

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

(2) 大雪山系・阿寒山系における高山生態系・亜高山針葉樹林生態系の研究

北海道大学大学院地球環境科学研究院
北海道大学低温科学研究所

工藤 岳・甲山隆司・久保拓弥
福井 学

〈研究協力者〉 北海道大学大学院地球環境科学研究院 長谷川成明・亀山慶晃・平尾 章
北海道大学低温科学研究所 小島 久弥

平成17～19年度合計予算額（予定） 42,900千円
（うち、平成18年度予算額 14,040千円）
※上記の合計予算額には間接経費 9,900千円を含む

[要旨] 山岳生態系生物群集の構造、動態、ならびに生態機能を明らかにするために、高山植物の野外温暖化実験、雪解け傾度に沿った高山植物の空間的遺伝構造、高山植物集団の維持機構、亜高山アカエゾマツ個体群の年輪解析、湖沼生態系のバクテリア群集構造解析を行った。

温暖処理により植生高とバイオマスがともに増加する傾向が見られたが、その応答は標高やハビタットタイプにより大きく異なっていた。特に影響が顕著だったのは低標高の風衝地群集で、続いて高標高の風衝地群集であった。雪田群集では温暖処理の影響は小さく、雪解けの遅い場所では7年間の実験で影響は検出されなかった。雪田草本のエゾコザクラは、集団内の開花は消雪時期に沿って6月下旬から8月中旬まで続き、開花時期の異相による花粉散布の制限によって血縁構造が形成されていた。アオノツガザクラの分布は花粉媒介者を介して同所的に生育するコエゾツガザクラの影響を強く受けていることが明らかにされた。

雄阿寒岳の亜高山林で異なる標高3箇所（500、800、1100m）に調査地を設置し、各地点100個体についてアカエゾマツの年輪解析を行い、過去40-150年の直径成長の履歴を得た。平均直径成長量と年平均気温、年降水量との相関関係を調べたところ、夏季の累積気温は成長量と負の相関を示し、冬季の積雪量は成長量と正の相関を示した。高標高の個体群はもっとも気象変動に鋭敏に反応した。以上の結果は、亜高山帯針葉樹林が気候変動に対して敏感であることを示した。森林限界は温暖化に伴って上昇せず、かえって下降すると予測した。

山岳湖沼に特異的なバクテリア群集構造が存在し、その成立に塩濃度とpHが影響している可能性を示した。山岳湖沼バクテリア群集を特徴付ける代表的なバクテリアはいずれも陸域由来有機物を利用していることが示唆された。山岳湖沼に特異的な微生物群集が持つ機能としては、陸域と水界のリンクとしての役割が重要なものであると考えられた。

[キーワード] 温暖化、森林、種間相互作用、高山植物、湖沼

1. はじめに

地球温暖化の生態系への影響は、寒帯や高山、亜高山帯などで最も顕著に現れると懸念されて

いるが、温暖化に対する高山・亜高山生態系の応答を予測し、危険性を評価するための科学的知見は著しく少ない。気象条件や標高に沿った生物群集の記載だけでは、生物多様性を維持している生態諸過程や生物間相互作用への影響を理解するには不十分である。例えば、温度上昇に対する植物の応答は、生育環境や種によって異なるであろう。また、植物の種間関係の変化は、花を訪問する昆虫の行動に作用し、植物側の繁殖成功にフィードバックする。陸系の植物群集における変化は、物質循環や食物網を介して高山帯湖沼に作用し、生物群種の種構成や機能に影響を及ぼすであろう。どのような特性を持つ高山・亜高山生態系が脆弱で危険度が高いかを評価するには、一連の生態諸過程と生物間相互作用を理解する必要がある。

生態系における生物間相互作用を理解するには、時間的・空間的な概念が不可欠である。地球規模の温暖化は既に始まっていると考えられるが、樹木の場合、その影響は年輪幅という形で蓄積される。直径生長量と過去の気象データの解析は、温暖化の影響を個体レベルで評価する上で重要な役割を果たしうる。さらに、集団の遺伝的構造を長期間の遺伝子流動を結果として捉えることで、遺伝分析によって過去を遡り、そこで起きた生物間相互作用を遺伝子の動きとして理解することができる。一方、正確な将来予測をおこなうためには、生態系に特有な構造を正しく理解することが不可欠である。高山亜高山生態系は、その生態系機能だけでなく、生態系構造についてもまだまだ不明なことが多い。例えば、動植物群種の構造解析に比べ、山岳湖沼のバクテリア群集組成についてはほとんど知られていないのが現状である。

本研究では、(1)高山生態系の構造と機能について明らかにするために、7年間の野外温暖化実験に基づき、温暖化に対する高山植物の応答を異なるタイプの高山植物群集で時系列的に解析し、植生動態の予測を行った。同時に、高山植物の空間遺伝構造と雪解け傾度が作り出す開花フェノロジー変異の関係や環境傾度に沿った高山植物集団の維持機構に着目し、詳細な調査を行った。また、(2)高山生態系に隣接する亜高山森林性体系の動態予測の基盤となるアカエゾマツ林の生長解析を行い、過去の気候変動と年輪生長応答の標高傾度に沿った解析を試みた。さらに、(3)山岳生態系の重要な構成要素である湖沼群のバクテリア群集構造について広範な調査を行い、これまでほとんど注目されてこなかったバクテリア群集の研究の方向性についてパイオニア的な調査を行った。

① 大雪山系における高山生態系の構造と環境応答に関する研究

a. 温暖化実験による高山生態系の生態的応答

2. 研究目的

高山植生は積雪分布の違いが作り出す多様な微環境に対応してモザイク状にさまざまな群落が隣接している。温暖化による気候変動によって高山生態系がどのように変化していくのかを予測するには、各群落タイプに特有の環境応答性を十分に考慮する必要がある。高山植物は風衝地と雪田を両極とする環境傾度の中でそれぞれの分布域を選んで生育しており、温暖化の影響もこのようなハビタット間で異なると予測される。生育シーズンの気温上昇が高山植物群落に及ぼす影響を定量化するため、開放型温室（オーブントップチャンバー：OTC）を野外に設置し、人為的な温暖化実験を7年間行った。OTC設置により日平均気温は約2度上昇する。OTCは同時に防風効果ももたらすため、OTC設置により植物の生育環境は大きく緩和される。温暖化を伴う環境緩和により、異なるタイプの高山植物群落でどのような応答が現れるのかを非破壊的なポイントフレーム法に

より経年的に計測した。この実験では特に以下の2つの予測を検証することを目的とした。

予測1：環境緩和により高山植物の成長が促進され、生産量が増大し、種間の応答性の違いにより群落の組成も変化していくと予測されるが、このような変化は雪田よりも風衝地で特に急速かつ明瞭に現れるであろう。

予測2：厳しい気候環境に適応した高標高の風衝地群落に比べて、森林限界近辺の群落の方が温暖化に対して敏速に応答するだろう。以上の予測を群落レベル・生育型レベル・種レベルの応答として検出することが本実験の目的である。

3. 研究方法

大雪山国立公園中央部ヒサゴ沼（北緯43°33′、東経142°53′）周辺部に風衝地サイト2ヶ所（F1とF2）と雪田サイト2ヶ所（S1とS2）の合計4サイトの調査地を設定した（図2-1）。風衝地サイトには地衣類・ツツジ科矮生低木・禾本類などが分布し、雪田サイトには広葉草本植物や禾本類などが分布している。F1サイトはヒサゴ沼周辺の台地状に位置する低標高風衝地（標高1700m）、F2サイトは化雲岳周辺の稜線上に位置する高標高風衝地（標高1900m）、S1サイトはF1とF2の中間に位置する7月中旬頃雪が解ける雪田（標高1800m）、S2サイトは化雲平周辺に位置する7月末頃雪が解ける雪田（標高1800m）である。風衝地ではいずれも5月末までに雪が消える。2001年の7月に、各サイトに6反復のOTCと対照区を設置し、2007年まで温暖化実験を行った。

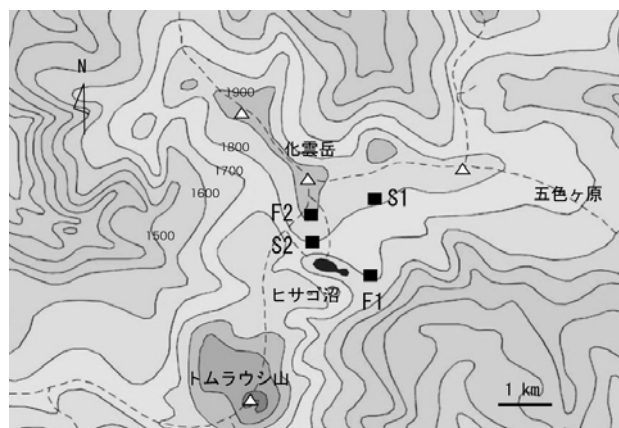


図2-1 調査地の位置。F1とF2は風衝地サイト、S1とS2は雪田サイト。

今回の実験で使用したOTCは、国際ツンドラ実験プロジェクト(ITEX)の標準規格のもので、厚さ3mmの透明アクリル板を使用した六角形の構造である（図2-2）。開口部面積は0.23m²、床面積は0.65m²、高さは30cmである。このタイプのOTCは、太陽熱により温度上昇が起こる受動的温暖化装置であり、生育シーズンをとじて平均1-3°C程度の温暖化を引き起こすことが知られている。

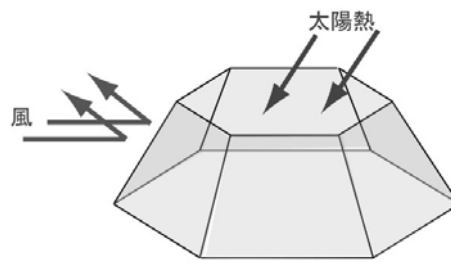


図2-2 開放型温室（OTC）の概念図。太陽熱を受けて発熱する受動的温室。

各調査地で植物の成長が完了した生育期後期に、すべてのOTCと対照区においてポイントフレーム法によって植生調査を行った。5cm間隔に穴の開いた（10×10 = 100ポイント）正方形の亚克力板2枚を水平方向に並べ、目盛りの付いたアルミ製のピンを穴に通して垂直方向に下ろしていく。ピンの先端が地面に到達するまでの間、ピンが葉に接触した植物種について、その地表からの高さを記録した。実験初年度の2001年は各ポイント最上層の種についてのみ計測した。2002、2003、2005、2007年は、最上層から地表に達するまでのすべての種について計測を行った。各プロットで得られた植生情報は、各種のポイント数（パーセント植被率に相当）と各ポイントにおける各種の最大葉高（植物高とした）である。地上部のバイオマスは、ポイント数と平均最大葉高の積で表した（バイオマス指数）。計測時期は風衝地サイトで7月中旬、雪田サイトでは8月下旬から9月上旬にかけて行った。

群落構成種は、地衣類(L)、コケ類(M)、常緑性低木(E)、落葉性低木(D)、広葉草本植物(H)ならびに禾本・カヤツリグサ科植物（以下禾本類と総称、G）の6つの生育型に分類した。各サイトの優占度上位5種について、種毎の動向についても解析を行った。植生高とバイオマス指数の比較は、処理（対照区・OTC）と年度（2001、2002、2003、2005、2007年）を説明変数（交互作用を含む）とし、プロットをランダム効果としたREML法(Restricted maximum likelihood estimation)による線形混合モデルにより、サイト毎に行った。

4. 結果・考察

実験開始2年目の2002年に行った植被率に基づいて算出した、各サイトの構成種の相対優占度を表2-1に示す。F1サイトには21種の維管束植物が生育しており、4つのサイトの中では最多である。主要構成種は、地衣類・ミヤマキンバイ・クロマメノキ・ウラシマツツジ・タイセツイワスゲなどである。F2サイトには12種の維管束植物が生育しており、地衣類・イワウメ・タイセツイワスゲ・ミネズオウ・ミヤマキンバイなどが優占する。風衝地サイトにおける構成種数の違いは、生育環境の厳しさが反映されている。F2サイトはF1サイトに比べて標高が200メートル高い稜線上に位置しており、平均気温は2°Cほど低く、風も強いために、生育できる種が限られているのであろう。S1サイトには16種の維管束植物が生育しており、地衣類・ミヤマキンバイ・ハクサンボウフウ・ミヤマクロスゲ・キンスゲが優占する。S2サイトには12種の維管束植物が生育しており、ミヤマキンバイ・ミヤマクロスゲ・ヒロハコメススキ・キンスゲ・コメススキが優占する。雪田サイトにおける構成種数の違いは、雪解けの著しく遅いS2サイトでは生育できる種数が限られていることを反映しているのであろう。

