

## 夏緑草本カニコウモリの富士山亜高山帯針葉樹林での優占機構

高松 潔<sup>1</sup>・源後睦美<sup>1</sup>・安部良子<sup>2</sup>・清水陽子<sup>1</sup>・河原崎里子<sup>3</sup>・中野隆志<sup>2</sup>・堀 良通<sup>1</sup>

(2006年9月30日受付、2006年12月30日受理)

### The dominance mechanism of a summergreen herb, *Cacalia adenostyloides* in a subalpine coniferous forest at Mt. Fuji

Kiyoshi TAKAMATSU<sup>1</sup>, Mutsumi GENGO<sup>1</sup>, Yoshiko ABE<sup>2</sup>, Yoko SHIMIZU<sup>1</sup>,  
Satoko KAWARASAKI, Takashi NAKANO<sup>2</sup> and Yoshimichi HORI

#### 要 旨

カニコウモリが、亜高山帯の常緑針葉樹林の林床に優占群落を形成する機構を明らかにする試みを行った。富士山北斜面の標高 1,900 m 地点で林床の明るさが異なる場所で林床植生を調査し、カニコウモリの好む微環境を解明するとともに、標高の異なる 2 地点 (1,750 m、2,150 m) で光と温度の測定と個体群構造を記録し、光合成特性、呼吸特性、葉面積成長、バイオマス成長等を測定し、環境と成長様式の間を解析した。

標高 1,900 m の林床の明るさの異なる場所に 1 m × 1 m 方形区を設置して種別に地上部バイオマスを測定した。裸地に対する相対光量子密度が約 1% から 8% までは林床植生の全地上部バイオマスとカニコウモリの地上部バイオマスは相対光量子密度の増加に伴って直線的に増加した。全地上部バイオマスに対するカニコウモリのバイオマスの割合は相対光強度が約 8% までは 60–80% と著しく高かった。しかし、より明るい場所ではカニコウモリの地上部バイオマス及びその割合は著しく小さくなった。このことは、他種が多く出現する比較的明るい林床環境では、カニコウモリの優占が抑制されることを示唆した。

標高 1,750 m と 2,150 m 地点で個体群構造、光合成、呼吸、成長等を測定した。2,150 m 個体群の方が 1,750 m 個体群よりも、密度が高く、閉鎖林冠下で約 2.6 倍、林冠ギャップ下で約 1.8 倍、当年実生密度は約 10 倍であり、2,150 m では発達したコケ層に実生が多く見られた。2,150 m で個体群はより確実に維持されていることが推察された。光合成速度と呼吸速度には標高による違いがなかった。光合成特性は光補償点が著しく低く (約  $5 \mu \text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )、典型的な陰葉を示した。相対成長率 (RGR) は 2,150 m の個体の方が生育期間を通して高かった。総生産に占める呼吸量の割合は 1,750 m で 66%、2,150 m で 45% と推定された。1,750 m の個体の RGR 低下の主要因は、呼吸量の上昇によると推察された。以上の結果から、カニコウモリが亜高山帯常緑針葉樹林の林床で優占種になれる主要因は、以下の点であることが推察された。1. 年間を通して弱光環境のため競争種がほとんどない。2. 光合成の光補償点が低い。3. 低温下 (高標高下) でより高い RGR と純生産を実現する。4. 有性繁殖が活発で多くの種子が散布される。5. 実生の定着サイトであるコケ層が発達している。

キーワード： 物質生産、個体群構造、光合成、林冠ギャップ、林床

#### 序 論

本州中部の亜高山帯常緑針葉樹林の林床にはカニコウモリの優占群落が形成される。本州中部の亜高山帯域はシラビソ、オオシラビソ、コメツガ等の常緑針葉樹が優占し、一年中林床は暗く、また生育期間は短いために林床植生の発達は抑えられている。カニコウモリはそのような環境に生育し、林床で優占群落を形成するキク科の夏緑草本である (宮脇ら 1967, 1969)。富士山亜高山帯域はシラビソ、コメツガが優占する亜高山性針葉樹林が形成されており、その林床は暗くコケ層が高い被度を占め、草本層は種

数、被度ともに多くなく (宮脇ら 1971)、マイヅルソウ、ツバメオモトなどの一部の限られた種が見られる。富士山において、カニコウモリは亜高山性針葉樹林帯の中で標高 1,900 m から 2,300 m 付近の林床に優占するほか、標高 1,600 m から 1,800 m 付近の夏緑広葉樹林帯と亜高山帯針葉樹林帯の移行帯においてもよく見られる (宮脇ら 1971)。これら移行帯付近のカラマツ林やダケカンバ林では林床は比較的明るくコケ層は貧弱で、林床植物や低木が多い。しかしそのような場所では、亜高山性針葉樹林の林床に出現するようなカニコウモリ優占群落は成立していない。

1. 茨城大学理学部  
2. 山梨県環境科学研究所  
3. 情報・システム研究機構 新領域研究融合センター

Corresponding author : Yoshimichi Hori  
hori@mx.ibaraki.ac.jp

富士山亜高山帯域の環境下において、カニコウモリがどのように生育し、個体群を維持しているかの解明は、植物生態学的に興味ある課題であるとともに、富士山亜高山帯域の森林環境を理解するうえでも重要な課題のひとつである。本研究は富士山亜高山帯域において、なぜ亜高山帯針葉樹林の林床にカニコウモリが圧倒的な優占群落を成立させることができるのかを、林床の異なる明るさの地点でカニコウモリが林床植生に占める割合を明らかにし、カニコウモリに最適な光条件を調べた。次に生育環境と生長の関係を明らかにするために、異なる標高及び異なる光環境に生育するカニコウモリの光合成特性、個体群構造と成長を解析し明らかにした。

**材 料**

カニコウモリ (*Cacalia adenostyloides*) は、主に近畿地方以北の本州、四国の亜高山帯針葉樹林の林床に生育する夏緑多年生草本である (北村 1981)。春に芽生え、展葉し、夏の終わりから秋にかけて開花、結実する。開花個体は、長さ 6-10 cm、幅 10-20 cm の鋸歯を持った腎形の葉を 3 枚ほど互生させ、茎は高さ 60-90 cm に伸び、茎の先に細い円錐花序を作って白色の頭花をつける。無花個体は、3 枚以下の葉をつけ、葉のサイズは開花個体よりも小さく、植物高は 40-50 cm である。地下茎と根の地下部の寿命は 2 年未満であり、翌春までには枯れる。地下茎には 1 個の大きな主芽と、その両脇に 2 個の側芽がつき、それらが地中または地表面で越冬する。春には主芽が出芽するが、主芽が損傷し伸長できなくなった場合は、2 個の側芽が出芽し伸長する。また、大きな地下茎の場合は、主芽と側芽が同時に出て 2 本以上の地上茎を伸ばすこともある。

