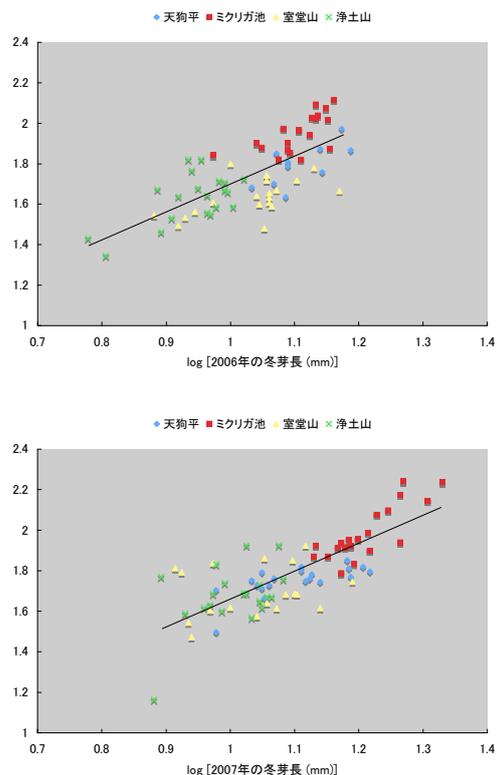


図3. 冬芽長と次年度のシュート長（長枝長）との関係。上図は2006年の冬芽と2007年の長枝長との関係、下図は2007年の冬芽と2008年の長枝長との関係を示す。

③当年枝伸長様式とロジスティック曲線

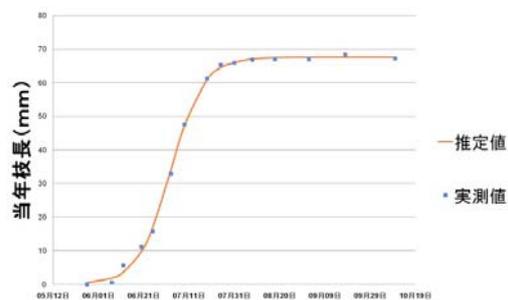


図4. ロジスティック曲線で回帰した当年枝の伸長推定値（赤線）と実測値（青点）との関係を示す一例。

当年枝の伸長様式は、ロジスティック曲線を用いて表現できることが確認できた（図4）。各調査地におけるロジスティック曲線のパラメータを表3に示した。なお、本解析においては、シュート長の初期値を0としている。

表3. ロジスティック曲線のパラメータ（平均値±標準偏差）。

パラメータ	天狗平	ミクリガ池	室堂山	浄土山
a	39.5 ± 7.1	82.9 ± 33.3	35.6 ± 15.9	38.0 ± 15.3
b	2.81E+08 ± 2.91E+08	6.92E+03 ± 5.96E+03	2.2E+08 ± 5.38E+08	3.33E+05 ± 1.44E+06
c	0.202 ± 0.045	0.132 ± 0.011	0.192 ± 0.053	0.116 ± 0.025

パラメータ a は最終的なシュート長を示している。パラメータ b 及び c は、曲線の傾き（変化率）を決定するものである。この式を用いて、各調査地の各主幹について、伸長開始日（その年の最終的な伸長量のうち2.5%に達した日）と伸長終了日（その年の最終的な伸長量のうち97.5%に達した日）、伸長終了日から開始日を差し引いた伸長期間を推定した（表4）。なお、ここでは5月1日を1とした日数を用いている。

表4. ロジスティック曲線により推定したハイマツの伸長様式（平均値±標準偏差）。

推定日	天狗平	ミクリガ池	室堂山	浄土山
伸長開始日	56.9 ± 6.6	37.1 ± 3.1	56.2 ± 10.7	41.4 ± 9.5
伸長終了日	101.8 ± 7.9	92.6 ± 4.5	98.0 ± 14.5	106.7 ± 6.4
伸長期間	44.9 ± 12.7	55.5 ± 4.7	43.3 ± 15.5	65.3 ± 11.8

パラメータ a は、伸長開始日や伸長終了日と弱い負の相関関係があった（伸長開始日： $r = -0.286$, $n = 80$, $P < 0.01$ ；伸長終了日： $r = -0.308$, $n = 80$, $P < 0.01$ ）。パラメータ c は、伸長開始日とは正の、伸長期間との強い相関関係が認められた（伸長開始日： $r = 0.713$, $n = 80$, $P < 0.001$ ；伸長終了日： $r = -0.945$, $n = 80$, $P < 0.001$ ）。これらの結果は、雪融け時期に左右される伸長開始日が当年枝伸長量に影響を及ぼしていること、伸長

開始日の遅れた個体（主幹）は急激な伸長成長率を示すこと等を示唆している。以上のように、ロジスティック曲線を用いることにより、ハイマツの年枝伸長様式に及ぼす時間的な効果を検出することが可能であることが明らかとなった。

