

# 高山植物群落の開花フェノロジー構造の場所間変動と年変動： 市民ボランティアによる高山生態系長期モニタリング調査

工藤 岳<sup>1</sup>・横須賀 邦子<sup>2</sup>

<sup>1</sup>北海道大学地球環境科学研究所・<sup>2</sup>NPO 法人アースウィンド

Spatiotemporal variations in flowering phenologies of alpine plant communities:  
long-term volunteer monitoring in an alpine ecosystem

Gaku Kudo<sup>1</sup> and Kuniko Yokosuka<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Faculty of Environmental Earth Science, Hokkaido University, <sup>2</sup>NPO Earth-Wind

要旨：高山生態系は地球温暖化の影響を最も受けやすい生態系であり、気候変動は高山植物群落の生物季節（フェノロジー）を変化させると予測される。北海道大雪山国立公園では、市民ボランティアによる高山植物群落の開花状況調査が長期間行われている。風衝地2カ所と雪田2カ所の計4群落で6年間に渡って記録された開花日のデータを解析し、群落構成種の開花に要する温度要求性（有効積算温度）、開花日の群落間変動、年変動を解析した。高山植物の開花は、種や個体群に特有の有効積算温度で表すことができた。風衝地群落の開花は気温の季節的推移によって規定されており、温暖気候であった2010年にはほとんどの種で開花開始日の早期化と群落レベルの開花期間の短縮が生じていた。一方で、雪田群落の開花は局所的な雪解け時期とその後の温度変化の双方で規定されていた。すなわち、気温の季節推移と雪解けパターンから植物群落の開花構造が予測できることが示された。しかし、生育期の気温と雪解け開始時期に明確な対応関係は認められず、雪田の雪解け時期は場所や年によって変動した。寒冷的な夏は雪田プロット内の雪解け進行速度を緩やかにし、その結果、種間の開花重複が高くなる傾向があった。一部の種では開花に要する温度有効性に個体群間変異が認められ、開花特性の分化が起きていることが示唆された。以上の結果より、気候変動が高山植物群落のフェノロジー構造に及ぼす影響を予測するには、気温の季節推移、雪解けパターンの地域性、個体群特有の温度要求性を考慮することの重要性が示唆された。

キーワード：開花日、積算温度、大雪山、地球温暖化、雪解け日

Abstract: Global warming will strongly modify the phenology of alpine plant communities. Long-term monitoring of flowering dates has been conducted by volunteers in alpine plant communities in the Taisetsu Mountains of northern Japan. The present study reports the results of analysis of 6 years of data (2006-2011) on flowering phenology. Time to first flowering of a species can be successfully expressed as the temperature sum above 5°C. In fellfield communities, cool temperatures restrict the development of floral buds. In the warmest summer, most of the fellfield species had the earliest onset flowering and the shortest flowering period. On the other hand, flowering of snowbed communities was strongly determined by snowmelt time at a local scale. The relationship between summer temperature and snowmelt time was less clear, indicating the difficulty in general prediction of snowmelt time. Slow snowmelt within a community in cool summers increased flowering overlap among species. Several species had significant variations in the thermal requirement for flowering between populations. Therefore, consideration of seasonal patterns of temperature, site-specific snowmelt patterns, and variation in ecophysiological traits of a species are important for precise prediction of global warming impacts on the phenology of alpine ecosystems.

Keywords: flowering time, global warming, snowmelt, Taisetsu Mountains, temperature sum

<sup>1</sup> 〒060-0810 札幌市北区北10条西5丁目 北海道大学地球環境科学研究所  
Faculty of Environmental Earth Science, Hokkaido University, Sapporo 060-0810, Japan  
e-mail: gaku@ees.hokudai.ac.jp 2012年1月13日受付、2012年2月28日受理

## はじめに

地球温暖化が自然生態系に及ぼす影響は、寒冷環境に成立している極地・高山生態系で最も顕著であると予測されている (IPCC 2007)。中緯度高山生態系は、個々の生態系の規模が小さく、それぞれが独立した山域に隔離されているために、気候変動に対して最も脆弱な生態系である。温暖化に伴う気候変動は、生物群集の季節応答の急速な変化を引き起こすと考えられており、開花、開葉、落葉、発芽、休眠、移動時期などの生物季節現象 (フェノロジー) が変化してきていることを示す多くの報告がある (Parmesan and Yohe 2003 ; Root et al. 2003)。寒冷環境における植物群落のフェノロジー変化は、植物自身の適応度や植物を利用する動物群集との相互作用形態に作用し、生態系を大きく変化させる可能性がある。例えば、高山植物の開花・開葉時期の早期化は、一時的な夜間の冷え込みによる霜害の危険性を増大させる (Inouye 2008)。また、気候変動に対する種特異的なフェノロジー応答は、植物を利用する植食性動物や花粉媒介昆虫の生存率や動物-植物相互作用形態を変化させる (Visser and Holleman 2001 ; Hegland et al. 2009)。しかしながら、高山生態系における高山植物群落のフェノロジーの長期モニタリング事例は大変少ない (例えば Molau et al. 2005)。植物の開花フェノロジーは気候変動に敏感に応答するので、群落レベルでの長期フェノロジーデータの集積は、温暖化の生態系影響評価と将来予測を行なう上で、大変重要である。

高山植物の開花時期は、気温や雪解け時期と極めて密接に関係している (工藤 2000 ; Molau et al. 2005)。特に多雪環境にある高山生態系は、積雪の影響をほとんど受けない風衝地環境と、1年の大半が深い積雪で覆われる雪田環境の組み合わせによって構成されており、植物の分布やフェノロジーに強い影響を及ぼしている (工藤 2000 ; Hülber et al. 2006, 2010 ; Kudo and Hirao 2006)。気候変動に対する高山植物の応答も両環境では大きく異なると予測されており (Hülber et al. 2010 ; Kudo et al. 2010)、生育環境に特異的な生物の応答を評価することが重要である。開花までに要する温度要求性は、ある一定温度 (生育ゼロ点) 以上の温度の積算値で表されることが多く、冷温帯や高山生態系では生育ゼロ点を 5℃とした有効温度の日積算値が用いられることが多い (Maxwell 1992 ; Diekmann 1996 ; Kudo and Suzuki 1999 ; Hülber et al. 2006)。有効積算温度は局所的な微気候や融雪時期に強く左右されるので、高山植物が実際に経験す

る地表付近の温度で計算することが理想的である。また、実際に観察される開花期間は、それぞれの種の開花量に影響される可能性があり、開花量の多い種に比べて開花量の少ない種は、開花パターンの場所間・年次間変動が大きくなることが指摘されている (Miller-Rushing et al. 2008)。さらに、個々の種の開花に要する温度要求性は必ずしも種内で安定している訳ではなく、個々の個体群間に作用する自然選択圧や遺伝的相違を反映して異なる場合もある (Kawai and Kudo 2011)。従って、気候変動により群落レベルの開花フェノロジー構造がどのように影響されるのかを予測する際には、群落構成種の温度要求性の地域特性を考慮することも重要である。

以上のことを踏まえて本研究は、北海道大雪山国立公園内の2地域4箇所の高山植物群落で6年間に渡って蓄積された開花情報を解析し、群落スケールで開花フェノロジーの温度応答性や融雪時期がもたらす影響を評価することを目的とした。個体群の開花フェノロジー特性は、開花開始時期と開花持続期間で表される。開花持続期間は個体数による変動が大きいため、フェノロジー特性を種間や個体群間で比較する際には注意が必要である。開花持続期間の解析には、開花の有無といった定性的データだけでなく、開花数の季節変化等の定量的なデータが望ましい。一方で、多くの種や複数の群落を対象にしたフェノロジーの長期モニタリングには、簡便で明確な基準に基づいた調査方法の適用が不可欠である。実際にこれまで長期に渡り計測されてきたフェノロジー記録のほとんどは、サクラの開花開始日、モンシロチョウの所見日、セミの初鳴き日等のような季節的イベントの開始時の記載である (気象庁、<http://www.data.jma.go.jp/sakura/data/index.html>, 2012年2月27日確認)。本研究においても、主に開花開始日に着目した解析を行なった。

