

科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成 24 年 5 月 25 日現在

機関番号：10101

研究種目：基盤研究（B）

研究期間：2009～2011

課題番号：21370005

研究課題名（和文） 気候変動に対する高山植物群集動態の定量化とそのメカニズムの解明

研究課題名（英文） Climate change impacts on the dynamics of alpine plant communities and clarification of its mechanisms

研究代表者

工藤 岳（KUDO GAKU）

北海道大学・地球環境科学研究所・准教授

研究者番号：30221930

研究成果の概要（和文）：気候変動に伴う環境変化が高山植生変化を引き起こしている現状の評価と、そのメカニズム解明を目的とした。ササの分布拡大や土壌乾燥化により、高山植物の多様性が急速に低下し、高山植生が衰退する実態とその原因を解明した。植生変化と広域スケールの環境変化の定量化手法の開発し、チシマザサとハイマツの分布変化の定量化との広域スケールでの土壌水分変化を解析した。さらに、急速な植生変化が生じる状況についての数理モデルによる予測を行った。

研究成果の概要（英文）：We aimed to evaluate the climate change impacts on the vegetation dynamics in alpine ecosystem and to clarify the changing mechanisms. Expansion of dwarf bamboo and drought stress caused the rapid decrease in species diversity and declining alpine vegetation. We developed new methods to quantify the vegetation changes using air-photographs and to evaluate the changes in soil moisture conditions using remote sensing data. Furthermore, we developed theoretical model to predict a drastic vegetation change caused by climate change.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2009年度	4,900,000	1,470,000	6,370,000
2010年度	2,900,000	870,000	3,770,000
2011年度	2,900,000	870,000	3,770,000
年度			
年度			
総計	10,700,000	3,210,000	13,910,000

研究分野：生物学

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、生物圏現象、リモートセンシング、高山生態系、植生変動

1. 研究開始当初の背景

寒冷環境に断片的に成立している高山生態系は、地球温暖化に対して極めて脆弱である。しかし、気候変動の影響が高山生態系にどのように表れるのか、そしてその兆候がど

のような形で進行しつつあるのかについての見解は乏しい。研究代表者による長期モニタリングの結果、1990年以降、大雪山系の雪解け時期が年々早まっていることが明らかになった。雪解け時期の早まりは植物の生育期間を変化させ、生物間相互作用に多大な

影響を及ぼす可能性がある。さらに、融雪水の供給にも影響を及ぼし、土壌の乾燥化と温度上昇を加速させ、高山植物の群集構造に大きな影響を及ぼすと懸念される。研究代表者は、大雪山系の高山帯を特徴づける雪潤草原のお花畑が過去 17-18 年間に大面積で消失していることを見いだした。その原因として、雪解け時期の早まりによる土壌の乾燥化が関与していると推測されるが、その詳細については不明である。さらに、研究分担者らが行った航空写真の画像解析による予備調査の結果、チシマザサが分布を急速に拡大し、雪潤草原に侵入している傾向が明らかにされた。チシマザサの拡大は、本来明るい環境に適応してきた高山植生に深刻な影響を及ぼすと懸念される。急速な高山植生変化と気候変動との関係を明らかにするために、本研究課題を立ち上げた。

2. 研究の目的

本研究は、「雪解け時期の早期化に伴う土壌の乾燥化や温度上昇は、高山植物の生理機能を変化させ、植物種間の競合関係や個体群動態に影響をもたらす、急速な高山植生変化を引き起こしている」という仮説の検証を行う。大雪山系の高山帯を対象に、以下の3点について明らかにする。

(1) 高山植生変化の定量化と広域スケールの環境解析手法の開発：過去 30 年間の植生変化パターンを航空機リモートセンシングデータ解析、ならびに現地での植生調査により具体的な数値として定量化する。高山生態系で多大なバイオマスを有するハイマツとチシマザサの分布域の変化と変化速度を計量する。変動が激しい植生タイプの抽出と、GIS による地形要因との対応関係を明らかにする。さらに、衛星データを用いて、広域スケールの土壌水分状態を定量化する手法を開発する。

(2) 高山植物の個体群動態と将来予測：チシマザサの拡大速度の定量化と、それに伴う高山植生への影響を現地調査に基づき明らかにする。また、近年著しい衰退が観察されている、雪潤草原主構成種ハクサンイチゲの個体群動態を解析し、雪解けの早期化によって引き起こされる土壌乾燥化に対する、高山植物個体群存続の将来予測を行う。

