

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 6 月 13 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(A) (海外学術調査)

研究期間：2010～2014

課題番号：22255002

研究課題名(和文)ウォーカー循環系における大気振動と山岳の森林限界の形成

研究課題名(英文)Formation of forest lines on tropical high mountains as affected by the Walker Circulation

研究代表者

北山 兼弘 (Kitayama, Kanehiro)

京都大学・(連合)農学研究科(研究院)・教授

研究者番号：20324684

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 36,000,000円

研究成果の概要(和文)：赤道付近では、東西太平洋を結ぶ大気循環であるウォーカー循環によって、対流圏に沈降逆転層が形成される。沈降逆転層付近では気流の沈降による強い乾燥が生じ、植物に大きな乾燥ストレスを与える。本研究では、沈降逆転層の高度や乾燥の強さがどのように植物に影響を与えるのかを解明した。西太平洋ボルネオ島の熱帯高山では森林限界が高標高(3,300 m)に、東のガラパゴス諸島では森林限界が低標高(1,000 m)に出現した。また、森林限界は、どちらにおいても最も強い乾燥が生じる標高の下限と一致していた。このことから、ウォーカー循環における沈降逆転層の存在が森林限界の決定に強く関わっていることが示唆された。

研究成果の概要(英文)：Distinct trade-wind inversion is formed across the equatorial Pacific due to the interplays of trade winds and the Walker Circulation, which connects the eastern and western Pacific. Arid conditions occur in the inversion zone due to sinking air masses and may seriously affect plants. The height of the inversion zone actually oscillates and the strength of aridity varies in relation to the strength of El Nino Southern Oscillation. We investigated how the oscillating inversion affects the ecology of plants. Forest line appeared at 3,300 m on a Bornean mountain, while it appeared at a much lower altitude of 1,000 m on a Galapagos mountain. Both forest lines corresponded to the lower level of inversion zone, suggesting that the arid condition associated with the inversion determine the height of forest lines.

研究分野：森林生態学

キーワード：生態学 植物 熱帯山岳 エル・ニーニョ 乾燥適応 トライコーム 森林限界 気候変動

1. 研究開始当初の背景

Walker 循環に伴う沈降逆転層は、通常年では上昇気流と下降気流の押し合いによって上下に振動するものの、東太平洋では低標高(1500m 付近)に最も頻繁に現れ、西に向かって徐々にその高度が上昇する(図1)。El Nino 南方振動(ENSO)年には大気循環が逆転することから、沈降逆転層は西太平洋で下降し、東太平洋で上昇するものと思われる。このような大気振動は植物の適応度に大きな

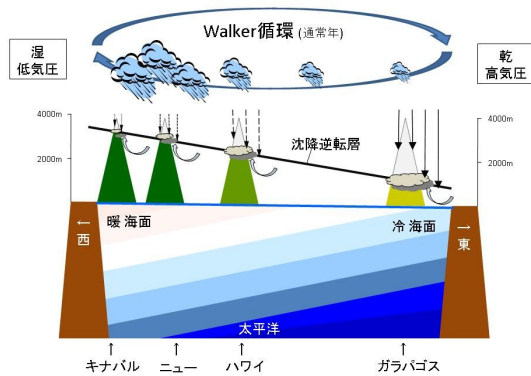


図1. Walker 循環の概念図

影響を与えるはずである。これまで、熱帯山岳の森林限界は、平均気温や積算温度で形成されると伝統的に考えられてきた。これらの先行研究に対して、本研究では、Walker 循環系内の森林限界は沈降逆転層に伴う乾燥によって形成されるとする仮説を検証する。

2. 研究の目的

5年間の調査によって、以下の仮説を検証することを目的とした。

1) 沈降逆転層は熱帯山岳の地表面において蒸気圧や飽差の減少などの気象学的な乾燥をもたらし、乾燥度は ENSO に応じて変動する(気象学的調査)。2) 沈降逆転層の下限の最頻標高付近では、植物群落の組成、樹高、葉サイズのスペクトルなどの生活形や葉の形態に耐乾燥性と関係した変化が生じる(植物群落の調査)。3) 樹木の種内比較を行うと、個葉の光合成における水利用効率は沈降逆転層付近でそれよりも下の標高に比べて

