

F-052 生物相互作用に着目した高山・亜高山生態系の脆弱性評価システムの構築に関する研究

(1) 八甲田山系における高層湿原生態系の研究

東北大学大学院生命科学研究科

占部城太郎・彦坂幸毅・河田雅圭

〈研究協力者〉 東北大学大学院生命科学研究科

及川真平・小泉やよい・松島野枝

神山千穂・鈴木孝男・八神遙介

高橋彰子・加藤聡史・米倉浩二

長田典之

平成17年～19年度合計予算額 55,532千円

(うち、平成19年度予算額 15,744千円)

※上記の合計予算額には間接経費 21,815千円を含む

〔要旨〕高山・亜高山生態系脆弱性の解明へのアプローチとして、高層湿原植物群落と山岳湖沼生物群集を対象に研究を行った。高層湿原植物群落については、異なる標高に成立する高層湿原を対象に植物種間の資源をめぐる競争と獲得した資源の利用について比較解析を行った。その結果、高層湿原の植物群集構造は標高によって異なり、高標高では常緑種の種数やバイオマス占有率が高いことを明らかにした。さらに、常緑種は落葉種が展葉していない雪解け後に多くの光を獲得し、落葉種と同等の光獲得効率を持つことが明らかとなった。これらの結果から、常緑種は落葉種の生育期間が短いほど相対的に有利になり、高標高でバイオマスが多いことが示唆された。温暖化により融雪が早まり生育期間が延長されれば、常緑種は相対的に不利になり、存続が危ぶまれる種も出現することが危惧された。

山岳湖沼については、水質と生物群集の把握を行うとともに、高山特有の生物群集の成立に支配的な影響を及ぼす環境要因の抽出を行った。調査を行った高山・亜高山帯湖沼の多くは平地湖沼に比べ貧栄養であったが、リンに比べ窒素が多く、その原因として大気降下物による負荷の可能性が伺われた。動物プランクトン群集は*D. dentifera*など平地湖沼には分布していない少数の大型動物プランクトン種によって構成されていた。これら調査湖沼の比較解析から、温暖化にともなって動植物プランクトンともに生物量は増加すること、ただし高山湖沼特有の生物群集は温度上昇よりもむしろその間接効果である魚類の分布拡大や植生・土地利用に起因する栄養状態の変化により大きな影響を受けることが示唆された。また、側所的に分布する近縁2種が温暖化により接触するようになった場合、中立形質以外の適応的な形質の浸透により高緯度・高標高に分布する生物種が消滅して行く危険性も示唆された。湖沼など不連続分布している生態系では、温暖化に際して、特に魚類など自然分布していない生物の人為的移動が深刻な影響を及ぼすことを指摘した。

〔キーワード〕温暖化、湿原群落、種間相互作用、高山植物、湖沼

1. はじめに

人間活動の高まりに伴って、大気CO₂上昇や温暖化といった地球規模の変動環境が危惧されていると同時に、生物進化史上かつてないほどの勢いで生物多様性の脆弱化が進行している。特に、高山・亜高山生態系は我が国の重要な景観・観光資源であるとともに遺存種など特有の生物種も多く、高山・亜高山生態系の脆弱性が繰り返し指摘されてきたが、その資源利用効率や遺伝空間構造、種間相互作用など生物多様性を維持する生態系過程は殆ど判っていない。高山・亜高山生態系の脆弱性や地球環境変化に対する応答を予測するためには、生物多様性とそれを維持している種間相互作用を包括的にとらえ、水系をも含めた景観としての総合的な研究調査が必要である。

温度は生物の分布を決定する最も重要な要因の一つである。日本列島では100km北上すると平均気温が約1℃低下する。平均気温が3℃上昇すれば、植生帯が300km北上すると期待されるが、これは気温変化が極めて緩やかに起きるときの場合である。植生の移動は極めて遅く、温暖化の進行についていけるとは限らない¹⁾。これまで地球は温暖化と寒冷化を繰り返しているが、現在の温暖化の進行速度はこれまでのどの温暖化よりも速い。植物がその変化に合わせて移動できなければ、地球上の植生は壊滅的な打撃を受ける可能性もある。植物個体は動けないため、長距離の移動はもっぱら花粉と種子に依存する。植生が温暖化とともに進行するためには、適地で子孫が定着するまで種子親・花粉親が温暖化に耐えることが必要である。このため現存する植物群集が温暖化にどの程度耐え得るのかを調べることは、生態系の温暖化応答を予測する上で重要である。

高山地帯は、寒冷な気候と平地からの隔離により遺存種など特有の生物種が分布している。我が国における高山帯の生物相については、例えば植物についてはよく把握されているが、水生生物については明らかでない。湖沼の生物相や群集構造は、水深・面積などの湖盆形態のほか、生産量を決める栄養塩負荷量や魚類による捕食圧など種間相互作用によって形成されることが知られている²⁾。近年では、これら湖沼の内部環境に加え、近隣湖沼からの移動・分散が淡水生物の分布や群集構造に強い影響を及ぼすことが指摘されている³⁾。高山湖沼は集水域に人為的影響がないため貧栄養であり、平地湖沼と隔離し魚類等の大型水生動物の分布も限られているため遺存種を含む特有の群集構造を形成している可能性がある。我が国の平地湖沼では人為的かく乱の影響が大きく、山岳地帯は水生生物にとってもリフュージアとして機能する重要な生態系であるかも知れない。しかし、近年懸念されている地球温暖化は、温度上昇そのものに加え、周囲植生の変化や積雪・結氷の減少による生育期間の短縮、平地湖沼からの魚類等の侵入により、高山湖沼の生物環境に大きな変化を与える可能性がある。

本研究では、高山・亜高山生態系脆弱性の解明へのアプローチとして、高層湿原における植物群集と高山湖沼を対象に調査・研究を行った。高層湿原植物群集を対象にした研究では、標高傾度を利用した比較解析とオープントップチェンバーを用いた野外実験から温暖化影響を解析した。高山湖沼については、湖沼の緯度・標高や立地環境と生物群集との関係を解析し、生物群集に支配的な影響を及ぼす環境要因を抽出することにより高山・亜高山帯の湖沼生態系に及ぼす温暖化影響の評価を行った。さらに、これらの結果をもとにシミュレーションモデルを構築し、特に緯度・経度に沿って側所的に分布する近縁2種の分布が温暖化にどのような影響を受けるかについて詳細な検討を行った。

(1) 温暖化が高層湿原植物群集に与える影響の研究

2. 研究目的

植物群集の温暖化応答の予測には、緯度・標高傾度や温暖化処理によってどのように種組成が異なるかを調べるのが最初のステップである。しかし、種組成を比較するだけでは、研究対象となった植物群集がどのように変化することは予測できても、「なぜそのように変化するのか」まではわからない。他の植物群集にも適用可能な、普遍的な予測をするためには、変化のプロセスやメカニズムを解明することが必要である。

我々は植物の資源獲得と利用に着目した。温暖化などの環境変化は、光合成速度などの生理機能や葉の空間配置などの形態的特性の変化を介して植物の物質生産に影響を与えるであろう。特に、植物群集の中では、形態特性の変化は光や栄養塩をめぐる資源獲得競争が大きな影響をもつであろう。本研究では、物質生産（保有バイオマスあたりの物質生産速度）を資源獲得効率（保有バイオマスあたりの資源獲得速度）と資源利用効率（獲得資源量あたりの生産量）の積として解析する。資源獲得競争の優劣は資源獲得効率によって、生理機能の優劣は資源利用効率によって評価することができる。研究対象とする資源は、植物の物質生産を律速することが多い光と窒素である。

本研究では温暖化応答の解明にあたり二つのアプローチをとった。一つは環境傾度に沿った調査を行うことである。この方法には、長期間の気候の影響を見ることができるという利点があるが、温度以外の効果を排除できないという欠点もある。そこでもう一つのアプローチとして、オープントップチャンバー（開放型人工温室）を湿原に設置し、その後の変化の追跡を行った。

3. 研究方法

1) 光獲得競争の解析

八甲田山系において、2005年8月から2008年10月にかけて、調査地点を南駒込山湿原（標高590m）に二つ、田代平湿原（標高590m）に三つ、高田谷地湿原（標高1030m）に四つ、田茂菰湿原（標高1290m）に四つ設置した。各調査地点には、50×50cmの方形区を設定した。2005年、地上部の現存量が最大になる8月に、各方形区を4等分した（副方形区）後、各副方形区に生育している植物の地上部を地際で刈り取り、実験室に持ち帰った。実験室では植物を種別、器官別に分け、さらに高さ5cmごとに切り分け、70℃で数日間乾燥させた。これらの試料とは別に、各方形区の近傍で各種の葉を異なる高さ（20cm間隔）から採取し、スキャナで取り込んだ後、乾燥させた。このサンプルから葉面積あたりの葉重を求め、層別刈り取りサンプルの葉面積推定に用いた。これらのデータから、各種の葉面積の垂直分布を推定し、各種の光獲得量を求めた。

2008年には、各調査地点において、各出現種のフェノロジーの追跡調査を行い、種毎に、葉の高さ、葉面積の季節変化量を測定した。8月に対する相対値から、2005年の刈取データをもとに葉面積の垂直分布の季節変化を種毎に推定し、一年を通した各種の光獲得量の積算値を求めた。

各種の光獲得量はAnten⁴⁾の方法に従って計算した。ここでは、異なる標高に成立する高層湿原植物群集について、その種組成および群落構造と、共存する各種の光獲得効率の解析を行った結果を報告する。なお、光獲得効率はそれぞれ、2005年8月に測定した瞬間光獲得効率（地上部乾燥重量あたりの8月時の光獲得量）と、2008年の一年を通して測定した年光獲得効率（地上部乾燥重

量あたりの一年を通じた積算光獲得量)とした。

標高間で、出現種を以下の三つの機能型 (functional type) によって分類し、これらの光をめぐる競争関係を比較した。①常緑/落葉種、②木本/草本種、③葉の水平面に対する傾きの異なる種である。なお、①と②は多くの先行研究で用いられてきた機能型分類であり、③は従来の機能型であるイネ科型草本と広葉型草本の分類よりも、より受光に関わる機能に基づく分類として着目した。また、各標高において、出現種を分布する標高域によって分類し、低標高に出現域をもつ種と、高標高に出現域をもつ種、および全標高に出現もつ種間の光をめぐる競争関係を比較した。

2) 窒素獲得競争の解析

調査は、青森県八甲田山系の田茂范湿原 (標高1290 m) と南駒込山湿原 (標高590 m) で行った。それぞれの湿原に、1 m x 1 mのコドラートを8つ作成した。両湿原で優占し、同所的に生育する3種の多年生草本 (イネ科ヌマガヤ、カヤツリグサ科ワタスゲ、ユリ科ショウジョウバカマ) を対象とした。いずれの種も個体の識別は困難であるため、ヌマガヤとショウジョウバカマは1シュート (1本の茎上に着く地上部器官全て)、ワタスゲはサブコドラート (10 cm x 10 cm内に含まれる地上部器官全て) を測定単位とした。

各コドラートにおいて、1シュートのヌマガヤとショウジョウバカマを選出し、個葉毎に識別用のラベルをとりつけ、葉長と葉幅、茎長と茎の地際径、花茎長と花茎の地際径の測定を毎月行った。また、各コドラートに1つのサブコドラートを設置し、ワタスゲの葉に識別用のラベルをとりつけ、葉長と葉幅、花茎長と花茎の地際径の測定を毎月行った。

毎月1回、コドラートの近隣から追跡植物とほぼ同じサイズのヌマガヤとショウジョウバカマをそれぞれ8シュート採取し、葉面積、葉長、葉幅、茎長、茎の地際径、花茎長、花茎の地際径を測定した。また、同様にサブコドラート (10 cm x 10 cm) を8つ採取し、そこに含まれるワタスゲの葉面積、葉長、葉幅、花茎長、花茎の地際径を測定した。葉面積の測定は、スキャン後、NIH Image (The U.S. National Institutes of Health; <http://rsb.info.nih.gov/nih-image/>) を用いて行った。全ての器官を乾燥機で十分に乾燥させた後、器官毎に乾燥重量を測定した。全ての器官を粉碎した後、NC分析器 (Sumigraph NC-80, Sumika-Bunseki, Osaka, Japan) を用いて窒素濃度を測定した。また、追跡個体の枯葉を随時回収し、その窒素濃度の測定を行った。

追跡植物の葉のバイオマス (乾燥重量) を非破壊的に推定するために、採取植物で得られた葉長、葉幅と葉バイオマスのアロメトリー式を用いた。同様にして、追跡植物の茎と繁殖器官のバイオマスは、採取植物から得られた茎長、茎の地際径と茎バイオマス、花茎長、花茎の地際径と繁殖器官バイオマスのアロメトリー式を用いて推定した。追跡植物の各器官の窒素含量は、推定された各器官のバイオマスと、採取植物で測定した各器官の窒素濃度をかけることによって推定した。

全ての葉、茎、繁殖器官について月毎にバイオマス (乾燥重量) と窒素含量を推定し、シュート (ワタスゲの場合はサブコドラート) 毎に合計して、シュートあたりのバイオマスと窒素含量を推定した。月間のバイオマスの増加を1年にわたり積算したものを、年間の地上部成長量とした。また、月間の窒素含量の減少を1年にわたり積算したものを、年間の地上部窒素損失量とした。定常状態を仮定し、年間の地上部窒素損失量 = 年間の地上部窒素獲得量とした。ショウジョウバカ

マとワタスゲは2006年の最後の調査において葉の生存が確認されたが、2006年春と同じ現存量になると仮定して計算を行った。

3) 温暖化実験

2005年6月に、東北大学八甲田山植物園内の酸ヶ湯湿原に6基のオープントップチャンバー (OTC) を設置した。OTCは1×1×1mの鉄パイプ枠に厚さ0.1mmの透明ビニールシートを被せたもので、頂部に60×60cmの穴を空けることにより外気との連絡を保っている。OTCはヌマガヤが優占する群落に二基、ワタスゲが優占する群落に二基、エゾホソイが優占する群落に二基を設置した。さらに、各OTCの横にコントロールとしてのコドラートを設定し、四隅を塩化ビニルパイプでマーキングした。OTCは冬期の積雪圧に耐えられないため毎年10月末に撤去し、次年6月初頭に設置するというサイクルを繰り返した。

OTCおよびコントロールコドラート内の植生を非破壊的に継続評価するために、ポイントフレーム法による植物量追跡を行った。これは、5cm間隔の穴のあいた透明アクリルで作った二枚の板を群落直上に置き、上からグラスファイバー製の棒を穴に差し込み、さらに群落へ落とし、棒が植物に触れた場合、触れた植物の種と高さを記録するものである。今回の実験では一つの穴で植物が触れてもさらに棒を差し込んでさらに触れる植物がないかを探索した。測定は3つのペア（ヌマガヤ群落、ワタスゲ群落、エゾホソイ群落それぞれにつき1つのOTCと1つのコントロール）を対象とし、2005年7月上旬から3週間置きに9月中旬まで、さらに2007年8月に一度行った。

ポイントフレーム法の精度を評価するため、(1)の光獲得競争の解析において用いたコドラートのうち、南駒込山、高田谷地、田茂菰湿原からそれぞれ1コドラートずつ選び、刈り取り前にポイントフレーム法による植物量調査を行い、刈り取り結果との比較を行った。

4. 結果・考察

1) 光獲得競争の解析

a. 群落構造と標高

群落構造と標高の関連について解析を行った。表1-1に、8月時の各標高の方形区における群落高、群落バイオマス（土地面積あたりの合計地上部乾燥重量）、葉面積指数（土地面積あたりの葉面積）およびコドラート内の出現種数を示す。標高590mのコドラートでは、標高1290mのコド

表1-1 各標高の方形区の群落最大高、群落平均高、地上部バイオマス（土地面積あたりの合計地上部乾燥重量）、葉面積指数（土地面積あたりの葉面積）、出現種数の平均値。（）内は標準偏差を示す、590mでn=5、1030mと1290mではn=4。田代平湿原、南駒込山は同一標高（590m）として一つにまとめた。

標高 (m)	群落最大高 (cm)	群落平均高 (cm)	群落バイオマス (g/m ²)	葉面積指数 (m ² /m ²)	出現種数
590	53.5 (20.3)	17.72 (9.00)	376.77 (188.51)	4.80 (1.68)	13 (4)
1030	53.8 (20.7)	14.14 (4.21)	236.07 (93.05)	3.18 (1.35)	14 (3)
1290	23.8 (5.4)	6.91 (3.24)	238.96 (50.32)	4.04 (0.95)	14 (2)