**調査地の概要**

富士山北東斜面の亜高山帯針葉樹林の林床を調査地とした。標高 1,750 m と 2,150 m の林内のそれぞれの場所の閉鎖林冠下 (林床) と林冠ギャップ下 (ギャップ) で個体群構造、および、成長と生理的パラメーターの測定を行った。1,750 m の調査地はシラビソとコメツガが優占する常緑針葉樹林の林床であり、林床にはカニコウモリが広範囲に群落を形成している (図 1)。木本はウラジロモミやダケカンバ、コミネカエデなどが生育している。草本はマイヅルソウ、ツバメオモト、コウモリソウ、コイチャクソウ、イワノガリヤスなどが生育する。2,150 m の調査地は、1,750 m の調査地と同様にシラビソとコメツガが優占する常緑針葉樹林の林床である。1,750 m の調査地よりもカニコウモリが広範囲に大群落を形成している (図 1)。木本はカラマツ、ナナカマド、ハクサンシャクナゲなどである。草本は、コイチャクソウ、ジンヨウイチャクソウ、マイヅルソウなどが生育し、コケ層が良く発達している。カニコウモリ以外の草本は草高 10 cm 程度の比較的小型なものが多く、カニコウモリは抜きん出て大きな草本である。また、林床の光環境と下層植生の関係の調査を標高 1,900 m 地点で行った。



図 1 標高 1,750 m と 2,150 m の調査地の概観

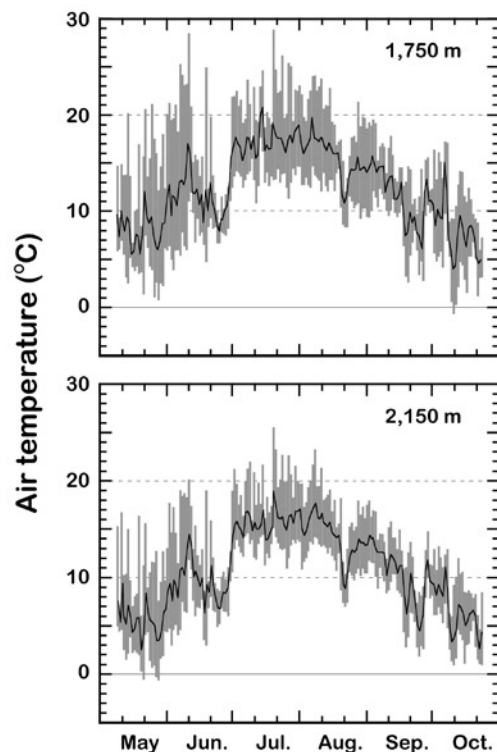


図 2 標高 1,750 m と 2,150 m 地点におけるカニコウモリの生育期間の気温。太線は一日の平均気温を示す。

温度環境

2002年5月10日から10月24日までの各調査地における気温を自記式温度計 (StowAway TidbiT Temp Logger, Onset Computer) を用いて測定した (図 2)。センサーはカニコウモリ群落の直上の約 50 cm の位置に、直射光があたらないようにアルミホイルでカバーをした半球状の日除けとともに取り付けました。生育期間を通じた調査地の平均気温は 1,750 m で 12.3℃、2,150 m で 10.7℃であり、1,750 m の調査地が 1.6℃ 高かった。また、生育期間の平均日最高気温は 1,750 m で 16.8℃、2,150 m で 14.4℃、

平均日最低気温は 1,750 m で 8.8℃、2,150 m で 8.0℃であり、1,750 m の調査地がそれぞれ約 2.4℃、約 0.8℃ 高かった。

光環境

2002年の5月から10月に、各調査地に光量子センサー (IKS-25, 小糸工業) を設置しデータロガー (KADEC-UP, コーナーシステム) で 10 分毎に積算光量子密度の測定を行った (図 3)。日積算光量子量は、どの調査地でも測定開始から、上層木が展葉する 6 月上旬から半ばにかけて急激

