

学位論文題名

EFFECTS OF SNOW-MELT TIMING ON
PLANT LIFE IN AN ALPINE SNOW-BED

（高山雪田環境における消雪時期が植物の生活に及ぼす影響）

学位論文内容の要旨

本論文は北海道中央部大雪山系ヒサゴ沼付近の雪田で、消雪時期の遅れにともなう生育期間の短縮に対する高山植物の反応と適応について研究したものである。高山における雪田は狭い範囲内で年間の生物の生育可能期間が著しく変化する極めて特異な環境であり、生態学的に非常に興味深い立地環境である。しかしながら、雪田の生態学的研究は非常に少ない。本研究は消雪傾度に沿った植物の形態や生活史の種内・種間比較をすることにより、植物の不適環境への適応形態を明らかにする目的で行ったものである。本論文の構成は以下の通りである。

序論では研究の意義・目的および論文の構成について述べられている。

第1章では大雪山の地形・地質・気象についての概要と、調査区の設定方法および雪の状態について述べている。一斜面上に消雪の早い場所から遅い場所にかけて、A, B, C, D, E, およびFの6つの調査区を設定し、1988年から1990年にかけて調査を行った。消雪時期は年によってかなりの変動があるが、

消雪パターンは毎年同じで常に調査区Aから始まりFで最も遅い。無雪期間の長さは1988年では120-50日, 1989年では95-45日, 1990年では130-60日(調査区A-F)であった。

第2章では消雪傾度に沿った植物の分布パターンについて論じている。微地形の凹凸により各調査区内を微凸地(マウンドハビタット)と平坦地(フラットハビタット)の2つの生育場所に分けた。マウンドハビタットは岩塊に植被が付き、土壌が形成された微凸地である。調査区内に出現する種数は無雪期間の短縮に伴い、調査区AからFにかけて減少した。植物の分布パターンは生育型と密接に関連していた。平坦地では優占する生育型は、消雪の早い場所から遅い場所にかけて、地衣類→常緑・落葉矮生低木→広葉草本→禾本類→鮮苔類と変化して行く。草本種の被度が消雪の遅い場所で増加するのは、低木種との競争の結果、条件の悪い場所に排除されたためと考えられた。これに対して微凸地では、消雪傾度の広い範囲で矮生低木が優占していた。これは匍匐枝による岩塊へのはい上がりによって新しい生育場所を開拓する、矮生低木種の移動能力によるものである。微凸地では平坦地に比べ植物によってつくられる被陰の程度が少なく、融雪期の冷たい雪解け水からいち早く開放されるので、雪田のような生育期間の制限されている場所では、植物の生育に有利な条件を具備していると考えられた。

第3章では消雪時期が植物の季節的变化(フェノロジー)に及ぼす影響について論じている。

第1節は消雪傾度に沿って生じている構成種のうち主要な17種の開花・結実・開葉・落葉パターンについての調査結果である。無雪期間の短縮は植物の開花率・結実率を低下させていた。高山植物のフェノロジー(生物季節)は主に(1)生育型, (2)開花までの期間, (3)開花から結実までの期間によって規定されていた。常緑矮生低木は結実までに要する期間が長く、消雪の遅い場所では開花しなくなる。これに対して広葉草本や禾本類は結実に要する期間が比較的短

く、いずれの場所でもよく開花していた。キンスゲ・ミヤマイ・コメススキ等の禾本類は普通落葉性であるが、無雪期間の短い場所では緑葉で越冬する半常緑性を示した。これは生育期間が制限されている環境下で光合成期間を増大させるための適応であると考えられる。

第2節は開花・結実期間を決定している要因について、9種間で比較した結果である。6月下旬以降に消雪する場合、消雪時期に関わらず開花までの期間および開花から結実までに要する期間は、ともに種によって概ね一定していた。植物の開花までの期間は多くの種で5℃以上の積算温度によって、結実までの期間は10℃以上の積算温度によって表せることがわかった。しかし、生育期間の短い場所においても開花期や結実期を短縮させるようなフェノロジー的適応はみられなかった。