高まる。

3. 研究の方法

ボルネオ島キナバル山(4,095m)とガラパゴス諸島シエラ・ネグラ火山(1,490m)の各山岳を踏査し、植生調査と気象測器設置を行った。キナバル山では、3,940m、3,300m(既設)、1,560m(既設)の3標高に自動気象観測装置を設置した(2010年11月)。ガラパゴスでは、1,000m、875m、350mの3標高に観測装置を設置した(2011年8月)。各地点で、気温・湿度、風向・風速、日射量、降水量、気圧について10秒ごとの計測に基づく10分ごとの瞬時値と平均値(積算値)を記録した。以降6ヶ月毎にデータを回収し、各山岳における気象の時空間変動解析を行った。

キナバル山とシエラ・ネグラ火山では、森林限界の形成と大気の沈降逆転層に伴う乾燥との関係を明らかにする目的で、植生調査を行った。森林限界上方の低木林、森林限界付近の疎林、森林限界下方の森林それぞれに調査区を設け、植物種組成及び構造を記録した。構成種の葉サイズ、葉面積当たり乾重、その他属性について調べ、植物の属性が群集レベルでどのように空間変化するのかを明らかにした。

一方、キナバル山山頂部に優占する低木種 *Leptospermum recurvum* には、葉の毛(トライコーム)の量に集団内変異が見られ、さらに標高上昇に伴って変異が有毛型に収束する傾向が知られていた。集団間の遺伝子流動によってどの集団にも多様な葉の表現型のプールが存在しているが、乾燥による自然選択により集団内の表現型が収束する可能性が考えられ、これを検証するためにマイクロサテライトマーカーによる集団遺伝学的な解析を行った。また、葉の表現型(トライコームの量)の適応的意義を明らかにするために、複数の標高点において表現型毎に水ポテンシャル測定と光合成測定を行い、水ストレスへの適応と光合成の水利用効率の解析を

行った。同様に、ハワイ島マウナ・ロア山の幅広い標高傾度に出現して優占種となるハワイトモモ (*Metrosideros polymorpha*) において、トライコーム量の集団内変異が見られ、さらに標高上昇に伴って変異が有毛型に収斂する一般的な傾向が知られていた。この種についても、葉の表

現型(トライコームの量)の適応的意義を明らかにするために、複数の標高点において表現型毎に水ポテンシャル測定と光合成測定を行い、水ストレスへの適応と光合成の水利用効率の解析を行った。シエラ・ネグラ火山では、主要な低木種について、ポロメーターを使用して日中の蒸散速度を調べることにより、乾燥に対する各種の適応を明らかにした。さらに、これらの種から枝葉を採集して固定液に浸し、日本に持ち帰った。持ち帰った葉試料については、ミクロトーム切片を作成して光学顕微鏡により解剖特性を調べ、乾燥への解剖学的な適応を明らかにした。

4. 研究成果

(1) エル・ニーニョ南方振動と高標高帯の気象変動

ボルネオ島キナバル山の3標高(3,940m、3,270m、1,560m)に設置した気象測器から気象観測データを回収し、Penman-Monteith式(FAO-56 Method; Allen et al. 1998)に基づき、潜在蒸発散速度 ET_0 を算出した。さらに、日降雨量の30日移動合計値に対する ET_0 の30日移動合計値の比を大気乾燥度の指標とし、エル・ニーニョ南方振動との関係で、各標高においてどの程度の乾燥が出現するのかを解析した。

1,560m 地点における、日平均大気飽差の30日移動平均と南方振動指数(SOI)の30日移動平均との関係を解析したところ、有意な負の相関が認められた(図2)。つまり、エル・

