地球温暖化が山岳域と極域の生態系に与える影響

— 人工温暖化実験によって何がわかってきたか？ —

田 中 健 太* 平 尾 章* 鈴 木 亮*
飯 島 慈 裕** 浜 田 崇*** 尾 関 雅 章***
廣 田 充****

Impact of Global Warming on Mountain and Polar Ecosystems: What Have Artificial Warming Experiments Told?

Kenta TANAKA*, Akira HIRAO*, Ryo SUZUKI*,
Yoshihiro IIJIMA**, Takashi HAMADA***, Masaaki OZEKI***
and Mitsuru HIROTA****

[Received 5 March, 2013, Accepted 27 May, 2013]

Abstract

Artificial warming experiments on alpine, subalpine, boreal, and subboreal ecosystems are reviewed to understand the impacts of global warming on the ecosystems of these regions. Among various warming methods, passive warming methods, especially open top chambers (OTC), have mainly been used in these outland regions due to limited electricity supplies and need for regular maintenance. Many researchers have studied the effects of experimental warming on variable ecological variables. The authors classify those variables into: (1) phenology, (2) plant growth, (3) plant reproduction, (4) plant community and diversity, (5) net primary production, and (6) biogeochemical cycle. After reviewing the effects on these variables observed with warming experiments, the following are discussed: i) differences in response speed between ecological variables, ii) local environment-dependence of warming effects, and iii) possible solutions to undesirable side-effects of OTC, such as snow deposition change, followed by future challenges for warming experiments in the ecosystems of these regions.

Key words : alpine, boreal, biodiversity, plant community, plant physiology, biogeochemical cycle, passive warming treatment, OTC (open top chamber)

キーワード : 高山, 寒帯域, 生物多様性, 植物群集, 植物生理, 物質循環, 受動的温暖処理, 生物地球化学的循環

* 筑波大学菅平高原実験センター

** 独立行政法人海洋研究開発機構地球環境変動領域

*** 長野県環境保全研究所

**** 筑波大学生命環境系

* Sugadaira Montane Research Center, University of Tsukuba, Ueda, 386-2204, Japan

** Research Institute for Global Change, Japan Agency for Marine-Earth Science and Technology, Yokosuka, 237-0061, Japan

*** Nagano Environmental Conservation Research Institute, Nagano, 381-0075, Japan

**** Graduate School of Life and Environmental Sciences, University of Tsukuba, Tsukuba, 305-8572, Japan

I. はじめに：人工温暖化実験の有用性

気候変動に関する政府間パネル（IPCC）第4次報告書（2007）では、2005年までの過去100年間の地球平均気温が 0.74°C 上昇しており、地球温暖化が進行していることはもはや疑いがないと指摘された。気候変動の影響は、水環境・水資源、生態系、食料などさまざまな所に現れることが予測されている。陸域は海洋に比べてより速く温暖化しており、とくに脆弱な生態系として山岳生態系が北極・南極と並んで警鐘を鳴らされている。日本は世界でも有数の山国であり、人口の多くが水源として山岳域に依存しているほか、二酸化炭素吸収・生物多様性保持などの重大な機能を山岳域が有している。したがって、健康で持続的な国民生活を守るためにも、貴重な生物多様性を保全するためにも、地球温暖化が山岳生態系に与える影響を解明・予測し、その対策を講じることが危急の課題である。

それでは、これまでの地球温暖化によって生態系にどんな変化が現れているのだろうか？北米米国マサチューセッツ州の草原では、1852～1858年と1878～1902年に植物学者によって多数の植物の開花時期が調査されていた。Miller-Rushing and Primack（2008）が2004～2006年に同様の調査を行ってみると、多くの植物の開花日が早まっていた。この地域では、この古い調査と新しい調査の間に、おそらく地球温暖化と都市化の両方の影響によって年平均気温が約 2.4°C 上昇しており、 1°C の上昇につき植物の開花が3.07日早まっていると見積もられた。過去の航空写真を用いて植生の変化を追跡することもできる。Sanz-elorza *et al.*（2003）は、スペイン中央の高山帯の植生が1957年から1991年の間に、イネ科が優占する草原から、低木が優占する植生に変わったことを突きとめた。この地域の気温は1940年代から上昇しており、これが植生変化の原因だと考えられた。Alward（1999）は米国コロラド北東部の草原地帯（ステップ）の長期観測データから、すでに植生の変化が起きていることを示した。とくに春の最低気温上昇は、この地域

の優占種で最大光合成能力の高いC4植物の純生産量を低下させ、外来および在来種のC3植物を増加させた。寒い季節が得意なC3植物が最低気温上昇によって春や秋に成長が加速した一方、C4植物は夜の呼吸増加による炭素消失を招いたと考えられ、温暖化によって優占種が減少して外来種の侵入が進む可能性があると考えられている。

温暖化による自然生態系の変化を追跡することは大切だが、それだけでは限界もある。第一に、地球温暖化は長期にわたって漸次進行する現象なので、その影響を検出するには長期観測が必要となる場合が多い。しかし、過去のデータは限られているために、過去から現在の変化を検出できる観測項目は少ないし、現在から未来の変化が検出されるのを待っているのは、対策が手遅れになってしまう。第二に、時間の経過によって温度以外の環境要因も変化するので、その間の生態系の変化の原因が地球温暖化だと決定することは難しい。例えばSanz-elorza *et al.*（2003）の研究では、過去から現在にかけて温度だけでなく放牧されている家畜の種類も変化していて、どちらも植生に影響を与えている。そこで、人工的に温暖化を起こす操作実験が有用となる。操作実験は、自然生態系の追跡と相補的な関係にある。本稿では、温暖化実験の方法を整理した後、山岳域や極域で行われている温暖化実験で得られた成果を概観し、今後の課題を考える。