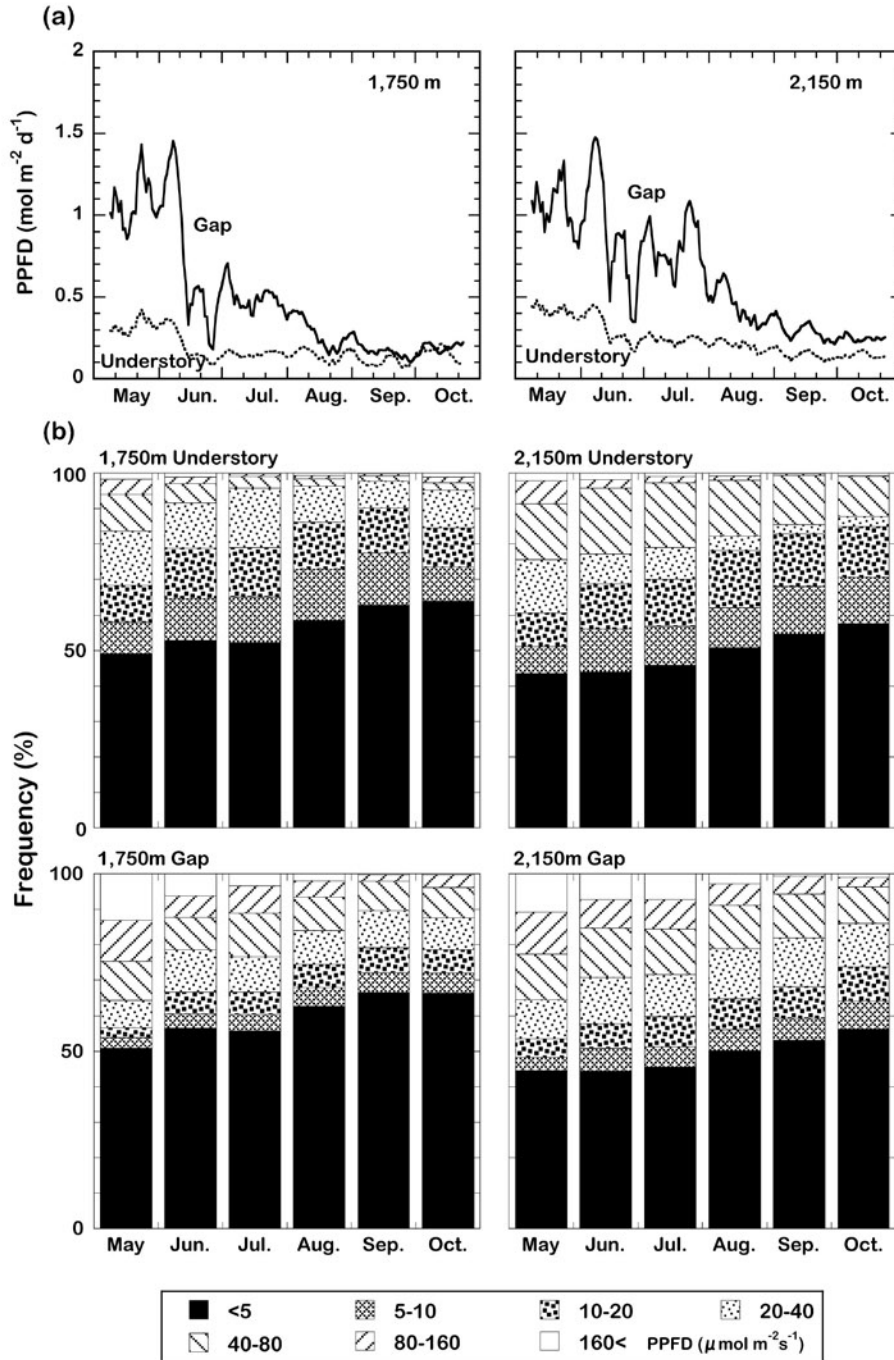


図 3 標高 1,750 m と 2,150 m 地点での林床とギャップの日積算光量子密度の季節変化 (a) と月ごとの光量子密度の頻度分布 (b)。夜間のデータも含んでいる。

な低下がみられた。特に、6月の梅雨の時期に極端に低下する傾向がみられた。9月から10月の日積算光量子量は測定開始直後の約15%にまで低下した。両標高とも生育期間中の日積算光量子量は、ギャップが林床の約2.5倍であった。ただし、その差は生育後期にかけて小さくなった。1,750 mと2,150 mでは、林床・ギャップとも2,150 mの方が生育期間を通してやや明るかった。また、ギャップでは両標高とも5-7月には $80 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ 以上の比較的強い光が当たった(図3)。

## 方 法

### 林床植生の地上部バイオマスと光環境の関係

2002年8月6日に標高1,900 mのコメツガ・シラビソ林に $1\text{ m} \times 1\text{ m}$ の方形区を11個設置した。設置にあたって林床の光環境の異なる場所を選定した。各方形区内の林床の全植物の地上部を地際から刈り取った。刈り取り後、種別に乾燥重量を測定した。2002年9月10日と12日の曇天日に、方形区内及び付近の裸地において光量子密度(IKS-25, 小糸工業)を同時に測定し、各方形区の裸地に対する相対光量子密度(RPFD)を求めた。カニコウモリ以外の主な出現種はゴヨウイチゴ、ミヤマワラビ、コウモリソウ、イワノガリヤスであった。

### 個体群構造

1999年8月に1,750 mの林床、ギャップ、2,150 mの林床、2000年5月に2,150 mのギャップにそれぞれ $1\text{ m} \times 1\text{ m}$ の方形区を設置した。設置した年の8月下旬に各方形区内のすべてのカニコウモリを番号付き小旗で標識した。標識個体は、葉数、葉身長、葉幅長、葉高を測定した。また、開花個体、無花個体、当年実生のいずれであるかを記録した。方形区内の個体の葉面積は次式を用いて推定した。

$$LA = 1.013 \times (L \cdot W)^{0.9316} \quad (r^2=0.990, n=186)$$

LA:葉面積( $\text{cm}^2$ ), L:葉身長(cm), W:葉幅長(cm)

### 成長解析

各調査地におけるカニコウモリの成長解析は間接マーク法(身代わり法)を用いて行った(横井1981)。間接マーク法は、個体群内の成長を追跡しようとする個体を調査開始時に標識しておき、以後の調査時に、その標識個体とサイズが類似した個体を個体群から採取して標識個体の成長を推定、追跡する方法である。本研究では、各調査地とも比較的多くの個体が存在したが、個体群の密度は異なっており、個体サイズも様々であった。この方法を用いると、同程度のサイズの個体を解析することが可能で、調査地間の個体成長を比較、検討するのに適している。

標識個体は無花個体の1サイズとした。無花個体は繁殖への投資を考慮する必要がなく、環境に対する成長反応が開花個体よりもより高い精度でとらえることができる。個体サイズの指標は葉面積と相関関係のある葉身長と葉幅長を指標とした。標高間、および光環境間(ギャップと閉鎖林冠下林床)の成長の比較ができるようにするために、個

体葉面積が同程度の個体を成長解析に用いられるよう試みた。まず、間接マーク法による成長解析のサンプリングに先立ち、前年に予備的なサンプリング調査を行った。成長シーズンの開始時に、芽生えの大きさなどから標準個体を決定すると、成長過程で大きさがばらついてしまうことがわかった。また、1,750 mの個体の方が2,150 mの個体よりも早く展葉するために、後々の大きさの推定が難しく、この時期のサンプリング個体の選定が困難であった。これらの予備研究に基づいて、前年のうちに個体葉面積が最大になる時期に標識個体を決定し、同時に各調査地で葉面積がほぼ同程度のものにマークを施しておき、翌年にはそれらを追跡測定およびサンプリングすることによって、展葉後の個体葉面積サイズが同等となるような個体を得た。調査は2002年5月9日から10月24日まで行った。採取は約1ヶ月に1回行い、標識個体と同等のサイズの個体を周囲から10個体探し、根を切らぬように注意しながら掘り取り、地下部を含めて採取した。1個体ごとに、自動面積計(AAM-8, 林電工)で葉面積を測定した。その後、70°Cで乾燥させ恒量に達した後、個体の乾燥重量を測定した。

