

雪崩攪乱で生じた強光環境でのシラビソとカラマツ稚樹の光合成と水分特性

三田村理子¹・山村靖夫¹・中野隆志²

(2007年9月30日受付、2007年12月15日受理)

Photosynthesis and water relations of *Abies* and *Larix* saplings under high-light condition after avalanche disturbances

Masako MITAMURA¹, Yasuo YAMAMURA¹, Takashi NAKANO²

要 旨

富士山の森林限界植生は、雪崩の影響を強く受けている。林冠木のみを破壊するような表層雪崩の発生は、その林床に生育していた植物に劇的な環境変化を与える。弱光環境に耐えうように適応した極相種では、雪崩によって生じた強光環境に対する生理生態的特性の応答が限定的であり、物質生産が制限されることが予想される。これを検証するために、雪崩攪乱で生き残った極相種シラビソ (*Abies veitchii*) の稚樹と、攪乱後に実生更新したカラマツ (*Larix kaempferi*) の稚樹について、光合成・蒸散速度、木部圧ポテンシャル、通導コンダクタンス、葉の窒素含量を比較し、雪崩攪乱後の環境が両種に与える影響を明らかにした。生育地でのシラビソの純光合成速度、蒸散速度、気孔コンダクタンスは、カラマツよりも低い傾向を示した。また、カラマツと比べて、シラビソの飽和純光合成速度、光合成の窒素利用効率、水の通導コンダクタンスは低かった。シラビソの低い純光合成速度の要因の一つは、飽和純光合成速度の低さであり、これは主に、(1) 光合成系タンパク質への窒素分配の少なさ、(2) 葉内での CO₂ の拡散制限、(3) 強光阻害によって引き起こされたと考えられる。(1) と (2) は、シラビソが厚い葉を持つことに関連した性質であり、(3) についてはクロロフィル蛍光の最大量子収率の低下から確かめられた。また、シラビソの日中の気孔コンダクタンスはカラマツよりも低かったが、気孔閉鎖による葉内 CO₂ 濃度の低下は小さく、両種の純光合成速度の違いは、主に光合成能力の違いによることが明らかになった。シラビソは、雪崩によって生じた強光環境への十分な順化能力を持たず、その個葉の物質生産は攪乱後に定着したカラマツよりも低いことが示された。

キーワード：富士山、遷移、窒素利用効率、通導コンダクタンス、最大カルボキシレーション速度

序 論

富士山の森林限界付近の森林では、亜高山帯の先駆種であるカラマツ (*Larix kaempferi*) がしばしば優占し、極相種であるシラビソ (*Abies veitchii*) の森林へと遷移する様々な途中相が見られる (Ohsawa 1984; Nakamura 1985)。カラマツの実生は強い乾燥耐性によって地面表層の乾燥が著しいスコリアの裸地に定着し生育できるが (Yura 1988, 1989)、耐陰性が弱く林床では生育できない。一方、シラビソは乾燥耐性が弱いため裸地では定着できないが (Yura 1988, 1989)、閉鎖林冠下でも生育が可能な強い耐陰性を持つため、林床に定着し生育することができる (例えば Kohyama 1983; Narukawa and Yamamoto 2001; Miyadokoro *et al.* 2003)。

富士山の森林限界植生は雪崩の影響を強く受け、雪崩の規模や頻度に応じて様々な植生パターンを生じることが知られている (梨本・石井 1999; Tanaka *et al.* 2007)。個々の植生パターンは、雪崩がもたらす植生破壊や環境変化のタイプと、その後の植生回復プロセスを反映していると考えら

れる。例えば前述したシラビソが林床に生育するカラマツ林において、雪崩が林冠木を破壊した場合には、生き残ったシラビソの実生や稚樹は劇的な光環境の変化を経験し、カラマツは実生更新の機会を得ることになる。雪崩攪乱後の植生回復プロセスには、個々の植物の成長や生残を決める様々な生理生態的特性が深く関わり、それらはそれぞれの個体群の拡大速度に影響していると考えられる (例えば Bazzaz 1979; Canham 1989; Whitmore 1989)。特に、植物の成長は物質生産によって基礎づけられているので、雪崩によって作り出された攪乱条件下に生育するシラビソやカラマツが、その生理生態的特性を順化させ、物質生産を維持するかどうかは雪崩攪乱後の植生回復プロセスに強く影響することが予想される。したがって、雪崩による攪乱後の環境がシラビソとカラマツの実生や稚樹の生残や物質生産にどのような効果を持つかは、富士山の森林限界付近における森林の遷移過程を理解するための重要な要素である。