II. 人工温暖化実験の方法

温暖化実験の方法には、熱源を用いる能動的方法と、自然界で発生する熱を利用する受動的方法がある（Aronson and McNulty, 2009）。能動的方法には、地中等に設置する電熱線、地上に設置する赤外線ヒーター、熱源を含む温室があり、受動的方法には、地表付近に設置して夜間温度を上昇させる近赤外線反射板と、熱源を含まない透明な温室類がある（Aronson and McNulty, 2009）。このうち、自然に起きている地球温暖化の影響を最も正確に予測できる方法は赤外線ヒーターだと考えられており、これを用いた研究が

近年増えている (Aronson and McNulty 2009)。例えば Luo *et al.* (2001) は北米のプレーリーに赤外線ヒーターを設置したところ、土壌呼吸速度にあまり影響を与えなかったと報告している。一方で Reth *et al.* (2009) は、ヨーロッパの草原で赤外線ヒーターをより長期 (10 年) にわたって設置したところ、土壌呼吸速度が増加し、その効果が持続することを見いだしている。しかし、能動的方法是受動的方法に比べて予算がかかるだけでなく、電源供給や熱源の恒常的管理が必要なため遠隔地での利用が非常に難しい。

そのため、山岳域や極域では受動的方法が選択される場合が多い。受動的方法の温室類には、閉鎖型、部分換気型、天井開放型 (Open Top Chamber, 以下 OTC) が用いられている (Bokhorst *et al.*, 2011)。Bokhorst *et al.* (2011) は、南極でこれらの方法を用いた研究をレビューしたところ、夏季の土壌表面温度を高める効果は閉鎖型温室 (3.4°C)、部分換気型 (1.8°C)、OTC (1.4°C) の順に高かった。しかし、秋と冬は OTC のみ温度上昇 (0.4 ~ 1.4°C) がみられ、閉鎖型温室では逆に外気温よりも低くなり、部分換気型温室では場所によって効果が異なっていた。また、温室の種類と夜間温度の関係は場所ごとに異なっていた。Danby and Hik (2007) はカナダの山岳森林限界域に底面直径 45 cm、上面直径 38 cm、斜辺 45 cm の OTC を設置したところ、植物の生育期間の平均で気温が $1.77 \pm 0.06^\circ\text{C}$ 上昇した。Sierra-Almeida and Cavieres (2010) による、アンデス山脈の高山矮性低木帯に、直径 120 cm、高さ 50 cm で六角形の OTC を設置した実験では、2 年間の観測期間を平均して約 3°C の気温上昇がみられたが、高標高の設置場所では最低気温の低下と凍結回数の増加がみられた。Walker *et al.* (1999) は OTC の夏の気温上昇への効果は、日の長い高緯度地域のほうがより低緯度の場所よりも大きいことを示した。Marion *et al.* (1997) は北極と南極で、円錐、三角錐、六角形、四角形でいずれも天井部が開いているさまざまなタイプの OTC の効果を比較した。いずれのタイプも日中は気温を高めたが、夜間気温は外

気温よりも下がるがあった。OTC が温暖化や積雪に与える影響は設置場所の影響を強く受けることがわかり、OTC タイプの効果ははっきりしなかった。一般的に、受動的な温暖化手法は気温の上昇だけでなく、風の遮蔽、光の減衰、水蒸気・花粉・種子・その他生物の出入りの妨げなど、気候変動を再現する上で望ましくない効果を生じてしまう。その問題は、閉鎖型よりも OTC の方が、また OTC のなかでも天井開放部が大きい方が、小さいと考えられる。

OTC の遮風効果を検討するため、木曽駒ヶ岳の実験サイトでは、OTC 実験に並行して、卓越風向側のみに風除けを設置した風遮蔽区が設けられた (Fukuyo *et al.*, 1998)。風遮蔽区では温度上昇効果は認められなかった一方で、イワウメ (*Diapensia lapponica* subsp. *obovata*) を除く 4 種の常緑・落葉低木種では生育期間の有意な延長がみられ、ガンコウラン (*Empetrum nigrum*) とミネズオウ (*Loiseleuria procumbens*) では年枝成長量の顕著な増加が明らかになった。このことは、高山帯などの強風にさらされやすい環境下での OTC 実験は、風遮蔽の効果が無視できないことを示している。風が植物の成長や形態に及ぼす影響は、実験的に検証されている。Whitehead (1962) は、さまざまな強度の風を植物にあてた実験を行い、強風下ほど植物のサイズが小さく、地下部比が大きく、葉面積が小さく、節間長が短くなる形態変化を見いだした。一方、急な強風にさらされた場合の植物体からの水分ロス、それ以前に長期間強風にさらされていた個体ほど少なかった。つまり、植物は風の強度に応じた補償反応をもっているといえる。こうした接触刺激に対する反応は、接触形態形成と呼ばれ適応的形質と考えられている (Lawton, 1982)。ただし、風に対する接触形態形成反応は、低温下ほど弱まるといった風と温度の交互作用も報告されており (Hunt and Jaffe, 1980)、OTC の風遮蔽効果と温暖化効果にも交互作用が予想される。交互作用を含めた OTC の風遮蔽効果を検証した研究例はなく、今後の課題である。

