

# 中部山岳地域における標高傾度に沿った 草本植物の遺伝的・生態的分化

Altitudinal genetic and ecological differentiations of several herbaceous species  
in the Japanese Alps

市野 隆雄<sup>1,2\*</sup>・栗谷 さと子<sup>1</sup>・楠目 晴花<sup>1</sup>・平尾 章<sup>2,3</sup>・長野 祐介<sup>1</sup>  
Takao ITINO<sup>1,2\*</sup>, Satoko KURIYA<sup>1</sup>, Haruka KUZUME<sup>1</sup>, Akira S. HIRAO<sup>2,3</sup> and Yusuke NAGANO<sup>1</sup>

<sup>1</sup> 信州大学理学部生物科学科

<sup>2</sup> 信州大学山岳科学総合研究所

<sup>3</sup> 筑波大学菅平高原実験センター

<sup>1</sup> Department of Biology, Faculty of Science, Shinshu University

<sup>2</sup> Institute of Mountain Science, Shinshu University

<sup>3</sup> Sugadaira Montane Research Center, University of Tsukuba

## 摘 要

温暖化によって、高山植物は将来的に消失の危機にさらされるだろうといわれている。一方、高山植物だけでなく、その下方に位置する山岳植物も「高地型」と「低地型」に分化し、それぞれが独自の遺伝的固有性をもつ「保全すべき単位」である可能性がある。そこで筆者らは、高地型と低地型の間で遺伝的分化があるか、また高地型と低地型の生殖隔離に関与する花形質が生態的に分化しているかどうかについて、3種の草本植物を対象に検討した。本稿では、これらの個別研究の成果をまとめて紹介する。サラシナショウマは、遺伝的にも生態的にも標高間で3つの送粉型に分化していることが明らかになった。ヤマホタルブクロおよびウツボグサでは、標高が上がるにつれて花サイズがおおむね小型化していたが、この小型化は標高そのものに影響されたものではなく、分布する送粉マルハナバチ類のサイズに適応した生態的分化の結果であることがわかった。これらの結果から、温暖化にあたって保全すべきなのは、これまでひとくりにされていた山岳植物「種」とは限らず、より細かく分化した「生態型」である可能性が示唆された。

キーワード：温暖化、高山植物、生物間相互作用、花サイズ、保全すべき単位、マルハナバチ

Key words : climate change, alpine plants, biological interaction, floral size, conservation unit, bumblebees

## 1. はじめに

温暖化によって、高山植物は将来的に消失の危機にさらされるだろうといわれている。具体的には、植物分布が上方移動することによって頂上付近の高山植生が行き場をなくし、消滅してしまうことが想定されている<sup>1)</sup>。地史的な歴史を経て形成されてきた高山植物群集を失うこと自体、憂慮すべきことであり、このような観点から温暖化に対して警鐘をならすことはきわめて重要である。一方、高山植物だけでなく、その下方に位置する山地性の植物(以下、山岳植物と総称)も「高地型」と「低地型」に分化し、それぞれが独自の遺伝的固有性をもつ「保全すべき単位」である可能性がある。

日本の高山植物には北方の周北極地域との共通種が多く、また日本のみ固有に分布する高山植物種の中にも北方由来のもの(北方に近縁種がいるもの)が多い。一方、このような北方起源種以外に、大陸に近縁種がおらず、日本や極東の低地にのみ近縁種が存在する「低山要素」の高山植物種がかなりある。これらは、低地性の植物種から分化した可能性がある。このような低山由来と考えられる高山植物は日本産高山植物の10%以上を占め、そのほとんどが日本固有種である<sup>2)</sup>。

これと関連して、山地帯から亜高山帯にかけて広く分布する山岳植物の中には、種内に低地集団と形態の異なる「高地型」が区別されているものがある。これらの中には上記の「低山由来の高山植

受付：2013年10月31日、受理：2014年2月7日

\* 〒390-8621 長野県松本市旭3-1-1, e-mail: itinot@shinshu-u.ac.jp

物」のように低地型から高地型が分化したのものもあるだろうし、北方由来の植物が標高間分化したものもあるだろう。いずれにしても、このような「高地型」と「低地型」の間の遺伝的および生態的な分化を具体的に明らかにすることは、山岳地域の生物多様性の評価・保全上、きわめて重要である。

そこで筆者らは、高地型と低地型の間で遺伝的分化があるか、また高地型と低地型の生殖隔離に関与する花形質が生態的に分化しているかどうかについて、山地帯から亜高山帯にかけて広く分布する3種の草本植物を対象に検討した。本稿では、これらの個別研究の成果をまとめて紹介する。重要な結果として、①1種と認識されていた植物が標高によって遺伝的に分化していた例(サラシナショウマ)、および②標高によって異なる送粉者からの選択圧を受けることによって植物の花形質が局所適応していた例(ヤマホタルブクロとウツボグサ)を見いだした。