表2-1 各サイトにおける構成種の相対優占度。2002年度の結果より算出。

| サイト | 種名 | 優占度 (%) | サイト | 種名 | 優占度 (%) |
|-----|-----------|---------|-----|-----------|---------|
| F1 | 地衣類 | 31.46 | S1 | ハクサンボウフウ | 18.84 |
| F1 | ミヤマキンバイ | 10.94 | S1 | ミヤマキンバイ | 15.90 |
| F1 | クロマメノキ | 9.31 | S1 | 地衣類 | 13.47 |
| F1 | ウラシマツツジ | 9.21 | S1 | ヒロハコメススキ | 9.02 |
| F1 | タイセツイワスゲ | 8.63 | S1 | キンスゲ | 7.34 |
| F1 | エゾツツジ | 6.79 | S1 | ミヤマクロスゲ | 6.97 |
| F1 | コケ類 | 3.26 | S1 | エゾコザクラ | 6.25 |
| F1 | タカネオミナエシ | 2.95 | S1 | チングルマ | 6.13 |
| F1 | ミネズオウ | 2.68 | S1 | コメススキ | 5.12 |
| F1 | サマニヨモギ | 2.10 | S1 | コケ類 | 4.74 |
| F1 | イワウメ | 1.89 | S1 | アオノツガザクラ | 2.01 |
| F1 | イワノガリヤス | 1.84 | S1 | シラネニンジン | 1.85 |
| F1 | チシマツガザクラ | 1.63 | S1 | ミヤマイ | 0.92 |
| F1 | レブンサイコ | 1.63 | S1 | ミヤマリンドウ | 0.76 |
| F1 | ミヤマウシノケグサ | 1.37 | S1 | ヨツバシオガマ | 0.29 |
| F1 | ガンコウラン | 0.95 | S1 | タカネスズメノヒエ | 0.25 |
| F1 | シラネニンジン | 0.89 | S1 | ハクサンイチゲ | 0.08 |
| F1 | マルバシモツケ | 0.84 | S1 | コウメバチソウ | 0.04 |
| F1 | コケモモ | 0.68 | | | |
| F1 | タルマイソウ | 0.58 | | | |
| F1 | ウスユキトウヒレン | 0.26 | | | |
| F1 | チシマギキョウ | 0.05 | | | |
| F1 | ヒメイツツツジ | 0.05 | | | |
| F2 | 地衣類 | 21.79 | S2 | ミヤマキンバイ | 34.32 |
| F2 | イワウメ | 14.24 | S2 | ミヤマクロスゲ | 20.07 |
| F2 | タイセツイワスゲ | 12.85 | S2 | ヒロハコメススキ | 12.43 |
| F2 | ミネズオウ | 11.77 | S2 | キンスゲ | 8.10 |
| F2 | コケ類 | 9.84 | S2 | コメススキ | 6.60 |
| F2 | ミヤマキンバイ | 9.84 | S2 | エゾコザクラ | 4.78 |
| F2 | コメバツガザクラ | 8.75 | S2 | 地衣類 | 4.55 |
| F2 | チシマツガザクラ | 3.74 | S2 | ミヤマイ | 4.19 |
| F2 | ウラシマツツジ | 3.32 | S2 | ミヤマリンドウ | 2.32 |
| F2 | ウスユキトウヒレン | 1.63 | S2 | コケ類 | 1.50 |
| F2 | ミヤマウシノケグサ | 1.15 | S2 | アオノツガザクラ | 0.50 |
| F2 | チングルマ | 0.97 | S2 | タカネコメススキ | 0.46 |
| F2 | シラネニンジン | 0.06 | S2 | ジムカデ | 0.18 |
| F2 | ハイマツ | 0.06 | | | |

各サイトにおける地上部最上層の高さ（植生高）の経年変化を図2-3に示す。2001年の実験開始時の高さを基準に、その後の変化量で表している。線形混合モデルによる解析の結果、S2サイトを除く3サイトでOTC設置により有意な植生高の増大が認められた。変化量と時間応答には顕著な違いが見られた。F1サイトでは実験開始後2年目の2002年よりOTCで植生高の増大が認められ、その効果は年々増大している。F2サイトでは実験開始後3年目の2003年よりOTCで植生高の増大が認められた。一方雪田ではOTC設置による応答は鈍く、S1サイトでは実験開始後7年目によりOTCで植生高の増大が認められた。

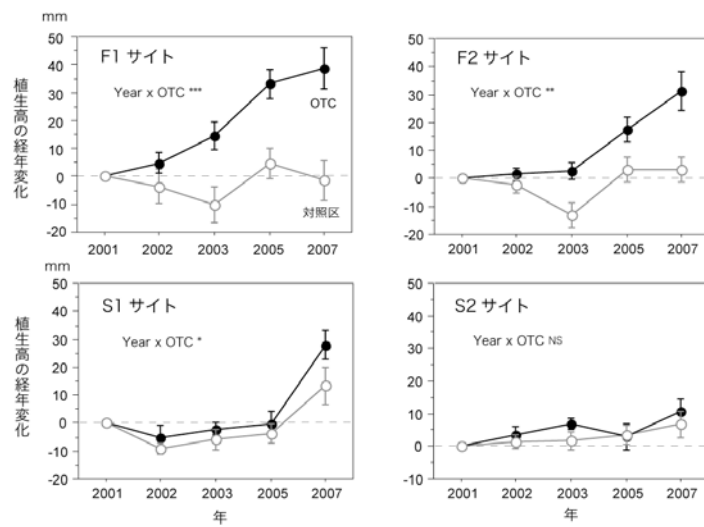


図2-3 各サイトにおける植生高の経年変化。2001年の高さを基準に、変化量で表している。平均値±標準誤差。*** $P < 0.001$ 、** $P < 0.01$ 、* $P < 0.05$ 、NS $P > 0.05$ 。

図2-4はポイントフレーム法により推定したバイオマスの経年変化を実験開始からの相対値で示したものである。全体的な傾向は植生高とほぼ同様である。F1サイトでは実験2年目から顕著なOTCの効果が現れ、5年目までにバイオマスはおよそ2倍に増えた。F2サイトでは3年目よりOTC効果が認められ、7年目にはやはりバイオマスは2倍になった。一方、雪田ではOTCの影響は緩やかで、S1サイトでは7年目になってようやくバイオマスの違いが認められたが、対照区との差は約20%程度に留まった。最も雪解けの遅いS2サイトはOTCによる影響は認められなかった。以上の結果より、温暖化を伴う環境緩和の効果は風衝地で非常に顕著であり（予測1）、その応答は低標高で急速に現れる（予測2）ことが示された。一方で雪解けの遅い雪田では、OTCによる環境緩和は成長や生産にはほとんど影響しないことが明らかとなった。

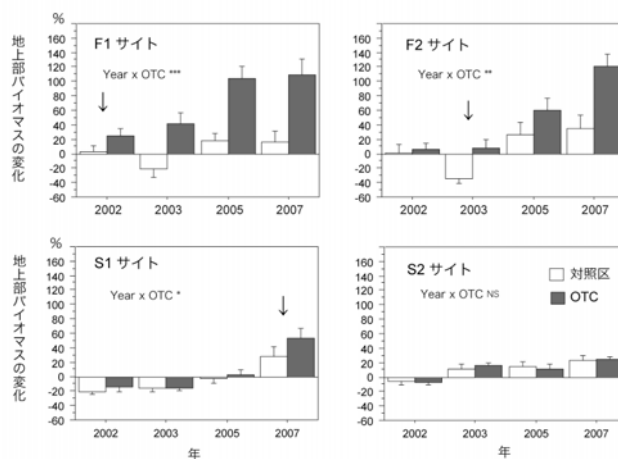


図2-4 各サイトにおける地上部バイオマスの経年変化。2001年の値を基準に、変化量で表している。平均値±標準誤差、*** $P < 0.001$ 、** $P < 0.01$ 、* $P < 0.05$ 、NS $P > 0.05$ 。

実験当初より各サイトの生活型組成は大きく異なっていた。F1サイトでは、地衣類(L) = 32%、

落葉低木(D)=26%、広葉草本(H)=19%、禾本類(G)=12%、常緑低木(E)=8%、コケ類(M)=3%と多様な生育型組成を有していた。F2サイトでは、G=26%、E=26%、L=21%、H=13%、M=10%、D=4%であり、F1と比べて禾本類と常緑低木植物の割合が高く落葉低木の割合が少ない。一方でS1サイトでは、H=43%、G=27%、L=22%、E=3%、M=3%、D=2%であり、草本植物（特に禾本類）と地衣類の優占が著しい。S2サイトでは、G=54%、H=39%、L=5%、E=1%、M=1%であり、S1サイトよりもさらに禾本類に偏った傾向が見られた。

F1ではOTCにより落葉低木と常緑低木が有意に増加した。F2では当初はイワウメやミネズオウ等の常緑矮生低木が優占していたが、OTCにより禾本類が有意に増加した。S1ではハクサンボウフウ等の広葉草本が優占していたが、OTCにより禾本類が有意に増加した。S2ではもともと禾本類が優占しており、OTC設置による影響は認められなかった。

表1に示した構成種のうち各サイトで上位5～6種について、地上部バイオマスにOTCの効果が認められたものを図2-6に示した。F1サイトでは落葉性低木のクロマメノキとウラシマツツジがOTC設置により有意なバイオマスの増加を示した。F2サイトではOTC設置により常緑矮生低木のイワウメのバイオマスが徐々に減少し、タイセツイワスゲ（禾本類）で顕著なバイオマスの増加が見られた。S1サイトでは7年目になってOTCプロットのミヤマクロスゲ（禾本類）のバイオマスが急増した。しかしS2サイトでは主構成種のバイオマス変化は認められなかった。これらの傾向は、各サイトにおける生育型組成の変化パターンと一致するものであり、優占種のバイオマス変動が全体のバイオマスや生育型組成の変化を引き起こしていることが示された。

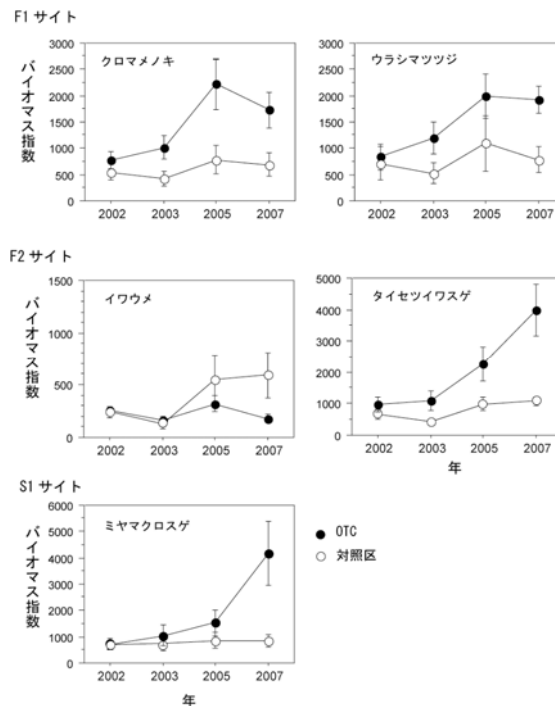


図2-5 バイオマスの経年変化に有意なOTCの効果が認められた種の変化パターン。

実験結果は予測を支持するものであった。温暖化による環境ストレスの緩和は、風衝地において顕著な成長促進と生産増加をもたらし、その変化速度は低標高で早い傾向があった。この実験では、風衝地群落の地上部バイオマスは実験開始時の約2倍にも増大した。このような急速な生産