III. 山岳域・極域の温暖化実験

山岳域や極域で行われている温暖化実験では、OTCを用いたものが圧倒的に多い。国際プロジェクトのITEX (International Tundra Experiment) では、地球上の多数の極域・高山域のツンドラ植生を対象に、同一規格のOTCを設置して観測項目も揃えることで、地球温暖化に対するツンドラ植物の反応を調べている。日本でも、大雪山 (Suzuki and Kudo, 1997, 2000; Kudo and Suzuki, 2003; Kudo *et al.*, 2010), 立山 (Wada, 2000; Taguchi and Wada 2000; Wada *et al.*, 2002), 木曽駒ヶ岳 (Nakashinden *et al.*, 1997; Fukuyo *et al.*, 1998; 財城ほか 2003), 乗鞍岳 (Iguchi *et al.*, 1998; Ohmori *et al.*, 2004), 富士山にITEX規格のOTCが設置されている。ITEXの第1回ワークショップが1990年に開催されて以降多くの成果が発表されてきた。Arft *et al.* (1999) は、世界のツンドラ地域13ヶ所のITEX参加サイトの成果を比較し、温暖化が植物のフェノロジー・成長・繁殖量に与えた影響をまとめている。Elmendorf *et al.* (2012) は世界の61ヶ所のツンドラ地域の成果から、植物の高さや植物群集の多様性や群集組成に温暖化が与える影響をまとめている。ITEXではこれらのレビュー論文で扱われている観測項目が中心だが、それ以外のグループによって、植物群集の呼吸・光合成・一次生産、植物や土壌の化学組成、生態系の物質循環に着目した研究もよく行われている。山岳域・極域で行われている温暖化実験の多くは、ツンドラや矮性低木帯など、低木以下の植生を対象にしており (例えば, Arft *et al.*, 1999; Taguchi and Wada, 2000; Kudo and Suzuki, 2003; Sierra-Almeida and Cavieres, 2010; Elmendorf *et al.*, 2012), 森林限界付近など高木が存在する植生帯での研究 (例えば, Danby and Hik, 2007; Hoffmann *et al.*, 2010; Wipf and Rixen, 2010) は限られている。以下ではこれらの温暖化実験によってどのような影響がみつかったのか、生態系の項目ごとにみていく。

IV. 温暖化による影響

1) フェノロジーへの影響

Suzuki and Kudo (1997) は大雪山の高山帯風衝地 (風を受けやすい地形) で低木5種 (ウラシマツツジ *Arctous alpinus*, クロマメノキ *Vaccinium uliginosum*, コケモモ *Vaccinium vitis-idaea*, ヒメイソツツジ *Ledum palustre*, ガンコウラン) を対象としてOTCを設置した。設置1年目に開花・展葉時期が早まり, そのうち落葉樹2種では葉の寿命が延びていたが, 常緑樹3種では変化がなかった。Hoffmann *et al.* (2010) は, オーストラリアの亜高山帯2ヶ所 (標高1750 m) にOTCを13基ずつ設置して, 同数の対照区と比較した。設置後4年目および5年目で, 温暖化によって開花が早まる一方で結実期間が長くなり, 結実期は対照区と変わらなかった。OTC内でも対照区でも融雪後の積算温度が早く大きくなる年には開花が早い傾向があり, 開花時期の処理間の差よりも年々変動による差の方が大きかった。木曽駒ヶ岳の高山植物でのOTC実験は, 1995年に開始された。高山対応用の小型OTC (Kudo and Suzuki, 2003) が5つ設置され, 高山植物のフェノロジー, 成長量, 被度変化の調査と微気象観測が行われている。現在まで実験が継続されている日本の貴重なサイトである。Nakashinden *et al.* (1997) によると, OTCによる温暖化効果は5~10月の群落高気温で+0.9℃, 3 cm 深地温で+0.5℃になり, 実験開始初年度から, ウラシマツツジ (*Arctous alpinus* var. *japonicus*) とイワウメなどの種で1ヶ月の紅葉の遅れ (生育期間の延長) のフェノロジー変化が観察された。北アルプス・乗鞍岳においても同規格のOTC実験が1997~1999年に実施されている (Iguchi *et al.*, 1998; Ohmori *et al.*, 2004)。標高2780 mに設置された5つのOTC調査区では, 5~10月の群落高気温で+0.65℃, 3 cm 深地温で+0.3℃となり, 植生高の増加とフェノロジーの変化 (生育期間の延長) が観察された。温度だけでなく雪の効果に注目した研究も多い。Wipf and Rixen (2010) は, 22の高山・

亜高山域と 19 の北極・亜北極域で積雪を操作した研究をレビューした。積雪の操作方法には、フェンスや OTC による雪の吹きだまりを利用して積雪を増やして消雪を遅らせるものと、除雪や融雪カバーによって消雪を早めるものがある。それらの実験処理に対して植物はすぐに反応し、消雪時期の前後に呼応して開花時期が前後した。Walker *et al.* (1999) は、米国のアラスカ州高緯度地域とコロラド州高山地域のツンドラで、積雪を増やすための高さ 2.8 m、長さ 60 m のスノーフェンスと夏季気温を高める底面積 1 m² の OTC を組み合わせ、積雪と温暖化の影響を評価した。積雪によって冬季の温度は安定し、平均的に高まった。積雪が増えると植物の生育期は短くなり、温暖化すると反対に秋の生育期が延びた。これらの研究はいずれも、温暖化や積雪減少に対して植物が比較的素早く反応してフェノロジーを変化させることを示している。