次に、推定した伸長開始日からの有効積算温度を各主幹について求め、当年枝伸長量と温度との関係を解析した（図5）。当年枝は、有効積算温度が約200℃・日までに約8割以上の伸長を示すことが分かった。

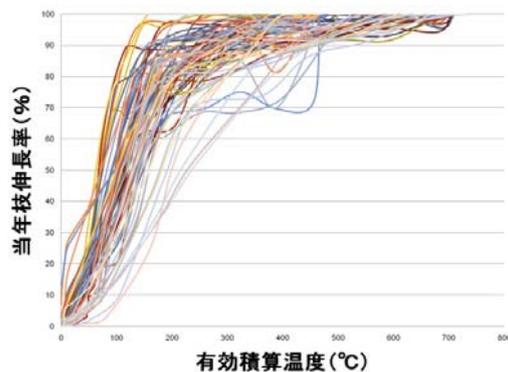


図5. 有効積算温度とハイマツの当年枝伸長率との関係。

(3) 立山のハイマツ群落におけるリターフォール量

ミクリガ池と浄土山におけるハイマツ群落の総リターフォール量は、それぞれ1.55 (t/ha) と0.96 (t/ha) であり、そのうち落葉量はそれぞれ1.35 (t/ha) と0.75 (t/ha) であった。Kajimoto (1989, 1994) による木曾駒ヶ岳におけるデータを含めて解析したところ、リターフォール量は四年前の夏季における有効積算温度と最も高い正の相関関係を示した（総リターフォール量： $r = 0.890$, $n = 8$, $P < 0.01$ ；針葉落葉量： $r = 0.928$, $n = 8$, $P < 0.01$ （図6））。

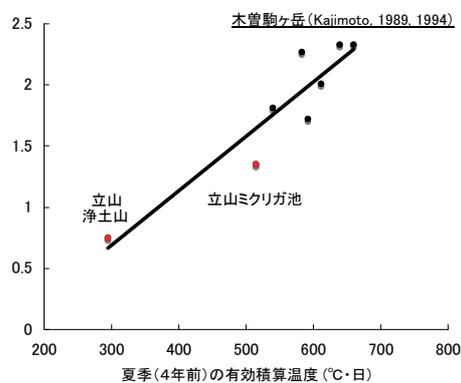


図6. 針葉リターフォール量と4年前の夏季における有効積算温度との関係。

これらの結果は、リターフォール量のうち特に針葉落葉量が、冬芽形成期における短枝（針葉）数の決定と針葉の寿命（3～4年）の影響を強く受けていることを示唆するものである。

さらに、リターフォールの中にはハバチ等の葉食性昆虫の糞も多数見られ、ミクリガ池と浄土山においては総リターフォール量のそれぞれ0.3%と6.7%を占めていた。このような葉食者による影響を考慮すると、実際の針葉生産量は落葉量よりも大きいことが考えられる。しかしながら、図6のような関係が得られたことから、葉食者による影響も考慮しつつ、リターフォール量の長期モニタリングを実施することで群落レベルでの生産力の変動を評価することがある程度可能であると考えられた。

(4) 肥大成長量と年枝伸長量の比較

① 長期的な変動傾向

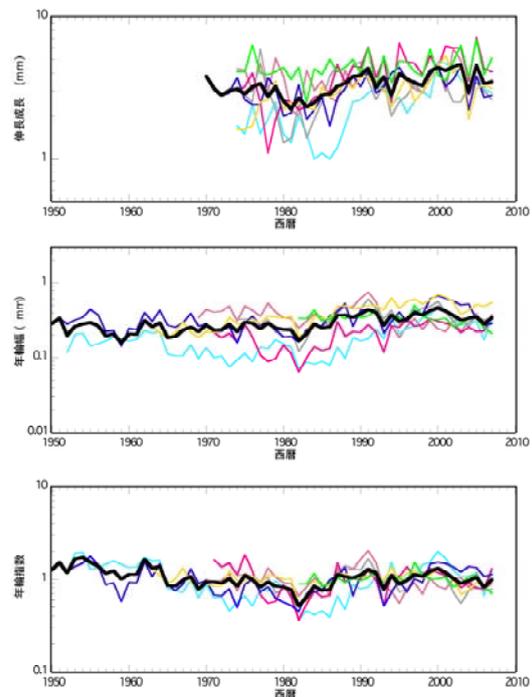


図7. 立山別山におけるハイマツの年枝伸長量（上図）、年輪幅（中図）、および年輪指数（下図）の経年変動。太い実線は平均値を示す（ $n = 7$ ）。

図7には立山別山のハイマツについて年枝伸長量、年輪幅、年輪指数の経年変動を示した。年輪幅（中図）は概ね0.1～0.5mmの範囲内に入っている。7個体の年輪幅の平均値（黒い太線）は1950～1980年については0.2～0.3mm程度であったが、1980年代に増大しており、1990年頃より約0.3～0.4mmの年輪幅となっている。1970年以降については図7上図の年枝伸長量と同様の長期的な変動を示した。