1. 茨城大学理学部
2. 山梨県環境科学研究所

Corresponding author: Masako Mitamura
rico3886ra@yahoo.co.jp

攪乱によって裸地化した場所では日射が強くなりそれに伴って葉温は上昇し、植物は高い蒸散を要求される。強光環境で高い光合成を維持するためには、高いリブスコ含量や活性を持つことに加えて、蒸散による水分損失を補償する効率の良い水分利用が必要である (Maherali *et al.* 1997; Naidu and DeLucia 1997; Shimizu *et al.* 2005)。一般に、植物は、個体や個葉レベルでの形態的・生理的特性を環境条件に応じて順化させる能力を持つ (例えば Sprugel *et al.* 1996; Naidu and DeLucia 1997; Rijkers *et al.* 2000; Kikuzawa 2003)。しかし、強光環境での生育に適応した先駆種と比べて、弱光環境に耐えるように適応した極相種では、強光環境に対する生理生態的特性の応答が限定的である可能性が高い。実際、大規模な表層雪崩によって森林が破壊された場所では、しばしば多数のシラビソ前生稚樹が生残するが、その成長は攪乱後に定着したカラマツに比べて著しく低いことが観察される。したがって、雪崩によって生じた強光環境は、強光ストレスや乾燥ストレスなどによって、極相種であるシラビソの物質生産を制限していることが予想される。

そこでこの予想を検証するために、私たちは、同じ雪崩跡地に生育する極相種のシラビソと先駆種のカラマツについて、生育地における光合成・蒸散速度とシュートの水ポテンシャル (shoot) の日変化を比較し、それぞれの種の光合成特性と水利用特性を解析し、強光環境が両種の物質生産に与える影響を明らかにした。それに基づいて、2種の生理生態的特性の違いが攪乱後の森林回復過程に与える効果について考察した。

材料と調査地

シラビソは、本州・四国の亜高山帯域に分布する常緑針葉樹であり、富士山では亜高山帯の極相林で最も優占する種である (Ohsawa 1984)。落葉針葉樹のカラマツもまた、亜高山帯林の構成樹種であり、先駆種として富士山の遷移初期相で卓越する。

調査は、富士山北斜面の標高 2,250 m 付近にあるカラマツ林の大規模な倒木地でおこなわれた (35° 23' N, 138° 43' E)。この倒木地は 1998 年 4 月に発生した表層雪崩によって形成され、この時の雪崩はカラマツ林の高木のほとんどを倒伏させたが、林床植生への直接的なダメージを与えなかったため、林床に定着していたシラビソ稚樹の多くは生残した (梨本・石井 1999)。林冠の攪乱から 7 年が経過した 2005 年には、倒木した幹の間の地表に樹高約 1 m 未満のシラビソ前生稚樹や、攪乱後に実生更新したカラマツ稚樹が生育していた。調査地の月平均最高・最低気温は、1971-2000 年の富士山山麓の河口湖測候所 (標高 860 m、平均降水量 1,508 mm) の観測データから、0.6 /100 m の気温の遞減率を用いて推定すると、それぞれ 13.8 (8 月) および -8.8 (1 月) である。また、2006 年 8 月に地上 1 m で撮影された全天写真を用いて計算した調査地の開空率は 68.5% である。調査地の中で樹高 30-40 cm 程度のシラビソとカラマツ

稚樹を無作為に選び、それら稚樹の上部にある自己被陰のない当年生シュートを以下の測定に用いた。

方法

生育地での光合成・蒸散速度と水ポテンシャルの日変化

2005 年 8 月 11 日、光合成・蒸散速度とシュートの水ポテンシャル (shoot) の日変化を測定した。シラビソとカラマツそれぞれ 4 個体を選び 1 個体につき 1 本の当年生シュートに標識し、それらについて、午前 6 時から午後 5 時まで 1-2 時間おきに携帯型ガス分析装置 (Li-6400, Li-Cor Inc.) を用いて、光合成・蒸散速度を測定した。この時、枝を含めた約 10~20 枚の当年葉を測定チャンパー内に収めて測定した。この測定と同時に、測定したシュート近傍の光量子フラックス密度 (PPFD) を光量子センサー (IKS-27, 小糸工業) で、また気温とシラビソとカラマツの葉温を、銅-コンスタンタン熱電対 (T タイプ, 林電工) によって終日測定した。PPFD、気温、および葉温の測定値は 5 分間隔でデータロガー (THERMODAC-E, 江藤電機) に記録した。全ての測定が終了した後、測定に用いたシュートを採取し、葉面積と乾燥重量を測定した。光合成・蒸散速度の測定とほぼ同じ時刻に、測定個体の近くの同サイズの個体から各種 4-5 本のシュートを採取し、プレッシャーチャンパー (PMS-600, Plant Moisture Stress) を用いて、shoot を測定した。

