HOKKAIDO UNIVERSITY

| | |
|---|---|
| Title | 小笠原諸島の侵入樹木アカギの生理生態的馴化および可塑性に関する研究 |
| Author(s) | 山下, 直子 |
| Citation | 北海道大学演習林研究報告, 65(1), 19-59 |
| Issue Date | 2008-03 |
| Doc URL | https://hdl.handle.net/2115/33060 |
| Type | departmental bulletin paper |
| File Information | rbhuf-65-1-19.PDF |

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

# 小笠原諸島の侵入樹木アカギの生理生態的馴化および可塑性に関する研究

山下　直子

# Physiological acclimation and plasticity of an invasive tree species, *Bischofia javanica*, in the subtropical pacific Bonin Islands

by
Naoko YAMASHITA

## 要　　旨

本研究は、小笠原諸島の侵入樹木アカギを対象とし、台風などの森林の撹乱によって引き起こされる林冠の光環境の変動下において、生理特性と小笠原諸島への侵入成功との関連性を検証したものである。アカギの侵入が林冠ギャップにおいて著しく、大型台風の襲来後にアカギの個体数が増大したことから、林冠ギャップの形成と閉鎖を想定して、光環境の変化に対する葉の光合成能力の変化とその後の成長について調べた。その結果、アカギは在来樹種に比べて、光の増加と減少の両方の変動に対して、個葉と個体レベルで生理的形態的に高い可塑性と馴化能力をもつことが明らかとなった。これは、一定の環境条件下よりも変動する環境条件下において、在来植物群集への外来植物の侵入成功は高くなるという仮説を生理的側面から支持するものである。小笠原諸島は台風による森林の撹乱頻度が高く、多くの在来樹種が林冠ギャップを更新適地として利用してきたが、アカギがこのような生理的有利性により林冠ギャップで優占し在来樹種の更新場所を占拠してしまうことが、この種が移入からわずか100年余りの数世代の個体群において、侵入成功を果たしたことにつながったことを指摘した。

**キーワード：**外来種，海洋島，馴化能力，可塑性

2007年８月31日受付，Received August 31，2007
2008年１月31日受理，Accepted January 31，2008
独立行政法人森林総合研究所関西支所　森林生態研究グループ　〒612-0855 京都市伏見区桃山町永井久太郎68番地
Kansai Research Center, Forestry and Forest Products Research Institute, 68 Nagai Kyutaro, Momoyama, Fushimi, Kyoto, 612-0855, Japan

目　　次

第１章　序論
1.1　背景と意義
1.2　小笠原諸島におけるアカギの移入
1.3　本論文の目的と構成
第２章
2.1　はじめに
2.2　方法
2.2.1　実験に用いた樹種および実験計画
2.2.2　クロロフィル蛍光
2.2.3　光合成能力
2.2.4　葉内成分および葉厚
2.2.5　葉の展開速度および成長
2.2.6　統計解析
2.3　結果
2.3.1　葉の生理特性
2.3.2　葉の展開速度と成長
2.4　考察
第３章　光環境の変化と異なる葉齢の葉の生理的馴化能力
3.1　はじめに
3.2　方法
3.2.1　実験設定
3.2.2　生育条件
3.2.3　Leaf plastochron index
3.2.4　光合成
3.2.5　クロロフィル、窒素、葉厚
3.2.6　馴化指数（Leaf acclimation index）
3.2.7　成長解析
3.2.8　統計解析
3.3　結果
3.3.1　葉の展開過程
3.3.2　葉の展開過程における生理的変化
3.3.3　光変化にともなう光合成能力の変化
3.3.4　葉の成分および形態的特性の変化
3.3.5　展開終了葉（-0.5≤LPI≤＋0.5）の馴化能力
3.3.6　光変化後の成長
3.4　考察
3.4.1　陽葉と陰葉の可塑性
3.4.2　葉の生理的成熟のタイミングとその生態学的意義
3.4.3　遷移前期および中期樹種の馴化
3.4.4　遷移後期樹種の馴化
3.4.5　馴化能力と葉の展開速度
3.4.6　葉の形態特性の馴化
3.4.7　結論
第４章　総合考察
4.1　小笠原諸島におけるアカギの侵入成功要因
4.2　アカギの繁殖抑制と在来樹種の保全対策
謝辞
引用文献
Summary

## 第１章　序　　論

### 1.1　背景と意義

近年、世界各地において様々な目的で持ち込まれたり、他の物に付随して侵入した外来種がはびこり、在来の生態系に深刻な影響を及ぼしている（Rejmanék and Richardson 1996, Richardson 1998, Stohlgren *et al.* 1999）。外来種は、強い競争力によって在来種を駆逐して置き換わったり、栄養循環を変化させて環境条件を変質させたり、また近縁の在来種と交雑して在来種の遺伝的な純粋性を失わせたりすることで、在来の生態系を破壊してしまう危険性を持っている。外来種問題の解決は、国際的にも生物多様性保全上の最も重要な課題の１つとして認識されており、日本を含む世界183ヶ国が締結している生物多様性条約においても、その導入の阻止、制御若しくは撲滅を求める条文が記されている（村上，鷲谷 2002）。世界中の多くの事例と研究成果から、外来種の生態やその侵入過程が明らかにされつつあるが、生態系や生物多様性保全への影響が認識され始めたのは最近であり、依然として新たな外来種による被害はあとを絶たず、情報も十分ではなく対策が遅れているのが現状である。したがって、外来種の移入を阻止するための法的規制措置を整備すると共に、すでに移入している外来種の在来生態系への影響評価と、その撲滅を目指す積極的な取り組みが求められているのである。

島嶼では、生物相の豊かな大陸から島に生物が到達する機会が限られているため、動物・植物ともに特定の分類グループに偏った生物相が形成される場合が

多い（MacArthur and Wilson 1967）。さらに、長距離分散や定着の困難さから生物相のニッチが空いている場合が多いこと、繁殖力が低く外来種との競争能力がもともと低いこと、天敵の欠如によりそのような生物の導入に対し耐性を備えていないなどの理由により、島嶼生態系は外来種の導入による外的撹乱に対して脆弱であるといわれている（例えば Loope *et al.* 1988, Vitousek 1988）。外来種の侵入成功要因について解明するためには、その種が生来的に備えている特性、撹乱の有無など移入場所の地域特異的な環境、さらにその環境がもたらす利用可能な資源の状態の組み合わせについて調べることが必要である（Stohlgren *et al.* 1999）。

### 1.2　小笠原諸島におけるアカギの移入

小笠原諸島は大陸と一度もつながったことのない海洋島であり、ハワイ諸島やガラパゴス諸島と並ぶ日本を代表する海洋島である（小野 1994）。約100年前に人々が小笠原に移住し始めた開拓当時、森林は畑に転換され、また鰹節や砂糖製造の燃料となる薪炭材が大量に必要となり、山から数多くの木が切り出された。その結果、森林の荒廃が進み、薪炭材用に代替となる樹種を造林する必要が生じ、リュウキュウマツやインドゴムノキ、ギンネム、ナンヨウスギ、アカギなど熱帯・亜熱帯原産の成長の早い樹種が試験的に植栽された。これらの樹種のほとんどは、現在も植栽された場所でのみ生育しているが、その中で近年猛烈な繁殖力で天然林内に侵入し在来樹種を圧倒し、回復不能な被害を与えつつあるのがアカギ（*Bischofia javanica* Blume）である。小笠原へアカギが導入されたのは1900年代の始めで、当時造林された面積はわずかであった。しかし、太平洋戦争中に放置された状態が続き、鳥によって運ばれた種子が閉鎖された天然林内でも発芽し分布域を広げていった。1968年に小笠原が返還され人々が帰島した後は、もはや薪炭材としての利用価値はなく、現在では林冠ギャップや撹乱された場所を中心に在来樹種と置き換わり、純林を形成しつつある。かつて小笠原を代表するウドノキ・シマホルトノキ型湿性高木林が存在していた母島の桑の木山は、今ではアカギが優占する林へと変貌してしまった（清水 1988）。このままでは在来樹種が駆逐される恐れがあり、アカギの繁殖抑制と在来樹種の保全対策を確立することが急務とされている。

アカギは、東南アジア、インド、ヒマラヤ、中国、台湾、沖縄、インド、 タイ、マレーシア、熱帯オーストラリア、東太平洋サモア、トンガを原産地とするトウダイグサ科の雌雄異株の樹種で、常緑または半常緑広葉樹である（佐竹ら 1989）。アカギは、モンスーン林、常緑広葉樹林、湿地林など、湿性から乾燥まで幅広く分布しているが、小笠原に見られるような著しい繁茂はみられない。

アカギは小笠原以外にも、東・南アフリカやフロリダ、ハワイに導入された報告があり、特にフロリダでは観賞用として家庭に植えられていたものが繁殖して、特にハリケーンによる撹乱を受けた亜熱帯林において猛烈な勢いで広がり、すす病の中間宿主となり被害をもたらしたと報告されている（Morton 1984, Horvitz *et al.* 1998）。現在アメリカでは、 The worst invasives in the U.S にリストされ（Brooklyn botanic garden）、日本においても外来種ワースト100にリストアップされている（村上，鷲谷 2002）。

### 1.3　本論文の目的と構成

小笠原諸島で今までに問題となった外来樹種はいずれも陽樹であり、耐陰性が低く発芽と初期成長に十分な光を必要とするために、主な侵入場所は撹乱を受けた明るい場所に限られ、林冠の閉鎖した天然林にはほとんど侵入が見られなかった。アカギとこれらの外来樹種で大きく異なる点は、明るい場所のみならず暗い閉鎖林内にも侵入し在来樹種に置き換わりつつあることである。このことは、アカギが明るい条件で成長がよいパイオニア的性質をもつにもかかわらず、耐陰性に優れることを示唆している。

さらに、清水（1983,1994）は、大型台風前後の林分構造の変化について調べ、1983年11月に小笠原を襲った大型台風17号後にアカギの個体数が増大し、それをはさんで固有種のシマホルトノキやウドノキの減少が目立つことを指摘しており、アカギの天然林内への侵入には、台風などによる撹乱による光環境の変化が大きく影響していることが示唆される。そこで本研究では、台風などによる森林の撹乱による林冠ギャップの形成と、枝葉などの繁茂による林冠ギャップの閉鎖を想定し、光環境の変化に対して、遷移中間樹種として位置づけられているアカギと、在来の遷移初期樹種、中間樹種、および後期樹種の生理生態的馴化能力と可塑性について解析し、小笠原諸島におけるアカギの侵入成功との関連性を検証することを目的としておこなった。

第２章で、弱光から強光の光変化に対する生理生態的馴化特性を解析し、第３章では、光の増加および減少の両方の変化に対する葉齢の異なる葉の生理的形態的馴化能力の違いについて比較した。最後の第４章でそれらの結果を総合し、林冠の光環境の変化に対する生理的有利性と、小笠原諸島への侵入成功との関連性について考察した。

## 第２章　林冠ギャップの形成による光環境の変動と葉の生理的馴化能力

### 2.1　はじめに

小笠原諸島は台風による森林の撹乱頻度が高く、アカギは林内で発芽して実生が定着後、林冠ギャップで著しく繁茂していることから、小笠原でのこの種の侵入成功要因として、撹乱の影響が強いと考えられる（清水 1988，Yamashita *et al.* 2003）。

サイクロンや台風、ハリケーンによって形成される林冠ギャップは、森林に生育する植物の更新にとって重要な役割をもつ（Bellingham *et al.* 1996, Carlton and Bazzaz 1998）。これらの撹乱は、外来種の在来植生への侵入を加速する原因の１つであるとも考えられている（Lorence and Sussman 1986, Horvitz *et al.* 1998）。小笠原は年に平均6.8回の台風の直撃を受けること（1951–1997年，父島気象観測所）、また大型の台風による森林の撹乱後にアカギの個体が増大していることから（清水 1984）、林冠ギャップの形成による光環境の向上への生理的形態的馴化能力は、植物の生存やその後の成長にとって非常に重要であると考えられる。

林冠ギャップが形成されると、林内の光環境は大きく変化する（例えば Denslow 1987, Canham *et al.* 1990）。突然強い光が照射されることによって、林内で育った植物の光化学系Ⅱの光利用効率は減少すると考えられる。その減少は、慢性的光阻害や強光に対する様々な保護作用によって光化学系Ⅱの活性が低下することによって起きると言われている（例えば Krause 1988, Demming-Adams and Adams 1992, Osmond 1994）。林冠ギャップの形成に伴う光の増加や高い葉温（Mulkey and Pearcy 1992, Koniger *et al.* 1998）、水ストレス（Cornic 1994）などの影響や、葉の解剖学的特性が決定される時期の違いによって（Koike *et al.* 1997, Kimura *et al.* 1998）、光阻害の程度や回復の可能性などの光環境への柔軟性が決定づけられていると考えられる。もしも林内で生育した植物が攪乱等で形成された林冠ギャップでの環境ストレスに耐え、林内で展開した葉の光阻害を最小限にし、明るい環境に適した葉を早く展開するという馴化能力を有するならば、光や空間をめぐる他の植物との競争の中で優位になると考えられる。

そこで本研究では、外来種のアカギは在来種に比べて突然の光環境の増加に対して高い馴化能力をもつという仮説をたて、この仮説を検証するために、アカギと遷移段階の異なる４種の在来樹種の稚樹を用いて、弱光から強光への変化に対する生理的形態的特性について比較した。

### 2.2　方法

#### 2.2.1　実験に用いた樹種および実験計画

実験には、アカギと４種の在来樹種を用いた（Table 2-1）。成長パターン、種子サイズ、およびフィールドでの観察から、各樹種の遷移段階はウラジロエノキが遷移初期樹種、ムニンヒメツバキが遷移中期樹種、モクタチバナとシマホルトノキが遷移後期樹種、侵入種のアカギは遷移中間樹種であると位置づけられる（豊田 1981，奥富ら 1983）。茨城県つくば市の森林総合研究所の温室に、小笠原諸島母島で採取した種子をバーミキュライトの入ったプランターに播種した。実生が少なくとも３枚の本葉を展開した時（ウラジロエノキとアカギは発芽から約１ヵ月後、ムニンヒメツバキ、シマホルトノキ、モクタチバナは約６ヵ月後）に、各樹種20本ずつの実生を各１本ずつ8.7L ビニールポットに移植し、寒冷紗で覆った弱光状態の温室に置いた。弱光条件の光量は、太陽の直射光の約5.3% で、１日の最大光合成有効放射束密度（PPFD）は、平均124$\mu$mol·m$^{-2}$s$^{-1}$であった。１日の最大 PPFD は、光量子センサー（IKS-25；Koito-Kogyo. Tokyo, Japan）で測定した。弱光条件の光量は、調査地である小笠原諸島母島の閉鎖林内における光量とほぼ一致する明るさである。温室内の微環境の違いを最小限にするために、ポットは１週間に１度、ランダムに位置を変えた。移植から10日後に、緩効性化学肥料（N：P：K＝14：18：16，三井東圧肥料製）を，１つのポットにつき７ g 与えた。ポットは、乾燥させないように週に２～３回水遣りをした。被陰条件下に７週間置いた後に、100%の太陽光下（日平均最大光合成光量子束密度1532$\mu$mol·m$^{-2}$s$^{-1}$）に稚樹を植えたポットを移した。被陰した温室内の平均気温は25.5±4.4℃で、温室外の100%太陽光下では24.3±5.0℃であった。実験期間

**Table 2-1.** Some characteristics of five species in this study, based on Toyoda (1981), Okutomi *et al.* (1983), and on fieldobservations made in Bonin Islands. Mean seed mass was determined from the mass of 100 seeds.

| Species | Code | Family | Form | Seed dry mass (mg) | Maximum canopy height (m) | Successional status |
|---|---|---|---|---|---|---|
| *Trema orientalis* Blume | To | Ulmaceae | sub-canopy | 2.3 | 15 | pioneer |
| *Bischofia javanica* Blume | Bj | Euphorbiaceae | canopy | 15.0 | 25 | mid |
| *Schima mertensiana* (Sieb, et Zucc.) Koidz | Sm | Theaceae | canopy | 5.2 | 20 | mid |
| *Elaeocarpus photiniaefolius* Hook. et Arn. | Ep | Elaeocarpaceae | canopy | 631.0 | 25 | late |
| *Ardesia sieboldii* Miquel | As | Myrsinaceae | understorey | 87.5 | 10 | late |

After Yamashita *et al.* (2000)

中の空気中の相対湿度は、温室内も外も常に50%以上であった。

### 2.2.2 クロロフィル蛍光

突然の光環境の向上に対して、弱光で展開した葉の光阻害の程度とその持続期間を調べるために、クロロフィル蛍光反応測定器（MIMI PAM, Walz, Effeltrich, Germany）を用いてクロロフィル蛍光反応を測定した。弱光下で十分展開した葉を標識し、葉の光化学系Ⅱの量子収率（quantum yield）を36日間、繰り返し測定した。また光阻害からの回復過程について、Osmond（1994）が定義する以下の２つの段階について、Fv/Fmの測定を行った。(1)量子収率の持続した低下（夜明け前のFv/Fmによって示される）による慢性的光阻害（chronic photoinhibition)、(2)慢性的光阻害と光化学系Ⅱの反応の低下（昼間のFv/Fmによって示される）による動的光阻害（dynamic photoinihibition)。昼間の測定の前に、リーフクリップ（Model 2030-B, Walz）を、測定葉の上につけて、10分間暗馴化させた。暗馴化させた後に、蛍光の初期値（Fo）を葉の表面で測定した。蛍光の最大値（Fm）は、光化学系Ⅱの反応系を閉じるのに十分な飽和光（6000$\mu$mol·m$^{-2}$s$^{-1}$）を１秒間照射後に測定した。Fv/Fmは、Fv=Fm−Foにより計算した。

### 2.2.3 光合成能力

クロロフィル蛍光反応と光合成速度の測定には、同じ葉を用いた。最大光合成速度（Amax）は、弱光下で展開した葉（Shade-Sun leaves）を明るい条件に移してから１ヶ月後に測定した。また、明るい条件に移してから展開した葉（Sun leaves）とコントロールとして弱光下に置いた葉（Shade leaves）についても、同様に最大光合成速度を測定した。光合成の測定は、光合成蒸散測定装置（LI-6400, Li-Cor, Lincoln, Neb., USA）を用いた。光合成反応を誘導させるために、測定前に稚樹を光合成有効放射光量子束密度（PPFD）約500$\mu$mol·m$^{-2}$s$^{-1}$の人工光（LEDランプ）に少なくとも30分間照射した。測定は、葉温30℃、大気飽差（VPD）1.5-2.5kPa、相対湿度（50-60%)、光条件は2000$\mu$mol·m$^{-2}$s$^{-1}$、$CO_2$濃度1500ppmで行ない葉緑体の潜在的能力（気孔の影響をほとんど受けない）を調べた。

### 2.2.4 葉内成分および葉厚

クロロフィルの抽出は、最大光合成速度とクロロフィル蛍光反応を測定したのと同じ葉を用いて行った。光変化後のクロロフィル含量の変化は、SPADクロロフィルメーター（SPAD502, Minolta, Osaka, Japan）を用いて測定した。SPADの測定値は、実際にそれぞれの葉のクロロフィルを抽出してクロロフィル含量に換算した。各樹種１枚の葉につき、６〜10の

リーフディスクを抜き取り、半分のディスクはクロロフィル測定用に、残りの半分は80℃で72時間乾燥させた。クロロフィルの測定用に、冷暗所で葉を80% のアセトンに入れ磨砕し、その後４℃で10分間遠心分離し、クロロフィルを抽出した（Arnon 1949, Porra 1991, Barnes *et al.* 1992）。乾燥させたリーフディスクは、葉の LMA （Leaf mass per area, $gm^{-2}$）と窒素含量の測定に使用した。葉の窒素含量は NC アナライザー（スミグラフ NC-900，住化分析センター）によって測定した。

光環境の変化にともなう葉の解剖学的性質の変化を調べるために、葉、柵状組織、海綿状組織の厚さを調べた。最大光合成速度とクロロフィル蛍光反応を測定した葉の一部は、固定液（FAA: ホルマリン５ %、エチルアルコール45%、酢酸５ %、水45%）に浸した。ミクロトーム（HM400R; Microm, Walldorf, Germany）を用いて、20$\mu$m の厚さの切片を作成し測定した。

### 2.2.5　葉の展開速度および成長

光を変化させた後の新しい葉の展開率について調べるために、すべての個体の葉数を約１週間間隔で測定した。また、地面から２ cm 上の茎の直径を、光を変化させる直前と変化させてから１ヶ月経過後の２回測定し、茎の相対成長率（RGR）を計算した。

### 2.2.6　統計解析

各樹種の葉の生理的馴化能力について比較するために、１元配置の分散分析（ANOVA）を行った。分析には、 SPSS 統計ソフトウエア（ver.9.0J, SPSS Japan）を用いた。クロロフィル蛍光反応、光合成能力、クロロフィル含量、クロロフィル a/b 比、窒素含量、 LMA、葉厚、新葉の展開率、および茎の成長速度について、光の違いによる差の検定は、 Scheffe's test によって解析した。

## 2.3　結果

### 2.3.1　葉の生理特性

弱光で生育させた稚樹を突然強い光条件にさらすと、夜明け前と昼間の Fv/Fm は極端に低下し、その後ゆっくり回復に向かった（Fig. 2-1a-e）。強光下に移行させる前には（day0）、夜明け前と昼間の Fv/Fm は両方とも高かった（0.8）。Fv/Fm の低下は、昼間の測定値のほうが夜明け前の測定値よりも大きかった。 Fv/Fm の初期低下のパターンは、各樹種の遷移段階の違いと関係が認められた。パイオニア樹種のウラジロエノキは、 Fv/Fm の初期低下が少なく、逆に遷移後期樹種のシマホルトノキやモクタチバナでは高かった。時間の経過と共に、夜明け前と昼間の Fv/Fm は少しずつ回復していったが、光変化から36日経過後において、 Fv/Fm が強光下で新たに展開した葉の値と差がなかったのは、アカギのみであった（Shade-Sun=Sun, $P < 0.05$, Table 2-2）。

光変化後の Fo の増加は、昼間の測定値よりも夜明け前の測定値のほうが高かった（Fig. 2-1f-j）。

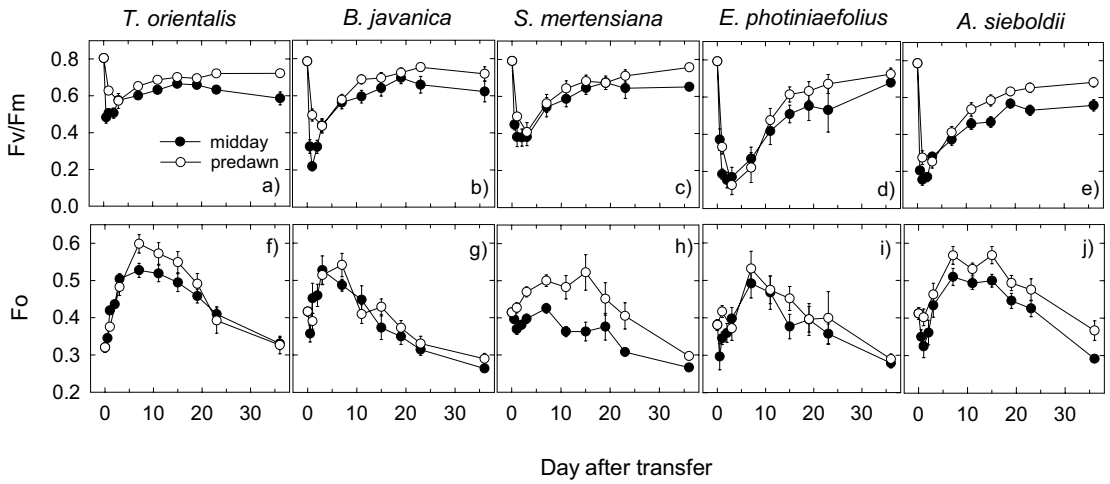


Fig. 2-1. Time course of Fv/Fm (quantum efficiency of PS Ⅱ) (a-e) and Fo (initial fluorescence of PS Ⅱ) (f-j) measured predawn (open circles) and at midday (closed circles) in seedlings of the five species transferred from a shaded greenhouse to the open site. Error bars showed ± 1SE. After Yamashita *et al.* (2000).