量の増加は、植物間の資源獲得競争をもたらし、競争的排除による種多様性の減少が予測される。一方で雪解けの遅い雪田群落では、温度上昇や防風効果による成長促進は非常に緩やかであった。このような生育環境に特異的な応答は、それぞれの生育場所に作用する環境ストレスが異なるためである。風衝地では低温や強風による乾燥が制限要因であり、これらのストレスが弱まると群落の生産は急増する。一方で、雪解けの遅い雪田では低温や強風はストレスとしてそれほど作用しておらず、短い生育期間により年生産が資源されていると思われる。本研究で用いたOTCは、雪田群落では雪圧による破損を避けるために積雪期には取り外していた。そのため、雪解け時期や生育開始時期への影響は軽微で、生育期の温度上昇が主な環境改変効果として作用している。従って、地球温暖化により雪解け時期の変化が生じた場合には、本実験結果とは異なる応答を示す可能性もあるだろう。温暖化が生態系に及ぼす効果は複合的であり、その影響予想にはそれぞれの生育場所でどのような環境変化が起こるのかを十分検討する必要がある。

この研究では、生育期の環境改変は群落全体の生産量だけでなく、生育型組成や種構成をも変化させる可能性を明らかにすることができた。温暖化により低標高風衝地では低木の優占するヒース化が進むと考えられる。場合によっては、森林限界の上昇により森林性の植物が高山帯に侵入し、高山植物と競合することもあるかもしれない。高標高の風衝地では、イワウメやミネズオウなどの常緑性矮生低木が優占する群落から、タイセツイワスゲなどの禾本類が優占する単調な乾地草原へ進行すると考えられる。また、雪田ではハクサンボウフウなどの広葉草本植物群落からミヤマクロスゲなど少数の禾本類が優占する湿潤草地へと緩やかに移行していくと予測される。このように生育場所によって植生変化の方向性は大きく異なるが、植生構造は少数の優占種の応答を反映したものである。次のステップとしては、今回の温暖化実験により得られた植生変化予測と野外で実際に進行している高山植生変化を比較し、その変化メカニズムを明らかにすることが重要となるだろう。

b. 雪解け傾度に沿った植物集団の空間的遺伝構造

2. 研究目的

高山の多雪環境において、地球温暖化は雪解け時期の変化を介して、生物の生育開始や繁殖の時期に大きな影響をもたらすと考えられる。とくに高山植物の多くは、開花フェノロジーが雪解け時期に依存しているため、温暖化の進行は開花時期のみならず遺伝子流動や集団の遺伝構造にまで変化をもたらすかもしれない。高山帯の多雪環境では、地形の不均一性などによって消雪時期が異なるため、植物の開花フェノロジーに異相が生じており、高山生態系に特徴的な空間的遺伝構造が形成されている可能性がある。本研究の目的は、高山性の雪田に広く分布する多年生草本エゾコザクラを対象に、雪解け傾度に沿った空間的遺伝構造を検証することで、高山生態系に特有な集団の構造を明らかにすることである。

3. 研究方法

北海道大雪山系の化雲平に100m×250m（10mグリッド）の連続的な雪田プロットを設置し、エゾコザクラの開花フェノロジーを7-10日間隔で記録した。遺伝解析試料として、各グリッドから開花個体の葉を1サンプルずつ採取した。遺伝マーカーには、ポリアクリルアミド電気泳動によるアロザイム変異（6酵素：AAP, AAT, EST, FM, IDH, FM, 6PGM; 9遺伝子座）を用いた。各サンプリング個

体の遺伝子型について主座標分析をおこない、PC0スコアと開花フェノロジーとの相関を検討した。空間的遺伝構造の強さは、相対血縁度を用いたコレログラムおよび*Sp*統計量¹⁾によって評価した。さらに空間的遺伝構造について、1. 開花フェノロジーが同調するペア（開花同調ペア）、2. 開花フェノロジーが分離するペア（開花分離ペア）、3. 全てを込みにしたペア（全ペア）の3タイプに分けて解析した。開花が同調しているかどうかは、各ペア間の開花フェノロジーの差が10日（＝エゾコザクラの花の寿命）以内であるかどうかで判別した。

4. 結果・考察

雪田プロット内において、エゾコザクラの開花はプロット北東部において6月下旬から始まり、その後、西側に向かって8月下旬まで続いた（図2-6）。開花フェノロジーの差異は最大で50日以上あり、開花フェノロジーの異相によって花粉媒介による遺伝子流動が制限される状況が生じていた。

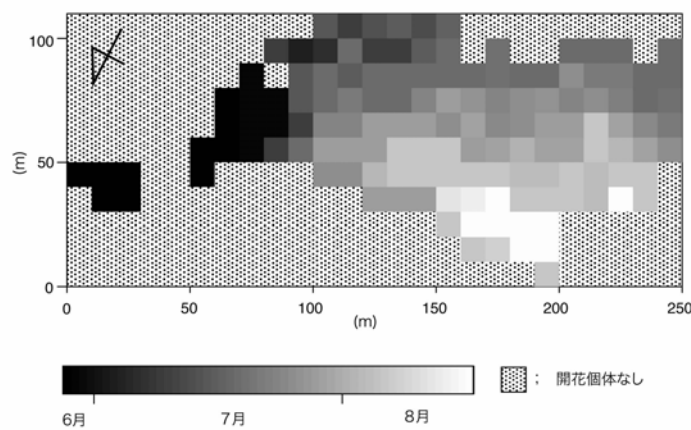


図2-6 雪田プロット内のエゾコザクラの開花フェノロジー。

アロザイム9遺伝子座からは24個の対立遺伝子が得られ、遺伝子座あたりの有効な対立遺伝子数は1.3、遺伝子多様度は0.162あった。また近交係数は0.063であり、Hardy-Weinberg平衡から有意に偏っていた。開花個体の遺伝子型について主座標分析をおこなったところ、各遺伝子型をグループ化することはできなかったが、PC01軸と開花フェノロジーの間には相関が認められた ($r=0.281$, $P<0.05$)。推定された相対血縁度と個体間距離の関係を図2-7に示す。個体間距離が離れるにつれて、相対血縁度が低下するという関係が認められ、血縁的な遺伝構造があることが示された（図2-7a）。空間的遺伝構造を開花フェノロジーの異相（開花同調ペア、開花分離ペア）に分けて解析すると、個体間距離の増加に伴う血縁度の低下の割合は、開花同調ペアでは緩やかなのに対し、開花分離ペアでは急激な減少を示した（図2-7bおよびc）。これらコレログラムの傾きに基づいた空間的遺伝構造の強さ（*Sp*統計量）を表2-2にまとめると、3タイプの空間的遺伝構造の強さは、（開花同調ペア）<（全ペア）<（開花分離ペア）の順となった。開花フェノロジーの異相が引き起こす遺伝子流動の制限によって、血縁的な遺伝構造が強化されたと考えられる。

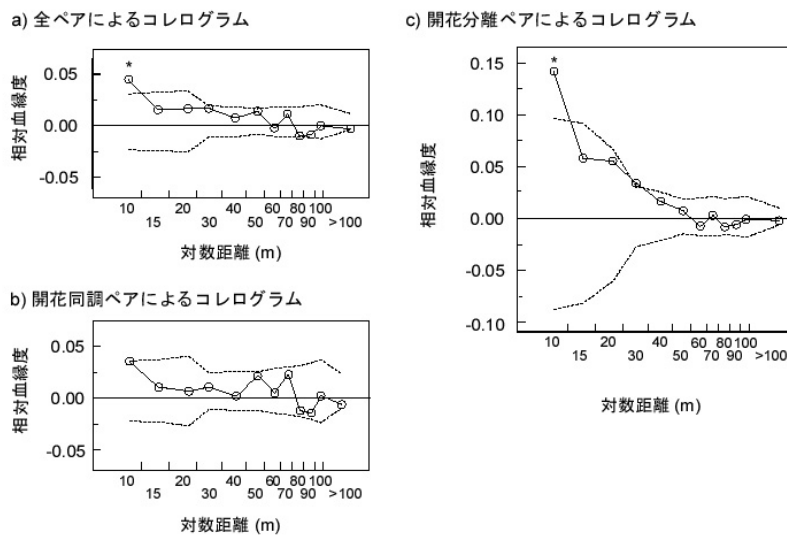


図2-7 エゾコザクラの空間的遺伝構造。破線は95%信頼区間、*は統計的にゼロよりも有意に大きな血縁度であることを示す ($P < 0.05$ randomization test)。

表2-2 エゾコザクラの空間遺伝構造の強さ。

| | S_p 統計量±標準誤差 |
|--------|-------------------|
| 全ペア | 0.017 ± 0.006 |
| 開花同調ペア | 0.012 ± 0.005 |
| 開花分離ペア | 0.055 ± 0.014 |

他の植物種の遺伝構造の強さと比較すると、エゾコザクラの開花同調ペアにおける遺伝構造の強さは一般レベルと同程度であったが、全ペアおよび開花分離ペアでは一般レベルを上回っていた¹⁾。したがってエゾコザクラでは、他の一般的な植物よりも血縁的に強まった空間的遺伝構造が形成されており、高山の多雪生態系における特徴的な集団の遺伝構造が認められた。地球温暖化の進行によって開花フェノロジーの変化した場合は、集団内の遺伝構造にまで影響が及ぶことが予想された。

c. 雪解け傾度に沿ったアオノツガザクラ集団の維持機構

2. 研究目的

植物集団の存続可能性は各個体が生産する種子の数と質に依存しており、花粉媒介者を巡る種間競争によって花粉が十分に供給されないと、種子生産数は減少する。また、大量の種子が生産されている集団であっても、その種子が異種の花粉に由来する場合、雑種崩壊によって次世代への貢献度（適応度）がゼロになるかもしれない。自家花粉によって種子が生産され、その後に強い近交弱勢が働く場合も同様である。地球温暖化は高山生態系の雪解け時期を早めると予想され、開花フェノロジーや花粉媒介者を介した生物間相互作用の変化を通じて、種や集団の維持に大きな影響を及ぼす可能性がある。

北海道大雪山系では、ツガザクラ属植物を対象として雪解け傾度に沿った分布パターンや種子生産数、花粉媒介者を巡る種間競争について多くの先行研究がおこなわれており^{2,3,4,5)}、地球温暖

化の影響を理解する上で最適な研究材料である。大雪山系には、エゾノツガザクラ（エゾ）、アオノツガザクラ（アオ）、コエゾツガザクラ（コエゾ）、ニシキツガザクラ（ニシキ）の4分類群が認められるが、広く分布しているのはアオとコエゾの2分類群である。これまでの研究によって、広範囲に分布するコエゾはエゾとアオの雑種第一代であり、コエゾがアオに戻し交配した分類群がニシキであることが明らかになった⁶⁾。また、雪解けの早い場所に優占するコエゾと、雪解けが遅い場所に優占するアオの間には花粉媒介者（マルハナバチ）を巡る競争があり、雪解けの早い場所ではコエゾが選好訪花されることが示されている³⁾。コエゾは大量の種子を生産するが、雑種第二代の定着は起きておらず、進化的には終焉を迎えた分類群と言える。また、コエゾとアオの間には一定の交配親和性があるが⁴⁾、戻し交配種であるニシキの分布は極めて稀であり、コエゾ花粉に由来するアオの種子が次世代に貢献することはほとんど無い。また、アオは自家花粉でも一定の種子を生産できるが²⁾、集団の近交係数はゼロであることが示されており、自殖種子が次世代に貢献することはない。

本研究の目的は、雪解け傾度に沿った花粉媒介者を巡る種間競争が、植物の繁殖様式や繁殖成功率に与える影響を明らかにし、地球温暖化の影響を生物間相互作用という視点から理解することである。

3. 研究方法

北海道大雪山系のヒサゴ沼周辺に、雪解け傾度に沿って3つの調査地（早期、中期、後期）を設置し、交配実験をおこなった。用いた花粉親は、アオノツガザクラの他家花粉のみ（0）、自家花粉のみ（S）、コエゾツガザクラの花粉のみ（H）に加えて、他家と自家（OS）、他家とコエゾ（OH）、他家と自家とコエゾ（OSH）の混合花粉、計6通りである。それぞれ10個体を処理し、結実率を算出した。混合花粉については得られた種子の遺伝分析（OSとOHが個体当たり8種子、OSHは12種子）をおこない、花粉親を特定した。

