

令和 5 年 6 月 26 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2020～2022

課題番号：20K06147

研究課題名(和文)高山植生の環境適応性と脆弱性評価に向けた樹木の光・水・窒素獲得と利用特性の解明

研究課題名(英文) Light, water, and nitrogen acquisition and utilization characteristics of trees for assessing environmental adaptability and vulnerability of alpine trees

研究代表者

鎌倉 真依 (Kamakura, Mai)

京都大学・農学研究科・教務補佐員

研究者番号：40523840

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,300,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では、高山環境に対する樹木の生理的適応を探るため、北アルプス乗鞍岳の高木限界(標高2,500 m)に生育する、落葉広葉樹2種(*Sorbus matsumurana*、*Betula ermanii*)および常緑針葉樹2種(*Abies mariesii*、*Pinus pumila*)の光合成および水利用特性について解析した。各樹種の成長期における個葉ガス交換速度および葉と土壌の水ポテンシャルの日変化、Pressure-Volume曲線に基づく葉の水分特性、樹木全体の水利用特性をモニターした。研究対象の4樹種は、高標高環境に適応するために、葉と個体全体の両レベルで種特異的な生理学的特性を示した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

東アジアでは、気候変動が森林生態系に長期的に深刻な影響を及ぼすと予測されており、将来的には植生分布が高緯度・高地へと移動し、年平均気温の上昇に伴って種の構成が変化する。従って、生物多様性の分布に関する理解を深め、環境ストレス要因に対する高山生態系の脆弱性を評価するためには、高山植物の生理生態学的特性の知見の蓄積が不可欠である。本研究では、日本の高木限界において共存する4樹種が、生息環境に適応して必要な資源(光、水、栄養分など)をどのように獲得し、利用しているのかを明らかにし、高山生態系に優占する樹種の分布や成長パターンについて新たな知見を提供した。

研究成果の概要(英文)：We analyzed photosynthetic and water use characteristics of two deciduous broad-leaved (*Sorbus matsumurana* and *Betula ermanii*) and two evergreen coniferous (*Abies mariesii* and *Pinus pumila*) tree species on the treeline (the line connecting the highest patches of forest composed of trees at least three meters high) of Mt. Norikura, central Japan, to explore the physiological adaptations of trees to alpine environments. We monitored diurnal changes in leaf gas exchange rates and leaf and soil water potentials in each tree species during the growing season, as well as bulk leaf water relations based on pressure-volume curves and whole-tree hydraulic structures. The four species under study relied on different physiological characteristics at both leaf and plant levels for adaptation to their natural habitat.

研究分野：植物生理生態学

キーワード：高木限界 標高傾度 資源獲得・利用 生理生態 環境脆弱性

様式 C-19、F-19-1、Z-19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

近年、地球温暖化が植生の分布に与える影響が懸念されている。年平均気温が上昇すると日本全土の植生分布が高緯度方向あるいは高標高方向に移動し、種構成も変化することが報告されている (Omasa et al. 1996, Climate Change and Plants in East Asia)。しかし、植物種によって温度や降水量に対する応答性は異なり、一律には評価できない。世界各地の温暖化の野外操作実験結果に関してメタ解析を行った論文では、温度上昇に対する生態系の応答には、時間的・空間的異質性が生じることが報告されている (Arft et al. 1999, Ecol. Monogr.)。従って、各植生帯に優占する植物種の環境応答性を把握し、その生理メカニズムを組み込んだ気候変動シナリオを用いて将来予測を行う必要性が生じている。

山岳・高山植生は、寒冷な気候と平地からの隔離により特有の生物種が分布しており、特に環境変動による生物多様性の脆弱化が指摘されている生態系である。しかし、これらの植生の光・水・窒素などの資源利用効率や種間相互作用など、生物多様性を維持する生態系過程はほとんど明らかになっていない。また、近年の地球温暖化が山岳・高山植生に与える影響を考える際には、温度上昇そのものの直接的影響に加え、他の植生の変化や積雪・土壤凍結量の減少による生育期間の変化などが間接的に与える影響も考慮する必要がある。高木限界、森林限界といった分布境界に生育している樹木は、低温・強風・積雪・乾燥など生理的に厳しい環境に適応しており、温暖化初期の小さな変化にも敏感に応答すると予測される。そのため、低温や冬季の積雪・土壤凍結といった厳しいストレスに晒されている高標高に生育する樹木が、標高傾度に沿ってどのように光・水・窒素といった資源を獲得して生育環境に適応しているのか、またこれらの資源獲得および利用特性が、樹種の分布や生長をどのように制限しているのかを明らかにする必要があると着想した。