2) 植物の成長への影響

OTC を設置して植物の成長への影響を調べた研究は数多い。カナダの森林限界の研究 (Danby and Hik, 2007) では、OTC を通年設置する実験区と夏季だけ設置する実験区のいずれでも、対照区に比べてカナダトウヒ (*Picea glauca*) 稚樹の垂直方向の成長が大きくなった。大雪山では OTC 設置 5 年目に低木 5 種のうち常緑 3 種のシュート成長が対照区に比べて増加した (Kudo and Suzuki, 2003)。また大雪山の風衝地と雪田 (雪が溜まりやすい地形) における実験では、風衝地では温暖化によって植物の成長量増加が認められたが、雪田ではそのような効果が検出されなかった (Kudo *et al.*, 2010)。立山では、チングルマ (*Sieversia pentapetala*) の葉重量が OTC によって増加し、常緑矮性低木 2 種 (ミネズオウとガンコウラン) のシュート伸長が促進された (Wada, 2000)。カナダ・エルズミア島のツンドラ地域では、落葉低木と広葉草本の高さと葉サイズが OTC 内で対照区よりも大きくなり、とくに常緑低木であるイワヒゲ属の一種で顕著だった (Hudson *et al.*, 2011)。Bert *et al.* (2012) は高緯度地域のヒースランドの優占種であるガンコウ

ランや他のツツジ科低木を対象にして、分布域の南限でも北限でも OTC 設置によって成長が増加することを示した。以上の研究で示されているように、地域や植物によって反応の速さに違いはあるものの、OTC によって植物の成長が増加する傾向は一般的に検出されている。しかしこのような効果には、OTC による温度上昇だけではなく、風の遮蔽がかかっている可能性も否めない。

3) 植物の繁殖への影響

大雪山風衝地の研究 (Suzuki and Kudo, 2000; Kudo and Suzuki, 2003) では、OTC 設置 3 年および 5 年後に落葉低木 2 種の花生産量が対照区に比べて増加し、常緑低木 3 種では変化がなかった。立山の研究 (Wada, 2000) でも、OTC 内の矮性低木チングルマの雌性繁殖器官への投資が対照区に比べて増えた。緯度が異なる極域ツンドラ 13 ケ所の研究を比較したレビュー (Arft *et al.*, 1999) によると、OTC 設置してから数年経過すると繁殖量に目立った効果が現れることが多いようだ。高緯度北極域ではより温暖な低緯度北極域と比べて、温暖化は成長量よりも繁殖量により大きな影響を与えていた。これらの研究は、温暖化によって余剰生産が生まれた場合、それを栄養成長に回すのか繁殖に回すのかは、種や環境によって異なることを示している。

4) 植物の群集組成・多様性への影響

これまでみてきたように、温暖化が成長速度や繁殖に与える効果は種ごとに異なる。また、種ごとの反応は環境によっても異なる。例えば木曽駒ヶ岳では、1997 年と 2000 年の OTC 内の植生分布を比較したところ、ガンコウランの優占する OTC ではガンコウランの被度が顕著に増加し、ガンコウランの分布しない OTC ではミネズオウとクロマメノキの被度が増加した (財城ほか, 2003)。一方で乗鞍岳では、OTC 内でミネズオウの被度が増加したが、ガンコウランなど他の種の被度は変化しなかった (Iguchi *et al.*, 1998; Ohmori *et al.*, 2004)。上述のツンドラ地域 13 ケ所のレビュー (Arft *et al.*, 1999) によると、草本植物の方が、木本植物よりも、栄養成長の反応が著しい。温暖化に対するこうした種間の反応の違

いから必然的に、群集組成や多様性の変化が予測される。27 のツンドラ地域で行われた 1981 ~ 2010 年の 1 ~ 20 年間の研究のレビュー (Elmendorf *et al.*, 2012) によれば、OTC 設置によって群落高が高くなった一方で、コケ類と地衣類が減少した。コケ類・地衣類の減少は、個体サイズの大きい植物の繁茂と被陰によるものと考えられ、温暖化によって背の高い植物群集への変化が進むと解釈できるかもしれない。Klein *et al.* (2004) はチベット高山草原に OTC を設置し、植物種数が 25 ~ 35% 程度減少したことを報告している。チベットの高標高帯で特異的に維持されてきた種多様性が温暖化によって損なわれるのだとすれば興味深い。OTC によって家畜の被食が抑えられて競争に強い種の優占度が上がったことが多様性低下の原因である可能性を排除できず、正味の温暖化の効果がどれくらいなのか判断できない点が残念である。OTC にはこのような問題がつきまとう。Sternberg *et al.* (1999) は、英国オックスフォードシャー州の石灰質の草原で冬の温暖化処理と夏の降水量操作を組み合わせ、植物群集の変化を調べた。冬の温暖化は、春の乾燥を招くため多年草の成長が制限される。その結果、ギャップ（空き地）ができ一年草が有利になって定着が促進され、遷移の進行が遅れた。一方、通常乾燥気味にあるこの草原では、湿潤化することで多年草の繁茂を引き起こし、遷移後期種の定着を妨げることで遷移を遅らせる可能性がある」と論じられている。Engel *et al.* (2009) は米国テネシー州の自然草原で、直径 4 m の OTC による温暖化、土壌への加水、土壌への窒素添加、二酸化炭素濃度上昇処理（換気チャンパーへの二酸化炭素付加）を組み合わせた実験を行った。種多様性への効果は土壌湿度、温暖化、二酸化炭素の順に大きく、これは優占種が土壌湿度に最も大きく反応したためだと考えられた。温暖化の効果は種によって正負が大きく異なった。この種特異性には、外気温が高く土壌湿度が低い時により顕著になるという、複雑な相互作用がみられた。

温暖化が進んだ場合の最も単純な予測は、群集がより温暖な地域のもの（北極域であればより低

緯度の群集、山岳域であればより低標高の群集）に近づいていくというものであるが、これまでの研究はこの単純予測があてはまる場合とそうでない場合があることを示している。群集を構成する各種は温暖化への生理的反応や移動・分散の速さが違うので、これは驚くことではないが、今後そのメカニズムを明らかにしていくことは重要である。