本研究の解析に用いたフェノロジーデータは、市民参加型の生態系長期モニタリングプロジェクトであるリサーチ登山花ボランティアの活動によって収集されたものである。このプロジェクトは、高山植物群落の開花状況を長期観察することにより高山生態系における植物群落の開花時期の変動性を詳細に記録し、地球温暖化が高山生態系に及ぼす影響を予測する基礎データに役立てようという目的で始まった、NPO法人アースウィンドが運営する活動である (<http://e-wind.org/cn6/pg60.html>, 2012年2月27日確認)。2003年より2年間の試行調査の後、2005年から黒岳山頂付近の風衝地と石室周辺の雪田、銀泉台から赤岳に至る登山道沿いにあるコマクサ平 (風衝地) と第四雪溪 (雪田) の4カ所に調査地を限定し、

モニタリングを開始した。なお、これらの調査地は2010年に環境省生物多様性センターによる生態系長期モニタリングプログラムであるモニタリングサイト1000 (<http://www.biodic.go.jp/moni1000/index.html>、2012年2月27日確認)の高山帯サイトに登録され、気象観測、植生調査、ハイマツ伸長量測定、高山蝶・マルハナバチのライントランセクト調査などが始まった ([http://www.biodic.go.jp/moni1000/findings/newsflash/pdf/kouzan\\_no.2.pdf](http://www.biodic.go.jp/moni1000/findings/newsflash/pdf/kouzan_no.2.pdf)、2012年2月27日確認)。

この研究では、2006～2011年に集積されたこれまでの調査記録を解析し、個々の植物種の開花に要する温度要求性を定量化し、群落スケールのフェノロジー構造解析手法の提示を試みた。特に、6年間の調査期間で最も温暖であった2010年の開花パターンが例年に比べてどの程度変化したのかに着目し、温暖化によりもたらされるフェノロジー構造の改変について考察を行なった。

## 調査地と方法

### 調査地概要

北海道中央部に位置する大雪山国立公園内の黒岳周辺と赤岳周辺の高山帯を調査地とした。それぞれの地域に、冬季間にほとんど積雪のない「風衝地」と、大量の積雪に覆われ夏まで雪渓が残る「雪田」を1カ所ずつ選定し、登山道沿いに長さ20 m、奥行き10 mの調査区(プロット)を設定した。黒岳風衝地プロットは、黒岳山頂から南西に延びる尾根上の標高1950 mに位置する(N 43°41'43", E 142°54'58")。黒岳雪田プロットは、石室周辺の標高1890 m地点に設定した(N 43°41'42", E 142°54'46")。雪渓の雪解けは、例年6月下旬～7月上旬である。赤岳風衝地プロットは、銀泉台登山口から赤岳へ向かう登山道中程にある通称コマクサ平(標高1850 m)にある(N 43°40'36", E 142°56'32")。赤岳雪田プロットは、赤岳山頂直下の東向き沢地形にあり、標高1970 mである(N 43°40'22", E 142°55'49")。雪渓の雪が解け始めるのは例年7月上旬だが、沢地形のために積雪深が異なり、プロット内の雪解けはゆっくりと進行し、雪解け開始から完全に雪がなくなるまでには通常20～30日間ほど要する。

調査地周辺の気象観測は、2010年7月より赤岳コマクサ平に簡易型気象ステーションを設置してから開始した。そのため、それ以前の調査期間中の気象データはない。参考までに、赤岳調査地より南南西へ15 km地点にあるヒサゴ沼サイト(標高1700 m)で計測した気温を

表1に示す。ヒサゴ沼サイトの年平均気温は-1.9℃、最暖月が8月の12.5℃、最寒月が1月の-16℃であった(工藤、未発表データ)。コマクサ平の平均気温は、ヒサゴ沼に比べて1.3℃低い(2010-2011年のデータ比較より)。コマクサ平の夏期(6～8月)の推定平均気温は9.6℃であり、2006年から2011年の調査期間で最も生育期の気温が高かったのは2010年の11.5℃で、最も低かったのは2009年の8.7℃であった。

### 調査方法

プロットに生育する高山植物の開花状況は、原則として5月末から9月初旬まで記録した。しかし、2006年の黒岳・赤岳両地域と2007年の黒岳地域の調査は、6月下旬より行なった。各調査地を数日間隔で訪れ、プロット内に開花している植物種と開花状況を所定の調査票に基づき記録した。開花状況は虫媒花についてのみ行い、イネ科やカヤツリグサ科等の禾本類については除外した。調査員は登録制であり、毎年1～2回の講習会を行い、後述する開花ステージの判定についての統一化を行なった。2006年は6名の調査員により調査が行なわれ、黒岳調査地で計16日分、赤岳調査地で計28日分の調査票を回収した。2007年は9名の調査員により調査が行なわれ、黒岳調査地で計14日分、赤岳調査地で計24日分の調査票を回収した。2008年は11名の調査員により調査が行なわれ、黒岳調査地で計29日分、赤岳調査地で計35日分の調査票を回収した。2009年は8名の調査員により調査が行なわれ、黒岳調査地で計28日分、赤岳調査地で計35日分の調査票を回収した。2010年は13名の調査員により調査が行なわれ、黒岳調査地で計41日分、赤岳調査地で計42日分の調査票を回収した。2011年は12名の調査員により調査が行なわれ、黒岳調査地で計29日分、赤岳調査地で計47日分の調査票を回収した。

開花ステージは、以下のA～Dの4段階に区分した。ただし、特定のステージへの判断が難しい場合には、A/B、B/Cなどの標記を用いた。

- A：咲き始め(一部の花が咲きはじめ、つぼみがまだたくさんある状態)
- B：満開(多くの花が見られ、つぼみはあまり残っていない状態)
- C：後期(そこそこの数の花が咲いているが、しおれた花が多く見られる状態)
- D：終期(ほぼ花期が終わり、ちらほらと花が残っている状態)

同時に、周囲の積雪状態やプロット周辺の植物の状況についても適宜情報を記録した。また、2010年からは、個々の種の開花量についての情報も、以下の3段階で評価した。

- 1: 開花している植物はほんの数株程度（注意して探さないと見落とすくらいの少なさ）
- 2: 開花植物があちこちに見られる（開花している株は小さく点在している）
- 3: 開花植物が群生（開花している株が大きい、あるいは小さな株が多数見られる）

但し、開花量情報は後述する開花開始日の推定の参考として使用し、直接の解析には用いなかった。

開花に要する温度要求性を評価するために、それぞれの調査プロット内に自記温度記録計（Tidbit-U2, オンセツ社, USA）を設置し、地表面温度を1時間毎に通年に渡り記録した。自記温度計は、直射日光の影響を避けるためにアルミ箔に包み、各プロットの中央部に針金の杭に固定して設置した。但し、赤岳雪田プロットでは雪解け時期がプロット内で大きく異なるため（後述）、雪解けの早い場所に自記温度計を設置した。風衝地プロットでは冬期間の積雪は薄く、地表温度は1,2月には $-20^{\circ}\text{C}$ 程度まで低下する。一方で、厚い積雪がある雪田プロットでは、積雪による断熱効果のために冬期間の地表温度はほぼ $0^{\circ}\text{C}$ に保たれる。黒岳雪田プロットの雪解け日は、地表温度が $0^{\circ}\text{C}$ から急上昇した日とした。一方で、赤岳雪田プロットでは雪解けが始まってから完全に消雪するまでに通常3~4週を要するので、調査票の備考欄に記載された雪解け開始日から完全に消雪するまでの期間を雪解け期間として記録した。

### 解析方法

個々の種の開花開始日は、原則的には初めて開花ステージAが記録された日であるが、備考欄の情報や観察日の間隔、地表温度データ等を総合的に判断して決定した。例えば、備考欄に「開花ステージAで、数株のみ開花が見られる」という情報があった場合には、その観察日を開花初日とした。備考欄に「開花ステージAであるが、2~3日前には開花していたと思われる」等の標記がある場合には、観察日の2~3日前に開花開始日を設定した。また、前回の調査日には開花が見られなかったが、その次の調査日に開花ステージA/BまたはBと記録されていた場合には、前回の調査日との中間の日を開花開始日とするか、あるいはその中間期間で気温が