2. 研究の目的

本研究の目的は、標高 1,600~2,650 m の高標高に生育する樹種を対象とし、標高傾度に沿った樹木の光・水・窒素の獲得と利用特性を明らかにすることにより、厳しい環境ストレスに対する樹木の適応性と脆弱性を評価することである。そのために、以下の研究を行う。

課題 1. 高木限界における落葉広葉樹と常緑針葉樹の共存機構の解明

課題 2. 標高傾度に沿った樹木の環境適応性と脆弱性評価

3. 研究の方法

本研究の調査地は、長野県の北アルプスに位置する乗鞍岳 (標高 3,026 m) の標高 1,600、2,000、2,300、2,500 (高木限界) 地点とした。各標高で優占する落葉広葉樹 (ナナカマド < 分布域: 1,600-2,500 m >、ダケカンバ < 1,600-2,500 m >) と常緑針葉樹 (オオシラビソ < 1,900-2,500 m >、ハイマツ < 2,500-2,800 m >) の計 4 樹種を測定対象とした。

高木限界では、落葉広葉樹 (ナナカマド、ダケカンバ) と常緑針葉樹 (オオシラビソ、ハイマツ) がもっとも高標高で共存している。この共存機構を、光・水・窒素の獲得および利用特性から明らかにするために、各樹種 3 個体を選定し、雪解け期 (6 月) から落葉期 (10 月) までの各季節に、葉、幹、土壌および個体全体に関して、以下の観測を行った。すなわち、各樹種の個葉ガス交換速度および葉と土壌の水ポテンシャルの日変化、Pressure-Volume ($P-V$) 曲線に基づく葉の水分特性、Soil-Plant-Atmosphere-Continuum (SPAC) に基づく土壌-葉間の水ポテンシャル勾配、通水コンダクタンスおよび蒸散速度の関係である。また、標高 1,600~2,500 m にかけて、ダケカンバとオオシラビソの $P-V$ 曲線に基づく葉の水分特性の標高間比較も併せて行った。

長野県の中央アルプスに位置する将棊頭山 (標高 2,730 m) では、標高 2,650m のハイマツ帯において、ハイマツの当年葉の光合成特性に関する測定を行った。このハイマツ帯では、2018 年から渦相関法による正味 $CO_2 \cdot H_2O$ 交換量の連続観測が行われている。これまでにフラックスデータの解析から、飽差が高くなると群落コンダクタンスが低くなっていること、また気温が 10 以上になると最大カルボキシル化速度が飽和することなどが明らかになっている。

4. 研究成果

北アルプス・乗鞍岳の標高 2,500 m に優占する 4 樹種 (ナナカマド、ダケカンバ、オオシラビソ、ハイマツ) において、2018 年から 2020 年の雪解け期 (6 月) から落葉期 (10 月) までの間に、葉の水分特性およびガス交換特性の比較を行った。葉の水分特性に関して、萎れ点の水ポテンシャル (Ψ_{wilting}) は ナナカマドでもっとも低く、次いで ハイマツ、オオシラビソ、ダケカンバが続いたが、萎れ点の相対含水率 (RWC_{wilting}) はハイマツが他の種に比べて有意に低かった。同時に、細胞の浸透圧調節を示す飽水時の浸透ポテンシャル (Ψ_{sat}) はナナカマドでもっとも低く、次いで オオシラビソ、ダケカンバおよびハイマツとなった。対照的に、細胞壁の弾性率 (ϵ) は逆の順序を示した。次に、葉の蒸散面積に対する最大飽水量 (S_{leaf}) はオオシラビソでもっとも高く、次いで ハイマツ、ダケカンバ、ナナカマドとなった。最後に、 C_{leaf} (葉面積あたりの水ポテンシャルの変化ごとに放出される水の量で、 S_{leaf} と ϵ の積で表される) はハイマツ