山岳植物における「保全すべき単位」の実態解明という課題は、ガラパゴス諸島や小笠原諸島など大洋島での生物保全の問題と類似性がある。たとえば小笠原諸島に分布する生物の中でも、小笠原固有で日本本土には分布していない種もあれば、本土と共通の種もある。それらを区別し、その由来と、諸島内での遺伝的分化の実態を明らかにすることは、保全事業の前提をなす基本的な研究項目である<sup>3), 4)</sup>。大洋島と同じように、山岳地域はいわば「天空の島(sky island)」であり、そこにしか生育しない山岳植物について「保全すべき単位」を確定し、固有性を明らかにすることは、山岳生態系の保全を考える上で避けて通ることができない。

## 2. 遺伝的分化の例：サラシナショウマにおける標高傾度に沿った送粉型の分化

ここでは、1種と認識されていた植物が標高によって遺伝的に分化していた例について述べる。サラシナショウマ(*Cimicifuga simplex*, キンポウゲ科)には異なる送粉生態をもつ3つの送粉型が存在することが知られていた<sup>5)</sup>。Pellmyr<sup>5)</sup>の栃木県での調査によれば、送粉型1は高標高に分布し、明るい林内に生育する高茎タイプで、9月に開花しマルハナバチ類に送粉される。送粉型2は中標高以下に分布し、やはり9月に開花し甘い芳香を放つことでチョウ類を送粉者としている(図1)。花に香りがあることによって他の送粉型と区別できる。そして送粉型3は中・低標高の林床に生育する低茎タイプで、他のタイプの開花が終わる10月頃に遅れて咲き始め、マルハナバチ類を送粉者としている。

一方、Yamajiら<sup>6)</sup>は核DNAのITS(internal transcribed spacers)領域の3サイトの変異から日本のサラシナショウマが7つのタイプに分けられることを示した。しかしPellmyr<sup>5)</sup>の送粉型とYamajiら<sup>6)</sup>の遺伝

子型の対応関係は明らかではなかった。3つの送粉型がそれぞれ異なる標高にほぼ異所的に分布していること、および生態的な性質が大きく異なることから、3つの送粉型は遺伝的にも分化していることが強く示唆される。

そこで筆者らは、長野県的美ヶ原山系と北アルプス山系の標高860 mから2,330 mの16地点において、各送粉型の分布、核DNAのITS領域の遺伝子型、および形態形質を調べた<sup>7)</sup>。まず、3つの送粉型の標高分布は、基本的には標高傾度に沿って側所的または異所的だが、美ヶ原山系では複数の送粉型が同所的に分布する地点があることが明らかになった(図2)。同所的に混生している場合でも各送粉型の特徴が維持されていたことから、各送粉型の間には何らかの隔離機構があると考えられた。

次に、核DNAのITS領域の遺伝子型を特定し、それらがYamajiら<sup>6)</sup>で見いだされた7タイプの遺伝子型とどう対応するかを調べた。その結果、3つの送粉型は7タイプ中の3タイプの遺伝子型にそれぞれ1対1で対応しており、それぞれが遺伝的に分化していることが明らかになった(残りの4タイプの遺伝子型は今回検出されなかったので送粉型との対応関係は不明である)。さらに、送粉型が遺伝的に分化していることに対応して、形態形質のうち小



図1 サラシナショウマの送粉型2に訪花するヒヨウモンチョウ類。

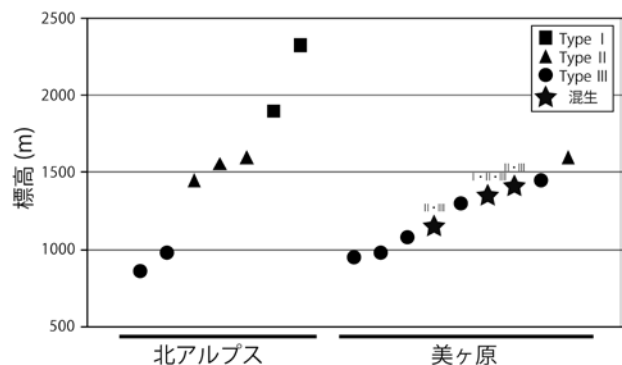


図2 サラシナショウマの3つの送粉型の標高分布。



葉周縁の毛の密度が送粉型 1・3 と送粉型 2 を区別する形質であることも判明した<sup>7)</sup>。

以上の結果から、これまで 1 種として扱われてきたサラシナショウマは、生態的にも遺伝的にも異なる少なくとも 3 つの生態型に分けられることになる。温暖化による山岳植物への影響を評価する際、サラシナショウマのような分化を遂げている種に関しては、きめ細かい保全単位の検討が必要である。