ラートに比べ、群落高、群落バイオマスおよび葉面積指数が高い傾向にあった。8月の日平均気温は、標高590mで22.1度、1030mで20.3度、1290mで19.0度であった。また、積雪期間は、標高590m

で212日間、1030mで188日間、1290mで170日間であった。表1-2に、各標高における出現種とそれらの機能型および出現頻度を示す。いずれの標高でも優占種はヌマガヤであったが、種組成は標高によって異なった。ミヤマヌノハナヒゲ、キンコウカ、ネバリノギラン、ワタスゲ、モウセンゴケなどはいずれの標高でも高頻度で出現したが、590mまたは1290mに出現しない種も多かった。また、葉の傾きは、同種であっても出現コードラートによって異なった。

表1-2 三標高の湿原に出現した維管束植物の機能型および調査コードラート出現頻度。葉の傾きは出現コードラートによって異なるため、その標高で観察された葉の傾きを全て表す。葉の傾きは、水平面から0-30度を(X)、30-60度を(Y)、60-90度を(Z)で表記。出現頻度は、観察のみを(+)、コードラート1つに出現を(1)、コードラート2つに出現を(2)、コードラート3つに出現を(3)、コードラート4つ以上に出現を(4)で表記。田代平湿原、南駒込山は同一標高(590m)として一つにまとめた。なお、本研究では一つの湿原を低木林に囲まれた部分を単位としている。例えば、田代平では田代平湿原の北西部でしか調査を行っていない。このためここでの出現種が該当湿原の全フロラを示すわけではない。

学名	出現種 和名	機能型 常緑/落葉	機能型 木本/草本	低標高		中標高		高標高	
				葉角	出現頻度	葉角	出現頻度	葉角	出現頻度
1 <i>Epipactis thunbergii</i>	カキラン	落葉	草本	Y	1				
2 <i>Hemerocallis dumortieri</i>	ゼンテイカ	落葉	草本	X	1				
3 <i>Pogonia japonica</i>	トキシウ	落葉	草本	Z	2				
4 <i>Triglochin palustris</i>	ホソバノシバナ	落葉	草本	Z	1				
5 <i>Betula alleghaniensis</i>	キハダ	落葉	木本	Y	1				
6 <i>Larix kaempferi</i>	カラマツ	落葉	木本	Y	1				
7 <i>Myrica gale</i>	ヤチヤナギ	落葉	木本	Y	4				
8 <i>Andromeda polifolia</i>	ヒメシヤクナグ	常緑	木本	Y	2				
9 <i>Ilex crenata</i>	ハイイヌツゲ	常緑	木本	X,Y	2				
10 <i>Inula ciliaris</i>	ミズギク	落葉	草本	X	1	-	+		
11 <i>Ixeridium dentatum</i>	オゼニガナ	落葉	草本	Y	1	-	+		
12 <i>Malaxis paludosa</i>	ヤチラン	落葉	草本	-	+	Y	1		
13 <i>Phragmites australis</i>	ヨシ	落葉	草本	Y,Z	2	Z	1		
14 <i>Rhynchospora alba</i>	ミカヅキグサ	落葉	草本	Z	1	Z	1		
15 <i>Sanguisorba tenuifolia</i>	ナガボノシロワレモコウ	落葉	草本	X,Y	4	X	4		
16 <i>Rhododendron molle</i>	レンゲツツジ	落葉	木本	X	2	-	+		
17 <i>Aletris foliata</i>	ネバリノギラン	落葉	草本	Y	1	X	2	Y	1
18 <i>Carex omiana</i>	カワズスゲ	落葉	草本	Y	1	Y	2	Y	3
19 <i>Drosera rotundifolia</i>	モウセンゴケ	落葉	草本	X,Y	3	X,Y,Z	4	Y,Z	2
20 <i>Hosta sieboldii</i>	タチギボウシ	落葉	草本	X,Z	2	-	+	Y	2
21 <i>Moliniopsis Japonica</i>	ヌマガヤ	落葉	草本	Y,Z	4	Y,Z	4	Y,Z	4
22 <i>Narthecium asiaticum</i>	キンコウカ	落葉	草本	Z	2	Z	1	Z	3
23 <i>Parnassia palustris</i>	ウメバチソウ	落葉	草本	X,Y	4	X	4	-	+
24 <i>Platanthera tipuloides</i>	コバノトンボソウ	落葉	草本	-	+	-	+	X	2
25 <i>Rhynchospora yasudana</i>	ミヤマヌノハナヒゲ	落葉	草本	Z	2	Z	2	Y,Z	2
26 <i>Sieversia pentapetala</i>	チングルマ	落葉	木本	-	+	X,Y	3	X	4
27 <i>Eriophorum vaginatum</i>	ワタスゲ	常緑	草本	Z	1	Y	2	Y,Z	3
28 <i>Helonias orientalis</i>	ショウジョウバカマ	常緑	草本	X,Z	3	Y	2	Y	2
29 <i>Vaccinium oxycoccus</i>	ツルコケモモ	常緑	木本	X	1	X,Y	4	X	4
30 <i>Hypericum senanense</i>	イワオトギリ	落葉	草本	-	+	-	+	X	1
31 <i>Nephrophyllidium crista galli</i>	イワイチヨウ	落葉	草本			Z	2	Y	1
32 <i>Solidago virgaurea</i>	オオアキノキリンソウ	落葉	草本			Y	1	-	+
33 <i>Carex blepharicarpa</i>	ショウジョウスゲ	常緑	草本			X	1	Y	1
34 <i>Coptis trifolia</i>	ミツバオウレン	常緑	草本			X	1	X	3
35 <i>Schizocodon soldanelloides</i>	イワカガミ	常緑	草本			X	1	X	2
36 <i>Lycopodium sitchense</i>	タカネヒカゲノカズラ	常緑	木本			-	+	Y	4
37 <i>Juncus fauriensis</i>	ホソコウガイゼキショウ	落葉	草本			Z	1		
38 <i>Scheuchzeria palustris</i>	ホロムイソウ	落葉	草本			Z	1		
39 <i>Trientalis europaea</i>	ツマトリソウ	落葉	草本			X	3		
40 <i>Primula nipponica</i>	ヒナザクラ	落葉	草本					X,Y	2
41 <i>Tilingia ajanensis</i>	シラネニンジン	落葉	草本					X	1
42 <i>Pinus pumila</i>	ハイマツ	常緑	木本					Y	1

次に、表1-2に示した機能型の分類に基づいて、それらの出現種数および8月時の地上部乾燥重量の解析を行った。図1-1と表1-3に、各標高における各機能型のコードラートあたりの出現種数と、

その機能型に属する種の合計地上部乾燥重量（以下、合計バイオマス）の解析結果を示す。常緑/落葉種間と木本/草本種間では、標高に関わらず、常緑種は落葉種に比べて、また木本種は草本種に比べて出現種数および合計バイオマスが低かった。標高間では、常緑種、特に常緑草本種の出現種数および合計バイオマスが高標高で高い傾向がみられた。

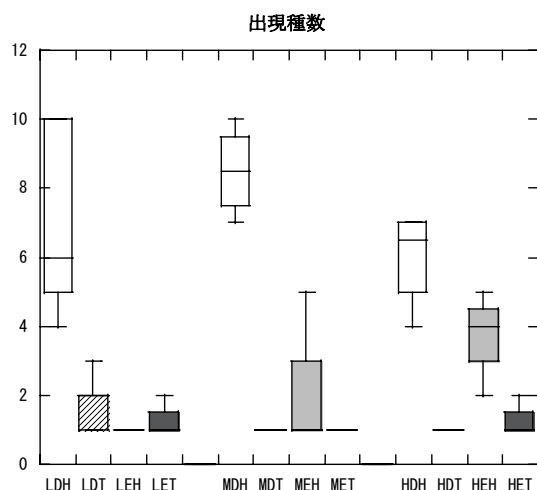


図1-1a

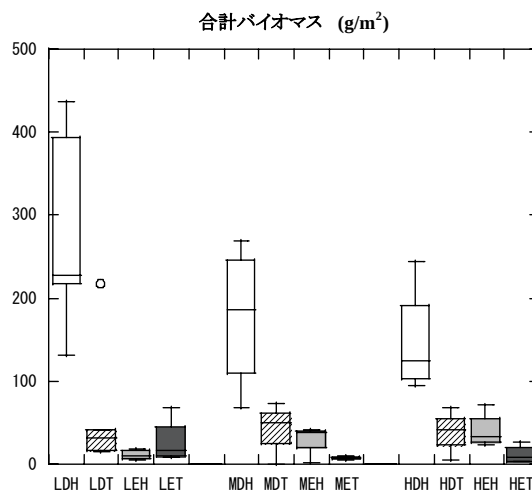


図1-1b

図1-1 各標高（L：低標高590m，M：中標高1030m，H：高標高1290m）における、落葉草本（DH）、落葉木本（DT）、常緑草本（EH）、常緑木本（ET）のコードあたり出現種数(a)と合計バイオマス(b)。各ボックスはデータの50%を囲み、ボックス中央ラインは変数中央値を示し、ボックス上下ラインは変数母集団の±25%限界を示す。各ボックス上下間のラインは、許容範囲内の最大値と最小値を示し、この範囲外にあるものは外れ値としてプロットで示す。ただし、許容範囲は、ボックスの長さの上下1.5倍とする。

表1-3 出現種数および合計バイオマスにおいて、一般化線形混合モデルを用いたAIC値の比較。

常緑/落葉種			木本/草本種		
model	species number	biomass (g/m ²)	model	species number	biomass (g/m ²)
NULL	136.38	337.4	NULL	142.9	328.4
altitude	140.13	340	altitude	146.79	330.4
evergreen	113.04	318.7	tree	106.18	312.6
altitude + evergreen	116.51	319.6	altitude + tree	109.86	313.5
altitude + evergreen + altitude*evergreen	112.33	317.9	altitude + tree + altitude*tree	111.09	316.4

これらの結果から、異なる標高において、各機能型の出現種数や合計バイオマスにいくつかの傾向があることが明らかになった。以下では、各機能型間の光をめぐる競争関係を定量化するために、各種の光獲得効率（地上部乾燥重量あたりの光獲得量）を求め、その解析を行った。

b. 各機能型間の光獲得競争

i. 8月時の瞬間光獲得効率

種によって瞬間光獲得効率は異なった。図1-2aに、各標高で得られた常緑/落葉種および木本/草本種の瞬間光獲得効率の結果を示す。解析結果は表1-4aに示す。標高に関わらず、常緑種は落

葉種に比べて、瞬間光獲得効率が低かった。また、木本種は落葉種に比べて、瞬間光獲得効率がマージナルに低い傾向があった。常緑種の瞬間光獲得効率が落葉種に比べて低い理由として、常緑種の葉が厚いことが考えられる。常緑種の比葉面積（葉重あたり葉面積）が低いことは一般的傾向として知られ⁵⁾、葉の物理的強度を高く保つために細胞壁などへ物質を多く投資した結果と考えられる⁶⁾。本研究においても、常緑種の比葉面積は、落葉種に比べて標高に関わらず低かった。また、木本種の瞬間光獲得効率が草本種に比べて低かった理由としては、木本種の茎が越冬するために、茎へのバイオマス投資が大きいことが考えられる。本研究でも、木本種の地上部乾燥重量に占める茎重の割合は、標高に関わらず草本種に比べて高かった。

標高間では、常緑種、特に常緑草本種の瞬間光獲得効率が高標高で高い傾向にあった。各機能型において、光獲得効率に見られるこれらの傾向は、図1-1a, bに示した種組成に見られる傾向に一致しており、このことは、8月時の光をめぐる競争関係が種組成に影響している可能性を示唆している。

ii. 一年を通じた年光獲得効率

種によってフェノロジーおよび年光獲得効率は異なった。図1-2bに、各標高で得られた常緑/落葉種および木本/草本種の年光獲得効率の結果を示す。解析結果は表1-4bに示す。標高に関わらず、常緑種は落葉種に匹敵する年光獲得効率を示した。これは、雪解け直後の春に展開していた常緑種の葉が、落葉種の葉が展開する前に強い光を受けていたことに起因していた。また、標高に関わらず、木本種は草本種に比べて、年光獲得効率が低かった。木本種は一度投資した茎を、何年間にもわたり長期的に使用し続けるため、毎年生産する茎の量は少なく、一度投資されるバイオマスあたりの光獲得量は、年光獲得効率よりも高くなることが考えられる。

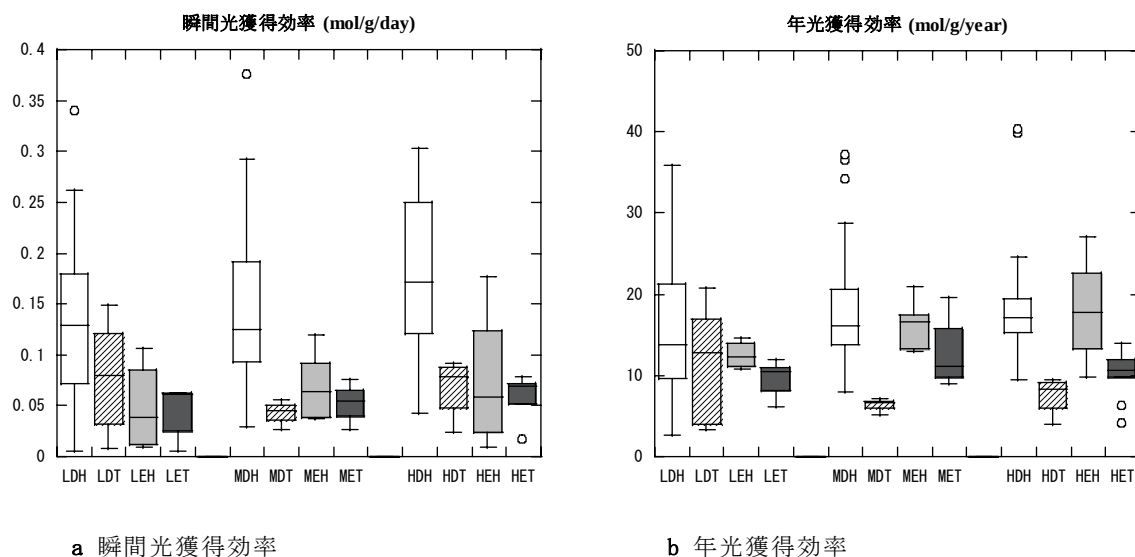


図1-2 各標高 (L: 低標高590m, M: 中標高1030m, H: 高標高1290m) における、落葉草本(DH)、落葉木本(DT)、常緑草本(EH)、常緑木本(ET)の瞬間光獲得効率(左図)と年光獲得効率(右図)。

標高間では、木本種、とくに落葉木本種の年光獲得効率が、高標高に比べて低標高で高い傾向に

あった。この傾向は、図1-1bに示した全バイオマスに見られる傾向には一致していないが、先行研究からは、温暖化時実験に伴う落葉木本種のバイオマスの増加が報告されている⁷⁾。好適期間の延長を伴う温暖な気候条件下では、落葉木本種は、好適期間の短い環境ストレス条件下に比べて、年単位の光獲得競争を有利に進めているのかもしれない。

表1-4 階層ベイズリングモデルによる光獲得効率の線形予測子の推定結果。事後分布の 95% 信頼区間にゼロを含まない（効果が明確な）推定結果を太字で示す。

a 瞬間光獲得効率

Predictor variable	Mean	0.025	0.975
intercept	-2.418	-3.030	-1.851
altitude:middle	0.308	-0.564	1.267
altitude:high	0.246	-0.607	1.158
angle:30-60	0.146	-0.279	0.561
angle:60-90	0.314	-0.085	0.715
evergreen	-1.115	-1.526	-0.725
tree	0.174	-0.533	0.218
altitude:m * angle:30-60	0.013	-0.557	0.559
altitude:m * angle:60-90	-0.337	-0.966	0.247
altitude:m * evergreen	0.824	0.230	1.367
altitude:m * tree	-0.651	-1.221	-0.078
altitude:h * angle:30-60	0.071	-0.487	0.669
altitude:h * angle:60-90	0.111	-0.503	0.711
altitude:h * evergreen	0.521	0.031	1.056
altitude:h * tree	-0.353	-0.897	0.222

b 年光獲得効率

Predictor variable	Mean	0.025	0.975
intercept	2.677	2.325	3.068
altitude:middle	0.242	-0.303	0.797
altitude:high	0.207	-0.335	0.764
angle:30-60	-0.014	-0.260	0.251
angle:60-90	-0.159	-0.402	0.121
evergreen	-0.067	-0.324	0.210
tree	-0.400	-0.676	-0.167
altitude:m * angle:30-60	-0.131	-0.489	0.194
altitude:m * angle:60-90	-0.186	-0.543	0.198
altitude:m * evergreen	0.192	-0.172	0.559
altitude:m * tree	-0.233	-0.616	0.165
altitude:h * angle:30-60	-0.015	-0.384	0.302
altitude:h * angle:60-90	0.037	-0.336	0.410
altitude:h * evergreen	0.175	-0.161	0.479
altitude:h * tree	-0.357	-0.707	-0.020