光合成能力と土壌からシュートまでの水分通導能力の測定

2005 年 8 月上旬、山梨環境科学研究所 (標高約 1,000 m) の実験室において、Li-6400 を使用して、制御環境下でシラビソとカラマツの飽和純光合成速度 (A_{max}) を測定した。測定に用いた枝は、前日の午前 10 時頃に採取し、その場で水切りして、全体をポリ袋で覆い吸水させたまま持ち帰り、暗所に一晩置いた。測定中の気温は 28.1 ± 0.8 、VPD は 1 kPa 以下に維持された。チャンパー内に導入する CO_2 濃度を $370 \mu mol mol^{-1}$ に保ち、LED 光源 (Li-6400-02B, Li-Cor Inc.) を用いて、葉に照射する PPFD を $0-1,200 \mu mol m^{-2} s^{-1}$ の間で段階的に変え、光合成速度の光応答曲線を作成し A_{max} を決定した。また、飽和光下 (PPFD; シラビソ $1,200 \mu mol m^{-2} s^{-1}$, カラマツ $1,600 \mu mol m^{-2} s^{-1}$) で、導入 CO_2 濃度を段階的に $50-1,200 \mu mol mol^{-1}$ の間で変化させることによって、光合成の葉内 CO_2 濃度 (C_i) 応答曲線 ($A-C_i$ 曲線) を作成した。最大カルボキシレーション速度 (V_{cmax}) は、 $A-C_i$ 曲線の低 C_i 領域 ($C_i < 320 \mu mol mol^{-1}$) を Farquhar の個葉光合成モデル (Farquhar *et al.* 1980) で回帰することによって算出した (例えば Harley *et al.* 1992; Niinemets and Tenhunen 1997; Frak *et al.* 2001; Manter and Kerrigan 2004)。Farquhar の個葉光合成モデルのパラメータであるミカエリス定数 (K_C, K_O) と CO_2 補償点 (Γ^*) は、Sharkey *et al.* (2007) に従って算出した。標高 1,000 m、大気圧 89.67 kPa、気温 28 の条件下でのパラメータ値は、それぞれ $K_C=37.72 Pa$, $K_O=18.24 kPa$, $\Gamma^*=3.70 Pa$ であった。光合成速度の測定終了後、用いた試料の葉面積を測定

強光下でのシラビソとカラマツの光合成特性

し、70 で48時間以上乾燥したのち重量を測定し、さらに炭素窒素分析器 (Sumigraph NC-950, 住化分析センター) を用いて、葉内全窒素量を測定した。

土壌からシュートへの水の通導性能を調べるため、2005年9月13日、夜明け前の午前5時から午後2時までの間に、調査地において自然条件下での蒸散速度と ψ_{shoot} を上記の日変化測定と同様の方法で測定した。蒸散速度の測定をおこなったシュートは、測定後すぐに採取し、それを用いて ψ_{shoot} を測定した。

統計解析

光合成の飽和光強度を調べるため、測定をおこなった最も高い光強度での純光合成速度と、各光強度での純光合成速度との差について t 検定をおこない、有意差を示さない光強度では、光合成が飽和していると判定した。光合成特性および回帰直線の傾きの種間差は、 t 検定によって検定した。

結果

生育地での光合成・蒸散速度と水ポテンシャルの日変化

測定日の午前11時ころまでは晴天であったが、以降は雲が多くなり時おり日が陰った。日中のPPFDは、午前6:30以降には $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ を超え、正午までの大半において、 $500\text{--}2,500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の強い光強度を示した (図1-a)。日中

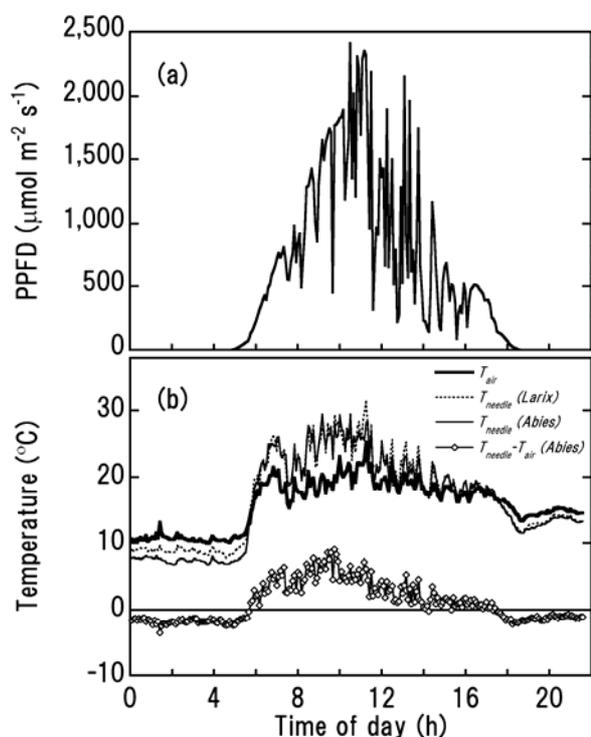


図1 2005年8月11日の微気象と葉温。(a) 光量子フラックス密度 (PPFD)、(b) 気温 (T_{air})、葉温 (T_{needle}) と、葉温と気温の差 ($T_{needle} - T_{air}$)。シラビソとカラマツの葉温の日変化に、ほとんど違いが見られなかったため、 $T_{needle} - T_{air}$ はシラビソのみ表示した。