(3) 急速な植生変化を引き起こすメカニズムの理論的解析：チシマザサの急速な分布拡大は、ササ自身の環境改変作用を介して植生相を大きく転換させる（レジームシフト）可能性がある。レジームシフトが生ずるメカニズムを解明する理論モデルの開発を行う。

3. 研究の方法

(1) 高山植生変化の定量化と広域スケールの環境解析手法の開発

①植生変動地域の抽出及び変動要因の解析

大雪山国立公園の五色ヶ原に 500m×500m の方形区を 2 か所設置し、北方形区と南方形区とした。1977 年と 2009 年の航空写真を用い、デジタル化・オルソ補正を行い、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。さらに、2009 年度の航空写真から 50cm 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、斜度、日射量を作成した。ササの分布拡大域と地形との関連は、Manly の選択性指数を用いて解析した。

②植生変動地域の土壌水分の季節変動

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が後方散乱光に対する透過性と干渉性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、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。

(2) 高山植物の個体群動態と将来予測

①高山帯におけるササ分布拡大機構の解明

2008 年にササ群生地の中央密生部から末端部にかけて、5m×5m 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 (R1, R2, R3: それぞれ末端部、周辺部、密生部)、残りは無処理の対照区 (C1, C2, C3: それぞれ末端部、周辺部、密生部) とした。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。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、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、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、毎年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。そして、各方形区の出現種数とシャノンの多様度指数を求めた。

②湿生お花畑消失プロセスの解明

湿生お花畑の代表種、ハクサンイチゲを対象種とした。大雪山系化雲岳周辺の南東斜面において、2009年の雪解け直後に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、各サイトに方形区を設置した。自動記録型の土壤水分センサーを各サイトに設置し、生育期間を通しての土壤水分を記録した。また、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を用いて現地での葉の気孔伝導度の測定を行った。2009年の開花期に方形区内の全個体をマーキングし、葉数と繁殖の有無を、結実期には種子数をそれぞれ記録した。同様の調査を毎年行い、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を解析した。

(3) 急速な植生変化を引き起こすメカニズムの理論的解析

温暖化による雪解け時期の早まりが土壤への雪解け水の流入期間の短縮をもたらすことにより、高山植生に次の3つの条件を満たす「レジームシフト」が生じる可能性があることを検証するための数理モデルを構築し、理論的解析を行った。

- 1) 系の急激な変化（例えば生物群集の中の種構成の急激な変化）が短期間で生じる。
- 2) 系の変化を引き起こす原因である環境の変化は突然ではなく緩慢に進行している。
- 3) 環境変数の閾値に履歴依存性、「ヒステリシス」が存在する。即ち、系が変化するときよりも回復するときのほうがより厳しい環境条件が必要になる。

本研究では、1)の系の急激な変化を高山植生を構成するチシマザサの急激な分布拡大と捉え、2)の環境変化を温暖化と捉えた上で環境変数を植生が展開する地域の気温と捉えた。3)のヒステリシスについては、チシマザサが突然の急速な拡大を始めるときの気温と、理論上縮小時きの気温の差を検証し、後者の気温が前者の気温より低くなることの理論的検証を行った。

上記解析のために構築した数理モデルは平均場力学モデルであり、土壤水分(W)とチシマザサの被覆率(B)を2つの変数として、両者間のフィードバックメカニズム(Wの減少がBの増大をもたらす、逆にBの増大がその蒸散能力の高さからWの減少をもたらす効果)をモデルの中で定式化した。このモデルに、気温Tによるチシマザサの光合成活性の変化と同時に、Tによる土壤への雪解け水の流入期間の変化を組み込み(雪解け水の流入総量は不変とした)、Tの変化によるBの安定状態を解析した。このとき、以下の主要パラメータを設定した。

気温上昇1℃当たりの雪解け期間の短縮日数 k_1 [day/℃]、チシマザサの蒸散指標

d [日]、ササ以外の蒸散、蒸発速度のササの蒸散速度に対する比 k_2 、雪解け開始時の初期土壤水分量と雪解け総量(不変)の比 k_3 。これら4つのパラメータを本研究サイトで想定可能な範囲で変えて、レジームシフトが生じるパラメータ領域を検証した。

4. 研究成果

(1) 高山植生変化の定量化と広域スケールの環境解析手法の開発

① 植生変動地域の抽出及び変動要因の解析

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%増加していた(図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。調査区全体では14.4%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。