アオノツガザクラの受粉成功を明らかにするため、ヒサゴ沼周辺および五色岳周辺に、雪解け傾度に沿って20 m×20 mのプロット（早期、中期、後期）を1つずつ設置した。各プロットにおいて分類群あたり24の花序を任意に選び、開花直後に一花を除雄、もう一花は無処理としてマークし、結実率の算出と遺伝分析による父性分析をおこなった。父性分析には果実当たり2つの種子（計48種子）を用い、集団の対立遺伝子頻度と各々の母樹、種子の遺伝子型から花粉親組成（自家、他家、コエゾ）を最尤推定した。

4. 結果・考察

アオノツガザクラの潜在的な繁殖様式は雪解け傾度（早期、中期、後期）に沿って変化せず、自家花粉（S）、コエゾ花粉（H）を付着させた場合の結実率は、他家花粉（0）の半分程度であった（図2-8）。また、異なるタイプの花粉を充分量、同時に付着させた場合（OS, OH, OSH）、結実率は他家花粉のみの場合と同等であった（図2-8）。

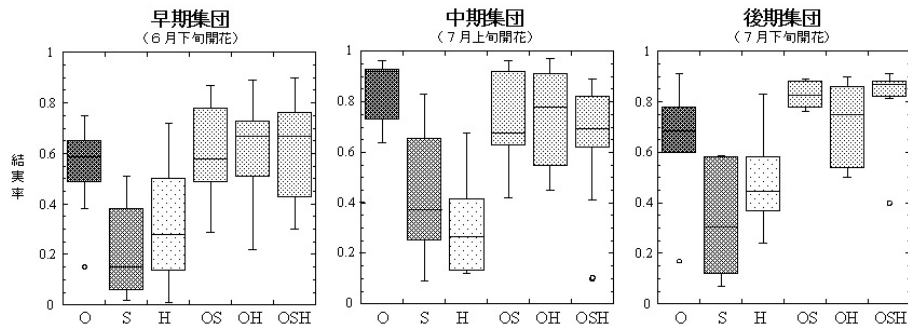


図2-8 アオノツガザクラの潜在的な交配様式。用いた花粉はアオノツガザクラの他家花粉のみ (O)、自家花粉のみ (S)、コエゾツガザクラのみ (H)、他家と自家 (OS)、他家とコエゾ (OH)、他家と自家とコエゾ (OSH)、の6通り。それぞれ10個体を処理し、結実率を算出。

混合花粉 (OS, OH, OSH) によって生産された種子の遺伝分析をおこなった結果、いずれの処理においても、大部分が他家花粉に由来していた (図2-9)。アオノツガザクラには花粉間競争による選択的な他殖メカニズムが存在しており、異なるタイプの花粉が充分量、同時に付着した場合には、生産される種子の量 (図2-8)、質 (図2-9) とともに、他家花粉のみの場合と同等であることが示された。

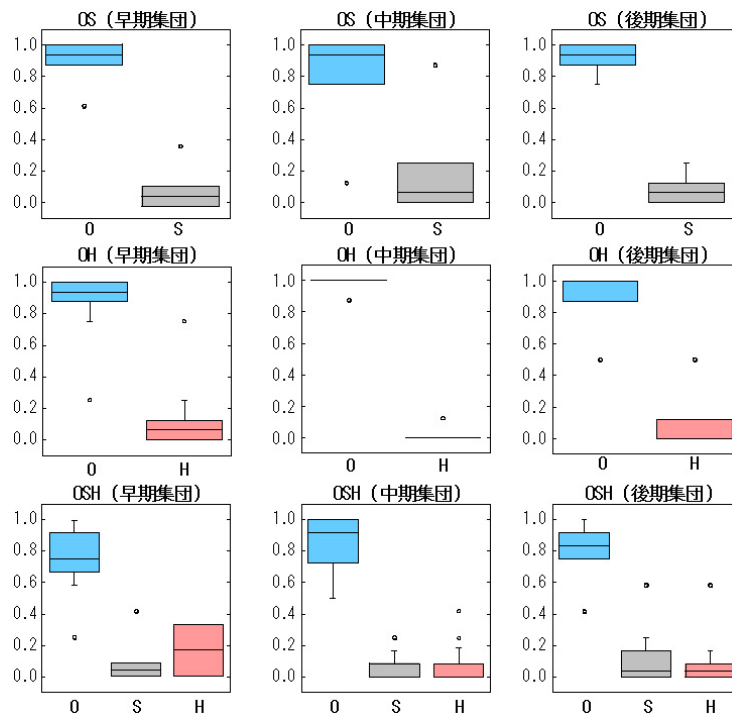


図2-9 混合花粉 (OS, OH, OSH) によって得られた種子の花粉親組成。OSとOHは10果実×8種子、OSHは10果実×12種子を基本とし、遺伝分析によって花粉親を特定。

アオノツガザクラの自然集団では、雪解けの早い早期集団で結実率が低下し、除雄によって更に減少していた (図2-10)。これは、早期集団では花粉媒介者の訪花が不十分であり、自動同花受粉が卓越していることを示唆している。一方、中期集団、後期集団の結実率は高く、除雄の効

果も認められない。この結果は、花粉媒介者が十分に訪花し、量的な花粉制限は起きていないことを示している。

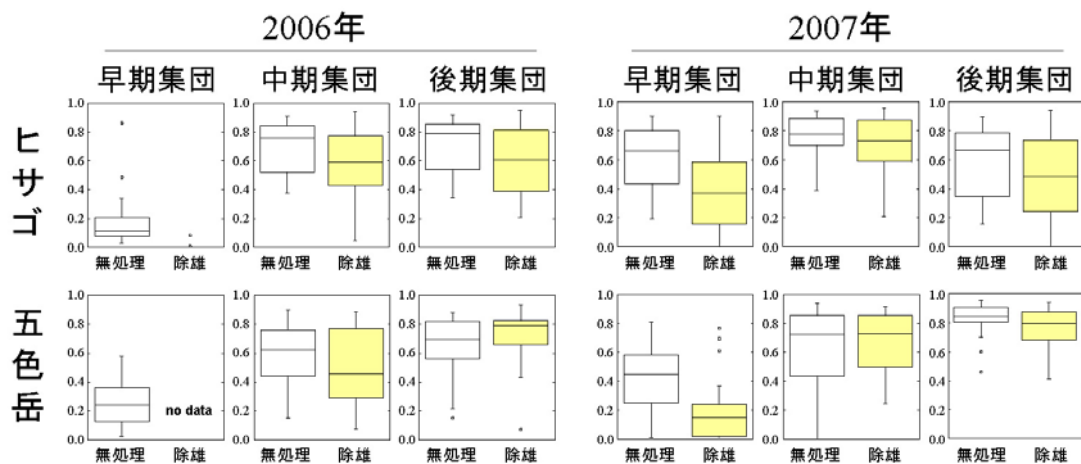


図2-10 自然集団におけるアオノツガザクラの結実率。2006年と2007年に、ヒサゴ沼と五色岳の雪解け傾度に沿って24花序を選択。一花を除雄、一花を無処理として、結実率を比較した。

自然集団で生産された種子の父性分析をおこない、花粉親を推定した結果を図2-11に示す。早期集団では高い自殖率を示しており、結実率の結果（図2-10）から示唆された量的花粉制限の存在が支持された。結実率の高かった中期集団、後期集団においても自殖率は10-70%に達しており、花粉媒介者を介して多量の同花花粉、隣花花粉が供給されていることが明らかとなった。また、雑種であるコエゾツガザクラに由来する種子は少なく、5-10%程度であった。これは、花粉媒介者による選好訪花性⁴⁾を反映したものかもしれない。

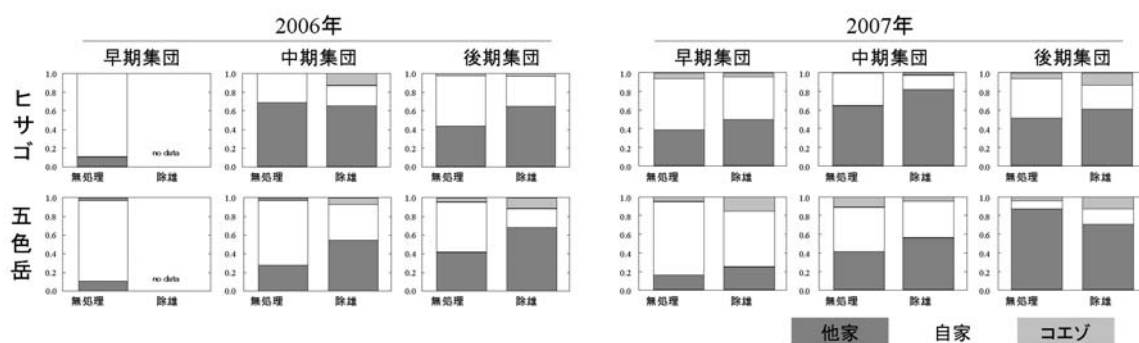


図2-11 野外集団におけるアオノツガザクラの花粉親組成。各処理について、果実当たり2つの種子（計48種子）を遺伝分析し、集団の対立遺伝子頻度と各々の母樹、種子の遺伝子型から花粉親を最尤推定。

研究成果をまとめると次のようになる。アオノツガザクラは花粉間競争による選択的な他殖メカニズムを持ち、異なるタイプの花粉が充分量、同時に付着した場合には、生産される種子の量及び質は他家花粉のみの場合と同等となる。しかし、雪解けの早い早期集団では花粉媒介者の訪花が不十分であり（量的花粉制限）、自動同花受粉による高い自殖率を示す。中期集団、後期集団では花粉媒介者によって充分量の花粉が供給されるが、多量の同花花粉、隣家花粉によって自

殖率は増加する（質的花粉制限）。このように、雪解け傾度に沿ってアオノツガザクラの受粉成功（受け取る花粉の量と質）が大きく変化していた。

早期集団における量的花粉制限の背景には、花粉媒介者の数もしくは活性が低いことと、コエゾツガザクラとの花粉媒介者を巡る競争の双方が存在すると思われる。他家花粉の不足は自動自家受粉によって補われるが、生産された多量の自殖種子が次世代に貢献することはなく、アオノツガザクラの繁殖成功率（適応度）は中期集団や後期集団に比べると低下する。アオノツガザクラの分布域の上限は、土壤水分や栄養分といった非生物的な要因だけでなく、同所的に生育する他種（他分類群）との相互作用によって決まっていると考えられる。地球温暖化が高山生態系の雪解けを促進した場合、コエゾツガザクラとアオノツガザクラの種間競争は現在よりも激しくなり、アオノツガザクラの集団維持に大きな影響を及ぼすだろう。また、一般に言われているように森林限界が地球温暖化によって上昇すれば、アオノツガザクラの分布域は上下両方向からの影響を受けることになる。花粉媒介者を介した生物間相互作用は植物界全体で広く認められる現象であるが、開花フェノロジーが雪解け傾度に依存している高山生態系ではその相互作用は特に大きく、このシステム特有の脆弱性をもたらす可能性がある。高山生態系に対する地球温暖化の影響を考える上で、このような生物間相互作用を無視することは出来ない。

② 阿寒山系におけるアカエゾマツ個体群の年輪解析

2. 研究目的

森林生態系は森林樹木などを中心として構成される生態系であり、多くの生物バイオマスを蓄積する、生態地球圏システムの重要な構成要素である。近年、問題となりつつある地球規模の環境変動によって森林生態系もまた多大な影響を受けることが考えられる。特に、亜高山帯に位置する森林生態系においては低温・短い成育期間・積雪・山頂効果による物理的な影響など、生物が成育していく上で不利となる条件が数多く存在する。そのために亜高山森林生態系はシステムの安定性が低く、環境変動による影響を受け易い可能性が考えられる。しかしながら、その影響がどのようなものなのかについて予測を行うのは困難である。森林生態系は森林樹木やその他の構成要素の相互作用が複雑にからみあった生態系であり、環境変動がどの要素にどのように作用し、結果として森林生態系がどのように変化するのか、予測することは容易ではない。

本研究では、環境変動、なかでも気温の変動が亜高山森林生態系に与える影響を査定する目的で、阿寒山系雄阿寒岳に生育するアカエゾマツ個体群について標高傾度に沿って年輪解析を行い、過去の直径成長と気象変動の関係が標高に伴ってどのように変化するのか明らかにすることで、亜高山森林生態系の気温に対する応答を明らかにすることを試みた。