第4章では生育期間の短縮が植物の形態的特徴（パフォーマンス）に及ぼす影響について論じている。

第1節は広い消雪傾度に沿って生育している広葉草本5種を選び、それらの植物高・葉数・花数・果実数の比較の結果である。生育期間の短縮に対する広葉草本の反応は種によって異なっていた。(1)エゾヒメクワガタとコガネギクは消雪の遅れとともに個体当りの葉数・花数が減少し、短い生育期間に対する耐性が低かった。(2)エゾコザクラとミヤマキンバイは植物高あるいは葉数の低下が見られたが、花数は変わらず、繁殖能力は短い無雪期間にあっても維持されていた。(3)ハクサンボウフウは生育期間の短縮の影響を最も受け難く高い耐性を示したが、消雪から結実までに要する期間が比較的長いため、消雪の遅い調査区では結実できなかった。

第2節は生育期間の長さで常緑植物の葉の生存期間との関係について、アオノツガザクラとキバナシャクナゲを用いて調べた結果である。無雪期間の短縮とともに生産される新葉数と葉サイズは減少し、個々の葉の着葉期間は増加していった。また、消雪の遅い場所では単位葉面積当りの重量と窒素含有量が増加していった。これらの現象は生育期間の制限されている状況下で葉の炭素バ

ランスを保つための適応であると考えられる。年間の光合成可能期間が制限されている環境では葉の製造コストを補い、稼ぎをプラスにするためには、より長期間葉を利用することが要求される。そのためには葉数や葉面積を犠牲にして、光合成効率が良く、かつ葉の強度を増すことが必要であると考えられた。

第5章は花粉媒介昆虫（ポリネーター）の活動と植物の開花時期が結実成功度に及ぼす影響について、キバナシャクナゲを例に論じている。消雪が早く開花がシーズン初期に起こる場合は、気温が低いために昆虫の訪花頻度が低く、結実率は低かった。消雪の遅れにともない開花期の気温も上昇し、昆虫の訪花頻度が増し、結実率も増加した。しかし消雪が遅いために開花がシーズン半ば過ぎに起こる場合は、結実期間不足のために結実率は再び低下していた。すなわち植物にとっての最適の開花期が存在し、それは消雪時期によって決定されている。しかし植物自身が結実成功度を高めるために開花期を調節するようなフェノロジー的適応は観察されなかった。

最後に本研究の結論が述べられている。この研究から高山雪田での生育期間の短縮に対する植物の反応は、生育型レベルでみると相互に類似性が見られることが分かった。これは生理的機構や植物体の機械的構造が生育型内で類似しているためと考えられる。植物の環境への適応的反応として、新たな生育場所の開拓能力、繁殖様式の変化、葉の生存期間の調節などが見いだされたが、フェノロジーの調節能力の欠如や花の耐寒性の低さなどの非適応的性質も併せ持っていることが明らかにされた。

学位論文審査の要旨

主査	教授	伊藤 浩司
副査	教授	筒井 澄
副査	教授	喜久田 嘉郎
副査	助教授	福田 弘巳

高山環境は植物にとって極めて限られた要因からなっている。すなわち、温度、日照、水分、積雪、風条件などが、高山における各種植物の生活や分布を支配している一般的主条件ということが出来る。勿論これに加えて土壌凍結やこれに伴う地表面の変動なども時に植物群落の成立に働く見逃すことの出来ない要因でもあるが、これらの要因もまた、温度、水分、積雪条件などと関連して解析することもできる。

低平地の環境に対し、高山の環境は植物にとって限られた生活条件の範囲内で作用する要因の網の目からなるが、そこに働く主要因は植物の種毎に異なっており、必ずしもすべての種に一樣であるとは限らない。しかし、1つの環境下に成立する植物群落を構成する植物種あるいは種群は、時に環境の勾配に応じた配列を示すことがある。