### 暗呼吸速度と光合成速度

暗呼吸速度を2002年7月初旬から9月中旬に両調査地に由来する個体で4回測定した。測定個体は、それぞれの標高において、生育微環境に偏りができないようにランダムに採取した。採取した個体は、地下部に付着した土、リター等を洗い流したのち、地上部と地下部に分け、赤外線ガス分析計(ZRF, Fuji electronics)で約5°C、15°C、25°C、35°Cの各温度で測定した。流入空気量は約 $1\text{ Lm}^{-1}$ とした。サンプルは乾燥を防ぐため、湿らせたペーパータオルで包んでチャンバー内に入れた。チャンバーは水槽に沈め、水槽内の水温を変化させてチャンバー内及びサンプルの温度を制御した。サンプル表面及びチャンバー内の流路の出口付近に熱電対(T-type, 林電工)を設置し、温度を監視した。

光合成速度を2002年7月下旬に携帯型光合成蒸散測定装置(LI-6400, Li-Cor)で測定した。測定には大個体の健全な葉を用い、それぞれの調査地で数個体の5枚の葉で測定を行った。光源には赤色と青色のLED冷光源(6400-02B, Li-Cor)を用い、強光から弱光へと変化させて各光強度での光合成速度を測定した。調査中には調査者の呼気の影響を与えないように、測定空気吸入口に現場の空気を入れた大きなポリ袋をつけて、そこから測定チャンバー内へ空気を送った。チャンバー内の温度、湿度、 $\text{CO}_2$ 濃度等の調節は行わなかった。

## 結 果

### 林床植生の地上部バイオマスと光環境の関係

林床植生の地上部バイオマスはRPFDの増加とともに直線的に増加した(図4)。一方、カニコウモリの地上部バイオマスはRPFDの増加に伴って増加したが、その増加の傾向はRPFDが約8%まで続き、RPFD 12%の地点で

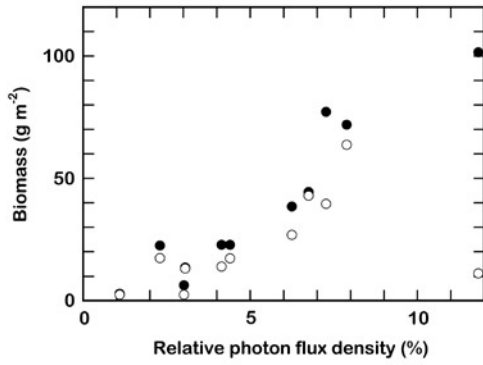


図4 標高 1,900 m 地点での亜高山帯針葉樹林の林床の裸地に対する相対光量子密度と 1 m × 1 m 方形区の林床植生地上部バイオマスとの関係。●：林床植生の地上部バイオマス、○：カニコウモリの地上部バイオマス

は著しく減少した。林床植生の全地上部バイオマスに占めるカニコウモリのバイオマスの変動は大きかったが、RPFD が 8% までは約 60–100% と高い割合を占めた (図 5)。しかし、RPFD 12% では 11% と著しく小さくなった。

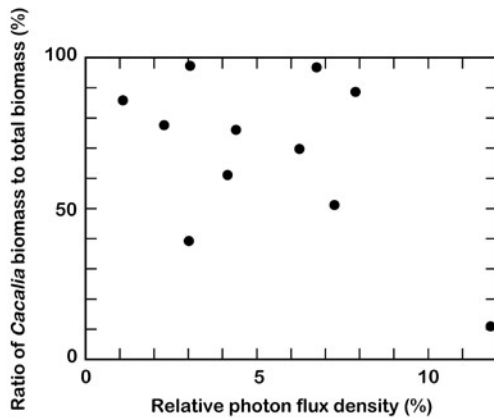


図5 標高 1,900 m 地点での亜高山帯針葉樹林の林床の裸地に対する相対光量子密度と 1 m × 1 m 方形区の林床植生地上部バイオマスに占めるカニコウモリの地上部バイオマスの割合。

個体群構造

標高 1,750 m と 2,150 m の林床とギャップそれぞれの 1 m × 1 m の各方形区における個体群のサイズ構成を図 6 に示す。それぞれの調査地において、個体サイズの頻度のピークは実生を除けばすべて同じで 32 cm<sup>2</sup> 以上 64 cm<sup>2</sup> 未満のサイズクラスであった。また、有花個体になるサイズもほぼ同じで 64 cm<sup>2</sup> 以上 128 cm<sup>2</sup> 未満のサイズクラスであった。どの調査区でも 1,750 m の個体群より 2,150 m の個体群の方が個体群密度は大きく、林床で約 2.6 倍、ギャップで約 1.8 倍の個体数を有した。その中でも特に実生の個体数の差は顕著であり、1,750 m では 2,150 m の 10% 以下であった。2,150 m 個体群では、地表面に発達したコケ層に実生が定着していた。

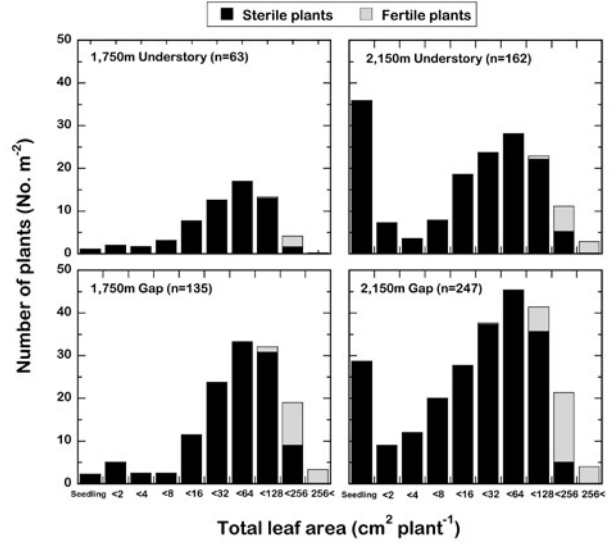


図6 標高 1,750 m と 2,150 m 地点での林床とギャップのカニコウモリの 1 m × 1 m 方形区の個体葉面積による個体群サイズ構造。

葉面積成長

調査開始日の 4 月 25 日は、1,750 m では芽が地表に出始めた時期であったが、2,150 m では芽を出した個体はほとんど見られなかった。両調査地とも 7 月初めまでに展葉をほぼ完了した。枯れは 1,750 m では 10 月に入ってから、2,150 m では 9 月中に生じた (図 7 a)。個体葉面積は 2,150 m の林床 (104 ± 4 cm<sup>2</sup>) (平均値 ± 標準誤差) とギャップ (90 ± 5 cm<sup>2</sup>)、1,750 m の林床 (96 ± 3 cm<sup>2</sup>) と