高くなった日を開花開始日とした。ただし、データ欠損や開花量が少ない等の理由により開花開始日の特定が難しい場合には、開花開始日の推定は行なわなかった。また、調査票に明らかな誤判定や記入ミスと思われる記述があった場合には、前後の調査票や同じ日に提出された他の調査票を基に修正を行なった。修正が困難な場合には、解析データから除外した。

プロット毎に、それぞれの種の開花に要する日積算温度を毎年算出した。生育ゼロ点を $5^{\circ}\text{C}$ とし、地表温度の日平均値を用いて、上記の方法で設定した開花開始日までの有効積算温度を求めた。風衝地プロットでは、春以降最初に日平均地表温度が $5^{\circ}\text{C}$ に達した日を起点とした。雪田プロットでは、雪解け日を起点とした。赤岳雪田ではプロット内で雪解け時期が数週間も異なるために、雪解けの遅い場所に生育している植物に対して、温度計を設置した雪解けの早い場所の温度データを用いて有効積算温度を算出すると過大推定になる。それを避けるために、それぞれの種で最初に開花が観察された場所の雪解け日（目視による記録）からの有効積算温度を求めた。有効積算温度は、日平均温度が $5^{\circ}\text{C}$ 以上の日についてのみ、平均気温から5を引いた値を積算して求めた（単位は、度・日）。複数のプロットで開花に要する有効積算温度の推定を行なった種については、 $t$ 検定（2つのプロットで算出を行なった場合）、あるいは一元配置分散分析（3つ以上のプロットで算出を行なった場合）により、プロット間で開花の温度要求性に違いがあるかどうかを検定した。分散分析で有意差が検出された種については、シェフェ（Scheffé）検定による群間比較を行なった。

## 結 果

### 各プロットの開花状況

各プロットで少なくとも3年以上開花が観察された虫媒花植物は、黒岳風衝地で16種、黒岳雪田で12種、赤岳風衝地で15種、赤岳雪田で14種であった。以下に、各プロットの開花状況について述べる。

黒岳風衝地プロットにおける高山植物の主な開花期間は、6月上旬から8月中旬であった（図1a）。ウラシマツツジ *Arctous alpinus* (L.) Niedenzu、コメバツガザクラ *Arctericia nana* (Maxim.) Makino、ミネズオウ *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv.、ミヤマキンバイ *Potentilla matsumurae* Th.Wolf、イワウメ *Diapensia lapponica* L. ssp. *obovata* (Fr.Schm.) Hultén、メアカンキンバイ *Potentilla*

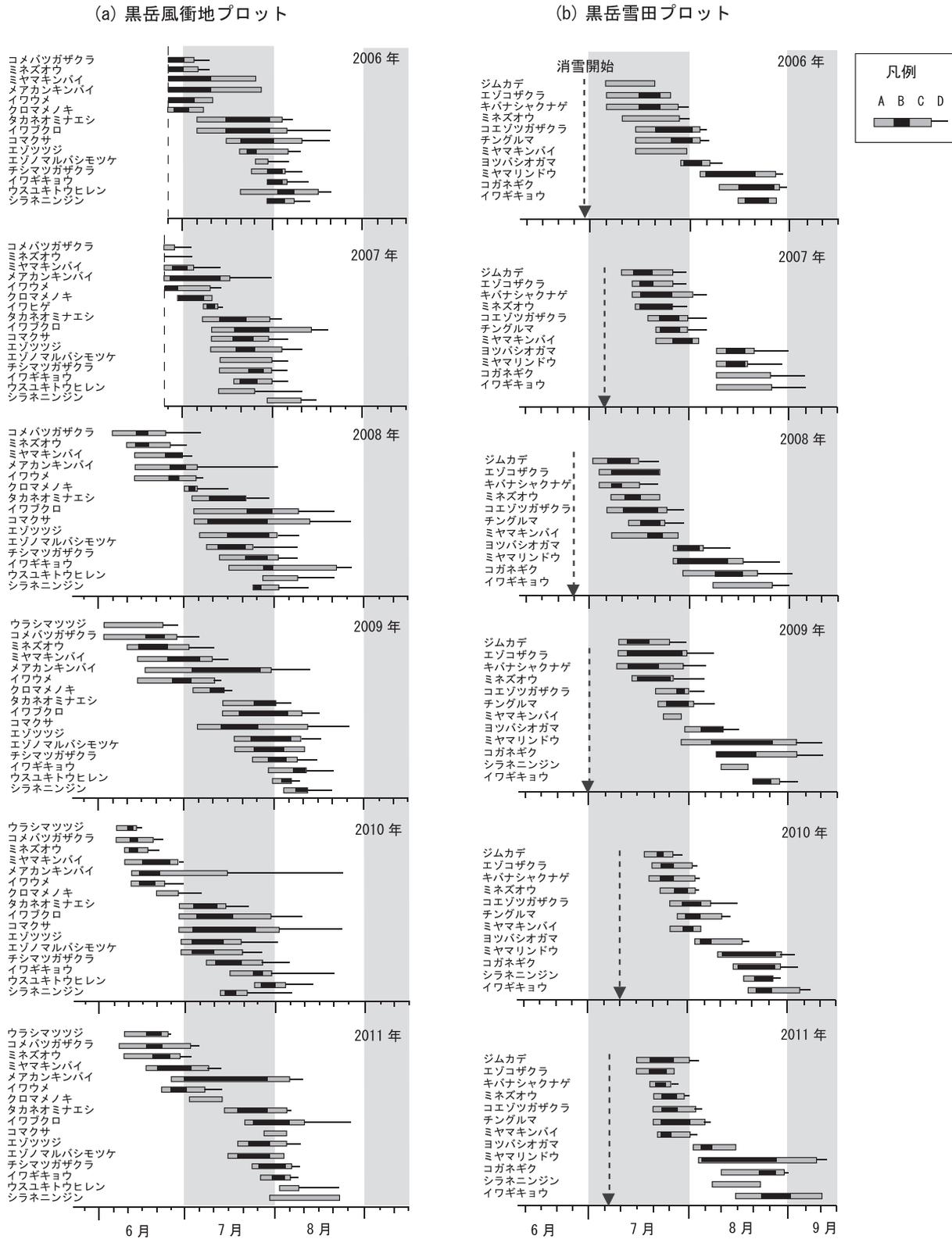


図1. 黒岳風衝地プロット (a) と雪田プロット (b) における、2006年から2011年の群落構成種の開花フェノロジー。開花ステージ (A, B, C, D) については本文参照。2006年と2007年の風衝地プロットの調査は6月下旬より開始した。雪田プロットの雪解け日を矢印で示す。

表1. ヒサゴ沼調査地（標高 1700 m）の月平均気温。平均値は過去 10 年間（2002-2011 年）の平均を示す。年平均気温は -1.9℃。赤岳コマクサ平調査地（標高 1850 m）の平均気温は、ヒサゴ沼調査地に比べ 1.3℃低い（2010～2011 データより）。

	1月	2月	3月	4月	5月	6月	7月	8月	9月	10月	11月	12月
2006	-17.3	-15.1	-11.1	-6.0	2.9	7.1	11.2	14.5	7.3	0.4	-3.4	-10.1
2007	-14.7	-13.8	-11.3	-5.5	2.4	9.5	10.6	13.0	8.0	0.0	-8.9	-13.8
2008	-17.8	-15.7	-	-	-	7.5	12.6	11.2	8.1	0.7	-7.7	-11.1
2009	-14.0	-15.6	-11.4	-5.3	3.2	7.4	11.2	11.6	6.5	-0.3	-6.7	-13.6
2010	-15.1	-16.1	-12.9	-6.9	2.2	10.8	13.5	14.2	7.6	1.5	-6.0	-11.1
2011	-16.8	-13.2	-12.6	-4.0	1.6	8.2	13.8	13.4	-	-	-	-
平均	-16.0	-15.0	-11.6	-4.3	2.8	8.4	11.8	12.5	7.3	0.6	-6.8	-13.1

miyabei Makino の 6 種は例年 6 月上旬から中旬にかけて開花し、他の 10 種は 6 月末から 7 月下旬にかけて開花した。メアカンキンバイは例年、ひと月以上に渡り開花が見られた。すべての種の開花が記録された 2008 年から 2011 年の開花パターンを見ると、最も温暖であった 2010 年にはほとんどの種が 7 月までに咲き終わっており、群落全体の開花期間が短縮されていた。表 2 に主要植物種の開花開始日の一覧を示す。2010 年は全種の 75% に相当する 12 種で開花日が過去 5 年間で最も早くなっていた（タイ記録を含む）。プロット内で最も早咲きのウラシマツツジとコマバツガザクラの開花日から最も遅咲きのシラネニンジン *Tilingia ajanensis* Regel またはウスユキトウヒレン *Saussurea yanagisawae* Takeda が開花するまでの期間は、2010 年には 48 日間であったのに対し、最も寒冷であった 2009 年には 64 日間であり、16 日間の違いが見られた。

