

大山に自生する草本植物における成長戦略に関する
植物栄養学的研究
: 無機元素集積特性および乾物生産と窒素代謝の関係

Plant nutritional study on adaptive strategy of native
herbaceous species growing in Mt. Daisen
: Characteristics of mineral accumulation and
relationships between dry matter production and
nitrogen metabolisms

魚住 保幸

2014

目 次

第 1 章 緒論	1
第 1 節 自生植物の重要性, 性質および養分吸收	1
1. 自生植物の重要性	1
2. 自生植物の成長への影響要因	2
3. 自生植物の養分吸收	2
第 2 節 大山の特性	4
1. 大山における土壤および環境特性	4
2. 大山における自生植物	5
第 3 節 植物の無機栄養と生産性	6
1. 窒素栄養と乾物生産, 窒素代謝および窒素分配	6
2. リン栄養と窒素および乾物生産	7
3. カリウム栄養と窒素および乾物生産	8
第 4 節 本研究の目的	10
第 2 章 大山に自生する草本植物 14 種の葉身における無機元素集積と乾物集積の関係	13
第 1 節 材料と方法	13
1. 供試植物および調査地	13
2. 気温および地温の測定	15
3. 植物および土壤の採取	16
4. 植物および土壤の化学分析	16
5. 統計処理	17
第 2 節 結果	17
1. 気温および地温	17
2. 土壤化学特性	17
3. 葉身における乾物重と窒素集積量の関係	19
4. 葉身における窒素とリンあるいはカリウム含有率間の関係	22

5. 葉身無機元素含有率と土壤無機元素濃度間の関係	25
第3章 大山全域に自生する草本植物7種の適応戦略:葉身における窒素, リン, カリウム, カルシウムおよびマグネシウム集積特性	31
第1節 材料と方法	32
1. 供試植物および調査地	32
2. 気温および地温の測定	32
3. 植物および土壤の採取	32
4. 植物および土壤の化学分析	32
5. 統計処理	33
第2節 結果	33
1. 土壤化学特性	33
2. 葉身における無機元素含有率	35
2-1. 各地点および各採取日における無機元素含有率	35
2-2. 各地点における採取日間の平均葉身無機元素含有率	36
3. 葉身無機元素含有率と土壤養分濃度, 日平均および積算気温および日平均および積算地温との関係	38
第3節 考察	40
第4節 要約	44
第4章 大山に局所的に自生する草本植物7種の適応戦略:葉身における窒素, リン, カリウム, カルシウムおよびマグネシウム集積特性	46
第1節 材料と方法	47
1. 供試植物および調査地	47
2. 気温および地温の測定	47
3. 植物および土壤の採取	47
4. 植物および土壤の化学分析	47
5. 統計処理	48

第2節 結果	48
1. 土壌化学特性	48
2. 葉身における無機元素含有率	50
2-1. 各地点および各採取日における無機元素含有率	50
2-2. 各地点における採取日間の平均葉身無機元素含有率	51
3. 葉身無機元素含有率と土壤養分濃度、日平均および積算気温および 日平均および積算地温との関係	52
第3節 考察	54
第4節 要約	59
第5章 大山全域に自生するオクノカンスゲ、ヤマブキショウマおよびイタドリ の成長戦略：無機元素集積特性および成長と窒素代謝の関係	61
第1節 大山自生植物オクノカンスゲ、ヤマブキショウマおよびイタドリ の全植物体における窒素、リン、カリウム、カルシウムおよび マグネシウム集積特性	62
1. 材料と方法	62
1) 調査地、供試植物および植物採取	62
2) 植物体の化学分析	62
3) 統計処理	62
2. 結果	63
1) 地上部/地下部比	63
2) 全植物体における窒素、リン、カリウム、カルシウムおよび マグネシウム含有率	63
第2節 大山自生植物オクノカンスゲ、ヤマブキショウマおよびイタドリ の成長および窒素代謝におよぼす窒素、リンおよびカリウム栄養 の影響	65
1. 材料と方法	65
1) 栽培方法	65
2) 窒素、リンおよびカリウム処理	66

3) 植物採取	66
4) 植物体の化学分析	66
5) 統計処理	68
2. 結果	69
1) 成長	69
2) 無機元素含有率	72
3) 葉身における窒素化合物組成	74
4) 葉身におけるルビスコ集積割合	75
5) 葉身における低分子化合物態窒素組成	75
6) 葉身におけるアミノ酸濃度	79
第3節 考察	79
第4節 要約	87
第6章 総合考察	89
第7章 摘要	98
第8章 Summary	101
謝辞	104
引用文献	106
公表論文	117

第1章

緒論

第1節 自生植物の重要性、性質および養分吸收

1. 自生植物の重要性

われわれ人類が永続的に生きていくためにも自然植生の保全ということが必要不可欠である。健全な自然生態系の恒久的な存続が必要であると考えられるが、そのためには自生植物の健全な成育が必要である。近年では温暖化、酸性雨、塩類化、乾燥等の地球規模での環境変化や外来種の導入などにより、自生植物の種の減少や、不適当な種のバランスなどが懸念されている。自生植物は人的な管理下に置かれずに成育することができるたくましさを有する一方で、その成育が環境変化に影響されやすいもうさも有する。健全な自生植物の成育のあり方は、長い時間により培われてきたものであり、気候、地形、土壤に対する植物の適応の結果といふことができる。

植物は地球上のすべての地域に進出している。それは海洋、陸水、陸上であり、冰原、砂漠、高山などの過酷な地域までもが植物の生活の場になっている。地球上の全バイオマスの約 99%は植物体のバイオマスである。そのために、植被は物質循環の安定化に重要な役割をもっており、気候と土壤にも大きな影響を与える(Larcher 2003)。また植物は有機物の一次生産者として、地球上の生物圏の基盤をなしている。よって植物の生態を理解することは、生態系や自然環境の保全のためにも必須である。植物は長い年月をかけ湿地、草地、乾燥地、山地および砂丘地など様々な自生地に適応してきたと考えられる。本研究においては山地に自生する植物に着目し研究を行った。山地に自生する植物に着目し、調査および研究を行う重要性について以下のことが考えられる。1つ目に、山地という厳しい環境の中で生息していくために特殊な形態をもつものが多く、様々な適応戦略を有することが考えられることである(Larcher 2003)。また2つ目に、気候変動の指標植物となる可能性があることである(水野 1999)。それら

のことから自生植物、特に山地に自生する植物の適応戦略を把握することは自然植生の保全にとって重要であると考えられる。

2. 自生植物の成長への影響要因

植物の成長に影響をおよぼす環境要因として、気温、湿度、降水量、風、光のような気候的要因、水分、養分、微生物活性のような土壤物理的、化学的、生物的要因、地形的要因などがあげられる。それらの要因は作物の栽培においては適切に管理されているが、自生植物は自然条件下でそれら要因の影響を強く受ける。自生植物の成長は、人的活動および外来植物の侵入などによって起こる環境要因の影響も受ける(Cronk and Fuller 2001)。したがって自生植物の健全な成長を確保するためには、自生地の環境要因全体と成長の関連性を理解することが必要である。それにより、諸環境の変化が各自生植物種の存続や植物種間の存在比率などを推定することが可能となるかもしれない。また、山地のような環境は人間の生活圏から遠く隔離された自然であり、低地と比べて環境条件の厳しい場所と言われている。ここで厳しい環境条件とは低温、強風、乾燥、貧栄養土壤などが上げられる(増沢 1997)。山地は環境に非常に敏感な場所であるため、環境が変化すれば植物の成育および分布に大きな影響を与える。そのため山地での植生と環境の対応関係を調査することは地球の環境変化を知る上で重要である(水野 1999)。

3. 自生植物の養分吸収

植物は多量の栄養を必要とし、大気中から炭素を獲得し、多くの無機栄養や水分を土壤溶液中から吸収する。それら無機栄養の要求性は植物種によって大きく異なっており、必要とされる無機栄養の組成は植物の種や科によって特異的な値を示し、器官や発達段階によっても変化する(Larcher 2003)。シダ植物の中では、ヒカゲノカズラ綱およびトクサ綱はいずれもケイ酸含量が高かった(高橋・三宅 1976c)。トクサ綱はケイ酸含量が著しく高かったが、カルシウム含量も高く、ケイ素/カルシウムモル比はヒカゲノカズラ綱に比べ低い。双子葉植物

の平均無機元素組成は、同じ被子植物に属する单子葉植物のそれに比べて対照的であり、低ケイ素、高カルシウム、ホウ素およびアルミニウムという特徴が認められた(高橋・三宅 1976a・b)。カリウムはイネ科のような单子葉植物で高い。また、一つの個体の中では、葉に窒素、リン、カルシウム、マグネシウムおよび硫黄といった元素が選択的に取り込まれ、イネ科草本やヤシにはケイ素も多く含まれる。花と果実にはカリウム、リンおよび硫黄が多いなどの特徴があげられる。このように植物の養分吸収は門、綱、科、種あるいは器官などによって様々である。

自生植物は温度および土壤養分など様々な環境の影響を受け、自生地に依存しながら養分を吸収している。カヤツリグサ科 3 種を標準条件下で栽培した場合、バイオマス分配、葉の窒素含有率および光合成能は 3 種間で内在的に異なっていた(Konings et al. 1989)。しかしながら、植物の無機元素含有率は自生地の自然状態により反映される。植物は特定の無機元素を特異的に吸収することができるが、それら無機元素含有率の組成は成育する土壤化学特性を反映し(Rodin and Bazilevich 1968)、成育環境からの養分吸収は種に依存しながら変化する(Konings et al. 1992; Bowman and Bilbrough 2001)。また、自生植物は貧栄養な環境に対して低養分耐性および高い養分利用効率を有すると考えられる(Coley et al. 1985; Chapin et al. 1987; Aerts and Chapin 2000)。貧栄養な環境に特殊化した植物は、体内での養分利用効率を高める戦略をとることにより土壤養分が乏しくても代謝活性を維持し、競争力が低下しないようにする(Larcher 2003)。効率化は、根の成長を大きくしたり、輸送細胞を形成したりして無機物の吸収速度をあげる、酸やキレート物質を放出し根近傍の栄養の易動化効率を上げるといったことではかられる。

多くの酵素反応の速度は、温度の影響を受ける。酵素反応速度は、通常の温度では温度增加に対して指數関数的な増加を示し、ある温度域以上になると低下する。光合成系タンパク質が関わる反応の速度の多くは、これと同様の温度応答を示すが、光化学反応速度は例外で、その反応速度は温度にほとんど依存しない。暗呼吸速度も温度に依存し、多くの場合温度が 10°C 上昇すると速度が

約 2 倍になる(彦坂 2005). 最適温度よりも低い温度では、炭素固定速度やカルビン回路による還元速度は低く、温度が高くなるにつれて高くなる. 最適な範囲より高い温度では、二酸化炭素/酸素分圧比が下がるので、Rubisco のカルボキシル化の効率を低下させる.

また、自生地として山地における植物の成長と無機元素吸収において、高い標高における山岳樺は、施肥および温度上昇にともない、葉の窒素含有率は高くなり、成長は低下した(Weih and Karlsson 1999). また、高山イネ科草本 6 種において窒素施与量を変化させると、イネ科 3 種では成長、バイオマス配分および窒素吸収量が変化するが、カヤツリグサ科 3 種では変化しなかった(Bowman and Bilbrough 2001).

これまでに作物の栄養要求性については詳細に研究されてきたが、自生植物特に山地の植物の種特異的な栄養要求性については、驚くべきことにはほとんど実験的な研究がなされてこなかった. その上、土壤養分濃度と植物の養分吸収に関してはあまり知られておらず、また山地の植物における植物栄養学的研究はほとんど行われていない.

第 2 節 大山の特性

1. 大山における土壤および環境特性

大山は標高が 1711m で日本の中国地方において最も高い山であり、北緯 35°22'、東経 133°32' に位置する. 日本海に面したひときわ高くそびえる独立峰であるところから、冬季にはシベリア寒気団の影響をまともに受け、強風、寒冷、多雨雪の山地型の気候となる((財) 自然公園美化管理財団 1991). 母岩は安山岩および花崗閃緑岩で、土壤タイプは標高 700m 以下では主に A 型腐植酸が豊富な非アロフェン質黒ぼく土である(本名 1985). 非アロフェン質黒ぼく土は酸性で、pH(KCl) はかなり低く、4 を下回る. 交換性酸度 y-1 はかなり高く、特に土壤表層に置いて高い. リン酸吸収係数は 1500 をこえる. 標高 700 ~ 900m では、褐色森林土が広く分布しているが、土壤層は薄い. 標高 1000m をこえると、山岳未熟土が広がり、土壤層は薄く、黒ぼく土は乏しい. 黒ぼく土はリン酸吸収能が

高いと考えられるので、リン栄養は乏しいと考えられるが、土壤栄養状態における知見はほとんど存在していない。植物は厳しい自然環境に強く支配され、大山特有の植物群落や生態系が形成されている。

2. 大山における自生植物

大山に自生する植物は標高 800m まではアカマツ、コナラなどの2次林からなる。800m をすぎると大山を代表するブナの純林へと移行する。大山のブナ林は、日本海側特有のチシマザサ、ヒメモチ、エゾユズリハなどの林床植物の他、太平洋側に見られるクロモジ、タンナサワフタギ、クマシデなどが混成し、日本海型と太平洋型との中間的な林層をもっている((財)自然公園美化管理財団 1991)。わが国の山地における森林は、標高の上昇とともにブナ林などの落葉広葉樹林帯からトウヒ、モミなどの亜高山針葉樹林帯にかわっていく。大山では、ブナ林の分布は 1300m までで、その上部は亜高山性の針葉樹林の分布を欠き、ノリウツギ、ダイセンヤナギ、ナナカマドなどの低木・草本帯へ移行する。また、低木・草本帯を代表する植物は、標高 1600m 以上に群生するダイセンキヤラボクである。その他、ツガザクラ、マイヅルソウなどの北方系の植物から、シコクフウロ、クガイソウなどの低山・暖地系の植物、さらには大山固有のダイセンキスミレ、ダイセンオトギリなどが自生している。大山において、非常に多くの植物が生息しており、木本種および草本種の両方が標高とともに垂直分布を示している。筆者らの調査によると、草本植物であるヤマイヌワラビ、オクノカンスゲ、ヤマブキショウマ、イタドリ、ミヤマカタバミ、ヨモギおよびオオバコが大山全域に自生していた。それら 7 種は気温および地温、栄養状態の異なる様々な成育地に自生していることから、気候や土壤環境変化に対する適応戦略を有していると考えられる。また、それら 7 種の中でも、イタドリは、高温、高塩および乾燥などの幅広い条件下で耐性を示すことが知られている(Seiger 1993; ISSG 2010)。幅広い pH レベルおよび土壤タイプに生存することが可能であり、海岸砂丘などにも群落を形成することがきる(Beerling 1991; Beerling et al. 1994)。その上、最も活発な侵略種としてヨーロッパ、アメリカお

よりカナダなどで知られており、それらの地域では生態系に強く影響を及ぼし(Beerling et al. 1994; Baily and Conolly 2000), 世界の危険外来種 100 の一種である(Lowe et al. 2000). オクノカンスゲは湿地、草地、高山および砂丘地のように世界の多くの地域で成育しており、この種での報告はないものの、オクノカンスゲが属するカヤツリグサ科において乾燥耐性が指摘されている(Ishikawa et al. 1991; Goetghebeur et al. 1998; Mabberley 2005). それらのことから、イタドリおよびオクノカンスゲは強い乾燥および貧栄養耐性を有すると考えられる.