これらの結果から、常緑種は、落葉種が葉を展開する前の春先に多くの光を獲得し、落葉種に匹敵する年光獲得効率を有することが示された。しかし、春先に獲得した全ての光が光合成に利用されているかどうかには注意する必要がある。光利用効率（光獲得量あたりの光合成量）の季節変化や葉の寿命などのさらなる調査によって、常緑/落葉間の光獲得競争を、各種の形態的特性と生理的特性の両方面から解明したい。

c. 出現標高域の異なる種間の光獲得競争

表1-2に示した調査地の出現種は、それぞれ出現する標高が異なっていた。そこで、590mと1030mに出現する種を低標高種、590mと1030mと1290mに出現する種を全標高種、1030mと1290mに出現する種を高標高種とし、各種の光獲得効率の解析を行った。

i. 8月時の瞬間光獲得効率

解析結果を、図1-3aと表1-5aに示す。高標高では、全標高種の瞬間光獲得効率が、高標高種に比べて高く、また、中標高では、低標高種の瞬間光獲得効率が、全標高種と高標高種に比べてマージナルに高い傾向にあった。高標高と中標高では、より低い標高に分布域を持つ種が高い瞬間光獲得効率を持つ傾向にあることが示された。この主な理由として、より低い標高に分布する種の葉面積あたりの光吸収量が高く、葉高も高かったことが挙げられる。低標高においても、低標高種の葉面積あたりの光吸収量および葉高が、全標高種に比べて高かった。

ii. 一年を通じた年光獲得効率

解析結果を、図1-3bと表1-5bに示す。中標高では、低標高種の年光獲得効率が、全標高種と高

標高種に比べて高かった。瞬間光獲得効率の傾向と比較すると、低標高では、低標高種と全標高種の年光獲得効率は異ならず、瞬間光獲得効率と同様の傾向を示した。一方で、高標高では、瞬間光獲得効率は、全標高種が低標高に比べて顕著に高い値を示したが、年光獲得効率は、全標高種と高標高種間で異ならなかった。このことは、低標高に比べ高標高においては、葉のフェノロジーが、出現標高域の異なる種間の光獲得競争に大きな役割をもつことを示している。このことは、温暖化に伴う融雪期間の延長によって、種のフェノロジー戦略が競争関係に与える影響が変化する可能性を示唆している。

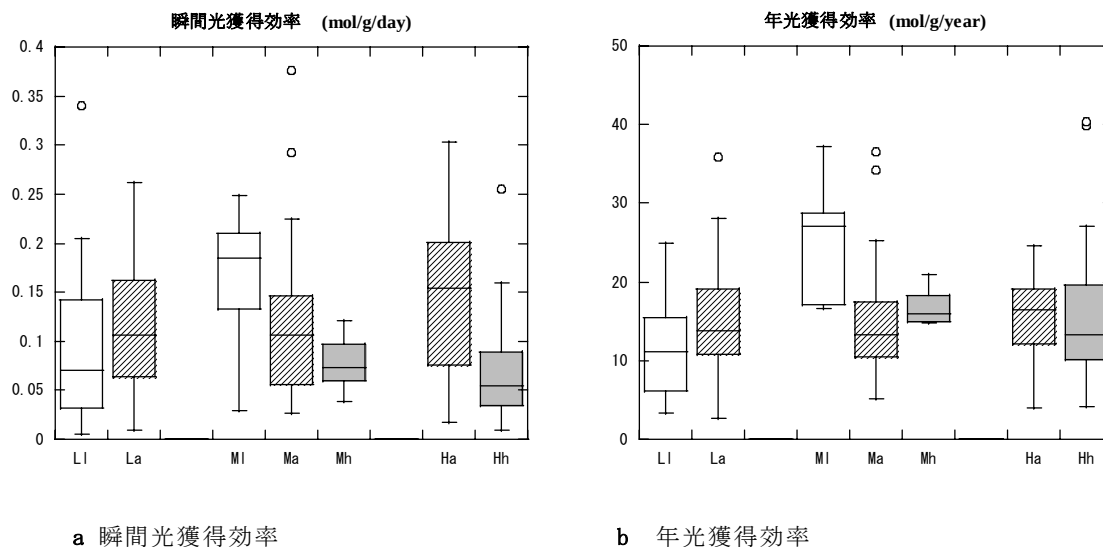


図1-3 各標高 (L: 低標高590m, M: 中標高1030m, H: 高標高1290m) における、低標高種(l)、全標高種(a)、高標高種(h)の瞬間光獲得効率(a)と年光獲得効率(b)。

表1-5 階層ベイズリングモデルによる光獲得効率の線形予測子の推定結果。事後分布の 95% 信頼区間にゼロを含まない (効果が明確な) 推定結果を太字で示す。

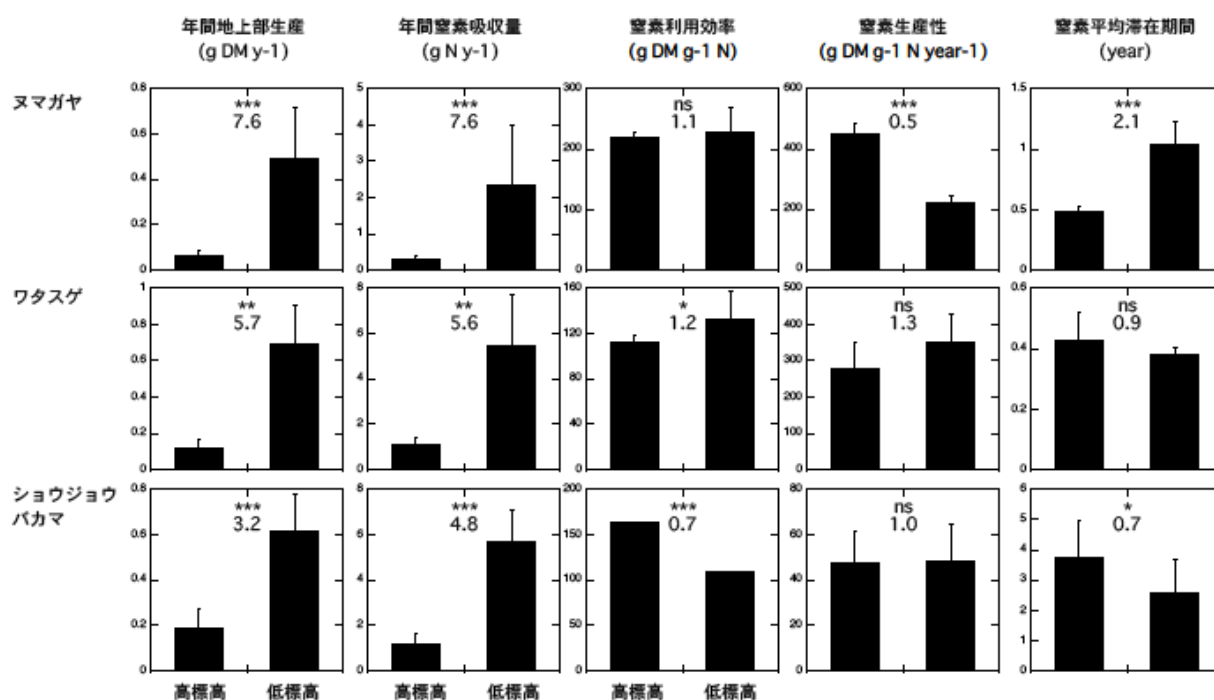
a 瞬間光獲得効率				b 年光獲得効率			
Predictor variable	Mean	0.025	0.975	Predictor variable	Mean	0.025	0.975
intercept	-2.561	-3.118	-2.022	intercept	2.586	2.273	2.877
altitude:middle	0.210	-0.685	1.024	altitude:middle	0.035	-0.417	0.475
altitude:high	0.318	-0.487	1.105	altitude:high	0.090	-0.356	0.494
altitude:l * tend:l	-0.049	-0.457	0.408	altitude:l * tend:l	-0.177	-0.417	0.039
altitude:m * tend:l	0.327	-0.199	0.904	altitude:m * tend:l	0.584	0.235	0.950
altitude:m * tend:h	-0.210	-0.727	0.336	altitude:m * tend:h	0.181	-0.125	0.485
altitude:h * tend:h	-0.457	-0.926	-0.018	altitude:h * tend:h	0.074	-0.170	0.311

2) 窒素獲得競争の解析

ヌマガヤ、ワタスゲ、ショウジョウバカマの年間の地上部成長量は、高標高サイトに比べて低標高サイトでそれぞれ7.6倍、5.7倍、3.2倍大きかった。成長量を窒素獲得量と窒素利用効率（獲得した窒素量あたりに達成される成長量）の積として解析した。定常状態（窒素獲得量=窒素損失量）を仮定した場合、年間の地上部の窒素獲得量は、高標高サイトに比べて低標高サイトでそれぞれ7.6倍、5.1倍、4.8倍大きかった。ヌマガヤとワタスゲの窒素利用効率は、標高間で大きな違

いが見られなかった。ショウジョウバカマの窒素利用効率は、高標高サイトに比べて低標高サイトで有意に低かったが、その差は窒素獲得量のそれよりも小さかった(0.7倍)。これらの結果は、生育温度が高い場所における落葉性植物の高い生産が、主に高い窒素獲得によって達成されたことを示している。

窒素利用効率を窒素生産性(獲得した窒素量あたりに達成される単位時間あたりの平均成長量)と窒素の平均滞在期間(年)の積として解析することにより、ショウジョウバカマの窒素利用効率が低標高サイトで低い原因を調べた。窒素生産性は標高間で有意に異ならず、平均滞在期間は低標高サイトで有意に低かった。これは葉のターンオーバーが早かったためかもしれない。ヌマガヤでは、低標高サイトで窒素生産性が低く、平均滞在期間が長かった。ワタスゲでは、窒素生産性、平均滞在期間ともに標高による差は見られなかった。



棒グラフは平均値 (n=8)、エラーバーは標準偏差を示す。図中数字は各特性の低標高/高標高比を示す。
 *** P<0.001, ** P<0.01, * P<0.05, ns 有意差なし (U-test)。

図1-4 高標高と低標高における窒素経済。地上部生産量と窒素吸収量はシュートあたりの値を示す。

以上の結果から、葉の寿命が異なる種間では、窒素の獲得や利用の標高依存性が異なることが明らかになった。低標高でバイオマスが多いヌマガヤは低標高で多くの窒素を吸収できるが、高標高ではその能力は大きく低下する。一方、高標高でバイオマスが多いショウジョウバカマは窒素獲得能力の低下が少なく、高標高環境に適応していることが示唆される。このような窒素経済の違いが常緑/落葉種間の分布の違い(高標高ほど常緑種が多い)を説明するのかもしれない。

3) 温暖化実験

ポイントフレーム法による接触数と葉面積の種ごとの比較を図1-5に示す。接触数と葉面積の間には、ばらつきは大きいながら有意な相関があった ($r^2=0.41$)。精度は低いものの、比較的短時

間で非破壊的に植物量を推定可能であるということは大きな長所であると考えられる。我々が扱う湿原は場所によって植物の種組成や各種のバイオマスが異なるため、温暖化処理により差が出たとしても、刈り取り実験だけでは処理により生じた差なのか処理前からあった差を反映しているのかを区別できない。このことから本研究ではポイントフレーム法によってOTC内の植物群落の変化を追跡することにした。

OTCにより、日中の気温は平均して2.2℃上昇した（図1-6）。しかし、湿原では地表を水が流れているためか、地温は上昇しなかった。OTCとコントロール区における接触数の変化を図1-7と

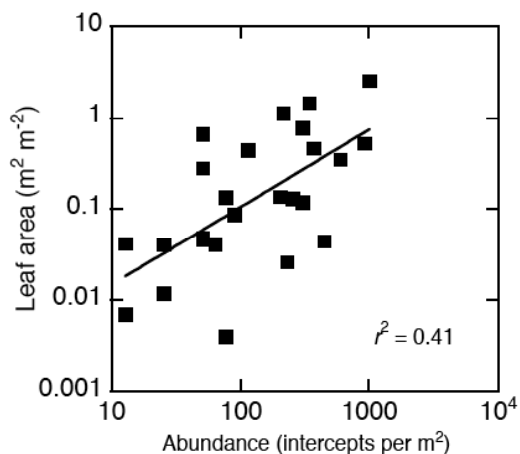


図1-5 ポイントフレーム法による接触数と葉面積の関係。3つのコドラートの結果をプールし、一点は一種を示す。

図1-6 OTCとコントロール区の日中の平均気温変化。2005年に測定。

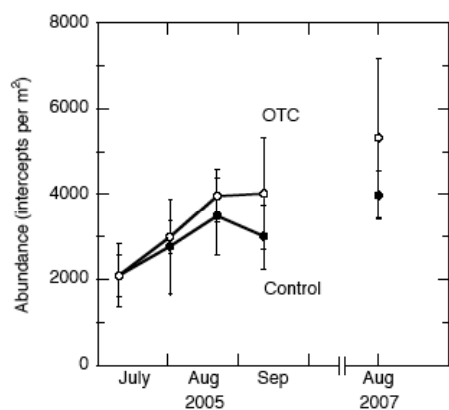
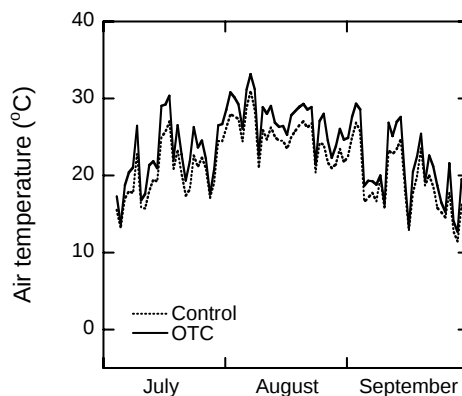


図1-7 OTCおよびコントロール区における総接触数の時間変化。それぞれの点は3コドラートの平均値とSEを示す。

図1-8 OTCおよびコントロール区における機能型ごとの接触数の時間変化を示す。Graminoidはヌマガヤ・エゾホソイ・ワタスゲ、Forbはツマトリソウ・サワギキョウ・モウセンゴケ・イワカガミ・コバノトンボソウ、Deciduous treeはミネカエデの実生、Evergreen shrubはツルコケモモ・シラタマノキ、Bryophyteは未同定だがほとんどがミズゴケ属、Litterは枯葉である。点は各種の平均とSEを示す。