### 3. 生態的分化の例：花サイズと送粉者サイズの標高間変異

標高傾度に沿って植物が局所適応し生理生態的に分化していることは、ロッキー山脈における Clausen らの研究<sup>8)</sup>を嚆矢として多くの例が知られている。しかし、そこで扱われてきた形質の分化は気候傾度に沿った分化の例が多く<sup>9) - 11)</sup>、花形質の分化、とりわけ生物間相互作用のからんだ生態的分化についての研究は限られている<sup>12) - 16)</sup>。花形質の分化は生殖隔離を通して遺伝的分化に直接つながるため、標高間の植物の分化を考える上で重要である。

マルハナバチ類は日本の亜高山帯における重要な送粉者であり、標高によってその種組成が変化することが知られている<sup>17)</sup>。特に中部山岳地域の標高 1,700 m 以上では最小型のマルハナバチ種であるヒメマルハナバチ (*Bombus beaticola*) が優占しているため<sup>17)</sup>、これに適応してマルハナバチ類に送粉される植物種の花サイズが小型化していることが予測される。そこで筆者らは、標高傾度に沿って花サイズがどのように変化するかを、幅広い標高帯に分布するヤマホタルブクロとウツボグサの 2 種の植物について調べた。

#### 3.1 ヤマホタルブクロの例

ヤマホタルブクロ (*Campanula punctata* var. *hondoensis*, キキョウ科) は中部地方を中心に、海岸線付近の低地から標高 2,000 m を超える亜高山帯まで幅広い標高帯に分布する日本固有亜種である。筆者らは中部山岳の 3 山域 (乗鞍岳, 美ヶ原, 八ヶ岳) の標高 744 m から 2,269 m の 12 地点において、主要な送粉者であるマルハナバチ類の種構成、ハチのサイズ、そして花のサイズを調べた (Nagano ら, 投稿中)。

ハチサイズと花サイズのうち最も送粉効率に影響していたのは口器長と花柱長であった (図 3)。花柱長がなぜ送粉効率に影響するかを理解するには、ヤマホタルブクロの送受粉様式を知る必要がある。本種は雄性先熟であり、まずつぼみの段階で、花柱をとりかこんだおしべ (葯) から花粉が花柱表面の毛へ受け渡される (おしべはすぐ萎んでしまう)。したがって、開花直後の雄性期には、花柱が雄性生殖器官として機能し、花柱上の花粉が訪花したハチに付着

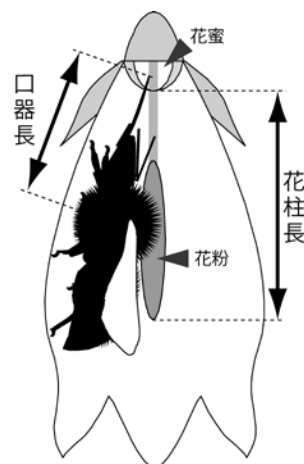


図 3 ヤマホタルブクロに訪花するヒメマルハナバチ。図の雄性期には花柱の中ほどに花粉がついており、それがハチの胸部背面に付着し送粉される。その後、花柱の先端が裂開し柱頭が露出することで雌性期が始まる。

して持ち出されることになる。その後、花柱の先端が裂開し柱頭が露出することで雌性期が始まる。

以上のことから、雄性期にマルハナバチに多くの花粉を持ち出してもらうためには、ちょうど花柱の中ほど (花粉がついている部分) にハチの胸部背面が接触する必要がある。実際にハチが運び出す花粉数を調べたところ、花とハチのサイズが適合しているほど (花柱長とハチの口器長のサイズマッチングが良いほど)、ハチの一回訪花における花粉持ち去り数 (雄性適応度の指標) が多くなることがわかった。このことは、例えば大型のマルハナバチ種が多く分布する場所 (標高) では、大型の花サイズが有利となることを示している。

そこで実際に、花サイズとハチサイズが地理的に対応しているかどうかを調べた。まず各地点のヤマホタルブクロに訪花したマルハナバチの種構成を調べ (図 4 上)、この情報とマルハナバチの種ごとの平均口器長をもとに、地点ごとの (ハチ群集としての) 平均口器長を算出した (図 4 中)。さらに各地点の花サイズ (花柱長) を調べた (図 4 下)。

まず、高標高域ほど小型のヒメマルハナバチが優占しているため、ハチ群集としての平均口器長は高標高ほど短くなる傾向があった (図 4 上, 中)。一方、ヤマホタルブクロの花柱長もおおむね高標高ほど短くなっていった (図 4 下)。ただし、ハチサイズと

花サイズは単純に標高に沿って小型化しているわけではなく、同じ標高域でも最大型種であるナガマルハナバチ (*Bombus consobrinus*) が優占している地点 (図4, 実線囲み) ではヤマホタルブクロの花サイズが大型化するなど、ハチサイズと花サイズの間に対応した変化が見られた (ただし図中の破線囲みの地点ではサイズは対応していなかった)。各地点の花サイズが何に影響されているかを確かめるため、一般化線形混合モデルで評価したところ、花柱長はハ