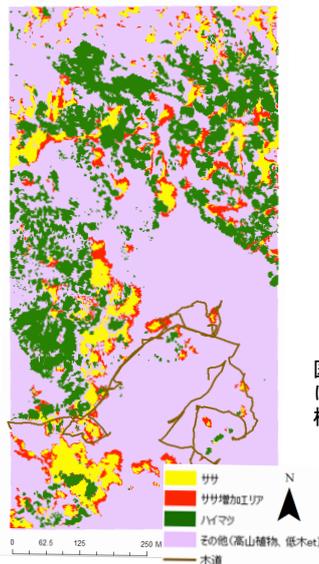


図1. 五色ヶ原地区における航空写真を用いた植生目視判別結果

方形区毎の面積の増加割合を見ると、ハイマツでは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、北東～南東向き斜面で選好性が確認された。斜度は0-20度で選好性が確認され、日射量は83万(WH/m²)以上で選好された。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。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。

② 植生変動地域の土壌水分の季節変動

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。

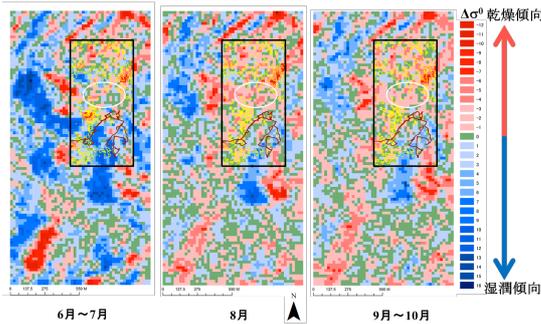


図 2. 五色ヶ原における土壌水分の季節変動（赤色は乾燥傾向を示し、青色は湿潤傾向を示す）。ササ密生地域（黄色）は顕著な乾燥化の傾向が示された。

(2) 高山植物の個体群動態と将来予測

① 高山帯におけるササ分布拡大機構の解明

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 3）。推定バイオマスは、それぞれ 16.3 ± 7.5 g/m²、 653 ± 33 g/m²、 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った。

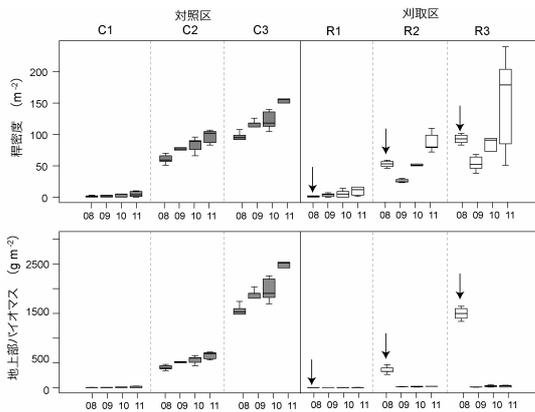


図 3. チシマザサプロットの稈密度(上図)と地上部バイオマス(下図)の経年変化(2008～2011 年). 刈取区の 2008 年データ(矢印)は刈取り前の値を示す。

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 3）。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。刈取区の地上部バイオマスは、末端部で 3.8 ± 1.5 g/m²、周辺部で 32.2 ± 4.2 g/m²、密生部で 32.4 ± 7.9 g/m² 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、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、ササの密生地でも顕著に減少した（図 4）。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。シャノンの多様性指数は、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 4）。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。

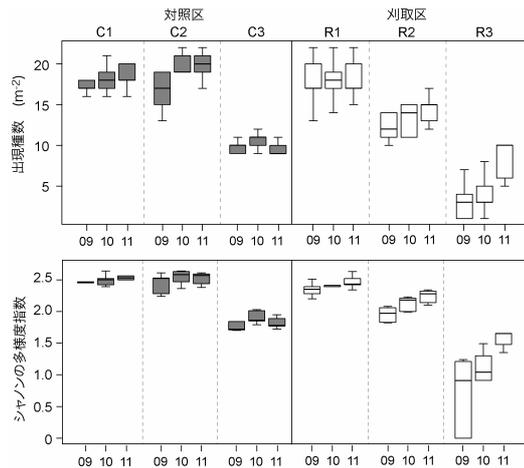


図 4. チシマザサプロットの出現種数(上図)とシャノンの種多様性指数(下図)の経年変化(2009～2011 年). 刈取区の周辺部(R2)と密生部(R3)において種多様性の増加が認められた。