3. 調査地と研究方法

北海道東部に位置する阿寒湖畔の雄阿寒岳(標高1371m)の標高500m、800m、1100m地点の3箇所調査地を設置した。雄阿寒岳は阿寒湖畔付近の標高約400mから標高約1200m付近までアカエゾマツが天然分布しており、林冠の巨大木層を優占している。

各地点につき林冠上層で優占する100個体のアカエゾマツをランダムに選択して対象個体とした。対象木の年輪をSibtec Scientific社製 Digital Microprobe (DmP) を用いて測定した。DmPは、直径1mmの金属性のプローブ(探索針)をドリル状に回転させながら樹木の幹部に突き刺し、その際

プループにかかる抵抗とプループの回転数から年輪を計測する装置であり、従来のコアサンプル方法よりはるかに個体への破損影響が少なく、同時にポータブルコンピュータに計測結果を送信するために、多くの個体からのサンプリングが可能になる。本研究では幹表面より30cm程度の深さまでの年輪を測定し、40～150年分に相当する過去の成長履歴を辿ることができた。気象庁釧路気象台による1908年以降の気象観測データを入手し、これを樹木の直径成長データと組み合わせ、解析を行った。

調査地ではほぼ消雪する5月から、肥大成長が終わる10月までを生育期間である夏季、その前の積雪期である11月から4月までを冬季と定義した。夏季の気温の指標として、生育期間の日累積気温を用い、また降水量は冬季・夏季それぞれに別けて影響を解析した。当年の成長量が、前年の貯蔵物質に依存する可能性を考えて、気温と降水量はそれぞれ当年と前年についてそれらの影響を評価した。

4. 結果・考察

アカエゾマツ林冠木の樹高、胸高直径は標高500m, 800m, 1100mの順に大きい傾向がみられた。最大樹高は、それぞれ35m, 28m, 25mが記録された。これに対して個体群の直径成長量はおおきくばらつき標高間でその分布が重なったが、平均成長量は、標高500m, 1100m, 800mの順に大きく、各1.58, 1.22, 1.05cm/yearとなり、単純に標高傾度に沿って成長量が減少しているわけではないことが明らかになった。この結果は過去40年間にわたって同様であった。一般的に標高が高い地点ほど気温は低下し、それに伴って成長量は減少すると考えられるが、今回の結果は調査地点ごとの林齢などの差位により、単純に標高傾度に沿って直径成長量が変化するわけではないことを示している。

各個体について年輪解析によって再現された、過去に遡る胸高直径の変化を図2-12に示す。この基データに基づいて、各時点の気象要因と成長量の関係を解析した。

過去40年間のアカエゾマツの直径成長について雄阿寒岳の標高傾度に沿った各地点での平均値をプロットした結果を図2-13に示す。アカエゾマツ個体群の平均直径成長量は計測された期間を通じて一定ではなく、変化していることが示された。平均直径の変化パターンは標高の異なる各地点間でだいたい同調した増減を示しており、標高の違いを越えて、おなじ気象シグナルに成長応答をしていることが示唆された。

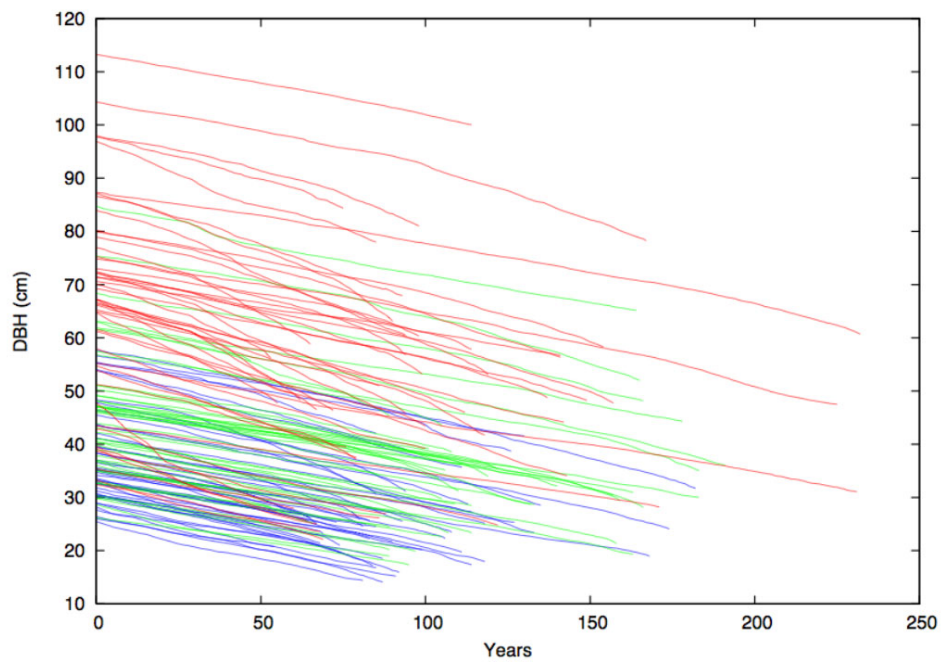


図2-12 観測されたアカエゾマツ林冠木全個体の胸高直径の成長履歴。
赤が500m、緑が800m、青が1100m地点の個体を示す。

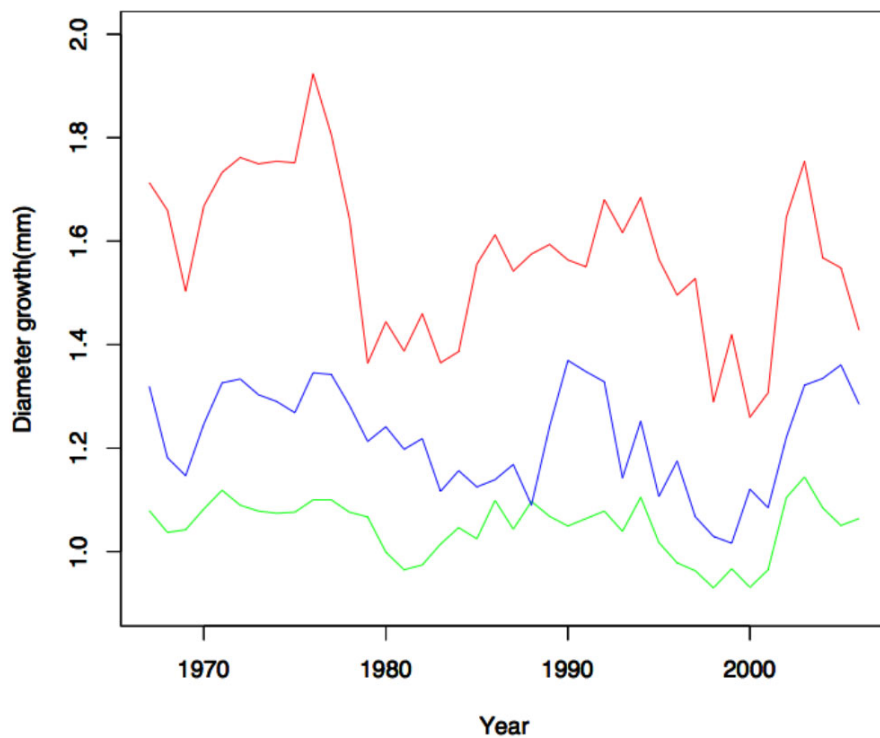


図2-13 雄阿寒岳アカエゾマツの各標高における個体群平均成長量。
赤が500m、緑が800m、青が1100m 地点の個体を示す。

樹木個体のうち、成育適地を占めた個体は旺盛な成長を続けると考えられる。気候要因と成長量の関係を一般化線形混合モデル(GLMM) とAIC に基づいたモデル選択によって明らかにした。

ある年の成長量と、当年・前年の夏季（生育期間）累積気温、および当年・前年の夏季降水量と冬季降雪量、各個体の胸高直径の関係を、各標高について、GLMM と AIC に基づくモデル選択によって解析した（表2-3）。解析の結果、どの標高においても当年夏季気温が負の係数を取っていた（表2-3）。前年の気温は選択されなかった。高温による成長遅滞の影響は、800 < 500 < 1100 m の順で大きくなった。個体成長と平均気温のプロットによっても、気温と成長の負の相関は識別できた（図2-14）。

降水量の影響は、当年の夏季と当年・前年の冬季で選択され、夏季よりも冬季の降水量の影響が大きく、前年夏季の降水量は選択されなかった。冬季の降雪の影響は、500mでは当年、1100mでは前年の影響が大きく、低温となる高標高の個体群ほど立地の湿潤さが過去の降雪に遡って規定される遅延効果を受けることがわかった。

夏季の高温と冬季の降雪が背反した成長影響を示した。夏の高温は、各標高帯で、生育期間の生理的乾燥を招いていたことが判った。高標高の個体群は、成長量が低く、また気候変動の影響が大きかった。

表2-3 アカエゾマツの成長に影響した気候要因

| 標高 | 当年夏気温 | 前年夏気温 | 当年夏降水 | 当年冬降水 | 前年夏降水 | 前年冬降水 | 幹直径 | 定数 |
|--------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|---------|-----|
| 500 m | -5E-6 | - | 11E-6 | 34E-6 | - | 7E-6 | - | 2.7 |
| 800 m | -1E-6 | - | -2E-6 | 9E-6 | - | 5E-6 | -300E-6 | 2.4 |
| 1100 m | -6E-6 | - | 9E-6 | 9E-6 | - | 34E-6 | - | 2.4 |

GLMMによる解析とAICによるモデル選択による：胸高直径を固定効果、気候要因と個体差を変量効果とした

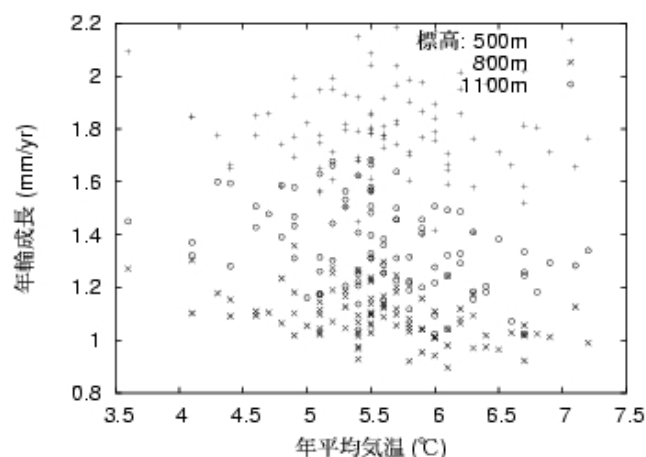


図2-14 雄阿寒岳アカエゾマツ個体群の平均直径成長量と年平均気温。

以上の結果から、雄阿寒岳のアカエゾマツ個体群では、地球温暖化によって生育が促進されることなく、抑制されると予測された。とりわけ、森林限界にちかい個体群で抑制効果が大きいため、森林限界は上昇することなく、かえって下降し、亜高山帯針葉樹林生態系としてはその分布

帯を狭めるとともに、標高に関わりなく生態系純生産量が低下することが予測された。多雪である日本海側の亜高山帯では、針葉樹林帯が欠落する現象が認められるが、これに対して、従来は冬季の雪害に針葉樹が十分な耐性を持たないためである、という説明がされてきた。今回の結果から、夏季に少雨で高温になる環境下で、山地が乾燥することによって亜高山針葉樹林帯の欠落を招いた可能性を初めて指摘した。

③ 山岳湖沼生態系のバクテリア群集構造解析

2. 研究目的

山岳湖沼は多くの希少種の生息場所であり、特異性の高い生態系のひとつである。温暖化等の環境変化に対する生態系の応答を予測するためには、現状における生態系の構造と機能を正確に把握することが必要不可欠である。しかしながら、調査に困難を伴う山岳湖沼ではこうした基礎的知見が未だ不足している。中でも特に理解が立ち遅れているもののひとつが、微生物群集の構造と機能である。一般に生態系内での物質とエネルギーの流れの大部分には微生物が関与していると考えられている。特に水界に生息する微生物は、分解者としての役割に加え、動植物には利用できない溶存態有機物を同化して細胞を構成し、捕食されることによって食物網の起点を提供する役割も担っている。こうした重要性にも関わらず、山岳湖沼の水中微生物群集についての知見は極めて限られたものに留まっている。本研究では、温暖化に対する生態系の応答の予測、温暖化の影響評価を行う上で必須となる基礎的な知見として、山岳湖沼の水中に生息するバクテリアの群集構造を把握することを第一の目的とした。複数の湖沼間での結果を比較することにより、山岳湖沼バクテリア群集の持つ構造的特徴を明らかにするとともに、それらの特徴と関連性の深い環境要因についても検討した。これらの結果を基に、山岳湖沼に特徴的なバクテリア群集が持つ機能的な特性について考察することを最終的な目的とした。