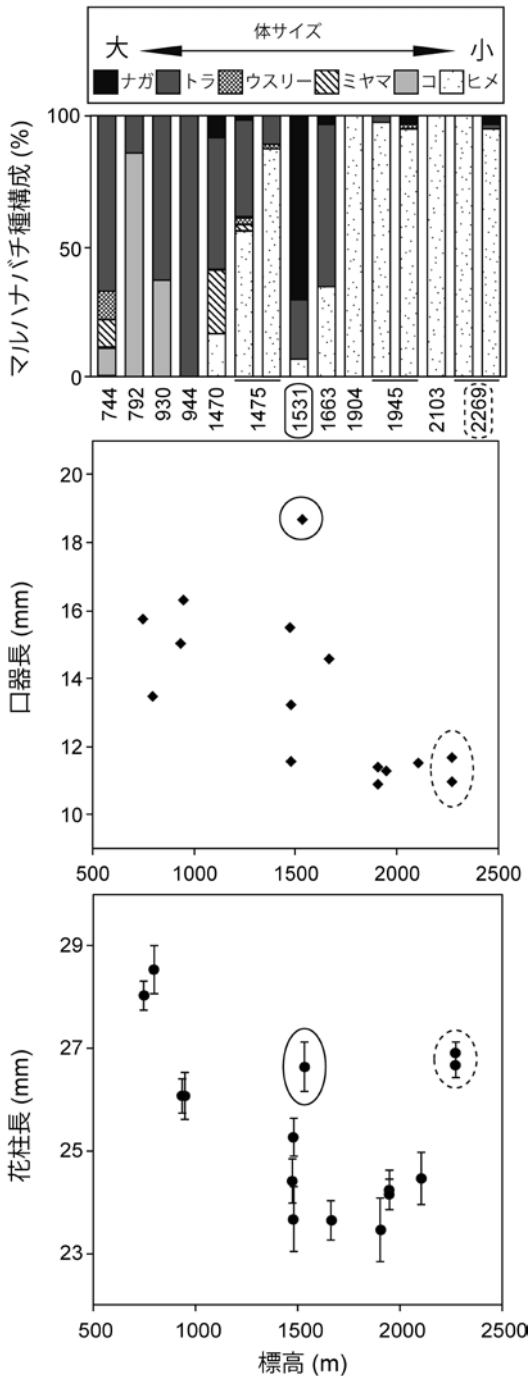


図4 ヤマホタルブクロにおける地点別の訪花マルハナバチの種構成, 平均口器長, およびヤマホタルブクロの花柱長。最大型種であるナガマルハナバチが優占していた地点を実線で、花サイズとハチサイズに対応が認められなかった地点を破線で、それぞれ囲みである。調査は2010年および2011年に行った。一部の地点については2年分のデータを並列表記している。

チサイズとのみ相関し ( $P < 0.05$ ), 標高 (無機環境全般の指標,  $P = 0.40$ ) や株当たり花数 (土壌肥沃度などの指標,  $P = 0.38$ ) との相関は認められなかった。

### 3.2 ウツボグサの例

ウツボグサ (*Prunella vulgaris*, シソ科) は北半球の温帯に広く分布し、山野の日当たりの良い草地に生える多年草で、6~8月に紫色の雄性先熟の唇形花を咲かせる (図5)。筆者らは乗鞍岳の標高1,150~2,050 mの7地点において、ヤマホタルブクロと同様、主要な送粉者であるマルハナバチ類の種構成、ハチサイズ、および花サイズの調査を行った (Kuriya ら, 未発表)。

ウツボグサの葯や柱頭は筒状花の上端部に位置しており、マルハナバチが訪花した際、口吻長と花筒長がほぼ一致した場合、ハチの頭部に葯や柱頭が接触する (図5上)。一方、より小型のハチが訪花した場合はハチが花筒の中へ潜り込むため、葯や柱頭はハチの胸部背面に接触する。いずれにしても送粉は正常に行われるので、ヤマホタルブクロの場合ほどハチと花のサイズマッチングが重要ではないと予測された。しかし、実際に調べてみると、ハチが1回の訪花で運び出す花粉数 (植物の雄性適応度の指標)、そして柱頭に付着した花粉数 (雌性適応度の指標) はいずれもサイズマッチングの影響を受けていた ( $P < 0.001$ , 一般化線形モデル)。植物にとって最大の適応度が得られたのは、口吻長が花筒長よりも若干短く、ちょうどハチの胸部に花粉が付着する場合であった。