黒岳雪田プロットの雪解けは 6 月 25 日（2008 年）から 7 月 10 日（2010 年）に生じており、年によって半月程の違いがあった（表 2）。興味深いことに、6 年間で最も雪解けが遅かったのは、夏期の気温が最も高かった 2010 年であった。その理由として、2010 年は 4 月と 5 月の気温が例年より低く、融雪の進行が遅れたことが考えられる（表 1）。植物の開花は雪解け後 5～8 日で始まり、例年 8 月末から 9 月初旬までの約 50 日間続いた（図 1b）。全体の開花期間は、早咲き種のジムカデ *Harrimanella stelleriana* (Pall.) Coville、エゾコザクラ *Primula cuneifolia* Ledeb.、キバナシャクナゲ *Rhododendron aureum* Georgi、ミネズオウ、コエゾツガザクラ *Phyllodoce caerulea* (L.) Babington var. *yezoensis* Koidzumi、チングルマ *Sieversia pentapetala* (L.) Greene、ミヤマキンバイと、遅咲き種のヨツバシオガマ *Pedicularis chamissonis* Steven var. *hokkaidoensis* T. Shimizu、ミヤマリンドウ *Gentiana nipponica* Maxim.、コガネギク *Soidago virgaurea* L. ssp. *leiocarpa* (Benth.)

Hultén、イワギキョウ *Campanula lasiocarpa* Cham.、シラネニンジンに大別できた。最も早咲きのジムカデの開花から最も遅咲きのイワギキョウあるいはシラネニンジンの開花までの期間は約 30～40 日で、風衝地プロットに比べて年変動は小さかった。

赤岳風衝地プロットの開花期間は例年 6 月上旬から 8 月下旬であり、約 3 ヶ月間に渡り開花が見られた（図 2a）。開花パターンは、6 月に開花する早咲き種（ウラシマツツジ、ミネズオウ、イワウメ、ミヤマキンバイ、メアカンキンバイ）、7 月前半に開花する中咲き種（クロマメノキ *Vaccinium uliginosum* L. var. *alpinum* Bigelow、コマクサ *Dicentra peregrina* (Rudolph) Makino、タカネオミナエシ *Patrinia sibirica* (L.) Juss.、キバナシオガマ *Pedicularis oederi* Vahl、エゾノマルバシモツケ *Spiraea betulifolia* Pall. var. *aemiliana* (C.K.Schn.) Koidzumi)、7 月後半に開花する遅咲き種（チシマツガザクラ *Bryanthus gmelinii* D.Don、ウスユキトウヒレン、シラネニンジン、ムカゴトラノオ *Bistorta vivipara* (L.) S.F.Gray、クモイリンドウ *Gentiana algida* Pall. f. *igarashii* Miyabe et Kudo) の 3 グループに大別できた。メアカンキンバイとコマクサは、例年ひと月以上に渡る長期間の開花が観察された。クモイリンドウの開花は例年 8 月中旬に見られ、他種に比べて著しく遅い。2010 年には、早咲き種のウラシマツツジ、ミネズオウ、ミヤマキンバイ、メアカンキンバイと、遅咲き種のウスユキトウヒレンを除く 10 種（67%）で開花が最も早かった（表 2）。最も早咲きのウラシマツツジの開花から最も遅咲きのクモイリンドウの開花開始までの期間をデータの揃っている 4 年間（2007, 2008, 2010, 2011）で比較すると、それぞれ 67 日、71 日、60 日、60 日であった。夏期を通して温暖であった 2010 年と 7 月の平均気温が最も高かった 2011 年に開花開始時期が促進されていた。また、最も寒冷であった 2009 年にクモイリンドウの開花は観察されなかった。

赤岳雪田プロットの雪解けは例年 4 つの調査プロット

表2. 各プロットにおける主要植物種の開花開始日の年変動。雪田プロットについては雪解け日を併記した。黒岳雪田プロットは雪解け開始から完全に解けるまで2～3日なので、プロット中央部が解けた日を示す。赤岳雪田プロットは解け始めから完全に解けるまで20～30日程要するため、雪解け開始日と完了日を示した。種の学名については附表1を参照。

(a) 黒岳風衝地プロット							(b) 黒岳雪田プロット						
種名	2006	2007	2008	2009	2010	2011	種名	2006	2007	2008	2009	2010	2011
ウラシマツツジ	-	-	-	6月2日	6月6日	6月9日	ジムカデ	7月5日	7月10日	7月1日	7月9日	7月16日	7月15日
コメバツガザクラ	-	-	6月5日	6月2日	6月6日	6月6日	エゾコザクラ	7月5日	7月13日	7月3日	7月9日	7月19日	7月15日
ミネズオウ	-	-	6月10日	6月11日	6月9日	6月9日	キバナシヤクナゲ	7月5日	7月13日	7月3日	7月9日	7月19日	7月18日
ミヤマキンバイ	-	-	6月12日	6月14日	6月9日	6月16日	ミネズオウ	7月10日	7月14日	7月6日	7月13日	7月21日	7月20日
イワウメ	-	-	6月12日	6月14日	6月12日	6月22日	コエゾツガザクラ	7月15日	7月16日	7月5日	7月20日	7月21日	7月20日
メアカンキンバイ	-	-	6月12日	6月16日	6月12日	6月25日	チングルマ	7月15日	7月21日	7月12日	7月20日	7月24日	7月20日
クロマメノキ	6月25日	6月28日	7月1日	7月2日	6月20日	7月2日	ミヤマキンバイ	7月15日	7月21日	7月6日	7月24日	7月26日	7月22日
タカネオミナエシ	7月5日	7月8日	7月3日	7月12日	6月29日	7月13日	ヨツバシオガマ	7月27日	8月9日	7月25日	7月30日	8月2日	8月2日
イワブクロ	7月5日	7月10日	7月3日	7月12日	6月29日	7月20日	ミヤマリンドウ	8月3日	8月9日	7月25日	8月2日	8月8日	8月3日
エゾノマルバシモツケ	-	7月13日	7月8日	7月12日	6月29日	7月15日	コガネグク	8月9日	8月9日	7月29日	8月10日	8月13日	8月10日
コマクサ	7月15日	7月10日	7月13日	7月5日	6月29日	-	シラネニンジン	-	-	-	8月11日	8月17日	8月7日
エゾツツジ	7月20日	7月10日	7月5日	7月17日	6月29日	7月18日	イワギキョウ	8月15日	8月9日	8月7日	8月20日	8月19日	8月15日
チシマツガザクラ	7月23日	7月14日	7月12日	7月24日	7月8日	7月23日							
イワギキョウ	7月28日	7月18日	7月15日	7月30日	7月16日	7月26日							
ウスユキトウヒレン	7月20日	7月13日	7月27日	7月31日	7月24日	8月2日							
シラネニンジン	7月28日	7月29日	7月23日	8月4日	7月12日	7月29日	雪解け日	6月28日	7月5日	6月25日	7月1日	7月10日	7月7日
(c) 赤岳風衝地プロット							(d) 赤岳雪田プロット						
種名	2006	2007	2008	2009	2010	2011	種名	2006	2007	2008	2009	2010	2011
ウラシマツツジ	-	6月4日	5月31日	5月31日	6月5日	6月8日	ジムカデ	-	-	7月10日	7月26日	7月25日	7月16日
ミネズオウ	-	6月10日	5月31日	6月7日	6月8日	6月8日	エゾコザクラ	7月13日	7月16日	6月27日	7月17日	7月11日	7月16日
ミヤマキンバイ	-	6月13日	6月5日	6月7日	6月8日	6月16日	ミヤマキンバイ	7月15日	7月21日	7月1日	7月20日	7月13日	7月16日
メアカンキンバイ	-	6月13日	6月9日	6月11日	6月12日	6月19日	キバナシヤクナゲ	7月13日	7月23日	7月1日	7月20日	7月20日	7月18日
イワウメ	-	6月13日	6月15日	6月14日	6月12日	6月16日	コエゾツガザクラ	7月15日	7月23日	7月5日	7月29日	7月20日	7月21日
クロマメノキ	6月29日	6月24日	6月29日	7月5日	6月19日	7月2日	チングルマ	7月17日	7月25日	7月8日	7月29日	7月19日	7月21日
コマクサ	7月1日	6月27日	7月1日	7月5日	6月25日	7月2日	アオノツガザクラ	7月17日	7月29日	7月8日	8月1日	7月21日	7月23日
タカネオミナエシ	7月10日	7月6日	7月3日	7月9日	6月28日	7月11日	エゾヒメクワガタ	7月27日	8月3日	7月12日	8月4日	7月27日	7月29日
キバナシオガマ	7月10日	7月6日	7月3日	7月10日	6月27日	7月11日	ヨツバシオガマ	8月1日	8月10日	7月14日	8月10日	7月27日	8月3日
エゾノマルバシモツケ	7月15日	7月15日	7月8日	7月11日	7月5日	7月14日	ハクサンボウフウ	8月3日	8月8日	7月20日	8月10日	7月29日	7月29日
チシマツガザクラ	7月19日	7月13日	7月12日	7月20日	7月10日	7月21日	ミヤマリンドウ	8月3日	8月12日	7月26日	8月4日	8月5日	7月29日
シラネニンジン	7月23日	7月18日	7月18日	7月18日	7月10日	7月18日	ミヤマサワアザミ	8月9日	8月18日	7月26日	8月11日	7月31日	8月4日
ムカゴトラノオ	-	7月13日	-	-	7月12日	7月23日	コガネグク	8月8日	8月18日	7月26日	8月18日	8月8日	8月8日
ウスユキトウヒレン	7月23日	7月13日	7月16日	7月30日	7月19日	7月23日	タカネトウウチソウ	-	8月18日	7月29日	-	-	8月12日
クモイリンドウ	8月14日	8月10日	8月10日	-	8月4日	8月7日							
							雪解け開始日	7月5日	7月10日	6月22日	7月10日	7月6日	7月10日
							雪解け完了日	7月28日	8月5日	7月13日	8月12日	7月25日	7月31日