の気温 (T_{air}) は 20.0°C 前後であり、午前11時頃に最高気温 25.3°C を記録した (図1-b)。また、葉温 (T_{needle}) は、日中はシラビソとカラマツでほぼ同様の値を示し、葉温と気温との差 ($T_{needle} - T_{air}$) は午前10時ころに最も大きかった。

シラビソの純光合成速度 (A , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)、蒸散速度 (E , $\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)、気孔コンダクタンス (g_s , $\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) は、日中ほとんど常にカラマツよりも低い傾向にあった (図2)。両種の A と E は、午後よりも午前の高い傾向を示した。また、両種の g_s は、午前8時台に比較的高い値を示したが、葉温と気温の差が最大となった午前10時頃から正午頃まで低下した。 ψ_{shoot} は、シラビソ、カラマツともに夜明け (日の出時刻; 午前4時53分) 後に急激に低下し、午前8時以降の午前中を通して両者の ψ_{shoot} は同程度に低かった。

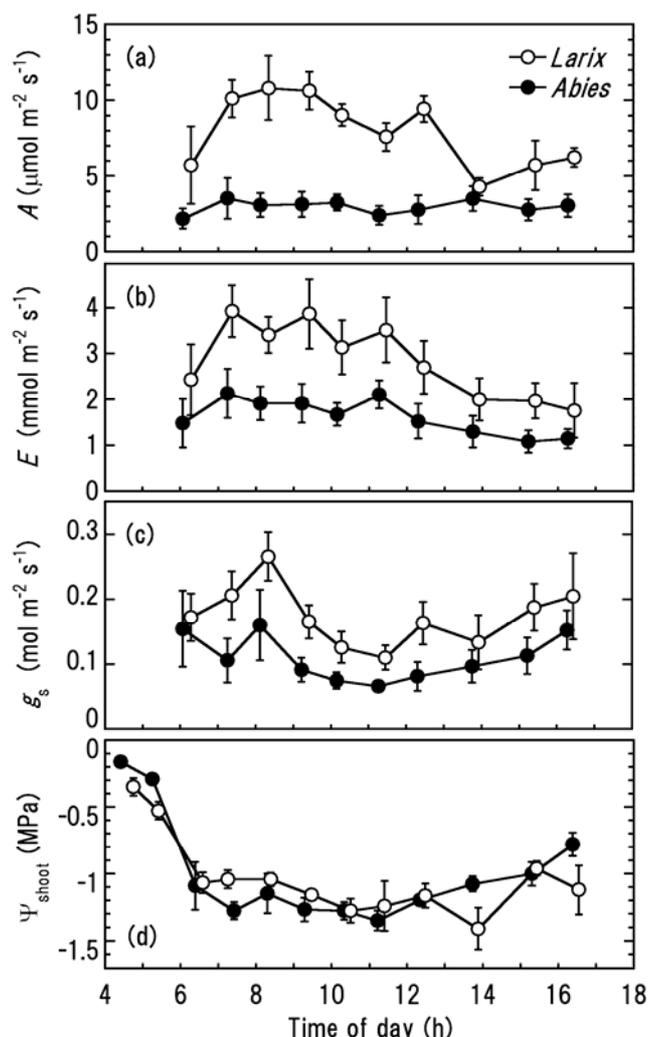


図2 2005年8月11日の純光合成速度 (A)、蒸散速度 (E)、気孔コンダクタンス (g_s)、木部圧ポテンシャル (ψ_{shoot}) の日変化。○はシラビソ、●はカラマツを示す。平均値と標準偏差を示す ($n=4$)。

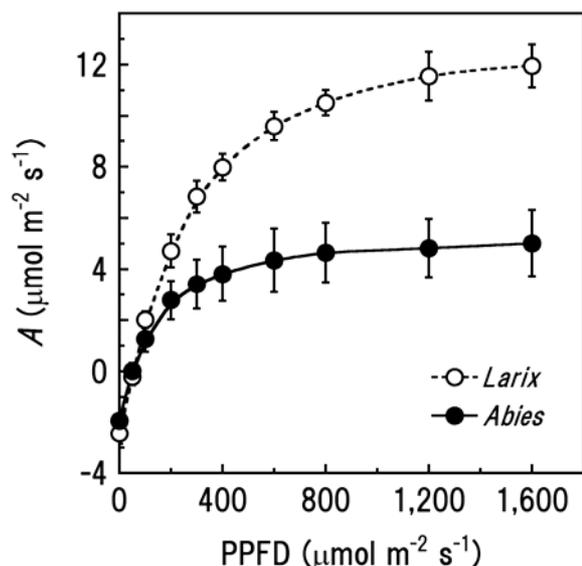


図3 2005年8月に測定された、純光合成速度(A)の光応答曲線。測定時の外部 CO_2 濃度は $360 \mu\text{mol mol}^{-1}$ に設定した。○はシラビソ、●はカラマツを示す。平均値と標準偏差を示す($n=4$)。