**Table 2-2.** The quantum yield of PSII (Fv/Fm) and initial fluorescence (Fo) on leaves of plants kept in the shade (Shade), on existing leaves of plants after transfer from shade to open (Shade–Sun), and on newly developed leaves following transfer (Sun), measured on Day 36 after transfer.

| | *T. orientalis* | *B. javanica* | *S. merteniana* | *E. photiniaefolius* | *A. sieboldii* |
|---|---|---|---|---|---|
| Fv/Fm | | | | | |
| predawn | | | | | |
| Shade | 0.808 a | 0.811 a | 0.814 a | 0.811 a | 0.806 a |
| Shade–Sun | 0.722 b | 0.756 b | 0.757 b | 0.724 b | 0.683 b |
| Sun | 0.795 a | 0.786 ab | 0.798 a | 0.789 a | 0.771 a |
| midday | | | | | |
| Shade | 0.814 a | 0.792 a | 0.805 a | 0.803 a | 0.784 a |
| Shade–Sun | 0.586 c | 0.675 b | 0.652 c | 0.678 c | 0.557 c |
| Sun | 0.716 b | 0.665 b | 0.736 b | 0.74 b | 0.636 b |
| Fo | | | | | |
| predawn | | | | | |
| Shade | 0.286 a | 0.318 a | 0.318 a | 0.284 a | 0.331 ab |
| Shade–Sun | 0.31 a | 0.289 ab | 0.297 a | 0.289 a | 0.366 a |
| Sun | 0.223 b | 0.268 b | 0.26 b | 0.254 b | 0.297 b |
| midday | | | | | |
| Shade | 0.253 b | 0.302 a | 0.303 a | 0.294 a | 0.331 a |
| Shade–Sun | 0.33 a | 0.263 b | 0.266 b | 0.278 ab | 0.298 b |
| Sun | 0.247 b | 0.27 ab | 0.258 b | 0.259 b | 0.264 c |

For each leaf property, significantly different ($P < 0.05$) treatment means for each species are followed by a different letter. After Yamashita *et al.* (2000).

Fv/Fm とは異なり、Fo の初期増加のパターンは、各樹種の遷移段階とは関係が認められなかった。夜明け前と昼間の Fo が、光変化前の初期値のレベルにまで回復する日数は遷移中期樹種で早く、アカギが15日で最も早く続いてムニンヒメツバキで19日であった。パイオニアのウラジロエノキと遷移後期樹種のシマホルトノキとモクタチバナでは、Fo の回復に23日以上かかった。光変化から36日経過後の測定で、Fo が強光下で新たに展開した葉の値と差がなかったのは、夜明け前の測定値のアカギ、昼間の測定値のアカギ、ムニンヒメツバキ、およびシマホルトノキであった (Shade-Sun=Sun, $P < 0.05$, Table 2-2)。

光変化直後すべての樹種において、葉のクロロフィル含量の低下が確認された（Fig. 2-2a-e)。クロロフィル含量の低下パターンと各樹種の遷移段階との間には関係が認められず、クロロフィル含量の低下が最

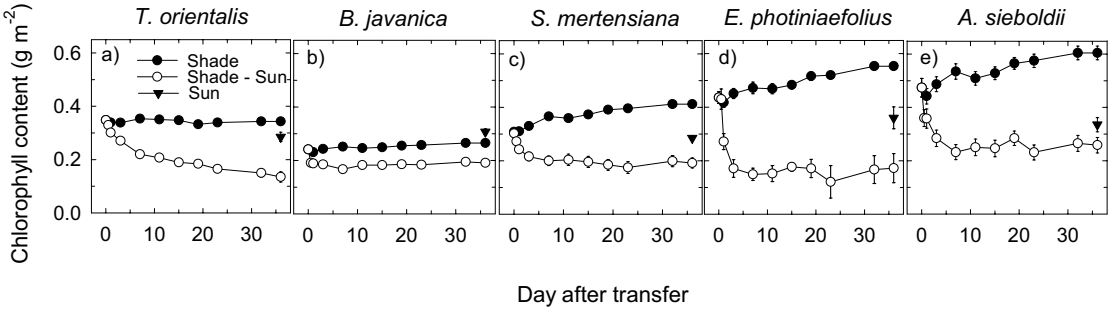


**Fig. 2-2.** Time course of chlorophyll content per unit leaf area ($gm^{-2}$) for shade leaves (Shade, closed circles), shade to sun transferred leaves (Shade-Sun, open circles), and newly emerged leaves under full sun (Sun, closed triangle). Error bars show ± 1SE. After Yamashita *et al.* (2000).

**Table 2-3.** Chlorophyll content, Chlorophyll a, Chlorophyll b, chlorophyll a/b ratio, and nitrogen content of the five species. Measurements were made on leaves of plants kept in the shade (Shade), on existing leaves of plant after transfer from shade to open (Shade-Sun), and on newly developed leaves following transfer, (Sun) sampled on Day 36 after transfer.

| | *T. orientalis* | *B. javanica* | *S. mertensiana* | *E. photiniaefolius* | *A. sieboldii* |
|---|---|---|---|---|---|
| Chl a + b ($g\ m^{-2}$) | | | | | |
| Shade | 0.343 a | 0.265 a | 0.412 a | 0.553 a | 0.604 a |
| Shade-Sun | 0.135 c | 0.191 b | 0.192 c | 0.192 c | 0.258 b |
| Sun | 0.285 b | 0.307 a | 0.285 b | 0.360 b | 0.335 b |
| Chl a ($g\ m^{-2}$) | | | | | |
| Shade | 0.247 a | 0.184 a | 0.362 a | 0.374 a | 0.428 a |
| Shade-Sun | 0.098 b | 0.138 b | 0.143 b | 0.136 b | 0.180 b |
| Sun | 0.212 c | 0.218 c | 0.216 c | 0.264 c | 0.242 c |
| Chl b ($g\ m^{-2}$) | | | | | |
| Shade | 0.096 a | 0.080 a | 0.110 a | 0.180 a | 0.177 a |
| Shade-Sun | 0.038 b | 0.054 b | 0.049 b | 0.056 b | 0.078 b |
| Sun | 0.072 c | 0.088 a | 0.069 c | 0.096 c | 0.094 c |
| Chl a/b ratio | | | | | |
| Shade | 2.568 b | 2.304 b | 2.730 c | 2.069 c | 2.409 b |
| Shade-Sun | 2.560 b | 2.576 a | 2.901 b | 2.453 b | 2.311 b |
| Sun | 2.898 a | 2.471 a | 3.105 a | 2.708 a | 2.565 a |
| N content ($g\ m^{-2}$) | | | | | |
| Shade | 0.561 b | 0.484 c | 0.533 c | 0.852 b | 0.736 b |
| Shade-Sun | 0.582 b | 0.662 b | 0.679 b | 0.828 b | 0.970 a |
| Sun | 1.202 a | 1.207 a | 1.009 a | 1.167 a | 1.129 a |

For each leaf property, significantly different ($P<0.05$) treatment means for each species are followed by a different letter. After Yamashita *et al*. (2000).

**Table 2-4.** Leaf mass per unit area (LMA), thickness of leaf, palisade parenchyma, sponge mesophyll of the five species. Measurements were made on leaves of plants kept in the shade (Shade), on existing leaves of plants after transfer from shade to open (Shade-Sun), and on newly developed leaves following transfer (Sun), sampled on Day 36 after transfer.

| | *T. orientalis* | *B. javanica* | *S. mertensiana* | *E. photiniaefolius* | *A. sieboldii* |
|---|---|---|---|---|---|
| LMA ($g\ m^{-2}$) | | | | | |
| Shade | 14.904 c | 16.962 c | 26.150 c | 35.073 c | 34.586 c |
| Shade-Sun | 30.463 b | 32.619 b | 38.706 b | 51.418 b | 44.078 b |
| Sun | 53.478 a | 44.951 a | 59.454 a | 72.379 a | 54.016 a |
| Leaf thickness (mm) | | | | | |
| Shade | 0.077 b | 0.221 b | 0.146 b | 0.207 b | 0.254 a |
| Shade-Sun | 0.089 b | 0.216 b | 0.140 b | 0.218 b | 0.246 a |
| Sun | 0.151 a | 0.308 a | 0.215 a | 0.268 a | 0.248 a |
| Palisade parenchyma (mm) | | | | | |
| Shade | 0.034 a | 0.044 a | 0.040 a | 0.049 a | 0.041 a |
| Shade-Sun | 0.036 a | 0.061 b | 0.036 a | 0.054 a | 0.039 a |
| Sun | 0.064 b | 0.110 c | 0.066 b | 0.093 b | 0.073 b |
| Sponge mesophyll (mm) | | | | | |
| Shade | 0.022 a | 0.123 a | 0.075 a | 0.123 a | 0.170 a |
| Shade-Sun | 0.029 ab | 0.120 a | 0.089 a | 0.143 a | 0.162 a |
| Sun | 0.038 b | 0.151 a | 0.120 b | 0.139 a | 0.133 b |

For each leaf property, significantly different ($P<0.05$) treatment means for each species are followed by a different letter. After Yamashita *et al*. (2000).

も少なかったのはアカギで（初期値と比べて28%の減少）、最も低下が著しかったのはシマホルトノキ（初期値と比べて66%の減少）であった（Table 2-3）。アカギ、ムニンヒメツバキ、シマホルトノキ、モクタチバナの4樹種については、光変化から約7日経過後に、クロロフィル含量の低下は終了しその後は一定の値を維持したが、ウラジロエノキのクロロフィル含量はその後も引き続き低下した。実験終了時までに、クロロフィル含量が初期値まで回復した樹種はなかった（Shade-Sun ＜ Sun, $P$ ＜0.05）。

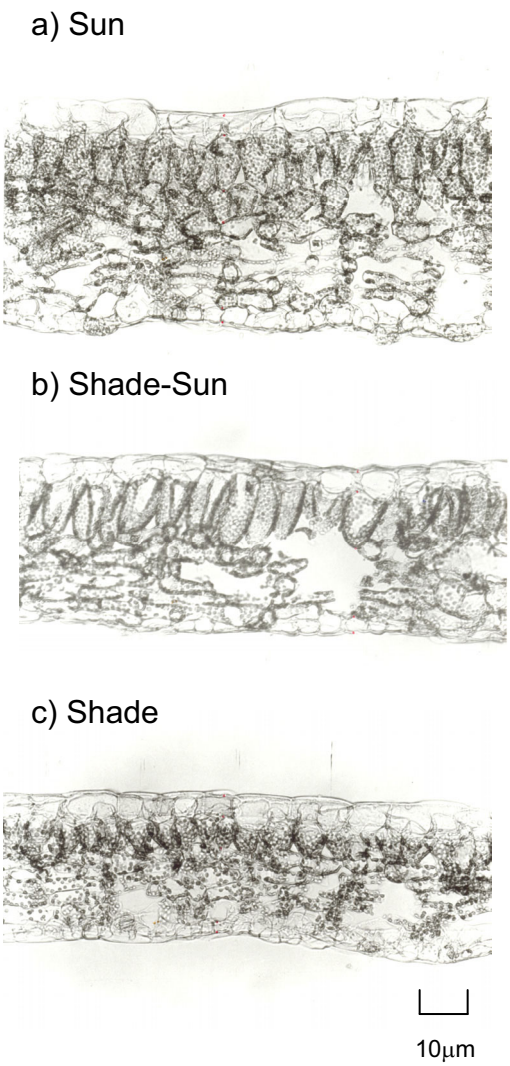


Photo 2-1. Light microscopic transverse sections of Sun, Shade-Sun, and Shade leaf of *B. javanica*.

光変化後にすべての樹種において、クロロフィルaとクロロフィルbが有意に減少した（Table 2-3）。クロロフィルa/b比が有意に増加したのは、アカギ、ムニンヒメツバキ、シマホルトノキの3樹種で、その変化はアカギでは主にクロロフィルa、ムニンヒメツバキとシマホルトノキでは主にクロロフィルbの変化に依存していた。遷移中期樹種のアカギとムニンヒメツバキでは、光変化から1ヶ月経過後の測定において、窒素含量が有意に増加していた。LMAはすべての樹種において増加したが、どの樹種においても葉厚の有意な増加は認められなかった（Table 2-4）。弱光から強光に移した葉（Shade-Sun）で柵状組織の長さが有意に増加したのは、アカギのみであった（Photo. 2-1）。

強光条件で新しく展開した葉（Sun leaves）の最大光合成速度は、パイオニアのウラジロエノキで最も高く、遷移後期樹種のモクタチバナで最も低かった（Fig. 2-3a）。遷移中期樹種のアカギとムニンヒメツバキは、光を変化させた葉（Shade-Sun leaves）のAmaxは、弱光条件で展開した葉（Shade leaves）に比べて有意に高かった（Shade-Sun›Shade, $P$ ＜0.05）。窒素利用効率（PNUE）は、すべての樹種において弱光条件で展開した葉よりも強光条件で展開した葉において高かった（Fig. 2-3b）。ウラジロエノキ、ムニンヒメツバキ、シマホルトノキでは、光条件を変化させた葉の窒素利用効率は、強光条件で展開した葉と同じレベルに達していたが、アカギではそれを上回る増加を示した。しかしモクタチバナの窒素利用効率は増加が確認されなかった（Shade=Shade-Sun, $P$ ＜0.05）。

### 2.3.2　葉の展開速度と成長

弱光条件においた稚樹と弱光から強光に移した稚樹の両方とも、葉の展開速度はウラジロエノキで最も高かった（Fig. 2-4）。新葉の相対展開率（移行させてから1ヶ月間に展開した葉数 ／ 移行前に存在していた葉数）と、茎の相対成長速度は、アカギで最も高く、モクタチバナで最も少なかった（Table 2-5）。光条件を変化させた稚樹の新葉の相対展開率と茎の相対成長速度は、アカギとムニンヒメツバキでは弱光においた稚樹と比べて有意に増加していたが、ウラジロエノキでは有意な増加は認められなかった。

## 2.4　考察

突然強光が照射された際の稚樹の反応は、弱光で

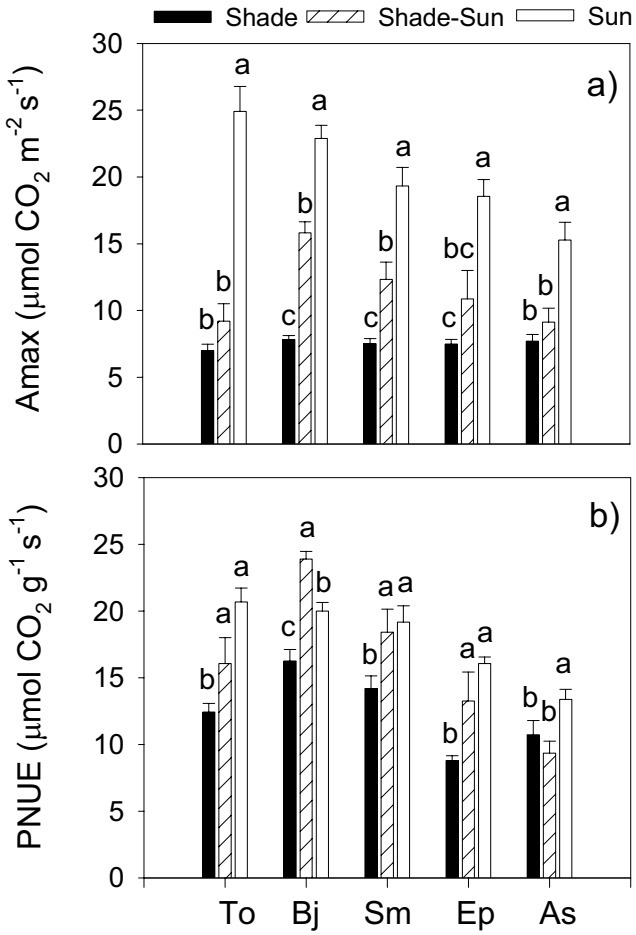


Fig.2-3. Maximum photosynthetic rate under high light and high $CO_2$ conditions (Amax) (a) and photosynthetic nitrogen use efficiency (PNUE, photosynthesis per gram nitrogen) (b) on the leaves grown in the shaded greenhouse (Shade, closed bars), grown in an open site (Sun, open bars), or transferred from shade to the open site (Shade-Sun, hatched bars). Error bars indicate 1 SE above the mean. Significant differences ($P < 0.05$) among treatments within each species are indicated by different letters. After Yamashita *et al.* (2000).

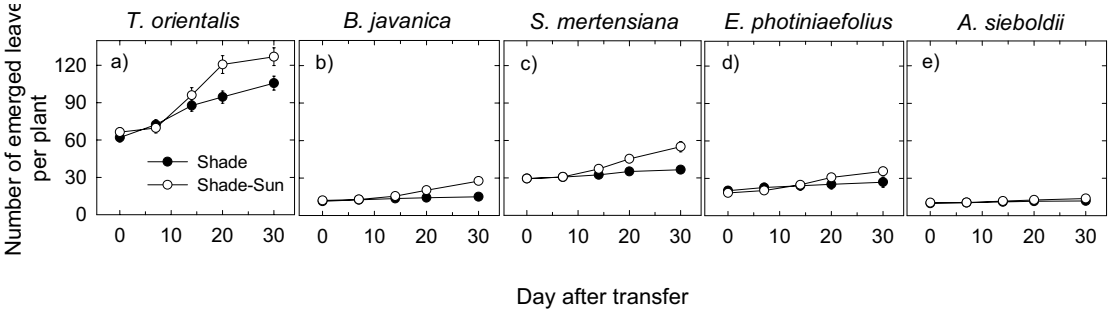


Fig. 2-4. Patterns of new leaf production for seedlings in the shade control and transferred from shade to full sun. Error vars show ± 1SE. After Yamashita *et al.* (2000).

**Table 2-5.** Relative leaf production rate (number of leaf emerged during one month after transfer / number of leaf pre-existed just before transfer) and RGR of stem diameter (mm $mm^{-1}$ $month^{-1}$) at 2cm above ground during one month after transfer for plants kept in the shade (Shade), and for plants transferred from shade to open (Shade-Sun). An asterisk indicates that the differences between light treatments for each species were statistically significant (***P <0.001, *P <0.05).

| | *T. orientalis* | *B. javanica* | *S. mertensiana* | *E. photiniaefolius* | *A. sieboldii* |
|---|---|---|---|---|---|
| Relative leaf production rate (no. no.$^{-1}$ month$^{-1}$) | | | | | |
| Shade | 0.84 ns | 0.38*** | 0.25 *** | 0.37 *** | 0.29 * |
| Shade-Sun | 1.19 | 1.65 | 0.89 | 1.02 | 0.44 |
| RGR of stem diameter (mm $mm^{-1}$ $month^{-1}$) | | | | | |
| Shade | 0.210 ns | 0.238 *** | 0.115 *** | 0.132 ns | 0.081 ns |
| Shade-Sun | 0.261 | 0.419 | 0.407 | 0.153 | 0.072 |

After Yamashita *et al*. (2000).