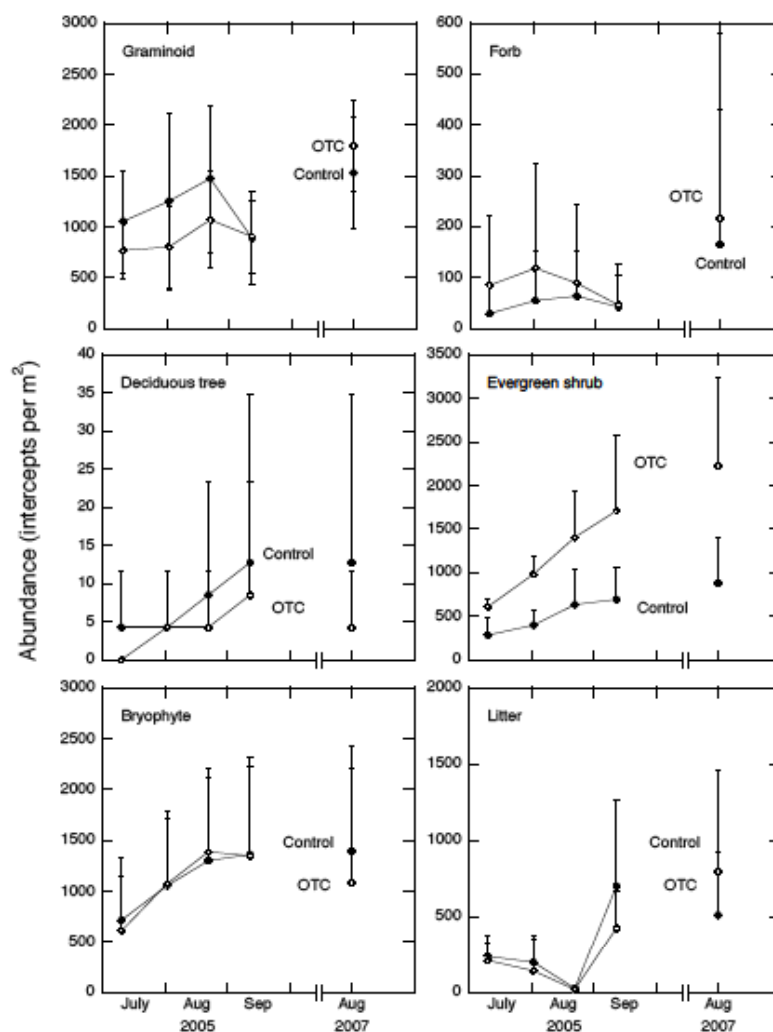


図1-8に示す。総接触数は雪解け後一月ほどの7月初旬から徐々に増え、8月にピークを迎えた（図1-7）。平均値はOTC

のほうが若干高いように見えるが、統計的には有意差は見られなかった（GLM、 $P>0.05$ ）。機能型別に解析しても有意差は見られなかった（GLM、 $P>0.05$ 、図1-8）。また、2005年に比べ、2007年のほうが接触数が多い傾向が見られたが、2005年8月と2007年8月の結果を反復測定分散分析によって比較したところ、これも年や機能型、温暖化処理に依存した変化は見られなかった。これらの結果は温暖化処理による変化がなかったことを示す。

4) まとめ

光獲得効率の解析により、常緑種と落葉種が光環境の季節的棲み分けをしていることが明らかとなった。常緑種は葉重あたりの葉面積が小さく、8月の光獲得効率が低い、落葉種が展葉していない春先に多くの光を獲得していた。これは常緑種の種数やバイオマスが高標高ほど多いことと関係しているかもしれない。低標高では融雪時期が早いため生育可能期間が長い。ヌマガヤなどの優占落葉種は生育期間が長いほど着葉時期が長く、常緑種が弱光にさらされる時間が長くなる。逆に高標高では生育可能期間が短いため落葉種の受光時間が短くなり、相対的に常緑種にも有利にはたらくのかもしれない。この仮説が正しいとするならば、湿原の種組成には生育可能

期間の長短が大きな効果をもつことになる。将来の温暖化が融雪時期を早め、生育可能期間の延長をもたらすならば、常緑種の存続が危ぶまれるかもしれない。

我々の温暖化実験では有意な効果を観察することはできなかった。これは温暖化処理期間が短かったことが主原因と考えられるが、種組成の変化には温度の効果よりも生育可能期間の長短の影響のほうが大きいからである可能性も考えられる。残念ながら我々の温暖化処理実験では生育可能期間は処理区とコントロール区に大きな違いはなく、この可能性を明らかにするためには除雪処理によって融雪時期を早めるなどの実験が必要となるであろう。

(2) 温暖化に対する山岳湖沼の応答に関する研究

2. 研究目的

高山湖沼は、貧栄養で季節的に生育期間が限られており、また集水域の人為的影響が殆どないため我が国特有の生物相が維持されている可能性がある。このような生態系では、温暖化による温度上昇や生育期間の延長など、直接・間接的な人間活動の影響に脆弱であると懸念されており、影響を最小限に抑えるための保全策を講じる必要がある。しかし、我が国の高山湖沼を対象にした学術調査は極めて乏しく、その水質や水生生物群集の特性についてはほとんど把握されていないのが現状である。そこで、本研究は、本州中部から北海道に至る様々な湖沼の水質と生物群集を調査し、山岳湖沼の水質や生物群集構造の決定に支配的な影響を及ぼしている要因を抽出することで、必要な保全策の科学的基盤を構築することを目的に行った。本研究では、山岳湖沼の生物として特に動物プランクトンに注目するが、それは世代時間が短く環境応答に鋭敏であること、データ解析に必要な多数の個体が採集できること、低次生産と高次生産をつなぐ中心的生物群であること、などの理由による。本研究では、湖沼間で種組成や生物量と環境要因を比較することにより群集構造決定に支配的な要因を抽出する解析アプローチを採用した。この湖沼間比較が可能となるよう、野外調査はいずれの湖沼でも夏期の限定的な期間に行った。なお、各湖沼とも調査は1回なので、定量データの代表性は低い。そこで種組成の解析には出現の有無だけに着目したバイナリーデータを用い、生物量等の解析には採集誤差や採集時期の誤差を考慮したベイズ推定を用いた。また、高山湖沼に生息する生物の隔離の程度を把握するため、出現頻度高く側所的に分布していたDaphnia属2種については遺伝解析も行った。

3. 研究方法

1) 野外調査

野外調査は2003-2006年の7月中旬から9月上旬の期間、表1-6及び図1-8に示した本州中部・東北・北海道の湖沼で行った。湖水および生物の採集は、いずれの湖沼でも最深部で行った。採集にあたってはまず測深器(PS7, HONDEX)で測定ポイントを決定し、続いてセッキ板によって透明度を測定した。さらに鉛直プロファイラー(600XLM-M, YSI)を用いて、水面から湖底までのpH、水温、溶存酸素、電気伝導度を測定した。次いで、カラムサンプラーを用い、水深や水温成層に応じて1-5深度で湖水を採集した。採水した湖水は、植物プランクトン用サンプルとして100-250mlをルゴールで固定した。また、現場で懸濁物(セストン)をGF/Fフィルターに捕集し、懸

表1-6 調査湖沼の陸水学的性状。

湖沼	調査日	緯度	経度	標高 (m)	湖面積 (千m ²)	最大水深 (m)
鶴が池	2006 7月17日	N36 07.29	E137 33.23	2700	3.0	4.20
亀が池	2006 7月17日	N36 07.35	E137 33.09	2660	0.8	6.00
五の池	2006 7月18日	N36 07.05	E137 32.50	2690	4.3	0.90
双子池雄	2006 7月20日	N36 06.03	E138 19.45	2050	14.1	10.00
亀甲池	2006 7月20日	N36 05.45	E138 19.20	2030	4.4	3.40
松原湖	2006 7月21日	N36 03.13	E138 27.27	1120	121.0	7.40
七つ池	2006 7月22日	N36 05.12	E138 19.23	2370	1.7	0.90
鳥海湖	2006 7月28日	N39 06.00	E140 00.59	1575	29.7	5.30
駒池	2006 7月30日	N39 45.12	E140 48.04	1340	1.0	0.65
阿弥陀が池	2006 7月30日	N39 45.30	E140 48.00	1540	7.8	0.35
ヒヤ潟	2006 7月31日	N39 42.46	E140 47.39	820	4.6	2.80
高原沼	2006 8月17日	N43 37.35	E142 54.29	1470	4.9	4.20
大学沼	2006 8月17日	N43 37.24	E142 54.29	1450	2.7	2.20
緑の沼	2006 8月18日	N43 37.09	E142 54.52	1360	2.9	5.00
式部沼	2006 8月18日	N43 37.26	E142 54.32	1450	2.3	3.10
六の沼	2006 8月20日	N43 41.40	E142 48.59	1450	4.9	0.60
ピウケナイ沼	2006 8月20日	N43 41.14	E142 49.17	1580	10.8	0.50
夫婦沼(鏡)	2006 8月22日	N43 39.51	E142 49.43	1620	2.6	1.60
夫婦沼(すり鉢)	2006 8月22日	N43 39.49	E142 49.42	1620	1.1	2.80
次郎湖	2005 8月25日	N43 26.16	E144 08.40	420	30.0	3.00
熊沼	2005 7月19日	N39 56.88	E140 53.60	1330	20.0	3.00
八幡平	2005 7月20日	N39 56.39	E140 52.22	1305	6.5	5.20
八幡沼	2005 7月21日	N39 57.39	E140 51.70	1560	60.0	22.40
がま沼	2005 7月21日	N39 57.32	E140 51.42	1590	10.0	9.10
八幡平大沼	2005 7月22日	N39 59.06	E140 47.98	944	40.0	5.60
八幡平長沼	2005 7月22日	N39 59.19	E140 49.72	1109	30.0	5.50
赤沼	2005 7月28日	N40 36.58	E140 55.80	685	50.0	18.60
仙人沼	2005 7月29日	N40 39.08	E140 52.63	1305	2.4	0.50
鏡沼	2005 7月29日	N40 39.45	E140 52.63	1525	0.2	0.90
睡蓮沼	2005 7月30日	N40 37.96	E140 53.35	995	1.5	2.40
田代岱	2005 7月30日	N40 41.64	E140 55.16	575	2.1	0.50
上毛無岱	2005 7月31日	N40 39.89	E140 51.60	1150	0.1	1.40
下毛無岱	2005 7月31日	N40 39.95	E140 51.26	1055	0.0	1.00
ヒサゴ沼	2005 8月18日	N43 32.99	E142 51.99	1685	70.0	7.00
天沼	2005 8月19日	N43 32.85	E142 51.10	1845	0.9	1.30
北沼	2005 8月19日	N43 31.88	E142 50.99	2005	20.6	3.20
化雲平	2005 8月20日	N43 33.86	E142 52.19	1865	0.1	0.50
沼の原	2005 8月20日	N43 32.19	E142 56.94	1435	50.0	1.50
阿寒(全層)	2005 8月24日	N43 27.13	E144 05.65	420	13490.0	47.40
バンケ(全層)	2005 8月24日	N43 28.99	E144 10.52	461	2830.0	54.00
五色沼	2004 7月18日	N37 39.14	E140 05.39	785	30.0	8.00
檜原湖	2004 7月19日	N37 39.38	E140 03.19	825	10830.0	11.00
小野川湖	2004 7月19日	N37 40.29	E140 05.63	795	1400.0	11.70
猪苗代湖	2004 7月20日	N37 28.53	E140 05.28	515	104800.0	79.00
切り込み湖	2004 7月25日	N36 49.39	E139 26.36	1615	20.0	15.00
湯ノ湖	2004 7月26日	N36 47.92	E139 25.43	1475	320.0	12.00
西ノ湖	2004 7月26日	N36 44.57	E139 23.81	1295	170.0	16.80
長老湖	2004 8月4日	N38 01.86	E140 28.81	565	80.0	12.00
鶏頭堀ノ池	2004 8月16日	N40 33.77	E139 59.09	235	40.0	22.70
大池	2004 8月16日	N40 32.61	E139 58.45	225	90.0	27.30
八甲田葛沼	2004 8月17日	N40 36.05	E140 56.98	475	60.0	15.00
八甲田長沼	2004 8月17日	N40 35.74	E140 56.68	535	10.0	0.80
十和田湖	2004 8月18日	N40 28.16	E140 51.85	445	61060.0	327.00
木崎湖	2004 8月23日	N36 33.50	E137 50.19	765	1400.0	27.30
白駒池	2004 8月23日	N36 03.07	E138 21.71	2115	70.0	8.20
諏訪湖	2004 8月24日	N36 02.93	E138 05.00	755	13300.0	5.90
河口湖	2004 8月25日	N35 31.01	E138 44.96	835	5700.0	12.40
本栖湖	2004 8月25日	N35 27.61	E138 34.62	905	4650.0	140.00
山中湖	2004 8月26日	N35 25.05	E138 52.52	985	6780.0	13.50
安達上沼	2004 9月2日	N38 15.46	E140 49.07	85	10.0	0.80
安達下沼	2004 9月2日	N38 15.42	E140 49.10	95	20.0	1.70
斉藤沼	2004 9月6日	N38 15.42	E140 44.42	135	90.0	7.40
化女沼	2004 9月10日	N38 37.82	E140 57.74	25	320.0	3.00
宮城長沼	2004 9月10日	N38 41.73	E141 07.98	5	3170.0	1.30
茨戸湖	2003 8月18日	N43 10.55	E141 21.52	5	660.0	7.10
屈斜路湖	2003 8月20日	N43 36.96	E144 19.15	125	79480.0	117.50
塘路湖	2003 8月20日	N43 08.66	E144 31.95	5	6370.0	6.60
然別湖	2003 8月22日	N43 16.82	E143 06.84	805	3440.0	73.50
糠平ダム	2003 8月22日	N43 23.90	E143 11.75	525	8220.0	62.00
ボロト湖	2003 8月24日	N42 33.97	E141 21.64	5	320.0	7.80
倶多美湖	2003 8月24日	N42 30.00	E141 10.72	255	4700.0	140.00
支笏湖	2003 8月25日	N42 45.30	E141 19.21	245	78760.0	350.00
洞爺湖	2003 8月25日	N42 34.87	E140 52.93	85	70440.0	170.00
ニセコ大沼	2003 8月26日	N42 53.77	E140 37.15	845	80.0	14.00
ニセコ神仙沼	2003 8月27日	N42 54.27	E140 35.57	765	10.0	1.30
ニセコ長沼	2003 8月27日	N42 53.71	E140 35.22	775	70.0	1.80
相沼内ダム	2003 8月28日	N42 06.05	E140 07.60	285	175.0	5.50
新中野ダム	2003 8月29日	N41 52.31	E140 47.12	235	100.0	20.90
渡島大沼	2003 8月29日	N41 59.86	E140 41.26	125	5490.0	11.00
魚取沼	2003 9月4日	N38 38.22	E140 33.50	625	10.0	7.00

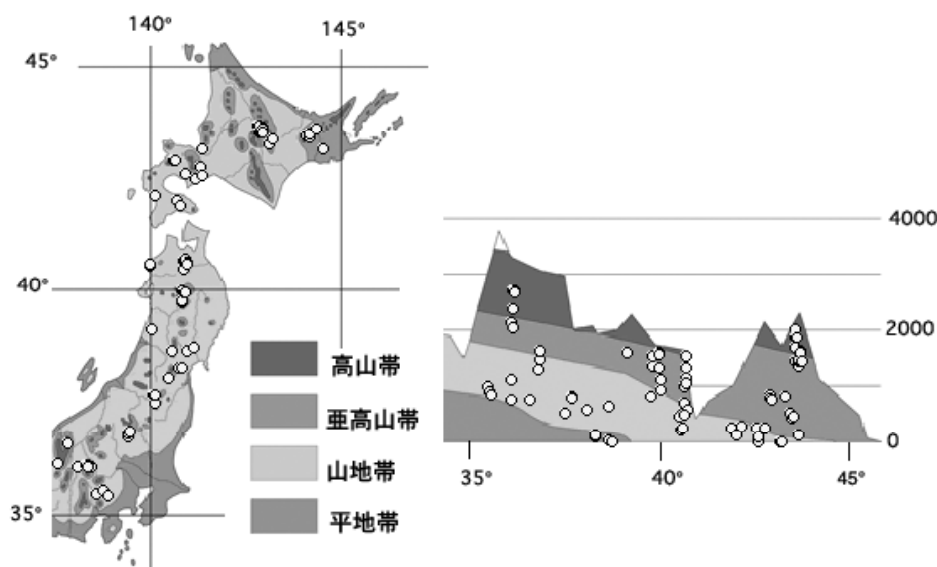


図1-8 緯度・標高に沿った植生帯と調査湖沼。

濁態炭素・窒素・リン分析とクロロフィル定量用の試料を得るとともに、GF/Fフィルターのろ液から栄養塩（無機窒素、リン酸、溶存態全リン）分析用の試料を得た。懸濁態炭素・窒素はCNアナライザー (Parkin Elmare 2400II)、溶存態有機炭素 (DOC) は全有機炭素計 (TOC-500, Shimazu) で、その他項目についてはWetzel and Likens⁸⁾ に従って測定・分析を行った。

動物プランクトンの採集には100 μ mメッシュのプランクトンネットを用い、湖底から水面までの鉛直引きによって採集した。ただし、水深が非常に小さい湿原池塘などについては、採水器で20～30Lを採水し、動物プランクトンを100 μ mメッシュのプランクトンネットを用いて濃縮した。採集したサンプルはルゴールと50%シュガーホルマリンで固定するとともに、一部は遺伝解析のためにアルコール保存した。動物プランクトンの種組成及び生物量の測定にあたっては、サンプルの一定量にふくまれる動物プランクトンを顕微鏡下で同定・計数するとともに、Yoshida et al.⁹⁾ にしたがって、種ないし属ごとに体長から炭素重量を算出した。魚類の生息状況は、目視観察及び聞き取りによって調べた。