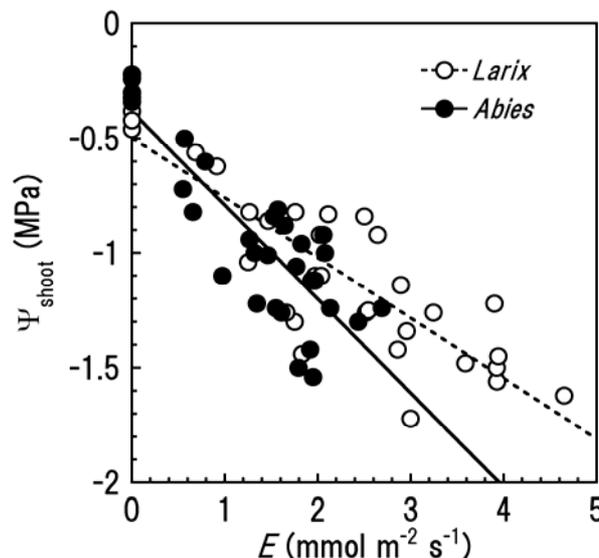


図4 2005年9月13日に測定された、木部圧ポテンシャル(Ψ_{shoot})と蒸散速度(E)の関係。○はシラビソ、●はカラマツを示す。また、実線はシラビソの回帰直線($y=-0.38-0.41x$, $r^2=0.73$)、破線はカラマツの回帰直線($y=-0.50-0.26x$, $r^2=0.76$)を示す。

表1 光飽和時の純光合成速度(A_{max} , $\text{PPFD}=1,600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)、葉内全窒素量(N_{needle})と、 A_{max} 時の光合成の窒素利用効率(PNUE)、最大カルボキシレーション速度(V_{cmax})と、葉面積あたりの乾燥葉重(LMA)。これらすべての測定には、光合成速度の光応答曲線を測定した葉を用いた。値は平均値(標準偏差)を示す($n=3-4$)。

	<i>Abies</i>	<i>Larix</i>	<i>P</i>
A_{max} [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]	5.48 (1.57)	11.45 (0.90)	< 0.0001
N_{needle} [g m^{-2}]	1.70 (0.02)	1.97 (0.10)	0.1078
PNUE [$\mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$]	3.25 (0.65)	5.89 (0.57)	0.0007
V_{cmax} [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]	22.66 (1.65)	56.14 (3.63)	0.0001
LMA [g m^{-2}]	150.34 (9.00)	81.04 (4.57)	< 0.0001

光合成特性と水利用特性

シラビソの A は、約 $300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の光強度で飽和したのに対し、カラマツの飽和光強度は $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 以上だった(図3)。シラビソとカラマツの光合成特性を表1に示す。シラビソにおいて、飽和純光合成速度(A_{max} ; $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $\text{PPFD}=1,600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)はカラマツよりも有意に低かった($P<0.001$)。葉面積あたりの葉内全窒素量(N_{needle} ; g m^{-2})において、シラビソとカラマツの間に有意差は見られなかった($P=0.108$)。したがって、飽和光下での光合成の窒素利用効率(PNUE; $A_{\text{max}}/N_{\text{needle}}$)は、カラマツよりもシラビソの方が有意に低かった($P<0.001$)。また、シラビソの個葉の最大カルボキシレーション速度(V_{cmax})は、カラマツよりも有意に低かった($P<0.001$)。

2005年9月に測定された E と、その時の Ψ_{shoot} の関係を図4に示す。シラビソ、カラマツともに、 E と Ψ_{shoot} の間に負の相関が見られ($P<0.0001$)、両者の回帰直線の傾きには有意差がみられた($P<0.01$)。土壌の水ポテンシャルが一定であり、蒸散速度が土壌からシュートへの水輸送速度に等しいと仮定した時、回帰直線の傾きの逆数に負符号をつけた値は、土壌からシュートへの通導コンダクタンス(K_{sp})を表す。 K_{sp} は、シラビソで $2.44 \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ 、カラマツで $3.81 \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ であり、カラマツの方が大きかった。

考 察

雪崩跡地の強光環境下で生育するシラビソとカラマツ稚樹の、光合成速度の日変化と生理生態的特性を比較した結果、シラビソの A は、日中を通して常にかラマツよりも低かった(図2)。測定日の雪崩跡地では、日中の大半の光強度は両種の光合成の飽和光強度に近かった(図1)。シラビソの低い A の要因の一つは A_{max} の低さ(表1)であると考えられる。 A_{max} の違いは、主に(1)光合成系の主要なタンパク質であるルビスコの量や活性の違い(例えば Ishibashi *et al.* 1996; Warren and Adams 2001; Makino *et al.* 2003)、(2)葉内での CO_2 拡散コンダクタンス(g_i)の違い(例えば Hanba *et al.* 2002)、(3)強光阻害の程度(例えば Mulkey and Pearcy 1992)などによって説明される。ルビスコなどの光合成系タンパク質の量には、その重要な構成要素である葉の窒素の量が強く影響している(Evans 1989;