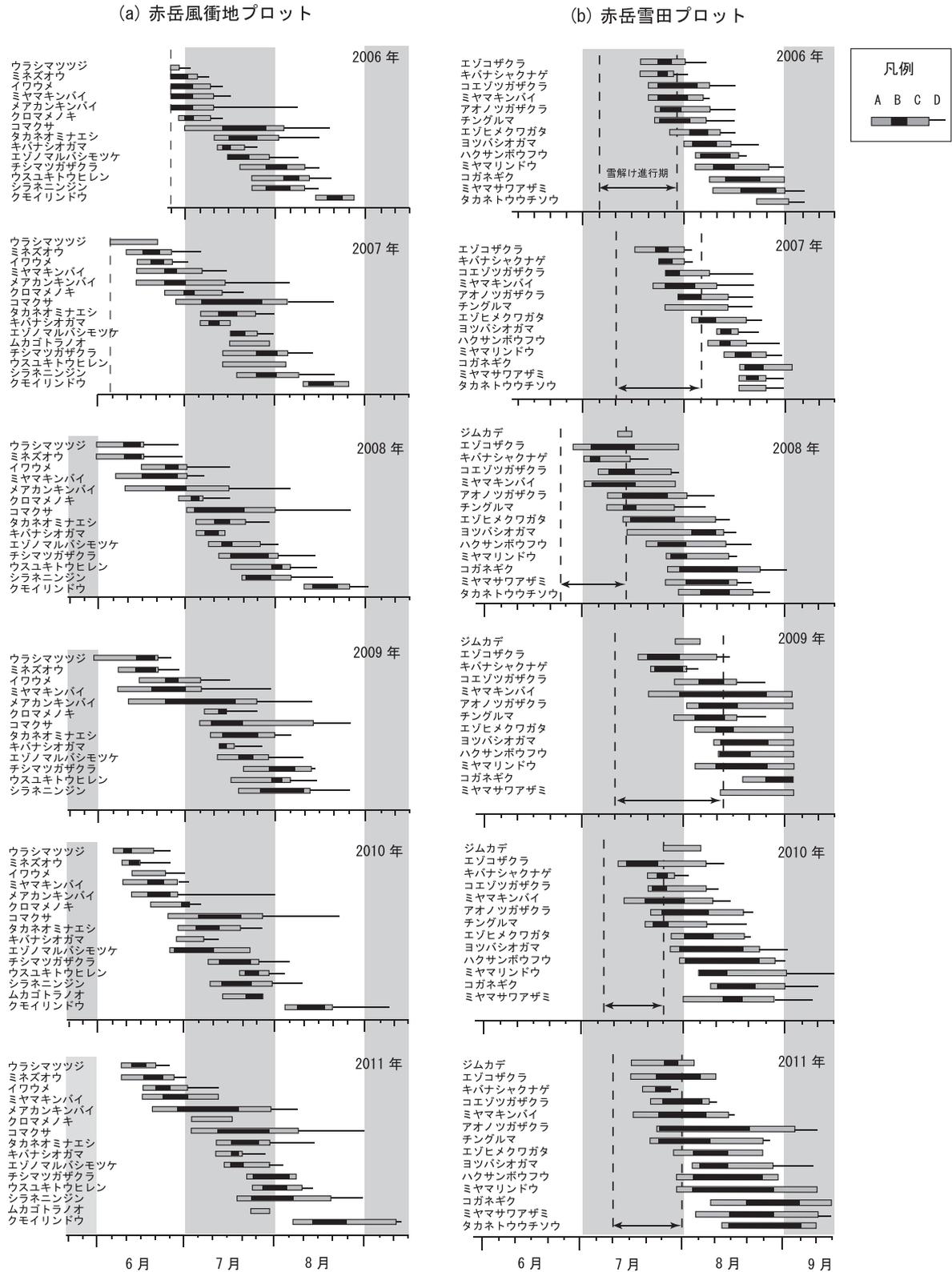


図2. 赤岳風衝地プロット (a) と雪田プロット (b) における、2006年から2011年の群落構成種の開花フェノロジー。開花ステージ (A, B, C, D) については本文参照。2006年の風衝地プロットの調査は6月下旬より、2007年の調査は6月上旬より開始した。雪田プロットの雪解け開始日と完了日を点線で示す。

高山植物群落の開花フェノロジー構造

表3. 主要植物種の開花までに要する有効積算温度 (度・日)。有効積算温度は、地表面温度の日平均より、生育ゼロ点5℃として算出した。平均値±標準偏差 (観察年数)。