第3節 植物の無機栄養と生産性

1. 窒素栄養と乾物生産、窒素代謝および窒素分配

窒素は植物に多量に要求される栄養素である。全植物体乾物重の 1 ~ 5%が窒素から構成され、タンパク質、核酸、クロロフィル、補酵素、光合成ホルモンおよび二次代謝産物の必須の構成要素である。また窒素は自然生態系において植物の成長を制限する(Chapin 1980; Aerts and Chapin 2000)。植物は吸収した窒素を利用しグルタミンおよびグルタミン酸を合成し、有機的にグルタミンおよびグルタミン酸に結合した窒素を他のアミノ酸、アマイド、アミン、ペプチドおよび高分子量タンパク質を合成のために利用する(Marschner 2012)。アミノ酸の炭素骨格は主に光合成、解糖系およびクエン酸回路(TCA 回路)から供給されるので、窒素代謝は炭素およびエネルギー代謝と関連している。また、葉身窒素の大半が葉緑体内に存在しており(Makino and Osmond 1991)，葉身窒素の約半分が光合成器官に分配されているので(Evans 1989; Evans and Seeman 1989)，葉の窒素は光合成能および乾物生産と強く関係している(Field and Mooney 1986; Evans 1989)。

一般的に植物の成長速度は、栄養器官の窒素濃度と極めて高い相関関係を示すことが知られている。西宗らによるとマメ科作物はイネ科作物よりも吸収窒素あたりの乾物生産効率が低い(1983)。成育期間中および収穫時のイネ、バレイショおよびダイズなど数種の作物における窒素集積量と全乾物重の関係において、イネ科および根菜では窒素集積量が増加すると乾物重が指数関数的に増加

するが、マメ科では両者の間に直線的な関係がある(Osaki et al. 1992; Osaki et al. 1996)。また、イネ科 8 種とマメ科 7 種を圃場で栽培したところ、両者の関係に同様の結果が得られ、窒素集積量あたりの乾物集積量がイネ科よりもマメ科で低い(Shinano et al. 1994)。これらのことから、乾物生産量と窒素栄養の間には極めて密接な関係が存在していると考えられる。さらに、それらは科および種によって様々であることが考えられる。

イネ、ハルコムギ、トウモロコシ、ダイズおよびバレイショにおいて、窒素施与量を変化させた場合の登熟中期の各部位の画別窒素化合物の分配割合は、茎では施与窒素量の上昇により無機態窒素化合物、遊離アミノ酸、プロラミンの割合が高くなつたが、葉での分配割合は施与窒素量に関わらず一定であった(Shinano et al. 1991)。また、イネ科作物 5 種およびマメ科作物 5 種の窒素化合物の分配および集積におよぼす窒素供給量の影響は小さい(山田 1996)。乾物生産は炭素および窒素間の相互作用により制御されている。そのため、吸収された窒素の分配および集積がどのように制御されているかは重要である。

2. リン栄養と窒素および乾物生産

リンは一般に核酸、核タンパク質、リン脂質、補酵素、糖リン酸エステルおよび無機のリン酸イオンとして植物体中に存在し、多くの重要な役割を果たしている。生体内における最も重要な役割として、エネルギー伝達の媒体として働くことである。光合成の炭素同化系や解糖系の中間代謝産物はほとんどが炭水化物のリン酸エステルであり、間接的にエネルギー伝達に関与し、さらに ATP, NAD, NADP などの高エネルギーリン酸化合物は多くの酵素反応における直接的エネルギー供与体として作用する。すなわち、解糖系や TCA サイクルより生成されるエネルギーを消費し、ATP, NAD あるいは NADPH を生成して、生体内におけるエネルギー転移反応や酸化還元反応を制御している。

リン要求性の支配機構として、光合成、呼吸、タンパク質合成、脂質合成、硝酸還元をはじめとする多種類の合成系や代謝系に関わる諸酵素の活性維持、イオンの積極的吸収などにおいて、ある濃度レベル以上のリンが要求されるこ

とをあげることができる。低リン区のトウモロコシの成育は標準区と比較して65%に低下し、光合成能も50%に低下した(Usuda and Shimogawara 1991)。一方、クロロフィル含有率やタンパク含有率はあまり低下しなかった。さらに、ダイズにおいても葉面積あたりのクロロフィル濃度は影響を受けにくく(Fredeen et al. 1989)、クロロフィル濃度はリン欠乏条件下で上昇する傾向もある(Rao and Terry 1989)。トウモロコシにおいて、光合成や呼吸に関与する各種酵素のうち、Rubisco および PEPC をはじめとする多くの酵素活性が 50 ~ 80%に低下した(Usuda and Shimogawara 1991)。これらの結果から光合成や呼吸に関与する酵素群はその活性を維持するためにタンパク合成やクロロフィル合成で必要とされるリンレベルより高いレベルのリンを要求することが考えられる。また、リン欠乏条件ではクロロプラスト内にデンプンが集積し(Heldt et al. 1977)、リン供給レベルが葉のデンプン/スクロース比の決定に関与している(Giaquinta and Quebedeaux 1980)。これらのことからリンが葉の炭水化物代謝および光合成産物の分配に関与していることが大いに考えられる。

農作物におけるリン栄養と炭素および窒素代謝の関係において、リン集積量がイネ科作物では炭素および窒素代謝と、マメ科作物では窒素集積量とのみ関係があることが指摘され、窒素およびリンの関係は成育条件によって変化することが考えられた(Osaki et al. 1996)。農作物(イネ、トウモロコシ、ダイズ、アズキ、バレイショおよびテンサイ)の各葉位における窒素、リンの関係を調査した結果、葉の窒素とリン含有率の関係はダイズ、アズキ、バレイショおよびテンサイでは指数関数的であったが、イネおよびトウモロコシでは幼穂形成期以前に出現した葉とそれ以降に出現した葉では両者の関係は異なることを報告した(Osaki 1995a)。以上のことから、リン栄養は炭素および窒素代謝と深い結びつきがあると考えられる。

3. カリウム栄養と窒素および乾物生産

カリウムは窒素に次いで植物に多量に要求される栄養素である。カリウムは化合物を形成しないことから必須性の証明が難しく、窒素およびリンと比較す

ると作用機構について未解明な部分が多い。カリウムの役割を以下のようにまとめることができる。1) 気孔の開閉に重要な役割を果たしている(Humble and Raschke 1971)。気孔の孔辺細胞中のカリウム濃度は気孔開閉と密接な関係があり、気孔が開いているときにはカリウムの濃度が高い。2) pH の安定化(Huber 1985)や浸透圧の維持(Marschner 2012)などに関与している。3) 諸酵素の活性化(Suelter 1970)や膜透過過程(Fisher et al. 1970)などに重要である。カリウムイオンによって活性化される酵素は 50 を越す(渡辺 2011)。4) カリウム栄養は光合成産物の転流にも関与している(Amir and Reinhold 1971; Haeder et al. 1973; Hermans et al. 2006)。5) 窓素代謝、特にタンパク質合成に促進的に作用する。

カリウム栄養は光合成、タンパク質合成あるいは窓素代謝に影響をおよぼすことが考えられる。カリウムはスクロースの積み込みおよびマスフローによる篩管における溶質転流速度の両方に重要な役割を果たしている。カリウムイオンのこの機能として、1) スクロースの積み込みのために篩管において高い pH を維持する必要性、2) ソース器官側において膨圧を増大し、シンクへの光合成産物の転流促進の 2 つが考えられている(Marschner 2012)。篩部の積み込みおよび同化産物の分配におけるカリウムイオンの役割は、地上部および地下部間の非構造性炭水化物の分配を比較すると明らかである。根への同化産物の転流はカリウム欠乏植物において強く低下し(Cakmak et al. 1994a), シンクへの低い同化産物転流もカリウム欠乏条件下での根の成長低下において明らかである(Cakmak et al. 1994b; Hermans et al. 2006)。

タンパク質合成において酵素活性よりも高濃度のカリウムが要求される。C₃ 植物において、葉緑体タンパク質の大半は RuBP カルボキシラーゼである。この酵素の合成や光合成速度、光呼吸がカリウム欠乏下で阻害され、カリウムの再供給で素早く応答する(Peoples and Koch 1979)。また、カリウム欠乏下で、可溶性有機窓素化合物、アミノ酸、アスパラギンおよびオグルタミンのようなアミド、硝酸濃度が上昇する(Armengaud et al. 2009)。カリウム欠乏条件下で、プロトレシンが特異的に集積することも報告されている(Aurisano et al. 1993)。この理由として、カリウム欠乏によりプロトレシンの合成経路が活性化され、プロトレシン

が多量に集積し、細胞質 pH を高く調整するカリウムの機能を補っていた可能性が考えられる(Smith 1973). 一方で、コムギ、トウモロコシ、ダイズおよびバレイショをカリウム無施与で栽培しても、乾物生産を著しく低下するものの、アミノ酸組成は変化せず、窒素の分配および利用機構および窒素の代謝機構は低下を説明するほど大きく変動しないという報告もある(Shinano et al. 1990).

農作物におけるカリウム栄養と炭素および窒素代謝の関係において、カリウム集積量がイネ科作物では炭素および窒素代謝と、マメ科作物では窒素集積量とのみ関係があることが考えられ、窒素およびリンだけでなく、カリウムとの関係も成育条件によって変化することが考えられた(Osaki et al. 1996). 葉の窒素とカリウム含有率の関係はイネ、トウモロコシ、ダイズおよびアズキではほぼ正の相関関係であった。一方、根菜では下位葉を除き窒素とカリウムのバランスが特徴的であり、窒素含有率の変化に関わらずカリウム含有率は一定であるという特性を示すことが分かった(Osaki 1995a)。さらにバレイショの葉身および塊茎のミネラルバランスは炭素および窒素代謝の要求性によって変化することも報告された(Osaki 1995b)。このように栽培作物の乾物生産と多量必須元素との関係は作物の科、種および貯蔵器官の有無などによって特徴があると考えられる。以上のことから、カリウム栄養も炭素および窒素代謝と深い結びつきがあり、乾物生産に大きく影響をおよぼすことが考えられる。

本節では窒素、リンおよびカリウム栄養と生産性について述べたが、全て作物についての知見である。自生植物におけるそれらについての記述はほとんど存在しないのが実状である。

第4節 本研究の目的

自然植生の適切な成長を確保するために、自生植物の植物栄養学的特性および自生環境要因に対する成長適応戦略を理解することが重要である。そのため、高山植生を含む自生地における自生植物の成長と無機元素吸収に関する基礎的知見を収集することが必要不可欠である。植物の乾物生産は炭素および窒素の相互関係に強く支配されおり、窒素を中心とした無機養分の吸収と、吸収され

た各種無機元素の相互関係が乾物生産に大きな影響を与えると推定できる。また、無機元素吸収および無機元素間および乾物生産との相互関係の特徴は植物種によって様々である。そのことからまずは、大山に自生する様々な草本植物の葉身における養分吸収特性および葉の無機元素集積と乾物集積特性の関係を解析する。本研究において調査した草本植物 14 種のうち 7 種は土壤養分や標高の異なる全地点に自生している。このことは土壤養分や標高が変化しても適応して成育していることを意味している。7 種はシダ植物、被子植物の違い、单子葉、双子葉植物の違い、種の違いを持って様々なものであり、土壤や標高といった環境に対するそれら 7 種の適応戦略を知ることは自然状態における成長戦略の把握にとって重要である。そこでそれら 7 種における環境要因に対する葉身無機元素集積特性を調査および考察する。一方、全域に自生する植物 7 種に対し、残りの 7 種は大山の標高の低い地点でのみ、低い地点と中程度の地点、あるいは標高の高い地点でのみといった局所的に自生している。それらは限られた地点においてのみ自生していることから、全域に自生する植物とは異なる養分吸収特性および成長戦略を持っていると考えられる。そこで、それら 7 種の葉身における環境要因に対する葉身無機元素集積特性を調査する。植物の成長は全成長量のこと示すので、全植物体としての無機元素集積の応答性も検証し、葉身無機元素集積と比較する必要がある。そのため、まずは全植物体でも無機元素集積による成長戦略の分類を行う。これまでに自生地において植物の成長戦略を無機元素集積と環境要因との関係により分類するが、次にそのような成長戦略に違いがうまれる原因に興味が持たれる。成長すなわち乾物生産には窒素代謝が大きく関わっていると考えられる。そこで無機元素集積および成長に大きな影響をおよぼすと考えられる培地養分濃度に着目し、主要な栄養素である窒素、リンおよびカリウムを幅広い濃度に設定した水耕栽培を行い、成長と窒素代謝の関係を調査し、成長戦略の違いを解析する。最後に、大山自生植物の成長戦略、すなわち無機元素集積特性および成長、無機元素吸収および窒素代謝におよぼす環境要因および培地栄養の影響を植物栄養学的に総合的に考察する。本論文の構成を以下に示した。

- 1) 大山に自生する草本植物 14 種の葉身における成長と無機元素集積間の関係およびそれら植物に対する環境要因の影響を特徴付けするため、乾物重および無機元素含有率を調査する。
- 2) 大山全域に自生する草本植物 7 種の適応戦略を葉身無機元素集積と気温、地温、土壤養分あるいは標高などの自生環境要因との関係をもとに解析する。
- 3) 大山に局所的に自生する草本植物 7 種の成長戦略を葉身無機元素集積と気温、地温、土壤養分あるいは標高などの自生環境要因との関係をもとに解析する。
- 4) 大山全域に自生する 3 種を培地窒素、リンおよびカリウム濃度を幅広く変化させた水耕栽培を行い、成長応答と成長を説明する乾物生産機構を調査する。乾物生産機構として、葉身窒素化合物分配、アミノ酸および Rubisco 集積割合を解析する。
- 5) 大山自生植物の無機元素集積特性および成長、無機元素集積および窒素代謝におよぼす環境要因および培地栄養の影響を植物栄養学的に総合考察する。

第 2 章

大山に自生する草本植物 14 種の葉身における無機元素集積と 乾物集積の関係

自然植生の適切な成長を確保するために、まずは自生地における自生植物の成長と無機元素吸収に関する基礎的知見を得ることが必要不可欠である。植物の乾物生産は炭素および窒素の相互関係に強く支配されおり、窒素を中心とした無機養分の吸収と、吸収された各種無機元素の相互関係が乾物生産に大きな影響を与えると考えられる。本章では、大山に自生する様々な門、綱、科および種に属する草本植物の葉身における養分吸収特性および葉身無機元素集積と乾物集積特性の関係を解析した。そのために、大山に自生する 14 種の葉身における窒素、リン、カリウム、カルシウムおよびマグネシウム含有率を分析した。また、根圏土壤の化学特性として、土壤 pH、電気伝導度、土壤窒素、可給態リン酸、交換性カリウム、カルシウムおよびマグネシウム濃度を分析し、あわせて自生地における気温および地温も成育期間を通して調査した。

第 1 節 材料と方法

1. 供試植物および調査地

供試植物は大山に自生するシダ植物 2 種、单子葉植物 6 種および双子葉植物 6 種の計 14 種とし、それら植物の種名、和名、綱名、科名、花期および自生する地点を表 2-1 に示した。

調査地は大山夏山登山道沿いの A 地点(標高 850m)、B 地点(標高 1200m)および C 地点(標高 1500m)の 3 地点とした(図 2-1)。A および B 地点はブナおよびミズナラなどの落葉高木が優占する落葉高木帯であり、その林床にはホツツジ、ヒメモチおよびユズリハなどの低木およびチシマザサなどの草本植物が自生する。C 地点はダイセンキャラボク、ツガザクラなどの低木およびマイヅルソウおよびナンゴククガイソウなどの草本植物が自生する低木・草本帯である。

Table 2-1 List of species studied and their Japanese name, class, family, flowering season, habitat and year of investigation

Species	Japanese name	Class	Family	Flowering season (month)	Habitat	Year of investigation
<i>Athyrium vidalii</i> (Fr. et Sav.) Nakai [†]	ヤマイヌワラビ	Pteridophyte	Woodsiaceae		A B C	2007
<i>Dryopteris crassirhizoma</i> Nakai [†]	オシダ	Pteridophyte	Dryopteridaceae		A B	2007
<i>Carex foliosissima</i> Fr.Schm. [‡]	オクノカシスゲ	Monocotyledon	Cyperaceae	April to June	A B C	2005 2006 2007
<i>Sasa palmata</i> (Marl.) Nakai [§]	チマキザサ	Monocotyledon	Poaceae	July to August	A	2005 2006
<i>Tricyrtis affinis</i> Makino [‡]	ヤマジノホトトギス	Monocotyledon	Liliaceae	August to October	A B	2005 2006
<i>Maianthemum dilatatum</i> (Wood) Nels. Et Macbr. [‡]	マイヅルソウ	Monocotyledon	Liliaceae	May to July	B C	2005 2006 2007
<i>Disporum smilacinum</i> A. Gray [‡]	チゴユリ	Monocotyledon	Liliaceae	April to June	A B	2007
<i>Heloniopsis orientalis</i> (Thunb.) C. Tanaka [‡]	ショウジョウハカラ	Monocotyledon	Liliaceae	April to May	C	2007
<i>Aruncus dioicus</i> (Walt.) Fern. [‡]	ヤマブキシヨウマ	Dicotyledon	Rosaceae	June to August	A B C	2005 2006 2007
<i>Polygonum cuspidatum</i> Sieb. et Zucc. [¶]	イタドリ	Dicotyledon	Polygonaceae	July to October	A B C	2005 2006 2007
<i>Oxalis glifithii</i> Edgew. et Hook. f. [‡]	ニヤマカタバミ	Dicotyledon	Oxalidaceae	March to April	A B C	2005 2006
<i>Calathea nikomontana</i> Matsum. [‡]	オオカニコウモリ	Dicotyledon	Asteraceae	August to October	A B	2005 2006
<i>Artemisia princeps</i> Pamp. [¶]	ヨモギ	Dicotyledon	Asteraceae	September to October	A B C	2007
<i>Plantago asiatica</i> L. [¶]	オオバコ	Dicotyledon	Plantaginaceae	April to September	A B C	2007

Species, class, family and flowering season was referred to from †HANDBOOK FOR FIELD WATCHING, PTERIDOPHYTE (Murata and Yashiro 2006), ‡WILD FLOWERS OF JAPAN, MOUNTAINSIDE (Azegami 1996), §REVISED MAKINO'S ILLUSTRATED FLORA IN COLOUR (Makino et al. 1997), and ¶WILD FLOWERS OF JAPAN, PLAINS, SEASIDE and HILLS (Hayashi 1989). A, B and C indicate Site A, Site B and Site C, respectively.

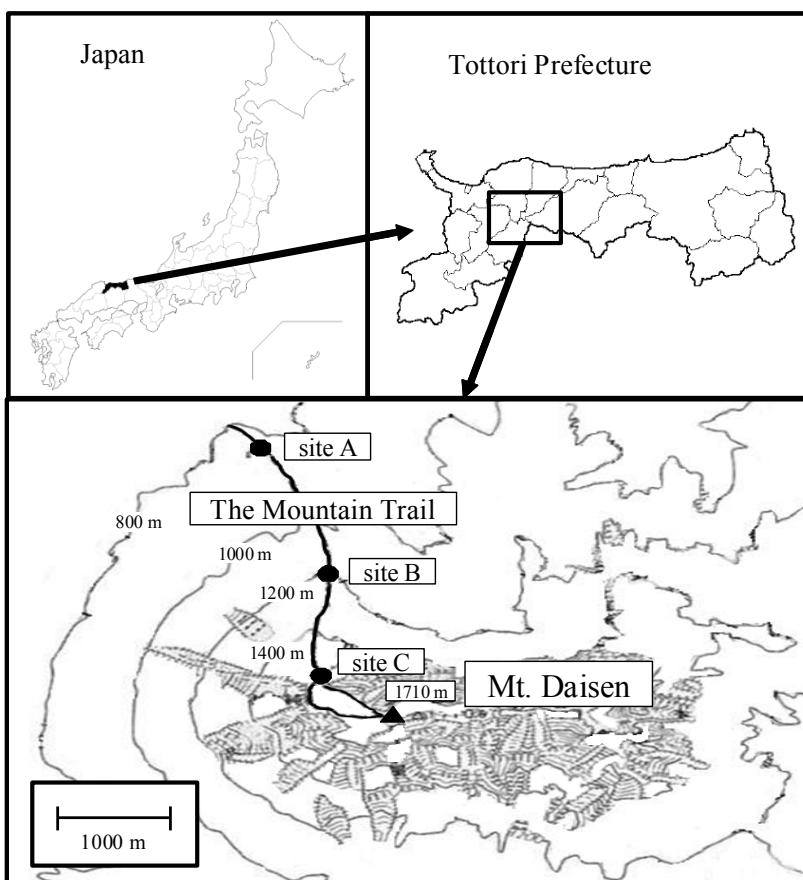


Figure 2-1 Location of study sites on Mt. Daisen. Along the Mountain Trail of Mt. Daisen, three sites (site A; altitude 850m, site B; altitude 1200m and site C; altitude 1500m a.s.l.) were selected as study sites.