湖沼集水域の面積や土地利用・植生被覆は、地図解析ソフト¹⁰⁾を使って求めた。50mメッシュ標高地図データ¹¹⁾をもとに各湖沼の集水域を求めた後、生物多様性情報システム

(<http://www.biodic.go.jp/J-IBIS.html>) の植生調査データベースを用い、土地利用・植生区分ごとの面積を算出した。土地利用・植生区分については、「常緑樹林」、「落葉樹林」、「草原・湿原」、「自然裸地」、「田畑」および「市街地」の6区分に分類した。また、これら土地区分が湖沼に与える影響の指標として、影響度 (β_i)、すなわち

$$\beta_i = (A_i \times P_i) / V$$

を求めた。ここで A_i は土地区分 i の面積 (km^2)、 P_i は集水域の年間降水量 (mm)、 V は湖容積 (m^3)

である。なお、年間降水量については、気象庁電子データベース (<http://www.data.kishou.go.jp/index.html>) より、各湖沼の最寄り気象台におけるデータを用いた。

2) 統計解析

a. 群集構造への温暖化影響

集水域の土地区分とは別に、調査湖沼は、緯度・標高に応じて、Numata et al.¹²⁾ による植生図から高山帯・亜高山帯・山地帯（夏緑広葉樹林帯）・平地帯（常緑広葉樹林帯）に分類した。動物プランクトンは、*Daphnia*属やヒゲナガケンミジンコ類は種レベルで、その他は属レベルをタクサの単位とした。種組成の解析にあたっては、出現頻度が7.5%以上のタクサを対象とし、その出現有無を名義変数とした湖沼—種マトリクスを作成してJaccard指数により出現類似度を求めた。この値を用いて、主座軸分析による群集パターンの類型化を行うとともに、山岳湖沼に特有な動物プランクトン群集構造（タクサ組成）を数量化した。さらに、この山岳湖沼に特有な動物プランクトン群集構造を決める支配的な環境要因を抽出するため、主座軸スコアを従属変数とし、標高・緯度・湖容積・集水域成分・魚類生息の有無・全リン濃度・クロロフィルa量を独立変数とした解析を行った。なお、本研究では魚の有無は種を問わず（コイ科魚類、サケ科魚類、イトヨ類、ハゼ類）、魚の生息が確認された場合は分布しているとした。解析には各独立変数の直接・間接的影響を把握するためのステップワイズ分析と、それら各要因の構造的な関係を把握するための共分散構造分析を用いた。すなわち、まず上記の独立変数間で予め想定される因果関係のなかからステップワイズ分析により有意な関係を抽出した。ついでこれをひな形としてパス図を作成し、影響の小さいパスを除去するなどの試行錯誤により自由度補正 χ^2 値（ χ^2 / df ）が0.9以上で、BICが最小となるモデルを探索した。なお、この共分散構造分析では、温度環境の指標として標高と緯度の合成変数を潜在変数として用いた。また、湖沼に集水域成分の影響は、各土地区分の影響度（ β_i ）を対数変換して主成分分析を行い、その第1〜3主成分を独立変数としてステップワイズ分析に用いることで評価した。これは、各土地区分間で影響度（ β_i ）が強く相関している場合が多く、その多重共線性の影響を排除するためである。

b. 生物量への温暖化影響

温暖化による湖沼の動植物プランクトン生物量や魚の密度（分布可能性）への影響を調べるため、これら生物群間や環境要因との関係を考慮した統計モデルを開発し、調査した80湖沼のデータを対象に解析を行った。ここでは、植物プランクトンの生物量としてクロロフィルa量、動物プランクトン生物量として炭素生物量、魚の密度として分布の有無（名義変数）を対象データとした。また、環境要因としては、現場で測定した水温の他、栄養塩（溶存態無機窒素、溶存態全リン）及び湖沼面積を対象とした。

野外調査で得られるデータには、注目している環境要因の **fixed effects** だけでなく、観測者が観測しなかった要因や観測が不可能な「調査湖沼ごとの『個性』」というべき **random effects**の影響が含まれている。さらに測定された環境要因にも、測定誤差が含まれているのが普通である。特に本研究のように各湖沼とも1回の採集しか行わなかった場合、採集年や採集時期など生物量推定値には多くの誤差要素がある。したがって、1回の採集データで解析を行う場合、このような誤

差要因やrandom effectsを十分に考慮した解析を用いなければならない。そこで、本研究ではこれらのrandom effectsを組み込んだ階層ベイズモデルを構築して統計解析を行った。すなわち、動植物プランクトン生物量や魚の密度についてのrandom effectsを共分散構造を考慮した多変量正規分布で表現し、また対象とする生物や環境要因に関する潜在変数を設定することで、複雑なデータ構造をもつ観測データを包括的・統一的に説明できるようにした。

具体的には、各生物群の生物量や環境要因（水温、栄養塩濃度）を潜在変数として設定し、ここからそれぞれの観測値が得られる尤度を定義した（図1-9）。ただし、湖沼面積には観測にともなうrandom effectsはないので観測値そのものを変数とした。解析にあたっては、これら潜在変数に影響をあたえる二種類の効果を調べた。ひとつは上述の環境要因を線形結合する一般化線形モデルとして表現し、その回帰係数の有意性を調べることで環境要因の影響を、もう一方は3つの生物群の密度に関する調査湖沼ごとの random effectsを相関のある多変量正規分布として表現し、その相関係数を調べることで3つの生物群間の相互作用（量的関係）について調べた。この階層ベイズモデルでは、各パラメーターを支配する事前分布・超事前分布を設定し、観測されたパターンを説明可能なパラメーターの事後分布として推定した。事後分布の推定計算にあたっては Markov chain Monte Carlo 法をもちいた。

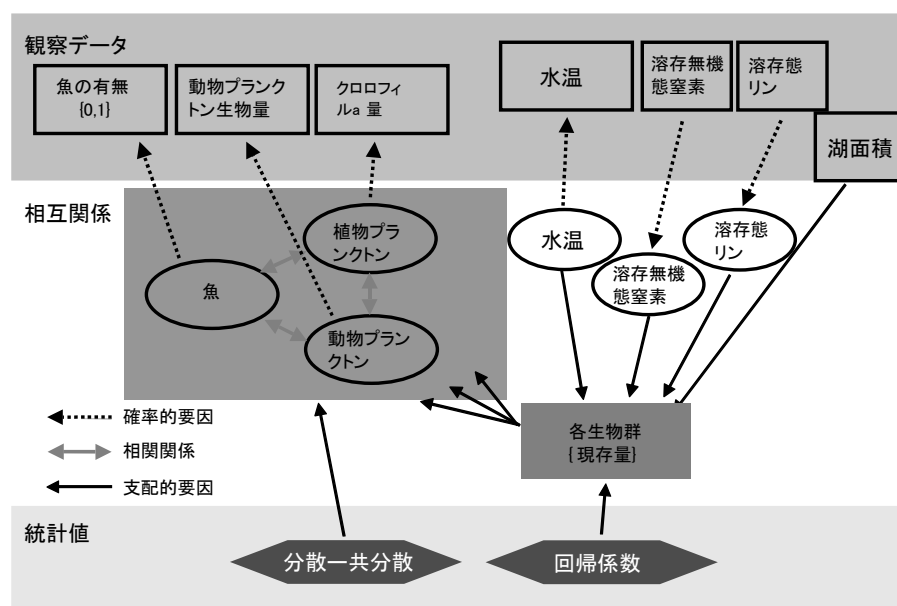


図1-9 解析に用いた階層ベイズモデルの構成図。

3) 遺伝解析

高山・亜高山帯湖沼に卓越的に出現した *Daphnia dentifera* の遺伝的特性や、平地・山地湖沼に出現する近縁種である *D. galeata* との遺伝子流動（遺伝子浸透）を把握するための遺伝解析を行った。ここでは、網羅的データを得るために、本調査によって得られた試料に加え、他の調査によって得られた試料、すなわち計65湖沼から得られた標本を対象に解析を行った。解析にあたっては、まず、各個体の形態の確認し、その後DNAを抽出した。次いで、ミトコンドリア12SrRNA遺伝子と核のITS領域 (ITS1領域) のDNA配列のシーケンス、及びITS領域 (ITS2領域) のPCR-RFLPを行ない、

各個体の遺伝子の情報をデータベース化した。このデータに基づいて、系統関係と遺伝子流動の程度を調べた。

4. 結果・考察

1) 調査湖沼の概要と栄養状態

本年度を含め、これまで夏期（7～8月）に調査した80湖沼の栄養塩特性を図1-10に示す。高山帯湖沼では、全リン濃度は $0.25\mu\text{mol/l}$ 以下、全窒素濃度（ただし溶存有機態窒素を除く）は $7.5\mu\text{mol/l}$ とともに低かった。亜高山帯では、全リン濃度は同様に低い値を示したが、全窒素は夏緑樹林帯（山地帯）や常緑樹林帯（平地）湖沼のように比較的高い値を示す湖沼が散見された。一方、高山帯や亜高山帯湖沼では全窒素/全リン比は山地・平地湖沼より高い値を示す傾向にあり、30を越える湖沼も多くみられた。高山帯や亜高山帯では集水域に田畑等の人為的影響がないことから、高い全窒素/リン比は、高山帯や亜高山帯ではリン欠もしくは窒素過多の傾向にあることを意味している。大気降水物の影響かも知れない。このように、高山・亜高山帯湖沼では窒素濃度は比較的高かったが、クロロフィルa濃度は山地・平地湖沼に比べて著しく低かった。この結果は、高山・亜高山湖沼では植物プランクトンの生産がリンに強く律速されていることを示唆している。

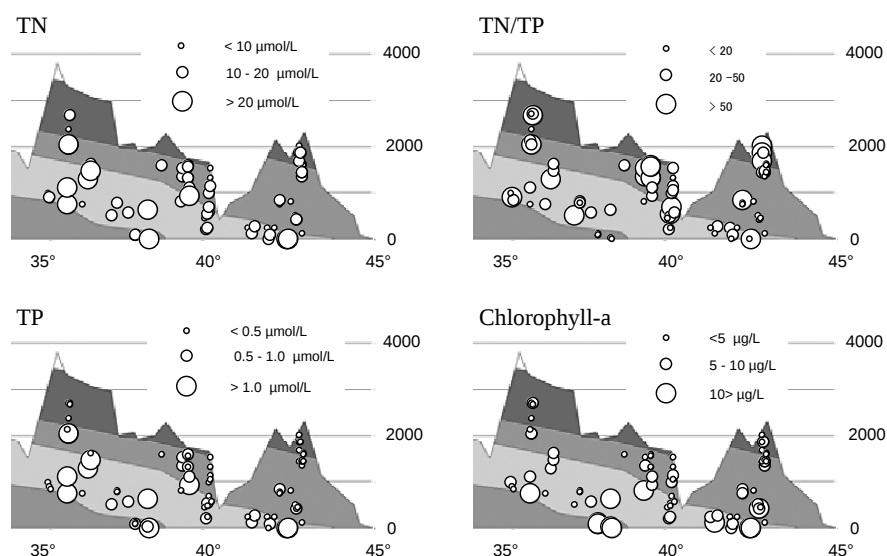


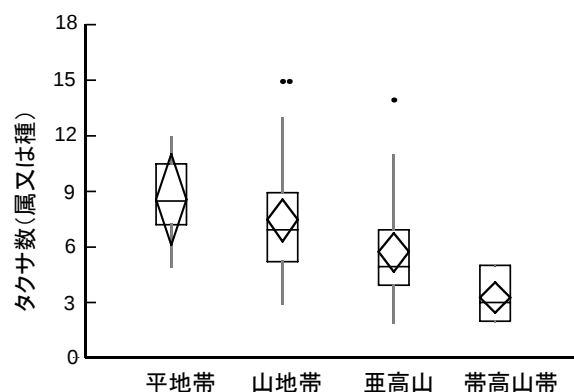
図1-10 調査した湖沼の全リン濃度(TP)、全窒素濃度(TN)、セストンN/P比及びクロロフィルa量と緯度・標高及び植生帯との関係。植生帯は高標高より、それぞれ高山帯、亜高山帯、夏緑樹林帯（山地帯）、常緑樹林帯（平地）。

2) 動物プランクトンの群集構造

動物プランクトンは、甲殻類26属（そのうち*Daphnia*属は4種）、ワムシ類25属、計51属が出現した。なお、一部の分類群で種レベルでの分類に混乱があるため、本報告書では一部甲殻類を除いて属をタクサの単位とした。図1-11に示すように、出現タクサ数は湖沼によって異なり2～15種の範囲にあった。植生帯ごとに各湖沼の動物プランクトン出現タクサ数の平均値を比較すると、平地帯湖沼では8.7タクサ、山地帯では7.5、亜高山帯では5.7、高山帯では3.3タクサと、植生帯

の移行に沿って出現タクサ数は減少した。

図1-11 植生帯ごとにみた湖沼あたりの動物プランクトン出現タクサ数。平均（菱形中央）、95%信頼限界（菱形）、中央値（四角内横線）、四角（25-75%分位点）、はずれ値（黒点）。



高山・亜高山帯の湖沼特有の動物プランクトン群集が存在するかを把握するため、出現頻度の高かった16タクサを対象に種組成の解析を行った。なお、16タクサを対象にしたのは、名義変数を対象とする解析では、個体数が少なく希に出現する種の影響が大きくなりがちであり、そのような影響を極力小さくするためである。解析にあたっては、湖沼間でJaccard指数による類似度を求め、その値を用いた主座軸分析により動物プランクトン群集構造（主な動物プランクトンの組成）の類型化を行った。その結果、第1主座軸（寄与率82%）と第2主座軸（寄与率12%）により、群集構造の94%が説明された（表1-7）。主座軸1と正の相関を持つ種（属）は少なく、*Daphnia dentifera*、*Chydorus*、*Acanthodiaptomus pacificus*などであり、*Bosmina*や*D. galeata*、ワムシ類（*Polyarthra*, *Asplanchna*）は負の相関にあった。一方、第2主座軸も正の相関を持つ種（属）は少なく、*Diaphanosoma*や*Brachionus*、*Trichocera*が正に相関していたが、*Bosimina*や他のワムシ類は負の相関にあった。

主座軸	1	2	3
固有値	1.342	0.195	0.099
寄与率%	82.0	11.9	6.0
累積寄与率%	82.0	94.0	100.0
<i>Daphnia dentifera</i>	0.497	-0.095	-0.031
<i>D. galeata</i>	-0.187	0.039	0.156
<i>Bosmina</i>	-0.289	-0.156	-0.046
<i>Chydorus</i>	0.486	-0.041	0.033
<i>Alona</i>	0.312	0.047	0.131
<i>Diaphanosoma</i>	-0.046	0.212	-0.057
<i>Acanthodiaptomus</i>	0.486	-0.074	-0.019
<i>Cyclopidae</i>	0.113	0.066	-0.064
<i>Keratella</i>	0.031	-0.103	-0.081
<i>Conochilus</i>	-0.018	0.080	-0.075
<i>Asplanchna</i>	-0.324	-0.130	-0.038
<i>Brachionus</i>	-0.034	0.168	-0.064
<i>Polyarthra</i>	-0.361	-0.110	-0.033
<i>Filinia</i>	-0.160	0.060	0.122
<i>Trichocerca</i>	-0.247	0.127	-0.037
<i>Ploesoma</i>	-0.259	-0.088	0.103

表1-7 出現頻度が高かった動物プランクトンを対象にした類似度指数を用いた主座軸分析の結果。

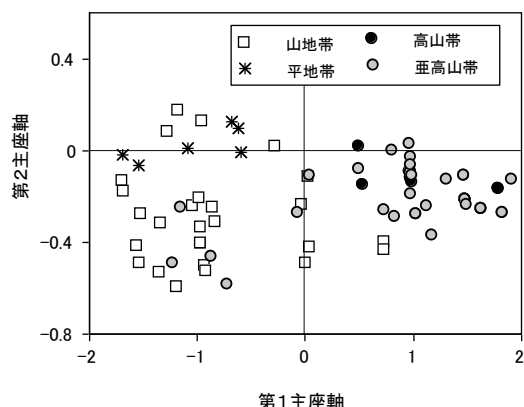


図1-12 主座軸分析による各湖沼の動物プランクトン群集スコア。

高山帯湖沼（●）、亜高山帯湖沼（○）、山地帯湖沼（□）、平地帯湖沼（＊）。

各湖沼の主座軸スコアについてみると（図1-12）、第2主座軸には明瞭なパターンは見られないが、第1主座軸では高山帯・亜高山帯の湖沼の殆どで正の値を示し、高山帯湖沼では平均して1.228、亜高山帯湖沼の平均値は0.830であるのに対し、山地・平地帯の湖沼ではそれぞれ平均値は-0.717、-1.030と負の値を示した。第1主座軸は湖沼間類似度の84%を説明し、平地帯から高山帯にかけて大きな値をとることから、この軸の大きなスコア値は高山・亜高山特有の群集構造を反映した値と見る事が出来る。このことは、高山・亜高山帯湖沼のプランクトン群集は、生産性が低いため出現するタクサ数は極めてかぎられているものの、群集組成は山地・平地湖沼と明瞭に異なり、*D. dentifer*や*A. pacificus*の出現によって特徴づけられることを示している。なお、亜高山帯の湖沼のうち第1主座軸で負の値を示したのは然別湖、屈斜路湖、糠平湖、阿寒湖（以上、北海道）、切り込み湖（本州）であり、これら湖沼は、切り込み湖を除いて、いずれも大型の湖沼である。また、山地帯の湖沼のうち、第1主座軸が正の大きな値（>0.7）を示したのは、八甲田の長沼と赤沼である。