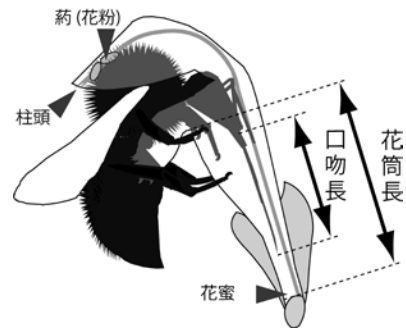


図5 ウツボグサの花と訪花するトラマルハナバチ。葯や柱頭は筒状花の上端部に位置している。

次に、標高傾度に沿って各地点の訪花マルハナバチの種構成(図6上)、地点ごとの(ハチ群集としての)平均口吻長(図6中)、花サイズ(花筒長、図6下)を調べた。まず、ハチの種構成は、高標高に小型のヒメマルハナバチが、低標高にトラマルハナバチ(*Bombus diversus*)やウスリーマルハナバチ(*Bombus ussurensis*)などの中～大型のハチがそれぞれ多く訪花するという、ヤマホタルブクロの場合と似たパターンを示した(図6上)。特定の標高地点で最大型種のナガマルハナバチが特異的に多く見られた点も、ヤマホタルブクロの場合と類似していた。さらに、

ハチ群集としての平均口吻長が標高とともに短くなる傾向もヤマホタルブクロの場合と同様であった(図6中)。

ウツボグサの花筒長は、低標高よりも高標高で小型化する傾向がみられた(図6下)。しかしこれもヤマホタルブクロの場合と同様、必ずしも標高傾度に沿って小型化するのではなく、特に高標高地点間では大きな変異が認められた。例えば最大型種であるナガマルハナバチが優占している地点(図6, 実線囲み)では花筒長が長くなっていた。一般化線形モデルによって、各地点の花筒長が、ハチの平均口吻長、花序長(土壌肥沃度などの指標)、および標高のどれと相関しているかを調べたところ、花筒長に対して有意な相関を示したのはハチの平均口吻長のみであり( $P < 0.001$ )、花序長および標高は有意な相関を示さなかった(花序長:  $P = 0.74$ , 標高:  $P = 0.44$ )。

以上のような、ヤマホタルブクロとウツボグサにみられた標高に沿った花サイズの変異パターンはどのようなプロセスで生じたのだろうか。2つの可能性が考えられる。①まず花サイズが地点ごとの標高や土壌肥沃度などの影響を受けて決まり、その花サイズにフィットしたサイズのハチ種が各地点へ選好訪花している。②地点ごとにまずハチの種構成、ひいては平均ハチサイズが異なっており、そのサイズに合わせるように花サイズが適応進化した。

この2つの仮定的なプロセスについていくつかの観点から検討したところ、②の可能性が高いことが判明した。まず、上述のとおり、ヤマホタルブクロとウツボグサの花サイズは、標高などの要因よりもハチの口器サイズに対して相関していた。次に、ハチの選好訪花については、ヤマホタルブクロで調査したところ大型のハチ(トラマルハナバチ)が大型の花、小型のハチ(ヒメマルハナバチ)が小型の花を選好するといったサイズ選択性は検出されなかった(1つの地点においてそれぞれのハチ種が訪花した花のサイズに有意な差は認められなかった,  $P = 0.30$ ,  $t$ -test)。さらに、これも上述のとおり、花とハチのサイズマッチングが良いほどヤマホタルブクロとウツボグサの適応度は高かった。これらの証拠は、花サイズが地点ごとのハチサイズに合わせる方向へ適応進化していることを強く示唆している。

これらの結果から類推すると、上記2種のみならず、他のマルハナバチ媒植物の花サイズも、場所ごとのマルハナバチ種構成の違いに対して適応している可能性が考えられる。今後はそのような群集レベル(多数種)で同調して起こる適応進化について研究を進め、山岳植物の分化に送粉者がどのような役割を果たしているかを明らかにしていく必要があるだろう。