種名	黒岳風衝地	赤岳風衝地	黒岳雪田	赤岳雪田	P 値 *
ウラシマツツジ	65 ± 13 (3)	53 ± 9 (5)			NS
コメバツガザクラ	69 ± 12 (4)				
ジムカデ			61 ± 12 (6)	80 (1)	
エゾコザクラ			74 ± 14 (6)	61 ± 12 (6)	NS
ミネズオウ	85 ± 23 (4) <sup>ab</sup>	71 ± 16 (5) <sup>a</sup>	104 ± 17 (6) <sup>b</sup>		0.035
キバナシヤクナゲ			79 ± 19 (6)	98 ± 23 (6)	NS
ミヤマキンバイ	93 ± 15 (4) <sup>a</sup>	89 ± 17 (5) <sup>a</sup>	147 ± 13 (6) <sup>b</sup>	85 ± 12 (6) <sup>a</sup>	< 0.0001
イワウメ	110 ± 12 (4)	109 ± 8 (5)			NS
メアカンキンバイ	113 ± 13 (4)	108 ± 13 (5)			NS
コエヅツガザクラ			124 ± 17 (6)	128 ± 22 (6)	NS
チングルマ			146 ± 21 (6)	137 ± 26 (6)	NS
アオノツガザクラ				155 ± 28 (6)	
エゾヒメクワガタ				208 ± 15 (6)	
クロマメノキ	212 ± 33 (6)	208 ± 25 (6)			NS
ヨツバシオガマ			247 ± 36 (5)	248 ± 33 (6)	NS
ハクサンボウフウ				254 ± 28 (6)	
ミヤマリンドウ			283 ± 28 (5)	268 ± 42 (6)	NS
コマクサ	325 ± 50 (5) <sup>a</sup>	226 ± 20 (6) <sup>b</sup>			0.028
キバナシオガマ		282 ± 17 (6)			
タカネオミナエシ	289 ± 31 (6)	284 ± 16 (6)			NS
イワブクロ	305 ± 47 (6)				
ミヤマサワアザミ				307 ± 44 (6)	
エゾノマルバシモツケ	321 ± 39 (5)	333 ± 25 (6)			NS
エゾツツジ	334 ± 36 (6)				
コガネギク			356 ± 26 (5)	337 ± 18 (6)	NS
チシマツガザクラ	389 ± 14 (6)	373 ± 34 (6)			NS
シラネニンジン	473 ± 45 (6) <sup>a</sup>	385 ± 23 (6) <sup>b</sup>	353 ± 25 (3) <sup>b</sup>		0.0004
タカネトウウチソウ				378 ± 14 (3)	
ムカゴトラノオ		402 ± 56 (3)			
イワギキョウ	437 ± 25 (6)		428 ± 35 (5)		NS
ウスユキトウヒレン	464 ± 65 (6) <sup>a</sup>	416 ± 57 (6) <sup>b</sup>			0.039
クモイリンドウ		623 ± 32 (5)			

\* t 検定、または分散分析で検定した。a, b は  $P < 0.05$ 、NS は、 $P > 0.05$

の中で最も遅く、解け始めから完全に消雪するまでに3週間程度を要した。雪解け開始から完全に消雪するまでの期間は2010年が19日間であり、平年(24日間)に比べて最も短期間で雪解けが進行した。一方で、最も寒冷であった2009年には、雪解け開始から完了までに最長の33日間を要した。融雪がゆっくりと進行するために開花が始まる時期がプロット内でも大きく異なり、プロット全体の開花期間は黒岳雪田プロットに比べて延長されていた(図2b)。その傾向は、特に2011年に顕著であった。最も早咲きのエゾコザクラの開花から最も遅咲きのコガネギク(あるいはタカネトウウチソウ *Sanguisorba canadensis* L. ssp. *latifolia* (Hook.) Calder et Taylor)の開花までの期間は例年26~32日間であり、4つのプロットの中で最も短く、かつ年変動も小さかった。開花は種間で短期間に連続的に進行し、開花期間の種間

の重複も大きいため、他のプロットのように明瞭なグループ分けは難しい。

#### 開花に要する温度要求性

各プロットにおける主要種の開花に要する有効積算温度を表3に示す。最も温度要求性が低いのはウラシマツツジ(53~65度・日)、コメバツガザクラ(69度・日)、ジムカデ(61~80度・日)、エゾコザクラ(61~74度・日)であった。これは、日平均10℃の日を12日間、あるいは日平均15℃の日を6日間経験すると開花に至ることを示している。一方で、最も温度要求性が高いのはクモイリンドウ(623度・日)であり、ついでウスユキトウヒレン(416~464度・日)、イワギキョウ(433~437度・日)であった。複数のプロットに現れ、複数年の有効積算温度のデータが揃っている20種のうち、ミ

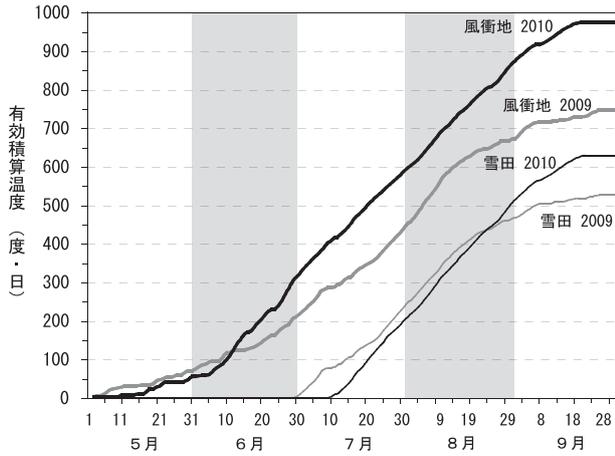


図3. 温暖年(2010年)と寒冷年(2009年)の赤岳風衝地プロットと黒岳雪田プロットの有効積算温度の季節変化。温度計測は地表面で行なった。有効積算温度の生育ゼロ点は5℃とした。

ネズオウ、ミヤマキンバイ、コマクサ、シラネニンジン、ウスユキトウヒレンの5種でプロット間に有意な温度要求性の違いが認められた。ミネズオウは赤岳風衝地に比べて黒岳雪田で約30度・日高い温度要求性を示した。黒岳雪田のミヤマキンバイは、他の3プロットに比べて50～60度・日高い温度要求性を示した。黒岳風衝地に生育するコマクサは赤岳風衝地に比べて約100度・日高い温度要求性を示し、同様に黒岳風衝地に生育するウスユキトウヒレンは約50度・日高い値を示した。また、黒岳風衝地のシラネニンジン、赤岳風衝地や黒岳雪田の個体群に比べて約90～120度・日も高い温度要求性を示した。これらの結果は、開花の温度要求性が個体群間で異なる種が存在することを示唆している。

最も夏季の気温が高かった2010年と最も低かった2009年の赤岳風衝地と黒岳雪田プロットの有効積算温度の季節推移を図3に示す。風衝地では、5月の温度が2009年の方がやや高かったために、有効積算温度は2010年の方がやや低い値で緩やかに蓄積されていた。その後2010年は6月以降急速に積算温度の蓄積が進み、6月中旬で逆転した後は年度間の差を増大し、9月下旬までに230度・日の開きが生じていた。年度間で有効積算温度の逆転が起きた6月上旬の値は約100度・日であった。従って、開花の温度要求性が100度・日以下の早咲き種は2009年の方が早く開花するが、それ以上の温度要求性を持つ種は2010年の方が早く開花することを示している。赤岳風衝地プロットの実際の開花パターンを年度間で比較すると、最も温度要求性の低いウラシマ

ツツジ(53度・日)は2009年の方が5日程早く開花し、それに続いて低い温度要求性を示すミネズオウ、ミヤマキンバイ、メアカンキンバイ、イワウメ(71～109度・日)は、年度間でほぼ同じ時期に開花していた。そして、それよりも高い温度要求性を持つ種(>208度・日)はすべて2010年の方が早く開花していた(表2)。

一方で、黒岳雪田プロットの有効積算温度は雪解けが10日程早かった2009年の方が先行して温度蓄積が進んだ。しかし、2010年の温度蓄積は急速に進んだために徐々にその差は縮まり、8月下旬に有効積算温度430度・日周辺で逆転が生じた。9月下旬の最終的な温度蓄積は、無雪期間が短かったにもかかわらず2010年の方が約100度・日大きくなった。黒岳雪田プロットの実際の開花パターンを年度間で比較すると、ほとんどの種で雪解けの早い2009年のほうが早く開花したが、最も温度要求性の高いイワギキョウ(428度・日)は両年ともにほぼ同時期に開花が見られた(表2)。以上の結果より、高山植物の開花は個体群特有の温度要求性と実際の有効積算温度の蓄積パターンによって決定されていることが示された。

## 考 察

4つの高山植物群落で6年間に渡る開花フェノロジー調査を通して明らかになったこととして、以下の事柄が挙げられる。

第一に、高山植物の開花時期は有効積算温度で算出した温度要求性でかなり正確に表すことができた。これは、一般に高山植物の開花フェノロジーが日射量や日長時間よりも温度と雪解け時期によって強く規定されているという最近の研究を裏付けるものである(北欧: Molau et al. 2005; 欧州アルプス: Hülber et al. 2010; 北米ロッキー山脈: Aldridge et al. 2011)。有効積算温度の蓄積パターンは生育シーズンを通じた気温変化を反映しており、温暖年の急速な温度蓄積は開花までに要する期間を短縮し、群落全体の開花期間は短くなる傾向が見られた。一方で、寒冷な年は開花までの期間が延長され、種間の温度要求性の違いが強調される傾向が強かった。表3に示したように開花温度要求性は種間で100倍近くの種間差が見られた。ウラシマツツジ、ジムカデ、エゾコザクラなど温度要求性の低い種は数日間の温度環境に応答するが、クモイリンドウ、イワギキョウ、ウスユキトウヒレンなど400度・日を超える温度要求性を持つ種は、長期的な気温の蓄積に応答して開花時期が決まっていた。こ