2. 気温および地温の測定

調査期間中の気温を測定するため、2006年7月13日から10月31日および2007年7月27日から10月17日に小型温度測定器(Thermo Recorder TR-52, T & D Co. Ltd, Nagano, Japan)を各地点において地上15cmの高さに設置した。さらに2007年7月27日から10月17日に各地点において同測定器を用い深さ15cmの土壤温度を測定した。B地点において、測定器を紛失したため、2007年7月27日から9月13日までの土壤温度データを収集することができなかった。調査期間中の気温および土壤温度を10分ごとに測定した日平均気温の値として示した。また、積算気温および地温を日平均温度の総和により得た。

3. 植物および土壤の採取

大山に自生する草本植物 14 種の葉身を表 2-1 に示す自生地においてそれぞれ採取した。2005 年 7 月 19 日, 8 月 29 日, 9 月 22 日, 10 月 20 日および 2006 年 7 月 13 日, 8 月 25 日, 9 月 22 日, 10 月 31 日には单子葉植物であるオクノカンスゲ, チマキザサ, ヤマジノホトトギスおよびマイヅルソウおよび双子葉植物であるヤマブキショウマ, イタドリ, ミヤマカタバミおよびオオカニコウモリを採取した。2007 年 7 月 26 日, 9 月 4 日, 10 月 17 日にはシダ植物であるヤマイヌワラビおよびオシダ, 单子葉植物であるオクノカンスゲ, チゴユリ, マイヅルソウおよびショウジョウバカマおよび双子葉植物であるヤマブキショウマ, イタドリ, ヨモギおよびオオバコを採取した。それぞれの種において, 12 ~ 15 枚の完全展開葉を採取した。採取した全ての試料を 70°C で 72 時間通風乾燥し, 乾物重を測定し, 粉碎した後, 無機元素分析用試料とした。

供試植物の採取場所の表層土壤を除去した後, 深さ 5 ~ 15cm の根圏土壤を各調査日に採取した。採取した土壤を十分通風乾燥させ, 5mm のふるいを通して後, 分析用試料とした。

4. 植物および土壤の化学分析

窒素含有率を測定するため, 植物試料をセミミクロケルダール法(Bremner and Mulvaney 1982)で分解した後, ネスラー法(Yuen and Pollard 1952)で比色定量した。リンをバナドモリブ酸黄色法(Watanabe et al. 1998), カリウムを炎光法(Z-6100 Polarized Zeeman Atomic Absorption, HITACHI, Tokyo, Japan), カルシウムおよびマグネシウムを原子吸光分光光度法(同上)により測定した。

土壤 pH(H₂O)は, 10g の土壤試料に 25ml の蒸留水を加え, 1 時間浸透抽出した後, pH メーター(pH/COND METER D-54, HORIBA, Kyoto, Japan)で測定した。電気伝導度(EC)は pH 測定後の懸濁液にさらに 25ml の蒸留水を加え, 1 時間浸透抽出した後, EC メーター(同上)で測定した。全窒素をセミミクロケルダール法で測定した。可給態リン酸濃度をブレイ第 II 法で測定した(Bray and Kurtz 1945)。土壤交換性カリウム, カルシウムおよびマグネシウムを測定するため,

土壤試料 1.5g を 1M 酢酸アンモニウム 30ml で浸透抽出した後、カリウムを原子吸光分光光度法(AA-6800, SHIMADZU, Kyoto, Japan), カルシウムおよびマグネシウムをプラズマ発光分光法(ICPS-2000, SHIMADZU, Kyoto, Japan)で測定した。本調査において、可給態リン、交換性カリウム、カルシウムおよびマグネシウムを 2006 年および 2007 年のオクノカンスゲ、ヤマジノホトトギス、チゴユリ、ヤマブキショウマおよびイタドリの根圏土壤においてのみ測定した。

5. 統計処理

統計解析を SPSS statistical program version 10.0 (SPSS, SPSS Japan Inc., Tokyo, Japan)を用いて行った。植物の無機元素含有率と土壤無機元素濃度間の関係、窒素含有量と乾物重間の関係および窒素含有率とリンおよびカリウム含有率間の関係において回帰分析を行った($P < 0.05$)。窒素含有率とリンおよびカリウム含有率間の関係における平均の分散を t 検定($P < 0.05$)によって分析した。

第 2 節 結果

1. 気温および地温

日平均気温(°C)は A 地点 > B 地点 > C 地点の順に高かった(図 2-2(a)および(b))。日平均気温は 9 月までは 2006 年と 2007 年で類似していたが、その後 2006 年では調査期間後期に向かって緩やかに低下した。2007 年では 9 月後半では緩やかに低下し、その後 10 月に急激に低下した。調査期間中の平均気温は A, B および C 地点でそれぞれ 2006 年においては 17.7, 15.5 および 13.3, 2007 年においては 19.2, 17.1 および 15.0 であった。

3 地点における日平均土壤温度(°C)は 9 月中旬まではあまり変化せず、その後低下した(図 2-2(c))。調査期間中の平均土壤温度は A, B および C 地点でそれぞれ 17.0, 15.9 および 12.7 であった。

2. 土壤化学特性

土壤 pH は全地点および年次を通して 4 ~ 6 の範囲であった(図 2-3)。土壤 pH

は A および B 地点で類似していたが、他の 2 地点よりも C 地点において高かった。また、2005 年よりも 2006 年および 2007 年において高かった。土壤 EC は $1 \sim 25 \mu\text{S cm}^{-1}$ と幅広く変化し、他の 2 地点よりも A 地点において、また、2006 年および 2007 年よりも 2005 年において高かった。2005 年および 2006 年において、土壤 EC は秋季に向かって段階的に低下する傾向が見られたが、2007 年においては 9 月に低下し、その後 10 月に上昇した。全窒素濃度は A 地点において $5 \sim 9 \text{ mg g}^{-1}$ であり、B および C 地点においては $2 \sim 5 \text{ mg g}^{-1}$ であった。成育期間中および年次間の全窒素濃度変化は小さかった。可給態リン酸濃度は $0.1 \sim 0.4 \text{ mg g}^{-1}$ であり、地点間の変化は小さかったが、2007 年よりも 2006 年において低かった。交換性カリウム、カルシウムおよびマグネシウム濃度はそれぞれ $0.1 \sim 0.3$, $0.5 \sim 6.0$ および $0.2 \sim 1.5 \text{ cmolc kg}^{-1}$ であった。交換性カリウム、カルシウムおよびマグネシウム濃度における地点間および年次間の変化は見られなかった。

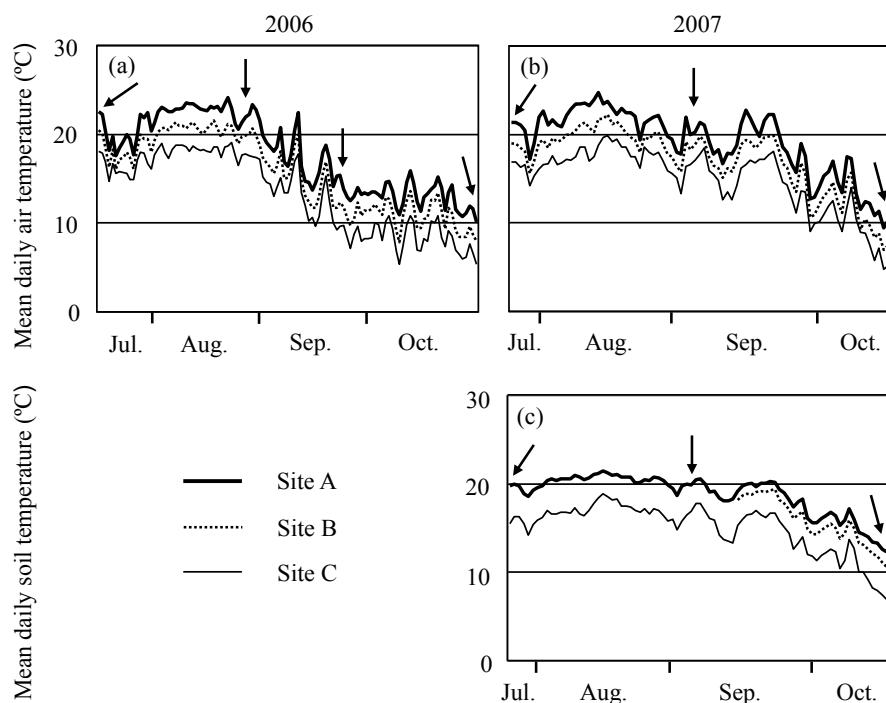


Figure 2-2 Mean daily air temperature ($^{\circ}\text{C}$) at three sites during the sampling period from Jul. 13 to Oct. 31 in 2006 and from Jul. 26 to Oct. 17 in 2007 and mean daily soil temperatures ($^{\circ}\text{C}$) at three sites during the sampling period from Jul. 26 to Oct. 17 in 2007. The arrows represent the days of sampling the plant and soil, on Jul. 13, Aug. 25, Sep. 22 and Oct. 31 in 2006 and on Jul. 26, Sep. 4 and Oct. 17 in 2007.

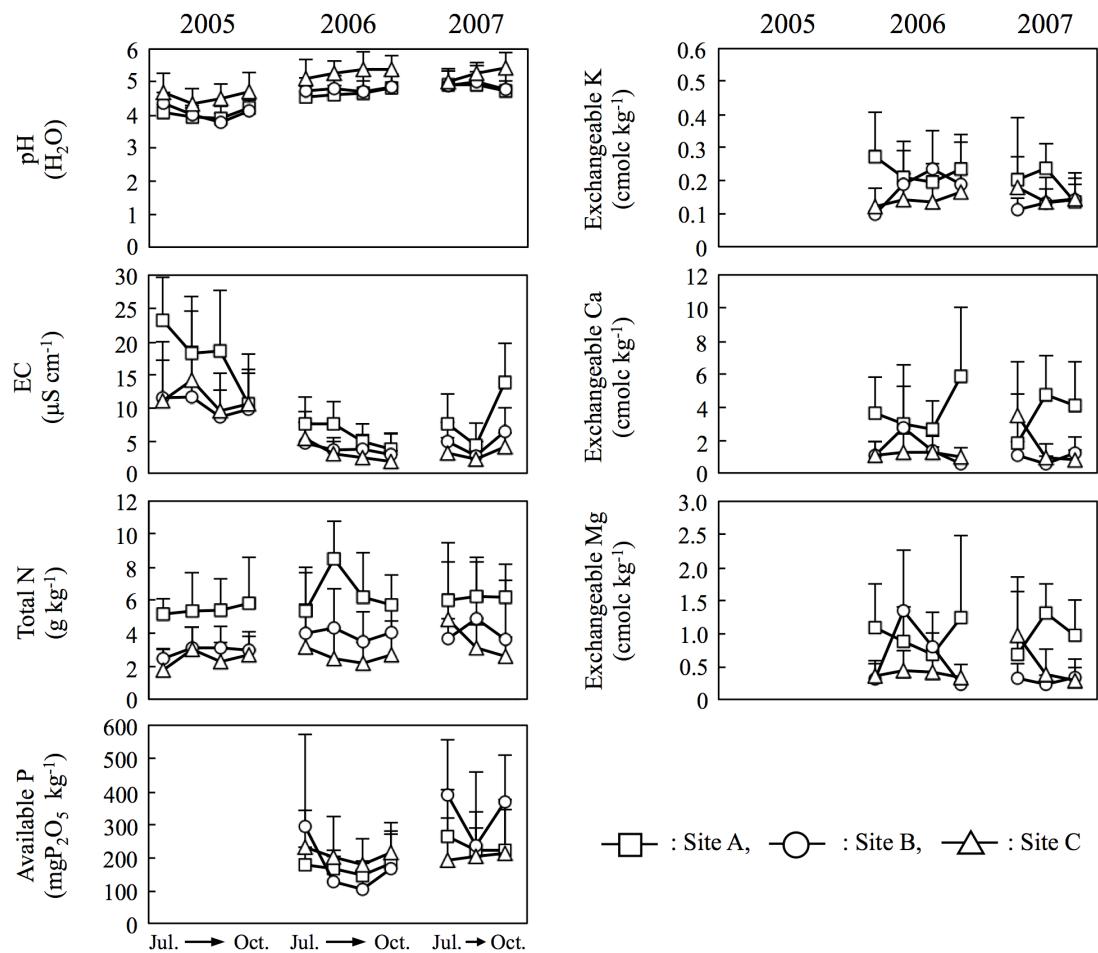


Figure 2-3 Soil chemical properties in three sites on Jul. 19, Aug. 29, Sep. 22, Oct. 20 in 2005, Jul. 13, Aug. 25, Sep. 22 and Oct. 31 in 2006 and Jul. 26, Sep. 4 and Oct. 17 in 2007. Bars in figure indicate S.D. value (4 ~ 44). EC, electric conductivity; N, nitrogen; P, phosphorus; K, potassium; Ca, calcium; Mg, magnesium.

3. 葉身における乾物重と窒素集積量の関係

全 14 種において、調査した全ての地点および年次で乾物重と窒素集積量間に有意な正の相関関係が見られた。しかしながら、その回帰直線の傾きは種間、地点間あるいは年次間で異なっていた。地点および年次全てを含む回帰直線の傾き、すなわち窒素集積量(g)あたりの乾物重(g)はオクノカンスゲおよびショウジョウウバカマではそれぞれ 44.51 および 58.39 と急であった。一方、ヤマイヌワラビ、オシダ、チマキザサ、ヤマジノホトトギス、ヤマブキショウマおよびオオカニコウモリでは 30 ~ 35 と傾きは中程度で、他の 6 種においては 20 ~ 25 と

緩やかであった。シダ植物において、ヤマイヌワラビではC地点とA地点の、オシダではA地点とB地点の傾きがそれぞれ有意に異なっていた(図2-4および表2-2)。単子葉植物において、オクノカンスゲおよびチゴユリでは各地点間の傾きに有意な差は見られなかった。一方、ヤマジノホトトギスおよびマイヅルソウでは自生する地点間の傾きが有意に異なっていた。オクノカンスゲでは3年間全ての年次間の傾きが有意に異なっており、マイヅルソウでは2005年と2006年および2007年と2005年の傾きが有意に異なっていた。チマキザサおよびヤマジノホトトギスにおいては年次間の傾きによる違いは見られなかった。双子葉植物において、ヤマブキショウマではA地点とB地点およびC地点とA地点、イタドリおよびミヤマカタバミではB地点とC地点およびC地点とA地点、オオカニコウモリ、ヨモギおよびオオバコではA地点とB地点の傾きがそれぞれ有意に異なっていた。また、ヤマブキショウマおよびイタドリでは2006年と2007年、2007年と2005年の傾きが有意に異なっており、ミヤマカタバミおよびオオカニコウモリでは傾きの違いは見られなかった。

Table 2-2 The differences of slope for regression line in the relationship between amount of nitrogen accumulated and dry weight in leaf blades at each site and year

Class	Species	Site	Year
Pteridophyte	<i>A. vidalii</i>	C-A	—
	<i>D. crassirhizoma</i>	A-B	—
Monocotyledon	<i>C. foliosissima</i>	n.s.	2005-2006, 2006-2007 and 2007-2005
	<i>S. palmata</i>	—	n.s.
	<i>T. affinis</i>	A-B	n.s.
	<i>M. dilatatum</i>	B-C	2005-2006 and 2007-2005
	<i>D. smilacinum</i>	n.s.	—
	<i>H. orientalis</i>	—	—
Dicotyledon	<i>A. dioicus</i>	A-B and C-A	2006-2007 and 2007-2005
	<i>P. cuspidatum</i>	B-C and C-A	2006-2007 and 2007-2005
	<i>O. gliffithii</i>	B-C and C-A	n.s.
	<i>C. nikomontana</i>	A-B	n.s.
	<i>A. princeps</i>	A-B	—
	<i>P. asiatica</i>	A-B	—

The differences of slope in regression line in each site or year were analyzed by regression analysis ($P < 0.05$). n.s.: not significantly different, - : not determined due to a single specimen in site or year.

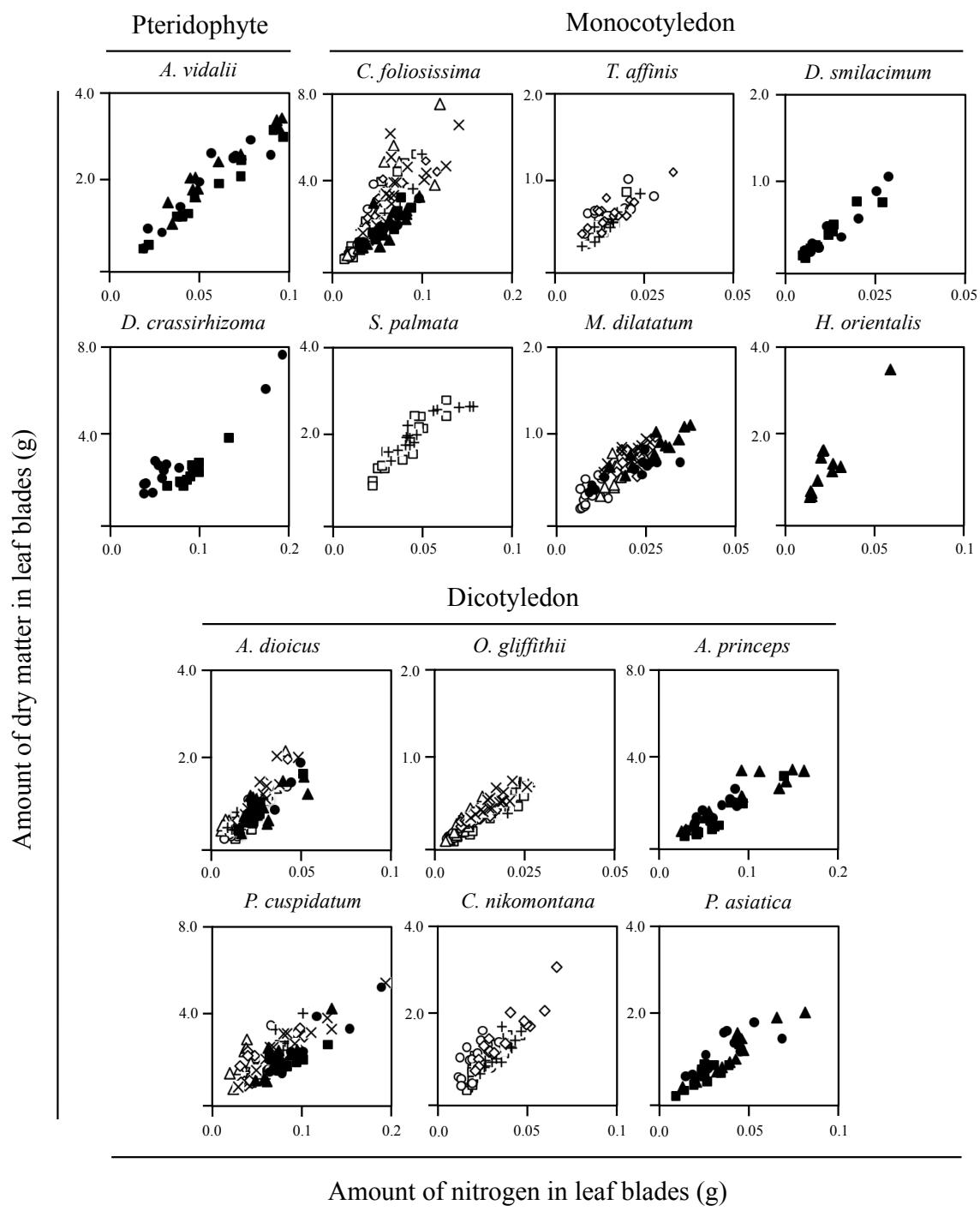


Figure 2-4 Relationship between amount of dry matter and amount of nitrogen accumulated in leaf blades in 14 species at each site and year.