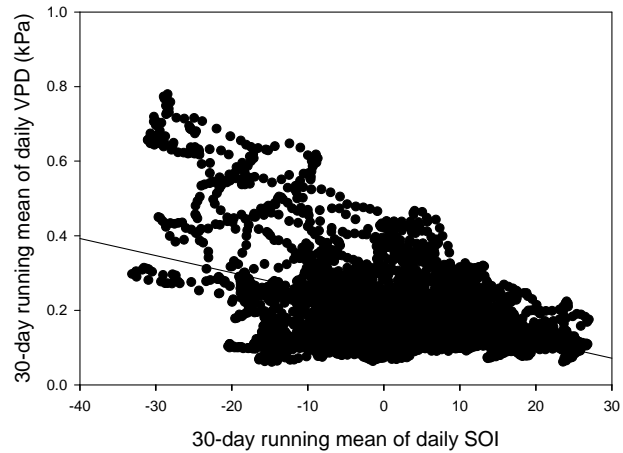


図2. キナバル山1,560m 地点における、日平均大気飽差の30日移動平均と南方振動指数(SOI)の30日移動平均との関係

ニーニョが強くなるほど、西太平洋の山岳において大気乾燥度が高まった。日降雨量の30日移動合計値に対する ET_0 の30日移動合計値の比は、3標高とも最も乾燥した時期において10以上の値を示し、それらの乾燥時期はエル・ニーニョの出現時期と重なっていた。さらに、3,270m においては、その比が100以上の値を示すこともあった。すなわち、エル・ニーニョの出現によって、低標高側よりも高標高において乾燥度が高まることが示された。100という比は、 ET_0 の30日移動合計値が降雨量の30日合計値の100倍になることを意味し、非常に強い乾燥ストレスになり得ることを示す。

ガラパゴスにおける気象観測からは以下が明らかとなった。日平均気温は3~5月に高く、9~11月に低い季節変化が明瞭であった。夏季と冬季の気温差は5~7であった。350mと875m地点間の気温は季節を問わず約3度差で推移していた。一方、より高標高の1000m地点の気温は、夏季では875m地点とほぼ同じか少し低いが、冬季には875m地点よりも明らかに高くなり、場合によっては3度以上も高くなった。これにより、875mと1000mの間の標高で冬季に逆転層が形成されていることが明らかとなった。2012年6~12月は1000mにおいて合計65mmしか雨が降らず、植物に強い乾燥ストレスがかかったと思

われる。以上から、ガラパゴスの 1000m 付近の標高は冷季の逆転層の上に位置し、強い乾燥で特徴づけられることが明らかとなった。

(2) 逆転層付近の植物群落の特徴

ボルネオ島キナバル山の標高傾度に沿って植物群落の種組成と構成種の葉サイズを調べた。群落レベルの葉サイズスペクトルは、標高 700m から 3100m にかけて徐々に変化した。標高 3100m から上では急激に葉サイズが減少した(図 3)。3300m と 3500m 地点の葉サイズスペクトルからは、macrophyll タイプと mesophyll タイプの葉サイズが欠落しており、植物群落は強い乾燥ストレス下にあることが示唆された。

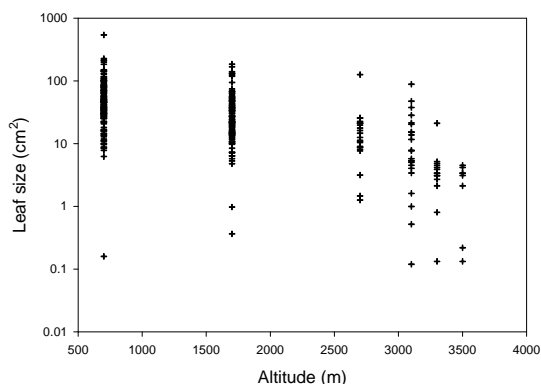


図 3 . キナバル山の標高傾度に沿った樹木群集の葉サイズスペクトル変化

ガラパゴス諸島シエラ・ネグラ山の標高 1000m 付近の植物群落については、合計 13 個のプロットを設置して種組成と各種の葉サイズや葉の解剖特性に関する解析を行った。植物群落は乾性矮性低木群落であり、*Macraea laricifolia* や *Darwiniothamnus tenuifolius* などの優占種は典型的な leptophyll 型葉を示した。以上の結果から、西太平洋においても東太平洋においても逆転層より上の標高帯は強い乾燥形態を持つ植物群落が形成されていることが明らかとなった。