のような種による違いは、生育シーズンを通した気温変動が群落全体の開花パターンに複雑に作用することを示している。また、温度要求性の低い種は、シーズン初期の短期的な温暖気候に応答して開花する可能性がある。しかし、シーズン初期には夜間の冷え込みによる凍害の危険性が高く、種子生産を低下させる恐れがある。温暖化が高山生態系にもたらす深刻な作用として、凍害の危険性の増大が指摘されている (Inouye et al. 2002)。さらに、生育シーズン初期は花粉媒介昆虫の活性が低いので、開花時期の早期化は送粉効率の低下を介して種子生産の低下を引き起こす恐れもある (工藤 2000; Kudo and Suzuki 2002)。

二番目に、風衝地と雪田環境に特異的なフェノロジー応答が明らかになった。風衝地植物群落の開花は気温変動によって強く影響を受け、温暖気候は開花の早期化と群落全体の開花期間の短縮を促した。これは、風衝地では低温が植物の成長の制限要因になっていることを意味しており、気候温暖化により風衝地植物の季節性は大きく変化する可能性を示すものである。Kudo and Hirao (2006) による大雪山ヒサゴ沼周辺で行なった先行研究では、風衝地植物群落の開花パターンは、温暖年 (1998年) であっても例年と比べて大きくは変化しなかったことを報告している。しかし、今回観察された 2010 年の温暖気候は、1998 年の場合と比べて 6 月の気温上昇が顕著であり、シーズン初期の温暖気候が風衝地植物の開花を促進させたと考えられる。一方で、雪田植物群落の開花は生育期の気温の直接的効果よりも雪解け時期に強く影響される。積雪下では外気温がいくら上昇しても地表温度は 0℃ 付近に保たれるので、有効積算温度は雪解け時まで蓄積されないからである。開花開始時期は局所的な雪解け時期とその後の積算温度の蓄積度合によって決まり、雪解けの進行速度は群落全体の開花構造に強く作用する (Kudo and Suzuki 1999; 工藤 2000; Hülber et al. 2006)。プロット内の雪解けがゆっくり進んだ 2009 年は、雪解けが早く進んだ 2010 年に比べて群落構成種間の開花重複が大きくなっていた。例年、雪田環境で雪が消えるのは十分に気温が上昇した盛夏であり、雪解け後に急速に積算温度は上昇する。そのため、個々の植物の開花時期は局所的な雪解けのタイミングによって強く決定される。プロット内でゆっくり雪解けが進行した場合には、雪解けの早い場所に生育している温度要求性の高い種が、雪解けの遅い場所に生育している温度要求性の低い種よりも早く咲き始めるような状況が生じ、プロット内の種間の開花重複が大きくなる。すなわち、雪田

群落の開花構造決定要因として、気温増大の直接効果よりも積雪環境の変化を介した影響が重要となる。今回の研究で明らかにされたように、気候変動に対する雪解け時期の応答は、雪田毎に異なる。それは、微地形に対応した積雪分布や融雪速度の不均一性によるものである。これは、気候変動に対する雪田植物群落のフェノロジー応答予測を難しくしている。

三番目の重要な知見は、生育シーズンの気候温暖化と雪解けの早期化は必ずしも一致しないことである。2010 年 6～7 月の温暖気候は赤岳雪田プロット内の雪解けの進行速度を促進したが、雪解け開始時期は例年並みであった。また、黒岳雪田プロットの 2010 年の雪解け時期は、過去 6 年間で最も遅かった。融雪期の 3 月から 5 月の気温が例年と同程度かやや低かったことが、夏期の気温と雪解け時期の不一致の理由として考えられる。どの季節にどの程度の温暖期が現れるのかによって、積雪環境は大きく変化する。この複雑性は、多雪環境にある高山生態系の温暖化影響予測を難しくしている。大雪山系では、近年 6 月～7 月上旬に雪が解ける雪潤植物群落で雪解け時期が早まる傾向が報告されている (Kudo and Hirao 2006)。雪解けの早まりは土壤乾燥化を引き起こし、開花フェノロジーの改変だけでなく、植生変化やチシマザサ *Sasa kurilensis* Makino et Shibata などの低木植物の分布拡大を引き起こしている (Kudo et al. 2011)。一方で、雪解けの遅い雪田環境では、雪解け時期の明確な早期化は現在のところ見いだされていない (Kudo and Hirao 2006)。このような場所に特異的な環境変化は、生物群集の応答予測を複雑にしている。ロッキー山脈では、夏期の温暖化が群落スケールの開花パターンを生育シーズン中期にピークを示すひと山型から前期と後期にピークを持つふた山型へと変化させ、生育シーズン半ばの開花量が低下する傾向が報告されている (Aldridge et al. 2011)。その結果、生育シーズン中期にポリネーターが利用できる花資源量が枯渇し、高山生態系の植物-ポリネーター相互作用に重大な影響をもたらされる可能性が指摘されている。気候変動に対するフェノロジー応答は小スケールで複雑に変化するので、地域性を考慮した予測をたてることが重要である。

最後に、開花に要する温度要求性は、種間のみならず同種個体群間でも異なる場合があることが示された。このことは、隣接する個体群間であっても開花特性に遺伝的な分化が生じている可能性を示唆するものである。大雪山系では、雪解け傾度に沿って分布する隣接した個体群間に遺伝構造の違いが存在し、その違いは形態的な差

異やフェノロジーなどの繁殖特性にも対応している場合があることが報告されている (Kawai and Kudo 2011; Shimono et al. 2009; Hirao and Kudo 2004)。雪解け時期の違いによって引き起こされる局所個体群間の開花時期の違いが、花粉散布を介した遺伝子流動を制限し、局所的な空間遺伝構造を維持していると考えられる。従って、気候変動が植物群落のフェノロジー構造にもたらす影響を詳細に予測するためには、地域個体群に特有なフェノロジー特性を考慮する必要がある。また、気候変動によって引き起こされる開花時期の変化は、局所個体群間の花粉散布パターンを変化させ、メタ個体群構造に影響を及ぼす可能性も考えられる。

風衝地群落と雪田群落における6年間に及ぶ開花フェノロジー調査により、高山植物群落の開花構造の季節変動、場所間変動、年度間変動を明らかにすることができた。2010年は全国各地で猛暑や豪雨といった異常気象に見舞われ、大雪山系周辺でも河川氾濫や林道崩壊など多くの自然災害が発生した。このような異常気象は、地球温暖化(気候変動)の進行とともに発生頻度が高くなるのがIPCCの報告書でも予測されている。従って、気候変動により高山生態系がどのような影響を受けるのかを予測する上で、異常年をまたぐ長期モニタリングは重要な意味を持つ。また、気候変動によって引き起こされるフェノロジー構造の改変が高山生態系の生態機能に及ぼす影響を評価するためには、植生動態や動物-植物相互作用を含めたモニタリングの継続が重要である。さらに、得られた影響予測が広く山岳生態系に適用可能なものなのか、あるいは個々の山域に特有な地域特性を反映しているものなのかの評価を行うためには、同じモニタリング手法に基づいた地域間比較が不可欠である。2010年に始まったモニタリングサイト1000高山帯調査は、このような課題へアプローチする上で大変重要なプロジェクトである。また、長期間にわたるモニタリングを実施するためには、簡便な計測手法を取り入れた市民参加型のモニタリング体制を作っていくことが重要である。同様な市民参加型のプロジェクトが他の山岳地域でも行なわれることを期待したい。