でもっとも高く、次に オオシラビソ、ダケカンバおよび ナナカマドが続いた。

次に、日中の葉のガス交換速度と葉の水ポテンシャル (Ψ_{leaf}) の測定を行った。最大光合成速度 (A_{max}) および最大気孔コンダクタンス (g_{smax}) の値は、ダケカンバでもっとも高かった。対照的に、蒸散速度に対する光合成速度の比で表される水利用効率 (WUE) は、他の種に比べて オオシラビソで有意に高く、ダケカンバで低かった。落葉広葉樹間では、ナナカマドがダケカンバよりも有意に高い水利用効率を示し、常緑針葉樹間では、オオシラビソがハイマツよりも高い水利用効率を示した。

また、日中の葉のガス交換速度、葉の水ポテンシャル (Ψ_{leaf}) および土壌の水ポテンシャル (Ψ_{soil}) のデータを用いて、各樹種の SPAC 基づく土壌-葉間の水ポテンシャル勾配 (Ψ)、通水コンダクタンス (K) および蒸散速度 (E) の関係を調べた。ナナカマドでは、土壌-葉間の水ポテンシャル勾配 (Ψ) が日中に顕著な変動を示したが、通水コンダクタンス (K) は他の種の対応する値と比較して比較的低いままであった。対照的に、ダケカンバでは、土壌-葉間の水ポテンシャル勾配 (Ψ) の日内変動は小さかったが、通水コンダクタンス (K) は大きく変動し、したがって高い蒸散速度 (E) の維持に寄与した。一方、オオシラビソとハイマツでは、土壌-葉間の水ポテンシャル勾配 (Ψ) と通水コンダクタンス (K) の日内変動は変化しなかった。ハイマツでは、オオシラビソよりも高い土壌-葉間の水ポテンシャル勾配 (Ψ) で蒸散速度 (E) が増加したが、特徴的な傾向は見られなかった。

以上の結果から、各樹種は特徴的な葉の水分特性およびガス交換特性を持ち、高標高環境に適応していた。低木の落葉広葉樹のナナカマドは、水分損失を抑えながら短い生育期間に獲得した光合成産物を浸透圧調節に関わる代謝反応に投資し、水利用効率を高めていたと考えられる。対照的に、高木の落葉広葉樹のダケカンバは、より高い通水コンダクタンスと水分消費を併いながら、より高い光合成速度を示した。これは、ダケカンバがこの生息地で高木として存在できるかを説明していると考えられるが、生育期間の短縮と低温との関係により、この種は高木限界 (標高 2,500 m) を超える標高では生育できないと予想される。高木の常緑針葉樹のオオシラビソは、水分損失を抑えながら、葉の多肉性と成長に適した水分貯蔵能力を示した。対照的に、矮性の常緑針葉樹種のハイマツは、より高い葉の貯水性と低い細胞壁の弾性率で水分の損失を補い、それによって蒸散を抑制することなく、より高い気孔コンダクタンスを維持した。これは、ハイマツの乾燥耐性によって、高い通水コンダクタンスと光合成速度を維持していることを示している。さらに、ハイマツはこの水分消費的な戦略で高木限界 (標高 2,500 m) を超えた高地でも適応的に成長することができる。