展開した葉の光合成能力の増加という個葉レベルでの馴化と、強光に適応した新しい葉の展開という個体レベルでの馴化という２つの馴化に関係している。光変化後の個体の成長は、個葉レベルと個体レベルの両方で馴化能力に優れていた遷移中期樹種、特にアカギで高かった。アカギのこのような特性が、林冠ギャップの形成に対する早い反応につながり、台風による森林の撹乱後のアカギの侵入成功に貢献しているものと思われる。

強光にさらした葉の光阻害の程度は、樹種によって異なることが知られている（Mulkey and Pearcy 1992, Lovelock *et al*. 1994, Naidu and DeLucia 1997, Ishida *et al*. 1999a, Kitao *et al*. 2000）。本実験においても、弱光で展開した葉のFv/Fmの減少は、樹種の遷移段階と関係があった（Fig.2-1）。パイオニアのウラジロエノキでは、Fv/Fmの初期低下は最も少なかった。一方、遷移中期樹種の特にアカギは、Fv/FmとFoの回復が他の樹種よりも速やかであった（Fig. 2-3, Table 2-4）。光阻害の程度は、光化学系Ⅱの損傷とその保護作用の両方によって決定されており、Foは光化学系Ⅱの損傷の強さと関係があり、その変化は非活性化された光化学系Ⅱ（photoinactivation）の回復と関係があると考えられている（Krause 1988, Krause and Weis 1991）。本研究では、FoとFv/Fmは３つの異なる段階を示した。第１段階では（最初の３日以内）、Fv/Fmが減少するのと同時にFoは増加した。これは、光化学系Ⅱが非活性化している状態で光阻害の始まりを意味していると考えられる。第２段階では（３～７日）、Fv/Fmの上昇がみられ、Foは続けて増加した。これらは、光化学系Ⅱが活性化しはじめ、損傷をうけたD1タンパク質の再合成が始まっていること示唆すると考えられる（Leitsch *et al*. 1994, Thiele *et al*. 1996）。第３段階では（７日以後）、Fv/Fmは引き続き増加したが、Foは減少し始めた。このことは、おそらく光化学系Ⅱが再構成されたことを示すと考えられる。この第２、第３段階が、光防御（photoprotection）が確立する過程であると考えられる（Demming-Adams and Adams 1992, Thiele *et al*. 1996）。

すべての樹種において光阻害からの回復が確認されたにもかかわらず、葉のクロロフィル含量の回復は認められなかった（Fig. 2-2, Table 2-3）。このことは、光化学系Ⅱの回復とクロロフィル含量とは関係がないことを示していると思われる。一般に、クロロフィルaは、光合成系の光エネルギーをとらえるための主要な色素で、クロロフィルbは集光性タンパク質に結合した色素であるため、クロロフィル量の減少とクロロフィルa/b比の増加は、強光を吸収しないための防御機構であると考えられる。さらに、クロロフィル含量の減少およびPNUEの増加は、光獲得機能からカルボキシレーション機能へと窒素が再分配されたことを示唆している（例えば Field 1983）。実験に用いた樹種の中で、弱光から強光へ移した葉のクロロフィルa/b比が、強光で展開した葉と有意差がなかったのは、アカギのみだった（Shade-Sun=Sun leaves）（Table 2-3）。また、光を変化させた葉の窒素利用効率が強光で新たに展開した葉よりも高くなった（Fig. 2-3）。それゆえ、アカギは他の樹種よりも効率的に光

獲得機能（クロロフィルやカロチノイド）からカルボキシレーション機能（RuBP カルボキシレーションや再生酵素）へ窒素を転送しているものと考えられる。

ここで用いる“馴化 acclimation”とは、弱光から強光へと光が変化した場合に、光が変化する前から存在している、弱光で展開した葉の生理的、形態的変化と定義する。一方、“可塑性 plasticity”は、一定の光条件下で出現し展開した葉の性質の幅を意味する。弱光で展開した葉と強光で展開した葉の光合成の可塑性は、一般にパイオニアや遷移初期樹種のほうが遷移後期樹種よりも高いと言われている（Bazzaz and Carlson 1982, Givnish 1988, Strauss-Debenedetti and Bazzaz 1991）。このことは、本実験でも同じ結果であり、パイオニアのウラジロエノキは強光で展開した葉と弱光で展開した葉の最大光合成速度の差が一番高かった（Fig. 2-3a）。しかし、強光で展開した葉と弱光で展開した葉の可塑性が高いといって、必ずしも光変化時に存在していた葉の馴化能力が高いということではなかった。光を変化させた葉の最大光合成速度の増加は、遷移中期樹種で高く特にアカギで高かったが、ウラジロエノキではそれほど増加は認められなかった（Fig. 2-3）。同様の結果が、オーストラリア産の樹種でも報告されており、遷移初期樹種である *Omalanthus populifolius* の弱光で展開した葉は、強光にさらされた際の馴化能力が低く、遷移中期樹種の *Duboisia myoporoides* は高い馴化能力を示した（Turnbull *et al.* 1993）。本実験では、光を変化させたアカギの葉の最大光合成速度と柵状組織の厚さは増加した。このことから、アカギの弱光で展開した葉の強光への馴化は、葉の解剖学的性質と生化学的性質の両方に依存している可能性が示唆された（Chazdon and Kaufmann 1993）。別の研究において、Kamaluddin and Grace（1992a）は、アカギの弱光で展開した葉は、強光（1200$\mu$mol·m$^{-2}$s$^{-1}$）にさらした際に、光合成能力と葉厚の両方が増加したと報告している。しかし、本実験では、葉厚の変化は認められなかった（Table 2-4）。2つの実験結果の違いは、おそらく変化させた光の強さの違いによるものではないかと思われるが、葉の解剖学的と生化学的変化の光合成の馴化に対する影響は、さらなる研究が必要である。

もし個葉の馴化能力が低い場合、新しい環境に適応した葉を早く展開して古い葉と置き換えることは、個体レベルでの馴化を増進させるのに有効であると思われる（Newell *et al.* 1993, Lovelock *et al.* 1994）。亜熱帯の植物でクワズイモ属の *Alocasia macrorrhiza* では、弱光から強光へ移した場合、弱光で十分展開した成熟葉の馴化は認められず、新しい環境への生理的・形態的馴化が確認されたのは、成熟葉から2枚目の葉においてであったと報告されている（Sims and Pearcy 1992）。それゆえ、個体レベルの馴化の経時変化は、光変化前に存在している古い葉の馴化のみならず、新しい葉の展開速度にも依存しているといえる。ウラジロエノキの弱光で展開した葉は強光への馴化能力が低かったため、新しい葉を早く展開することに資源を投資することは、個体レベルでの馴化にとって重要といえる（Fig. 2-4, Table 2-4）。遷移中期樹種でも特にアカギは、光が変化する前に展開していた葉の高い馴化能力と新しい葉を早く展開させるという2つの性質を合わせ持っており、これらが強光へ移した後の、茎の成長量の増大につながったと思われる（Table 2-5）。

遷移後期樹種のモクタチバナは、最大光合成速度も新しい葉の展開速度も他の樹種に比べて低かった（Fig. 2-3, 2-4）。シマホルトノキでは、最大光合成速度、クロロフィル a/b 比、窒素利用効率において葉の生理的馴化が確認され、新しい葉の展開速度もモクタチバナに比べて高かった。モクタチバナは林内で生育する低木であるが、同じ遷移後期樹種でもシマホルトノキは林冠木になることから、馴化能力の違いは、それらの生活型（すなわち、林冠木か林内性低木か）に依存しているものと考えられる。同じような結果が、北アメリカの温帯林に生育するカエデ属でも報告されており、林冠木の優占種と林内亜高木種では、強光に対する反応が異なっていたと報告されている（Lei and Lechowicz 1990, Sipe and Bazzaz 1994, 1995）。

植物の侵入成功は、在来の群集構造、資源の有効性、または撹乱の有無などいくつかの生態系の特徴と密接な関係がある（例えば Tilman 1997, Smith and Knapp 1999, Stohlgren *et al.* 1999）。小笠原諸島のような海洋島は長い間孤立していたために、在来植生があるグループの植物を欠く、種の多様性が低い、弱い選択圧のために競争力が低いなどの要因で、もともと植物の侵入に対して大陸よりも感受性が高いと考えられている（例えば Loope *et al.* 1988, Vitousek 1988）。これらの要因は、外来種が定着できる資源的空間が、海洋島に存在することを示唆するものと考えられる（Simberloff 1995, Stohlgren *et al.* 1999）。大陸で高い選択圧のもとで生育し、効率的に資源を利用できる競

争力を備えた外来種は、同じ資源の環境下において、島の在来植物よりも優位である可能性がある（Pattison *et al.* 1998）。しかし、光合成機能や形態変化に認められた馴化能力のような特性は、野外で個々の植物が出会う空間的、時間的に変動した地域特異的な環境条件下においてのみ発揮されるものである（Chazdon *et al.* 1996）。したがって、光条件の向上に対する高い馴化能力と、小笠原諸島での台風による撹乱が引き起こす光環境の組み合わせが、アカギの侵入成功の重要な要因の１つであると考えられる。在来種の種多様性を保全し外来種を効果的に抑制するためには、外来種と在来種の生活史特性や資源利用特性について、野外でのさらなる研究が必要である。

## 第３章　光環境の変化と異なる葉齢の葉の生理的馴化能力

### 3.1　はじめに

森林に生育する樹木にとってギャップの形成は、その後の成長や繁殖に対し重要な役割を果たしている。しかし他の植物との競争や林冠木の枝葉の成長により、時間の経過とともにギャップは閉鎖し、またもとの暗い状態に戻る。多くの樹種は、林冠に達して成熟するまでに何回かのギャップの形成が必要であることから（Canham 1985, Poulson and Platt 1996）、稚樹にとって光環境の増加に対する馴化のみならず、減少に対する馴化能力の違いが、その後の生存や遷移の方向性を決定づけるのに重要である。

光が変化する環境下に生育する植物の生存にとって、個葉レベルと個体レベルの馴化の重要性は、多くの研究によって支持されてきた（Strauss-Debenedetti and Bazzaz 1991, Kamaluddin and Grace 1992a,b, Sims and Pearcy 1992, Newell *et al.* 1993, Turnbull *et al.* 1993, Lovelock *et al*, 1994, Naidu and Delucia 1997, Yamashita *et al.* 2000）。光環境の変化に対する有利性は、光が変化する以前から存在している成熟した葉の馴化（Kamaluddin and Grace 1992a,b）、新しい光環境に適応した葉の展開（Strauss-Debenedetti and Bazzaz 1991, Mulkey and Pearcy 1992, Sims and Pearcy 1992）によって得られるものである。第２章における実験結果では、成熟した葉の馴化と新しい光環境に適応した葉の展開の両方において優れていたアカギが、在来のパイオニア樹種や遷移中期および後期樹種よりも成長が高かった（Yamashita *et al.* 2000）。

以前行われてきた馴化に対する研究の多くは、光を変化させる前に展開が終了していた葉の馴化特性、あるいは光を変化させてから新たに展開した葉の特性を調べたものであり、葉齢を正確に定義したものではなかった。しかし、葉の生理的活性のピークは必ずしも葉面積の展開終了とは一致せず、むしろ葉齢や葉の寿命と関係があると考えられている（Ho *et al.* 1984, Koike 1990, Kursar and Coley 1992a, b, Miyazawa *et al.* 1998, Ishida *et al.* 1999b）。葉の展開過程における葉面積あたりの最大光合成速度の変化には、主に２つのパターンがあり、１つは最大光合成速度は葉面積の展開と共に増加して、葉面積の展開終了時に最大に達するパターンで、もう１つは最大光合成速度は葉面積の展開とともに増加するが、葉面積の展開終了時でも依然として低く、最大に達するまでに時間がかかるパターンである。前者のようなパターンをとる植物は normal greening 種と呼ばれ、後者のようなパターンをとる植物は delayed greening 種と呼ばれている（Kursar and Coley 1992a, b）。したがって、光環境の変化した際において、葉齢を関数とした生理的成熟のタイミングの種による違いが、葉の馴化能力の違いに反映している可能性がある。これまでの研究で葉齢に依存した生理的馴化について調べたものは数少なく、Sims and Pearcy（1992）がクワズイモ属の *Alocasia macrorrhiza* について、Brooks *et al.*（1994, 1996）がモミ属の *Abies amabilis* について報告しているが、葉齢の異なる葉の馴化能力と各樹種の遷移段階との関係については報告がない。

そこで本研究では、第２章と同様にアカギと遷移段階の異なる在来樹種を用いて、光の増加および減少の両方の変化に対する葉齢の異なる葉の生理的形態的馴化能力の違いについて比較した。

### 3.2　方法

#### 3.2.1　実験設定

アカギ（*B. javanica*）と在来樹種のウラジロエノキ（*Trema orientalis*, パイオニア）、ムニンヒメツバキ（*Schima mertensiana*, 遷移中期）、シマホルトノキ（*Elaeocarpus photiniaefolius*, 遷移後期）を用いて、温室における実験を行った。実験は小笠原諸島母島から採集してきた種子を用い、茨城県つくば市の森林総合研究所内温室において行った。稚樹は以下の４つの光条件下（それぞれ２反復の同じ環境条件に設

定された温室）で生育した。⑴HH 条件：実験終了（14週間）まで強光で生育した。⑵HL 条件：最初の７週間強光で生育させた後に弱光に稚樹を移し、７週間生育した。⑶LL 条件：実験終了（14週間）まで弱光で生育した。⑷LH 条件：最初の７週間弱光で生育させた後に、強光に移し７週間生育した。熱帯の落葉樹林での研究において光変化後の最初の１ヶ月半が、その後の稚樹の生存と成長にとって重要であると報告されており（Huante and Rincón 1988）、したがって本実験での光変化後の稚樹の生育期間を７週間に設定した。実験開始から７週間経過後に、一部の稚樹を掘り取り、後に成長解析に用いた。光変化から７週間経過後の実験終了時に、最大光合成速度、クロロフィル含量、窒素含量、葉厚を測定し、すべての稚樹を掘り取り成長解析を行った。

### 3.2.2　生育条件

それぞれの樹種の種子は、バーミキュライトを入れたプランターに播種した。稚樹には、週に２～３回水を与えた。稚樹が少なくとも３枚の本葉を展開した時に（ウラジロエノキとアカギは約１ヵ月後、ムニンヒメツバキとシマホルトノキは約６ヵ月後）、それぞれの樹種につき24個体の稚樹を１個体ずつ8.7L のビニールポットに移植し、それぞれ12個体ずつ２つの温室に置いた。それぞれの温室内での微環境の違いを最小限にするために、稚樹を植えたビニールポットの位置を毎週ランダムに変えた。移植してから10日経過後に、緩効性化成肥料（N:P:K=14:18:16、三井東圧肥料株式会社製）を、１つのポットにつき７ｇずつ与えた。栄養塩不足による成長制限がおこらないようにするために、さらにそれぞれのポットに、１/500希釈のハイポネックス液を300ml ずつ、３週間に一度与えた。温室内の日積算光合成有効放射束密度（PPFD）は、強光条件で、太陽直射光の約50.0%、弱光条件で約5.3% であった。実験期間中における直射光の日最大PPFD の平均値は、1622$\mu$mol･m$^{-2}$s$^{-1}$であった。温室の平均気温は、弱光条件で25.5±4.4℃、強光条件で24.3±5.0℃で、両温室共に相対湿度は常に50%以上であった。

### 3.2.3　Leaf plastochron index

葉の展開段階による馴化能力の違いについて正確に調べるために、plastochron index（P.I., Erickson and Michelini 1957, Lamoreaux *et al*. 1978, 今井1981）を用いて、形態的な基準から葉の展開段階を決定した。実験開始直後から連続して展開してくる葉身の長さを、１～２日おきにすべての個体について測定した。横軸に時間、縦軸に葉身の長さの常用対数をとると、葉の成長後期を除いて、例えば第ｎ－1, n, n+1葉は一般に Fig. 3-1に示すように、ほぼ等しい間隔をおいて平行する直線に表示される。あらかじめ基準長（$L_o$）を定め、第ｎ葉の長さがちょうど$L_o$になったときのP.I.をｎとする。任意の時期ｔにおけるP.I.は、$L_o$より大きくて最もこれに近い葉（第ｎ葉）と、$L_o$より小さくて最もこれに近い葉（第ｎ＋1葉）の長さを測定し、$L_n$、$L_{n+1}$とすると、P.I.は、

$$P.I. = n + (\log L_n - \log L_o)/(\log L_n - \log L_{n+1})$$

で表される。この指数を用いるためには、⑴葉の成長の初期の部分が対数で示すと直線になること、⑵連続

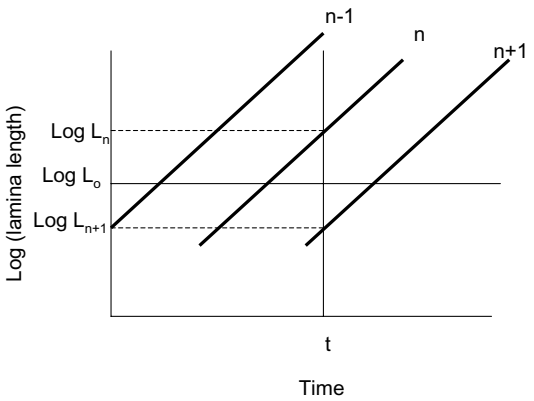


**Fig. 3-1.** Definition of plastochron index by successive lamina length.

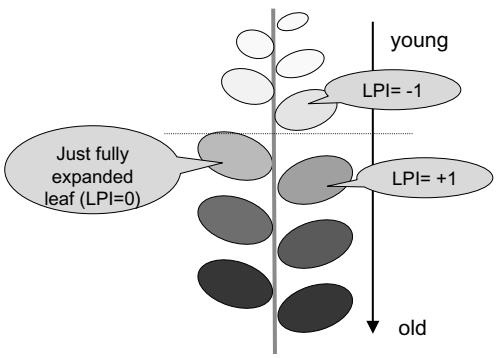


**Fig. 3-2.** Leaf plastochron index.

して展開する２枚の葉の成長速度が等しいこと、⑶葉の分化が一定の時間間隔で進むこと、⑷基準長の近辺の長さは精密に測ること、の４つの条件を満たしている必要がある。今回の実験において、葉の展開齢（leaf plastochron index: LPI）は、Sims and Pearcy（1992）の方法により表した。この指数でLPI＝０は、ちょうど展開が終了した葉であることを示し、LPIのマイナス値は、まだ展開途中の葉、プラス値はすでに展開の終了した古い葉であることを示す（Fig. 3-2）。例えば、ちょうど展開が終了した葉がLPI=0であるのに対して、LPI＝＋1はその１つ前に展開した古い葉であり、LPI＝-1はその次に展開した新しい葉であることを示す。葉長は、光を変化させる時点まで測定し、光変化時点での葉のLPIを決定し、後に葉の馴化に対するLPI依存性について解析した。

### 3.2.4　光合成速度の測定

光変化から７週間経過後に、LPIを決定したすべての葉の最大光合成速度を測定した。光合成は、光合成蒸散測定装置（LI-6400, LiCor社製）を用いて測定した。測定の前に、稚樹は少なくとも30分間、最大PPFD約500$\mu$mol·m$^{-2}$s$^{-1}$の自然光下に置いた。最大光合成速度の測定は、葉温30℃、大気飽差1.5-2.5kPa（相対湿度50-60%）、光条件1500$\mu$mol·m$^{-2}$s$^{-1}$、$CO_2$濃度1500ppmで測定した。

### 3.2.5 クロロフィル、窒素、葉厚

クロロフィルと窒素含量は、光合成測定を行ったのと同じ葉を用いて測定した。クロロフィル、窒素、葉厚の測定方法は、第２章の2.2.4「葉内成分および葉厚」を参照されたい。

### 3.2.6 馴化指数（Leaf acclimation index）

馴化の程度について評価するために、光変化時に展開終了した葉（$-0.5 \leq LPI \leq +0.5$）について、以下の式を用いて馴化指数（acclimation index ； AI）を定義した（Yamashita *et al.* 2002）。

$$AI \text{ for LH transfer leaves} = (A_{LH}-A_{LL})/(A_{HH}-A_{LL})$$
$$AI \text{ for HL transfer leaves} = (A_{HL}-A_{HH})/(A_{LL}-A_{HH})$$

$A_{LH}$と$A_{HL}$は、最大光合成速度や窒素利用効率（PNUE）などの葉の生理的パラメーターで、$A_{HH}$と$A_{LL}$は一定の弱光および強光で展開した同じ展開段階の葉の生理的パラメーターの平均値である。もしAI≥１であれば、光条件を移行させた葉は新しい光環境への完全な馴化、もしくはそれ以上に馴化したことを意味する。もしAI＜０であれば、馴化がないことを意味する。また０＜AI＜１であれば、部分的な馴化が認められたことを意味する。