Hikosaka and Terashima 1996; Poorter and Evans 1998)。一方で、窒素は、細胞壁内のタンパク質をはじめとする構造に関わる部位へも分配され、葉面積あたりの乾燥葉重 (LMA) が大きい葉ほど非光合成系への窒素分配が大きい例が報告されている (Onoda *et al.* 2004; Takashima *et al.* 2004)。さらに常緑葉のような長寿命の葉は、機械的強度を得るため LMA が大きい傾向にあることも知られている (Reich *et al.* 1991; Wright and Cannon 2001)。本研究でも常緑で長寿命の葉を持つシラビソの LMA はカラマツよりも大きかった (表 1)。したがって、シラビソの葉の非光合成系への窒素分配はカラマツより大きく、ルビスコを含む光合成系への窒素分配がカラマツより小さい可能性が高い。また、葉内全窒素量 (N_{needle}) には両種間に違いが見られなかったにも関わらず、シラビソの V_{cmax} がカラマツの半分以下であることも (表 1) シラビソの葉内窒素の光合成系への分配率が低いことを示唆している。この低い分配率が、シラビソの低い A_{max} をもたらす原因の一つなのだろう。

また、 g_i が小さいことも A_{max} の低下の原因となりうる。葉の厚さと g_i の間の負の関係が指摘されていることから (Syvertsen *et al.* 1995) 大きな LMA を持つシラビソの g_i はカラマツと比べて小さいと推測される。したがって、シラビソの低い A_{max} のもう一つの要因として、低い g_i が考えられる。さらに、攪乱地の強光条件下にあるシラビソにおいて、クロロフィル蛍光の最大量子収率 (F_v/F_m) は、隣接するカラマツ林の林床にあるシラビソ稚樹と比べて低い傾向にあった (三田村, 未発表)。このことは、強光条件下のシラビソでは光化学系の強光阻害により、光合成系の活性が低下している可能性を示唆する。すなわち、これら 3 つの要因が複合した結果が、シラビソとカラマツとの間の A_{max} の違いをもたらしていると考えられる。

野外での高い光合成速度を達成するためには、高い A_{max} を持つことに加えて、日中に気孔開度を高く保つことも重要である。シラビソではカラマツに比べ、日中の気孔コンダクタンスが低く (図 2) これが気孔での CO_2 拡散を制限し、低い A をもたらした可能性が考えられる。その一方で、気孔コンダクタンスの低下 (気孔閉鎖) は、蒸散による水の損失を抑えるために不可欠である。土壌-植物-大気の水連続体 (SPAC; soil-plant-atmospheric continuum) の観点から、蒸散は以下の式で表される (例えば Ishida *et al.* 1992; Saito *et al.* 2003):

$$E = (\Psi_{\text{soil}} - \Psi_{\text{shoot}}) K_{\text{sp}}$$

この式において、 $\Psi_{\text{soil}} - \Psi_{\text{shoot}}$ は土壌とシュートの水ポテンシャルとの差を示す。すなわち、蒸散速度は、 $\Psi_{\text{soil}} - \Psi_{\text{shoot}}$ (Kobayashi and Hori 2000; Saito *et al.* 2003) や K_{sp} (Reich and Hinckley 1989) に依存する。日中の Ψ_{shoot} はシラビソとカラマツで同程度に変化していたことから (図 2) $\Psi_{\text{soil}} - \Psi_{\text{plant}}$ の種間差は小さいだろう。それに対して、 K_{sp} はカラマツのほうが大きく (図 4) カラマツは高い K_{sp} を持つことで、

気孔を開き高い E を達成することを可能にしていると考えられる。日中に葉温と気温との差が大きくなると両種ともに g_s が低下する現象が確認された (図 1, 2)。カラマツの g_s の急激な低下は、水分損失に対する速やかな気孔制御を示している。一方、 g_s の低下が比較的穏やかなシラビソでは、気孔閉鎖反応が遅いと考えられる。その結果、雪崩跡地のような明るく、蒸散速度が大きくなりやすい環境下でも、カラマツは、急速な気孔閉鎖によって致命的な水分欠乏の回避が可能であるのに対して、気孔の閉鎖反応が遅いシラビソでは、致命的な Ψ_{shoot} の低下を避けるためにも、日中の最大 g_s を低く抑制していると推測される。

このシラビソの低い g_s は、カラマツとの間の A の差を大きくする主な要因にはなっていない。 CO_2 固定効率 V_{cmax} の低いシラビソでは葉内の CO_2 消費速度が低く、気孔が閉鎖した傾向にあっても C_i の低下が少なく低 g_s による光合成制限は強くはなかった。例えば、最も g_s が低下した時 (午前 10 時付近) の C_i を用いて、標高 1,000 m で測定した $A-C_i$ 曲線から、気孔による光合成制限が存在しない状態の A ($g_s = 0$; $C_i = 360 \mu\text{mol mol}^{-1}$) に対する実際の A の割合は、カラマツでは 64.1%であったのに対して、シラビソでは 80.2% を達成していた。したがって、シラビソとカラマツが生育地において示す A の違いは、気孔による CO_2 拡散制限ではなく、 A_{max} の違いによってもたらされていると考えられる。