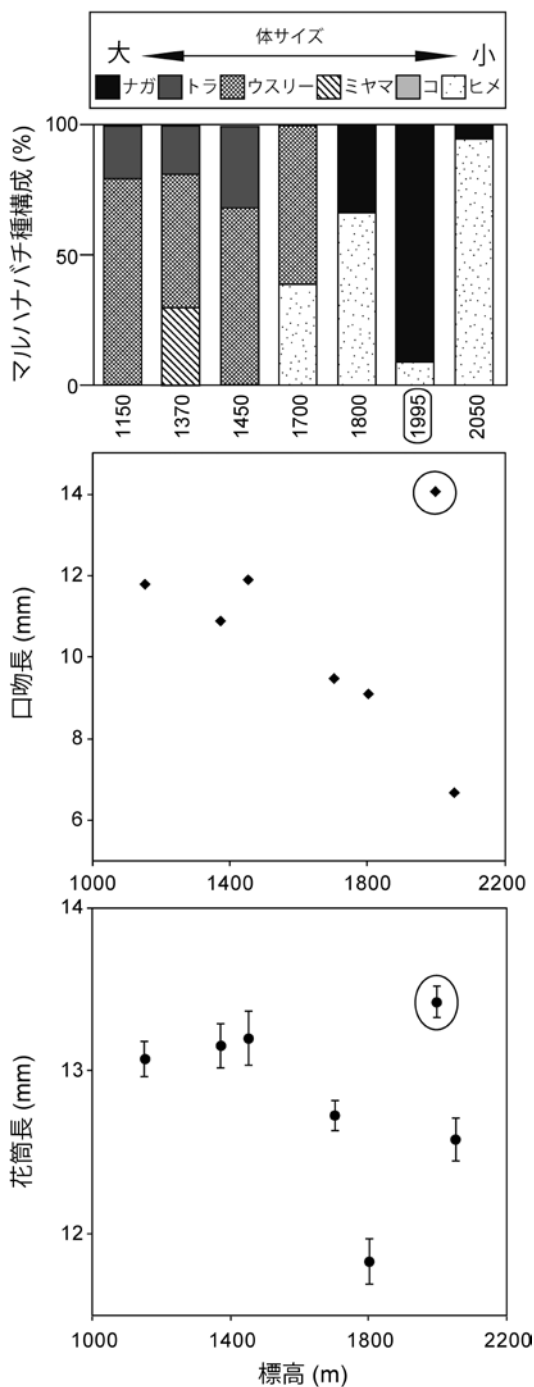


図6 ウツボグサにおける地点別の訪花マルハナバチの種構成、平均口吻長、およびウツボグサの花筒長。最大型種であるナガマルハナバチが優占していた地点を実線で囲んである。



#### 4. 山岳植物の分化研究の重要性

以上、幅広い標高域に分布する山岳植物3種の分化について解析をおこなった結果、サラシナショウマでは低地型と高地型の間で明確な遺伝的分化が起こっていることがわかった。また、ヤマホタルブクロとウツボグサでは、高地において低地とは異なる花形質が進化していることが明らかになった。これらの結果は、標高傾度によって植物種の生殖隔離や生態的分化が起こっていることを示すものであり、山岳植物の多様性研究に一つの新しい視点をもたらす。

さらに、昆虫との相互作用による花の進化研究についても新たな展望が得られた。マルハナバチ媒植物とマルハナバチの相互作用については1970年代以降、多くの研究が行われてきたが<sup>18)</sup>、花形質の種内の地理的な適応進化を明らかにした研究はほとんどない<sup>19)</sup>。種間の系統進化レベルでは花がマルハナバチに適応して進化してきたことが自明であるにもかかわらず、である。これは、ハチ群集の種数の多さなどから、植物種内の地理的スケールでの進化解析が困難であったためと考えられる。しかし、ここで紹介したように、中部山岳地域の標高1,700 m以上の高標高域では、マルハナバチ種数が少なく、また場所間のマルハナバチ種類相の変化が大きいことから、群集レベルの進化解析が可能である。今後、より多くの植物種を研究対象とすることで「群集レベルの局所的な花形質進化の地理的モザイク」が検出されることが期待される。

環境政策の上では、温暖化と関連して山岳植物の「保全すべき単位」の見直しが必要であることが、今回の結果から示唆される。すなわち、温暖化にあたって保全すべきなのは、これまでひとくりにされていた山岳植物「種」とは限らず、より細かく分化した「生態型」である可能性がある。近年、種レベルより下の遺伝的多様性に対して温暖化が与える影響に注目が集まってきている<sup>20), 21)</sup>。しかし概念的な議論が先行しており、具体的な実証研究はこれからである。今回示された種内の生態型は、標高という気候傾度によって型が分かれているという点で、研究対象としての有利性を備えている。とりわけサラシナショウマは、形態的にも遺伝的にも生態型間の分化がはっきりしているため、温暖化への応答が各生態型の間で異なるという予測<sup>10)</sup>を検証する上で絶好の研究対象となるだろう。またサラシナショウマにおいては、各生態型を保全すべき単位として現場で区別して扱うことも十分可能だろう。

一方、ヤマホタルブクロやウツボグサでは、生態型間の区別ははっきりしていない。例えば、高標高のヒメマルハナバチ媒(小型花)の生態型と、低標高の大型花の生態型の間では、送粉者の種構成が一部重なっているし、また花サイズの変異も連続的であ