5) 植物群集の光合成・呼吸・純生産への影響

温暖化に対する種レベルの反応だけでなく、群集レベルの光合成・呼吸・純生産がどのように応答するかを調べることは、温暖化が物質循環や食物網に与える影響を理解する基礎として重要である。Oberbauer *et al.* (2007) は高緯度地域に広がるツンドラ 4 ヶ所で、乾燥している区域と湿潤な区域のそれぞれに OTC を設置した。その結果、温暖化が光合成・呼吸速度および二酸化炭素フラックスに与える影響は、乾燥区域ほど大きかったが、その効果の向き（温暖化が正負のどちらに働くか）は場所によって異なっていた。湿潤区域では、温暖化の効果よりも水分のばらつきによる効果の方が大きかった。上述の Engel *et al.* (2009) では、温暖化、土壌への加水、窒素添加の処理は、いずれも植物群集の純生産量を高めた。一方で二酸化炭素付加は単独では純生産量を高めたが、他の処理と組み合わせると純生産量を高める場合と低める場合があり、複雑な相互作用を示した。

6) 植物・土壌の化学組成や物質循環への影響

温暖化は植物や土壌の化学組成にも影響する。Taguchi and Wada (2000) が立山に設置した OTC 内では、高山植物チングルマの窒素含量が対照区よりも減少していた。同時に、生息標高が低いチングルマほど窒素含量が低いことも確認され、温暖化による変化は標高低下による変化と対応していた。上述したカナダのツンドラ地域研究 (Hudson *et al.*, 2011) では、常緑低木・落葉低木・広葉草本ともに OTC 内で個体サイズが増加した一方で葉の炭素濃度は下がり、葉の leaf dry matter content（葉の湿潤重量に対する乾物重量の割合）や、葉の窒素濃度、窒素同位体比などの

長期的変化は小さかった。ノルウェーの高山帯の研究 (Nybakken *et al.*, 2011) では、OTC 内では対照区に比べて維管束植物の全炭素量には差がないが全窒素量が減少していたのに対し、地衣類の全炭素量が減少する傾向がみられた。植物のフェノール化合物濃度には、実験区によってほとんど差が認められなかった。これらの研究では、植物の炭素濃度あるいは窒素濃度のいずれかの減少が認められている。

上でみてきたように、植物の成長やサイズが増える一方で、化学物質の濃度が下がれば、分解しやすいリターが豊富に土壤に供給され、土壤呼吸に影響を与える可能性がある。Luo *et al.* (2001) は北米プレーリーで赤外線ヒーターを上部から照射して地面の温暖化処理を行ったところ、土壤呼吸は変化しないか、わずかに増加してもその効果はすぐに鈍くなった。一方で、Reth *et al.* (2009) はヨーロッパの草原で同様に赤外線ヒーターによる温暖化実験を 10 年間という長期にわたって行ったところ、温暖化によって土壤呼吸速度が増加し、かつその効果が長期間持続した。Jassey *et al.* (2011) は、高緯度地域の湿原の研究で OTC による温暖化処理によって土壤中のフェノール化合物が減少したため、温暖化は土壤有機物の分解活性にも影響を及ぼす可能性があると考えしている。温暖化による炭素循環への影響は、Shaver *et al.* (2000) のレビューにも詳しい。また、単純な温度の変化だけでなく冬季の積雪増加処理によっても、リター分解速度や積雪下の植物被覆からの二酸化炭素フラックスが増加した例がある (Walker *et al.*, 1999)。

V. 総合考察

1) 温暖化処理に対する生態系項目の応答速度の違い

温暖化の影響がさまざまな項目へ及ぶことをみてきたが、項目によって温暖化への応答速度が異なる点には注意が必要である。低木 5 種を対象とした大雪山の温暖化実験では、OTC 設置後 1 年目ですでに開花・開葉フェノロジーが促進され (Suzuki and Kudo, 1997), 3 年目に葉寿命の増

加と一部の樹木の成長と花生産量の増加が認められ (Suzuki and Kudo, 2000), 5 年目に植物高・シュート生存率の増加と一部の樹木のシュート成長の増加が認められている (Kudo and Suzuki, 2003)。世界 13 ヶ所のツンドラ地域のメタ解析 (Arft *et al.*, 1999) では、OTC 設置後 1 ~ 2 年で栄養成長が増え、その後に繁殖努力や繁殖成功が増える場合が多いとしている。温暖化実験による成長と化学組成への影響を調べた Hudson *et al.* (2011) の研究では、個体サイズなどの成長に関する特徴は、葉の化学的な特徴に比べて敏感に現れ、しかも 16 年経ってもその効果が継続していた。上述したオーストラリア亜高山帯の温暖化実験 (Hoffmann *et al.*, 2010) では、フェノロジー効果は OTC 設置から 4 ~ 5 年目で現れる種が多く、年々変動の方が処理区間の差よりも大きかった。場所や種によって差はあるものの、フェノロジーの応答は相対的に早く、成長や繁殖がそれに続き、化学物質組成や物質循環の応答はそれよりも遅いという傾向がありそうだ。

温暖化の長期影響を考える上で興味深いのは、アンデスの山脈の矮性低木帯でクロロフィル蛍光測定によって夏の葉の耐凍性を調べた研究 (Sierra-Almeida and Cavieres, 2010) である。温暖化によって、50% の植物個体が凍結してしまう温度 (LT50) が、3.3℃ も上昇し耐凍性が低下した。温暖化しても夏季の凍結イベントがなくならない場合には、短期間では植物の生存・成長・繁殖に対して温暖化が正に働いたとしても、長期間では低頻度の凍結イベント時の被害によって温暖化が負に働く可能性もある。