4. 葉身における窒素とリンあるいはカリウム含有率間の関係

シダ植物である 2 種の窒素とリンおよびカリウム含有率間の関係において、ヤマイヌワラビでは A 地点において 3 元素含有率間の関係に有意な正の相関関係が見られたが、年次間では有意な相関関係は見られなかった(図 2-5 および表 2-3). 一方オシダではどちらの含有率間の関係においても A および B 両地点で有意な相関関係は見られなかつたものの 2007 年において有意な相関関係が見られた。両種とも窒素とリンおよびカリウム含有率間の分散は地点間で有意に異なっていた。单子葉植物において、ショウジョウバカマの窒素とカリウム含有率間の C 地点を除きすべての種において 3 元素含有率間の関係に全ての地点で有意な相関関係は見られなかつた。年次で見た場合、窒素とリン含有率間においてオクノカンスゲでは 2006 年と 2007 年に、チマキザサおよびヤマジノホトトギスでは 2006 年に、マイヅルソウでは 2005 年に有意な相関関係があつた。窒素とカリウム含有率間において、チマキザサおよびヤマジノホトトギスでは 2006 年に、マイヅルソウでは全ての年において有意な相関関係が見られた。3 元素間の分散において、オクノカンスゲおよびチゴユリでは地点間で変化しなかつたが、ヤマジノホトトギスでは 3 元素間、マイヅルソウでは窒素とカリウム含有率間の関係において地点間で有意に異なっていた。全ての種において 3 元素間の分散は年次間で異なっていた。双子葉植物の窒素とリン含有率間の関係において、ヤマブキショウマでは A および B 地点、ミヤマカタバミ、オオカニコウモリおよびヨモギでは A 地点、オオバコでは C 地点において有意な相関関係があつた。窒素とカリウム含有率間の関係において、ヤマブキショウマおよびイタドリでは C 地点、ヨモギでは A および B 地点、オオバコでは A および C 地点において有意な相関関係が見られた。オオバコを除く全ての種における 3 元素間の関係において、多くの年次で有意な相関関係が見られた。全ての種において 3 元素含有率間の分散はほとんどの地点間および年次間で有意に異なっていた。

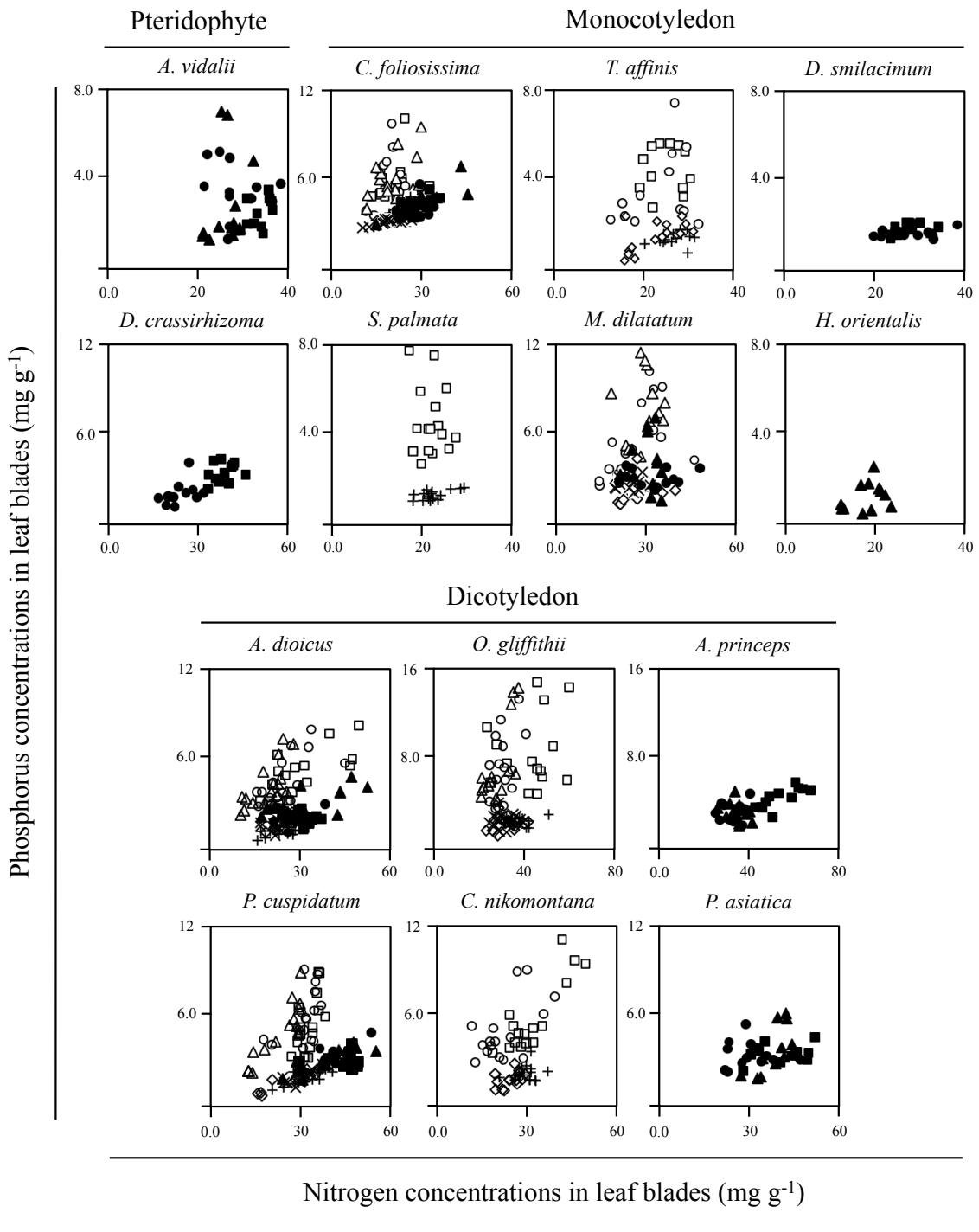


Figure 2-5 (a) Relationship between nitrogen and phosphorus or potassium concentrations in leaf blades in 14 species at each site and year.

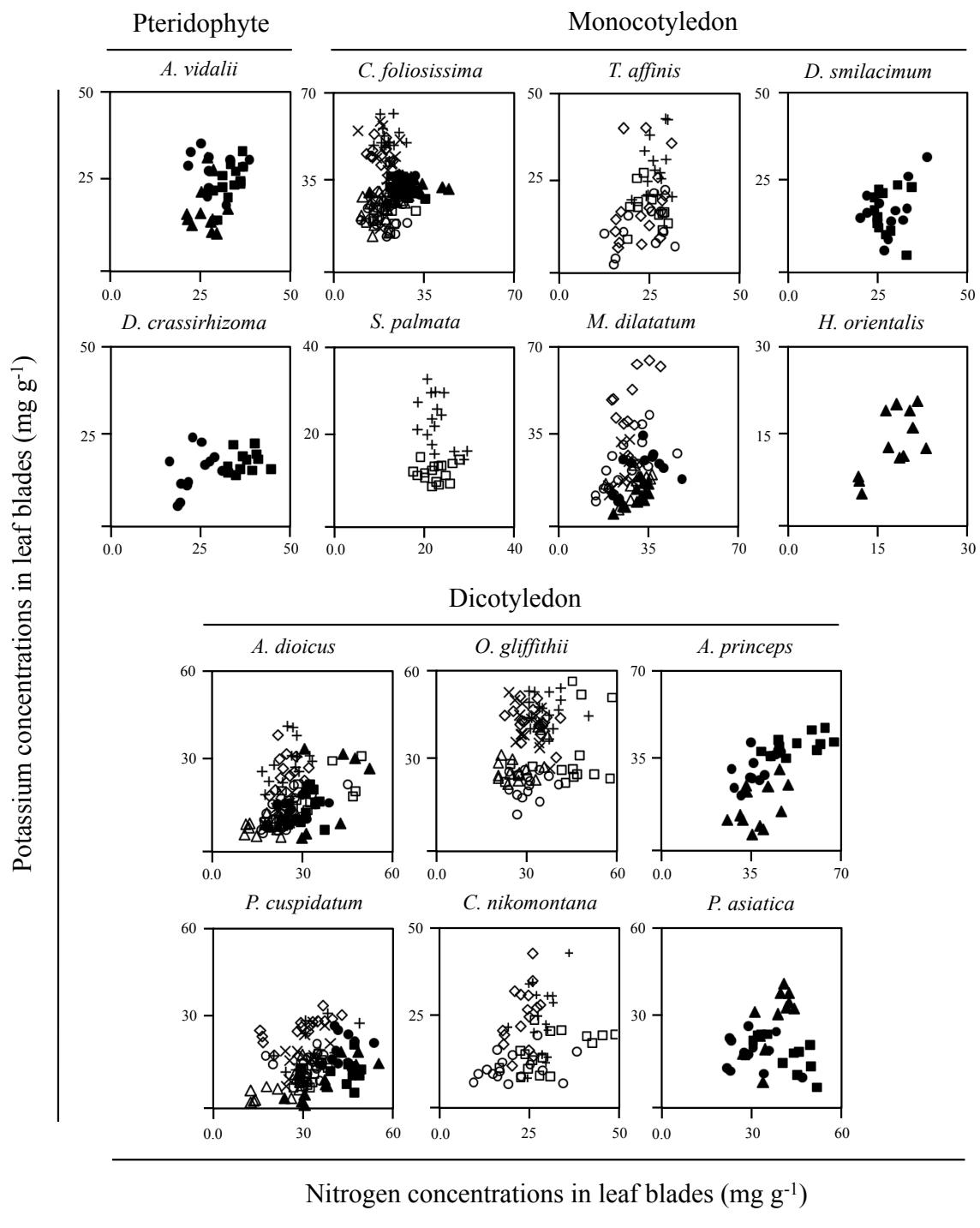


Figure 2-5 (b) Relationship between nitrogen and phosphorus or potassium concentrations in leaf blades in 14 species at each site and year.

Table 2-3 Correlation and variance between nitrogen (N) and phosphorus (P) or potassium (K) concentrations in leaf blades in each site and year

Class	Species	N - P				N - K			
		correlation coefficient		variance ($P < 0.05$)		correlation coefficient		variance ($P < 0.05$)	
		site	year	site	year	site	year	site	year
Pteridophyte	<i>A. vidalii</i>	A*	n.s.	A-B and C-A	—	A*	n.s.	A-B-C	—
	<i>D. crassirhizoma</i>	n.s.	2007**	A-B	—	n.s.	2007*	A-B	—
Monocotyledon	<i>C. foliosissima</i>	n.s.	2006** and 2007**	n.s.	2005 - 2007	n.s.	n.s.	n.s.	2005 - 2007
	<i>S. palmata</i>	n.s.	2006**	—	2005 - 2006	n.s.	2006*	—	2005 - 2006
	<i>T. affinis</i>	n.s.	2006**	A-B	2005 - 2006	n.s.	2006**	A-B	2005 - 2006
	<i>M. dilatatum</i>	n.s.	2005**	n.s.	2005 - 2007	n.s.	2005**, 2006**, B-C and 2007*	B-C	2005 - 2007
	<i>D. smilacinum</i>	n.s.	n.s.	n.s.	—	n.s.	n.s.	n.s.	—
	<i>H. orientalis</i>	n.s.	n.s.	—	—	C*	n.s.	—	—
Dicotyledon	<i>A. dioicus</i>	A** and B*	2005** and 2007**	A-B and C-A	2005 - 2007	C*	2005**, 2006**, A-B-C and 2007**	2005 - 2007	
	<i>P. cuspidatum</i>	n.s.	2005**, 2006**, and 2007**	C-A	2005 - 2007	C*	2005**, 2006*, A-B-C and 2007**	2005 - 2007	
	<i>O. glifithii</i>	A*	2005*	A-B and C-A	2005 - 2006	n.s.	2005**	A-B-C	2005 - 2006
	<i>C. nikomontana</i>	A**	2005** and 2006*	A-B	2005 - 2006	n.s.	2005**	A-B	2005 - 2006
	<i>A. princeps</i>	A*	2007**	A-B and C-A	—	A* and B*	2007**	A-B-C	—
	<i>P. asiatica</i>	C*	n.s.	A-B and C-A	—	A* and C**	n.s.	A-B-C	—

The relationship between N and P or K concentrations in leaf blades in each site and year were analyzed by linear regression analysis. Variance of the means for the there relationship in each site and year was analyzed by t-test ($P < 0.05$). A, B and C : site, 2005, 2006 and 2007 : year, n.s.: not significantly different, - : not determined due to a single specimen in site or year, * $P \leq 0.05$, ** $P \leq 0.01$.

5. 葉身無機元素含有率と土壤無機元素濃度間の関係

本研究において、葉身無機元素含有率と土壤無機元素濃度間の関係を単子葉植物、双子葉植物およびシダ植物としてそれぞれの種をまとめて調査した(図2-6). 単子葉植物において、葉身のリン含有率と土壤リン濃度間の関係においてのみ有意な正の相関関係が見られ、その他の元素濃度における葉身と土壤間では有意な関係は見られなかった. 一方双子葉植物において、全ての葉身元素含有率と土壤元素濃度間に有意な正の相関関係が見られた. シダ植物においては葉身窒素含有率と土壤窒素濃度間においてのみ調査を行ったが、それら濃度間に有意な相関関係は見られなかった.

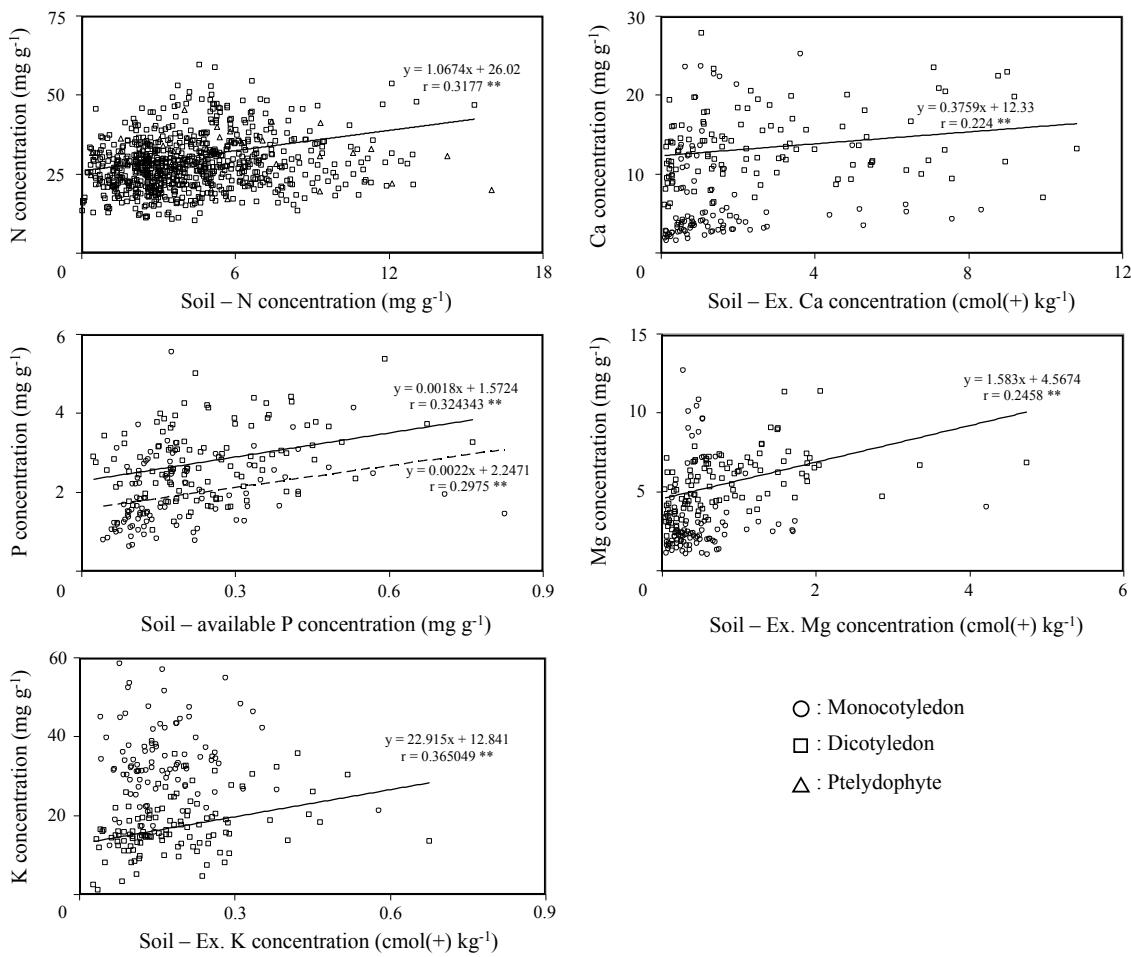


Figure 2-6 Relationships between plant mineral concentrations in leaf blades and soil mineral concentrations. The dotted lines and solid lines represent significant regression line in monocotyledon and dicotyledon, respectively. N, nitrogen; P, phosphorus; K, potassium; Ca, calcium; Mg, magnesium.