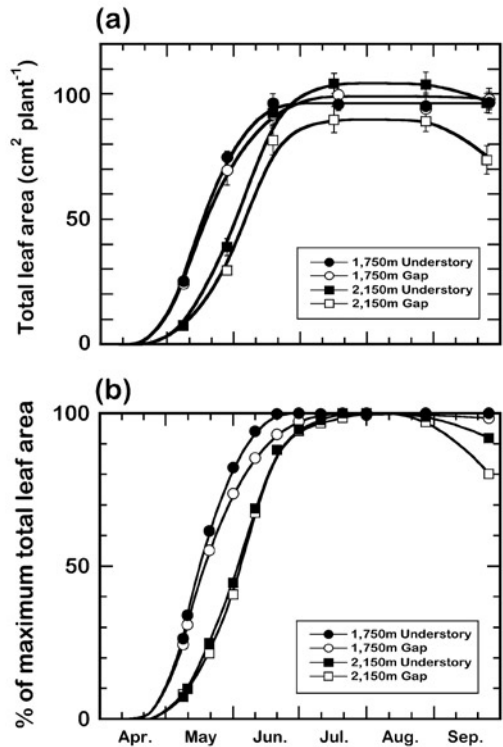


図7 標高 1,750 m と 2,150 m 地点での林床とギャップのカニコウモリの個体葉面積 (a) と展葉率 (b) の季節変化。

表1 1,750 m と2,150 m の調査地でのカニコウモリの展葉終了時の個体葉面積 (cm<sup>2</sup>)、および二元配置分散分析表。数値は平均±標準誤差 (標本数) を示す。

	Altitude (m)		F 値	P 値
	1,750	2,150		
Gap	99.7±4.2 (10)	89.7±4.9 (10)		
Understory	95.9±2.5 (9)	104.2±3.7 (7)		

変動	偏差平方和	自由度	平均平方	F 値	P 値
全変動	5744.26	35			
標高	45.76	1	45.76	0.307	0.583
光環境	198.26	1	198.26	1.332	0.257
交互作用	737.39	1	737.39	4.954	0.033
誤差変動	4762.85	32	148.84		

表2 1,750 m と2,150 m の調査地でのカニコウモリが最も成長したときの個体バイオマス (g) および二元配置分散分析表。数値は平均±標準誤差 (標本数) を示す。

	Altitude (m)		F 値	P 値
	1,750	2,150		
Gap	1.07±0.056 (7)	1.04±0.072 (7)		
Understory	0.65±0.034 (9)	0.84±0.059 (8)		

変動要因	偏差平方和	自由度	平均平方	F 値	P 値
全変動	1.569	30			
標高	0.079	1	0.079	3.391	0.077
光環境	0.772	1	0.772	32.963	4.19E-06
交互作用	0.086	1	0.086	3.670	0.066
誤差変動	0.632	27	0.023		

ギャップ (100±4 cm<sup>2</sup>) であった。環境間の成長の比較を行うためには、各環境で個体葉面積が同等の個体をサンプリングする必要がある。個体葉面積が同程度であるか確認するために標高と光環境 (ギャップと林床) の2要因についての二元分散分析を行ったところ、それぞれの要因間に有意差はなかった (表1)。展葉は1,750 mの方が約3週間早かった。1,750 mで展葉率が50%となるのは5月中旬であったのに対し、2,150 mでは6月初旬であった (図7b)。

バイオマス成長

個体バイオマスが最大となるのは8月下旬から9月にかけてであった。その後、個体のバイオマスは地上部が枯れる9月下旬から10月にかけて減少し始めた (図8)。いずれの標高でもギャップの個体の方が林床の個体よりも大きなバイオマスに達した (表2、二元分散分析: p<0.001)。最大バイオマスが最も大きかったのは1,750 mのギャップで1.07±0.056 g (平均値±標準誤差)、最も小さかったのは1,750 mの林床で0.65±0.034 gであった。標高2,150 mの個体の方がバイオマスが大きくなる傾向があった (表2、二元分散分析: p=0.77)。