2) 温暖化効果の環境依存性

温暖化の効果は、環境によって変化することにも注意が必要である。Arft *et al.* (1999) のツンドラ地域のレビューでは、OTC 設置後 1 ~ 2 年で植物の成長量が増加するが、その程度はより温暖な低緯度北極域の方が、高緯度北極域よりも大きかった。上述の立山の研究 (Wada *et al.*, 2002) では、同じ常緑矮性低木 2 種 (ミネズオウとガンコウラン) が矮性低木優占群集に存在している時の方が、矮性低木・草本混在群集に存在

している時よりも、温暖化によるシュート成長の増加が顕著だった。大雪山の研究 (Kudo *et al.*, 2010) では、温暖化による植物の成長増加が風衝地でみられたのに対して雪田ではみられなかった。さらに同じ風衝地どうしを比べると、高標高ではイネ科が増加したのに対して、低標高では低木が増加し、低標高の方が温暖化への応答が顕著だった。これらの研究は、環境やもとの群集組成の違いによって温暖化で有利になる植物種も違うため、温暖化による植物群集組成の変化の仕方も変わることを示しているといえそうだ。

世界のツンドラ研究のレビュー (Elmendorf *et al.*, 2012) では、温暖化処理によって長期的に低木が増加する効果は、乾燥環境よりも湿潤環境の方が大きかった。このような要因間の相互作用は、実験的にも検証できる。しかし、夏の雨量を増加させて湿潤化させる処理と温暖化処理を組み合わせた実験 (Sternberg *et al.*, 1999; Engel *et al.*, 2009) では、温暖化と湿潤化はどちらも群集組成を変化させはしたものの、いずれの要因も単独で効いていて、処理間の相互作用はみられなかった。また、温度と積雪の両方を操作した Walker *et al.* (1999) の実験では、積雪の効果が環境によって異なっており、高山では積雪の増加によってリター分解が促進されたのに対し、極域ではそのような反応はみられなかった。

3) OTC による副作用への対策

すでに述べたように、OTC を設置することで温度以外のさまざまな環境・生物条件を変化させてしまう。Wolkovich *et al.* (2012) は、自然生態系の長期観測研究と人工温暖化実験の結果を多数比較し、自然生態系で観察されている温度上昇にともなう植物フェノロジー促進効果は、人工温暖化実験で得られた効果よりもずっと大きいことを明らかにした。これは、温暖化処理による温度以外の作用が影響したのかもしれない。温暖化実験は、温暖化による自然の変化を過小評価していることになる。温暖化実験で何か効果がみられた場合には、実際の温暖化が進行した際にはその効果がより顕著に現れると考えられる。自然の温暖化をより正確に再現できる温暖化実験を行うため

の解決策のひとつは、温度以外の条件への影響が少ない赤外線ヒーターを用いる方式である。しかし、これは電源等の設備投資や機器の保守に大きな費用がかかる極域・高山域などの遠隔地では非常に難しい。

もうひとつの解決策は、OTC による温度以外の条件への影響自体も人工的に操作することにより、温度上昇による効果とそれ以外の作用による効果を分離することである。OTC がもたらす積雪量の変化については、このような検討がいくつかなされている。カナダの森林限界における実験 (Danby and Hik, 2007) では、OTC を通年設置することで温度上昇と積雪減少の両方をもたらす実験区と、OTC を夏の生育期にのみ設置することで温度上昇のみをもたらす実験区が用意され、温度と積雪の効果の分離が試みられた。その結果、針葉樹稚樹の成長は、温暖・消雪区、温暖区、対照区の順に高く、温度上昇と積雪減少がどちらも針葉樹の成長を促進することが確かめられた。山岳域・極域で積雪量を操作した研究のレビュー (Wipf and Rixen, 2010) によれば、そのうちの 14 の実験では、夏の温度上昇と冬の積雪量変化を分離して比較できるデザインになっており、それぞれの効果が検討されているようだ。

VI. まとめ：今後の課題

今後の山岳域・極域の温暖化実験では、赤外線ヒーター等の能動的装置の利用によって OTC で調べられてきた温暖化効果の再検証を行っていくこと、OTC による温度上昇の効果を、風や積雪を含むさまざまな環境要因・生物要因を変化させてしまう効果からできるだけ分離させていくことが、課題としてあげられる。そのためには風遮蔽処理や積雪量増減処理のように、OTC 設置による温暖化以外の効果を検討できるような実験処理を組み合わせることが有効になるだろう。また、多くの実験によって植物の群集組成や純生産量の変化が明らかになってきた一方で、植物以外の生物に与える影響の検討は遅れている。温暖化は、生産者である植物を変化させることで、消費者である動物群集や、分解者あるいは消費者としても

ふるまう菌・微生物群集にどのような影響を与えるのだろうか。そのことによって温暖化が生物多様性や物質循環の全体の様相にどのような影響を与えるのかを明らかにすることも、重要な課題としてあげられる。

謝 辞

本稿は、2010～2014年度文部科学省特別教育研究経費「地球環境再生プログラム—中部山岳地域の環境変動の解明から環境資源再生をめざす大学間連携事業—」および、環境省環境研究総合推進費S-8（温暖化影響評価・適応政策に関する総合的研究）の支援によって執筆された。