3）動物プランクトン群集に対する温暖化影響

山岳特有の動物プランクトン群集を表す第1主座軸について、そのスコア値に直接影響を及ぼすと考えられる支配的な環境要因をステップワイズ分析により調べ、その結果をもとに各環境要因間の構造（因果関係）を共分散構造分析により解析した。検討したモデルのなかで、最も自由度補正 χ^2 値が高かったパス図を、図1-13に示す。山岳湖沼の群集組成を反映する第1種座軸スコアの変動の85%は、魚の有無、藻類生物量（クロロフィルa量）、水体の大きさ、及び緯度によって説明することが出来た。この結果は、山岳湖沼の動物プランクトン群集は魚などの捕食者が生息しておらず、小さく貧栄養な水界により維持されていることを示唆している。藻類が少ない貧栄養な環境ほど第1種座軸スコアが大きくなるのは、山岳湖沼では、水体が小さく、魚などの捕食者が不在なため、餌の供給が乏しい環境下で競争的に有意な種が卓越していることを示唆している。実際、亜高山や高山帯湖沼で頻繁に出現する*D. dentifera*や*Acanthodiatomus*は動物プランクトンとしては大型であり、摂食速度が高く食物幅も大きいため、藻類の増殖を抑えて高い透明度を維持

することができるが^{13, 14)}、体サイズが大きい故に魚類等の捕食者には選択的に捕食されやすい種類である。したがって、山岳湖沼では捕食者がいないことにより成立しているといえるだろう。なお、高緯度ほど第1種座軸スコアが大きくなるのは、山岳湖沼に出現するこれら動物プランクトン種が北方起源であることを示唆するものであるかも知れない。

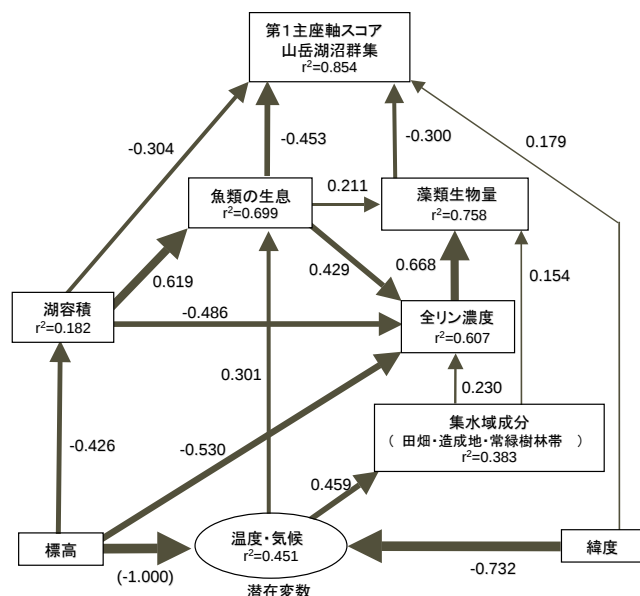


図1-13 第1主座軸スコアを従属変数とした共分散構造分析によるパス図
($\chi^2/df = 0.982$, BIC = -65.831)。

緯度や標高は、気候や温度環境を密接に関連する要因であるが、このパス図から明らかなように、山岳特有の動物プランクトン群集の形成には直接関与していなかった。山岳特有の動物プランクトン群集の成立が標高や緯度に依存していないことは、温暖化の直接的な影響も小さいことを意味している。

しかし、温暖化が山岳湖沼の生物群集に全く影響を与えないというわけではない。むしろ、今回の結果は、温度上昇は魚の定着、周囲植生の変化や人間活動の増大に伴う栄養塩流入増加などを通じて、間接的に、山岳湖沼特有の群集構造に大きな影響を及ぼすことを示唆している。すなわち、本研究で得られたパス図は、魚がいない小さな山岳湖沼でも温度上昇により魚の定着確率が増加すること、それにより山岳湖沼特有の動物プランクトン群集が消滅すること、さらに魚の定着や栄養塩流入量の変化により藻類生物量が増加し透明度が低下する可能性のあることを示している。なお、湖沼の魚類の自然分布は河川など水系に依存しているため、温暖化により拡大するとは考えにくい。また、温暖化したとしても険しい山岳地帯で俄に人間活動が活発となり土地利用が変化すると考えにくい。しかし、温度上昇により人間のアクセスが増え、また魚類の越冬が可能になったりすることで人為的放流により新たに魚が定着することは十分に考えられる。温暖化に際し、山岳湖沼の水質や特有の群集を保全するためには、いかなる魚種についても人為的な移植・放流は禁止すべきであろう。

4) 動植物プランクトン生物量と魚類への温暖化影響

観測データに含まれる誤差要因や観測値に影響を及ぼすRandom effectsを考慮した階層ベイズモデルの結果を図1-14に示す。魚類の分布確率を説明する線形モデルでは、考慮した水温と湖面積ともに回帰係数は正であり、その95%信頼限界値には0を含まなかった。このことは、魚類の分布確率は大きい湖沼ほど有意に高く、また湖沼温度が高いほど高くなることを示している。このモデルでの魚類の分布確率は、魚類が生存していることは高い頻度で存在が観察出来るほど魚類密度が高く、一方、魚類が生存していない湖沼では仮に魚類が生息していても密度が低いと存在が観察出来ないことを表現したものである。したがって、魚類に対する水温の有意な正の回帰係

数は、温暖化に伴って水温が上昇した場合、魚類の生息密度が増加し、今まで魚類の生息が観察されなかった湖沼でも観察される確率が高くなることを意味している。

このような水温上昇の生物量に対する正の影響は、動植物プランクトン生物量でも見られた。すなわち、動物プランクトン、植物プランクトンともに水温の回帰係数は正の有意な値を示した。また、上述した共分散構造分析の結果と同様に、植物プランクトンでは栄養塩（リン）の増加にともなって増加した。

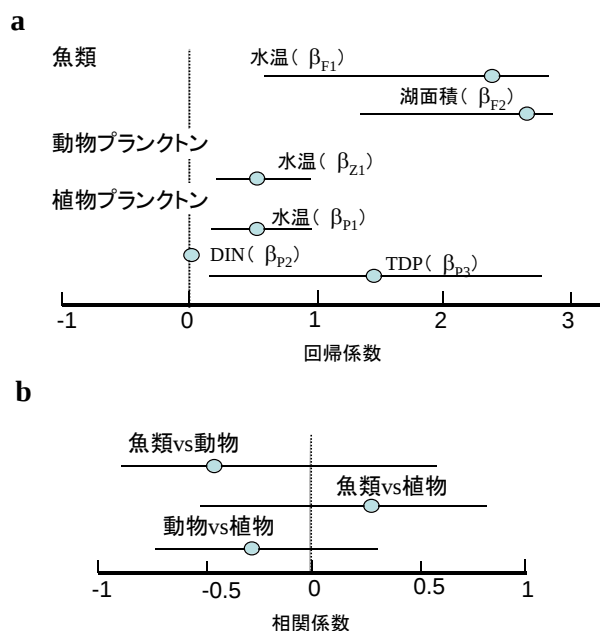


図1-14 階層ベイズモデルにより解析した魚類（有無）、動物プランクトン生物量（炭素重量）及び植物プランクトン生物量（クロロフィルa量）に及ぼす水温、栄養塩及び湖面積の影響（a）と温度変化とは独立した各生物群間の生物量の関係（b）。

これら生物群の生物量間に水温の影響とは独立した関係があるかを調べるため、水温や栄養塩、湖面積では説明出来なかった変動について各生物群の間で相関関係を求めた。その結果、魚類が多いと動物プランクトンは減少し、動物プランクトンが減少すると植物プランクトンが増加、したがって魚類が多くなると植物プランクトンも増加するという関係が認められた（図1-14b）。このことは、魚類が生息している湖沼で水温が増加しその密度が増加した場合、動物プランクトン生物量の増加量は魚類がいない湖沼に比べて小さく、一方植物プランクトン生物量の増加量は相対的に多くなることを意味している。ただし、いずれの組み合わせでもRandom effectsなどに起因するバラツキが大きく、95%信頼限界には0値が含まれていた。このことは、魚類がいる湖沼で温度上昇に伴う動物プランクトンの増加量が常に小さくなるわけではないこと、動物プランクトン増加量が小さい場合に植物プランクトンの生物量増加が常に大きくなるわけではないことを意味している。このように、各生物群の生物量の間の関係が必ずしも明瞭でないのは、例えば魚が増加しても捕食されにくい動物プランクトン種が増加するなど、種組成の変化の影響があるためであろう。

以上のように、温度上昇は湖沼の各生物群の生物量を増加させること、また各生物群間の生物量の変化にトップダウン効果による影響が見られる場合があるが、種組成の変化を伴うため、その効果はどの湖沼でもみられるわけではないことが明らかとなった。

5) *Daphnia.dentifera* と *D.galeata* の遺伝子流動と遺伝子浸透

今回の調査で、平地・山岳湖沼で頻繁にみられた *D. dentifera* と *D.galeata* を対象に遺伝子流動と遺伝子浸透を調べた。この2種を選んだのは、極めて近縁でありしばしば形態での分類が困難であること、また北米では雑種を形成することが知られており、温暖化の遺伝子流動や遺伝子浸透への影響を調べる格好の材料と言えるからである。

まず、12SrRNA遺伝子によって *D. dentifera* と *D.galeata* を識別したところ、前者は高山・亜高山帯の湖沼に、後者は平地（常緑樹林帯）・山地（夏緑樹林帯）湖沼に分布していた。調査した66湖沼のうち、43湖沼で *D.dentifera*、19湖沼で *D.galeata*、2湖沼で同所的に2種が確認された。緯度と標高によりどの程度2種を判別できるかを線形判別分析により解析したところ、2種は判別関数

によって誤判別率12.12%で緯度と標高によって判別された（図1-15）。

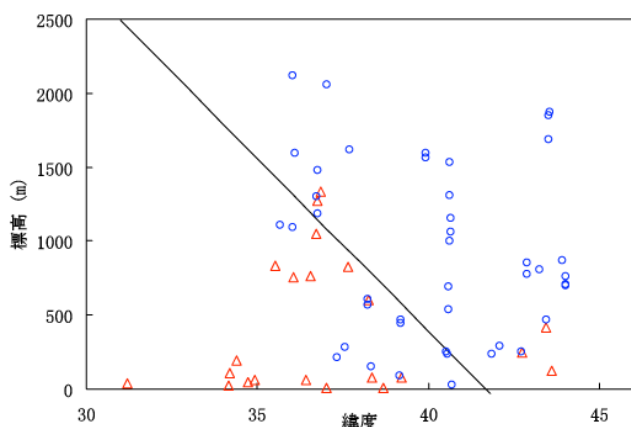


図1-15 12SmtRNAにより同定した2種の地理的分布。○ : *D. dentifera*、△ : *D. galeata* :。直線は判別関数 $f_{LD1} = 0$ 。 $f_{LD1} = -0.29006 \times x_1 - 0.00124 \times x_2 + 12.084$ (x_1 : 緯度、 x_2 : 標高)。

次に、両種の形態的特徴を把握するために、尖頭の位置と高さの関係を調べた（図1-16）。

D.dentifera は尖頭の高さがほとんどなくその頂点の位置が前方だったのに対し、*D. galeata* は *D.dentifera* とほぼ同一の形態から尖頭が高くその頂点位置が後方にあるものまで連続的に存在したため、頂点位置だけで2種を明瞭に区別することはできなかった。そこで、尖頭の高さ、位置、体サイズの3つの変数を用いて主成分分析を行った（表1-9）。第1軸（PC1）には、尖頭の高さとその位置は負に、体サイズが正に関与していた。また *D. dentifera* の形態は第1軸および第2軸のスコア値が大きい形態であったのに対し、*D. galeata* の形態は両軸ともスコア値は小さいものから大きいものまで連続的に存在した。第1軸と第2軸のスコア値を従属変数とし、緯度と標高を独立変数

とした重回帰分析を行ったところ、標高が高くなるにつれて第1軸の値が有意に大きくなった（ $PC1 = 0.515 \cdot \ln AL + 0.717 \cdot \ln L - 5.326$; PC1: 主軸1, AL: 緯度, L: 標高; $P < 0.01$ ）。このことから *D. galeata* は、低標高ほど尖頭が高くその位置が後方で体サイズが

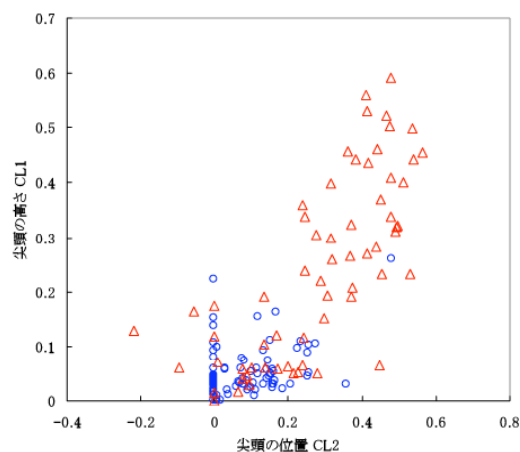


図1-16 尖頭の位置と尖頭の高さの関係。○ : *D. dentifera*、△ : *D. galeata* :。CL1、CL2の算出法は本文参照。2つの変数は正の相関がある（ $r = 0.8257198$, $P < 0.001$ ）。

表1-9 2種の3つの形態に関する主成分分析の結果。

BL：体サイズ、CL1：尖頭の高さ、CL2：尖頭の位置

主成分	PC 1	PC 2	PC 3
固有値	1.942	0.681	0.376
寄与率	64.7	22.7	12.5
累積寄与率	64.7	87.5	100
lnBL	0.775	-0.557	0.297
lnCL1	-0.754	-0.608	-0.249
lnCL2	-0.879	0.0230	0.475

小さく、高標高ほど *D. dentifera* に類似して頭は尖らず頂点の位置も前方で体サイズが大きい形態であることが示された。また緯度が高くなるに従って第2軸のスコアが有意に大きくなったことから ($PC2 = -0.135 \cdot \ln AL - 3.606 \cdot \ln L + 16.758$; $PC1$:主軸1, AL :緯度, L :標高; $P < 0.01$)、*D. galeata* は高緯度ほど *D. dentifera* と類似した形態になることも示された。

核の ITS1 領域の DNA 配列から得た系統樹では、調査されたほとんどの *D. galeata* は *D. dentifera* の ITS1 領域を持っており、さらに幾つかの湖沼の *D. dentifera* は *D. dentifera* と *D. galeata* の ITS1 領域の組換えが生じたことによる ITS1 領域を持っていた (図 1-17)。*D. dentifera* は北米で記載され、ヨーロッパには分布しないことから、北米特産種と考えられてきたが、本研究により日本にも広く自然に分布する種であることが判った。Taylor et al.¹⁵⁾ は、北アメリカでは *D. dentifera* から *D. galeata* へという一方向の遺伝子浸透が生じていることを報告している。しかし、本研究の結果は、日本において両種の間で相互に遺伝子浸透が起こったことを示している。