第3節 考察

窒素は植物の成長を強く支配する多量必須元素であり、植物の成長速度は体内窒素濃度と密接に関係していると考えられる。葉身窒素集積量と乾物重間の関係における環境応答の違いを大山に自生する草本 14 種において調査した(図 2-4 および表 2-2)。標高の違いによって気温、土壤温度、土壤 pH、EC および全窒素濃度は異なっていた(図 2-2 および 2-3)が、単子葉植物であるオクノカシスゲおよびチゴユリではそれらの関係において全地点を通して一本の回帰直線を

引くことができ、標高によって変化せず安定していた。一方、単子葉植物であるヤマジノホトトギスおよびマイヅルソウ、シダ植物 2 種および双子葉植物において、標高によって窒素集積量と乾物重の関係は大きく変化した。すなわち、窒素あたりの乾物生産効率が、オクノカンスグおよびチゴユリでは地点に関わらず一定で、その他の種では変動することが考えられた。イネ科作物(イネ、コムギおよびトウモロコシ)、根菜(バレイショ、サツマイモおよびテンサイ)およびマメ科(ダイズ、ソラマメおよびアズキ)における炭素と窒素間の関係を調査したところ、窒素あたりの乾物生産効率がマメ科と他の作物(イネ科および根菜)では有意に差があった(Osaki et al. 1992)。またイネ科(イネ、トウモロコシ、サトウキビおよびヨシ)、マメ科(ダイズ、ピーナッツ、シカクマメおよびクズ)、キク科(キクイモ、ヤーコンおよびヒマワリ)、ナス科(バレイショ)、アカザ科(テンサイ)およびヒルガオ科(サツマイモ)における乾物重と窒素集積量の関係において、収穫期の窒素利用効率はイネ科の平均値が 78、マメ科で 39、キク科、ナス科、アカザ科およびヒルガオ科で 59 とイネ科とマメ科作物のほぼ中間値であったが、その変動幅は 42 ~ 101 と広く、炭素と窒素の相互関係が各科作物で固有の特性をもつと報告した(山田 1996)。すなわち、窒素あたりの乾物生産効率は種によって支配されると考えることができる。以上のことから、今回調査を行った自生植物 14 種において窒素あたりの乾物生産効率は種および成育環境によって変わるということが分かった。

窒素とともにリンおよびカリウム栄養も乾物生産において重要な役割を果たしており、窒素、リンおよびカリウムの 3 元素間の関係を理解することは生産性を理解する上で重要である。また、高等植物における葉は光合成を行い、炭水化物をはじめとするさまざまな有機物を合成する中心的な場である。このことから今回調査した自生植物 14 種の葉身における窒素、リンおよびカリウム含有率間の関係を調査した(図 2-5 および表 2-3)。単子葉植物であるオクノカンスグおよびチゴユリでは両元素濃度間の関係に有意な正の相関関係が見られる地点はなく、散布図の分布領域を地点別に区別することができなかった。そのことから、単子葉植物のそれら 2 種では 3 元素間の関係が標高によって変化せず

一定であることが考えられた。単子葉植物のマイヅルソウにおいて、3元素間の関係に有意な相関関係が見られる地点はなく、窒素とカリウム含有率間の関係において、自生する地点間で分布領域を区別することができたが、窒素とリン含有率間の関係においては地点別に区別することができなかつた。シダ植物2種において、ヤマイヌワラビのA地点でのみ窒素とリンあるいはカリウム含有率間に有意な正の相関関係が見られたが、両種において、散布図の分布領域を標高の違いにより区別することができた。単子葉植物であるヤマジノホトトギスにおいて、3元素間の関係に有意な相関関係が見られる地点はなかつたものの、窒素とリンあるいはカリウム含有率間の関係において自生する地点間で分布領域を区別することができた。双子葉植物6種において、多くの地点で窒素とリンあるいはカリウム含有率間に有意な正の相関関係が見られ、地点および年次ごとに分布領域を区別することができ、3元素間の関係は地点および年次によつて大きく変化していた。そのことからそれら12種では3元素間の関係が標高および年次によって変化することが考えられた。それらのことから、オクノカンスゲおよびチゴユリにおいて、窒素とリンあるいはカリウム間の関係は乾物生産能に関わらず地点による影響が小さいことが考えられた。一方、他の11種において、乾物生産のための各元素の生理機能とは関係なく、吸収した3元素の関係が自生地の環境要因の変化に応答するように敏感に変化し、乾物生産能を調節していることが考えられた。また、単子葉植物のマイヅルソウはその中間の性質を持つと考えられた。

窒素に対する乾物重、リンおよびカリウム含有率間の関係において地点間で有意な変化を示さなかつたオクノカンスゲおよびチゴユリにおいて、年次間で分析するとそれらの関係が有意に変化した(図2-4, 2-5および表2-2, 2-3)。今回の調査で土壤pH、ECおよび可給態リン酸濃度が年次で有意に変化していた(図2-3)。また、平均気温にあまり違いは見られないものの、その変動パターンは年次で異なつていた(図2-2)。今回の調査では理由は分からなかつたが、それら2種は土壤、気温および地温の標高変化には強いものの、年次によるそれらの変化には弱いのかもしれない。

全地点および全年次を通した葉身無機元素含有率と土壤無機元素濃度間の関係を、シダ植物 2 種、単子葉植物 6 種および双子葉植物 6 種をそれぞれまとめて調査した(図 2-6)。双子葉植物においては、葉身の全ての無機元素含有率と土壤の同無機元素濃度間に有意な正の相関関係が見られたが、単子葉植物ではリン含有率を除く全ての元素含有率と、シダ植物では窒素含有率と土壤の無機元素濃度間に有意な相関関係は見られなかった。この結果から、シダ植物および単子葉植物において葉身、土壤両元素間の関係が標高および年次の影響を受けにくく、双子葉植物における関係はそれらの影響を受けやすいと考えられた。それのことから、双子葉植物はシダ植物および単子葉植物よりも土壤養分濃度変化に応答しやすいと考えられた。

以上のことから、標高によって気温、地温、特に EC のような環境要因が異なっていたが、乾物生産と葉身窒素、リンあるいはカリウム含有率間の関係とともに大山自生植物 14 種を特徴付けることができた。オクノカンスゲおよびチゴユリでは環境および土壤養分が変化しても一定の養分吸収を行い、体内の窒素と乾物重、リンあるいはカリウム含有率間の関係も変化しない、自律性の強い養分吸収を行うことが考えられた。シダ植物 2 種および単子葉植物であるヤマジノホトトギスでは、土壤養分濃度が変化しては自律的な無機元素吸収を行うものの、体内の窒素と乾物重、リンあるいはカリウム含有率間の関係が環境変化に応答するように変化することが考えられた。双子葉植物 6 種は土壤養分濃度変化に対し養分吸収が順応的に変化し、環境変化にも窒素と乾物重、リンあるいはカリウムの関係が敏感に変化する、自律性の弱い養分吸収を行うことが考えられた。マイヅルソウはオクノカンスゲおよびチゴユリとシダ植物およびヤマジノホトトギスの中間的性質を有することが考えられた。

第 4 節 要約

大山に自生する草本植物 14 種の成長を特徴付けするため、大山夏山登山道沿いの標高の異なる 3 地点(A 地点; 850m, B 地点; 1200m, C 地点; 1500m)において、それら 14 種の葉身を採取し、窒素、リンおよびカリウム含有率を調査した。ま

た、環境要因として、自生地の気温、地温および土壤化学特性を調査した。得られた結果は以下の通りである。1) 気温および地温は A 地点 > B 地点 > C 地点の順に高かった。2) 土壤 pH は A 地点 < B 地点 < C 地点の順に低く、土壤 EC および全窒素濃度は A 地点 > B 地点 > C 地点の順に高かった。可給態リン酸濃度、交換性塩基濃度は地点間の変化が小さかった。3) 乾物重と窒素集積量の関係において、調査した全ての種において有意な正の相関関係が見られた。单子葉植物のオクノカンスゲおよびチゴユリでは地点に関わらず一本の回帰直線を引くことができた。シダ植物 2 種、单子葉植物のヤマジノホトトギスおよびマイヅルソウおよび双子葉植物 6 種ではそれらの関係が標高によって変化した。4) 窒素とリンあるいはカリウム含有率間の関係において、单子葉植物のオクノカンスゲおよびチゴユリではそれら 3 元素間の関係が地点によって変化せず、マイヅルソウは窒素とリン含有率間の関係が地点によっては変化しなかった。その他の種では標高によって大きく変化した。5) 全地点および時期を通した葉身無機元素含有率と土壤無機元素濃度間の関係において、双子葉植物では全ての元素において有意な正の相関関係が見られ、シダ植物および单子葉植物では有意な関係は見られなかった。以上の結果から、オクノカンスゲおよびチゴユリは環境、土壤養分が変化しても窒素と乾物重、リンあるいはカリウム含有率間の関係が変化しない、自律性の強い養分吸収を行うことが考えられた。その他の種では環境の変化に対し、体内の元素含有率間の関係が順応的に変化し乾物生産を行うものの、土壤養分濃度変化に対しシダ植物およびヤマブキショウマのように自律的な無機元素吸収を行うか、あるいは双子葉植物のように自律性の弱い養分吸収を行うことが考えられた。マイヅルソウはオクノカンスゲおよびチゴユリとその他の種の中間的性質を有することが考えられた。

第3章

大山全域に自生する草本植物7種の適応戦略 ：葉身における窒素，リン，カリウム，カルシウムおよび マグネシウム集積特性

第2章において大山自生植物の葉身における養分吸収特性および葉の無機元素集積と乾物集積の関係を調査し，乾物生産と吸収した窒素，リンおよびカリウム間の関係をもとに14種を特徴付けすることができた。すなわち，オクノカンスゲおよびチゴユリは環境，土壤養分が変化しても窒素と乾物重，リンあるいはカリウム含有率間の関係が変化しない，自律性の強い養分吸収を行い，その他の種では環境の変化に対し，体内的元素含有率間の関係が順応的に変化し乾物生産を行うものの，土壤養分濃度変化に対しシダ植物およびヤマブキショウマのように自律的な無機元素吸収を行うか，あるいは双子葉植物のように自律性の弱い養分吸収を行うことが考えられた。ではそれら大山自生植物の成長戦略とはどのようなものであるのだろうか。それら14種の中でもヤマイヌワラビ，オクノカンスゲ，ヤマブキショウマ，イタドリ，ヨモギ，オオバコおよびミヤマカタバミの7種は標高の異なる大山全域に自生している。標高および自生環境により土壤の化学的特性および気候は変化することから，自生植物はそれら環境変化に対し適応戦略を有していると考えられる。大山全域に自生する植物の成長戦略を把握するため，それら7種の葉身における窒素，リン，カリウム，カルシウムおよびマグネシウム含有率を分析した。環境要因として，土壤化学特性としては根圏土壤pH，EC，土壤全炭素および全窒素濃度，可給態リン酸濃度，交換性カリウム，カルシウム，マグネシウム，ナトリウムおよびアルミニウム濃度を調査し，あわせて調査期間の気温および地温も調査し，そしてそれら無機元素含有率と環境要因との関係を解析した。

第1節 材料と方法

1. 供試植物および調査地

供試植物は大山全域に自生するシダ植物であるヤマイヌワラビ、単子葉植物であるオクノカンスゲ、双子葉植物であるヤマブキショウマ、イタドリ、ヨモギ、オオバコおよびミヤマカタバミの計7種とした。それぞれの種の種名、科名、花期は第2章表2-1に準ずる。

調査地は第2章と同じ3地点とした。

2. 気温および地温の測定

気温および地温の測定は第2章に準じて行った。

3. 植物および土壤の採取

2007年の7月26日、9月4日、10月17日に大山に優占的に成育するミヤマカタバミを除く草本植物6種の葉身試料を各地点で採取した。ミヤマカタバミにおいては2006年7月13日、8月25日、9月22日、10月31日に各地点で採取した。それぞれの種において、12～15枚の完全展開葉を採取した。採取した全ての試料を70°Cで72時間通風乾燥し、乾物重を測定し、粉碎した後、無機元素分析用試料とした。

土壤を各地点において2007年に3カ所から採取し、ヤマイヌワラビおよびオクノカンスゲ、ヤマブキショウマおよびイタドリ、ヨモギおよびオオバコが自生する地点をポジション1、2および3と表した。また、2006年にミヤマカタバミの根圏土壤を採取し、ポジション4と表した。採取した土壤を十分通風乾燥させ、5mmのふるいを通した後、分析用試料とした。

4. 植物および土壤の化学分析

植物の葉身における窒素、リン、カリウム、カルシウムおよびマグネシウムの測定は第2章に準じて行った。

土壤pH(H₂O)、電気伝導度(EC)、可給態リンおよび交換性カリウム、カルシウ

ムおよびマグネシウムの測定は第 2 章に準じて行った。土壤全炭素および全窒素を炭素・窒素同時定量装置(CN CORDER MT-700, YANACO, Tokyo, Japan)により測定した。土壤交換性ナトリウムを測定するため、土壤試料 1.5g を 1M 酢酸アンモニウム 30ml で浸透抽出した後、原子吸光分光光度法(AA-6800, SHIMADZU, Kyoto, Japan)で測定した。交換性アルミニウムを測定するため、土壤試料 2.5g を 1N 塩化カリウム 15ml で浸透抽出した後、プラズマ発光分光法(ICPS-2000, SHIMADZU, Kyoto, Japan)で測定した。

5. 統計処理

統計解析を SPSS statistical program version 19.0 (IBM, SPSS Inc., Tokyo, Japan)を用いて行った。植物葉身における無機元素含有率および土壤化学特性において、1元配置の分散分析(ANOVA)を行った後、フィッシャーの最小有意差(LSD)法($P < 0.05$)により解析を行った。植物葉身における無機元素含有率と土壤無機元素濃度、気温および地温の関係において、ピアソンの相関係数を用い解析を行った。

第 2 節 結果

1. 土壤化学特性

4 ポジションにおける平均土壤 pH(H₂O)は A 地点 < B 地点 < C 地点の順に有意に低かった(表 3-1)。ポジション 1 では A および B 地点において、ポジション 3 および 4 では C 地点において高くなり、ポジション 2 では地点間に有意な変化は見られなかった。4 ポジションにおける平均 EC は B および C 地点よりも A 地点で高かった。B 地点においてはポジション間で EC が異なっていた。土壤全炭素、全窒素および交換性カリウム、カルシウムおよびマグネシウム濃度において、それらの平均値は他の 2 地点よりも A 地点で高かった。全炭素、全窒素、交換性カリウム濃度は B および C 地点において、交換性カルシウムおよびマグネシウム濃度は C 地点においてポジション間で異なっていた。平均可給態リン酸濃度は A および C 地点よりも B 地点において高かった。しかしながらポジシ

Table 3-1 Soil chemical properties in four positions at three sites

		Site A	Site B	Site C
pH (H ₂ O)	Position 1	4.71a	5.01a	4.58b
	Position 2	4.86a	4.85a	5.28a
	Position 3	4.41b	4.73a	5.13a
	Position 4	4.54b	4.69b	5.71a
	Average	4.63c	4.81b	5.20a
EC (μS cm ⁻¹)	Position 1	9.39a	2.95b	3.37ab
	Position 2	5.44a	5.47a	3.87a
	Position 3	8.81a	2.78b	2.93b
	Position 4	6.69a	3.72b	1.99b
	Average	7.76a	3.57b	2.97b
Total C (g kg ⁻¹)	Position 1	76.79a	44.22b	64.58b
	Position 2	71.57a	48.31b	52.22b
	Position 3	124.19a	51.45a	35.10a
	Position 4	109.17a	93.44a	25.78b
	Average	95.94a	61.98b	43.32b
Total N (g kg ⁻¹)	Position 1	5.73a	3.31b	4.80b
	Position 2	5.55a	3.63b	3.69b
	Position 3	8.51a	3.76a	2.87a
	Position 4	7.67a	5.85a	2.21b
	Average	6.86a	4.27b	3.33b
Available P (mgP ₂ O ₅ kg ⁻¹)	Position 1	207.45a	330.48a	156.28b
	Position 2	225.96a	309.28a	282.91a
	Position 3	284.50a	356.80a	171.67b
	Position 4	200.81ab	173.40b	254.50a
	Average	226.34ab	279.48a	218.59b
Exchangeable K (cmol _c kg ⁻¹)	Position 1	0.16a	0.13a	0.18a
	Position 2	0.13a	0.11a	0.16a
	Position 3	0.29a	0.14a	0.12a
	Position 4	0.28a	0.18b	0.12b
	Average	0.22a	0.14b	0.14b
Exchangeable Ca (cmol _c kg ⁻¹)	Position 1	2.97a	1.09b	1.74ab
	Position 2	4.06a	0.90b	2.79a
	Position 3	3.48a	0.84b	0.71b
	Position 4	3.29a	1.43b	1.91b
	Average	3.44a	1.10b	1.79b
Exchangeable Mg (cmol _c kg ⁻¹)	Position 1	0.77a	0.35b	0.57ab
	Position 2	0.97a	0.27b	0.84a
	Position 3	1.22a	0.28b	0.25b
	Position 4	1.08a	0.67ab	0.55b
	Average	1.01a	0.42b	0.55b
Exchangeable Na (cmol _c kg ⁻¹)	Position 1	0.07a	0.06a	0.06a
	Position 2	0.07a	0.07a	0.06a
	Position 3	0.11a	0.09a	0.05a
	Position 4	0.08a	0.09a	0.04b
	Average	0.08a	0.08a	0.05b
Exchangeable Al (cmol _c kg ⁻¹)	Position 1	1.73a	1.70a	1.87a
	Position 2	1.35b	1.67a	0.89b
	Position 3	2.78a	1.89a	0.96b
	Position 4	1.88a	1.73a	0.27b
	Average	1.94a	1.75a	0.94b

Position 1, 2, 3 and 4 was inhabited by *A. vidalii* and *C. foliosissima*, *A. dioicus* and *P. cuspidatum*, *A. princeps* and *P. asiatica* and *O. gliffithii*, respectively. EC, electric conductivity; C, carbon; N, nitrogen; P, phosphorus; K, potassium; Ca, calcium; Mg, magnesium; Na, sodium; Al, aluminum. Different letters indicate significant differences at $P < 0.05$ according to Fisher's least significant difference (LSD) test. The average value over 4 positions at each site was compared among sites. The value of 4 positions at the same site was compared among sites.