文 献

- Alward, R.D. (1999): Grassland vegetation changes and nocturnal global warming. *Science*, **283**, 229–231.
- Arft, A., Walker, M., Gurevitch, J., Alatalo, J., Bret-Harte, M., Dale, M., Diemer, M., Gugerli, F., Henry, G. and Jones, M. (1999): Responses of tundra plants to experimental warming: meta-analysis of the international tundra experiment. *Ecological Monographs*, **69**, 491–511.
- Aronson, E.L. and McNulty, S.G. (2009): Appropriate experimental ecosystem warming methods by ecosystem, objective, and practicality. *Agricultural and Forest Meteorology*, **149**, 1791–1799.
- Bert, B., Stef, W., Peter, M.v.B., Inger Greve, A., Pernille Bronken, E., Johan van, B., Maarten de, K., Jaap van, R. and Jelte, R. (2012): Range shifts and global warming: ecological responses of *Empetrum nigrum* L. to experimental warming at its northern (high Arctic) and southern (Atlantic) geographical range margin. *Environmental Research Letters*, **7**, 025501.
- Bokhorst, S., Huiskes, A., Convey, P., Sinclair, B.J., Lebouvier, M., Vijver, B. and Wall, D.H. (2011): Microclimate impacts of passive warming methods in Antarctica: Implications for climate change studies. *Polar Biology*, **34**, 1421–1435.
- Danby, R.K. and Hik, D.S. (2007): Responses of white spruce (*Picea glauca*) to experimental warming at a subarctic alpine treeline. *Global Change Biology*, **13**, 437–451.
- Elmendorf, S.C., Henry, G.H.R., Hollister, R.D., Björk, R.G., Björkman, A.D., Callaghan, T.V., Collier, L.S., Cooper, E.J., Cornelissen, J.H.C., Day, T.a., Fosaa, A.M., Gould, W.a., Grétarsdóttir, J., Harte, J., Hermanutz, L., Hik, D.S., Hofgaard, A., Jarrad, F., Jónsdóttir, I.S., Keuper, F., Klanderud, K., Klein, J.a., Koh, S., Kudo, G., Lang, S.I., Loewen, V., May, J.L., Mercado, J., Michelsen, A., Molau, U., Myers-Smith, I.H., Oberbauer, S.F., Pieper, S., Post, E., Rixen, C., Robinson, C.H., Schmidt, N.M., Shaver, G.R., Stenström, A., Tolvanen, A., Totland, O., Troxler, T., Wahren, C.-H., Webber, P.J., Welker, J.M. and Wookey, P.a. (2012): Global assessment of experimental climate warming on tundra vegetation: Heterogeneity over space and time. *Ecology Letters*, **15**, 164–175.
- Engel, E.C., Weltzin, J.F., Norby, R.J. and Classen, a.T. (2009): Responses of an old-field plant community to interacting factors of elevated [CO₂], warming, and soil moisture. *Journal of Plant Ecology*, **2**, 1–11.
- Fukuyo, S., Kurihara, M., Nakashinden, I., Kimura, K., Iijima, Y., Kobayashi, Y., Masuzawa, T., Yamamoto, S., Morimoto, M. and Kouyama, T. (1998): Short-term effects of wind shield on phenology and growth of alpine plants in Mount Kiso-Komagatake, central Japan. *Proceedings of the NIPR Symposium on Polar Biology*, **11**, 147–158.
- Hoffmann, A.a., Camac, J.S., Williams, R.J., Papst, W., Jarrad, F.C. and Wahren, C.-H. (2010): Phenological changes in six Australian subalpine plants in response to experimental warming and year-to-year variation. *Journal of Ecology*, **98**, 927–937.
- Hudson, J.M.G., Henry, G.H.R. and Cornwell, W.K. (2011): Taller and larger: Shifts in Arctic tundra leaf traits after 16 years of experimental warming. *Global Change Biology*, **17**, 1013–1021.
- Hunt, E. and Jaffe, M. (1980): Thigmomorphogenesis: The interaction of wind and temperature in the field on the growth of *Phaseolus vulgaris* L. *Annals of Botany*, **45**, 665–672.
- Iguchi, J., Ohmori, H., Ohmura, A., Suzuki, K., Furuta, K., Yagi, H., Nakashinden, I., Kimura, K. and Sugai, T. (1998): Experimental studies on vegetation changes due to climate warming at the side of Mt. Norikura, central Japan. A preliminary report. *Bulletin of the Department of Geography, University of Tokyo*, **30**, 17–26.
- Jassey, V.E.J., Chiapusio, G., Gilbert, D., Buttler, A., Toussaint, M.-L. and Binet, P. (2011): Experimental climate effect on seasonal variability of polyphenol/phenoloxidase interplay along a narrow fen-bog ecological gradient in *Sphagnum fallax*. *Global Change Biology*, **17**, 2945–2957.
- Klein, J.A., Harte, J. and Zhao, X.-Q. (2004): Experimental warming causes large and rapid species loss, dampened by simulated grazing, on the Tibetan Plateau. *Ecology Letters*, **7**, 1170–1179.
- Kudo, G. and Suzuki, S. (2003): Warming effects on growth, production, and vegetation structure of alpine shrubs: A five-year experiment in northern Japan. *Oecologia*, **135**, 280–287.
- Kudo, G., Kimura, M., Kasagi, T., Kawai, Y. and Hirao, A.S. (2010): Habitat-specific responses of alpine plants to climatic amelioration: Comparison of fell-field to snowbed communities. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, **42**, 438–448.