そこで、より多くの個体を網羅的に調査するために、PCR-RFLP 法を用いて ITS2 領域を調べた。その結果、調査対象とした 65 湖沼のうち 45 湖沼では、交雑個体に特徴的なパターンを示した。ITS1 領域の結果とあわせると、*D. dentifera* と *D. galeata* の多くは交雑個体由来の遺伝子を持っていることを示している。*D. dentifera* 特有のバンドパターンを示す個体、つまり *D. galeata* からの遺伝子浸透の影響が少ないと思われる個体は標高の高い 4 湖沼から見つかった。*D. galeata* 特有のバンドパターンを示す個体、つまり *D. dentifera* からの遺伝子浸透の影響が少ないと思われる個体は 7 湖沼から見つかった。このように、それぞれの種固有の遺伝子を持つ個体は限られた地域でのみ見つかった。また、どちらの種にも他方の種のバンドパターンをもつ個体があった。このような個体の一部は同所もしくは非常に近接した湖沼から見つかった。このことは、2 種間の交雑は生息地が近接した場所で起こるということ、さらに、このような交雑は複数の地域で独立に生じている可能性を示唆している。

D. dentifera と *D. galeata* の分布がおおよそ高山・亜高山帯と平地・山地帯に分布が分かれることから、両種には温度あるいは捕食などの環境に対する適応能力が異なると考えられる。また、

標高・緯度と頭部形態との相関があることから、頭部形態と捕食などとの関係が示唆される。しかし、これまで2種の識別として用いられていた12SrRNAと頭部形態の関係はかならずしも一致せず、形態に関する遺伝子の浸透も示唆された。同様にITS1およびITS2の結果から、両種は、過去から現在にいたるあいだで、複数回交配によって遺伝子の浸透が行われてきたことが示唆された。*D. dentifera*と*D. galeata*のように高緯度・高標高、低緯度・低標高に側所的に生物が分布し、両種の間で交雑が生じている生物種は少なくない。今回行った解析により、これらの生物をモデルに温暖化後に適応の効果と交雑の効果が生物分布の変化にどう変化するかをシミュレーションモデルによって予測することが可能となった。

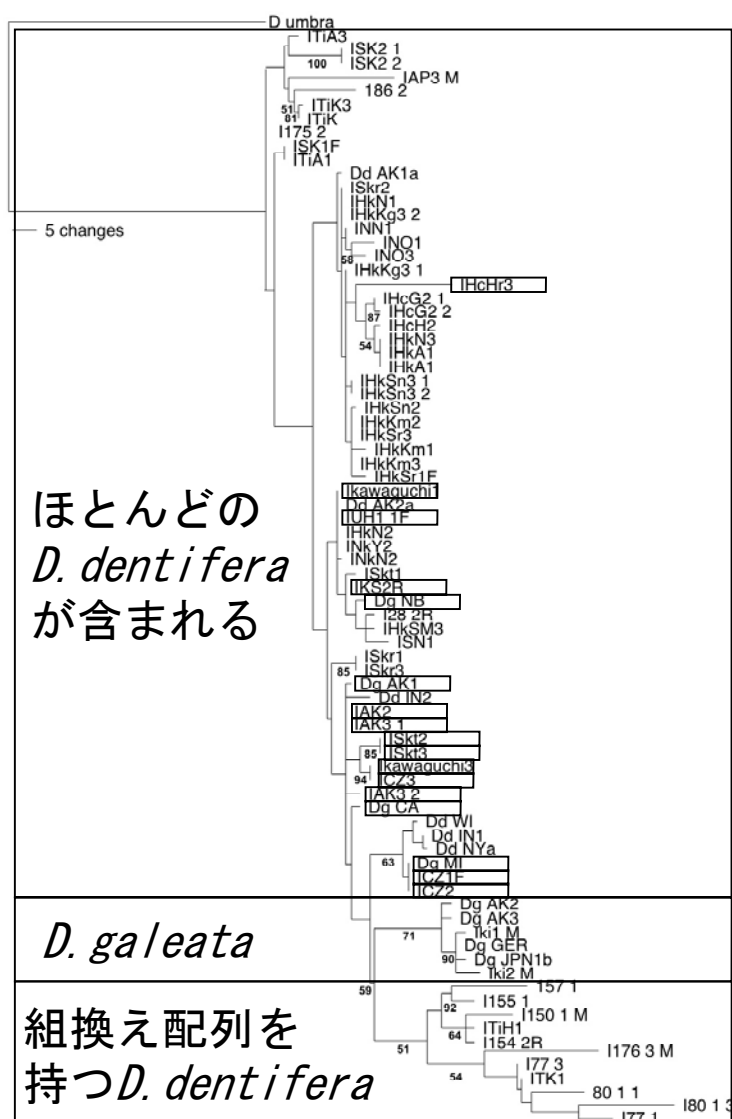


図 1-17 核 ITS1 領域による
系統樹 (NJ 法)。□ は、
mt12S 及び形態

(3) 生物分布に及ぼす温暖化影響モデル

2. 研究目的

気候や温度、湿度、物理的環境などの生息地環境への適応に関する進化は、その種の生物が占める空間的位置や分布域を決定する。生物の生息域は、局所群集や地域群集内で、種数や種構成

に直接的に影響する。ある地域に生息する多くの種が生息域を別の地域へ拡大できないことが、その地域での群集での種数の少なさの原因であるかもしれない。温暖化による生物の生息域の変化は、生物が環境変化に適応進化できるかどうか重要である可能性も指摘されている¹⁶⁾。また、生殖隔離が完全でない2種の生息域が接する場合、交雑が生じ、生息域の変化に影響すると考えられる。

本研究では、高標高・高緯度-低標高・低緯度の環境勾配に分布している種が、どのような要因によって分布拡大を制限されているのかを調べると同時に、(2)-4-5)で示された*D.galeata*と*D.dentifera*の分布のように、ように高標高・高緯度-低標高・低緯度の環境勾配に沿って側所的に分布している2種が温暖化などによってどのような分布の変化をするのかをシミュレーションモデルによって予測することを目的とする。

3. 研究方法

1) 分布制限要因の解析

2次元の空間に連続的に分布する生物を想定して解析を行った。すなわち、環境はx軸方向に環境勾配を持ち($x=8000$, $y=1000$)、2次元空間中にN個体を生成してランダムに分布させた。個体は、有性生殖をする2倍体生物を想定した。個体は、環境適応に関するポリジーン形質をもっており、個体の適応度は、その形質値と環境値によって決定されるとした。雌は交配範囲(M)から雄をランダムに選び、雌の適応度に応じて子供を産み、産まれた子供は、標準偏差D, 平均0の正規乱数によって決まった距離に分散するとした。なお、初期個体は分布の中心からスタートし、2000世代後の分布の拡大を調べた。方法の詳細はButlin et al.¹⁶⁾を参照されたい。

2) 側所的2種の分布変化の予測

1)と同様の設定で、側所的に分布する2種を想定した。2種は、交配するかどうかの交配前隔離の程度(P)と交配して生まれる子供の数が減少する交配後隔離の程度(H)を設定した。交配前隔離が完全な場合は1, ない場合を0と設定した。同様に、交配後全く子供が生まれない場合をH=0, 同種内の交配と同じだけ子供が生まれる場合をH=0と設定した。X軸方向の中心を境界に2種を側所的に分布させ、1000世代のシミュレーションの後、100世代で環境値を生息地全体で5上昇させ、分布の変化をみた。

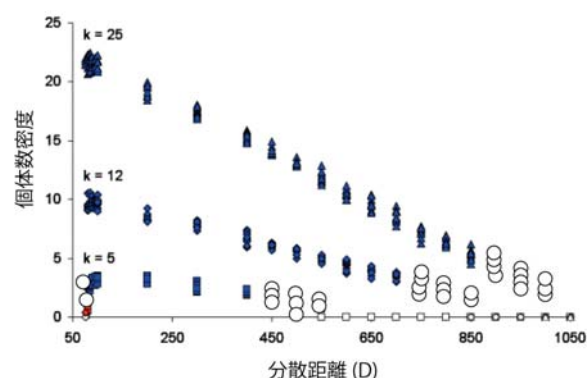


図 1-18. 個体の分散距離と個体数密度および分布の制限との関係。○は分布の拡大が制限された領域。

4. 結果と考察

1) 分布制限要因の解析

種は、多くの場合、新たな環境に適応し、分布を拡大することが可能であったが、個体の分散距離が増加するにつれ、分布を拡大できない領域がみられた（図1-18）。個体数密度は、分散距離が大きくなるに従い、小さくなった。これは、分散距離が大きいために場所に適応していない個体の遺伝子が移住してくるために、不適応な個体が増加し、減少したと考えられる（移住荷重という）。この移住荷重は、分布の境界領域でその影響は強く、分布境界での個体数を減少させる。個体数減少のため確率的な変動が増加し、境界領域では、頻繁な絶滅が生じ、分布の拡大を阻止することが明らかになった¹⁷⁾。これは、具体的な遺伝的要因による分布拡大制限の要因をあきらかにした初めての成果である。このことから、境界領域の環境と個体の移動分散あるいは個体の流入は、分布をひろげるか制限するかに非常に重要な要因であることが判明した。種の分布の広がりを管理・保全する場合、境界領域の環境保全の重要性と、個体の移動分散の制限あるいは許容が重要であると考えられる。

これまで、生物の分布を制限する要因について多くの議論がなされてきた。しかし、理論的には、地理的障壁や競争種によって分布が制限される以外の要因で分布が制限される原因については明確ではなかった。一つの要因として、生物種の分布の他地域からの不適応な遺伝子の流入による移住荷重(migration load)の要因が指摘されていたが、個体数変動を考慮しない解析的な理論研究では、その可能性は否定されていた。本研究では、分布の境界付近では、移住荷重により個体数が減少し、そのため確率的な個体数変動で分布の適応的拡大が阻止されることがはじめてあきらかになった。

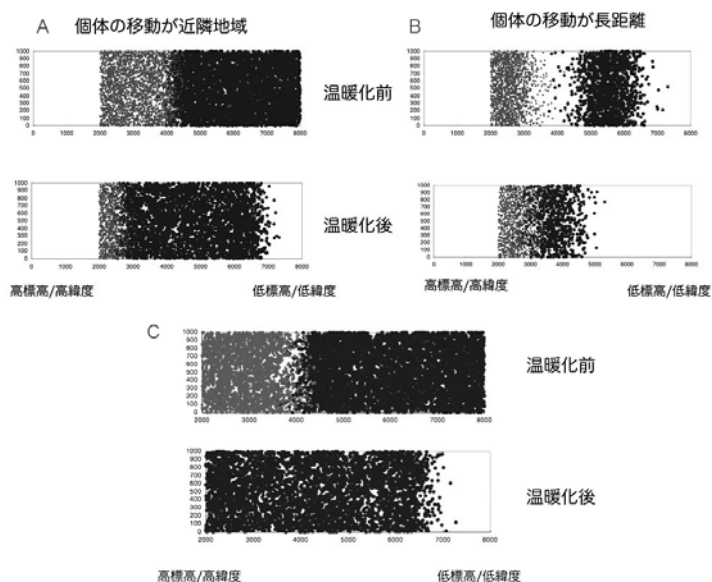


図 1-19 温暖化前と温暖化後の 2 種の分布の変化。A は $M=200, D=100, P=1$ 、B は $M=1000, D=100, C$ は A は $M=200, D=100, P=0, H=1$ 。M (交配範囲) と D (移動分散距離) が大きいほど、全体的な遺伝子の分散距離が大きくなることを意味する。

2) 側所的 2 種の分布変化の予測

温暖化後の 2 種の分布は、繁殖隔離の程度、及び個体の移動分散に影響された。図 1-19 の A, B

交配前隔離が完全な場合の結果であり、C は、交配前隔離が不完全で、交配後隔離が完全な場合である。交配前隔離が完全な場合は、温暖化に応じて、2 種の分布は高緯度・高標高方向に移動した。高緯度・高標高の種が絶滅せずに維持されるかどうかは、高標高・高緯度の生息地面積と温度上昇の程度に依存した。それに対し、交配前隔離が不完全で、交配後隔離の程度が大きいとき、個体の移動分散の程度にかかわらず多くの場合、高緯度・高標高に分布する種の著しい個体数の減少および絶滅が起こった。交配前隔離が不完全で、交配後隔離が大きいという状況は、地理的に長い間隔離されていた異所的な種が、温暖化あるいは人為的影響で侵入してきた状況のときに生じると思われる。そのような種が二次的接触することにより、在来種および高標高種の絶滅の危険性が高まると予測できる。

図 1-20 は、2 種の分布が温暖化後も維持されている状況で ($P=0$, $H=0.75$)、2 種が接触する前に持っていた中立の形質と適応的形質（標高および緯度で温度以外の生息環境の適応に関わる形質、接触後、高緯度・高標高の種は、形質値 8 を低緯度・低標高の種は形質値 12）が、2 種の接触し、温暖化後にどのような形質値を示したかを表している。中立の形質は、個体の移動分散が小さいとき（M と D が小さいとき）、高緯度・高標高—低緯度・低標高に沿って、緩やかな距離による隔離が見られたが、移動分散が大きくなるにしたがって、その勾配は小さくなった。それに対して、適応的な形質に関しては、逆に、個体の移動分散が大きいときに、高緯度・高標高—低緯度・低標高で形質値の違いが維持された。これは、個体の移動分散が大きい場合、他の地域からの遺伝子流動は、適応的でない遺伝子である確率が高く、局所的に適応している遺伝子が有利になる可能性が高いのに対し、個体の移動分散が小さい場合は、近隣からの遺伝子流動が多く、それらの遺伝子との交配した子供が生き残る確率が高く、遺伝子が浸透しやすくなるからであると思われる。この結果は、2 種の生物が接触したとき、その生物の移動分散能力が低く、生物の分布境界付近で生息地が連続的に 2 種の生物が混じりやすい環境のとき、中立形質以外の適応的な形質の浸透によって高緯度・高標高に分布する生物の適応的で特異的な性質が消失する危険性が高いことを示唆している。

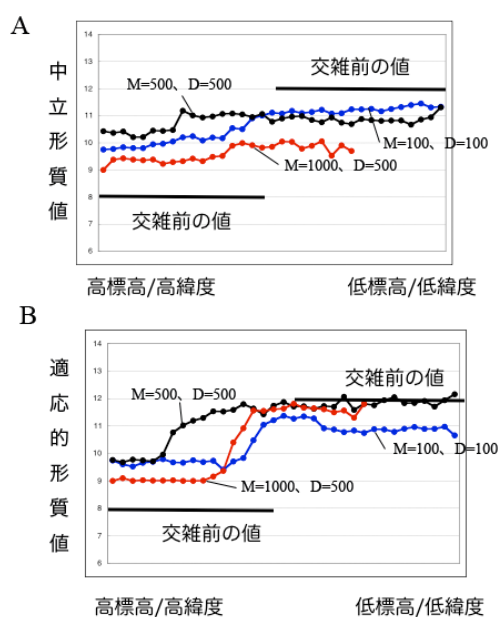


図 1-20 温暖化前(値=8 と 12)と温暖化後(点)の中立形質 (A) と適応的形質 (B) の分布変化。M (交配範囲) と D (移動分散距離) が大きいほど、全体的な遺伝子の分散距離が大きくなることを意味する。

5. 本研究により得られた成果

(1) 科学的意義

1) 高層湿原 高層湿原の植物群集では、標高によって種組成が異なること、また、この違いは常緑/落葉性など種の機能的違いによって説明できることを明らかにした。さらに、常緑/落葉性の違いは光獲得競争を通して各種の生産性に影響を及ぼし、各種のバイオマスや分布に影響していることも示唆された。これらの結果は、資源の獲得効率や種間競争についてさらに解析をさらに進めることにより、温度変化に伴う植物群落の種組成や多様性の変化の具体的なメカニズムを解明できることを示している。

2) 高山湖沼

これまで我が国の高山湖沼の水質・陸水学的性状に関する知見は皆無であったが、本研究により水質・生物群集特性を明らかにすることが出来た。水質に関しては、高山・亜高山帯湖沼の殆どが貧栄養であったが、これは全リン濃度が低いためである。しかし、窒素濃度は必ずしも低くなく、山地・平地湖沼に比べると、窒素：リン比が高い湖沼が多くみられた。集水域に人間活動による負荷源がないことから、高い窒素：リン比は大気降下物による窒素負荷を反映している可能性がある。平地や山地湖沼では集水域の人間活動による直接・間接的な影響を受けるため、このような大気降下物の影響を評価することは困難である。したがって、高山・亜高山帯湖沼は、大気降下物など広域的環境要因の生態系影響を調べる重要なモニタリングサイトになるだろう。特に、本研究得られた湖沼データは、温暖化や大気降下物の影響を将来にわたって観測・評価するためのベースライン（基準データ）になると考えられる。