る。これらのことから、その隔離機構はゆるやかで、相互に遺伝子流動が起こっていると予測される。このような植物の場合、各生態型を形態的・遺伝的特徴だけから、現場で区別して保全するのは難しいだろう。しかしここで重要なのは、送粉者からの強い淘汰圧を受けて植物が標高間で生態的に分化しようという点である。例えば高標高のヒメマルハナバチが絶滅した場合を想定すると、それに適応している小型花の生態型も消滅するだろう。すなわち、ここでは生物間のパートナーシップによって生態型という種内の遺伝的多様性が維持されていたことになる。ヒメマルハナバチは中部山岳地域の高標高域で送粉者として極めて重要な役割を果たしており<sup>17)</sup>、それに適応した生態型が複数の植物において存在するという事実を踏まえてハチの保全を考えていく必要があるだろう。

今後、温暖化に関連した山岳植物の保全に向けては、まずここで紹介したような標高上下間での遺伝・生態分化がどれほど一般的なものかを、他の植物についても明らかにしていく必要がある。その上で、それぞれの生態型について、地球環境変動に際しての分布の変化(上下移動)<sup>22)</sup>、形質の適応進化(例えば送粉者の入れ替わりに対応した花サイズの進化など)<sup>23)</sup>、そして形質の可塑性な変化<sup>24)</sup>が、どの程度迅速に行われるかを評価することが重要なポイントとなるだろう。

#### 謝 辞

本稿で紹介した研究は、環境省地球環境研究総合推進費(D-0904)および文部科学省特別教育研究経費「中部山岳地域の環境変動の解明から環境資源再生をめざす大学間連携事業」の支援により実施された。また調査許可の取得にあたっては、環境省松本自然環境事務所、林野庁中信森林管理署および長野県松本地方事務所にご協力いただいた。

#### 引用文献

- 1) Pauli, H., M. Gottfried, K. Reiter, C. Klettner and G. Grabherr (2007) Signals of range expansions and contractions of vascular plants in the high Alps: observations (1994-2004) at the GLORIA master site Schrankogel, Tyrol, Austria. *Global Change Biology*, 13, 147-156.
- 2) 清水建美(1982)原色新日本高山植物図鑑, Vol. 2, 保育社.
- 3) Abe, T. (2006) Threatened pollination systems in native flora of the Ogasawara (Bonin) Islands. *Annals of Botany*, 98, 317-334.
- 4) Francisco-Ortega, J., A. Santos-Guerra, S. C. Kim and D. J. Crawford (2000) Plant genetic diversity in

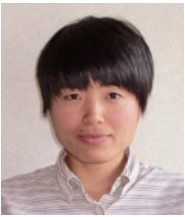
- the Canary Islands: a conservation perspective. *American Journal of Botany*, 87, 909-919.
- 5) Pellmyr, O. (1986) Three pollination morphs in *Cimicifuga simplex*: incipient speciation due to inferiority in competition. *Oecologia*, 78, 304-307.
  - 6) Yamaji, H., I. Sakakibara, K. Kondo, M. Shiba, E. Miki, N. Inagaki, S. Terabayashi, S. Takeda and M. Aburada (2005) Phytogeographic analyses of variation in *Cimicifuga simplex* (Ranunculaceae) based on internal transcribed spacer (ITS) sequences of nuclear ribosomal DNA. *Journal of Japanese Botany*, 80, 109-120.
  - 7) Kuzume, H. and T. Itino (2013) Agreement of subdivisions inferred from different data types in *Cimicifuga simplex* (Ranunculaceae): pollination morphs and genotypes based on internal transcribed spacer (ITS) sequences of nuclear ribosomal DNA. *Journal of Japanese Botany*, 88, 176-181.
  - 8) Clausen, J., D. D. Keck and W. M. Hiesey (1940) *Experimental Studies on the Nature of Species. I. Effect of Varied Environments on Western North American Plants*, Carnegie Institution of Washington Publication 520, Washington DC.
  - 9) Byars, S. G., W. Papst and A. A. Hoffmann (2007) Local adaptation and cogradient selection in the alpine plant, *Poa hiemata*, along a narrow altitudinal gradient. *Evolution*, 61, 2925-2941.
  - 10) Montesinos-Navarro, A., J. Wig, F. X. Pico and S. J. Tonsor (2010) *Arabidopsis thaliana* populations show clinal variation in a climatic gradient associated with altitude. *New Phytologist*, 189, 282-294.
  - 11) Angert, A. L. (2009) The niche, limits to species' distributions, and spatiotemporal variation in demography across the elevation ranges of two monkeyflowers. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106, 19693-19698.
  - 12) Galen, C. (1985) Regulation of seed-set in *Polemonium viscosum*: floral scents, pollination, and resources. *Ecology*, 66, 792-797.
  - 13) Galen, C. (1989) Measuring pollinator-mediated selection on morphometric floral traits: bumblebees and the alpine sky pilot, *Polemonium viscosum*. *Evolution*, 43, 882-889.
  - 14) Malo, J. E. and J. Baonza (2002) Are there predictable clines in plant-pollinator interactions along altitudinal gradients? The example of *Cytisus scoparius* (L.) Link in the Sierra de Guadarrama (Central Spain). *Diversity and Distributions*, 8, 365-371.
  - 15) Dohzono, I. and K. Suzuki (2010) Morphological and genetic differentiation in *Isodon umbrosus* by altitudinal variation in bumblebee pollinator assemblages. *Plant Species Biology*, 25, 20-29.
  - 16) Sun, M., K. Gross and F. P. Schiestl (2014) Floral adaptation to local pollinator guilds in a terrestrial orchid. *Annals of Botany*, 113, 289-300.
  - 17) Tomono, T. and T. Sota (1997) The life history and pollination ecology of bumblebees in the alpine zone of central Japan. *Japanese Journal of Entomology*, 65, 237-255.
  - 18) Goulson, D. (2010) *Bumblebees: Behaviour, Ecology, and Conservation*. Oxford University Press, Oxford.
  - 19) Herrera, C. M., M. C. Castellanos and M. Medrano (2006) Geographical context of floral evolution: towards an improved research programme in floral diversification. In: L.D. Harder and S.C.H. Barrett, eds., *Ecology and Evolution of Flowers*. Oxford University Press, New York, 278-294.
  - 20) Bálint, M., S. Domisch, C. H. M. Engelhardt, P. Haase, S. Lehrian, J. Sauer, K. Theissing, S. U. Pauls and C. Nowak (2011) Cryptic biodiversity loss linked to global climate change. *Nature Climate Change*, 1, 313-318.
  - 21) Pauls, S. U., C. Nowak, M. Bálint and M. Pfenninger (2013) The impact of global climate change on genetic diversity within populations and species. *Molecular Ecology*, 22, 925-946.
  - 22) Chen, I. C., J. K. Hill, R. Ohlemüller, D. B. Roy and C. D. Thomas (2011) Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science*, 333, 1024-1026.
  - 23) Hoffmann, A. A. and C. M. Sgrò (2011) Climate change and evolutionary adaptation. *Nature*, 470, 479-485.
  - 24) Canale, C. I. and P. Y. Henry (2010) Adaptive phenotypic plasticity and resilience of vertebrates to increasing climatic unpredictability. *Climate Research*, 43, 135-147.