本研究では、全バクテリアが保有する遺伝子であるスモールサブユニットリボソームRNA遺伝子 (SSU rDNA) を指標とし、山岳湖沼の水中からバクテリアを網羅的に検出した。解析のための手法としては、多数の試料を迅速に解析するための手法として優れている変性剤濃度勾配ゲル電気泳動 (DGGE) を用いた。この手法はDNA断片を塩基配列の違いによって分離するものであり、各々のバクテリアはゲル上の特定の位置にバンドを形成する。個々のバンドの塩基配列の決定と、バンドパターンそのものの試料間比較によってバクテリア群集の特徴を捉え、別途測定された環境要因との関係性を解析した。

3. 研究方法

(1) 試料採取

試料は2005年、2006年、および2007年の夏季に採取した。調査地は、八甲田 (田代岱・菅沼・睡蓮沼・大岳沼・仙人岱・上毛無岱・下毛無岱・赤沼)、八幡平 (熊沼・蓬莱沼・大沼・ガマ沼・八幡沼・御在所沼・長沼)、乗鞍山系 (亀が池・鶴が池・五の池)、北八ヶ岳山系 (雄池・亀甲池・松原湖・七つ池)、鳥海山 (鶴間池・鳥海湖)、秋田駒ヶ岳 (駒池・阿弥陀が池・ヒヤ潟)、大雪山系 (ヒサゴ沼・北沼・天沼・化雲平・沼の原大沼・空沼・高原沼・大学沼・式部沼・緑沼・六の沼・ピウケナイ沼・姿見の池・鏡池・すり鉢池)、阿寒 (パンケトー・阿寒湖・次郎湖・太郎湖) の8地域、46湖沼とした。それぞれの湖沼について湖心付近の一地点から採水した。成層が

確認された湖沼については、層別の採水を行った。採取した湖水を濾過滅菌用フィルターユニット (Sterivex, Millipore) に通し、径 $0.22\mu\text{m}$ 以上の懸濁物質をフィルター上に捕集した。フィルターユニットから湖水を完全に除いた後、内部を核酸安定化試薬 (RNA-later, Ambion) で満たし、フィルターが薬液に浸された状態で研究室に持ち帰った。また、試水の一部を孔径 $0.20\mu\text{m}$ のフィルター (DISMIC, Advantec) で別途濾過し、濾液を陰イオン分析用試料とした。一部の湖沼については、採取した表層水に最終濃度1%のグルタルアルデヒドを添加し、バクテリアの直接計数用の試料とした。

(2) 陰イオン分析及び全菌数計数

各湖沼から得られた濾過済み水試料について、イオンクロマトグラフ (ICS-1500, DIONEX) によって、塩化物イオン、及び硫酸イオン濃度の分析を行った。

グルタルアルデヒドによって固定して持ち帰った各湖水サンプルに含まれるバクテリア細胞数を、直接計数によって求めた。試料中の懸濁粒子を孔径 $0.20\mu\text{m}$ のメンブレンフィルター

(ADVANTEC) 上に濾過濃縮したのち、DAPI (4',6'-diamidino-2-phenylindole) による核酸の染色を行った。落斜蛍光位相差顕微鏡 (ZEISS) を用いてUV励起下、倍率1000倍で観察し、青白い蛍光を発する粒子をバクテリア細胞として計数した。

(3) 核酸抽出

フィルターからの核酸抽出はビーズビーティングによる物理的細胞破碎法によって行った。2mlのスクリュウキャップチューブに、0.5gのガラスビーズを量り取った。ビーズは直径 0.1mm と 0.05mm のものを同重量で混合したものをを用いた。懸濁物の付着したフィルターをユニットから取り外し、ビーズの入ったチューブ入れた。フィルターの入ったチューブに 0.6ml のTE緩衝液 (Tris-EDTA)、 $30\mu\text{l}$ の20%ドデシル硫酸ナトリウム溶液、及び 0.6ml のPCI (フェノール、クロロホルム、イソアミルアルコールを体積比25:24:1で混合したもの) を加えた。ビーズビート処理 (2000rpm、60秒) の後、遠心分離を行い、上清を新しいチューブに回収した。回収した上清に 0.6ml のCIA (クロロホルムとイソアミルアルコールを体積比24:1で混合したもの) を加え混合した後、再度遠心分離を行った。上清を新しいチューブに回収し、 $25\mu\text{l}$ の5M塩化ナトリウム溶液と 0.7ml のイソプロパノールを添加し、軽く攪拌した。氷上に10分間静置した後、遠心操作によって核酸を沈澱させた。上清を捨て、 1ml の70%エタノールを加えて軽く攪拌し、遠心操作の後上清を捨て、沈澱を乾燥させた。乾燥した沈澱に滅菌蒸留水を加えてPCRの鋳型として使用した。

(4) PCR

試料から抽出したDNAを鋳型とし、バクテリアのスマールサブユニットリボソームRNA遺伝子 (SSUr DNA) の部分配列をPCRによって増幅した。PCRは 0.6ml のマイクロチューブ内で、 $50\mu\text{l}$ の反応系で行った。反応液の組成は以下の通りである。10×Ex Taqバッファー $5\mu\text{l}$ 、dNTP 混合液 $4\mu\text{l}$ 、 $25\mu\text{M}$ フォワードプライマー溶液 $0.5\mu\text{l}$ 、 $25\mu\text{M}$ リバープライマー溶液 $0.5\mu\text{l}$ 、鋳型DNA $1\mu\text{l}$ 、滅菌蒸留水 $39\mu\text{l}$ 、 $5\text{U}/\mu\text{l}$ Ex Taq溶液 $0.25\mu\text{l}$ (TaKaRa)。フォワードプライマーは、全バクテリアを対象に設計された341Fの5'末端にGCクランプを付加したものをを用いた。リバープライマーには全生物を対象とした907Rを用いた。初期熱変性を 94°C で一分間行った後、 94°C 2分・ 45°C 1分30秒・ 72°C 2分のサイクルを25回繰り返し、最終の伸長反応を 72°C で10分間行った。PCR産物はTAE緩衝液 (Tris-Acetate-EDTA) 中でアガロースゲル (1.1%) によって電気泳動し、臭化エチジウム染色後、トランスイルミネーター上でUV照射により約550bpのDNA断片を確認した。

(5) 変性剤濃度勾配ゲル電気泳動 (DGGE)

PCRによって得られたSSU rDNA断片は、DCode (BioRad)を用いたDGGEによって塩基配列ごとに分離した。ゲルは6%ポリアクリルアミド (アクリルアミド：ビス=37.5：1) を使用した。変性剤は6M尿素と20%ホルムアミドの混合物を100%とし、変性剤濃度勾配が20%-50%になるようにゲルを作成した。泳動には0.5×TAE緩衝液を用い、電圧200V、60℃で4時間の泳動を行った。泳動後、臭化エチジウムでゲルを染色し、トランスイルミネーター上でUV照射によって観察した。確認されたバンドはゲルから切り出した。切り出したゲル片を滅菌水ですすいだ後、ゲル中のDNAを鋳型としてPCRによる再増幅を行った。再増幅産物はDGGEに供し、単一性が確認されたものについては塩基配列決定を行った。

(6) 塩基配列からの系統群推定

各DGGEバンドの塩基配列の決定はDye Terminator法で行った。再増幅産物をRapid PCR Purification System (Marligen)を用いて精製し、サイクルシーケンス反応の鋳型とした。サイクルシーケンス試薬にはBigDye Terminator v3.1 (Applied Biosystems)を用いた。反応産物はDNAシーケンサーABI PRISMTM 377 (Applied Biosystems)によって解析した。得られた塩基配列について、系統上の位置を推定するための相同性解析を行った。公共データベース

(DDBJ/EMBL/Genbank) 上の配列から相同性の高い配列をBLASTによって検索し、各DGGEバンドに対応するバクテリアの属する分類群の推定を行った。

(7) DGGEゲルイメージ解析

得られたDGGEバンドパターンについて、Bio Numetrics (Applied Maths) を用いた画像解析を行った。ゲルの標準化を行うことによってレーン間のずれを補正し、デンストメトリックカーブを描いてバンドパターンの数値化を行った。レーン間でのバンドパターンの類似度をピアソン相関係数によりを算出し、UPGMAによってデンドログラムを構築した。また、特定の分類群に由来すると推定されたバンドについては、レーン内の全バンド強度に対する割合を算出し、環境要因との関連性について検討した。

4. 結果・考察

(1) 陰イオン濃度および全菌数

調査を行った各湖沼の塩化物イオン、及び硫酸イオンの濃度と全菌数を表2-4に示した。

表2-4 表層水試料中の陰イオン濃度と全菌数。単位は $\mu\text{mol}/\text{l}$ (イオン濃度) 及び $\times 10^5$ cells/ml (全菌数)。

| | Cl^- | SO_4^{2-} | 全菌数 | | Cl^- | SO_4^{2-} | 全菌数 |
|------|---------------|--------------------|------|------|---------------|--------------------|------|
| 御在所沼 | 61.5 | 2196 | 4.6 | 鶴が池 | 2.6 | 4.5 | ND |
| 熊沼 | 60.1 | 17.6 | 6.2 | 亀が池 | 4.6 | 16.4 | ND |
| 蓬萊沼 | 66.6 | 39.6 | 10.3 | 五の池 | 17.8 | 146.7 | ND |
| 八幡沼 | 28.6 | 9.3 | 2.9 | 亀甲池 | 26.1 | 1062 | ND |
| がま沼 | 34.4 | 9.0 | 4.2 | 双子池雄 | 10.2 | 15.8 | ND |
| 長沼 | 76.3 | 35.3 | 40.4 | 松原湖 | 148 | 372 | ND |
| 大沼 | 105.5 | 72.3 | 46.1 | 七つ池 | 3.3 | 7.3 | ND |
| 赤沼 | 90.5 | 379.7 | 1.5 | 鶴間池 | 122 | 109.9 | 0.7 |
| 菅沼 | 89.5 | 67.5 | 21.7 | 鳥海湖 | 22.9 | 4.8 | 15.0 |

| | | | | | | | |
|-------|-------|-------|------|--------|------|------|------|
| 田代岱 | 219.6 | 196.6 | 20.9 | 駒池 | 13.9 | 5.7 | 15.9 |
| 睡蓮沼 | 24.8 | 11.3 | 31.0 | 阿弥陀池 | 24.2 | 14.9 | 10.8 |
| 大岳沼 | 21.9 | 9.5 | 10.2 | ヒヤ潟 | 35.7 | 26.9 | 68.5 |
| 上毛無岱 | 23.8 | 4.9 | 16.6 | 空沼 | 24.4 | 11.4 | 7.9 |
| 下毛無岱 | 35.2 | 9.0 | 12.7 | 高原沼 | 10.8 | 3.6 | 6.1 |
| 仙人岱 | 28.0 | 4.9 | ND | 大学沼 | 8.6 | 2.0 | 9.6 |
| ヒサゴ沼 | 11.7 | 5.6 | ND | 式部沼 | 8.8 | 4.1 | 13.8 |
| 北沼 | 12.8 | 8.0 | ND | 緑沼 | 15.0 | 14.3 | 22.5 |
| 天沼 | 18.0 | 3.7 | ND | ピウケナイ沼 | 15.6 | 12.1 | 25.6 |
| 化雲平 | 24.4 | 26.2 | ND | 六の沼 | 15.7 | 11.6 | 14.5 |
| 沼の原 | 7.5 | 18.2 | ND | 姿見の池 | 22.1 | 63.2 | 3.7 |
| パンケトー | 71.2 | 76.2 | ND | 鏡池 | 14.9 | 17.0 | 13.1 |
| 阿寒湖 | 463 | 410.6 | ND | すり鉢池 | 12.9 | 9.7 | 11.9 |
| 次郎湖 | 426 | 419.1 | ND | | | | |
| 太郎湖 | 479 | 417.5 | ND | | | | |