これまでの解析によれば、高山・亜高山湖沼には特有の生物群集が形成されており、卓越的に出現している *D. dentifera* については局所的な遺伝的特性を有していることが明らかとなった。また、それら高山・亜高山帯湖沼の生物群集は、魚類などの捕食者の不在と貧栄養環境により維持されていることが示唆された。このことは、温暖化（温度上昇や生育季節の延長）による直接的影響は大きくないが、魚類などの捕食者の侵入は壊滅的影響を及ぼし、水質を悪化させることを意味している。

3) 生物分布への温暖化影響

本研究では、分布の境界付近では、移住荷重により個体数が減少し、そのため確率的な個体数変動で分布の適応的拡大が阻止されることがはじめてあきらかになった。今後、温暖化により生物の分布は高緯度・高標高に移動すると予想されている。しかし、これまでのいくつかの生物の調査からは、分布を北上させている種とそうでない種がいることが明らかになっている。これは、土地利用や生息地の分断などの地理的障害が原因の場合と本研究でも明らかになった移住荷重によって生物の適応的拡大が阻止されていることが原因であると考えられる。ここから予測されることは、広い範囲に分布域をもち、個体の移動分散が広範囲に生じている種では、温暖化による分布の北上あるいは高標高への移動は起こりづらいと予想できる。また、分布境界付近で生息環境が充分にあり密度をたかめることが可能な種は、分布の拡大が容易であるのに対し、境界付近での生息値が好適でなく、分断化あるいは小集団で保たれているような種は、分布の拡大が阻止されやすいと予測できる。

また、今後温暖化によってこれまで異所的に隔離されていた南方の種が北上し、北方の近縁種

と接触することが予測される。その場合、接触する種同士の交配前隔離が充分進化していない場合、個体数の小さい種の絶滅、あるいは、遺伝子浸透によって2種を区別する特徴的な性質や生息地適応に関係する形質が均一化し、多様性が減少することが予測される。特に、2種が接触する領域の環境が連続的で、個体の移動分散が近隣同士で生じるような場合、遺伝子浸透の影響を大きく受けると予測できる。今回、例として詳細に調べた *Daphnia* 属では、高緯度・高標高に生息する *D. dentifera* と低緯度・低標高に生息する *D. galeata* は、現在、中立な遺伝子の浸透は頻繁に生じている。しかし、生息的適応に関わる形質（頭部形態＝捕食に関係）の浸透は、一部でみとめられものの、まだ多くはない。これら2種が、同所的に生息し交配している湖沼は少なく、頻繁に交雑が生じていないことが、現在、この2種の維持と多様性を保持していると思われる。近縁2種が側所的に分布しているような場合、温暖化により低緯度・低標高側の種が分布拡大し接触が増えて交雑が頻繁に起こるようになると、高山や亜高山地域で特徴的な形質や遺伝子が失われる可能性がある。近縁2種が側所的に分布しているような場合、近縁種間での交雑は、山岳地域の保全にあたって特に考慮すべき問題であると考えられる。

（２）地球環境政策への貢献

高層湿原については、どのような種が温暖化に弱いのかを、植物の性質（常緑/落葉・葉角・平均葉高）を観察するだけでもある程度予測が可能であること、さらに、そのメカニズムを明らかにすることで、精度の高いシミュレーションモデルの構築が可能になることが示唆された。

高山・亜高山湖沼については、窒素濃度が相対的に高いが、全リン濃度が特に低いと、貧栄養環境が維持されているのが現状である。窒素濃度が相対的に高い理由として、近年の大気降下物の影響が可能性としてあげられるが、過去のデータがないため特定することは、現状では出来ない。いずれにしても、高山・亜高山湖沼を貧栄養環境として保全するには、人為的なリン負荷を抑えることが重要である。

高山・亜高山湖沼の生物群集は、魚類などの捕食者がいないことで維持され、またそれにより水質が維持されていることが示唆された。自然公園法等では、生物の採取は規定されており、外来生物法では外来種の持ち込みや移動を規定しているが、在来種の人為的な移動に関する規定はないようである。温暖化に際しては、高山・亜高山生態系の変化を加速、あるいは変質を招くような行為、特に分布が不連続で自然には分布を広げないような生物、例えば魚類等の水生生物の人為的な移動や移植を規制して行く必要がある。

生物は、温暖化によって必ずしも北方へ、あるいは高標高へ移動あるいは分布を拡大するとは限らず、拡大や移動には地理的障害の他に、分布境界領域の個体数が重要であることが示唆された。この予測から、分布を北方あるいは高標高へ拡大することで、多様性が維持できる場合には、分布境界付近の生息地を好適に保全することで拡大を許し、逆に、分布の拡大によって高標高に限定的に生息する種が絶滅し多様性を減少させると予測される場合は、境界領域の生息地環境を管理することで南方からの種の拡大を阻止できる可能性がある。また、近縁2種が側所的に分布しているような場合には温暖化にともなって雑種形成により山岳地帯の種が絶滅する可能性がある。したがって、近縁2種が接して分布しているような場合には、生物多様性の保全のために互いに接触しないような対策が必要である。

なお、高山湖沼に関してえられた知見の一部は、環境省地球温暖化影響・適応研究委員会自然

生態系分野の報告書に活用された。

6. 引用文献

- (1) Kohyama, T. (2005) Scaling up from dhifting-gap mosaic to geographic distribution in the modeling of forest dynamics. *Ecological Research*, 20: 305-312.
- (2) Bronmark, C. and Hnnson, L. A. (2005) The biology of lakes and ponds. Oxford Univ. Press.
- (3) Leibold, M. A., Holyak, M., Niyqyet, N., Amarasekarre, P., Chase, J.M., Hoopes, M. F., Holt, R. D., Shurin, J. B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M., and Gonzalez, A. (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7: 601-613.
- (4) Anten, N. P. R. 1997. Modelling canopy photosynthesis using parameters determined from simple non-destructive measurements. *Ecological Research* 12:77-88.
- (5) Wright, I.J. et al.(2005) Assessing the generality of global leaf trait relationships. *New Phytologist*, 166: 485-496.
- (6) Takasima, T., Hikosaka, K., and Hirose, T. 2004. Photosynthesis or persistence : nitrogen allcation in leaves of evergreen and deciduous *Quercus* species. *Plant Cell and Environment*, 27: 1047-1054.
- (7) Chapin, F. S. III., Shaver, G. R., Giblin, A. E., Nadelhoffer, J., & Laundre, J. A.1995. Responses of arctic tundra to experimental and observed changes in climate. *Ecology* 76:694-711.
- (8) Wezel, R. G. and Likens, G. E. (2000) Limnological Analyses. Sppringer-Verlag.
- (9) Yoshida, T., Kagami, M., Gurung, T.B. and Urabe, J. (2001) Seasonal succession of zooplankton in the north basin of Lake Biwa. *Aquatic Ecology*, 35: 19-29.
- (10) ESRI (2000) *Arc GIS 8*. Environmental Systems Research Institute, CA.
- (11) 国土地理院 (2001) 50m メッシュ標高地図データ.
- (12) Numata, M., Miyawaki, A. and Itow D. (1972) Natural and semi-natural vegetation in Japan. *Blumea*, 20: 13-94.
- (13) Carpenter, S. R. and Kitchell, J. F. (1993) The trophic cascade in lakes. Cambridge Univ. Press.
- (14)Reinertsen, H., Koksvik, J. I. and Haug, A. (1997) Effects of fish elimination on the phytoplankton and zooplankton in a small eutrophic lake. *Verh. int. Ver. Limnol.*, 26, 593-598.
- (15)Taylor, D.J., Sprenger, H. L. and Ishida, S. (2005) Geographic and phylogenetic evidence for dispaersed nuclear introgression in a daphniid with sexual propagules. *Molec. Ecol.*14:525-534.
- (16)Botkin, D.B. et al. (2007) Forecasting the effects of global warming on biodiversity. *Bioscience* 57:227-236.
- (17) Bridle, Kawata, M. and Butlin, D. B. (in prep) Adaptation is prevented at species margins when population size is limited.

7. 国際共同研究等の状況

占部は IGBP: (International Geosphere-Biosphere Program) と IHDP (International Human Dimensions Program on Global Environmental Change) の共同コアプロジェクトである「全球陸域プロジェクト」(GLP: The Global Land Project)」の科学委員会 (2007 年 2 月北京、同年 10 月コペンハーゲン) に出席し、本研究の活動状況を紹介した。本研究と同様に、高山湖沼の生物

群集に関する研究プロジェクトは欧米でも実施されており、メタ解析を行う検討を始めた。

8. 研究成果の発表状況

(1) 誌上発表

<論文(査読あり)>

Miyagi, K.-M., T. Kinugasa, K. Hikosaka, T. Hirose: *Global Change Biology*, 13, 2161-2170 (2007)

"Elevated CO₂ concentration, nitrogen, and seed production in annual plants."

Kato, S., J. Urabe, M. Kawata: *Journal of Theoretical Biology*, 245:367-377. (2007)

"Effects of temporal and spatial heterogeneities created by consumer-driven nutrient recycling on algal diversity".

Ishikawa, K., Y. Onoda, K. Hikosaka: *New Phytologist*, 176, 356-364 (2007)

"Intraspecific variation in temperature dependence of gas exchange characteristics among *Plantago asiatica* ecotypes from different temperature regimes.

Shimizu, Y., J. Urabe : *Oecologia*, 155: 21-31(2008).

"Regulation of phosphorus stoichiometry and growth rate of consumers: theoretical and experimental analyses with *Daphnia*".

Sterner, R. W., T. Andersen, J. J. Elser, D. O. Hessen, J. M. Hood, E. McCauley, J. Urabe. *Limnology and Oceanography*, 53:1169-1180(2008) "Scale-dependent carbon:nitrogen:phosphorus seston stoichiometry in marine and freshwaters".

<論文(査読なし)>

占部城太郎・加[槻木] 玲美: 日本生態学会関東地区会報 56 : 11-15 (2008)

"地域・地球環境変化と生態系応答: 湖沼研究のタテとヨコ".

(2) 口頭発表(学会)

神山千穂・及川真平・彦坂幸毅: 第53回日本生態学会全国大会 2006年3月新潟

「異なる標高における湿原植物群落の構造と種多様性」

彦坂幸毅: 第53回日本生態学会全国大会 2006年3月新潟

「植物群集の生物間相互作用: 獲得資源の定量化による相互作用の理解

占部城太郎・加藤恵理子・伴修平・日野修次: 第53回日本生態学会全国大会 2006年3月

「景観化学量論: 湖沼代謝と集水域土地利用の視点から」

神山千穂・及川真平・彦坂幸毅: 第54回日本生態学会大会 2007年3月松山

「異なる標高の湿原植物群集における種間光獲得競争」

及川真平・神山千穂・彦坂幸毅: 第54回日本生態学会大会 2007年3月松山

「標高の異なる湿原における多年生草本の窒素獲得競争と窒素利用効率」

高橋彰子・松島野枝・横山潤・占部城太郎・河田雅圭: 第54回日本生態学会大会 2007年3月松山

「高山・亜高山と低地に生息するミジンコ2種間における遺伝子流動」

Togashi Hiroyuki, Suzuki Takao, Urabe Jotaro: 30th Congress of the International

Association of Theoretical and Applied Limnology. Montreal, Quebec, Canada. August 12-18, 2007

「Spatial variations of chironomid larvae and dragonfly predation in a high mountain moor, Japan」

Hikosaka K.: ESF-JSPS Frontier Science Conference for Young Researchers 2006 -Climate Change- 2006.6 Nynashamn, Sweden.

「Plant responses to global change: acclimation and evolution to a high-CO₂ world」

Hikosaka K.: Japan-US Meeting for Phenotypic plasticity in response to environmental changes: Scaling from the molecular to ecosystem levels., Oct 2007. Nikko.

「Ecophysiological differentiation of *Plantago asiatica* along temperature and CO₂ gradient」

Kamiyama C, Oikawa S, Kubo T, Hikosaka K : Japan-US Meeting for Phenotypic plasticity in response to environmental changes: Scaling from the molecular to ecosystem levels., Oct 2007. Nikko.

「Interspecific competition for light in wetland plant communities at different altitudes.」

Urabe Jotaro: Effects of Climate Change on aquatic ecosystems- a stoichiometric perspective, Academy Colloquium of the Royal Netherlands Academy of Arts and Sciences, Oct 2007. Amsterdam

「Land-use and stoichiometric effects of CO₂ on planktonic herbivores」

彦坂幸毅・神山千穂・及川真平・長田典之・久保拓弥：第 55 回日本生態学会大会 2008 年 3

「福岡湿原植物群集内における資源獲得競争とその環境応答」

神山千穂・及川真平・彦坂幸毅：第 55 回日本生態学会大会 2008 年 3 月福岡

「異なる標高の湿原植物群集における空間構造と光獲得競争の季節変化」

占部城太郎・八神遥介・鈴木孝男・岩田智也・久保拓弥・河田雅圭：第 55 回日本生態学会大会 2008 年 3 月福岡

「温暖化に対する山岳湖沼のプランクトン群集応答」

(3) 出願特許

なし

(4) シンポジウム、セミナーの開催（主催のもの）

2006年3月25日（土）9:30-12:00 朱鷺メッセ（新潟）

「環境変化に対する生態系の応答—生物間相互作用の視点から」

企画責任者（及川真平：東北大・生命科学、岩田智也：山梨大工学部）

- ・ アラスカツンドラ生態系における物質循環（木庭啓介：東工大・総理工）
- ・ 琵琶湖長期観測で明らかになったヨコエビ個体群動態—捕食者との関係（石川俊之：北大・地球環境）
- ・ 景観・季節によるポリネーター相の違いと植物の繁殖成功（鈴木まほろ：岩手県率博）
- ・ 高山生態系における長期モニタリングと温暖化実験からみた地球環境変化の影響予測（工藤岳：北大・地球環境）
- ・ 植物群落の生物間相互作用：獲得資源の定量化による相互作用の理解（彦坂幸毅：東北

大・生命科学)

コメンテータ (占部城太郎: 東北大・生命科学)

2007年3月22日 (土) 9:00-11:30 愛媛大学 (松山)

「高山・亜高山帯における生物集団の維持機構—遺伝子流動という視点から—」

企画責任者 (及川真平: 東北大・生命科学、岩田智也: 山梨大工学部)

- ・ 高山・亜高山と低地に生息するミジンコ2種間における遺伝子流動 (高橋彰子・松島野枝・横山潤・占部城太郎・河田雅圭: 東北大学)
- ・ 連続分布するトドマツ個体群における標高に対する適応反応—1976年に設定された標高別相互移植試験の結果から (後藤晋: 東大)
- ・ ツガザクラ属植物における交雑現象-雪解け傾度を反映した生物間相互作用 (亀山慶晃, 工藤 岳: 北大)
- ・ 開花フェノロジーの異相が高山植物の遺伝子流動に及ぼす影響 (平尾章, 工藤 岳: 北大)
- ・ ユキワリソウの空間的遺伝構造—埋土種子の時空間的動態 (下野綾子・上野真義・津村義彦・鷺谷いづみ: 東大)

コメンテータ (鷺谷いづみ: 東大、曾田貞滋: 京大)

2008年3月16日 (土) 15:45-17:45 福岡国際会議場 (博多)

「生物間相互作用に着目した山岳生態系の脆弱性評価にむけて」

- ・ 高山帯のユニークな生態系構造と高山植物群集の気候変動への応答 (工藤岳・平尾章・亀山慶晃・川合由加: 北大・地球環境)
- ・ 亜高山帯の標高傾度に沿ったアカエゾマツ林冠木の成長履歴 (甲山隆司・長谷川成明: 北大・地球環境)
- ・ 湿原植物群集内における資源獲得競争とその環境応答 (彦坂幸毅・神山 千穂・及川真平・長田典之: 東北大・生命科学; 久保拓弥: 北大・地球環境)
- ・ 温暖化に対する山岳湖沼のプランクトン群集応答 (占部城太郎・八神遥介・鈴木孝: 東北大; 岩田智也: 山梨大; 久保拓弥: 北大・地球環境)
- ・ 高山帯湖沼生態系のバクテリア群集構造 (小島久弥・藤井正典・福井学: 北大・低温研; 小泉嘉一: 玉川大・学術)
- ・ 高山・亜高山帯における陸域-水域間の連結: 湖沼食物網への陸上炭素の流入 (岩田智也・保坂啓太・望月菜穂香: 山梨大・工; 占部城太郎・鈴木孝男・八神遥介・加藤恵理子・加藤聡史: 東北大・生命科学; 福井学・小島久弥・藤井正典・堤正純・末松耕: 北大・低温研; 高津文人: 科学技術振興機構)

(5) マスコミ等への公表・報道等

なし

(6) その他

なし