ション 4においては B 地点で低く、C 地点において高かった。交換性ナトリウムおよびアルミニウム濃度において、4 ポジションにおけるそれらの平均値は C 地点よりも A および B 地点において高かった。交換性ナトリウム濃度は C 地点において、交換性アルミニウム濃度は A および C 地点においてポジション間で異なっていた。

2. 葉身における無機元素含有率

2-1. 各地点および各採取日における無機元素含有率

ヤマイヌワラビにおいて、窒素およびカリウム含有率では 9 月 4 日および 10 月 17 日に、リン含有率では 7 月 26 日および 10 月 17 日に、カルシウムおよびマグネシウム含有率では 10 月 17 日において地点間で有意な差が見られた(図 3-1)。成育期間を通して C 地点において窒素、リンおよびカリウム含有率は低下し、カルシウムおよびマグネシウム含有率はわずかに上昇する傾向が見られた。オクノカンスゲにおいて、窒素、リン、カリウムおよびカルシウム含有率は窒素含有率の 7 月 26 日およびカルシウム含有率の 10 月 17 日を除いて地点間で有意な変化は見られなかった。成育期間間の差は他の種と比較して小さかった。

ヤマブキショウマにおいて、窒素およびリン含有率の 9 月 4 日、カリウム含有率の 10 月 17 日、カルシウム含有率の 9 月 4 日および 10 月 17 日を除いて地点間で有意な差が見られた。A 地点における窒素、カリウムおよびマグネシウム含有率は秋季に向かって上昇し、C 地点における全ての無機元素含有率は低下した。イタドリにおいて、窒素含有率の 7 月 26 日、リン含有率の 9 月 4 日および 10 月 17 日、カルシウム含有率の全採取日を除いて地点間で有意な差が見られた。A 地点における窒素およびマグネシウム含有率、全 3 地点におけるカルシウム含有率は秋季に向かい上昇した。B および C 地点における窒素およびリン含有率および C 地点におけるカリウム含有率は秋季に向かって低下した。ヨモギにおいて、窒素含有率の 9 月 4 日および 10 月 17 日、リン含有率の 9 月 4 日およびカリウム含有率の全採取日において地点間で有意な差が見られた。カルシウムおよびマグネシウム含有率において、地点間に有意な差は見られなかった。B

およびC地点における窒素, リンおよびカリウム含有率は秋季に向かい低下し, A 地点における窒素含有率, B および C 地点におけるマグネシウム含有率は上昇した. オオバコにおいて, 窒素およびカリウム含有率の 9 月 4 日, リン含有率の 7 月 26 日および 10 月 17 日およびカルシウム含有率の 7 月 26 日および 9 月 4 日を除いて地点間で有意な差が見られた. A 地点における窒素およびマグネシウム含有率, A および B 地点におけるカルシウム含有率は秋季に向かい上昇した. B および C 地点におけるリン含有率, A および B 地点におけるカリウム含有率は秋季に向かい低下した. ミヤマカタバミにおいて, 窒素含有率の 10 月 31 日, リン含有率の 9 月 22 日, カリウム含有率の 7 月 13 日, カルシウム含有率の全採取日およびマグネシウム含有率の 7 月 13 日, 9 月 22 日および 10 月 31 日において地点間で有意な差が見られた. B 地点における窒素含有率および A 地点におけるカリウム含有率は秋季に向かい低下し, B および C 地点におけるカリウム含有率, A 地点におけるカルシウム含有率および C 地点におけるマグネシウム含有率は上昇した. 以上のことから, 双子葉植物である 5 種は特に C 地点において成育期間間で変化する傾向が見られた.

2-2. 各地点における採取日間の平均葉身無機元素含有率

ヤマイヌワラビにおいて, リンを除く全ての無機元素含有率は地点間で有意に異なっていた(表 3-2). オクノカンスゲにおいて, 全ての元素含有率において地点間で有意な変化は見られなかった. ヤマブキショウマにおいて, 窒素, リンおよびマグネシウム含有率が地点間で有意に異なっていた. イタドリにおいて, 窒素, カリウムおよびマグネシウム含有率が地点間で有意に異なっていた. ヨモギにおいて, 窒素カリウム含有率が地点間で異なっており, オオバコにおいては窒素, カリウムおよびマグネシウム含有率が地点間で有意に異なっていた. ミヤマカタバミにおいて, リンを除く全ての元素含有率が地点間で有意に異なっていた.

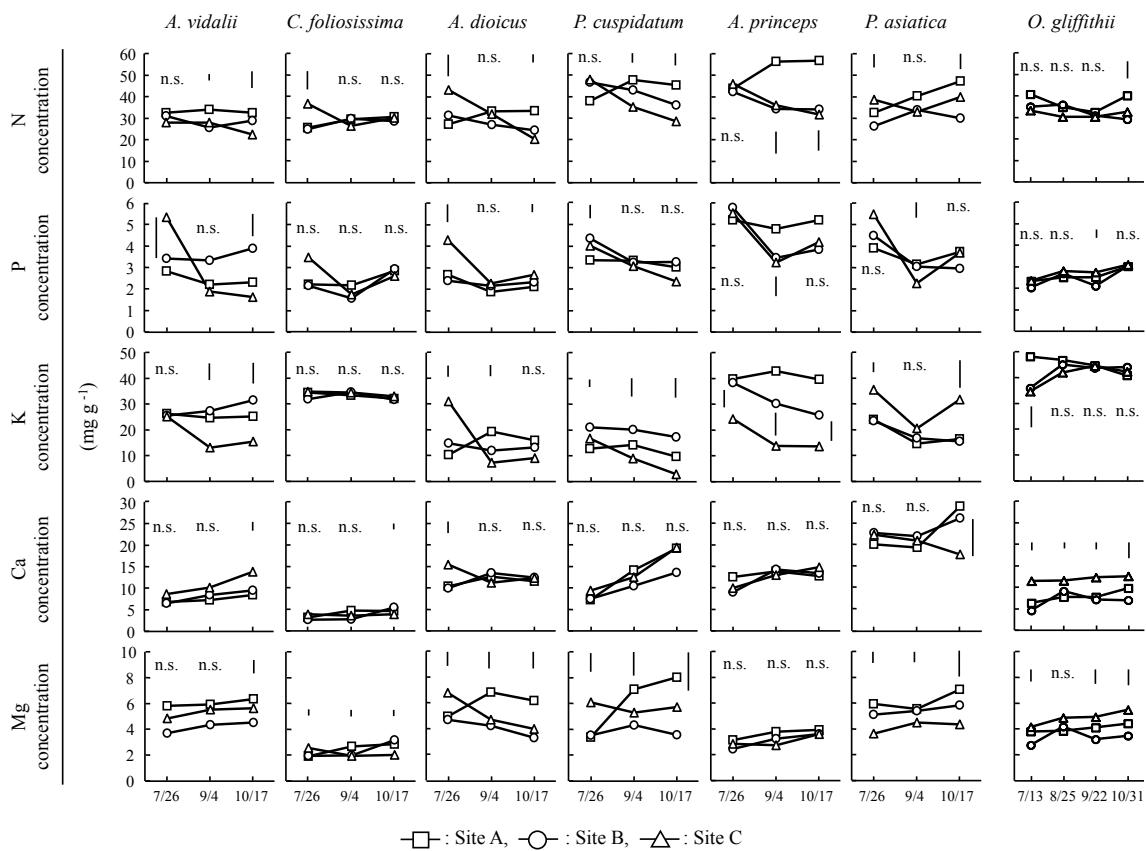


Figure 3-1 Nitrogen (N), phosphorus (P), potassium (K), calcium (Ca) and magnesium (Mg) concentrations in leaves at three sites on Jul. 26, Sep. 4 and Oct. 17, in 2007 and Jul. 13, Aug. 25, Sep. 22 and Oct. 31, in 2006. Vertical bars represent significant differences at $P < 0.05$ according to Fisher's least significant difference (LSD) test ($n = 12$ in 2007 and $n = 16$ in 2006); n.s., no significant difference.

Table 3-2 (a) Nitrogen (N), phosphorus (P) and potassium (K) concentration in leaves at three sites

Species	N concentration (mg g^{-1})			P concentration (mg g^{-1})			K concentration (mg g^{-1})		
	Site A	Site B	Site C	Site A	Site B	Site C	Site A	Site B	Site C
<i>A. vidalii</i>	33.02 a	28.46 b	26.15 b	2.45 a	3.54 a	2.95 a	25.38 a	28.15 a	17.94 b
<i>C. foliosissima</i>	28.41 a	27.57 a	30.90 a	2.42 a	2.22 a	2.61 a	33.22 a	32.68 a	34.03 a
<i>A. dioicus</i>	31.17 a	27.56 b	31.82 a	2.24 b	2.29 b	3.07 a	14.81 a	13.23 a	15.66 a
<i>P. cuspidatum</i>	44.13 a	41.44 ab	37.17 b	3.23 a	3.55 a	3.14 a	12.25 b	19.37 a	9.57 b
<i>A. princeps</i>	52.35 a	36.84 b	37.85 b	5.06 a	4.35 a	4.32 a	40.66 a	31.40 b	17.27 c
<i>P. asiatica</i>	40.10 a	30.02 b	37.18 a	3.59 a	3.49 a	3.81 a	18.30 b	18.56 b	29.22 a
<i>O. gliffithii</i>	37.08 a	32.80 b	31.67 b	2.57 a	2.45 a	2.73 a	46.40 a	42.52 ab	41.17 b

Different letters indicate significant differences at $P < 0.05$ according to Fisher's least significant difference (LSD) test.

Table 3-2 (b) Calcium (Ca) and magnesium (Mg) concentrations in leaves at three sites

Species	Ca concentration (mg g^{-1})			Mg concentration (mg g^{-1})		
	Site A	Site B	Site C	Site A	Site B	Site C
<i>A. vidalii</i>	7.45 b	8.12 b	10.84 a	6.02 a	4.19 b	5.33 ab
<i>C. foliosissima</i>	4.11 a	3.59 a	3.76 a	2.47 a	2.37 a	2.16 a
<i>A. dioicus</i>	11.33 a	11.86 a	12.95 a	5.91 a	4.10 b	5.17 a
<i>P. cuspidatum</i>	13.47 a	10.77 a	13.75 a	6.16 a	3.83 b	5.69 a
<i>A. princeps</i>	13.01 a	12.21 a	12.53 a	3.60 a	3.09 a	3.07 a
<i>P. asiatica</i>	23.08 a	23.90 a	20.55 a	6.19 a	5.45 b	4.15 c
<i>O. gliffithii</i>	7.99 b	7.04 b	12.05 a	4.62 b	3.98 c	5.43 a

Different letters indicate significant differences at $P < 0.05$ according to Fisher's least significant difference (LSD) test.

3. 葉身無機元素含有率と土壤養分濃度、日平均および積算気温および日平均および積算地温との関係

ヤマイヌワラビにおいて、全ての葉身無機元素含有率と土壤無機元素濃度間に有意な正の相関関係は見られなかった(表 3-3). 一方、葉身窒素含有率と日平均気温および地温および葉身カルシウム含有率と積算気温および地温間に有意な正の相関関係が見られた(表 3-4). オクノカンスゲにおける窒素、リンおよびカリウム含有率において、葉身のそれら元素含有率と土壤濃度間に有意な相関関係は見られなかった. しかしながら、カルシウムおよびマグネシウム含有率において、葉身のそれら含有率と土壤濃度および積算気温間に有意な相関関係が見られた. ヤマブキショウマにおいて、リンを除く全ての元素で葉身の含有率と土壤濃度間に正の相関関係が見られ、窒素およびマグネシウム含有率においては葉身のそれら元素含有率と日平均気温および地温間にも正の相関関係が見られた. イタドリの窒素およびマグネシウム含有率において、葉身のそれら元素含有率と土壤濃度間に有意な正の相関関係が見られた. また、葉身カルシウムおよびマグネシウム含有率と積算気温および地温間に、葉身窒素、リンおよびカリウム含有率と日平均気温および地温間に有意な正の相関関係が見られた. ヨモギにおいては葉身窒素含有率においてのみ土壤窒素濃度と正の相関関係があった. 葉身カルシウム含有率と積算気温間に、マグネシウム含有率と積算気温および地温間に、窒素含有率と日平均地温間に、カリウム含有率と日平

均気温および地温間にそれぞれ有意な正の相関関係が見られた。オオバコにおいて、葉身窒素含有率と土壤窒素濃度および積算気温および地温間に、葉身マグネシウム含有率と積算気温間にそれぞれ正の相関関係が見られた。ミヤマカタバミの窒素含有率とカリウム含有率において、葉身のそれら元素含有率と土壤濃度間に正の相関関係があった。葉身リン含有率と積算気温間および葉身窒素含有率と日平均気温間にそれぞれ正の相関関係が見られた。

Table 3-3 Correlation coefficient (*r*) between mineral concentrations in leaves and soil mineral concentrations

Species	N	P	K	Ca	Mg
<i>A. vidalii</i>	0.267	0.102	0.032	-0.299	0.116
<i>C. foliosissima</i>	0.181	0.023	0.238	0.516**	0.441*
<i>A. dioicus</i>	0.610**	0.048	0.426*	0.359*	0.619**
<i>P. cuspidatum</i>	0.647**	-0.183	0.221	0.208	0.544**
<i>A. princeps</i>	0.505**	0.161	-0.118	-0.167	0.034
<i>P. asiatica</i>	0.449*	-0.005	-0.388*	-0.019	0.321
<i>O. gliffithii</i>	0.439**	0.072	0.396**	-0.190	-0.009

N, nitrogen; P, phosphorus; K, potassium; Ca, calcium; Mg, magnesium. Correlations were investigated using Pearson's correlation coefficient tests at **P* < 0.05, ***P* < 0.01 (*n* = 36 in 2007 and *n* = 48 in 2006).

Table 3-4 (a) Correlation coefficient (*r*) between mineral concentrations in leaves and cumulative air temperature for experimental periods and daily mean air temperature at sampling day

Species	Cumulative air temperature					Daily mean air temperature				
	N	P	K	Ca	Mg	N	P	K	Ca	Mg
<i>A. vidalii</i>	-0.127	-0.349*	-0.034	0.460**	0.282	0.373*	0.134	0.112	-0.696**	-0.106
<i>C. foliosissima</i>	0.061	0.071	-0.192	0.533**	0.473**	-0.146	-0.320	0.213	-0.442**	-0.364*
<i>A. dioicus</i>	-0.360*	-0.468**	-0.285	0.038	-0.228	0.372*	0.032	0.151	-0.095	0.349*
<i>P. cuspidatum</i>	-0.304	-0.557**	-0.351*	0.719**	0.340*	0.513**	0.460**	0.434**	-0.631**	-0.152
<i>A. princeps</i>	-0.007	-0.395*	-0.158	0.475**	0.477**	0.281	0.205	0.463**	-0.257	-0.301
<i>P. asiatica</i>	0.380*	-0.470**	-0.400*	0.253	0.370*	-0.233	0.090	-0.089	-0.184	-0.044
<i>O. gliffithii</i>	-0.170	0.447**	0.161	0.201	0.244	0.303*	-0.412**	0.085	-0.383**	-0.328*

N, nitrogen; P, phosphorus; K, potassium; Ca, calcium; Mg, magnesium. Correlations were investigated using Pearson's correlation coefficient tests at **P* < 0.05 and ***P* < 0.01 (*n* = 36 in 2007 and *n* = 48 in 2006). Cumulative air temperatures were obtained by integrating the daily mean temperature.

Table 3-4 (b) Correlation coefficient (*r*) between mineral concentrations in leaves and cumulative soil temperature for experimental periods and daily mean soil temperature on the sampling day

Species	Cumulative soil temperature					Daily mean soil temperature				
	N	P	K	Ca	Mg	N	P	K	Ca	Mg
<i>A. vidalii</i>	-0.115	-0.558**	-0.239	0.409*	0.306	0.571**	0.062	0.110	-0.740**	0.131
<i>C. foliosissima</i>	-0.048	-0.040	-0.300	0.389	0.276	-0.135	-0.258	0.238	-0.242	-0.177
<i>A. dioicus</i>	-0.324	-0.590**	-0.327	-0.209	-0.155	0.423*	-0.009	0.163	-0.142	0.476*
<i>P. cuspidatum</i>	-0.197	-0.593**	-0.585**	0.768**	0.500*	0.507**	0.444*	0.378*	-0.558**	-0.036
<i>A. princeps</i>	0.126	-0.214	-0.030	0.369	0.447*	0.454*	0.212	0.506**	-0.205	-0.207
<i>P. asiatica</i>	0.547**	-0.353	-0.351	0.236	0.367	-0.134	-0.025	-0.196	-0.148	0.062
<i>O. gliffithii</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

N, nitrogen; P, phosphorus; K, potassium; Ca, calcium; Mg, magnesium. Correlations were investigated using Pearson's correlation coefficient tests at **P* < 0.05 and ***P* < 0.01 (*n* = 24 (cumulative temperature) and 28 (daily mean temperature)). Cumulative soil temperatures were obtained by integrating the daily mean temperature.