### 3.2.7　成長解析

光変化時と実験の最後に、それぞれの樹種につき６個体の稚樹を掘り取り、丁寧に洗浄後、根、茎、葉に分け、80℃で72時間乾燥した。乾燥させる前に、葉面積を葉面積計（LI-3000, LiCor社製）で測定した。相対成長率（RGR=（g g$^{-1}$day$^{-1}$）、純同化率（NAR, g cm$^{-2}$day$^{-1}$）、葉面積比（LAR, cm$^2$g$^{-1}$）をHunt（1982）の方法により以下の計算式で算出した。

$$RGR = (\ln Wt_2 - \ln Wt_i)/(t_2-t_1)$$
W: 全植物体の乾燥重量（g）　t: 時間（day）
$$NAR = ((Wt_2-Wt_1)/(t2-t1)) \cdot ((\ln At_2 - \ln At_1)/(t_2-t_1))$$
A: 全植物体の葉面積（cm$^2$）
$$LAR = RGR / NAR$$

### 3.2.8　統計解析

分散分析（ANOVA）を用いて、葉の展開速度、馴化指数の種間による違いと、相対成長率、純同化率、葉面積比の処理間による違いを検定した。これらのパラメーターにおける平均値の差の検定は、Scheffe's testを用いた。葉の馴化能力のLPIへの依存性を評価するために、最大光合成速度、窒素利用効率、クロロフィル含量、クロロフィルa/b比、窒素含量、比葉面積（SLA: m$^2$g$^{-1}$）、葉厚について、各処理間の回帰式の傾きと切片を比較した。データは統計ソフトSPSS（version 9.0J, SPSS Japan）を用いて解析した。

## 3.3　結果

### 3.3.1　葉の展開過程

連続した２枚の葉の展開終了までに要する日数は、強光条件でウラジロエノキが4.1日、アカギが4.3日、ムニンヒメツバキが4.7日、シマホルトノキが5.6日であった。一方弱光条件では、ウラジロエノキが5.3日、アカギ8.6日、ムニンヒメツバキ12.8日、シマホルトノキ11.3日であった（Fig. 3-3）。葉の長さの対数と初期展開速度との関係が、ほぼ直線であることか

ら、葉の展開パターンは、すべての種において指数的であるといえる。すべての種において葉の展開速度は、強光が弱光よりも高く、パイオニアのウラジロエノキで最も早く遷移後期樹種のシマホルトノキで最も低く、遷移中期樹種のアカギとムニンヒメツバキはその中間であった（Table 3-1，$P < 0.05$）。

### 3.3.2　葉の展開過程における生理的変化

強光および弱光で展開した葉の最大光合成速度は、葉齢と樹種によって異なるパターンを示した（Fig. 3-4）。ウラジロエノキの葉の最大光合成速度は、強光、弱光のどちらでも、展開がほぼ終了した葉で高く、その後葉齢の増加とともに減少した（Fig. 3-4a）。それとは対照的に、遷移後期樹種のシマホルトノキの強光で展開した葉では、展開終了後も最大光合成速度

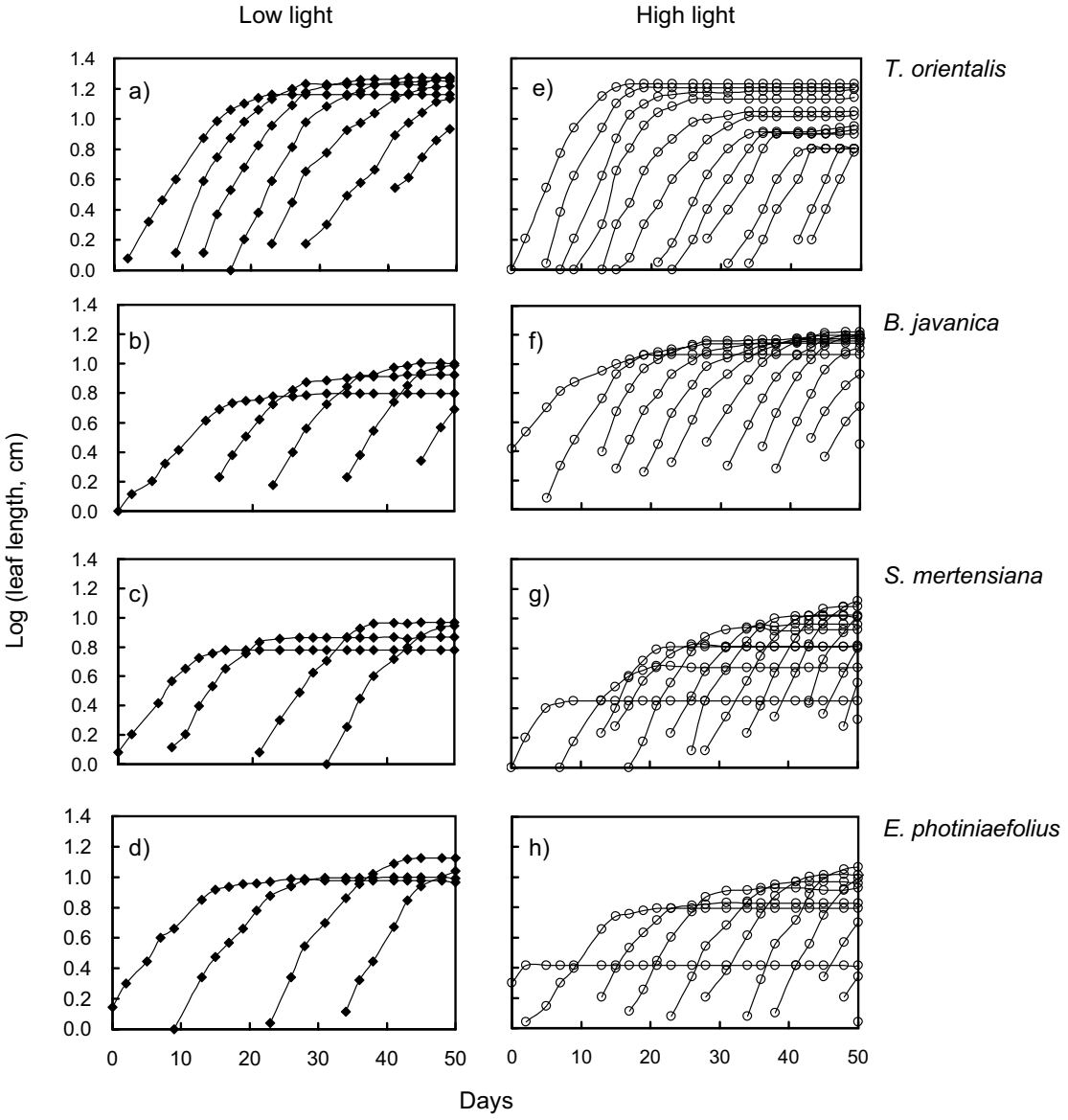


**Fig.3-3.** Time course of leaf elongation for species of leaves in representative low- (a-d) and high- (e-h) light plants of the four species. After Yamashita *et al.* (2002).

**Table 3-1.** Mean rates of leaf emergence (no. of leaves / month) for high light (HH) and low light (LL) plants of the four species.

| Species | Leaf emergence rate (no. of leaves / month) | |
|---|---|---|
| | High light | Low light |
| *T. orientalis* | 7.33 a | 5.66 a |
| *B. javanica* | 7.00 ab | 3.50 b |
| *S. mertensiana* | 6.33 bc | 2.33 c |
| *E. photiniaefolius* | 5.33 c | 2.66 c |

For each light treatment, significantly different ($P < 0.05$) means among species are followed by a different letter. After Yamashita *et al.* (2002).

は増加し続け50日経過した時点でも減少は見られず、弱光で展開した葉の最大光合成速度も、一定の値を示した（Fig. 3-4b）。遷移中期樹種のアカギとムニンヒメツバキの強光で展開した葉では、展開終了から約20日経過した時点でピークとなり、その後緩やかに減少した。しかし弱光で展開した葉では、最大光合成速度の低下は認められなかった。

ウラジロエノキとアカギの葉の窒素濃度は葉齢とともに減少し、特に強光条件のウラジロエノキで減少が著しかった（Fig. 3-5a, c）。一方、ムニンヒメツバキとシマホルトノキでは、強光と弱光の両方において、葉齢と窒素濃度との間に明らかな関係は認められなかった（Fig. 3-5b, d）。葉の窒素含量の強光と弱光における差は、ウラジエロエノキで最も大きく、特に葉齢の若い葉において高かった。

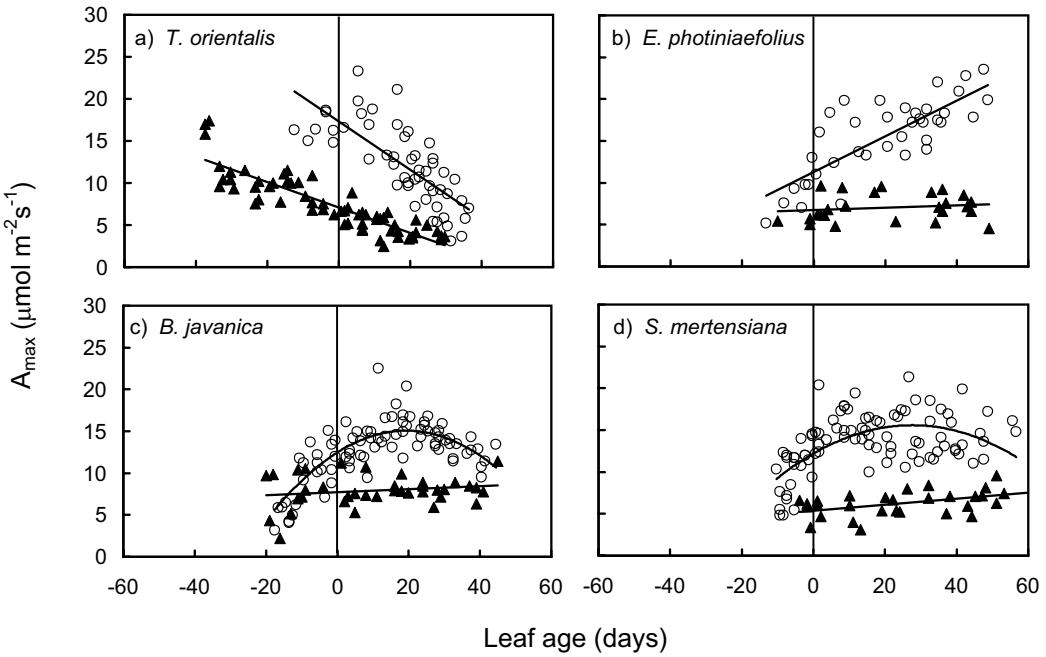


**Fig. 3-4.** Changes in photosynthetic capacity (Amax) measured under high PPFD ($1500 mmol \cdot m^{-2}s^{-1}$), and high $CO_2$ concentration (1500ppm) with age for control leaves grown in high (HH, open circles) or low (LL, closed triangles) light for (a) a pioneer *T. orientalis*; (b) a late-successional *E. photiniaefolius*; (c) a mid-successional *B. javanica*; and (d) a mid-successional *S. mertensiana*. Leaf age is defined with reference to the point at which they have just reached full expansion (day 0). After Yamashita *et al.* (2002).

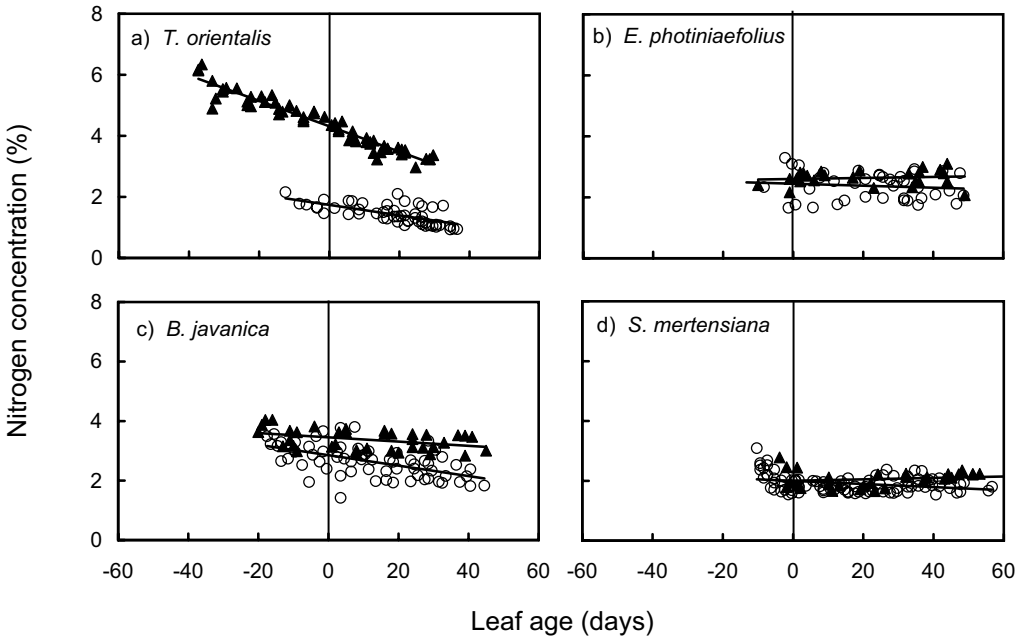


Fig. 3-5. Changes in lamina dry-mass based nitrogen concentration with age for leaves kept in high (HH, open circles) or low (LL, closed triangles) light as a control Leaf age is defined as in Fig.3-4. Panels (a) to (b) represent the same four species as given in Fig.3-4. After Yamashita *et al.* (2002).

### 3.3.3 光変化にともなう光合成能力の変化

異なる光条件に移してから7週間経過後の最大光合成速度の変化は、光変化時の葉の展開段階（すなわちLPI）に依存しており、その変化パターンは種によって異なっていた（Fig. 3-6, 3-7）。葉の馴化能力とLPIへの依存性との関係を検定するために、Fig. 3-6とFig. 3-5で光を変化させた葉（HL葉、LH葉）と、変化させずにそのままの光条件においた葉（HH葉、LL葉）の間の傾きを比較した。例えば、ウラジロエノキのHL葉の傾きは、HH葉よりも小さく（Fig. 3-6a）、これはより若いHL葉（LPI＜0）において最大光合成速度が低下しており、馴化にLPI依存性があることを意味する。もしHL葉（LH葉）の傾きがHH葉（LL葉）と平行であれば、LPI依存性はないことを示す。また、HL葉（LH葉）の傾きと切片の両方が、LL葉（HH葉）のものと有意差がなければ、光を変化させた葉は変化後の光条件と同じLPI依存のパターンを示し、完全な馴化が認められたことを意味する。光を変化させた葉の切片が、HH葉とLL葉の切片との間の値で、さらにそのどちらとも有意に異なる場合には、部分的な馴化が起きたことを示す。例えば、ウラジロエノキの窒素利用効率について、LH葉とLL葉の傾きはほぼ平行であるが切片は異なっていた（Fig. 3-7e）、このことは、馴化は認められるがLPIへの依存性はないことを意味する。

Table 3-2では、各光条件間で傾きと切片を比較した結果を示す。最大光合成速度について馴化のLPI依存性について検定した結果、ウラジロエノキとアカギでは馴化にLPI依存性が認められたのに対し、シマホルトノキではLPI依存性は認められなかった。

最大光合成速度の傾きについて、ウラジロエノキのLH葉とHL葉、ムニンヒメツバキのLH葉、シマホルトノキのHL葉に、完全な馴化が認められた。アカギのLH葉の最大光合成速度は、切片も傾きもHH葉よりも有意に大きく、新しい光環境における葉の値以上に馴化が起きたことを意味する（over acclimation）。

窒素利用効率について馴化のLPI依存性について検定した結果、アカギのLH葉とHL葉、ウラジロエノキのHL葉、ムニンヒメツバキのLH葉において馴化にLPI依存性が認められたが、シマホルトノキでは、HL葉とLH葉共に馴化にLPI依存性は認めら

れず、どの葉齢の葉も同じ度合いの馴化を示した。また、窒素利用効率の傾きについて、ウラジロエノキとアカギのLH葉とHL葉、ムニンヒメツバキのHL葉に、完全な馴化が認められた。最大光合成速度と窒素利用効率の切片と傾きにおいて、増加および減少の両方の光変化に対して、完全な馴化あるいはそれ以上の馴化がを示したのは、アカギのみであった。

### 3.3.4　葉の成分および形態的特性の変化

クロロフィル含量、クロロフィルa/b比、窒素含量において、ウラジロエノキのHL葉とLH葉にLPI依存性が認められた。このウラジロエノキのクロ

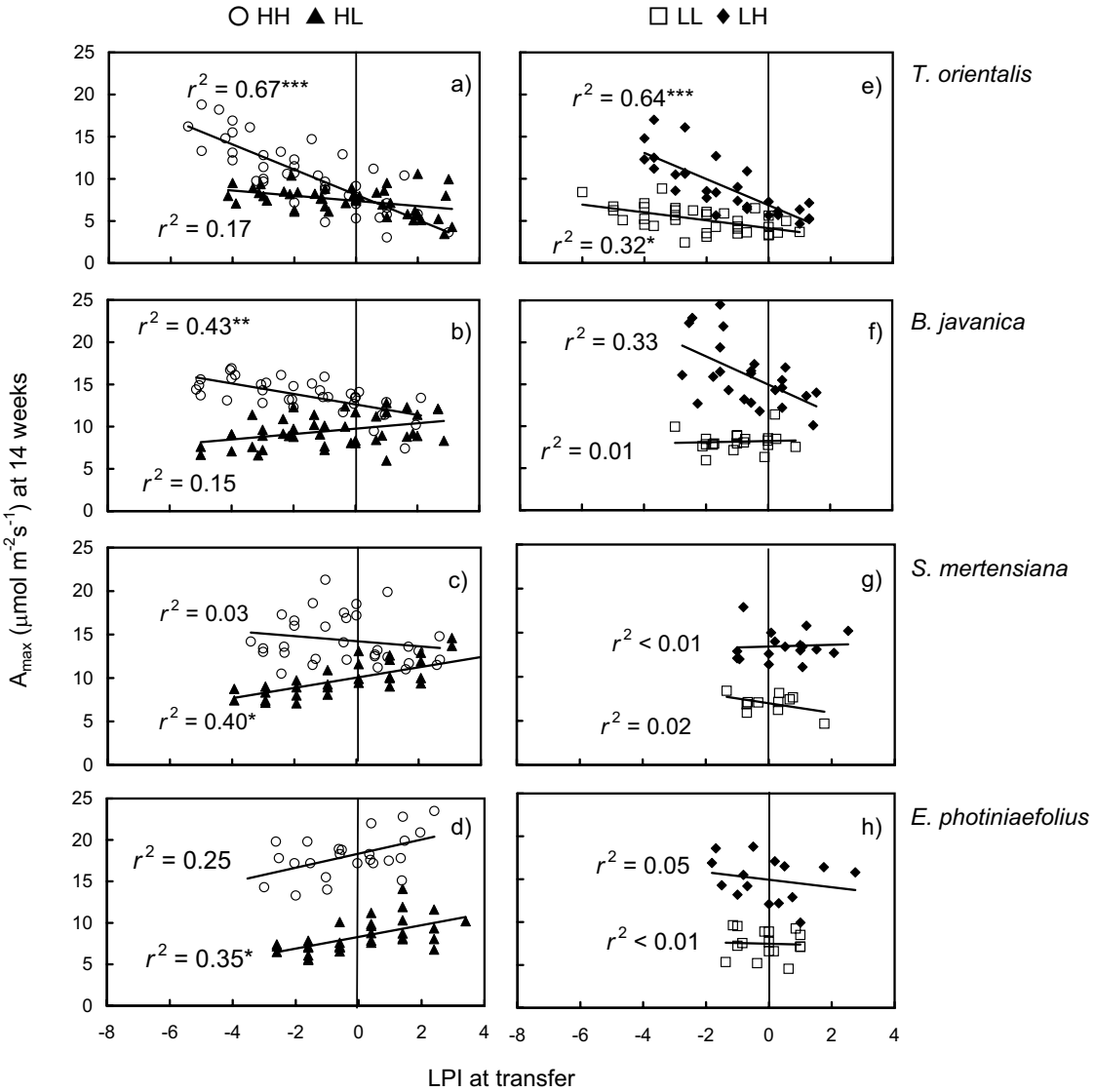


Fig. 3-6. Changes in photosynthetic capacity (Amax) with age for leaves in the four species grown in high light (HH, open circles), high to low light transfer (HL, closed triangles), low light (LL, open squares) and low to high light transfer (LH, closed diamonds). Leaf age is defined as plastochron index relative to the leaf at full expansion at the time of transfer (LPI=0). $^{*}P<0.05$; $^{**}P<0.01$; $^{***}P<0.001$. After Yamashita *et al.* (2002).