また、2020年8月から10月にかけて、乗鞍岳の標高1,600、2,000、2,500 mにおいて、ダケカンバとオオシラビソの葉の水分特性の標高間比較を行った。落葉広葉樹のダケカンバでは、飽水時の浸透ポテンシャル (Ψ_{sat}) が低い葉ほど、萎れ点の水ポテンシャル (Ψ_{twp}) が低くなる傾向が見られた。また、細胞壁の弾性率 (ϵ) が低い葉ほど、萎れ点の相対含水率 (RWC_{twp}) が低くなる傾向が見られた。しかし、これらの関係性において、季節や葉の成熟に伴う連続的な変化や標高間の有意な差は見られなかった。一方、常緑針葉樹のオオシラビソでは、葉の成熟によって飽水時の浸透ポテンシャル (Ψ_{sat}) が低下し、それに伴って萎れ点の水ポテンシャル (Ψ_{twp}) も低くなるという季節変化を示した。さらに10月には、標高1,600、2,000 mと比較して2,500 mにおいて飽水時の浸透ポテンシャル (Ψ_{sat}) および萎れ点の水ポテンシャル (Ψ_{twp}) が有意に低くなっていた。これは、浸透調節により耐凍性を高めることで、より低温な高標高に適応しているためだと考えられる。また、オズモメーターによる測定では、一年葉よりも特に当年葉において、季節に伴う溶質濃度の増加が大きいことが示された。細胞壁の弾性率 (ϵ) は、葉の成熟に伴って次第に増加する傾向が見られたが、それに加えて、季節を通じて標高1,600 mと比較して2,000、2,500 mで有意に低い値を示した。また、萎れ点の相対含水率 (RWC_{twp}) も、標高1,600 mと比較して2,000、2,500 mで有意に低かった。細胞壁の弾性率 (ϵ) が低い葉ほど、失水しても萎れにくく、高標高における浅い土壌や冬季の土壌凍結による利用可能な水分量の制限に適応していると考えられる。これまで、一般的には、高標高の葉ほど強風などのストレスに耐えるために葉細胞は硬くなる (すなわち弾性率は高くなる) と考えられてきたが、本研究結果はそれとは逆の傾向を示した。

一方、中央アルプス・将基頭山の標高2,650 m地点において、2021年7月末に葉のガス交換速度の日変化を測定した結果、ハイマツは飽差が高くなっても比較的高い気孔コンダクタンスを維持しながら光合成を行っていた。また、7月、9月、10月に採取した葉の分析から、当年葉は9月半ばまでに成熟していたが、葉の窒素含量は降雪前の10月上旬まで増加していたこと、また葉の積算的な水利用効率の指標となる炭素安定同位体比 ($\delta^{13}\text{C}$) は、9月にもっとも低くなっていた。安定同位体比から分かる水利用効率に関しては、葉の成熟後、蒸散の盛んな9月に水利用効率はもっとも低かったが、9月に比べ、10月は水利用効率が少し高くなっていた。これは、10月は、9月よりも低温で日射量が少ないため蒸発散量が少なかったが、葉の窒素含量が大きく光合成能力が高いため、水利用効率が高くなったのではないかと推察した。

今回の結果は、同じ標高で生育しているにもかかわらず、すべての高山植物が同じパターンの生理反応を示すわけではなく、むしろ、種固有のユニークな生理学的特性を示すことを明らかにした。したがって、高山環境におけるこれらの種間変異の理解を深めるために、高山植物種の生理学的特性についてさらなる調査が必要である。

<引用文献>

1. Climate Change and Plants in East Asia. 1996. (eds) Omasa K, Kai K, Taoda H, Springer, Tokyo.
2. Arft, A. M., Walker, M. D., Gurevitch, J., Alatalo, J. M., Bret-Harte, M. S., Dale, M., ... Wookey, P. A. 1999. Responses of tundra plants to experimental warming: Metaanalysis of the international tundra experiment. *Ecological Monographs*, 69, 491– 511.

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計0件

〔学会発表〕 計3件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 0件）

1. 発表者名 高木優哉、鎌倉真依、東若菜、小杉緑子、高橋耕一、牧田直樹
2. 発表標題 亜高山帯に生育する常緑樹と落葉樹の葉の水利用特性と標高との関係
3. 学会等名 第69回日本生態学会大会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 鎌倉真依、東若菜、矢原ひかり、高木優哉、牧田直樹
2. 発表標題 乗鞍岳の高木限界に優占する落葉広葉樹と常緑針葉樹の光合成および水分生理特性
3. 学会等名 第68回日本生態学会大会
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 高木優哉、鎌倉真依、東若菜、牧田直樹、大島暢人、Daniel EPRON、小杉緑子
2. 発表標題 亜高山帯に生育するダケカンバとオオシラビソの環境適応—葉の水分特性に着目して—
3. 学会等名 第68回日本生態学会大会
4. 発表年 2021年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究協力者	牧田 直樹 (Makita Naoki)		

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------