(3) 集団内の表現型の多様性と乾燥度との関係

キナバル山山頂部で研究対象とした *Leptospermum recurvum* は、高標高において優占する低木種であり、葉の毛(トライコーム)量に顕著な集団内多型が認められた。集団を構成する個体のトライコーム量を定量的に評価したところ、概ね、標高上昇に伴って集団内変異が有毛型に収斂する傾向が確かめられた(図 4)。

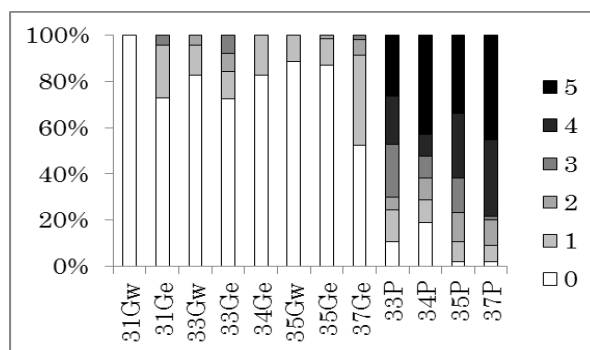


図 4 . キナバル山山頂部における *Leptospermum recurvum* 集団内のトライコームの多型。0 から 5 に向けて、トライコーム量の増加を表す。

Leptospermum recurvum のトライコーム形質が遺伝的に決定されているのか、あるいは環境によって決定されているのかを明らかにするために、3 集団の母樹多個体から種子を採集し、同じ環境条件下で種子を発芽させ、実生の形質を調べた。その結果実生のトライコーム形質は母樹のトライコーム形質と強い相関関係があり、このことからトライコーム形質は遺伝的に支配されていることが明らかとなった。

トライコームの多い有毛個体と無毛個体の水分生理特性を比較するために、3300m 付近の野外環境下においてシュートを対象にして光合成測定を行い、最大光合成速度と蒸散速度を決定した。10 cm 程度の長さのシュート 2 本を各測定個体から選び、個体と接続したまま光合成測定装置 LI-6400 のチャンバーに挿入し、ガス交換速度を決定した。チャ

ンバー内の測定条件は、葉温 20 °C、飽差 0.7-1.2 kPa、CO₂濃度 370 ppm、光量子 2500 μmol/m²/s であり、測定時刻は 08:00 と 14:00 である。各シュートの蒸散速度に対して、最大光合成速度をプロットしたところ、有毛個体は任意の蒸散速度における最大光合成速度が無毛個体に比べて有意に大きく、このことから有毛個体は光合成における水利用効率が高いことが示された。

2010 年にエル・ニーニョが発生し、キナバル山の山頂付近において広い範囲で植生の枯損が発生した。その際に、研究対象種である *Leptospermum recurvum* においても死亡個体が発生した。3300m 付近の同所的個体において、形質（トライコーム量）間で死亡率に差があるのかを統計的に検定した。有毛個体 (n=128) の平均死亡率は 3.9% であり、無毛個体 (n=168) では 13.7% であった (n=128)。GLMM 解析により、死亡率は形質によって有意に説明され、個体サイズには依存していなかった。

以上の結果を総合すると、現在のキナバル山の山頂付近において広い範囲に生息し、植生を優占している *Leptospermum recurvum* の形質（トライコーム量）は遺伝的に決定されている。大気乾燥がより強く生じる高標高に向かい、同所的に生育する *Leptospermum recurvum* 個体群は有毛型に収斂する。このような空間的な有毛型への収斂は、有毛型個体の耐乾燥性の高さ（高い光合成の水利用効率）を反映しており、大気乾燥度が自然選択となっている。つまり、エル・ニーニョによる大気乾燥度の高まりは植物個体群集団に自然選択としてはたらく。大気乾燥度は植物群集にも同様の選択効果をもたらしていると思われる。

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 9 件)

Ando S., Kaneko S., Isagi Y., Repin R., Kitayama K. (2013) Development of SSR markers for the tropical alpine tree species *Leptospermum recurvum* (Myrtaceae) on Mount Kinabalu, Borneo. *Applications in Plant Sciences* 2013 1 (9): 1200010.