本研究結果から、刈取りによるササの制御は有効であると評価できる。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とは、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が回復に向かう可能性を示唆するものである。今回の実験により、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確認できた。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。

② 湿生お花畑消失プロセスの解明

調査サイトの平均雪解け日は、雪解けの早いAサイトで6月上旬、中程度のBサイトで6月下旬、遅いCサイトは7月上旬であった。土壌水分と乾燥ストレスの指標である葉の気孔伝導度の解析の結果、雪解けが早い場所ほど土壌水分が低く、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。

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。Aサイトの個体群は小さいサイズへの偏向があり（図5）、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。平均結実数はAサイトで7.6個、Bサイトで11.5個、Cサイトで11.0個であり、花数・結実数ともに雪解けの早いサイトで低かった。

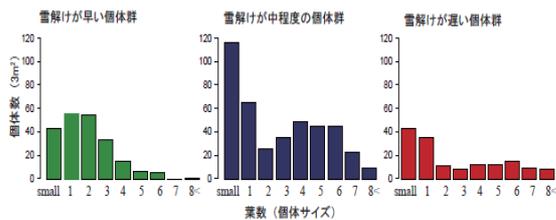


図5. 雪解け傾度に沿ったハクサンイチゲ3個体群のサイズ構成比較。

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、大きい葉数への移行率が低く、小サイズへの移行率が高かった。推移行列から算出した個体群成長率は、雪解けの早いサイトの個体群で1.02、遅いサイトで1.06、中程度のサイトで1.08であった。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。その原因として生育期の乾燥ストレスが考えられた。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判断された。

(3) 急速な植生変化を引き起こすメカニズムの理論的解析

本研究で開発した数理モデル解析の結果、ササの被覆率 B の急激な拡大が温暖化によ

るレジームシフトである可能性が非常に高いことが判明した。さらにその原因は、気温の上昇がもたらす直接効果（ササの光合成活性増大）ではなく、気温上昇の間接効果としての雪解けの早期化による土壌水分減少効果であることが見出された。

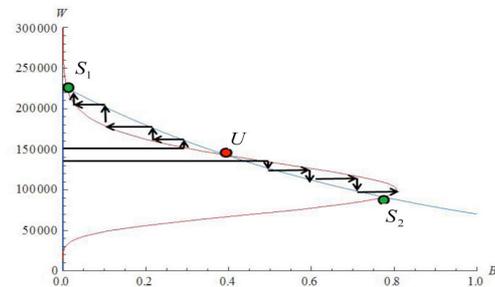


図6. ササの被覆率 B と土壌水分 W の関係を示す理論モデルの予測結果。

図6で赤線は、 B の W への依存性を表わしている（ササの光合成活性の T と W への依存性を検証した光合成曲線 $B=B(W,T)$ をグラフ化したもの）。青線は、融雪水の土壌流入期間に気温依存性を組み込んだ W に対する時間変化の微分方程式の解に参照時期 $t = t_c$ （定数）を代入することによって得られた $W=W(B,T)$ をグラフ化したものである。この2つのグラフの間に記されている小さな矢印は、 B と W 間のフィードバック作用を表わしている。水平方向の矢印は W によって B が定まる作用であり、 W が減る（増える）と B が増える（減る）効果を表わしている。垂直方向の矢印は B によって W が定まる作用である。両者の3つ交点のうち赤丸 U の右側では、フィードバックの矢印はグラフの右下に向かって働き最終的には緑丸 S_2 に達する。ここがササの安定相である。一方 U の左側ではフィードバックの矢印はグラフの左上に向かって働き最終的には緑丸 S_1 に達する。ここがササ劣勢の安定相である。モデルの中で T を変化させることで、ササの光合成活性の気温依存性から赤線は全体に右側に動き（気温上昇の直接効果）、融雪水の土壌への流入期間の短縮から青線は全体として下側に動く（気温上昇の間接効果）。気温上昇による直接、間接どちらの効果でも、2つの安定相 S_1 と S_2 が存在した状態から、1つの安定相 S_2 （ササ優勢）だけに遷移した（即ちレジームシフトが生じた）が、間接効果（雪解け時期の早期化）の方が直接効果（ササの光合成活性増大）に対して2ケタ低い気温上昇で遷移が生じた。この結果から、気温上昇の間接効果としての雪解けの早期化により高山植生にレジームシフトが生じている可能性が非常に高いと判断された。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕(計 13 件)