本研究は、シラビソの光合成特性や水利用特性は、カラマツのそれに比べて強光環境での物質生産に適合していないことを示した。すなわち、シラビソは、強光や乾燥ストレスへの十分な順化能力を持たないことが明らかになった。この特性は、結果的に多種との競合において不利に働き、雪崩攪乱後の植生回復プロセスに対するシラビソの貢献を小さくしているだろう。実際にシラビソの幹の伸長成長は、攪乱後に実生更新したカラマツより明らかに小さい (三田村, 未発表)。今後、それらのカラマツによって林冠が形成され、シラビソがカラマツ林の下層に残された場合、シラビソが持つ生理生態的特性は、被陰環境での物質生産には適するかもしれない。したがって、シラビソが遭遇する様々な光環境への生理生態的特性の環境応答を比較し、様々な遷移段階における物質生産様式を明らかにすることが、攪乱後から極相林への発達メカニズムを理解するために必要である。

謝辞

本研究にあたり、東邦大学の丸田恵美子教授、ならびに茨城大学の堀良通教授には、調査に対する助言とご指導をいただいた。両教授に厚く御礼を申し上げます。また、現地での調査にご協力いただいた田中厚志博士に心より御礼を申し上げます。

引用文献

- Bazzaz FA (1979) The physiological ecology of plant succession. *Ann Rev Ecol Syst* 10:351-371
- Canham CD (1989) Different responses to gaps among shade-tolerant tree species. *Ecology* 70(3):548-550
- Evans JR (1989) Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C₃ plants. *Oecologia* 78(1):9-19
- Farquhar GD, Caemmerer S, Berry JA (1980) A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta* 149(1):78-90
- Frak E, Le Roux E, Millard P, Dreyer E, Jaouen G, Saint-Joanis B, Wedler R (2001) Changes in total leaf nitrogen and partitioning of leaf drive photosynthetic acclimation to light in fully developed walnut leaves. *Plant Cell Environ* 18:605-618
- Hanba YT, Kogami H, Terashima I (2002) The effect of growth irradiance on leaf anatomy and photosynthesis in *Acer* species differing in light demand. *Plant Cell Environ* 25:1021-1030
- Harley PC, Thomas RB, Reynolds JF, Strain BR (1992) Modeling photosynthesis of cotton grown in elevated CO₂. *Plant Cell Environ*. 15(3):271-282
- Hikosaka K, Terashima I (1996) Nitrogen partitioning among photosynthetic components and its consequence in sun and shade plants. *Funct Ecol* 10(3):335-343
- Ishibashi M, Usuda H, Terashima I (1996) The loss of Ribulose-1, 5-bisphosphate Carboxylase/Oxygenase caused by 24-hour rain treatment fully explains the decrease in the photosynthetic rate in bean leaves. *Plant Physiol* 111(2):635-640
- Ishida A, Yamamura Y, Hori Y (1992) Roles of leaf water potential and soil-to-leaf hydraulic conductance in water use by understorey woody plants. *Ecol Res* 7(3):213-223
- Kikuzawa K (2003) Phenological and morphological adaptations to the light environment in two woody and two herbaceous plant species. *Funct Ecol* 17(1):29-38
- Kobayashi T, Hori Y (2000) Photosynthesis and water-relation traits of the summer annual C₄ grasses, *Eleusine indica* and *Digitaria adscendens*, with contrasting trampling tolerance. *Ecol Res* 15(2):165-174
- Kohyama T (1983) Seedling stage of two subalpine *Abies* species in distinction from sapling stage: A matter-economic analysis. *J Plant Res* 96(1):49-65
- Maherali H, DeLucia EH, Sipe TW (1997) Hydraulic adjustment of maple saplings to canopy gap formation. *Oecologia* 112(4):472-480
- Makino A, Sakuma H, Sudo E, Mae T (2003) Differences between maize and rice in N-use efficiency for photosynthesis and protein allocation. *Plant Cell Physiol* 44(9):952-956
- Manter DK, Kerrigan J (2004) A/Ci curve analysis across a range of woody plant species: influence of regression analysis parameters and mesophyll conductance. *J Exp Bot* 55(408):2581
- Miyadokoro T, Nishimura N, Yamamoto S (2003) Population structure and spatial patterns of major trees in a subalpine old-growth coniferous forest, central Japan. *For Ecol Manage* 182(1):259-272
- Mulkey SS, Pearcy RW (1992) Interaction between acclimation and photoinhibition of photosynthesis of a tropical forest understorey herb, *Alocasia macrorrhiza*, during simulated canopy gap formation. *Funct Ecol* 6(6):719-729
- Naidu SL, DeLucia EH (1997) Acclimation of shade-developed leaves on saplings exposed to late-season canopy gaps. *Tree Physiol* 17(6):367-376
- Naidu SL, DeLucia EH (1997) Growth, allocation and water relations of shade-grown *Quercus rubra* L. saplings exposed to a late-season canopy gap. *Ann Bot* 80:335-344
- Nakamura T (1985) Forest succession in the subalpine region of Mt. Fuji, Japan. *Plant Ecol* 64(1):15-27
- Narukawa Y, Yamamoto SI (2001) Gap formation, microsite variation and the conifer seedling occurrence in a subalpine old-growth forest, central Japan. *Ecol Res* 16(4):617-625
- 梨本真, 石井孝 (1999) 森林の再生過程に関する研究-亜高山帯林のシラベ前生稚樹による再生様式- 電力中央研報 U98062 : 1-29
- Niinemets U, Tenhunen JD (1997) A model separating leaf structural and physiological effects on carbon gain along light gradients for the shade-tolerant species *Acer saccharum*. *Plant Cell Environ* 20(7):845-866
- Ohsawa M (1984) Differentiation of vegetation zones and species strategies in the subalpine region of Mt. Fuji. *Plant Ecol* 57(1):15-52
- Onoda Y, Hikosaka K, Hirose T (2004) Allocation of nitrogen to cell walls decreases photosynthetic nitrogen-use efficiency. *Funct Ecol* 18(3):419-425
- Poorter H, Evans JR (1998) Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area. *Oecologia* 116(1):26-37
- Reich PB, Hinckley TM (1989) Influence of pre-dawn water potential and soil-to-leaf hydraulic conductance on maximum daily leaf diffusive conductance in two oak species. *Funct Ecol* 3(6):719-726
- Reich PB, Uhl C, Walters MB, Ellsworth DS (1991) Leaf lifespan as a determinant of leaf structure and function among 23 amazonian tree species. *Oecologia* 86(1):16-24
- Rijkers T, Pons TL, Bongers F (2000) The effect of tree height and light availability on photosynthetic leaf traits of four neotropical species differing in shade tolerance. *Funct Ecol* 14(1):77-86
- Saito T, Tanaka T, Tanabe H, Matsumoto Y, Morikawa Y (2003) Variations in transpiration rate and leaf cell turgor maintenance in saplings of deciduous broad-leaved tree species common in cool temperate forests in Japan. *Tree Physiol* 23(1):59-66