ND： 測定せず

硫酸イオン濃度と全菌数に関しては、他の環境要因との明確な関連性は確認されなかった。一方、塩化物イオン濃度と湖沼の標高の間には有意な負の相関が認められた（図2-15）。

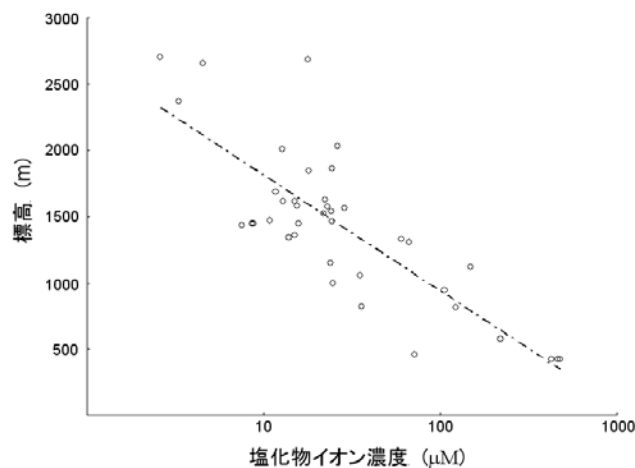


図2-15 湖沼の標高と塩化物イオン濃度の関係。

塩濃度の低さは山岳湖沼の特性のひとつであると考えられるが、本研究においてもこのことが確認された。全菌数は標高をはじめとする様々な要因との間に明確な関係を示さなかった。山岳湖沼の細菌群集は、細胞密度によっては特徴づけられないと考えられる。

(2) 群集を構成する細菌の系統

解析に用いた試料のうち、信州の雄池と八幡平の長沼から採取したサンプルはPCRによる増幅が確認されなかったため、それ以外の全湖沼のサンプルについてDGGE解析を行った。層別に採水した湖沼については深度別に解析を行ったが、いずれの湖においても深さによる微生物群集構造の明瞭な差異は認められなかった。

対象とした全ての湖沼の表層試料の結果を比較したところ、それぞれ異なるバンドパターンが観察され、湖沼ごとに独自のバクテリア群集構造が成立していることが示された（図4-2）。観察されたバンドのうち、224本について塩基配列を決定し、相同性に基づく系統分類群の推定を行った。その結果、126本のバンドがProteobacteria門に属すバクテリアに由来するものと推定された。その大半である114本は β -proteobacteria、残り12本は α -proteobacteriaと推定された。その他、52本のバンドがBacteroidetes門、11本のバンドがActinobacteria門に属するバクテリアに相当するものと推定された。酸素発生型の光合成を行う生物として、Cyanobacteria門に属すバンド8本が確認されたほか、真核光合成生物の葉緑体に由来すると推定されるバンドが19本得られた。残りのバンドは、Fibrobacteres門(4本)、Gemmatimonadetes門(2本)、Firmicutes門(1本)、Planctomycetes門(1本)に属すものと推定された（括弧内はそれぞれに該当するバンド本数）。これら4つの門については、今回調査した中で最も標高の低い阿寒湖と太郎湖のみから検出された。これらの湖は高い塩化物イオン濃度を示し、また人為的影響を大きく受けている。これらの湖からのみ検出された4門は、山岳湖沼を特徴付ける分類群ではないと考えられる。

個々のバンドについて、特に高い相同性を示したデータベース上の配列について検討した。今回得られた配列に近縁な配列は、様々なタイプの環境試料から検出されており、山岳湖沼に特異的な種の存在は認められなかった。

一方で、複数の湖沼から互いにごく近縁な配列が検出される例が認められた。特に多くの湖沼から検出されたのは*Polynucreobacter*属に近縁な配列で、バンド総数としては31本に及んだ。この属に近縁な配列は世界各地の様々な淡水環境から主要な群集構成要素として検出されている。次いで多く検出されたのは*Methylophilus*属に近縁な配列で、17本のバンドがこれに相当するものと推定された。これらはいずれも β -proteobacteriaに属すものである。

(3) バクテリア群集構造と環境要因の関係性

DGGE解析によって得られたバンドパターンから、各湖沼の間での微生物群集構造の類似度を算出した。これを基にデンドログラムを作成した結果、いくつかのクラスターが形成されることが確認できた（図2-16）。これらのクラスターと湖沼の地理的分布（山系）の間に明確な関係は認められなかった。一方、クラスターのひとつ（クラスターA）は弱酸性付近のpHと低い電気伝導度を持つ湖沼のみで構成されていた。別のクラスター（クラスターC）は相対的に高いpHの湖沼のみで構成されており、微生物群集構造に対するこれらの環境要因の影響が示唆された。また、クラスターA内に認められたサブクラスター（サブクラスターa）は、小さい湖沼のみで構成されていた。DGGEバンドパターンに注目すると、クラスターの形成に強い影響を及ぼしていると思われる相対強度の高い2つのバンドが確認された。これらのバンドは前述の*Polynucreobacter*属と*Methylophilus*属に対して近縁な配列を持つものであった。クラスターCは*Polynucreobacter*属に相当するバンドの強度が低いことで特徴付けられ、またサブクラスターaは*Methylophilus*属に相当するバンドの強度が高いことが確認できた。

特に出現頻度の高かった β -proteobacteriaについては、これに相当するバンドの強度を計測・合計し、レーン内の全バンド強度に対する相対値を算出した。この値と環境要因との関連について検証したところ、湖水pHとの間に有意な負の相関が認められた（図2-17）。Bacteroidetesについても同様の解析を行ったが、特定の環境要因との関連性は認められなかった。

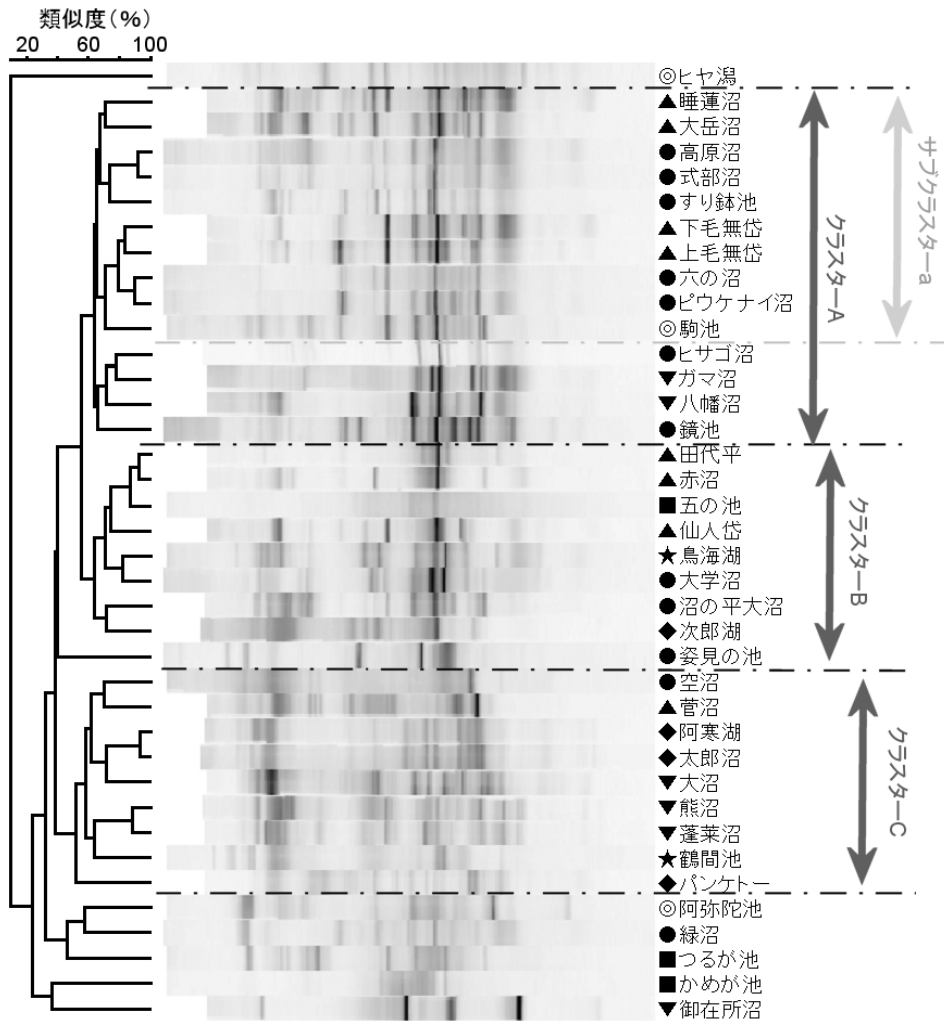


図2-16 各湖沼のDGGEバンドパターンとクラスター解析の結果。湖沼名の前の記号は山系に対応（◎秋田駒ヶ岳、▲八甲田、●大雪山系、▼八幡平、■乗鞍山系、★鳥海山）。

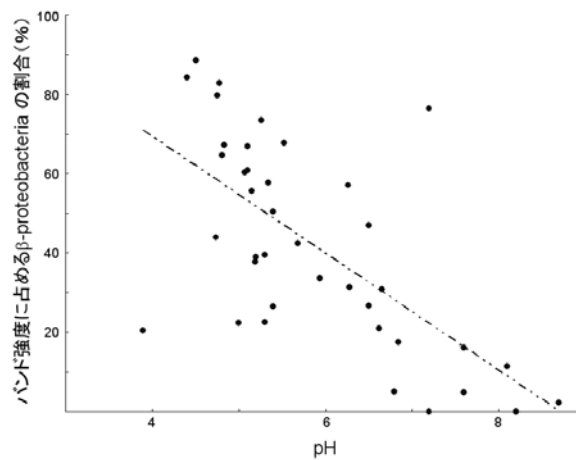


図2-17 バンド強度に占めるβ-proteobacteriaの寄与とpHの関係。

(4) バクテリア群集の機能に関する考察

高山・亜高山帯に位置する湖沼はサイズが小さく、湖面積に対する集水域面積が大きい傾向にある。そのため、陸域から供給される有機物資源による影響を大きく受けるとされている。陸域由来の有機物は主に溶存態として水界に輸送されるが、これらの溶存態有機物はバクテリア等の微生物によってのみ利用することが可能である。微生物による同化を受けた溶存態有機物由来の炭素は、微生物が捕食されることで食物網に組み込まれる。したがって、山岳湖沼の微生物群集は陸系と水系のリンクとしての機能を持っていると予想される。

微生物群集構造解析の結果、山岳湖沼の微生物群集を特徴付けるバクテリアとして、*Polynucreobacter*属および*Methylophilus*属の寄与が示唆された。特に多くの湖沼から検出された*Polynucreobacter*属のバクテリアは、世界中の様々な淡水湖沼から検出されており、山岳湖沼に特徴的なバクテリアであるという報告はない。環境中での役割についてはほとんど明らかとなっていないが、腐植質に代表される異地性有機物濃度の高い湖沼において増殖しやすい傾向にあることが報告されている⁷⁾。これらのことから、今回検出された*Polynucreobacter*属も陸域由来の有機物を利用していることが予想される。

*Methylophilus*属のバクテリアは、サブクラスターaの湖沼群において現存量が相対的に大きいことが示唆された。サブクラスターaを構成する湖沼群は、比較的低いpH、低い塩濃度、及び小さい容積といった特徴を共有していた。これらの特性は山岳湖沼の典型的な特徴と考えられ、*Methylophilus*属が山岳湖沼に特異的な微生物群集の構成に大きく関与していることが示唆される。*Methylophilus*属のバクテリアは、メタノールをはじめとしてメチルアミン、ホルムアミドなどのC₁化合物(炭素原子-炭素原子の結合を含まない有機化合物)を炭素源として利用することが知られている。淡水環境に広く分布していることが知られているが、水中バクテリア群集の主要な構成要素となるケースは一般的ではない。これらのバクテリアが利用するC₁化合物の起源は不明であるが、腐植物質とマンガン酸化物の化学反応によってC₁化合物が生産されることが報告されている⁸⁾。腐植物質は陸域から水界に供給される溶存有機物の主要な形態である。腐植物質は高分子化合物であり、バクテリア細胞中に取り込まれるには何らかの形で低分子化を受けなければならない。腐植物質の低分子化機構には依然不明な点も多いが、先述のマンガン酸化物との反応はその経路のひとつとして提唱されている。山岳湖沼生態系においては、陸域由来有機物が同化される過程でC₁化合物が重要な位置を占めている可能性があり、この点が他の水界生態系との相違点となっていることも考えられる。