## 謝 辞

煩雑な許可申請手続き、頻繁な現地調査、ならびにデータ整理にご協力頂いたりサーチ登山花ボランティア会員のみなさま、学術調査の許認可とご理解を頂いた環境

省、文化庁、北海道教育委員会、上川中部森林管理署のみなさま、調査にご協力頂いたパークボランティアや黒岳石室管理のみなさま、調査の便宜を図っていただいたりんゆう観光層雲峡事業所、上川総合振興局旭川建設管理部に御礼申し上げます。本研究は、環境省生物多様性センター、環境省環境研究総合推進費(D-0904)、北海道新聞野生生物基金、セブンイレブン緑の基金、(株)ムッシュの補助を受けました。

## 引用文献

- Aldridge G, Inouye DW, Forrest JRK, Barr WA, Miller-Rushing AJ (2011) Emergence of a mid-season period of low floral resources in a montane meadow ecosystem associated with climate change. *Journal of Ecology* 99:905-913.
- Diekmann M (1996) Relationship between flowering phenology of perennial herbs and meteorological data in deciduous forests of Sweden. *Canadian Journal of Botany* 74:528-537.
- Hegland SJ, Nielsen A, Lazaro A, Bjerknes A, Totland Ø (2009) How does climate warming affect plant-pollinator interactions. *Ecology Letters* 12:184-195.
- Hirao AS, Kudo G (2004) Landscape genetics of alpine-snowbed plants: Comparisons along geographic and snowmelt gradients. *Heredity* 93:290-298.
- Hülber K, Gottfried M, Pauli H, Reiter K, Winkler M, Grabherr G (2006) Phenological responses of snowbed species to snow removal dates in the central Alps: Implications for climate warming. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 38:99-103.
- Hülber K, Winkler M, Grabherr G (2010) Intraseasonal climate and habitat-specific variability controls the flowering phenology of high alpine plant species. *Functional Ecology* 24:245-252.
- Inouye DW (2008) Effects of climate change on phenology, frost damage, and floral abundance of wildflowers. *Ecology* 89:353-362.
- Inouye DW, Morales MA, Dodge GJ (2002) Variation in timing and abundance of flowering by *Delphinium barbeyi* Huth (Ranunculaceae): The roles of snowpack, frost, and La Niña, in the context of climate change. *Oecologia* 130:543-550.
- IPCC (2007) Summary for policymakers. Climate change 2007: The physical science basis. In: Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M, Averyt KB, Tignor M, Miller HL (eds) Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. pp 1-18. Cambridge University Press, New York.
- Kawai Y, Kudo G (2011) Local differentiation of flowering

- phenology in an alpine-snowbed herb *Gentiana nipponica*. *Botany* 89:361-367.
- 工藤 岳 (2000) 高山植物の開花フェノロジーと結実成功. (工藤 岳編著) 高山植物の自然史：お花畑の生態学. pp 117-130. 北海道大学図書刊行会, 札幌.
- Kudo G, Amagai Y, Hoahino B, Kaneko M (2011) Invasion of dwarf bamboo into alpine snow-meadows in northern Japan: Pattern of expansion and impact on species diversity. *Ecology and Evolution* 1:85-96.
- Kudo G, Hirao AS (2006) Habitat-specific responses in the flowering phenology and seed set of alpine plants to climate variation: Implications for global-change impacts. *Population Ecology* 48:49-58.
- Kudo G, Kimura M, Kasagi T, Kawai Y, Hirao AS (2010) Habitat-specific responses of alpine plants to climatic amelioration: Comparison of fellfield to snowbed communities. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 42:438-448.
- Kudo G, Suzuki S (1999) Flowering phenology of alpine plant communities along gradient of snowmelt timing. *Polar Bioscience* 12:100-113.
- Kudo G, Suzuki S (2002) Relationships between flowering phenology and fruit-set of dwarf shrubs in alpine fellfields in Northern Japan: A comparison with a subarctic heathland in Northern Sweden. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 34:185-190.
- Maxwell B (1992) Arctic climate: Potential for change under global warming. In: Chapin FS III et al. (eds) *Arctic Ecosystems in a Changing Climate*. pp 11-34. Academic Press, San Diego.
- Miller-Rushing AJ, Inouye DW, Primack RB (2008) How well do first flowering dates measure plant responses to climate change? The effects of population size and sampling frequency. *Journal of Ecology* 96:1289-1296.
- Molau U, Nordenhäll U, Eriksen B (2005) Onset of flowering and climate variability in an alpine landscape: A 10-year study from Swedish Lapland. *American Journal of Botany* 92:422-431.
- Parmesan C, Yohe G (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421:37-42.
- Root TL, Price JT, Hall KR, Schneider SH, Rosenzweig C, Pounds JA (2003) Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* 421:57-60.
- Shimono Y, Watanabe M, Hirao AS, Wada N, Kudo G (2009) Morphological and genetic variations of *Potentilla matumurae* (Rosaceae) between fellfield and snowbed populations. *American Journal of Botany* 96:728-737.
- Visser ME, Holleman JM (2001) Warmer spring disrupt the synchrony of oak and winter moth phenology. *Proceedings of Royal Society, London B* 268:289-294.

附表 1. 調査を行った高山植物種リスト。

科	和名	学名
イワウメ科	イワウメ	<i>Diapensia lapponica</i> L. ssp. <i>obovata</i> (Fr.Schm.) Hultén
オミナエシ科	タカネオミナエシ	<i>Patrinia sibirica</i> (L.) Juss.
キキョウ科	イワギキョウ	<i>Campanula lasiocarpa</i> Cham.
キク科	ミヤマサワアザミ	<i>Circium pectinellum</i> A.Gray var. <i>alpinum</i> Koidzumi ex Kitamura
	ウスユキトウヒレン	<i>Saussurea yanagisawae</i> Takeda
	コガネギク	<i>Soidago virgaurea</i> L. ssp. <i>Leiocarpa</i> (Benth.) Hultén
ケマンソウ科	コマクサ	<i>Dicentra peregrina</i> (Rudolph) Makino
ゴマノハグサ科	ヨツバシオガマ	<i>Pedicularis chamissonis</i> Steven var. <i>hokkaidoensis</i> T.Shimizu
	キバナシオガマ	<i>Pedicularis oederi</i> Vahl
	イワブクロ	<i>Penstemon frutescens</i> Lamb.
	エゾヒメクワガタ	<i>Veronica stelleri</i> Pall. ex Link var. <i>longistyla</i> Kitagawa
サクラソウ科	エゾコザクラ	<i>Primula cuneifolia</i> Ledeb.
セリ科	ハクサンボウフウ	<i>Peucedanum multivittatum</i> Maxim.
	シラネニンジン	<i>Tilingia ajanensis</i> Regel
タデ科	ムカゴトラノオ	<i>Bistorta vivipara</i> (L.) S.F.Gray
ツツジ科	コメバツガザクラ	<i>Arcterica nana</i> (Maxim.) Makino
	ウラシマツツジ	<i>Arctous alpinus</i> (L.) Niedenzu
	チシマツガザクラ	<i>Bryanthus gmelinii</i> D.Don
	ジムカデ	<i>Harrimanella stelleriana</i> (Pall.) Coville
	ミネズオウ	<i>Loiseleuria procumbens</i> (L.) Desv.
	アオノツガザクラ	<i>Phyllodoce aleutica</i> (Spreng.) A.Heller
	コエゾツガザクラ	<i>Phyllodoce caerulea</i> (L.) Babington var. <i>yezoensis</i> Koidzumi
	キバナシャクナゲ	<i>Rhododendron aureum</i> Georgi
	エゾツツジ	<i>Therorhodion camtschaticum</i> (Pal.) Small
	クロマメノキ	<i>Vaccinium uliginosum</i> L. var. <i>alpinum</i> Bigelow
バラ科	ミヤマキンバイ	<i>Potentilla matsumurae</i> Th.Wolf
	メアカンキンバイ	<i>Potentilla miyabei</i> Makino
	タカネトウウチソウ	<i>Sanguisorba canadensis</i> L. ssp. <i>latifolia</i> (Hook.) Calder et Taylor
	チングルマ	<i>Sieversia pentapetala</i> (L.) Greene
	エゾノマルバシモツケ	<i>Spiraea betulifolia</i> Pall. var. <i>aemiliana</i> (C.K.Schn.) Koidzumi
リンドウ科	クモイリンドウ	<i>Gentiana algida</i> Pall. f. <i>igarashii</i> Miyabe et Kudo
	ミヤマリンドウ	<i>Gentiana nipponica</i> Maxim.