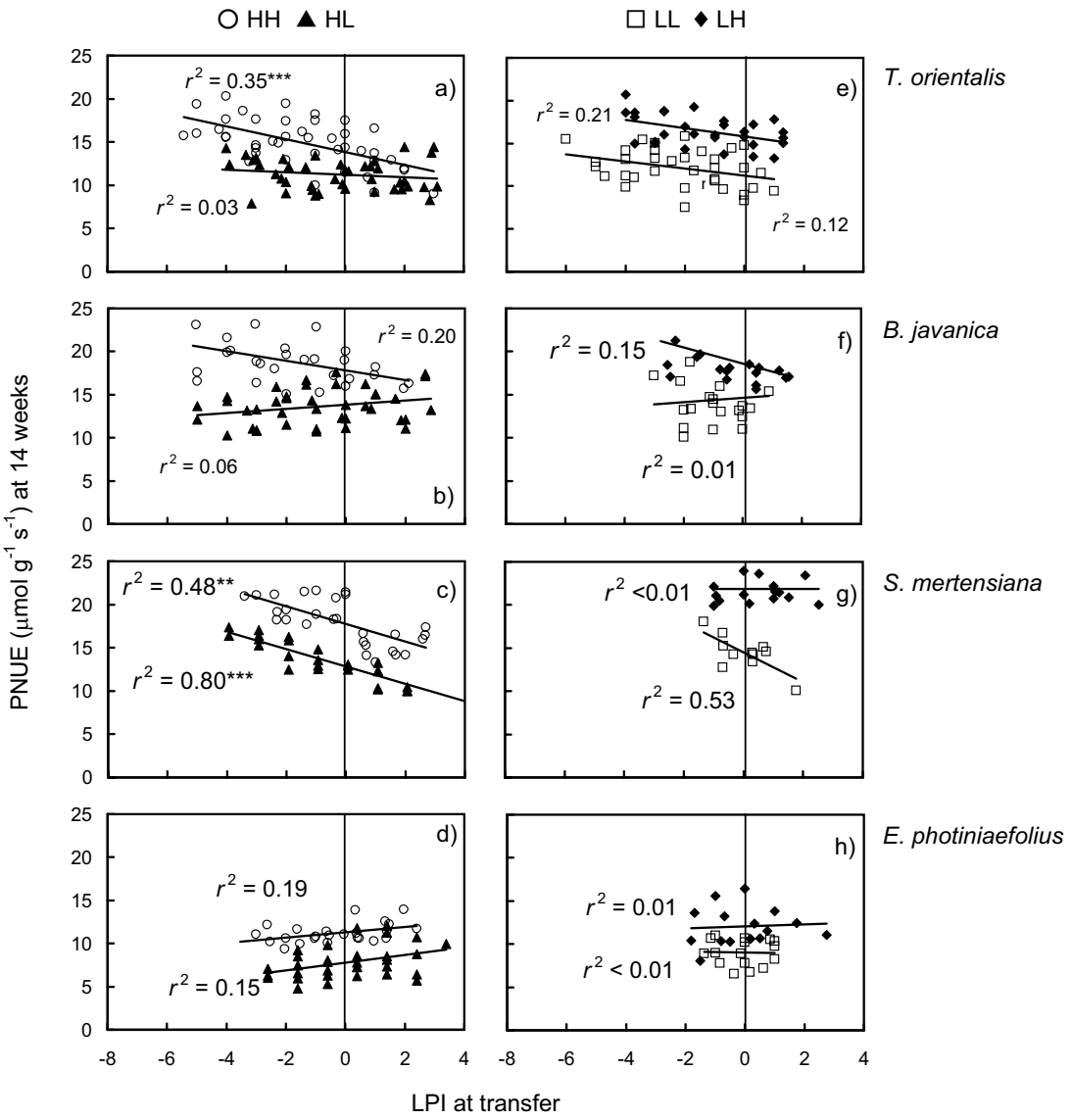


Fig. 3-7. Changes in photosynthetic nitrogen use efficiency (PNUE) with age for leaves of the four species grown in the four light treatments: HH, HL, LL and LH, defined as in Fig.3-6. Leaf age is also defined as in Fig.3-6. Asterisks represent significant levels as given in Fig.3-6. After Yamashita *et al.* (2002).

**Table 3-2.** The slope and intercept of the relationship of leaf developmental stage (LPI) at 7 weeks with photosynthetic capacity (Amax) and photosynthetic nitrogen use efficiency (PNUE) at 14 weeks (comparison of slopes). Acclimation of Amax and PNUE at 14 weeks for leaves which had a LPI=0 at 7 weeks (comparison of intercept).

| | *T. orientalis* | *B. javanica* | *S. mertensiana* | *E. photiniaefolius* |
|---|---|---|---|---|
| Amax ($\mu$mol・$m^{-2}$・$s^{-1}$) | | | | |
| slope | | | | |
| HH | -1.49 a | -0.62 b | -0.29 b | 0.85 a |
| HL | -0.31 b | 0.32 a | 0.59 a | 0.71 a |
| LH | -1.55 a | -1.67 c | 0.10 ab | -0.44 b |
| LL | -0.47 b | 0.08 a | -0.55 b | -0.09 ab |
| intercept | | | | |
| HH | 8.12 a | 12.64 b | 14.24 a | 18.35 a |
| HL | 7.39 a | 9.75 c | 10.05 b | 8.31 c |
| LH | 6.85 a | 14.97 a | 13.43 a | 14.94 b |
| LL | 4.13 b | 8.24 d | 7.00 c | 7.47 c |
| PNUE ($\mu$mol・$m^{-2}$・$s^{-1}$) | | | | |
| Comparison of slope | | | | |
| HH | -0.74 b | -0.65 b | -1.02 b | 0.31 a |
| HL | -0.14 a | 0.24 a | -0.92 b | 0.44 a |
| LH | -0.49 ab | -0.94 b | -0.01 a | 0.12 a |
| LL | -0.42 ab | 0.25 a | -1.34 b | -0.05 a |
| Comparison of intercept | | | | |
| HH | 13.84 b | 17.55 a | 17.76 b | 11.30 a |
| HL | 11.19 c | 13.84 b | 12.63 d | 7.78 c |
| LH | 15.82 a | 18.60 a | 21.86 a | 12.03 a |
| LL | 11.22 c | 14.91 b | 14.64 c | 9.00 b |

The slopes and intercepts for regressions were derived from Fig. 3-6 & 3-7. Significant differences ($P<0.05$) between treatments are indicated by different letters. After Yamashita *et al*. (2002).

ロフィル a/b 比の変化は、主にクロロフィル b の変化によるものだった。LPI=0葉において完全な馴化が認められたのは（切片の比較）、ウラジロエノキの LH 葉のクロロフィル含量、アカギの HL 葉のクロロフィル a/b 比、シマホルトノキの LH 葉の窒素含量であった（Fig. 3-8, 3-9, 3-10, Table 3-3）。アカギの HL 葉のクロロフィル a/b 比は、クロロフィル a、クロロフィル b の両方が同じ割合で変化したことによるものだった。形態的な変化では、ウラジロエノキとアカギの HL 葉、LH 葉の、SLA と葉厚において、LPI 依存性が認められた。しかしシマホルトノキでは、葉厚に LPI 依存性は認められなかった（Fig. 3-12, Table 3-4）。ムニンヒメツバキの LH 葉の葉厚を除いて、すべての樹種の LPI=0葉で、SLA と葉厚の部分的馴化が認められたが、完全な馴化が認められた樹種はなかった（Fig. 3-11, Fig. 3-12, Table 3-4）。

### 3.3.5 展開終了葉（−0.5≤LP I≤+0.5）の馴化能力

光変化時にほぼ展開が終了した葉（−0.5≤LPI≤+0.5）の生理的馴化を、馴化指数（AI）を用いて計算した。馴化指数を縦軸に、HH 葉と LL 葉の生理的パラメーターの絶対値(すなわち可塑性；横棒で示す)を横軸にした 2 次元グラフで示した（Fig. 3-13a-d）。アカギは他の種よりも、最大光合成速度と窒素利用効率の馴化指数は高かったが可塑性は低かった。さらにアカギは、最大光合成速度の馴化指数がほぼ 1 もしくは 1 を上回っていた（Fig. 3-13a, c）。最大光合成速

**Table 3-3.** The slope and intercept of the relationship of leaf developmental stage (LPI) at 7 weeks with total chlorophyll content, chlorophyll a/b ratio, and nitrogen content at 14 weeks (comparison of slopes). Acclimation of total chl. content, chl. a/b ratio, and nitrogen content at 14 weeks for leaves which had a LPI = 0 at 7 weeks (comparison of intercept).

| | *T. orientalis* | *B. javanica* | *S. mertensiana* | *E. photiniaefolius* |
|---|---|---|---|---|
| Total chl. content ($g \cdot m^{-2}$) | | | | |
| slope | | | | |
| HH | −0.05 b | −0.01 a | 0.05 a | 0.02 a |
| HL | −0.03 a | 0.01 a | 0.06 a | 0.01 a |
| LH | −0.06 b | −0.05 b | 0.07 a | −0.01 a |
| LL | −0.02 a | 0.00 a | 0.10 a | 0.06 a |
| intercept | | | | |
| HH | 0.29 c | 0.57 b | 0.73 b | 1.07 ab |
| HL | 0.75 a | 0.63 a | 0.91 a | 1.11 a |
| LH | 0.30 c | 0.66 a | 0.53 c | 0.84 c |
| LL | 0.50 b | 0.56 b | 0.69 b | 1.00 b |
| Chl. a/b ratio | | | | |
| slope | | | | |
| HH | −0.03 b | 0.00 a | −0.01 b | 0.02 ab |
| HL | 0.01 a | 0.01 a | 0.02 a | 0.02 a |
| LH | −0.06 c | −0.06 b | 0.06 a | 0.01 ab |
| LL | −0.03 b | −0.01 a | −0.03 ab | −0.01 b |
| intercept | | | | |
| HH | 2.56 a | 2.25 a | 2.60 a | 2.37 a |
| HL | 2.52 a | 2.13 b | 2.51 b | 2.05 c |
| LH | 2.51 a | 2.30 a | 2.57 a | 2.27 b |
| LL | 2.33 b | 2.16 b | 2.36 c | 2.02 c |
| Nitrogen content ($g \cdot m^{-2}$) | | | | |
| slope | | | | |
| HH | −0.06 b | −0.01 a | 0.01 b | 0.03 a |
| HL | −0.03 a | 0.01 a | 0.06 a | 0.03 a |
| LH | −0.08 b | −0.14 b | 0.01 b | −0.05 a |
| LL | −0.02 a | −0.01 a | 0.03 a | 0.00 a |
| intercept | | | | |
| HH | 0.58 b | 0.81 a | 0.80 a | 1.59 a |
| HL | 0.66 a | 0.70 b | 0.72 b | 1.09 b |
| LH | 0.44 c | 0.89 a | 0.62 c | 1.54 a |
| LL | 0.37 d | 0.55 c | 0.48 d | 0.83 c |

The slopes and intercepts for regressions were derived from Figs. 3-8, 3-9 & 3-10. Significant differences ($P < 0.05$) between treatments are indicated by different letters. After Yamashita *et al.* (2002).

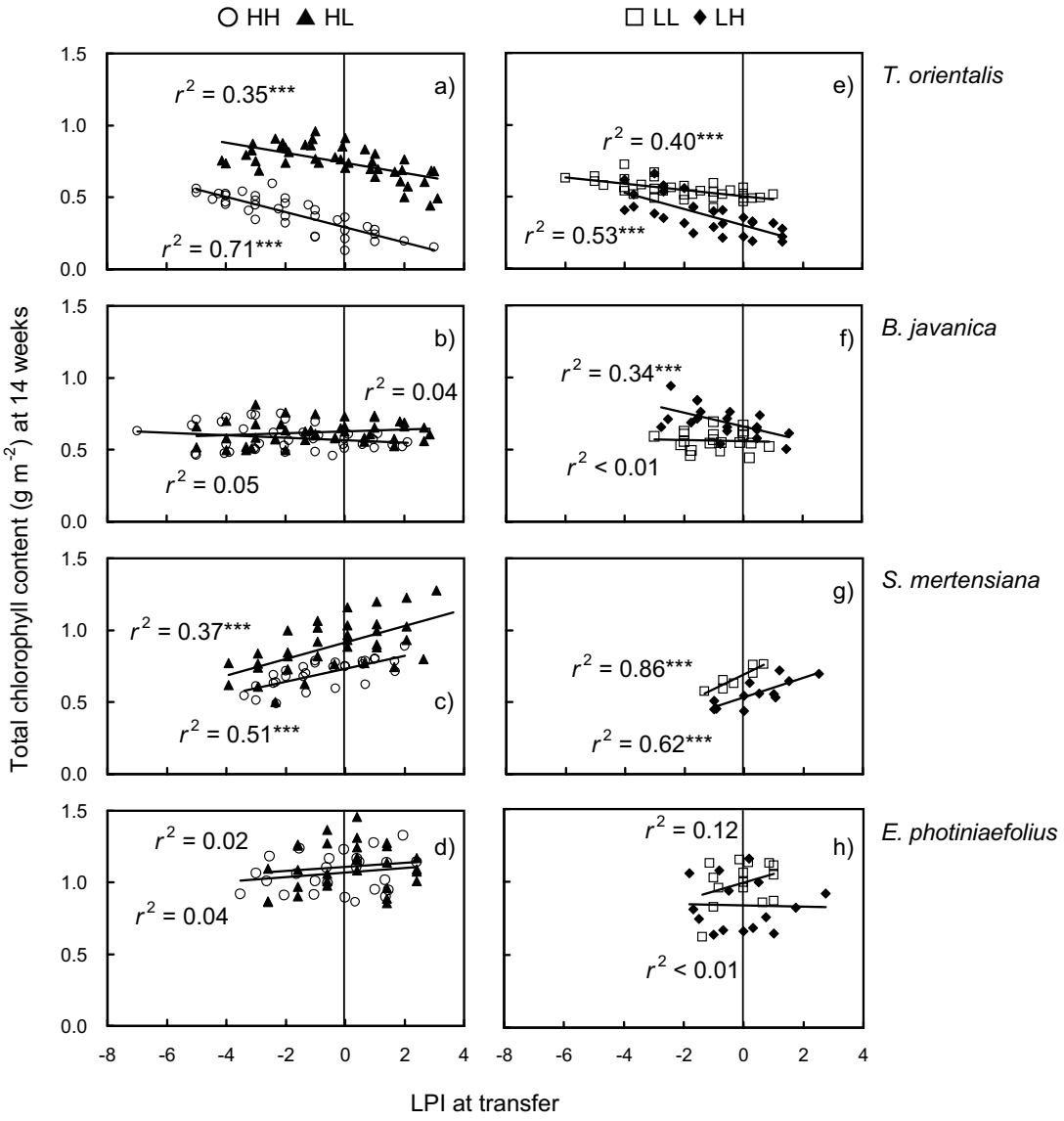


Fig. 3-8. Changes in lamina total chlorophyll content with age for leaves of the four species grown in the four light treatments: HH, HL, LL and LH, defined as in Fig.3-6. Leaf age is also defined as in Fig.3-6. Asterisks represent significant levels as given in Fig.3-6. After Yamashita *et al.* (2002).

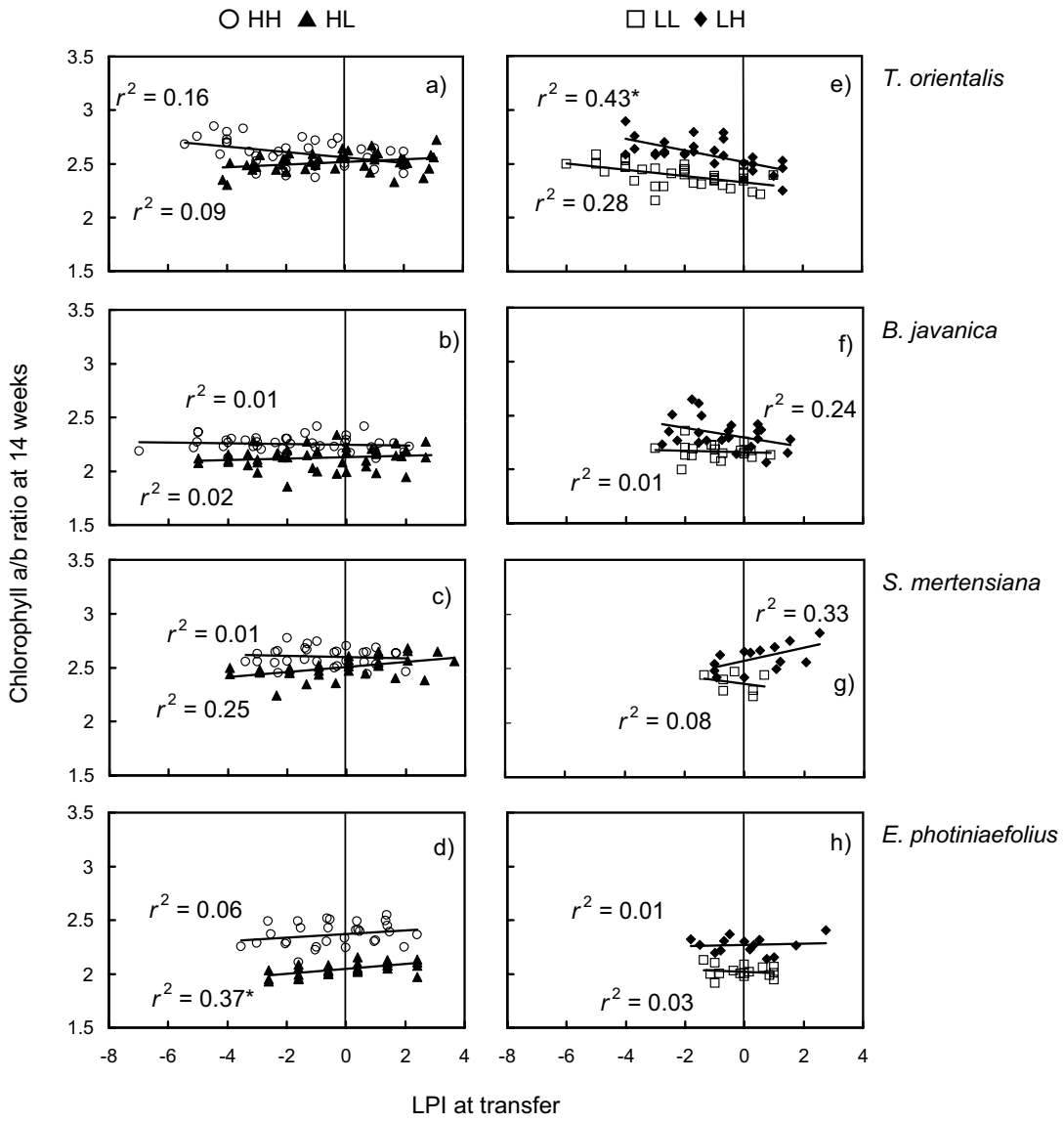


**Fig. 3-9.** Changes in chlorophyll a/b ratio with age for leaves of the four species grown in the four light treatments: HH, HL, LL and LH, defined as in Fig.3-6. Leaf age is also defined as in Fig.3-6. Asterisks represent significant levels as given in Fig.3-6. After Yamashita *et al.* (2002).

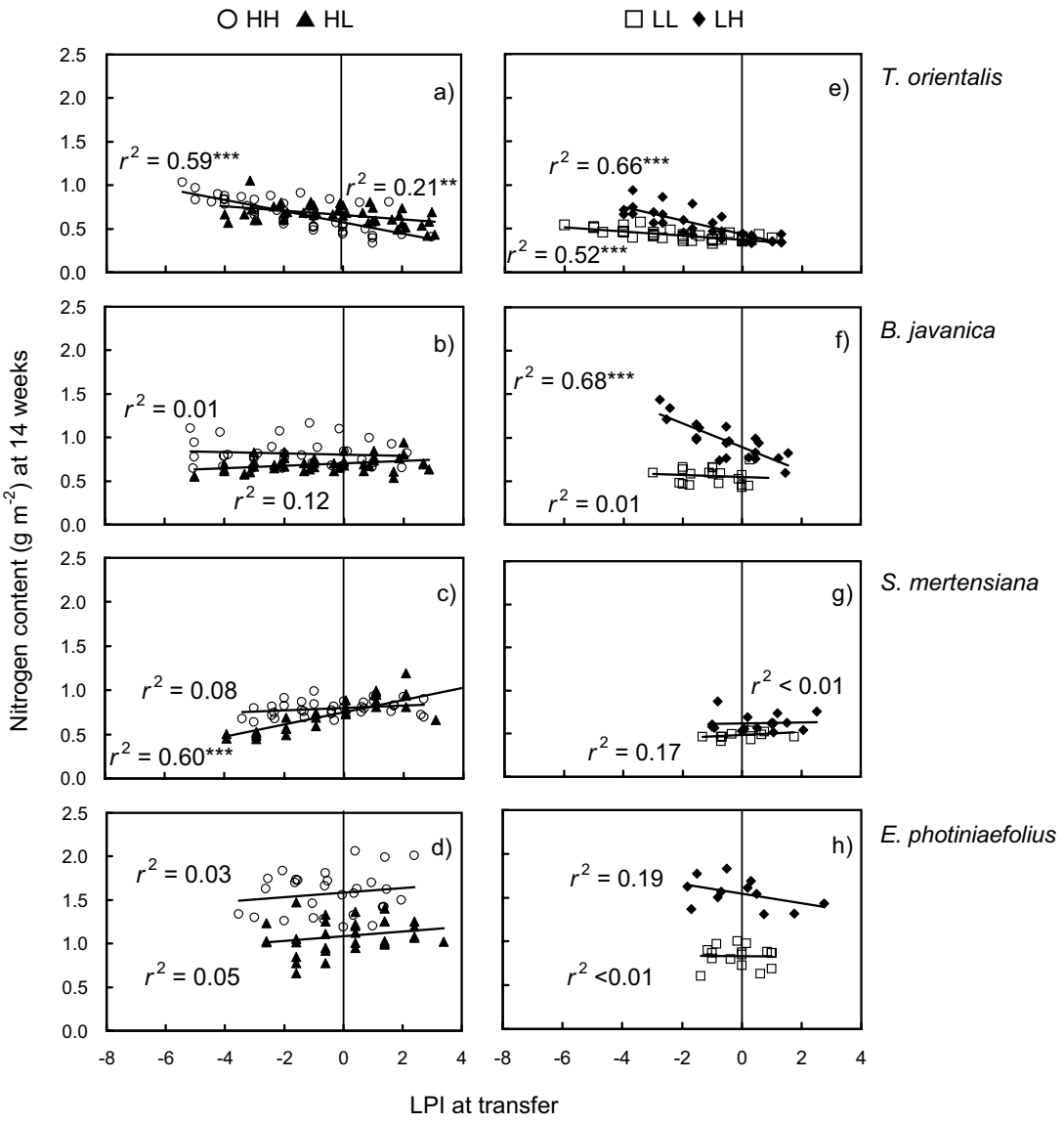


Fig. 3-10. Changes in nitrogen content with age for leaves of the four species grown in the four light treatments: HH, HL, LL and LH, defined as in Fig.3-6. Leaf age is also defined as in Fig.3-6. Asterisks represent significant levels as given in Fig.3-6. After Yamashita *et al.* (2002).