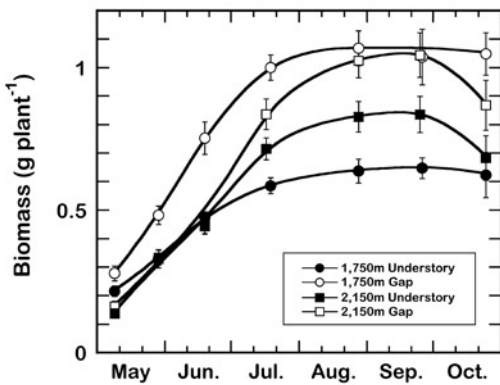


図8 標高1,750 m と2,150 m 地点での林床とギャップのカニコウモリのバイオマス成長の季節変化。

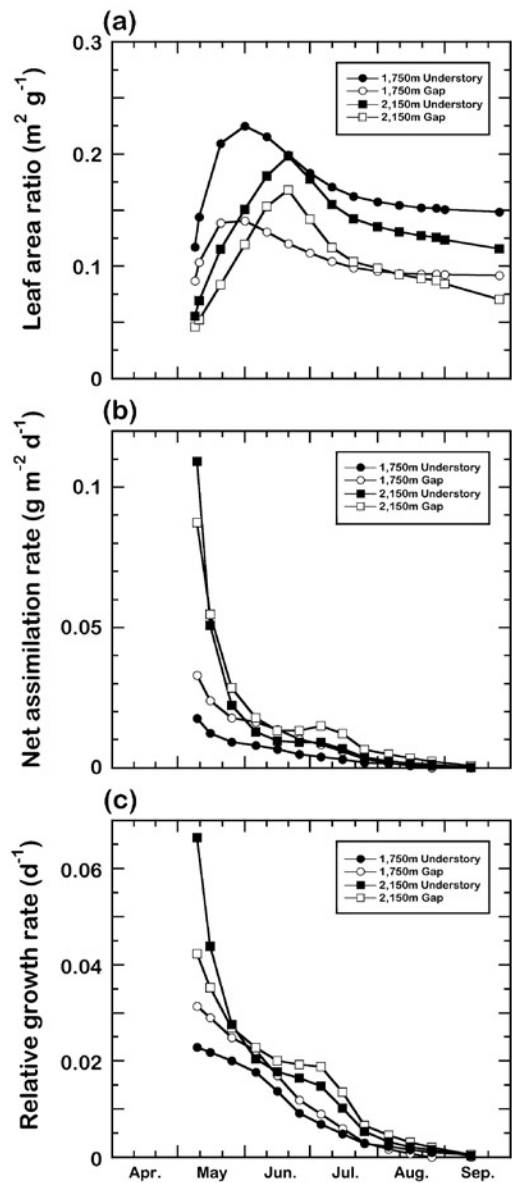


図9 標高1,750 m と2,150 m 地点での林床とギャップのカニコウモリの葉面積比 (a)、純同化率 (b)、相対成長率 (c) の季節変化。

相対成長率

それぞれの調査地の葉面積とバイオマスの成長曲線から、各月の旬ごとの葉面積比 (Leaf Area Ratio : LAR)、純同化率 (Net Assimilation Rate : NAR)、相対成長率 (Relative Growth Rate : RGR) を求めた (図 9)。相対成長率は個体重量当たりの成長速度を意味するパラメータであり、純同化率と葉面積比の 2 つのパラメータの積である。すなわち、RGR は NAR (生理的特性) と LAR (形態的特性) の 2 つの影響を受けていて、それら 2 つのパラメータを解析することで、成長速度の違いを説明することが可能である。LAR の変化はそれぞれの標高で同様であった。ただし、林床個体がギャップ個体よりも常に大きな LAR を示した。標高間ではその最大になる時期に違いが見られ、1,750 m の個体の方がより早い時期に最大値を示した。このピーク時期の展葉率は 1,750 m で約 60%、2,150 m で約 80%であった。生育初期の 1,750 m の個体と 2,150 m の個体の NAR の差は非常に大きく、2,150 m の個体が 1,750 m の個体の 3-6 倍であった。それぞれの標高ごとの NAR は、ギャップ個体が常に林床個体よりも 1.4-2 倍大きかった。標高間で比較すると、生育初期で 2,150 m が 1,750 m よりも 1.3-2 倍大きかった。RGR は生育初期は大きく、その後徐々に低下した。RGR はほとんどの生育期間で 2,150 m が 1,750 m よりも 1.1-1.4 倍大きかった。

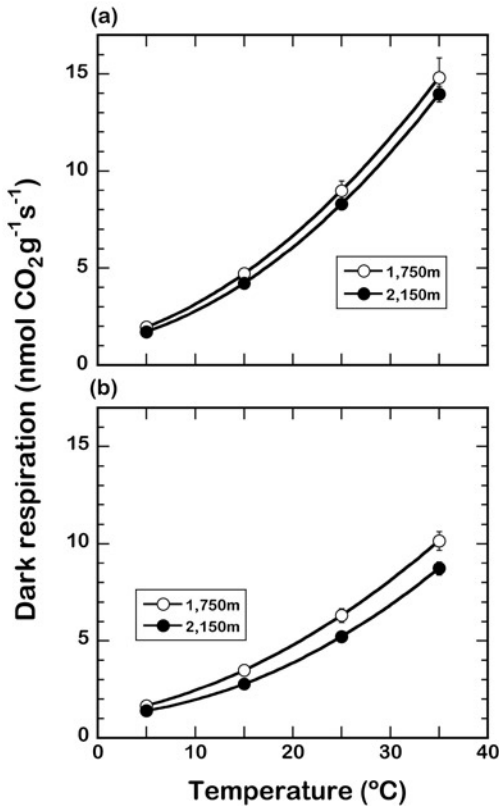


図 10 標高 1,750 m と 2,150 m 地点でのカニコウモリの地上部 (a) と地下部 (b) の温度-呼吸関係。

暗呼吸速度と光合成速度

暗呼吸速度の測定は 7 月から 9 月に行った。各測定によって得られた温度-呼吸速度の関係には顕著な季節変化はなかったため、各月の測定結果はまとめて扱った (図 10)。地上部と地下部間で暗呼吸速度を比較すると、それぞれの温度において地上部の方が地下部よりも高く、1,750 m で 1.4 倍、2,150 m で 1.5 倍であった。1,750 m の個体の呼吸速度は 2,150 m の個体よりも、地下部の 25°C と 35°C においてのみ有意に高かった (ANOVA,  $p < 0.01$ )。

各調査地の個体とも弱光域 ( $50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 未満) で同程度に高い初期勾配と低い光補償点を持ち ( $4-7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )、飽和光合成速度も低かった (図 11)。ギャップ個体の方が林床個体よりも  $1-1.3 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 高い最大光合成速度を示した。また、最大光合成速度は 1,750 m の個体の方が、わずかではあるがより高い値を示した。

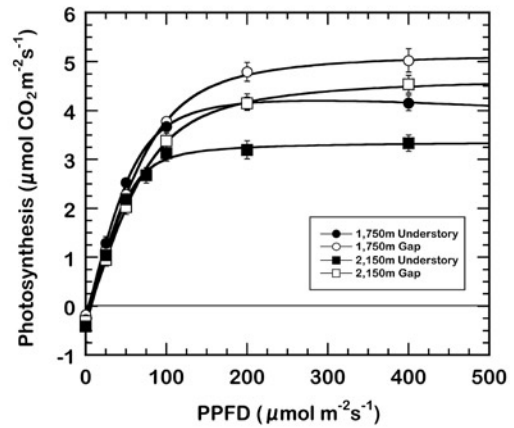


図 11 標高 1,750 m と 2,150 m 地点での林床とギャップのカニコウモリの光-光合成関係。

純生産量、呼吸量、総生産量

カニコウモリが光合成生産を行っていた期間を、1,750 m と 2,150 m でそれぞれ 10 月上旬と 9 月下旬までとして旬ごとの純生産量と呼吸量を求めた (図 12)。暗呼吸速度の測定で得られた各標高に生育するカニコウモリの地上部と地下部の温度-呼吸速度関係と、調査地での気温から標識個体 1 個体あたりの呼吸量を推定した。7 月から 9 月に測定した結果の回帰式に 5 月と 6 月の温度データを当てはめて呼吸量を推定したため、5 月と 6 月の呼吸量は過少評価している可能性がある。呼吸による乾物の消費量は、呼吸基質をすべてデンプンと仮定し、換算係数を 0.61 として推定した。呼吸量は各調査地の個体とも 7 月と 8 月の気温の高い時期に高い値を示した。ギャップ個体については生育期間を通して 2,150 m よりも 1,750 m の個体の方が大きな呼吸消費を示した。林床の個体は下記においてはほぼ同程度であったが、生育期間初期はより小さかった。