- Lawton, R.O. (1982): Wind stress and elfin stature in a montane rain forest tree: An adaptive explanation. *American Journal of Botany*, **69**, 1224-1230.
- Luo, Y., Wan, S., Hui, D. and Wallace, L.L. (2001): Acclimatization of soil respiration to warming in a tall grass prairie. *Nature*, **413**, 622-625.
- Marion, G.M., Henry, G.H.R., Freckman, D.W., Johnstone, J., Jones, G., Jones, M.H., Levesque, E., Molau, U., Molgaard, P., Parsons, A.N., Svoboda, J. and Virginia, R.A. (1997): Open-top designs for manipulating field temperature in high-latitude ecosystems. *Global Change Biology*, **3**, 20-32.
- Miller-Rushing, A.J. and Primack, R.B. (2008): Global warming and flowering times in Thoreau's concord: A community perspective. *Ecology*, **89**, 332-341.
- Nakashinden, I., Masuzawa, T., Fukuyo, S., Yamamoto, S., Iijima, Y., Mizuno, K., Kobayashi, S., Yamamoto, T., Machida, H. and Takaoka, S. (1997): A preliminary report on phenological monitoring using experimental chambers in Mt. Kisokomagatake, central Japan. *Proceedings of the NIPR Symposium on Polar Biology*, **10**, 196-204.
- Nybakken, L., Sandvik, S.M. and Klanderud, K. (2011): Experimental warming had little effect on carbon-based secondary compounds, carbon and nitrogen in selected alpine plants and lichens. *Environmental and Experimental Botany*, **72**, 368-376.
- Oberbauer, S.F., Tweedie, C.E., Welker, J.M., Fahnestock, J.T., Henry, G.H.R., Webber, P.J., Hollister, R.D., Walker, M.D., Kuchy, A., Elmore, E. and Starr, G. (2007): Tundra CO₂ fluxes in response to experimental warming across latitudinal and moisture gradients. *Ecological Monographs*, **77**, 221-238.
- Ohmori, H., Iguchi, J.H., Ohta, T., Terazono, A. and Hikita, K. (2004): Experimental research on vegetation response to artificial warming on a mid-latitude high mountain, central Japan. *Geographical Review of Japan*, **77**, 301-320.
- Reth, S., Graf, W., Reichstein, M. and Munch, J.C. (2009): Sustained stimulation of soil respiration after 10 years of experimental warming. *Environmental Research Letters*, **4**, 024005.
- Sanz-elorza, M., Dana, E.D., Gonzalez, A. and Sobrino, E. (2003): Changes in the high-mountain vegetation of the central Iberian peninsula as a probable sign of global warming. *Annals of Botany*, **92**, 273-280.
- Shaver, G.R., Canadell, J., Chapin, F.S., Gurevitch, J., Harte, J., Henry, G., Ineson, P., Jonasson, S., Melillo, J., Pitelka, L. and Rustad, L. (2000): Global Warming and terrestrial ecosystems: A conceptual framework for analysis. *BioScience*, **50**, 871-882.
- Sierra-Almeida, A. and Cavieres, L.a. (2010): Summer freezing resistance decreased in high-elevation plants exposed to experimental warming in the central Chilean Andes. *Oecologia*, **163**, 267-276.
- Sternberg, M., Brown, V., Masters, G. and Clarke, I. (1999): Plant community dynamics in a calcareous grassland under climate change manipulations. *Plant Ecology*, **143**, 29-37.
- Suzuki, S. and Kudo, G. (1997): Short-term effects of simulated environmental change on phenology, leaf traits, and shoot growth of alpine plants on a temperate mountain, northern Japan. *Global Change Biology*, **3**, 108-115.
- Suzuki, S. and Kudo, G. (2000): Responses of alpine shrubs to simulated environmental change during three years in the mid-latitude mountain, northern Japan. *Ecography*, **23**, 553-564.
- Taguchi, Y. and Wada, N. (2000): Variations of leaf traits of an alpine shrub *Sieversia pentapetala* along an altitudinal gradient and under a simulated environmental change. *Polar Bioscience*, **14**, 79-87.
- Wada, N. (2000): Responses of floral traits and increase in female reproductive effort to a simulated environmental amelioration in a hermaphrodite alpine dwarf shrub, *Sieversia pentapetala* (Rosaceae). *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, **32**, 208-211.
- Wada, N., Shimono, M., Miyamoto, M. and Kojima, S. (2002): Warming effects on shoot developmental growth and biomass production in sympatric evergreen alpine dwarf shrubs *Empetrum nigrum* and *Loiseleuria procumbens*. *Ecological Research*, **17**, 125-132.
- Walker, M.D., Walker, D.A., Welker, J.M., Arft, A.M., Bardsley, T., Brooks, P.D., Fahnestock, J.T., Jones, M.H., Losleben, M., Parsons, A.N., Seastedt, T.R. and Turner, P.L. (1999): Long-term experimental manipulation of winter snow regime and summer temperature in arctic and alpine tundra. *Hydrological Process*, **13**, 2315-2330.
- Whitehead, F. (1962): Experimental studies of the effect of wind on plant growth and anatomy. *New Phytologist*, **61**, 59-62.
- Wipf, S. and Rixen, C. (2010): A review of snow manipulation experiments in Arctic and alpine tundra ecosystems. *Polar Research*, **29**, 95-109.
- Wolkovich, E.M., Cook, B.I., Allen, J.M., Crimmins, T.M., Betancourt, J.L., Travers, S.E., Pau, S., Regetz, J., Davies, T.J., Kraft, N.J.B., Ault, T.R., Bolmgren, K., Mazer, S.J., McCabe, G.J., McGill, B.J., Parmesan, C., Salamin, N., Schwartz, M.D. and Cleland, E.E. (2012): Warming experiments underpredict plant phenological responses to climate change. *Nature*, **485**, 494-497.
- 財城真寿美・塚田友二・福興 聡・GENET (2003): 温暖化実験で生じた高山植物分布の変化: 中央アルプス木曽駒ヶ岳を例として. GIS: 理論と応用, **11**, 145-153. [Zaiki, M., Tsukada, Y., Fukuyo, S. and GENET (2003): Change in alpine plant distribution during artificial warming experiment at Mt. Kisokomagatake, central Japan. *Theory and Applications of GIS*, **11**, 145-153. (in Japanese with English abstract)]