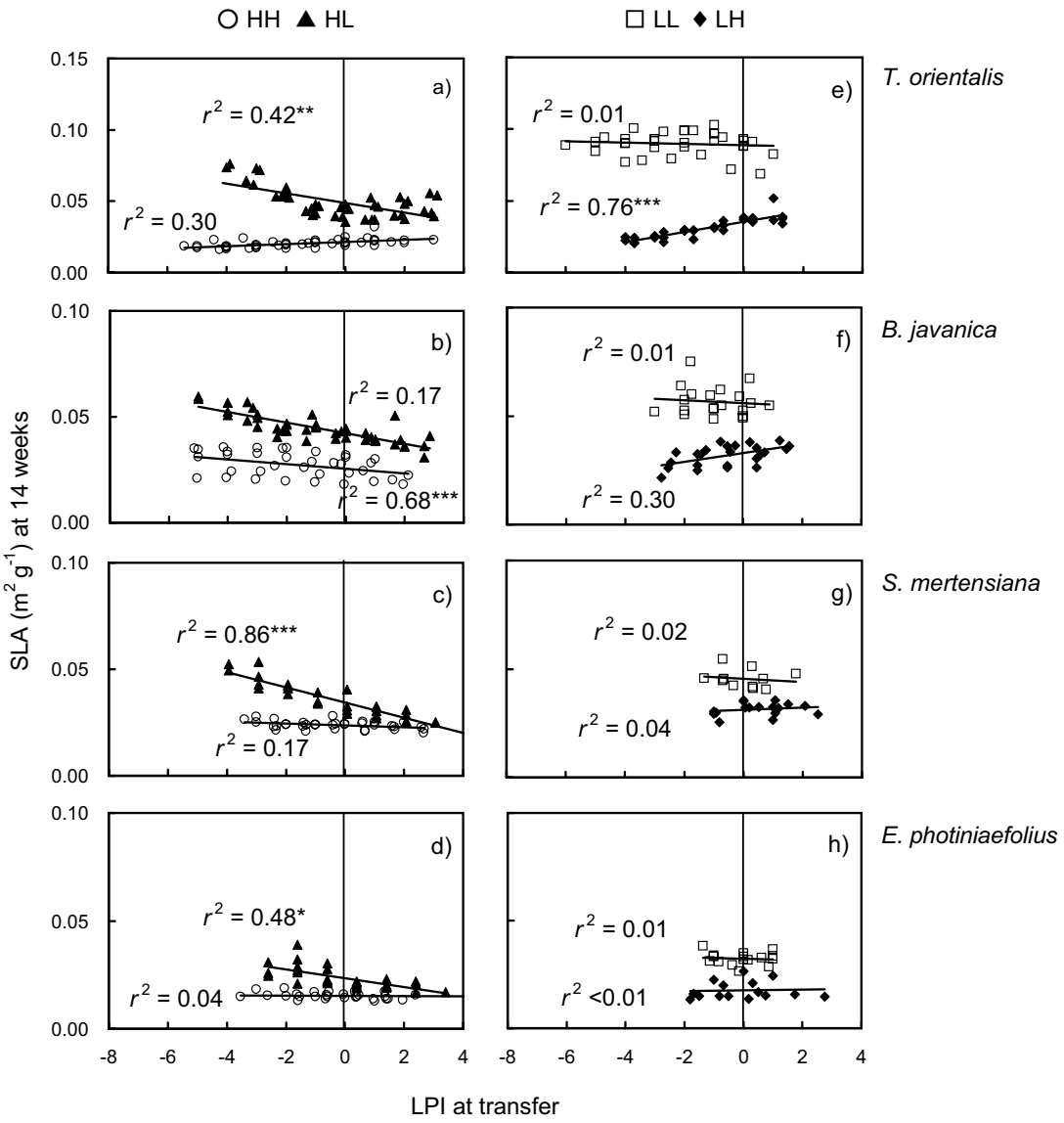


Fig. 3-11p. Changes in SLA with age for leaves of the four species grown in the four light treatments: HH, HL, LL and LH, defined as in Fig.3-6. Leaf age is also defined as in Fig.3-6. Asterisks represent significant levels as given in Fig.3-6. After Yamashtia *et al.* (2002).

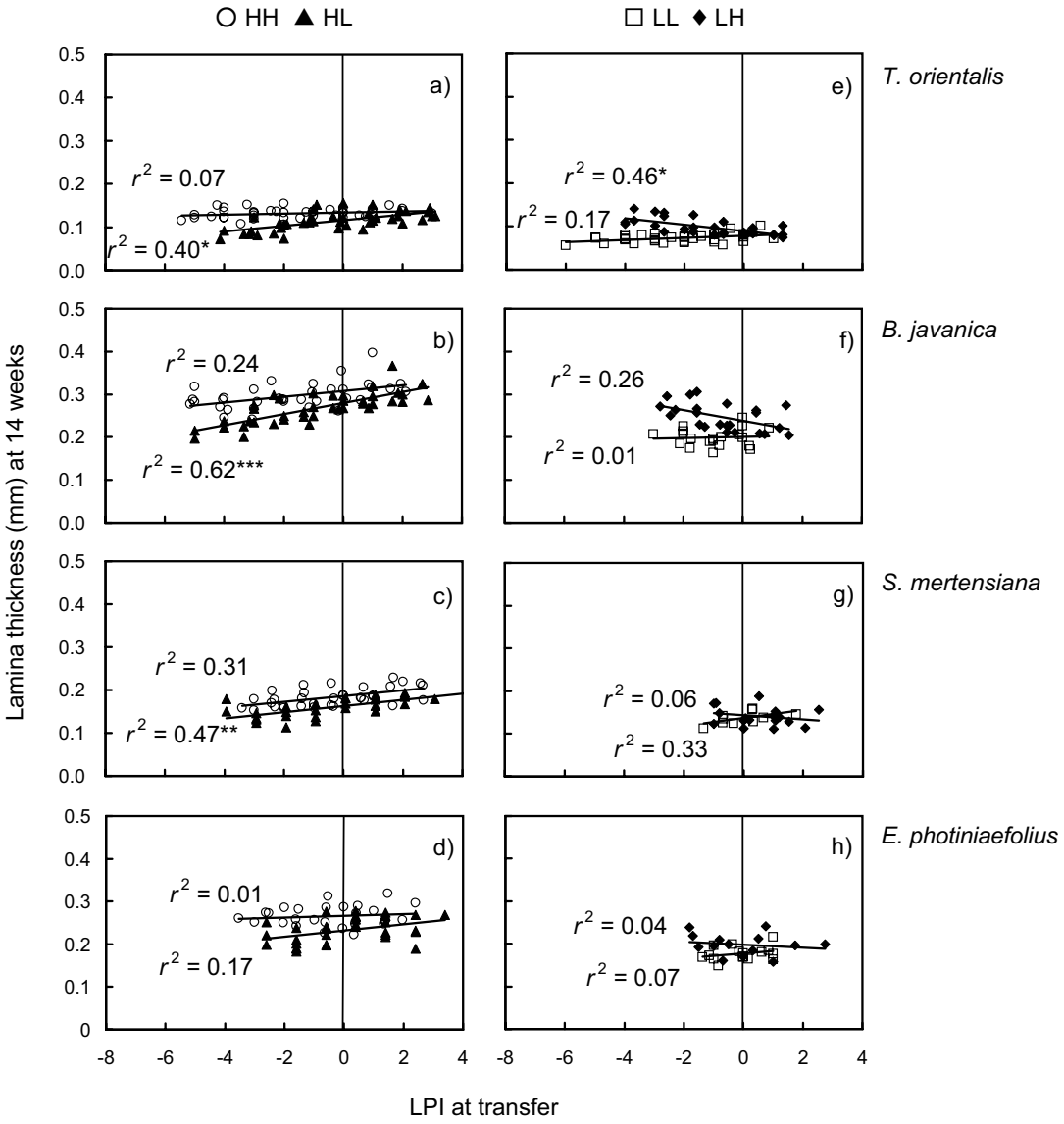


Fig. 3-12. Changes in lamina thickness with age for leaves of the four species grown in the four light treatments: HH, HL, LL and LH, defined as in Fig.3-6. Leaf age is also defined as in Fig.3-6. Asterisks represent significant levels as given in Fig.3-6. After Yamashita *et al.* (2002).

**Table 3-4.** The slope and intercept of the relationship of leaf developmental stage (LPI) at 7 weeks with specific leaf area (SLA) and lamina thickness at 14 weeks (comparison of slopes). Acclimation of SLA and lamina thickness at 14 weeks for leaves which had a LPI = 0 at 7 weeks (comparison of intercept).

| | | *T. orientalis* | *B. javanica* | *S. mertensiana* | *E. photiniaefolius* |
|---|---|---|---|---|---|
| SLA ($m^2 \cdot g^{-1}$) | | | | | |
| slope | | | | | |
| | HH | 0.001 b | −0.001 b | 0.000 a | 0.000 a |
| | HL | −0.003 c | −0.003 c | −0.004 b | −0.002b |
| | LH | 0.004 a | 0.002 a | 0.001 a | 0.000 a |
| | LL | 0.000 bc | −0.001 bc | −0.001 ab | 0.000 a |
| intercept | | | | | |
| | HH | 0.022 d | 0.025 d | 0.024 d | 0.015 d |
| | HL | 0.049 b | 0.042 b | 0.035 b | 0.023 b |
| | LH | 0.036 c | 0.033 c | 0.031 c | 0.018 c |
| | LL | 0.089 a | 0.056 a | 0.046 a | 0.032 a |
| Lamina thickness (mm) | | | | | |
| slope | | | | | |
| | HH | 0.001 b | 0.006 b | 0.007 a | 0.002 a |
| | HL | 0.007 a | 0.013 a | 0.005 a | 0.007 a |
| | LH | −0.007 c | −0.012 c | −0.005 b | −0.004 a |
| | LL | 0.002 b | 0.002 b | 0.011 a | 0.005 a |
| intercept | | | | | |
| | HH | 0.134 a | 0.306 a | 0.186 a | 0.266 a |
| | HL | 0.116 b | 0.280 b | 0.158 b | 0.232 b |
| | LH | 0.090 c | 0.239 c | 0.143 c | 0.198 c |
| | LL | 0.078 d | 0.201 d | 0.134 c | 0.177 d |

The slopes and intercepts for regressions were derived from Figs. 3-11 & 3-12. Significant differences ($P < 0.05$) between treatments are indicated by different letters. After Yamashita *et al*. (2002).

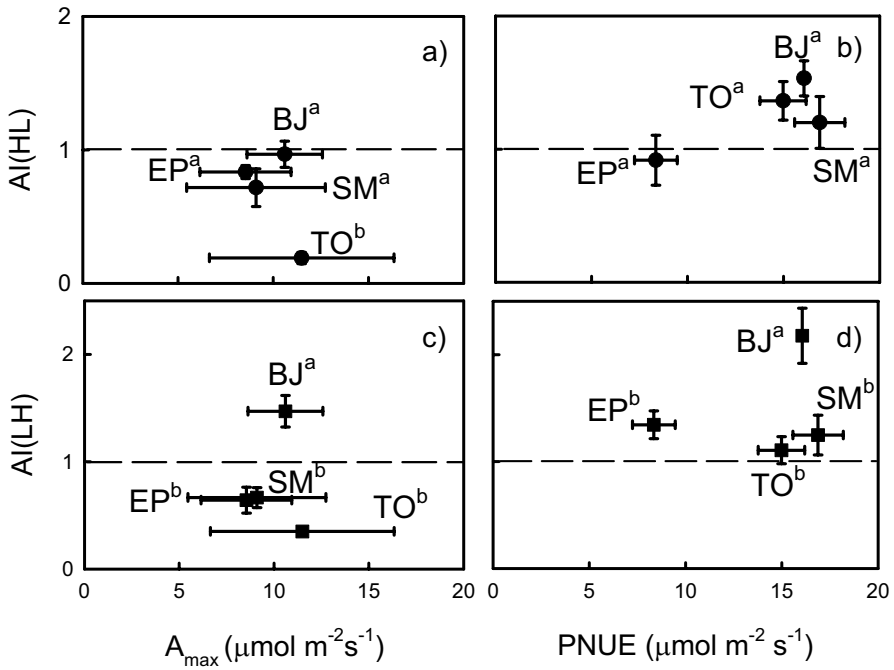


**Fig .3-13.** The relationship between plasticity and acclimation index (AI) of two parameters of LPI=0 leaves in two transfer treatments (HL= high to low light, and LH=low to high light) . The two parameters are (a, c) Amax, (b,d) PNUE. Plasticity is shown by the width of the bar on x-axis defined by the values of LL and HH. The Acclimation Index (mean ± 1 SE, plotted at the average of HH and LL) indicates the degree of acclimation transfer leaves from H to L (upper panels) and L to H (lower panels) exhibited. For example, AI=1 in HL means transfer leaves have achieved values identical to LL leaves after 7 weeks. Significant differences ($P < 0.05$) in AI among species are indicated by different letters. Species abbreviations are TO: *T. orientalis*, BJ: *B. javanica*, SM: *S. mertensiana*, EP: *E. photiniaefolius*. After Yamashita *et al.* (2002).

度において、パイオニアのウラジロエノキは高い可塑性を示したが、馴化指数は低かった。すべての樹種において、HL 葉と LH 葉の窒素利用効率はほぼ 1 もしくは 1 を上回っており、新しい環境に完全に馴化していることが示唆された（Fig. 3-13b，d)。

### 3.3.6　光変化後の成長

光変化後すべての樹種において、相対成長率、純同化率、葉面積比に有意な変化が認められた。各樹種について異なる光条件間の比較を行ったところ、相対成長率は LH 条件のウラジロエノキとアカギ、HH と LH 条件のムニンヒメツバキとシマホルトノキにおいて最も高かった（Table 3-5)。ウラジロエノキの HL 条件の相対成長率は、LL 条件よりも有意に低かった。しかし他の樹種では、HL と LL 条件の間に有意差は認められなかった。HL 条件のウラジロエノキは、全葉面積の増加が最も大きく、光の減少に対して葉の展開という個体レベルの反応をしたものと考えられる。一方シマホルトノキの全葉面積は、各光条件の間に有意差が認められなかった。ウラジロエノキの純同化率は、LH 条件において最も高かったが、他の樹種は LH 条件と HH 条件の間に有意差は認められなかった。したがって、ウラジロエノキの LH 条件における高い相対成長率は、葉面積比の変化というよりもむしろ純同化率の変化によるものと推察される。葉面積比は、すべての樹種について LL 条件で最も高かったが、ムニンヒメツバキとシマホルトノキでは、HL と LL 条件の間に有意差は認められなかった。

**Table 3-5.** Relative growth rate (RGR, $g \cdot g^{-1} \cdot d^{-1}$), net assimilation rate (NAR, $g \cdot cm^{-2} \cdot d^{-1}$) total leaf area (TLA, $cm^2$), and leaf area ratio (LAR, $cm^2 \cdot g^{-1}$) shown by the four species. Means are shown for n = 6 seedlings.

| | *T. orientalis* | *B. javanica* | *S. mertensiana* | *E. photiniaefolius* |
|---|---|---|---|---|
| RGR | | | | |
| HH | 0.027 b | 0.055 b | 0.052 a | 0.027 a |
| HL | 0.011 c | 0.025 c | 0.026 b | 0.009 b |
| LH | 0.063 a | 0.065 a | 0.055 a | 0.035 a |
| LL | 0.027 b | 0.030 c | 0.014 b | 0.013 b |
| NAR | | | | |
| HH | 0.00030 b | 0.00035 a | 0.00033 a | 0.00049 a |
| HL | 0.00004 c | 0.00009 b | 0.00011 b | 0.00007 b |
| LH | 0.00051 a | 0.00034 a | 0.00033 a | 0.00042 a |
| LL | 0.00006 c | 0.00008 b | 0.00005 b | 0.00009 b |
| TLA | | | | |
| HH | 2572 b | 2096 a | 416 a | 157 a |
| HL | 3823 a | 988 b | 189 bc | 152 a |
| LH | 2482 b | 1112 b | 286 ab | 146 a |
| LL1 | 939 b | 396 c | 68 c | 103 a |
| LAR | | | | |
| HH | 90 c | 155 c | 160 b | 55 c |
| HL | 287 b | 282 b | 242 a | 125 ab |
| LH | 123 c | 193 c | 166 b | 84 bc |
| LL | 498 a | 372 a | 276 a | 149 a |

Differences between treatments and among species were significant at $P < 0.05$.
Letters show significant differences among treatments for each species, after ANOVA and Scheffe's test. After Yamashita *et al.* (2002).

### 3.4 考察

#### 3.4.1 陽葉と陰葉の可塑性

HH 葉と LL 葉の最大光合成速度の可塑性は、葉齢に依存していた（Fig. 3-4）。ここで用いる可塑性とは、一定の強光もしくは弱光で出現し展開した葉の特性の違いを示す。パイオニアあるいは耐陰性の低い樹種では一般に、葉の展開速度や光合成能力の可塑性が高いと言われている（Bazzaz and Carlson 1982, Chabot and Hicks 1982, Givnish 1988, Strauss-Debenedetti and Bazzaz 1991）。しかし、SLA や葉の吸光度、葉の窒素含量や葉の配置パターンなどの特性において、耐陰性の高い樹種のほうが可塑性が高いという報告もある（Teskey and Shrestha 1985, Abrams and Kubiske 1990, Lei and Lechowicz 1990, Kubiske and Pregitzer 1996）。そのため高い可塑性は、必ずしもある特定の遷移段階の樹種に当てはまるとは限らないといえる。むしろ、ある特性においては遷移初期樹種で高く、別の特性においては遷移後期樹種のほうが高いこともありうる。

本研究では、可塑性の違いがそれぞれの樹種の遷移段階によって異なるのみではなく、各樹種の葉の展開段階の違いによっても異なることを明らかにした。HH 葉において、遷移中期樹種のアカギとムニンヒメツバキの葉齢と最大光合成速度との関係は類似していた。一方、パイオニアのウラジロエノキと遷移後期樹種のシマホルトノキは、それとは違うパターンを示し、ウラジロエノキでは展開終了に近い葉で最大光合成速度が高く、その後は葉齢の増加と共に減少したが、シマホルトノキでは葉の展開終了後も最大光合成速度は増加し続け、実験終了までに減少は認められなかった。パイオニアが遷移後期樹種よりも可塑性が高い現象は、ちょうど展開が終了した葉もしくはそれより若い

葉においてのみ認められた（LPI≤0）。より年取った葉においては（LPI＞＞0）、可塑性はシマホルトノキの方が、ウラジロエノキよりも高かった。遷移中期樹種のアカギとムニンヒメツバキの葉の可塑性は、展開が終了してから約20日経過後に最大となった。これらの結果から、陽葉と陰葉の可塑性は、葉の生理的活性がピークを向えるタイミングが樹種によって異なるということに、強く依存していると考えられた。したがって、以前行われたいくつかの研究における可塑性の違いも、実験に用いた葉の展開段階の違いと関係している可能性があると思われる。

### 3.4.2　葉の生理的成熟のタイミングとその生態的意義

一般に寿命の短い葉は寿命の長い葉に比べて、葉の展開速度が速く、葉の光合成能力や窒素含量は高いが構造的に弱く、養分が豊富であるために被食に遭いやすいと言われている（例えばChabot and Hicks 1982, Reich *et al.* 199, Coley and Kursar 996, Kikuzawa and Ackerly 1999）。おそらく、被食などのストレスに対する耐性と資源の増加に対する速い反応との間には、トレードオフがあるのであろう（Chapin 1980, Mulkey *et al.* 1993）。ウラジロエノキの葉の展開速度の速さと、若い葉における光合成能力の高さは、強光における個体レベルでの炭素獲得を増加させ、被食による葉の欠損や（Coley and Kursar 1996, Moles and Westoby 2000）、自己被陰による同化量の減少（Hikosaka *et al.* 1994, Ackerly and Bazzaz 1995）を補うのに貢献していると考えられる。一般に遷移後期樹種は、低い成長量、長い葉の寿命、被食防御機能への高い資源配分など、光条件の悪い林内での生存においてパイオニアよりも有利な特性をもっていると言われている（Augspurger 1984, Popma and Bongers 1988, Reich *et al.* 1992, Kitajima 1994）。本研究のシマホルトノキのように光合成能力の発達が遅い樹種は、delayed greeningとして定義されている（Kursar and Coley 1992a, b, Miyazawa *et al.* 1998）。遷移後期樹種は、新しい葉を早く展開することができず、パイオニアや遷移中期樹種よりも長い間葉を保持しなくてはならないために、葉の防御機能が完成するまで生理的成熟を遅らせることで、葉の被食による欠損を最小限にしていると考えられる。