上述の2属に近縁なもの以外に検出されたバクテリアの多くについてはその機能が推定できなかった。光合成生物の検出によって湖沼内での一次生産も起きていることが示されており、群集としての機能の全容は明らかになっていない。しかしながら、山岳湖沼微生物群集を特徴付けるバクテリアはいずれも陸域由来有機物を利用していると予想されるものであった。このことから、山岳湖沼に特異的な微生物群集が持つ機能として、陸域と水系のリンクとしての役割が重要なものであると考えることができる。温暖化による陸域生態系の変容は、水界へ供給される有機物の変質を介して水界へ波及すると予想される。集水域全体の変化がサイズの小さい湖沼に集約されることにより、陸域におけるわずかな変化が水界生態系の劇的な変化を引き起こす可能性も予想される。こうした過程においては、両者の仲立ちである微生物群集に大きな変化が現れると考え

られる。環境の変化に鋭敏に反応する微生物群集構造をモニターすることは、山岳湖沼生態系の変質の予兆を捉える上で極めて有効な手段であると考えられる。

5. 本研究により得られた成果

(1) 科学的意義

同程度の温暖化に対しても、高山植物の成長応答はハビタットタイプや標高により大きく異なることが実験的に示された。これは、地球温暖化に対する高山植生の動向は微細な植生モザイクごとに異なり、その方向性を予測するには、生育環境や種構成を十分に考慮する必要性を強く示唆するものである。高山の多雪環境に生育する植物集団では、局所地域内においても消雪時期の違いによって、開花フェノロジーが異なる個体が存在するため、花粉媒介による遺伝子流動が制限される状況が生じる。高山の多雪生態系では、雪解け傾度に沿った空間的遺伝構造が形成されており、血縁的な遺伝構造がより強まる傾向にあった。地球温暖化によって雪解け時期が変化した場合、繁殖のタイミングだけでなく、遺伝子流動パターンを介して集団の遺伝構造までが変化する可能性が示唆された。また、雪解け傾度が作り出す季節性の違いは、花粉媒介昆虫のポリネーションサービスを巡る植物種間競争を引き起こし、同じ種間においても競合関係は場所により異なることが実証された。すなわち、雪解け傾度の存在は、花粉散布を介した遺伝子流動パターンの形成に強く寄与しており、遺伝的多様性や種分化プロセスにも関係していることが明らかにされた。この成果は、温暖化が高山生態系にもたらす遺伝攪乱の重要性を強調するものである。

亜高山帯の樹木集団の動態は、地球温暖化による植生帯の垂直分布の影響を予測する上で重要である。標高の高い場所に生育するアカエゾマツでは気象条件と直径成長量の間に関連がみられるなど、他の標高域に比べて環境変動の影響を受けやすい事が示された。樹木には緩衝機能があり、ある程度の環境条件の変化に対しても一定の成長を確保することが可能だと考えられる。しかしながら高標高は樹木にとって生育期間が短くかつ積雪にさらされるなど生育条件としては厳しいため、環境条件の変化が現れやすいと考えられる。本研究により、亜高山に分布する樹木の成長の温暖化に対する脆弱性を明らかにすることができ、生育環境に特異的な環境変動への応答を考慮する重要性が示唆された。

山岳湖沼生態系が持つ、環境変化への応答を含めた特性を明らかにする上で、その微生物群集の構造と機能を把握することは必要不可欠である。しかし、山岳湖沼のバクテリア群集に関する知見は著しく不足している。本研究では各地の山岳湖沼群に生息しているバクテリアを遺伝子情報を利用して網羅的に検出し、山岳湖沼に特異的なバクテリア群集構造が存在することを明らかにした。また、それらの群集構造の成立に塩濃度とpHが大きく影響している可能性を示した。さらに、山岳湖沼バクテリア群集を特徴付ける代表的なバクテリアを属レベルで特定した。それらはいずれも陸域由来有機物を利用していることが示唆された。従来知見とあわせ、山岳湖沼バクテリア群集が陸域と水界の炭素フローのリンクとして機能していることが示唆された。これまでほとんど調査されていなかった山岳湖沼のバクテリア群集の構造と機能の特徴を明らかにしたことは、山岳湖沼生態系の理解へ大きく貢献するものであるとともに、微生物生態学分野においても重要な進展をもたらさうる発見である。

以上の研究成果は、気候変動が高山亜高山生態系の構造と機能へ及ぼす影響を網羅的に評価する上で、遺伝子流動や環境特異性を考慮する重要性を実証的に提示するものである。また、生態

系の根底を構成する細菌群集の解析・評価手法を確立し、その生態機能へ拡張していく技術的基盤が構築された。

(2) 地球環境政策への貢献

地球温暖化は、種の絶滅や侵入による種組成の変化や植生帯の移動といった比較的マクロスケールの現象として捉えられることが多かった。今回得られた研究成果は、温暖化の影響はマイクロスケールで大きく異なる可能性を示すものである。また、気候変動に伴う環境変化、特に積雪環境の変化は、高山生態系における種内の集団内あるいは集団間の遺伝的構造にも変化をもたらしていることを示唆している。さらに、現在の生態系における生物間相互作用がどのように変化していくのかといった、生物間ネットワークの変化にも着目していく重要性を示唆できた。植物集団は他の植物との直接的・間接的な相互作用の下で維持されており、これらの生物間相互作用を理解することなしに、地球温暖化の影響を理解することはできない。例えば、花粉媒介者を介した生物間相互作用は陸域生態系で広く認められる現象であるが、開花フェノロジーが雪解け傾度に依存している高山生態系ではその相互作用は特に大きく、このシステム特有の脆弱性をもたす可能性がある。地球温暖化の影響を考える上で本研究が示唆するものは大きく、既存の影響評価モデルには、ハビタット固有の性質や各植物の花粉媒介者・開花期間・分布様式といったパラメータを組み込む必要があるだろう。また、地球温暖化に対して花粉媒介者の量や分布、活性がどう変化するのかを検討していく必要もある。これらのパラメータを組み込んだ新たなモデルは、将来を予測するだけでなく、現在起きている自然現象への理解を深め、具体的な環境政策を検討する上での基礎となるはずである。そのための環境モニタリング体制の構築に、本研究成果は寄与するものである。

温暖化が陸域生態系に影響を及ぼした場合、集水域における変化が湖沼に集約されることが考えられる。このため、陸域生態系のわずかな変化が水界生態系の大きな変化を引き起こす可能性がある。陸域と水界の連結構造における鍵であり、なおかつ環境変化への応答が速い微生物群集をモニターすることは、高山生態系の変質をいち早く検出する上で極めて有効な手段であると考えられる。地球環境の保全の観点から、生態系に起こっている変化を鋭敏に捉えるセンサーとして、山岳湖沼生態系モニタリングの必要性を提言する。

6. 引用文献

- (1) Vekemans, X. and Hardy, O.J. (2004) New insights from fine-scale genetic structure analyses in plant populations. *Molecular Ecology* 13: 921-935.
- (2) Kasagi, T. and Kudo, G. (2002) Intraspecific variation in selfing ability of two sympatric alpine shrubs, *Phyllodoce caerulea* and *Phyllodoce aleutica*, along snowmelt gradients. *Plant Species Biology* 17: 133-138.
- (3) Kasagi, T. and Kudo, G. (2003) Variations in bumble bee preference and pollen limitation among neighboring populations: comparisons between *Phyllodoce caerulea* and *Phyllodoce aleutica* (Ericaceae) along snowmelt gradients. *American Journal of Botany* 90: 1321-1327.
- (4) Kasagi, T. and Kudo, G. (2005) Interspecific pollinator movements and heterospecific incompatibility: comparisons between *Phyllodoce caerulea* and *Phyllodoce aleutica* along

- snowmelt gradients. *Evolutionary Ecology Research* 7: 73-87.
- (5) Kudo, G. and Kasagi, T. (2005) Microscale variations in the mating system and heterospecific incompatibility mediated by pollination competition in alpine snowbed plants. *Plant Species Biology* 20: 93-103.
- (6) Kameyama, Y., Kasagi, T. and Kudo, G. (2008) A hybrid zone dominated by fertile Fls of two alpine shrub species, *Phyllodoce caerulea* and *Phyllodoce aleutica*, along a snowmelt gradient. *Journal of Evolutionary Biology* 21: 588-597.
- (7) Wu, Q.L. and Hahn, M.W. (2006) Differences in structure and dynamics of *Polynucleobacter* communities in a temperate and a subtropical lake, revealed at three phylogenetic levels. *FEMS Microbiology Ecology* 57:67-79.
- (8) Sunda, W.G. and Kieber, D.J. (1994) Oxidation of humic substances by manganese oxides yields low-molecular-weight organic substrates. *Nature* 367:62-64.

7. 国際共同研究等の状況

なし

8. 研究成果の発表状況

(1) 誌上発表

<論文 (査読あり)>

G. Kudo, A. S. Hirao: *Population Ecology*, 48, 49-58 (2006)

“Habitat-specific responses in the flowering phenology and seed set of alpine plants to climate variation: implications for global-change impacts”.

Y. Kameyama, T. Kasagi, G. Kudo: *Molecular Ecology Notes*, 6, 402-404 (2006)

“Eight microsatellite markers for sympatric alpine shrubs, *Phyllodoce aleutica* and *P. caerulea* (Ericaceae)” .

Y. Kameyama, T. Kasagi, G. Kudo: *Journal of Evolutionary Biology*, 21, 588-597 (2008) “A hybrid zone dominated by fertile Fls of two alpine shrub species, *Phyllodoce caerulea* and *Phyllodoce aleutica*, along a snowmelt gradient”.

A. S. Hirao, G. Kudo: *Heredity*, 100, 424-430 (2008)

“The effect of segregation of flowering time on fine-scale spatial genetic structure in an alpine-snowbed herb *Primula cuneifolia*”.

G. Kudo, T. Tani, Y. T. Ida: *Ecology*, 89, 321-331 (2008)

“Linkages between phenology, pollination, photosynthesis, and plant reproduction in deciduous forest understory plants”.

Y. Kawai, Kudo G.: *Ecological Research*, 23, in press (2008)

“Effectiveness of buzz pollination in *Pedicularis chamissonis*: significance of multiple visits by bumblebees”.

<その他誌上発表>

なし

(2) 口頭発表 (学会)

工藤岳：第53回日本生態学会 2006.3 新潟

「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見た地球環境変化の影響予測」

亀山慶晃、笠木哲也、工藤岳：第53回日本生態学会 2006.3 新潟

「雪解け傾度に沿ったツガザクラ植物の分布パターンと形態的・遺伝的分化」

長谷川成明、北村知洋、甲山隆司：第53回日本生態学会 (2006)

「標高傾度に沿ったアカエゾマツ個体群における 直径成長の時間自己相関 ～Digital Microprobeを用いた年輪解析～」

亀山慶晃、工藤岳：第54回日本生態学会 2007.3 松山

「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」

平尾章、工藤岳：第54回日本生態学会 2007.3 松山

「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」

亀山慶晃、工藤岳：第55回日本生態学会 2008.3 福岡

「雪解け傾度を反映したアオノツガザクラの繁殖様式と集団維持」

平尾章、下野嘉子、池田啓、和田直也、工藤岳：2007年度日本生態学会北海道地区大会 2008.2 札幌

「高山植物ミヤマキンバイのハビタットに応じたエコタイプ分化の起源」

工藤岳、平尾章、亀山慶晃、川合由加：第55回日本生態学会 2008.3 福岡

「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」

平尾章、工藤岳：第55回日本生態学会 2008.3 福岡

「ハクサンシャクナゲ野外集団における近交弱勢の評価」

小島久弥、藤井正典、福井学、小泉嘉一：第55回日本生態学会 2008.3 福岡

「高山帯湖沼生態系のバクテリア群集構造」

(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)

第54回日本生態学会・公募シンポジウム(2006)

「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—」

(5) マスコミ等への公表・報道等

「環境異変(3)、高山のお花畑消えゆく」2008年4月2日、朝日新聞北海道版

「北海道の森林(1)、変わりゆく植生分布」2008年5月12日、北海道新聞夕刊科学面

(6) その他

なし