純生産量と呼吸量の積算が総生産量である。最大純生産量を獲得する時期は 1,750 m では 6 月上旬、2,150 m で 7 月上旬であり、およそ約 1 ヶ月間の差があった。夏季の純生産量は 2,150 m の個体の方が 1,750 m の個体よりも大き

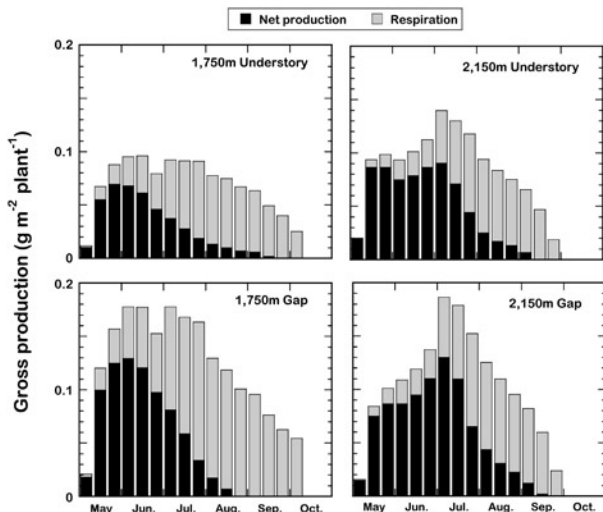


図 12 標高 1,750 m と 2,150 m 地点での林床とギャップのカニコウモリの個体当たりの純生産量、呼吸量、総生産量の季節変化。

かった。1,750 m に生育するカニコウモリは生育初期により大きな純生産量を獲得した。総生産量が最大になるのは、1,750 m では生育初期であり、2,150 m では展葉がほぼ終了する時期であった。林床での最大総生産量は 1,750 m が 1 日あたり 10 mg、2,150 m で 14 mg であった。ギャップ個体の最大総生産量は標高間でほぼ等しく、1 日あたり 18 mg であった。生育期間中の総生産量は 1,750 m のギャップが最も大きく 2.0 g、最も少なかったのは 1,750 m の林床で 1.1 g であった。2,150 m の林床は 1.3 g、ギャップは 1.6 g であった。総生産量に占める呼吸消費量の割合は、1,750 m で約 60%、2,150 m で約 45% であった。

### 考 察

標高 1,900 m 地点における林床の様々な明るさに設置した 11 個の方形区内の林床植生を調べた。方形区の設置にあたり、様々な明るさの地点の選定を試みたが、相対光子密度 (RPFDF) が 8% 以下の地点が多く、10% を超える地点では 1 方形区しか設置できなかった。それらの方形区内の林床植生から見ると、カニコウモリは RPFDF が約 8% のところでバイオマスが最も大きく、林床植生に占める割合も大きかった (図 4, 5)。しかし、RPFDF が約 12% の地点では林床植生に占める割合が小さくなった。林縁部の明るい場所では、多様な林床植物が旺盛に生育しているが、そのような場所ではカニコウモリはあまり見られないという観察からも、カニコウモリにとっての生態的最適域の光強度は RPFDF が 8% 前後であることが推察された。

標高別の個体群のサイズ構造を見ると 2,150 m 個体群の方が林床、ギャップともに個体密度が高く、また、実生の数も多く、有性繁殖からの加入が個体群の維持に大きな貢献をしていることが伺えた。2,150 m の地表にはコケ層が発達し、常に適度な湿り気があり、種子発芽と実生定着のセーフサイトとなっていることが考えられる。

ギャップ個体の最大光合成速度は多くの報告 (例えば、

Mahall & Schleginger 1982) と同様に林床個体よりも高かった (図 11)。また、ギャップと林床で最大光合成速度に差は見られたが、どちらも光利用効率は高く、光補償点と飽和光合成速度が低い典型的な陰葉の光合成特性を示した。葉が生育地の光環境に適応する過程は遺伝的に規定されていて、陰性植物だけが弱い光を受ける生育地で典型的な陰葉を発達させる (Larcher 1999)。ギャップに生育しているカニコウモリも基本的に陰性植物であり、ギャップであっても光環境は林外の開けた場所と比較すればかなり暗い林床である。また、カニコウモリは林外の開けた場所では出現せず、林縁に出現した個体は葉を黄化させ、著しい強光障害を示した。

2,150 m の個体が 1,750 m の個体より速い速度で展葉すること及び 2,150 m のギャップにおいて展葉速度の低下がみられないのは、生育初期の段階での地上部への乾物分配が大きいことによると考えられる。より早い展葉は、生育期間が短い環境に生育する植物にとっては、短い生育期間を有効に利用できるという点で極めて有利である。2,150 m に生育するカニコウモリも、速い展葉により生育期間の短さが補償されたと考えられる。

相対成長率 (RGR) は  $RGR = NAR \times LAR$  の形で表すことができる。カニコウモリの RGR は LAR の大きな変化を反映せずに NAR の変化と同様の变化をした (図 9) ことから、NAR の影響を強く受けて変化していることが示唆される。本研究でのカニコウモリは最大光合成速度と暗呼吸速度が 1,750 m の方が高いか同程度であるので (図 10, 11)、1,750 m と 2,150 m の両調査地で光環境、葉面積、LMA (leaf mass per area: 単位面積当たりの葉重量) 等に差が無ければ光合成生産量が 1,750 m の方が低いとは考えにくい。したがって、RGR の低下の原因は個体の呼吸消費量が大きかったために NAR が低下したことによると考えられる。