### 3.4.3　遷移前期および中期樹種の馴化

光環境の変化に対する生理的馴化能力の違いは、個体の成長量に影響を及ぼしており、その違いは各樹種の遷移段階と関係があった。光環境の変化に対してウラジロエノキの展開終了葉（LPI≥0）は、最大光合成速度、クロロフィル含量、クロロフィルa/b比、窒素含量、葉厚において変化が最も小さかった（Fig. 3-6, 3-8, 3-9, 3-10, 3-12）。しかし馴化の程度は、展開途中だった若い葉において有意に高く、LPI依存性が認められた（Table 3-2, 3-3, 3-4）。特にウラジロエノキのLH葉の高い純同化率は、若い葉の同化量の高さを示唆している。このように、新しい環境に適応した葉を速く展開して古い葉に置き換えることは、個体レベルの馴化として有効な手段と思われる（Newell *et al.* 1993, Lovelock *et al.* 1994, Yamashita *et al.* 2000）。しかし、ウラジロエノキを強光から弱光に移した時には（HL条件）、相対成長率はLL条件よりも低かった（Table 3-5）。このことは、展開が終了した古いHL葉が弱光に見合うよう生理的性質を調整できなかったことを示唆している。ウラジロエノキは弱光へ移行後に葉面積の著しい増加が認められたが、炭素収支を維持するのに十分ではなかったものと考えられる。

同じような結果は、Huante and Rińcon（1998）の研究でも報告されており、10種の熱帯性樹種の中で成長の速い樹種は、強光から弱光へ移した際の相対成長率が最も小さかった。彼らは、中間的な成長量である樹種が光変化後に高い馴化能力を示したことを指摘し、そのような性質をもつ樹種であるマメ科ジャケツイバラ属の*Caesalpinia eriostachys*が、個体数も豊富で特に撹乱された場所を中心に広く分布していると報告している。本研究においても遷移中期樹種のアカギとムニンヒメツバキは、光変化に対する馴化能力が高く、また相対成長率も高かった。在来樹種と比べてアカギは、展開が終了した古い葉のみではなく、展開途中の若い葉においても生理的形態的馴化能力が高かった。光環境の増加と減少の両方に対するアカギの高い馴化能力は、台風による森林の大規模な撹乱が起きる小笠原諸島の森林の環境に、生来的に適応できる性質を持っていたことを示唆している。

### 3.4.4　遷移後期樹種の馴化

遷移後期樹種であるシマホルトノキの馴化は、新しい葉を展開することよりもむしろ古い葉の生理的性

質の馴化に依存していた（Table 3-5）。光の増加と減少の両方の変化に対してシマホルトノキは、最大光合成速度、窒素利用効率、クロロフィル含量、クロロフィル a/b 比、窒素含量、葉厚のすべてにおいて、馴化に LPI 依存性は認められなかった（Table 3-2，3-3，3-4）。他の遷移後期樹種を用いた研究では、*Abies amabilis* を強光から弱光に移した際に、光合成能力、呼吸、窒素含量、クロロフィル含量が、どの葉齢においても同じであったことが報告されている（Brooks *et al.* 1994）。したがって、これらの樹種では光獲得と炭素固定との間の生化学的バランスを維持するために、1枚の葉あるいは複数の葉の間で窒素の再分配を効率よく行える能力をもっていると考えられる（Field 1983, Evans 1989）。光が減少する場合には、おそらく弱光に適応した葉を新しく展開するという個体レベルでの反応よりも、個葉レベルでの生理的馴化のほうが、個体の生存にとって有利であると考えられる。

### 3.4.5　馴化能力と葉の展開速度

展開が終了した葉の馴化能力が高い樹種は、葉の展開速度が遅いという傾向があった。例えば、パイオニアのウラジロエノキと比較して、遷移後期樹種のシマホルトノキの弱光に移した LPI=0葉において高い生理的馴化能力が認められたが、葉の展開速度は最も遅かった（Table 3-1，Fig. 3-12a）。葉の寿命が長い樹種では、おそらく一生の間に光変化を経験する機会が多く、光変化に対する古い葉の高い馴化能力は、炭素獲得や成長を維持するのに重要と考えられる。同様の結果が、熱帯雨林に生育する2樹種について報告されており（Kursar and Coley 1999）、葉の寿命の長い亜高木種 *Ouratea lucens* は、光の増加に対して古い葉の馴化能力は高かったが、個体レベルの成長は低かった。一方、葉の寿命の短い低木種 *Hybanthus prunifolius* は、個葉の馴化能力は低かったが、新しい環境に適応した葉をすばやく展開したと報告されている。

### 3.4.6　葉の形態特性の馴化

本研究では、LPI＝0葉の SLA の馴化はすべての種において認められたが、それは必ずしも葉厚の増加とは連動していなかった（Table 6-4）。これらの結果は、SLA の変化は葉内における炭水化物もしくは他の貯蔵成分の蓄積、あるいは細胞壁の肥厚によって起きる可能性があることを示唆している。同様に光変化に伴う葉厚の変化は、必ずしも光合成の馴化能力とは関係がなかった。例えば、ムニンヒメツバキの LH 葉では葉厚の変化はなかったが最大光合成速度は増加し、またクロロフィル含量、クロロフィル a/b 比、窒素含量、SLA の有意な変化が認められた（Table 3-2，3-3，3-4）。一方で、ウラジロエノキの HL 葉では、葉厚は有意に変化したが、最大光合成速度とクロロフィル a/b 比は変化しなかった。Chazdon and Kaufmann（1993）も同様に、耐陰性のある *Piper arieianum* は、葉の構造において高い可塑性を示したが、光合成能力においては可塑性が低かったことを報告している。また Björkman（1981）は、光の増加に対して上部葉肉細胞の延長や細胞の数の増加という解剖学的変化は観察されるが、光合成能力の増加は葉内の RuBP カルボキシラーゼや電子伝達系の増加など生化学的変化が主な要因であり、高い馴化能力をもつ植物は、様々な光に対する葉面積もしくは葉重量あたりの生化学的変化が一定であること示唆している。これらの結果から、葉の光合成能力の馴化には、葉厚の変化のような葉の解剖学的変化と葉内の生化学的変化の両方が相互に関与しており、また葉の解剖学的特性が決定される時期によっても異なると考えられる（Koike *et al.* 1997）。個葉レベルの馴化に対する生化学的な変化と解剖学的な変化の意義について、さらなる研究が必要である。

### 3.4.7　結論

本研究（Yamashita *et al.* 2002）は我々が知る限り、葉齢の異なる葉の馴化能力と各樹種の遷移段階との関係について調べた最初の研究である。展開が終了した葉の光変化に対する光合成反応について調べた結果、馴化と可塑性との間にトレードオフの関係があることが示唆された。遷移初期樹種のウラジロエノキの若い葉にみられた高い生理的可塑性と高い葉の展開速度は、林冠ギャップでの成長と生存にとって有効であると思われる。一方、遷移後期樹種のシマホルトノキは葉の展開速度が遅く、古い葉の馴化能力が高く、葉の生理的可塑性が低かった。これらの特性は、林冠の閉鎖などによる光環境の減少に対して、呼吸や最大光合成速度の低下による生理的能力の制御を速くさせることに貢献し、遷移初期樹種に比べて林内のような暗い光環境への適応に有利であると考えられる。

遷移中期樹種の特に外来種であるアカギは、葉の可塑性は中間的であったが、光の増加および減少の両

方に対して高い馴化能力をもち、さらに葉の展開速度も速かった。第2章の実験で、アカギの侵入成功の要因として、弱光から強光への光環境の変化に対する光阻害からの早い回復と、強光に適応した葉を早く出せるという馴化能力の高さ、さらに台風による大規模な森林の撹乱によってもたらされる林冠ギャップの形成が、この種の侵入成功に影響を及ぼしたのではないかと考察した。第2章と本章の結果を総合して、アカギは光の増加と減少という変動する光環境に対する適応力を備えており、それが小笠原に同所的に生育する在来樹種よりも高いことが明らかとなった。Davis ら（2000）は、一定の環境条件下よりも変動する環境条件下において、在来植物群集への外来植物の侵入成功は高くなるという仮説を提唱した。本研究で得られた結果はこの仮説を支持するものであり、一定の光条件における各樹種の反応は、変動する環境で生育する植物の本当の能力を示しているのではないのである。今後、さらに侵入成功の要因を解明するには、生来的に備え持つ生理的特性に加えて、実際のフィールドにおける被食や菌害からの防御機能との相互作用を調べる必要がある。

## 第4章　総合考察

### 4.1　小笠原諸島におけるアカギの侵入成功要因

外来種による植物群落の変化は、その種がもつ生活史特性や生理特性がその地域の環境条件に適合した場合に加速されると言われている（Hobbs and Huenneke 1992, Horvits *et al.* 1998）。小笠原の場合、① 閉鎖林内で大量の実生バンクの存在（Yamashita *et al.* 2003）、② 光環境の変化に対する高い馴化能力 Yamashita *et al.* 2000, 2002）、③ 台風による森林の大規模な撹乱、という条件の組み合わせが、アカギの林冠ギャップでの優占および在来樹種の更新場所の占拠を可能にしたのではないかと考えられる。本研究により、幅広い生理的特性をもち、なおかつ耐陰性のある植物が、在来植生への侵入に成功する可能性があることが示唆された（Fig. 4-1）。

林内での生存と林冠ギャップへの反応との間には、トレードオフがあると言われており（例えば Bazzaz 1996, Kitajima 1996）、アカギのもつ林内での生存率の高さと光環境の向上に対する高い馴化能力は、一般的な組み合わせではない。しかしながら、同じようなことが、南アメリカの外来種である *Sapium*

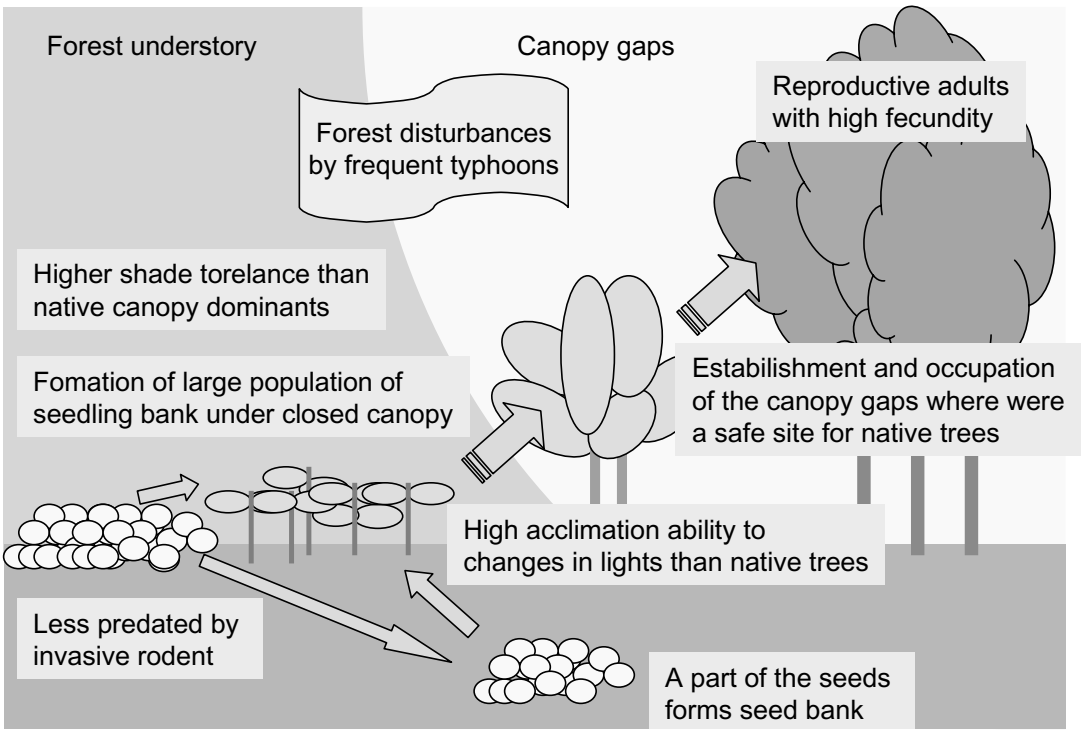


**Fig. 4-1.** The factor for invasion success of *B. javanica* into the Bonin Islands.

*sebiferum*（Chinese tallowtree、シラキ属、トウダイグサ科）においても報告されており、この樹種は林内における耐陰性が高いことに加え、明るいところでも成長が速いという（Jones and McLeod 1990, Wall and Darwin 1999）。アカギは林内で実生が定着し、林冠ギャップが形成された際に高い馴化能力によりすばやく適応できるために、在来樹種に比べて早く成長し、繁殖サイズにまで達することが可能であると考えられる。これらの特性に加えて、送粉者として特定の生物を必要としないことが（Yamashita and Abe 2002）、繁殖に制限がかからずに、この種が移入からわずか100年余りの数世代の個体群において、侵入成功を果たしたことにつながったと考えられる。

さらに、在来優占樹種のシマホルトノキの種子が、外来種のクマネズミによる被食率が高いことも、シマホルトノキの更新を妨げ、アカギの実生の優占をさらに有利にするのに貢献していることが報告されている（Yamashita *et al.* 2003）。これら２種の外来種の作用によって、小笠原の在来樹種が減少しているというのは、外来種同士の相互作用が、在来の生態系に加速的にインパクトを与えている１つの例といえる。

外来種の侵入成功要因について理解するためには、実際に侵入している場所におけるニッチの競合を考慮に入れて、外来種のもつ特性（生活史特性や生理生態的可塑性）とその場所の環境（光、水、養分条件など利用可能な資源の存在や撹乱の有無など）が、どのような相互作用をもつかを調べることが必要である。このようなアプローチをとることによって、外来種の生態系への将来的なインパクトがより正確に予測できると考えられる。

### 4.2　アカギの繁殖抑制と在来樹種の保全対策

アカギの繁殖抑制および在来樹種の保全には、繁殖個体のほとんどはギャップの個体もしくは林冠に達する個体であることから、特にギャップでのアカギの駆除を重点的に行うことが必要である。一方、落下種子の一部は埋土種子化するために（Yamashita *et al.* 2003）、土壌中のすべての種子を消失させるためには２～３年以上種子散布を停止させる必要がある。また、アカギは地上部が刈り取られると萌芽再生してしまうため、確実な枯殺方法の確立が必要である。現在、環状剥皮や萌芽抑制剤などを用いた枯殺方法が検討されている。

アカギが小笠原の森林生態系に侵入してから約100年が経っており、すでに森林生態系の一部となりつつあるため、アカギの駆除および在来樹種の保全事業の実行にあたっては、他の希少種、在来種を損なうことのないよう、周辺の環境や動植物への影響を十分調査した上で、慎重に計画をたてる必要がある。駆除対策については、島全域を対象とするのは困難であり、かえって森林を荒らすことになりかねない。したがって、アカギの優占度や在来樹種の分布、土地の利用形態などをもとに、アカギを駆除する地域としない地域との区画わけをおこない、さらに駆除した場所において積極的な在来樹種の育成をおこなう総合的な森林管理が必要である。

一度ある種が侵入に成功すると新たに別の種の侵入定着を促進し、相乗効果となってより多大なインパクトを在来生態系へ及ぼすことが報告されている（Simberloff and Holle 1999）。現在は、生態系にそれほど影響を与えていない生物であっても、将来移入してくる植物の送粉者や種子散布者となって繁殖を助けたり、病原菌の宿主となり在来の生態系を破壊してしまう可能性があるからである。このわずか100年余りの間におこった小笠原の森林の変貌は、もともと天敵が存在しない競争のない環境で進化してきたという生態系の脆弱性に加え、このような外来種同士の作用によって加速度的に早まった可能性がある。現在小笠原には動植物あわせて数多くの外来種が侵入しており、個々の外来種の生態特性および在来生態系へのインパクトを研究するのと同時に、それらの相互作用についても解明する必要がある。

### 謝　辞

本研究を遂行するにあたり、多くの方々から御指導、御支援をいただいた。独立行政法人森林総合研究所植物生態研究領域チーム長（前生産技術部更新機構研究室長）の田中信行博士には、筆者が更新機構研究室所属中に本研究への参画の機会と御指導を頂いた。樹木生理研究室長の石田厚博士には、本研究に対して終始様々な御指導、御支援を頂いた。植物生態研究領域長（現温暖化影響研究担当コーディネータ）の石塚森吉博士、森林植生研究領域長（現三重大学生物資源学研究科教授）の斎藤昌弘博士、北海道支所森林育成グループ長の河原孝行博士、針葉樹長伐期チーム長（現森林植生研究領域長）の田内裕之博士には、意義ある研究の機会を与えて頂き、常に暖かい御指導を頂いたことを、深く感謝する。

北海道大学大学院農学研究科森林動態学分野（本務：北方生物圏フィールド科学センター）小池孝良教授（現北海道大学農学部森林科学科教授）、東京都立大学大学院（現首都大学東京）理学研究科植物生態研究室の可知直毅教授、北海道大学大学院農学研究科植物機能開発分野（現生物機能化学科）の大崎満教授、北海道大学大学院農学研究科木材生物学分野の船田良教授（現東京農工大学共生科学技術研究院教授）、北海道大学大学院農学研究科森林動態学分野（本務：北方生物圏フィールド科学センター）植村滋准教授には、本論文の作成に多大な御指導を頂いた。

東京都小笠原村母島の星義男氏には、試験地での野外データの収集にあたって、多大なご協力を頂き、効率的に調査を進める上で大変お世話になった。小笠原総合事務所国有林課の歴代課長らをはじめ、国有林課の職員の方々には、現地調査での多大な便宜を図って頂いた。小笠原野生生物研究会理事長の安井隆弥氏、同研究会の湯村文子氏、マーセル・クナップ氏、東京都小笠原村の延島冬生氏の各氏には、調査遂行に対し、大変お世話になり深く感謝する。

森林総合研究所の加茂皓一博士、牧野俊一博士、末吉昌宏博士、九島宏道氏、安部哲人氏、田中浩氏、柴田銃江博士、八木橋勉博士（現独立行政法人国際農林水産業研究センター）、椎名昭子氏、小池信哉氏、酒井昭子氏、宇都木玄氏、阿部真博士、坂本由貴子氏、米澤亜紀子氏、村田久美氏には、数々のご支援とご協力を頂いた。東京大学大学院農学生命科学研究科の鷲谷いづみ教授をはじめ研究室の方々には、度々セミナーへの参加の機会を頂き、活発な議論を通して保全生態学的見地から本研究に対する貴重な御意見、御指導を頂いた。

以上のように多くの方々のご好意によってこの研究を遂行できたという事実を深く認識し、改めて真摯なる感謝の意を表する。最後に、本研究の遂行を理解し励ましてくれた祖母武石ハルミに、故山下明子に深く感謝する。また、常に見守り支えてくれ、研究に対する多くの議論に付き合ってくれた夫 Dr. Thomas Ting Lei の存在なしに、研究は継続できなかった。心から感謝する。

なお、本論文は、北海道大学農学部審査学位論文（山下 2003）の第Ⅴ章、第Ⅵ章に掲載した小論をもとに作成した内容である。本稿へ図表改作と引用を許可いただいた各出版社に感謝申し上げる。

## 引用文献

Abrams, M.D. and Kubiske, M.E. (1990): Leaf structural characteristics of 31 hardwood and conifer tree species in central Wisconsin: influence of light regime and shade-tolerance rank. Forest Ecology and Management **31**, 245–253.

Ackerly, D.D. and Bazzaz, F.A. (1995): Leaf dynamics, self-shading and carbon gain in seedlings of a tropical pioneer tree. Oecologia **101**, 289–298.

Arnon, D.I. (1949): Copper enzymes in isolated chloroplats: polyphenol oxidases in *Beta vulgaris*. Plant Physiology **24**, 1–15.

Augspurger, C.K. (1984): Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light-gaps, and pathogens. Ecology **65**, 1705–1712.

Barnes, J.D., Balaguer, L., Manrique, E., Elvira, S. and Davison, A.W. (1992): A reapprasal of the use f DMSO for the extraction and determination of chlorophylls a and b in lichens and higher plants. Environmental and Experimental Botany **32**, 85–100.

Bawa, K.S. (1980): Mimicry of male by female flowers and intrasexual competition for pollinators in *Jacaratia dolichaula* (D. Smith) Woodson (Caricaceae). Evolution **34**, 467–474.

Bazzaz, F.A. and Carlson, R.W. (1982): Photosynthetic acclimation to variability in the light environment of early and late successional plants. Oecologia **54**, 313–316.

Bazzaz, F.A. (1996): Plants in changing environments. Linking physiological, population, and community ecology. Cambridge university press, NY.

Bellingham, P.J., Kohyama, T. and Aiba, S. (1996): The effects of a typhoon on Japanese warm temperate rainforests. Ecologial Research **11**, 229–247.