第3節 考察

土壤の理化学的特性は、各地点内で違いがあるものの、ポジション間の平均値で地点間差を評価すると、pHはA地点<B地点<C地点の順であり、EC、全炭素、全窒素および交換性塩基濃度はA地点において高かった(表3-1)。A地点は他地点に比べ気温および地温が高く、ブナ林が広がり、林床植物も豊富なため植物バイオマスの量およびリター量が多い。また、有機物量もA、BおよびC地点でそれぞれ31%，22%および11%とA地点で最も豊富であった。母材そのものは火山灰であり大山全域を通して大きな変化はないものの、気候および微生物活性により有機物の分解はA地点において最も高いと考えられる。このように、A地点は有機物、全炭素、全窒素および交換性塩基含量が高く、A地点の土壤状態は他の地点よりも肥沃であると考えられた。B地点はC地点と比較してブナ林が分布し、A地点ほどではないものの林床植物も豊富であるが、B地点とC地点間で土壤養分濃度に有意差は見られなかった。B地点はC地点よりもリターの量は多いものの、樹種がA地点とは異なり、気温および地温もA地点よりは低いことで分解速度が遅かったことなどが考えられた。また、同地点

であっても A 地点と C 地点ではポジション間で理化学性に違いがある場合があった。これは微地形の影響が大きいと考えられる。

本研究において、葉身の元素含有率に影響する因子として、土壤元素濃度、積算気温および地温、日平均気温および地温および標高を調査したが、もっとも大きな影響を与えたものは土壤元素濃度であると考えられる。植物体内の元素のソースが土壤溶液中の元素であるので、植物の無機元素含有率に最も影響をおよぼすのは土壤養分濃度である。しかし、気温および地温は土壤の発達、栄養サイクルを通して植物の成長および葉身無機元素含有率に直接的、間接的に影響を与える。低い根圏温度は地上部および地下部の成長を減少させ、硝酸およびカリウムの吸収を低下させる(Engels and Marschner 1992)。また、低い根圏温度は他の栄養吸収よりもリン吸収を低下させる(Marshner 2012)。さらに、気温は光合成活性の上昇を引き起こすので(Berry and Bjorkman 1980; Larcher 2003)、蒸散の上昇により促進される養水分の吸収の増加もあると考えられる。また、標高の上昇により気温および地温は低下するので、これも土壤元素濃度を通して植物体の元素濃度に間接的に影響力をもつ。

ヤマイヌワラビはシダ植物門に属し、窒素、リン、カリウム、カルシウムおよびマグネシウム含有率が 3 地点間で有意に異なっていたが（表 3-2），いずれの元素含有率も土壤の同元素濃度と有意な相関関係を示さなかった（表 3-3）。そこで、標高に係わる別の因子である気温、地温および標高と葉身無機元素含有率との関係を調査した。葉身窒素含有率は日平均気温および地温と、葉身カルシウム含有率は積算気温との間に有意な正相関が認められた（表 3-4）。本研究において、葉身リン、カリウムおよびマグネシウム含有率は調査したどの環境要因とも正の相関関係を示さなかった。これらのことから、ヤマイヌワラビの葉身無機元素集積は自生地に依存し、土壤養分濃度ではなく気温および地温のような成育環境の要因に影響を受けると考えられた。

オクノカンスゲは被子植物綱の单子葉植物に属し、5 元素含有率は地点間で有意差がなくほぼ同じ値を示し（表 3-2），成育期間を通して類似する値を示した（図 3-1）。しかしながら、カルシウムおよびマグネシウム含有率のみは土壤の

同元素濃度と有意な正相関が認められた（表 3-3）。気温、地温および標高と元素含有率との間には、積算気温においてのみカルシウムおよびマグネシウム含有率と有意な強い正相関が認められた（表 3-4）。これらのことからカルシウムおよびマグネシウム吸收は、土壤元素濃度と積算気温により促進される可能性を示唆するものの、それ以外で重要な多量元素である窒素、リンおよびカリウム吸收は自律的に行われていると考えられた。

ヤマブキショウマ、イタドリ、ヨモギ、オオバコおよびミヤマカタバミは、上記 2 種とは異なり、被子植物綱の双子葉植物である。ヤマブキショウマでは、窒素、リンおよびマグネシウム含有率、イタドリおよびオオバコでは、窒素、カリウムおよびマグネシウム含有率、ヨモギでは、窒素およびカリウム含有率、ミヤマカタバミでは窒素、カリウム、カルシウムおよびマグネシウム含有率が地点間で有意差を示し（表 3-2）、5 種における無機元素含有率は成育期間を通して変化する傾向が見られた（図 3-1）。5 種では共通して窒素含有率が地点間で有意差を示し、土壤窒素濃度とも有意な正相関が認められた（表 3-3）。それ以外の元素含有率は、ヤマブキショウマではカリウム、カルシウムおよびマグネシウム含有率が、イタドリではマグネシウム含有率が、ミヤマカタバミではカリウム含有率が土壤の同元素濃度と有意な正相関を示した。ヨモギおよびオオバコにおいて、葉身無機元素含有率は窒素を除いて土壤無機元素濃度の影響を受けなかった。しかしながら、ヨモギではカリウム含有率が日平均気温および地温と、カルシウム含有率が積算気温と、マグネシウム含有率が積算気温および地温と有意な正相関を示した。オオバコでは、カリウム含有率が標高と ($r = 0.509^{**}$)、マグネシウム含有率が積算気温と有意な正相関を示した。このように双子葉植物 5 種の葉身元素含有率は自生地の影響を受けやすく、土壤窒素により強く支配されていた。さらに、窒素以外の元素の土壤元素濃度による影響の大きさはヤマブキショウマ > イタドリ ≈ ミヤマカタバミ > オオバコ ≈ ヨモギの順であった。土壤元素濃度の影響が小さい種において、窒素以外の元素吸收は気温、地温あるいは標高という気象環境因子による影響が無視できなくなることが考えられた。

気温および地温において、葉身の無機元素含有率とそれぞれ積算温度および日平均温度間の関係を調査した。積算および日平均温度の影響は無機元素の種類に依存し異なっていると考えられる。硝酸吸収は日中に上昇すると指摘されているので(Clement et al. 1978; Le Bot and Kirkby 1992), 葉身窒素含有率は日平均気温に応答して上昇すると考えられる。また、カルシウムは体内再転流しにくい元素であるので(Shear 1975; Jeschke and Pate 1991), 高い積算気温によりカルシウム吸収が促進され、累積的に葉に集積するかもしれない。本研究において、葉身窒素、リンおよびカリウム含有率と正の相関関係にあった気温および地温は日平均値であり、葉身カルシウムおよびマグネシウム含有率では積算値と正の相関関係が認められた。これらのことから、窒素、リンおよびカリウム集積にとっては日平均温度が、カルシウムおよびマグネシウム含有率にとっては積算温度が重要であると考えられる。

土壤元素濃度、気温、地温および標高のいずれとも関連性をみつけることができなかった元素として、ヤマイヌワラビのリン、カリウムおよびマグネシウム含有率、ヤマブキショウマおよびヨモギのリン含有率、オオバコのリンおよびカルシウム含有率があった。これら元素含有率の支配要因として、土壤の物理性、日射量、風速などが挙げられるが、成育環境因子とは別に植物の有する元素吸収の自律性もあげができるかもしれない。

今回調査した元素のうち、リン含有率はほぼすべての因子との正相関関係を見つけることができなかった。今回測定した土壤の可給態リン酸濃度は、 $156.08 \pm 70.39 \sim 356.80 \pm 235.70 \text{ mg P}_2\text{O}_5 \text{ kg}^{-1}$ であり（表 3-1）、葉身のリン含有率は、 $2.22 \pm 0.75 \sim 5.06 \pm 0.58 \text{ mg P g}^{-1}$ であった（表 3-2）。大山に堆積している黒ボク土壤を母材としている牧草畠における可給態リン酸濃度は約 $120 \pm 35 \sim 325 \pm 288 \text{ mg P}_2\text{O}_5 \text{ kg}^{-1}$ であり(MAFF 2008)，今回の値は平均的あるいは高い値を示した。地点間では、中腹である B 地点で極端に土壤可給態リン濃度が高かった($332.19 \pm 0.19 \text{ mg P}_2\text{O}_5 \text{ kg}^{-1}$)。またふもとおよび頂上付近にあたるそれぞれ A および C 地点でも $238.01 \pm 0.11 \text{ mg P}_2\text{O}_5 \text{ kg}^{-1}$ および $203.62 \pm 0.14 \text{ mg P}_2\text{O}_5 \text{ kg}^{-1}$ であり、比較的豊かな濃度であった。植物灰中に含まれるリン含有率は $0.1 \sim 10 \text{ mg g}^{-1}$ であり

(Lambers et al. 1998), 植物のリン要求量は $1.5 \sim 3 \text{ mg g}^{-1}$ である (Larcher 2003). このことからも今回調査した土壤リン酸濃度は成長の制限因子となっていないことが考えられた. このように各種のリン要求量を上回る土壤リン濃度であることにより, 土壤リン濃度と葉身リン含有率の間には関連性がなかったと考えられる. 積算気温および地温との関係ではほとんどの植物で葉身リン含有率との間に負の相関関係が見られた(表 3-4). オーストリア, アルプスにおいて, 草本植物の地上部におけるリン含有率は, 低い標高(600m)で $2.13 \pm 0.52 \text{ mg g}^{-1}$, 高い標高(2850 – 3200m)では $3.18 \pm 1.11 \text{ mg g}^{-1}$ であり, 標高の上昇とともに高くなつた(Körner 1989). さらに, Reich and Oleksyn によると年平均気温が上昇すると葉のリン含有率が低下する(2004). 気温および地温が高い標高の低い地点でリン含有率が低くなつたため負の相関関係が見られたのかもしれない.

以上のことから, 大山全域に自生する草本植物 7 種の成長戦略を葉身元素含有率により分類すると以下の 3 タイプにわけることができた. 1) 葉身無機元素集積が気温, 地温および標高等の成育環境の影響をうけるが, 土壤元素濃度に対する依存性は小さいタイプ I (シダ植物門, ヤマイヌワラビ), 2) カルシウムおよびマグネシウム含有率以外は土壤元素濃度に対する依存が小さく, 気温, 地温および標高等の成育環境にも依存しない自律性の強い無機元素吸収を行うタイプ II (被子植物綱, 単子葉植物, オクノカシスゲ), 3) 土壤窒素濃度に対する依存性が大きいが, それ以外の土壤元素濃度および気温, 地温および標高等の成育環境にも影響されて無機元素吸収を行う, 自律性の弱い無機元素吸収を行うタイプ III (被子植物綱, 双子葉植物, ヤマブキショウマ, イタドリ, ヨモギ, オオバコおよびミヤマカタバミ) である. さらに, 窒素, リンおよびカリウム集積にとって日平均温度が, カルシウムおよびマグネシウム含有率にとっては積算温度が重要であると考えられた.

第 4 節 要約

大山全域に自生する植物における成長戦略を把握するため, ヤマイヌワラビ, オクノカシスゲ, ヤマブキショウマ, イタドリ, ヨモギ, オオバコおよびミヤ

マカタバミの葉身を採取し、無機元素含有率を測定した。各地点において、採取時の土壤化学的特性、および調査期間の気温および地温も測定した。その結果、それら 7 種の環境に対する適応戦略を以下の 3 つのタイプに分類することができた。タイプ I：葉身の無機元素集積が自生地に依存し、土壤無機元素濃度を除く成育環境の影響を受けるタイプ(シダ植物門、ヤマイヌワラビ)。タイプ II：葉身の無機元素集積が自生地にほとんど依存せず、無機元素吸收の自律性は高いが、カルシウムおよびマグネシウム含有率は土壤の無機元素濃度および積算気温の影響を受けるタイプ(被子植物門、単子葉植物綱、オクノカンスゲ)。タイプ III：葉身の無機元素集積が自生地および土壤 N 濃度に強く依存し、成育環境の影響も受けやすい、無機元素吸收の自律性が弱いタイプ(被子植物門、双子葉植物綱、ヤマブキショウマ、イタドリ、ヨモギ、オオバコおよびミヤマカタバミ)。

第4章

大山に局所的に自生する草本植物7種の適応戦略 ：葉身における窒素，リン，カリウム，カルシウムおよび マグネシウム集積特性

第2章において大山自生植物の葉身における養分吸収特性および葉の無機元素集積と乾物集積特性の関係を調査し、乾物生産と吸収した窒素、リンおよびカリウム間の関係をもとに14種を特徴付けすることができた。また、第3章では調査した14種のうち全域に自生する7種の適応戦略を分類することができた。すなわち、シダ植物のヤマイヌワラビは葉身の無機元素集積が自生地に依存し、土壤無機元素濃度を除く成育環境の影響を受けるタイプI、単子葉植物のオクノカンスゲは葉身の無機元素集積が自生地にほとんど依存せず、無機元素吸収の自律性は高いが、カルシウムおよびマグネシウム含有率は土壤の無機元素濃度および積算気温の影響を受けるタイプII、双子葉植物のヤマブキショウマ、イタドリ、ヨモギ、オオバコおよびミヤマカタバミは葉身の無機元素集積が自生地および土壤窒素濃度に強く依存し、成育環境の影響も受けやすい、無機元素吸収の自律性が弱いタイプIIIであった。それら全域に自生する植物7種に対し、残りのシダ植物のオシダ、単子葉植物のヤマジノホトトギス、チゴユリおよび双子葉植物のオオカニコウモリはAおよびB地点に、単子葉植物のマイヅルソウはBおよびC地点に、単子葉植物のチマキザサおよびショウジョウバカマはそれぞれAおよびC地点のみに局所的に自生している。それらの種は限定された地点にしか自生していないため、全域に自生する植物とは異なる養分吸収特性および成長戦略を有していると考えられる。そこで、それら7種の成長戦略を把握するため、それらの7種の葉身を採取し、無機元素含有率と土壤養分濃度、気温および地温といった環境要因との関係を解析した。土壤化学特性として根圏土壤pH、EC、土壤全炭素および全窒素濃度、可給態リン酸濃度、交換性塩基濃度を調査した。

第1節 材料と方法

1. 供試植物および調査地

供試植物は大山に自生するシダ植物であるオシダ、単子葉植物であるチマキザサ、チゴユリ、マイヅルソウ、ヤマジノホトトギスおよびショウジョウバカマおよび双子葉植物であるオオカニコウモリの計7種とした。それぞれの種の種名、科名、花期および自生地は第2章表2-1に準ずる。

調査地は第2章と同じ3地点とした。

2. 気温および地温の測定

気温および地温の測定は第2章に準じて行った。

3. 植物および土壤の採取

大山に局所的に成育する草本植物7種の葉身を表2-1に示す成育地においてそれぞれ採取した。2007年の7月26日、9月4日、10月17日にはオシダ、チゴユリ、マイヅルソウおよびショウジョウバカマを、2006年7月13日、8月25日、9月22日、10月31日にはチマキザサ、ヤマジノホトトギスおよびオオカニコウモリを各自生地点で採取した。それぞれの種において、12～15枚の完全展開葉を採取した。採取した全ての試料を70°Cで72時間通風乾燥し、乾物重を測定し、粉碎した後、無機元素分析用試料とした。

土壤採取において、オシダおよびチゴユリ、マイヅルソウおよびショウジョウバカマおよびチマキザサ、ヤマジノホトトギスおよびオオカニコウモリが自生する地点をそれぞれposition1, 2および3とし、それら3地点で根圈土壤を採取した。採取した土壤を十分通風乾燥させ、5mmのふるいを通した後、分析用試料とした。

4. 植物および土壤の化学分析

植物の葉身における窒素、リン、カリウム、カルシウムおよびマグネシウムの測定は第2章に準じて行った。

土壤 pH(H₂O), 電気伝導度(EC), 全炭素, 全窒素, 全可給態リンおよび交換性カリウム, カルシウムおよびマグネシウムの測定は第 2 章に, 交換性ナトリウムおよびアルミニウムの測定は第 3 章に準じて行った.

5. 統計処理

統計解析を SPSS statistical program version 19.0 (IBM, SPSS Inc., Tokyo, Japan) を用いて行った. 植物葉身における無機元素含有率および土壤化学特性において, 1元配置の分散分析(ANOVA)を行った後, 3 地点間の土壤化学特性をフィッシャーの最小有意差(LSD)法($P < 0.05$)により, 葉身無機元素含有率および2 地点間の土壤化学特性を t 検定($P < 0.05$)により解析を行った. 植物葉身における無機元素含有率と土壤無機元素濃度, 気温および地温の関係において, ピアソンの相関係数を用い解析を行った.