②短期的な変動傾向および両者の相関

表5には立山別山のハイマツの年枝伸長量および年輪幅・年輪指数が個体間で同調して変動した特徴的な年について増減の傾向をまとめた。年度ごとに見ると、基本的には位相が逆転しており、年枝伸長量の大きな年には年輪幅が狭く、年枝伸長量の小さな年には年輪幅が広い。例外的に同一方向の変化が見られたのは1991年と2006年のみである。

先に述べたように、長期的には同様の変動を示す一方で、位相が基本的に逆転していることを反映してか、両者の間の相関は複雑である。1974~2006年の33年間のデータが得られた6個体については、年枝伸長量と年輪指数の間に強い相関 ($r=0.77$, $p<0.001$ や $r=0.52$, $p<0.01$) を示すものから無相関のものまで多岐にわたった。

表5. 立山別山のハイマツの年枝伸長量と年輪幅及び年輪指数との関係。

	'81	'82	'91	'92	'93	'94	'95	'04	'05	'06
年枝伸長量	↓	↑↑	↑	↓↓	↑↑	↓↓	↑	↓↓	↑↑	↓
年輪幅・ 年輪指数	↑	↓↓	↑		↓↓	↑↑	↓			↓

③月平均気温と年輪指数の関連

前年5月~当年8月の平均気温と年輪指数の関連について重回帰分析で検討したところ、有意な係数は得られなかったが、前年5月が比較的大きな負の相関であり、当年8月の気温も負の寄与であった。一方、当年の3~5月および7月は正の寄与を示した。当年3~5月の気候が温暖な場合には、残雪期の降雪が少なく雪解けが早いので、結果的に肥大成長の促進に結びつくものと考えられる。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計 3 件)

① Shinohara, Y., Kumagai, T., Otsuki, K., Kume, A., and Wada, N. Impact of climate change on runoff from a mid-latitude mountainous catchment in central Japan. *Hydrological Processes*, Vol. 23, pp. 1418-1429, 2009, 査読有り.

② Cornelissen, J.H.C., van Bodegom, P.M., Aerts, R., 他 31 名 (Wada, N. は 28 番目). Global negative vegetation feedback to climate warming responses of leaf litter decomposition rates in cold biomes. *Ecology Letters*, Vol. 10, pp. 619-627, 2007, 査読有り.

③ Wada, N. Fine-scale species richness of alpine fellfield plant communities on a middle-latitude mountain of central Japan: Influences of alpine dwarf pine and substrate properties. *Far Eastern Studies*, Vol. 6, pp. 31-44, 2007, 査読有り.

[学会発表] (計 1 件)

① 和田直也. ニホンライチョウの個体数変動に影響を及ぼす気候要因と植物の生長量. 日本地球惑星科学連合 2009 年度大会, 2009 年 5 月 19 日, 幕張メッセ (千葉).

[図書] (計 2 件)

① 増沢武弘 (編), 和田直也・久米 篤 他 28 名 (分担執筆), 共立出版会, 高山植物学, 2009, 印刷中.

② 和田直也・今村弘子 (編著), 富山大学出版会, 自然と経済から見つめる北東アジアの環境, 2009, 311 頁.

[その他]

① 朝日新聞全国版 “フィールドノート: 南北アルプスに見る温暖化”, 2008 年 5 月 28 日 (夕刊)

② 毎日新聞北陸版 “立山の高山生態系 温暖化に対して脆弱”, 2008 年 4 月 13 日 (朝刊).

③ 読売新聞北陸版 “地球温暖化”, 2008 年 2 月 14 日 (朝刊).

④ 北日本新聞 “立山 雪融け年々早く”, 2007 年 11 月 20 日 (朝刊).

⑤ 北日本新聞 “人間社会への警告”, 2007 年 3 月 31 日 (朝刊).

⑥ 北日本新聞 “ハイマツ成長速まる”, 2007 年 3 月 11 日 (朝刊).

6. 研究組織

(1) 研究代表者

和田 直也 (Wada Naoya)

富山大学・極東地域研究センター・教授

研究者番号: 40272893

(2) 研究分担者

加藤 輝隆 (Kato Terutaka)

横浜薬科大学・薬学部・准教授

研究者番号: 80115062

久米 篤 (Kume Atsushi)

九州大学・大学院農学研究院・准教授

研究者番号: 20325492

(3) 連携研究者

なし

(4) 研究協力者 (富山大学理学部 4 年生)

2007 年: 込山雄一郎・松本和久

2008 年: 秋田香子・本多由絵・水落将人