Björkman, O. (1981): Responses to different quantum flux densities. In: Physiological plant ecology I Responses to the physical environment. Encyclopedia of plant physiology. Vol.12A, Springer-Verlag, p. 57–107.

Brooks, J.R., Hinckley, T.M. and Sprugel, D.G. (1994): Acclimation responses of mature *Abies amabilis*

sun foliage to shading. Oecologia **100**, 316-324.

Brooks, J.R., Sprugel, D.G. and Hinckley, T.M. (1996) : The effects of light acclimation during and after foliage expansion on photosynthesis of *Abies amabilis* foliage within the canopy. Oecologia **107**, 21-32.

Canham, C.D. (1985) : Suppression and release during canopy recruitment in *Acer saccharum*. Bulletin of the Torrey Botanical Club **112**, 134-145.

Canham, C.D., Denslow J.S., Platt W.J., Runkle J.R., Spies T.A. and White P.S. (1990) : Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. Canadian Journal of Forest Research **20**, 620-631.

Carlsson-granér, U., Elmqvist, T., Å gren, J., Gardfjell, H. and Ingvarsson, P. (1998) : Floral sex ratios, disease and seed set in dioecious *Silene dioica*. Journal of Ecology **86**, 79-91.

Carlton, G.C. and Bazzaz, F.A . (1998) : Regeneration of three sympatric birch species on experimental hurricane blowdown microsites. Ecologial Monograph **68**, 99-120.

Chabot, B.F. and Hicks, D.J. (1982) : The ecology of leaf life spans. Annual Review of Ecology and Systematics **13**, 229-259.

Chapin, F.S.III. (1980) : The mineral nutrition of wild plants. Annual Review of Ecology and Systhematics **11**: 233-260.

Chazdon, R.L. and Kaufmann, S. (1993) : Plasticity of leaf anatomy of two rain forest shrubs in relation to photosynthetic light acclimation. Functional Ecology **7**, 385-394.

Chazdon, R.L., Pearcy, R.W., Lee, D.W. and Fetcher, N. (1996) : Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments. In: Mulkey S, Chazdon RL, Smith AP (eds) Tropical forest plant ecophysiology. Chapman and Hall, New York, pp 5-55

Coley, P.D. and Kursar, T.A. (1996) : Anti-herbivore defenses of young tropical leaves: physiological constraints and ecological trade-offs. In: Tropical forest ecophysiology (eds A.P. Smith, S.S.Mulkey and R. Chazdon), pp. 305-336. Chapman and Hall, New York.

Cornic, G. (1994) : Drought stress and high light effects on leaf photosynthesis. In: Baker N.R., Bowyer J.R. (eds) Photoinhibition of photosynthesis: from molecular mechanisms to the field. Bios Scientific Publishers, Oxford, UK, pp, 297-313.

Davis, M.A., Grime J.P. and Thompson K. (2000) : Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. Journal of Ecology **88**, 528-534.

Demming-Adams, B. and Adams, W.W.III. (1992) : Photoprotection and other responses of plants to high light stress. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology **43**, 599-626.

Denslow, J.S. (1987) Tropical rainforest gaps and tree species diversity. Annual Review of Ecology and Systematic **18**:431-451.

Erickson, R.O. and Michelini, F.J. (1957) : The plastochron index. American Journal of Botany **44**, 297-305.

Evans, J.R. (1989) : Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C3 plants. Oecologia **78**, 9-19.

Field, C.B. (1983) : Allocating leaf nitrogen for the maximization of carbon gain: leaf age as a control on the allocation program. Oecologia **56**, 341-347.

Givnish, T.J. (1988) : Adaptation to sun and shade: a whole plant perspective. Australian Journal of Plant Physiology **15**, 63-92.

Hikosaka K., Terashima I. and Katoh S. (1994) : Effects of leaf age, nitrogen nutrition and photon flux density on the distribution of nitrogen among leaves of a vine (*Ipomoea tricolor* Cav.) grown horizontally to avoid mutual shading of leaves. Oecologia **97**, 451-457.

Ho, L.C., Hurd, R.G., Ludwig, L.J., Shaw, A.F., Thornley, J.H.M. and Withers, A.C. (1984) : Changes in photosynthesis, carbon budget and mineral content during the growth of the first leaf of cucumber. Annals of Botany **54**, 87-101.

Hobbs, R.J. and Huenneke, L.F. (1992) : Disturbance, diversity, and invasion: implications for conservation. Conservation Biology **6**, 324-337.

Horvitz, C.C., Pascarella, J.B., McMann, S., Freedman, A. and Hofstetter, R.H. (1998) : Functional roles of

invasive non-indigenous plants in hurricane-affected subtropical hardwood forests. Ecological Applications **8**, 947-974.

House, S.M. (1992) : Population density and fruit set in three dioecious tree species in Australian tropical rain forest. Journal of Ecology **80**, 57-69.

Huante, P. and Rincön, E. (1998) : Responses to light changes in tropical deciduous woody seedlings with contrasting growth rates. Oecologia **113**, 53-66.

Hunt, R. (1982) Plant Growth Curves: the Functional Approach to Plant Growth Analysis. Edward Arnold, London, UK.

今井 勝 (1981) : 植物成長量の測定,「第１章, 光合成研究法, 加藤栄, 宮地重遠, 村田吉男編著」共立出版株式会社 p5-9.

Ishida, A., Nakano, T., Matsumoto, Y., Sakoda, M. and Ang, L.H. (1999a) : Diurnal changes in leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence in tropical tree species with contrasting light requirements. Ecological Research **14**, 77-88.

Ishida, A., Uemura, A., Koike, N., Matsumoto, Y. and Ang, L.H. (1999b) : Interactive effects of leaf age and self-shading on leaf structure, photosynthetic capacity and chlorophyll fluorescence in the rain forest tree, *Dryobalanops aromatica*. Tree Physiology **19**, 741-747.

Jones, R.H. and McLeod, K.W. (1990) : Growth and photosynthetic responses to a range of light environments in Chinese tallowtree and Carolina ash seedlings. Forest Science **36**, 851-862.

Kamaluddin, M. and Grace J. (1992a) : Photoinhibition and light acclimation in seedlings of *Bischofia javanica*, a tropical forest tree from Asia. Annals of Botany **69**, 47-52.

Kamaluddin, M. and Grace J. (1992b) : Acclimation in seedlings of a tropical tree, *Bischofia javanica*, following a stepwise reduction in light. Annals of Botany **69**: 557-562.

Kikuzawa, K. and Ackerly, D. (1999) : Significance of leaf longevity in plants. Plant Species Biology **14**, 39-45.

Kimura, K., Ishida, A., Uemura, A., Matsumoto, Y. and Terashima I. (1998) : Effects of current-year and previous year PPFDs on shoot gross morphology and leaf properties in *Fagas japonica*. Tree Physiology **18**, 459-466.

Kitajima, K. (1994) : Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. Oecologia **98**, 419-428.

Kitajima, K. (1996) : Ecophysiology of tropical tree seedlings. In: Mulkey, S.S., Chazdon, R.L and Smith, A.P. (eds.) Tropical forest plant ecophysiology, Chapman and Hall, New York, NY. pp. 559-596.

Kitao, M., Lei, T.T., Koike, T., Tobita, H., Maruyama, Y. (2000) : Susceptibility to photoinhibition of three deciduous broadleaf tree species with different successional traits raised under various light regimes. Plant, Cell and Environment **23**, 81-89.

Koike, T. (1990) : Autumn coloring, photosynthetic performance and leaf development of deciduous broad-leaved trees in relation to forest succession. Tree Physiology **7**, 21-32.

Koike, T., Miyashita, N. and Toda, H. (1997) : Effects of shading on leaf structual characteristics in successional deciduous broad-leaves tree seedlings and their silvicultural meaning. Forest Resources Environment **35**, 9-25.

Krause, G.H. (1988) : Photoinhibition of photosynthesis. An evaluation of damaging and protective mechanisms. Physiologia Plantarum **74**, 566-574.

Krause, G.H. and Weis, E. (1991) : Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The basics. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology **42**, 313-349.

Kubiske, M.E. and Pregitzer, K.S. (1996) : Effects of elevated $CO_2$ and light availability on the photosynthetic light response of trees of contrasting shade tolerance. Tree Physiology **16**, 351-358.

Kursar, T.A. and Coley, P.D. (1992a) : Delayed development of the photosynthetic apparatus in tropical rain forest species. Functional Ecology **6**, 411-422.

Kursar, T.A. and Coley, P.D. (1992b) : Delayed greening in tropical leaves: an antiherbivore de-

fense? Biotropica **24**, 256–262.

Kursar, T.A. and Coley, P.D. (1999) : Contrasting modes of light acclimation in two species of the rainforest understory. Oecologia **121**, 489–498.

Köniğer, M., Harris, G.C. and Pearcy, R.W. (1998) : Interaction between photon flux density and elevated temperatures on photoinhibition in *Alocasia macrorrhiza*. Planta **205**, 214–222.

Lamoreaux, R.J., Chaney, W.R. and Brown, K.M. (1978) : The plastochron index: a review after two decades of use. American Journal of Botany **65**, 586–593.

Lei, T.T. and Lechowicz, M.J. (1990) : Shade adaptation and shade tolerance in saplings of three Acer species from eastern North America. Oecologia **84**, 224–228.

Leitsch, J., Schnettger, B., Critchley, C. and Krause, G.H. (1994) : Two mechanisms of recovery from photoinhibition in vivo: Reactivation of photosystem II related and unrelated to D1 protein turnover. Planta **194**, 15–21.

Loope, L.L., Hamann, O. and Stone, C.P. (1988) : Comparative conservation biology of oceanic archipelagoes. BioScience **38**, 272–282.

Lorence, D.H. and Sussman, R.W. (1986) : Exotic species invasion into Mauritius wet forest remnants. Journal of Tropical Ecology **2**, 147–162.

Lovelock, C.E., Jebb, M. and Osmond, C.B. (1994) : Photoinhibition and recovery in tropical plant species: response to disturbance. Oecologia **97**, 297–307.

MacArthur, R.H. and Wilson, E.O. (1967) : The theory of island biogeography. Princeton, New Jesey. Princeton University Press. 203p.

Miyazawa, S., Satomi, S. and Terashima, I. (1998) : Slow leaf development of evergreen broad-leaved tree species in Japanese warm temperate forests. Annals of Botany **82**, 859–869.

Moles, A.T. and Westoby, M. (2000) : Do small leaves expand faster than large leaves, and do shorter expansion times reduce herbivore damage? Oikos **90**, 517–524.

Morton, J.F. (1984) : Nobody loves the *Bischofia* anymore. Proceeding of Florida State Horticultural Society **97**, 241–244.

Mulkey, S.S. and Pearcy, R.W. (1992) : Interactions between acclimation and photoinhibition of photosynthesis of a tropical forest understory herb, *Alocasia macrorrhiza*, during simulated canopy gap formation. Functional Ecology **6**, 719–729.

Mulkey, S.S., Wright, S.J. and Smith, A.P. (1993) : Comparative physiology and demography of three neotropical forest shrubs: alternative shade-adaptative character syndromes. Oecologia **96**, 526–536.

村上興正・鷲谷いづみ(2002) : 外来種ハンドブック「日本の侵略的外来種ワースト100」日本生態学会編 地人書館 p363.

Naidu, S.L. and DeLucia, E.H. (1997) : Acclimation of shade-developed leaves on saplings exposed to late-season canopy gaps. Tree Physiology **17**, 367–376.

Newell, E.A., McDonald, E.P., Strain, B.R. and Denslow, J.S. (1993) : Photosynthetic responses of Miconia species to canopy openings in a lowland tropical rainforest. Oecologia **94**, 49–56.

奥富清・井関智裕・日置佳之・北山兼弘・角寛寛(1983) : 小笠原の植生,「小笠原の固有植物と植生」, アボック社 pp97–263.

小野幹雄 (1994) : 孤島の生物たち―ガラパゴスと小笠原― 岩波新書 239p.

Osmond, C.B. (1994) : What is photoinhibition/ Some insights from comparisons of shade and sun plants. In Baker NR, Bowyer JR (eds) Photoinhibition of photosynthesis: from molecular mechanisms to the field. Bios Scientific Publishers, Oxford, UK, pp1–25.

Pattison, R.R., Goldstein, G. and Ares, A. (1998) : Growth, biomass allocation and photosynthesis of invasive and native Hawaiian rainforest species. Oecologia **117**, 449–459.

Popma, J. and Bongers, F. (1988) : The effect of canopy gaps on growth and morphology of seedlings of rain forest species. Oecologia **75**, 625–632.

Porra, R.J. (1991) : Recent advances and reassessments in chlorophyll extraction and assay procedures for terrestrial, aquatic, and marine organisms, including recalcitrant algae. In Chlor-

ophylls (Scheer H. ed) CRC press, p31-57.

Poulson, T.L. and Platt, W.J. (1996) : Replacement patterns of beech and sugar maple in Warren Woods, Michigan. Ecology **77**, 1234-1253.

Reich, P.B., Walters, M.B. and Ellsworth, D.S. (1992) : Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. Ecological Monographs **62**, 365-392.

Rejmanék, M. and Richardson, D.M. (1996) : What attributes make some plant species more invasive? Ecology **77**, 1655-1661.

Richardson, D.M. (1998) : Forestry trees as invasive aliens. Conservation Biology **12**, 18-26.

佐竹義輔・原寛・亘理俊次・冨成忠夫(1989) : 日本の野生植物，木本　平凡社

清水善和(1984) : 台風17号(1983.11.6-7)が，小笠原の森林に与えた被害　小笠原研究年報 **8**, 21-28.

清水善和 (1984) : 小笠原諸島父島のリュウキュウマツ—ムニンヒメツバキ林における松枯れ以後の林床植生の変化　駒沢地理 **23**, 33-60.

清水善和 (1988) : 小笠原諸島母島桑の木山の植生とアカギの侵入 地域学研究 **1**, 31-46.

清水善和 (1994) : 小笠原諸島母島石門における湿性高木林の生態と更新様式—17号台風(1983年)による撹乱とその後の回復過程　地域学研究 **7**, 3-32.

Simberloff, D. and Holle, B.V. (1999) : Positive interactions of non-indigenous species: invasional meltdown? Biological Invasions **1**, 21-32.

Sims, D.A. and Pearcy, R.W. (1992) : Response of leaf anatomy and photosynthetic capacity in *Alocasia macrorrhiza* (Araceae) to a transfer from low to high light. American Journal of Botany **79**, 449-455.

Sipe, T.W. and Bazzaz, F.A. (1994) : Gap partitioning among maples (Acer) in central New England: shoot architecture and photosynthesis. Ecology **75**, 2318-2332.

Sipe, T.W. and Bazzaz, F.A. (1995) : Gap partitioning among maples (Acer) in central New England: survival and growth. Ecology **76**, 1587-1602.

Smith, M.D. and Knapp, A.K. (1999) : Exotic plant species in a C-4 dominated grassland: invasibility, disturbance, and community structure. Oecologia **120**, 605-612.

Stohlgren, T.J., Binkley, D., Chong, G.W., Kalkhan, M.A., Schell, L.D., Bull, K.A., Otshuki, Y., Newman, G., Bashkin, M. and Son, Y. (1999) : Exotic plant species invade hot spots of native plant diversity. Ecological Monograph **69**, 25-46.

Strauss-Debenedetti, S. and Bazzaz, F.A. (1991) : Plasticity and acclimation to light in tropical Moraceae of different successional positions. Oecologia **87**, 77-387.

Teskey, R.O. and Shrestha, R.B. (1985) : A relationship between carbon dioxide, photosynthetic efficiency and shade tolerance. Physiologia Plantarum **63**, 126-132.

Thiele, A., Schirwitz, K., Winter, K., Krause, G.H. (1996) : Increased xanthophyll cycle activity and reduced D1 protein inactivation related to photoinhibition in two plant systems acclimated to excess light. Plant Science **115**, 237250.

Tilman, D. (1997) : Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. Ecology **78**, 81-92.

豊田武司(1981) : 小笠原植物図譜 アボック社 299 p.

Turnbull, M.H., Doley, D. and Yates, D.J. (1993) : The dynamics of photosynthetic acclimation to changes in light quantity and quality in three Australian rainforest tree species. Oecologia **94**, 218-228.

Vitousek, P.M. (1988) : Diversity and biological invasions of Oceanic Islands. In: Biodiversity (ed E.O. Wilson), National academy press, Washington, DC. pp. 181-189.

Wall, D.P. and Darwin, S.P. (1999) : Vegetation and elevation gradients within a Bottomland hardwood forest of southeastern Louisiana. American Midland Naturalist **142**, 17-30.

Willson, M.F. (1986) : On the costs of reproduction in plants: *Acer negundo*. American Midland Naturalist115, 204-207.

Yamashita, N., Ishida, A., Kushima, H. and Tanaka, N. (2000) : Acclimation to sudden increase in light favoring an invasive over native trees in subtropical islands, Japan. Oecologia **125**, 412-419.

Yamashita, N., Koike, N. and Ishida, A. (2002) : Leaf

ontogenetic dependence of light acclimation in invasive and native subtropical trees of different successional status. Plant, Cell and Environment **25**: 1341–1356.

Yamashita, N. and Abe, T. (2002): Size distribution, growth and inter-year variation in sex expression of *Bischofia javanica*, an invasive tree. Annals of Botany **90**, 599–605.

Yamashita, N., Tanaka, N., Hoshi, Y., Kushima, H. and Kamo, K. (2003): Comparative seed and seedling demography of invasive and native trees of subtropical Pacific Islands, Japan. Journal of Vegetation Science **14**, 15–24.

山下直子(2003): 小笠原諸島の侵入樹木アカギの生理生態と環境保全に関する研究, 北海道大学審査学位論文, 146p.

## Summary

(1) *Bischofia javanica* Blume is an invasive tree of the Bonin Islands in the western Pacific, Japan. This species is capable of aggressive growth, especially in canopy gaps created by typhoons, competitively replacing native trees in the natural forest of the islands. The aims of this study were to examine the ecophysiological traits which might confer an advantage in the establishment of *B. javanica* over native trees and whether the success of this invasive species on these islands is related to disturbance events such as typhoons.

(2) On the Bonin Islands of the western Pacific where the forest light environment is characterized by high temporal and spatial fluctuations due to frequent typhoon disturbances, we hypothesized that the invasive success of *B. javanica* may be attributable to a high acclimation capacity to sudden light increases due to canopy gap-formation. We compared the ecophysiological responses of this species to simulated canopy opening with those of native species of different successional status; *Trema orientalis* Blume, *Schima mertensiana* (Sieb, et Zucc.) Koidz, *Elaeocarpus photiniaefolius* and *Ardisia sieboldii* Miquel. In all species, the transfer of leaves developed in shade (5.3% of full sun) to full sun resulted in a substantial initial reduction in dark-adapted quantum yield of photosystem II (Fv/Fm). *T. orientalis*, a pioneer plant species, showed the least reduction (38%) in Fv/Fm, whereas *E. photiniaefolius* and *A. sieboldii*, both late-successional species, had the greatest reduction (about 80 %). In all four native species there was a gradual recovery of Fv/Fm in shade leaves following transfer, in contrast *B. javanica* showed a more complete recovery and more rapidly than the others. Unlike Fv/Fm, chlorophyll content in all species did not recover following the initial decline. This indicates that the recovery of quantum yield (Fv/Fm) was independent of the reduction in chlorophyll. *B. javanica* was the best among species in (i) the increase in maximum photosynthetic rate of shade leaves after transfer, (ii) the production of newly formed sun leaves, and (iii) the increase in relative growth rate. Ecophysiological characters of *B. javanica* in simulated canopy openings indicate a rapid photosynthetic acclimation of existing shade leaves through minimizing photoinhibition and a rapid deployment of new sun leaves with high photosynthetic capacity. Because these Pacific Islands are prone to typhoon disturbance, the successful invasion of *B. javanica* may lie in the congruence of its acclimation potential and the frequent gap events.

(3) We compared physiological and morphological responses of *B. javanica* to both simulated canopy opening and closure against three native species of different successional status: *T. orientalis*, *S. mertensiana*, and *E. photiniaefolius*. Our results revealed significant species-specific differences in the timing of physiological maturity and phenotypic plasticity in leaves developed under constant high and low light levels. For example,

the photosynthetic capacity of *T. orientalis* reached a maximum in leaves that had just fully expanded when grown under constant high light (50% of full sun) while that of *E. photiniaefolius* leaves continued to increase until 50 days after full expansion. Leaves of *T. orientalis* just reaching full expansion had high photosynthetic plasticity between high and low light and exhibited low acclimation capacity under a changing light environment (from high light to low or low light to high) . Compared to native species, *B. javanica* showed a higher degree of physiological and morphological acclimation following transfer to a new light condition in leaves of all age classes (i.e. before and after reaching full expansion) . The high acclimation ability of *B. javanica* to changes in light availability may be part of its predisposition for invasiveness in the fluctuating environment of the Bonin Islands.

(4) This study suggests that the susceptibility of a resident plant community to invasive species is more a function of fluctuations in resource availability than that of a high steady-state level of resources. Also our findings support the idea that species with high physiological plasticity and high shade tolerance may become invasive under frequent disturbance events. Given their high acclimation capacity to increases and decreases in light, the invasion of *B. javanica* is highly dependent on gap events, and its expansion on these islands is likely a consequence of the frequent typhoon disturbances. Therefore, the most efficient means of controlling and eliminating this species from the Bonin Islands would be to target plants located in gaps before reproduction begins.

Key words: acclimation, plasticity, oceanic islands, invasive species