申請者がとり上げた、北海道中央高地大雪山高山域における、雪田植生における本研究がその一例で、ここでは地形に沿って生ずる消雪時期の違いを主要因とした環境勾配上に配列する植物種あるいは、種群の生態学的解析である。

本論文は7つの部分から構成されており、まず最初に序論においては、高山環境の特性を簡単に述べ、従来高山域で行われた生態学的研究（植物社会学的研究は別として）の少ないことから、本研究のもつ意義が述べられている。

第1章は研究地すなわち大雪山の地形・地質・気象についての概要と、調査区の設定方法および雪の状態について述べている。

第2章は消雪傾度に沿った植物種の出現の分布パターンの変化と微地形の影響についての研究結果である。調査区域内のプロットはAからFに向かって次第に消雪時期が遅くなる。すなわち、雪のない期間は、1988～1990年の間でAの95～130日からFの45～60日の間を変化する。これに伴った方形区当たり出現種数も約12種から2.9種へと減少して行く。また4つの生育形すなわち常緑小低木、落葉小低木、広葉草本と針葉草本の各プロット毎の変化をみると、A→Fにかけて、相対的に消雪期間の長いプロットでは低木類や広葉草本が多く、短いところでは針葉草本が多くなる。このことか

らこの環境勾配や微地形の変化に沿った種の適応表現として生育形的重要性を結論づけている。

第3章は植物の開花・結実期間を決定している要因についての研究結果である。選ばれた17種についてフェノロジー（生物季節）の観察から、3つのフェノロジー主群に分け、そのうちフェノロジー主群2は更に2つの小群に分けられた。これらの群は開花に要する日数と、種子の成熟に要する日数を基にして分けられている。この結果、低木類ではフェノロジーの上で最も可塑性が高く、生育期間が極端に短縮すると結実を放棄するが、草本類では開花結実をつづける。更にこの生育形をとる植物種では、極端に生育期間が短いところでは落葉性から半常緑性に変化することを見出した。しかし結論的にはBell & Bliss(1977)の云う様な遺伝的なものでないとしている。

第4章は生育期間の短縮が植物の形態的特徴に及ぼす影響についての研究結果である。第1に消雪傾度に沿って広く生育している広葉草本5種について、その植物高・葉数・花数・果実数の変化を追跡したもので、この結果は消雪勾配に対する植物種の反応が必ずしも一様でない事が示された。第2にアオノツガザクラとキバナシャクナゲのような常緑小低木種の葉の生存期間と生育期間との関係、いわゆる葉生態学的観察結果である。生育期間の短縮に伴ってシュートの長さ・葉の大きさ・新出葉の数は減少する傾向にある。しかし葉の寿命は生育期間の短縮と共に広がる傾向にあり、これは新葉で生産された栄養分の主要な貯蔵庫の働きをなすものと考え、常緑小低木が高山環境に広く分布することの理解につながるものと論じている。

第5章は高山植物（キバナシャクナゲ）と昆虫による授粉効果を取り扱い、殊に花粉媒介昆虫の活動時期と植物の開花時期が結実成功率に及ぼす影響についての研究である。消雪が早く、開花がシーズン初期に起こる場合は、気温が低いため、花粉媒介昆虫の活動と一致しない。シーズン過ぎになると植物自体にとって結実期間が短くなり、結実は不成功となる。すなわち植物の授粉にとっての最適の開花期の存在が暗示される。

第6章は結論と要約で、本研究全体の成果を結論づけている。

このように申請者は、これまでほとんど行われていなかった、大雪山高山帯において消雪時期－生育期間を主軸とする環境勾配に沿って、種単位あるいは生活形を単位とした生態学的研究を行い、出現する種の生態的行動の一部を明らかにした。またこの研究は大雪山高山帯が貴重な自然保護地域・天然記念物など保護指定地域となっているので、刈り取り、掘り起こしなどの破壊的行為を極力制限した条件下で行われたものであり、今後このような指定地域における野外研究の環境科学的研究の1つのモデルをなすものともいえる。

以上により、審査委員一同は、申請者が博士（環境科学）の学位を受ける資格を有するものと認める次第である。