Hidaka A., Kitayama K. (2013) Relationship between photosynthetic phosphorus-use efficiency and foliar phosphorus fractions in tropical tree species. *Ecology and Evolution* (Open Access) doi: 10.1002/ece3.861

Kitayama K., Ando S, Repin R, Nais J. (2014) Vegetation and Climate of the Summit Zone of Mount Kinabalu in 1 Relation to the Walker Circulation. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 46: 745-753.

Kitayama K., Tsujii Y., Aoyagi R., Aiba S. (2015) Long-term C, N and P allocation to reproduction in Bornean tropical rain forests. *Journal of Ecology* 103: 606-615.

Aoyagi R., Kitayama K. (2015) Traits associated with nutrient impoverishment and shade-tolerance in tree juveniles of three Bornean rain forests with contrasting nutrient availability. *Journal of Tropical Ecology* 31:231-242.

Tsujii Y., Onoda Y., Izuno A., Isagi Y., Kitayama K. (2015) A quantitative analysis of phenotypic variations of *Metrosideros polymorpha* within and across populations along environmental gradients on Mauna Loa, Hawaii. *Oecologia* 180: 1049-1059. DOI 10.1007/s00442-015-3416-1

Sawada Y., Aiba S., Takyu M., Repin R., Nais J., Kitayama K. (2015) Community dynamics over 14 years along gradients of geological substrate and topography in tropical montane forests on Mount Kinabalu, Borneo. *Journal of Tropical Ecology* 31:117–128.

Sawada Y., Aiba S., Seino T., Kitayama K. (2015) Size structure, growth and regeneration of tropical conifers along a soil gradient related to altitude and geological substrates on Mount Kinabalu, Borneo. *Plan and Soil* 10.1007/s11104-015-2722-z

Aoyagi R., Kitayama K. (2016) Nutrient allocation among plant organs across 13 tree species in three Bornean rain forests with contrasting nutrient availabilities. *J. Plant Res.* DOI 10.1007/s10265-016-0826-z

〔学会発表〕(計 8 件)

安藤聡一・兼子伸吾・井鷲裕司・北山兼弘 (2012)ボルネオ熱帯亜高山帯における優占低木種 *Leptospermum recurvum* (フトモモ科)の葉形質多型と空間遺伝構造. 59 回日本生態学会 (龍谷大学、大津)

岡田直紀・丸山晃央・北山兼弘 (2012)ガラパゴス諸島の乾燥環境と木本植物の形態. 59 回日本生態学会 (龍谷大学、大津)

堀井綾子・岡田直紀・清野達之・北山兼弘 (2012)キナバル山の異なる標高に成育する樹木の木部構造と通水性. 59 回日本生態学会 (龍谷大学、大津)

安藤聡一・兼子伸吾・井鷲裕司・北山兼弘 (2013)ボルネオ島キナバル山の亜高山帯に

おける El Nino の乾燥による自然選択：
Leptospermum recurvum の葉形質多型と生理特性. 59 回日本生態学会 (静岡県コンベンションアーツセンター)

甘田岳・小野田雄介・市栄智明・北山兼弘 (2016)ハワイフトモモにおける葉トライコームの適応的意義 - 光合成・水利用効率に着目して - . 63 回日本生態学会(仙台国際会議場)

他

〔図書〕(計 0 件)

〔産業財産権〕
出願状況 (計 0 件)

取得状況 (計 0 件)

〔その他〕
なし

6. 研究組織

(1)研究代表者

北山兼弘 (KITAYAMA Kanehiro)
京都大学・大学院農学研究科・教授
研究者番号：20324684

(2)研究分担者

岡田直紀 (OKADA Naoki)
京都大学・大学院農学研究科・准教授
研究者番号：40335302

(3) 研究分担者

清野達之 (SEINO Tatsuyuki)
筑波大学・生命環境系・准教授
研究者番号：40362420

(4) 研究分担者

蔵治光一郎 (KURAJI Kouichirou)
東京大学・大学院農学生命科学研究科・准教授
研究者番号：90282566