強光下でのシラビソとカラマツの光合成特性

- Sharkey TD, Bernacchi CJ, Farquhar GD, Singsaas EL (2007) Fitting photosynthetic carbon dioxide response curves for C_3 leaves. *Plant Cell Environ* 30(9):1035-1040
- Shimizu M, Ishida A, Hogetsu T (2005) Root hydraulic conductivity and whole-plant water balance in tropical saplings following a shade-to-sun transfer. *Oecologia* 143(2):189-197
- Sprugel DG, Brooks JR, Hinckley TM (1996) Effects of light on shoot geometry and needle morphology in *Abies amabilis*. *Tree Physiol* 16(1-2):91-98
- Syvertsen JP, Lloyd J, McConchie C, Kriedemann PE, Farquhar GD (1995) On the relationship between leaf anatomy and CO_2 diffusion through the mesophyll of hypostomatous leaves. *Plant Cell Environ* 18(2):149-157
- Takashima T, Hikosaka K, Hirose T (2004) Photosynthesis or persistence: nitrogen allocation in leaves of evergreen and deciduous *Quercus* species. *Plant Cell Environ* 27(8):1047-1054
- Tanaka A, Yamamura Y, Nakano T (2007) Effects of forest-floor avalanche disturbance on the structure and dynamics of a subalpine forest near the forest limit on Mt. Fuji. *Ecol Res* 22 (印刷中)
- Warren CR, Adams MA (2001) Distribution of N, Rubisco and photosynthesis in *Pinus pinaster* and acclimation to light. *Plant Cell Environ* 24(6):597-609
- Whitmore TC (1989) Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* 70(3):536-538
- Wright IJ, Cannon K (2001) Relationships between leaf lifespan and structural defences in a low-nutrient, sclerophyll flora. *Funct Ecol* 15(3):351-359
- Yura H (1988) Comparative ecophysiology of *Larix kaempferi*(Lamb.) Carr. and *Abies veitchii* Lindl. I. Seedling establishment on bare ground on Mt. Fuji. *Ecol Res* 3(1):67-73
- Yura H (1989) Comparative ecophysiology of *Larix kaempferi* (Lamb.) Carr. and *Abies veitchii* Lindl. II. Mechanisms of higher drought resistance of seedlings of *L. kaempferi* as compared with *A. veitchii*. *Ecol Res* 4(3):351-360