- ① B. Hoshino, G. Kudo, H. Taniuchi, H. Iino, M. Kaneko, T. Yabuki. Estimate soil moisture in vegetated area using multi-temporal multi-polarization data. IEEE IGARSS (2012) (in press), 査読有
- ② G. Kudo, Y. Amagai, B. Hoahino, M. Kaneko. Invasion of dwarf bamboo into alpine snow-meadows in northern Japan: pattern of expansion and impact on species diversity. Ecology and Evolution, 1, 85-96 (2011), 査読有
- ③ Y. Kawai and G. Kudo. Local differentiation of flowering phenology in an alpine-snowbed herb *Gentiana nipponica*. Botany 89, 361-367 (2011), 査読有
- ④ G. Kudo, Y. Kawai, A.S. Hirao. Pollination efficiency of bumblebee queens and workers in the alpine shrub *Rhododendron aureum*. International Journal of Plant Sciences, 172, 70-77 (2011), 査読有
- ⑤ B. Hoshino, H. Bagan, A. Nakazawa, M. Kaneko, M. Kawai, T. Yabuki. Classification of CASI-3 hyperspectral image by subspace method. IEEE IGARSS, 724-727 (2011), 査読有
- ⑥ G. Kudo, M. Kimura, T. Kasagi, Y. Kawai, A.S. Hirao. Habitat-specific responses of alpine plants to climatic amelioration: comparison of fellfield to snowbed communities. Arctic, Antarctic, and Alpine Research, 42, 438-448 (2010), 査読有
- ⑦ B. Hoshino, G. Kudo, T. Yabuki, M. Kaneko, S. Ganzorig. Investigation on the water stress in alpine vegetation using Hyperspectral sensors. IEEE IGARSS, 3, 554-556 (2009), 査読有

〔学会発表〕(計 12 件)

- ①川合由加、工藤岳. 日本生態学会 59 回大会「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」、2012. 3. 20、滋賀。
- ②T.Yabuki. Workshop on Environmental Science and Public Understanding. “Regime shift under climate change in alpine vegetation”, 28 March 2012, Kobe.
- ③ B. Hoshino, G. Kudo, Y. Amagai, M. Kaneko, T. Yabuki. The 32nd Asian Conference on Remote Sensing. “A new method for estimation of soil moisture from Palsar polarization data in high density vegetated area”, 3-7 October 2011, Taiwan.
- ④ B. Hoshino, G. Kudo, M. Kaneko, K. Mori, Y. Amagai. The 31st Esri International User Conference. “Retrieving soil moisture in the vegetated surface in Taisetsu Mountains in Japan, based on GIS & RS method”, 11-15 July 2011, USA.
- 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 58 回大会「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」、2011. 3. 9、札幌。

⑥矢吹哲夫. 日本物理学会 65 回大会「環境変動により生態系に生じるレジームシフト」、2010. 3. 20、岡山。

⑦ M. Yonemori, B. Hoshino, G. Kudo, M. Kaneko, T. Yabuki. 38th COSPAR Scientific Assembly. “Evaluate the invasion of dwarf bamboo to alpine snow-meadow in northern Japan”, 18-15 July 2010, Germany.

⑧星野仏方、工藤岳、金子正美、矢吹哲夫. 日本生態学会 57 回大会「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」、2010. 3. 18、東京。

〔図書〕(計 3 件)

①金子正美. 陸域への応用「自然環境」. 日本リモートセンシング学会編、基礎からわかるリモートセンシング. 理工図書、pp.43-45 (2011)

② B. Hoshino, H. Nawata H. Remote sensing methods for surface run-off, soil moisture and alien invasive species control in Asia and African arid and semi-arid land. In: The Cultures of Water Management pp.1-31 (2011) Springer.

③ B. Hoshino, M. Kaneko, K. Ogawa. Correction of NDVI calculated from ASTER L1B and ASTER (AST07) data based on ground measurement. In: Advances in Geoscience and Remote Sensing, pp.45-56 (2009) IN-TECH.

〔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

工藤 岳 (KUDO GAKU)

北海道大学・地球環境科学研究所・准教授
研究者番号：30221930

(2) 研究分担者

金子 正美 (KANEKO MASAMI)

酪農学園大学・環境システム学部・教授
研究者番号：00347767

星野 仏方 (HOSHINO BUHO)

酪農学園大学・環境システム学部・教授
研究者番号：80438366

矢吹 哲夫 (YABUKI TETSUO)

酪農学園大学・環境システム学部・教授
研究者番号：50275484