本研究では低標高に生育するカニコウモリの方が高標高に生育するカニコウモリよりも高い呼吸活性を示した (図 10)。しかし、地上部の呼吸は有意な差がなく、また地下部の呼吸は高温域で有意な差が生じたが、この温度域は実際の環境下ではまれにしか経験しない温度であった。高山に生育する植物を高温環境で生育させた場合、多くの高山植物が低地の植物種よりも高い呼吸速度を示す (Körner 1999)。一方、高温環境に完全に馴化すれば、高山植物種と低地の植物種でみられたような差がなくなる (Atkin et al. 1996) 報告もある。また、ほとんど温度馴化を示さず、20℃での呼吸が 10℃での 5.5 倍も高い種も存在する (Larigauderie and Körner 1995)。以上のように、植物は種によって環境に対する馴化能力に大きな差がある。本研究において、生育する標高の違いが温度-呼吸速度の関係に差を生じさせなかったのは、カニコウモリが温度-呼吸速度の関係に関する馴化能力が低いか、生育する標高の違いが馴化を引き起こすほどの差ではなかったのであろう。

各調査地における温度-呼吸速度関係の測定結果 (図 10) と、生育期間中の気温データから推定した無花個体の



呼吸消費量は、ギャップ個体は生育期間を通して 1,750 m で大きかった (図 12)。これは 1,750 m の個体の方がより高い呼吸速度をもつことと、平均で約 2°C 気温が高いことの結果と考えられた。呼吸速度は成長を開始した直後には高い値を示し、成長が進むにつれて比較的急に減少して安定した値をとる (Hogetsu *et al.* 1960 ; 鞠子・横沢 2001)。本研究では呼吸速度の測定は 7 月以降に行っており、7 月以降の測定結果を元にした回帰式から生育初期の呼吸量を推定した。そのため、生育初期の呼吸量が過小評価になっている可能性がある。そのことは両調査地において当てはまるものであり、1,750 m の個体の方が大きい呼吸量なのは、より大きなバイオマスを持っていたことの影響が大きいと思われる。しかし、バイオマスがより大きくなった 7 月以降の 2,150 m の個体が 1,750 m の個体と同程度の呼吸消費しか持たないことから、1,750 m のカニコウモリの方が高い呼吸消費があると考えられる。

純生産量と呼吸量推定の結果から算出した総生産量はそれぞれの標高で同じような変化をした (図 12)。すなわち、1,750 m の個体は 7 月までは高い値を維持し、その後、徐々に低下する変化であり、2,150 m の個体は 7 月にピークを持つ山型の変化である。総生産量はギャップ間の比較では 1,750 m の個体の方が約 1.2 倍大きかった。一方、林床の個体は 2,150 m の個体の方が約 1.2 倍大きかった。これは、個体重の差を反映した結果だと考えられる。夏季から秋季にかけて、ギャップ個体の総生産量の差はほとんどなかった。したがって、その時期の純生産量は 2,150 m の個体の方が大きいのは、呼吸量の違いによる差であると考えられる。総生産量に占める呼吸量の割合は、1,750 m では 66%、2,150 m で 45% と大きな差を示した。

以上のことから、カニコウモリの純生産の獲得パターンは呼吸量によって大きく影響を受けていることが示唆された。また、呼吸消費が少ないことがより高い成長速度を持つことの原因となり、カニコウモリは 2,150 m の方が、1,750 m よりもより良く成長が可能だと理解された。個体群構造においても、個体数は 2,150 m の方がより大きかった。特に小さなサイズクラスの個体数で差があり、1,750 m の実生数は 2,150 m の 10% 以下であった (図 6)。

亜高山帯常緑針葉樹林の林床でカニコウモリの優占群落が成立できるのは以下の条件が関与していると考えられる。1. 年間を通して弱光環境のため競争種がほとんどない。2. 光合成の光補償点が低い弱光環境下に耐えられる。3. 低温下 (高標高下) でより高い RGR と純生産を実現する。4. 有性繁殖が活発で多くの種子が散布される。そのほかに本研究では観察の域であるが、5. 実生の定着サイトであるコケ層が発達している。6. 大型草本のために他種を被陰する、ことが重要であると考えられる。

#### 引用文献

Atkin OK, Botman B, Lambers H (1996) The causes in inherently slow growth in alpine plant: an analysis based on the underlying carbon economies of alpine and lowland *Poa*

species. *Funct Ecol* 10:698-707

Hogetsu K, Oshima Y, Midorikawa B, Tezuka Y, Sakamoto M, Mototani I, Kimura (1960) Growth analytical studies on the artificial communities of *Helianthus tuberosus* with different densities. *Jap J Bot* 17:278-305

北村四郎 (1981) キク科「日本の野生植物 草本Ⅲ」平凡社、東京、pp.156-235.

Körner Ch (1999) *Alpine plant life*. Springer-Verlag, Berlin

Larcher W (1999) 炭素の利用と物質生産. 植物生態生理学 (佐伯敏郎 監訳) . pp.43-119. シュプリンガー・フェアラーク東京、東京

Larigauderie A, Körner Ch (1995) Acclimation of leaf dark respiration to temperature in alpine and lowland plant species. *Ann Bot* 76:245-252

Mahall BE, Schleginger WH (1982) Effects of irradiance on growth, photosynthesis, and water use efficiency of seedling of the chaparral shrub, *Ceanothus megacarpus*. *Oecologia* 54:291-299

鞠子 茂, 横沢正幸 (2001) 大気-植生-土壌系における CO<sub>2</sub> 交換. (野内 勇 編著) 大気環境変化と植物の反応. 養賢堂、東京、pp.284-315

宮脇 昭, 浜田丈夫, 菅原久夫 (1967) 富士山南斜面 (静岡県側) の学術調査報告書, 富士山南斜面 (静岡県側) の植生についての植物社会学的研究 (自然保護と景観管理の基礎資料) 1-40 (付着色植生図 1)

宮脇 昭, 菅原久夫, 浜田丈夫, 飯塚正秀 (1969) 富士山北斜面 (山梨県側) の植生 (自然保護と景観管理の基礎資料) 1-43 (付着色植生図 1 別刷表)

宮脇 昭, 菅原久夫, 浜田丈夫 (1971) 富士山の植生. 富士山: 富士山総合学術調査報告書 別刷. 富士急行

横井洋太 (1981) 物質生産と種の生活. (野本宣夫・横井洋太 共著) 植物の物質生産. 東海大学出版会、東京、pp.97-150