## 市野 隆雄

Takao ITINO

生物間相互作用の生態と進化に興味を持っている。特にアリ-植物、アリ-アブラムシ、植物-送粉者などの相利共生関係を中心に研究をおこなってきた。主著に『進化生物学からせまる』（共著、京都大学学術出版会）、『共進化の生態学-生物間相互作用が織りなす多様性』（共著、文一総合出版）、『ハチとアリの自然史』（共著、北海道大学図書刊行会）、『群集生態学の現在』（共著、京都大学学術出版会）、『生物多様性とその保全』（共著、岩波書店）、『花に引き寄せられる動物-植物と送粉者の共進化』（共著、平凡社）が、訳書に『マルハナバチの経済学』（共訳、文一総合出版）がある。信州大学理学部教授。



## 栗谷 さと子

Satoko KURIYA

1988年生まれ、神奈川県出身。信州大学理学部生物科学科卒、信州大学大学院工学系研究科修士課程修了。高校時代に登山を始めたことで、山に興味をもち、信州大学在学中は乗鞍岳において植物と昆虫の相互作用についての研究を行う。自然豊かな長野県が気に入り、大学院修了後は松本市のカンデラゲストハウスに勤務。



## 楠目 晴花

Haruka KUZUME

1988年、高知県生まれ。信州大学卒、信州大学大学院工学系研究科修士課程修了。専門は進化生態学で、在学中、キンポウゲ科のサラシナショウマを材料とし、長野県乗鞍岳や美ヶ原高原を中心にフィールドワークを行った。卒業論文ではサラシナショウマの送粉型ごとの遺伝的分化を検証し、修士論文では送粉型の間での交雑について研究した。修了後は高知県で就職。環境教育に関心があり、子ども向けの昆虫講座の開催などの活動を行う。著書に絵本『まるはなばちのストロー』がある。



## 平尾 章

Akira S. HIRAO

北海道大学地球環境科学研究科修了。博士(地球環境科学)。専門は植物生態学、分子生態学。筑波大学菅平高原実験センターに研究員として勤務。現在は、環境適応の遺伝的基盤に興味をもち、幅広い標高帯に分布するシロイヌナズナ近縁野生種を材料にした研究に取り組んでいる。高山生態系が主なフィールドだが、今は、専ら標高1,300 mにある勤務先でDNA実験などに勤んでいる。



## 長野 祐介

Yusuke NAGANO

1987年、栃木県生まれ。信州大学大学院工学系研究科修士課程修了。現在、同大学理学部科研費研究員。植物の多様化、種間交雑現象などに興味を持ち、修士課程では山岳環境下における生物間相互作用を介した花形質の多様化に関して生態学的、分子遺伝学的手法を用いて研究した。