第 2 節 結果

1. 土壤化学特性

3 ポジションにおける平均土壤 pH(H₂O)は有意ではないものの B 地点 < A 地点 < C 地点の順に高い傾向があった(表 4-1). ポジション 1 では A 地点よりも B 地点において高くなり, その他のポジションでは地点間に有意な変化は見られなかった. 3 ポジションにおける平均 EC は B および C 地点よりも A 地点において有意に高かった. B 地点においてはポジション間で EC が異なっていた. 土壤全炭素および全窒素濃度においてそれら平均値に地点間で有意差は見られなかつたが, B および C 地点よりも A 地点において高い傾向が見られた. B 地点においてはポジション間で異なっていた. 平均可給態リン酸濃度は A および C 地点よりも B 地点において高かつた. 交換性カリウム, カルシウムおよびマグネシウム濃度において, それらの平均値は他の 2 地点よりも A 地点において高かつた. 交換性カルシウムおよびマグネシウム濃度では B 地点においてポジション間で異なっていた. 交換性ナトリウムおよびアルミニウム濃度において, 3 ポジションにおけるそれらの平均値は地点間で有意な変化を示さなかつた. 交換

性アルミニウム濃度は A 地点においてポジション間で異なっていた。

Table 4-1 Soil chemical properties in three positions at three sites

		Site A	Site B	Site C
pH (H ₂ O)	Position 1	4.71 b	5.01 a	
	Position 2		5.01 a	4.58 b
	Position 3	4.72 a	4.69 a	
	Average	4.71 a	4.83 a	4.58 a
EC (μS cm ⁻¹)	Position 1	9.39 a	2.95 b	
	Position 2		2.95 a	3.37 a
	Position 3	5.28 a	3.72 b	
	Average	6.43 a	3.39 b	3.37 b
Total C (g kg ⁻¹)	Position 1	76.79 a	44.22 b	
	Position 2		44.22 a	64.58 a
	Position 3	88.47 a	93.44 a	
	Average	85.21 a	72.34 a	64.58 a
Total N (g kg ⁻¹)	Position 1	5.73 a	3.31 b	
	Position 2		3.31 a	4.80 a
	Position 3	6.11 a	5.85 a	
	Average	6.01 a	4.76 a	4.80 a
Available P (mgP ₂ O ₅ kg ⁻¹)	Position 1	207.45 a	330.48 a	
	Position 2		330.48 a	156.28 b
	Position 3	168.23 a	173.39 a	
	Average	179.18 b	240.72 a	156.28 b
Exchangeable K (cmol _c kg ⁻¹)	Position 1	0.16 a	0.13 a	
	Position 2		0.13 a	0.18 a
	Position 3	0.23 a	0.18 a	
	Average	0.21 a	0.16 b	0.18 ab
Exchangeable Ca (cmol _c kg ⁻¹)	Position 1	2.97 a	1.09 b	
	Position 2		1.09 a	1.74 a
	Position 3	2.40 a	1.43 a	
	Average	2.56 a	1.29 b	1.74 ab
Exchangeable Mg (cmol _c kg ⁻¹)	Position 1	0.77 a	0.35 b	
	Position 2		0.35 a	0.57 a
	Position 3	0.79 a	0.67 a	
	Average	0.78 a	0.54 a	0.57 a
Exchangeable Na (cmol _c kg ⁻¹)	Position 1	0.07 a	0.06 a	
	Position 2		0.06 a	0.06 a
	Position 3	0.08 a	0.09 a	
	Average	0.08 a	0.08 a	0.06 a
Exchangeable Al (cmol _c kg ⁻¹)	Position 1	1.73 b	1.70 a	
	Position 2		1.70 a	1.87 a
	Position 3	1.77 a	1.73 a	
	Average	1.76 a	1.72 a	1.87 a

Position 1, 2 and 3 was inhabited by *D. crassirhizoma* and *D. smilacinum*, *M. dilatatum* and *H. orientalis* and *S. palmate*, *T. affinis* and *C. nikomontana*, respectively. Different letters indicate significant differences at $P < 0.05$ according to Fisher's least significant difference (LSD) test. The average value over 3 positions at each site was compared among sites. EC, electric conductivity; C, carbon; N, nitrogen; P, phosphorus; K, potassium; Ca, calcium; Mg, magnesium; Na, sodium; Al,aluminum.

2. 葉身における無機元素含有率

2-1. 各地点および各採取日における無機元素含有率

オシダにおいて、窒素およびマグネシウム含有率では全採取日に、リン含有率では7月26日および9月4日において地点間で有意な差が見られた(図4-1)。成育期間を通してA地点のリン含有率、AおよびB地点のカリウム含有率は秋季に向かって低下したが、B地点のリン含有率、AおよびB地点のカルシウムおよびマグネシウム含有率は上昇する傾向が見られた。チマキザサにおいて、カルシウムおよびマグネシウム含有率は全7種間で最も低い値を示した。秋季に向かい窒素およびカルシウム含有率は上昇し、カリウム含有率は低下する傾向が見られた。ヤマジノホトトギスにおいて、窒素含有率の8月25日および10月31日、リンおよびカリウム含有率の7月13日および10月31日、マグネシウム含有率の10月31日において地点間で有意な差が見られた。A地点の窒素およびカリウム含有率、B地点の窒素、リンおよびカリウム含有率は秋季に向かい低下したが、カルシウムおよびマグネシウム含有率は両地点で上昇した。マイヅルソウにおいて、リン含有率の9月4日、カリウム含有率の7月26日および9月4日、カルシウム含有率の9月4日、10月17日、マグネシウム含有率の10月17日において地点間で有意差が見られた。BおよびC地点の窒素およびカリウム含有率は秋季に向かい低下し、カルシウムおよびマグネシウム含有率は上昇した。チゴユリにおいて、カリウム含有率の7月26日を除き全ての元素含有率、採取日において地点間で有意差は見られなかった。A地点のリンおよびカリウム含有率は秋季に向かい低下し、カルシウム含有率は両地点で上昇した。ショウジョウバカマにおいて、窒素、リンおよびカリウム含有率は全ての種の中で最も低く、それら3元素含有率は秋季に向かって低下した。オオカニコウモリにおいて、窒素含有率の7月13日および10月31日においてのみ地点間で有意差が見られ、その他の元素および採取日では有意な差は見られなかった。窒素およびリン含有率は成育期間を通して変化は小さかった。カリウム含有率は秋季に向かい低下し、カルシウムおよびマグネシウム含有率は上昇した。

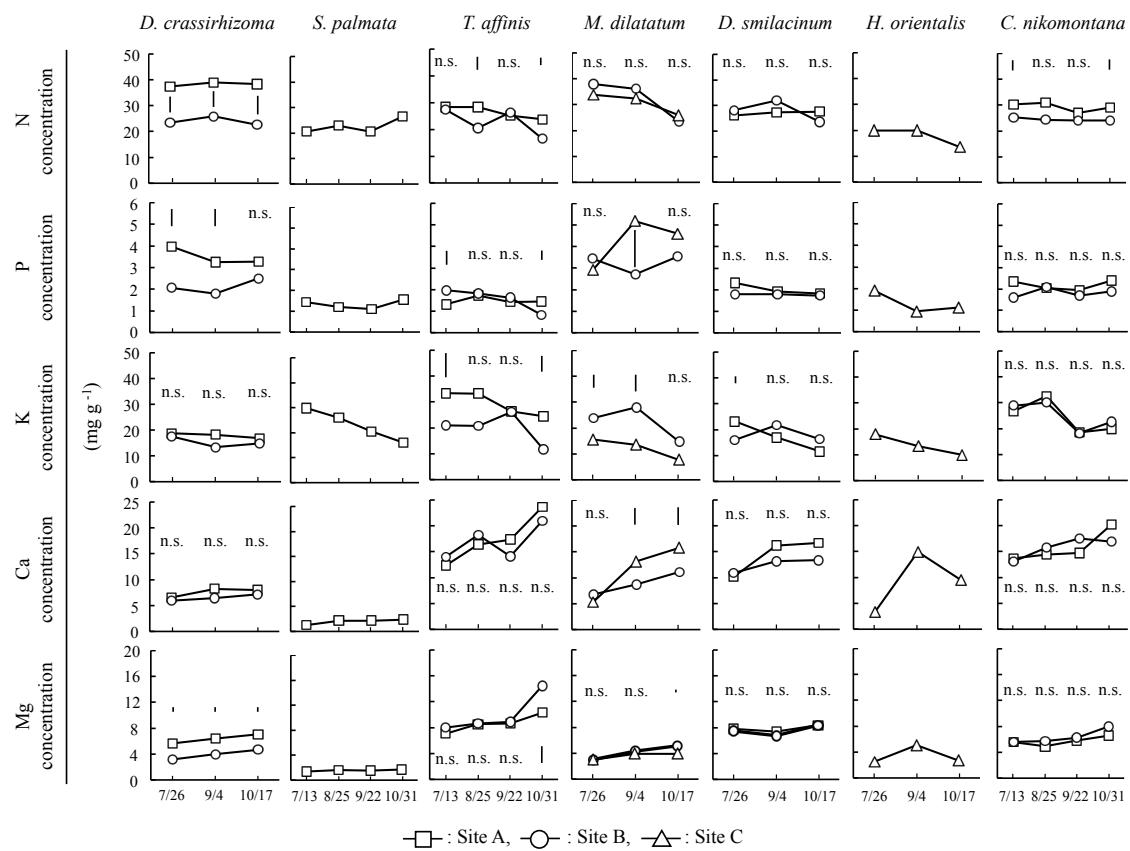


Figure 4-1 Nitrogen (N), phosphorus (P), potassium (K), calcium (Ca) and magnesium (Mg) concentrations in leaves at three sites on Jul. 26, Sep. 4 and Oct. 17, in 2007 and Jul. 13, Aug. 25, Sep. 22 and Oct. 31, in 2006. Vertical bars represent significant differences at $P < 0.05$ according to Fisher's least significant difference (LSD) test ($n = 12$ in 2007 and $n = 16$ in 2006); n.s., no significant difference.

2-2. 各地点における採取日間の平均葉身無機元素含有率

オシダにおいて、カリウムを除く全ての無機元素含有率は地点間で有意に異なっており、標高の上昇にともない低下した(表 4-2). ヤマジノホトトギスにおいて、窒素およびカリウム含有率は標高の上昇にともない有意に低下したが、他の元素含有率は地点間で有意な変化は見られなかった。マイヅルソウにおいて、カリウム含有率は標高の上昇により低下したが、他の元素含有率において地点間で有意な変化は見られなかった。チゴユリにおいて、全ての元素含有率で地点間に有意な変化が見られなかった。オオカニコウモリの窒素含有率は標高の上昇とともに有意に低下したが、他の元素含有率では有意な変化は見られなかった。

Table 4-2 (a) Nitrogen (N), phosphorus (P) and potassium (K) concentration in leaves at three sites

Species	N concentration (mg g^{-1})			P concentration (mg g^{-1})			K concentration (mg g^{-1})		
	Site A	Site B	Site C	Site A	Site B	Site C	Site A	Site B	Site C
<i>D. crassirhizoma</i>	38.26a	23.94b	—	3.50a	2.12b	—	17.91a	15.30a	—
<i>S. palmata</i>	22.67	—	—	3.14	—	—	23.10	—	—
<i>T. affinis</i>	26.51a	22.68b	—	1.49a	1.56a	—	29.54a	19.85b	—
<i>M. dilatatum</i>	—	32.51a	30.76a	—	3.22a	4.23a	—	22.24a	12.25b
<i>D. smilacinum</i>	26.96a	27.90a	—	2.02a	1.77a	—	17.28a	18.13a	—
<i>H. orientalis</i>	—	—	17.82	—	—	1.32	—	—	13.70
<i>C. nikomontana</i>	29.25a	24.42b	—	2.18a	1.82a	—	24.47a	24.96a	—

Different letters indicate significant differences at $P < 0.05$ according to Fisher's least significant difference (LSD) test.

Table 4-2 (b) Calcium (Ca) and magnesium (Mg) concentrations in leaves at three sites

Species	Ca concentration (mg g^{-1})			Mg concentration (mg g^{-1})		
	Site A	Site B	Site C	Site A	Site B	Site C
<i>D. crassirhizoma</i>	7.61 ± 1.27 a	6.53 ± 0.96 b	—	6.37 ± 0.71 a	3.94 ± 0.74 b	—
<i>S. palmata</i>	1.97 ± 0.48	—	—	1.57 ± 0.90	—	—
<i>T. affinis</i>	17.45 ± 5.34 a	16.85 ± 4.26 a	—	8.64 ± 1.98 a	10.00 ± 3.16 a	—
<i>M. dilatatum</i>	—	8.88 ± 2.56 a	11.45 ± 4.97 a	—	4.16 ± 1.05 a	3.60 ± 0.68 a
<i>D. smilacinum</i>	14.32 ± 3.94 a	12.48 ± 2.78 a	—	7.86 ± 1.14 a	7.54 ± 1.65 a	—
<i>H. orientalis</i>	—	—	9.26 ± 5.95	—	—	3.42 ± 1.41
<i>C. nikomontana</i>	15.77 ± 3.34 a	15.81 ± 3.04 a	—	5.72 ± 1.11 a	6.36 ± 1.52 a	—

Different letters indicate significant differences at $P < 0.05$ according to Fisher's least significant difference (LSD) test.

3. 葉身無機元素含有率と土壤養分濃度、日平均および積算気温および日平均および積算地温との関係

オシダの窒素、リンおよびカリウム含有率において、葉身のそれら元素含有率と土壤濃度間に有意な相関関係は見られなかったが、カルシウムおよびマグネシウム含有率においては有意な正の相関関係が見られた(表 4-3)。窒素含有率と積算気温および日平均地温、カリウム含有率と日平均気温、カルシウム含有率と積算気温、マグネシウム含有率と積算気温および地温と有意な正の相関関係が見られた(表 4-4)。チマキザサにおいて、葉身カリウム含有率と土壤カリウム濃度、葉身カルシウムおよびマグネシウム含有率と積算気温間に有意な正の相関関係が見られた。ヤマジノホトトギスにおいて、全ての葉身無機元素含有

率と土壤無機元素濃度間に有意な正の相関関係は見られなかった。一方、葉身窒素、リンおよびカリウム含有率と日平均気温、葉身カルシウムおよびマグネシウムと積算気温間に有意な正の相関関係が見られた。マイヅルソウにおいて、全ての葉身無機元素含有率と土壤無機元素濃度間に有意な正の相関関係は見られなかった。葉身窒素含有率と日平均気温および地温、葉身カリウム含有率と日平均気温、葉身カルシウムおよびマグネシウム含有率と積算気温および地温と有意な正の相関関係が見られた。チゴユリにおいて、葉身カルシウム含有率と土壤カルシウム濃度間に有意な正の相関関係が見られた。また、葉身カルシウム含有率においてのみ積算気温および地温と有意な正の相関関係が見られた。ショウジョウバカマにおいて、全ての葉身無機元素含有率と土壤無機元素濃度間に有意な正の相関関係は見られなかつたが、葉の窒素、リンおよびカリウム含有率が土壤のそれら元素濃度、積算気温および地温と有意な負の相関関係が見られた。葉身窒素含有率においてのみ日平均気温と有意な正の相関関係があつた。オオカニコウモリにおいて、葉身カルシウムおよびマグネシウム含有率と土壤のそれら元素濃度間に有意な正の相関関係が見られた。また葉身カリウム含有率と日平均気温、カルシウムおよびマグネシウム含有率と積算気温間に有意な正の相関関係が見られた。

Table 4-3 Correlation coefficient (*r*) between mineral concentrations in leaves and soil mineral concentrations

Species	N	P	K	Ca	Mg
<i>D. crassirhizoma</i>	-0.220	-0.436*	0.055	0.672**	0.463*
<i>S. palmata</i>	-0.293	0.390	0.589*	-0.342	-0.471
<i>T. affinis</i>	-0.121	0.172	-0.247	0.156	-0.042
<i>M. dilatatum</i>	0.248	-0.271	-0.103	-0.546**	-0.313
<i>D. smilacinum</i>	0.149	-0.136	0.138	0.430*	-0.150
<i>H. orientalis</i>	-0.712**	-0.574*	-0.637*	0.493	0.106
<i>C. nikomontana</i>	-0.103	0.077	-0.397	0.590**	0.399*

N, nitrogen; P, phosphorus; K, potassium; Ca, calcium; Mg, magnesium. Correlations were investigated using Pearson's correlation coefficient tests at **P* < 0.05, ***P* < 0.01 (*n* = 36 in 2007 and *n* = 48 in 2006).

Table 4-4 (a) Correlation coefficient (*r*) between mineral concentrations in leaves and cumulative air temperature for experimental periods and daily mean air temperature at sampling day

Species	Cumulative air temperature					Daily mean air temperature				
	N	P	K	Ca	Mg	N	P	K	Ca	Mg
<i>D. crassirhizoma</i>	0.554**	0.055	-0.933**	0.872**	0.527**	-0.468*	-0.209	0.927**	-0.653**	-0.342
<i>S. palmata</i>	0.078	-0.029	-0.188	0.500*	0.486*	0.234	0.098	0.172	-0.237	-0.175
<i>T. affinis</i>	-0.493**	-0.355*	-0.242	0.640**	0.563**	0.542**	0.446*	0.391*	-0.515**	-0.635**
<i>M. dilatatum</i>	-0.708**	0.233	-0.366	0.711**	0.749**	0.787**	-0.238	0.649**	-0.626**	-0.442*
<i>D. smilacinum</i>	-0.113	-0.220	-0.370	0.589**	0.210	0.280	0.220	0.389	-0.301	-0.321
<i>H. orientalis</i>	-0.712**	-0.574*	-0.637*	0.493	0.106	0.859**	0.229	0.514	-0.019	0.397
<i>C. nikomontana</i>	-0.103	0.077	-0.397	0.590**	0.399*	0.276	0.051	0.501**	-0.551**	-0.552**

N, nitrogen; P, phosphorus; K, potassium; Ca, calcium; Mg, magnesium. Correlations were investigated using Pearson's correlation coefficient tests at **P* < 0.05 and ***P* < 0.01 (*n* = 36 in 2007 and *n* = 48 in 2006). Cumulative air temperatures were obtained by integrating the daily mean temperature.

Table 4-4 (b) Correlation coefficient (*r*) between mineral concentrations in leaves and cumulative soil temperature for experimental periods and daily mean soil temperature on the sampling day

Species	Cumulative soil temperature					Daily mean soil temperature				
	N	P	K	Ca	Mg	N	P	K	Ca	Mg
<i>D. crassirhizoma</i>	0.108	-0.483	-0.278	0.502	0.855**	0.613**	0.462	0.313	-0.040	0.215
<i>S. palmata</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>T. affinis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>M. dilatatum</i>	-0.789**	0.433	-0.776	0.909**	0.597*	0.755**	-0.025	0.463	-0.501*	-0.359
<i>D. smilacinum</i>	0.170	-0.301	-0.786**	0.713**	0.228	0.226	0.284	0.454	-0.216	-0.357
<i>H. orientalis</i>	-0.726**	-0.562*	-0.636*	0.474	0.082	0.851**	0.152	0.468	0.075	0.479
<i>C. nikomontana</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

N, nitrogen; P, phosphorus; K, potassium; Ca, calcium; Mg, magnesium. Correlations were investigated using Pearson's correlation coefficient tests at **P* < 0.05 and ***P* < 0.01 (*n* = 24 (cumulative temperature) and 28 (daily mean temperature)). Cumulative soil temperatures were obtained by integrating the daily mean temperature.

第3節 考察

土壤の理化学的特性は、各地点内で違いが少しあるもの、ポジション間の平均値で地点間差を評価すると、pH(H₂O)は他の2地点よりもB地点において高

かった(表 4-1). 土壌 EC, 全炭素, 全窒素および交換性塩基濃度において有意差は土壌 EC でのみでしか見られなかつたが, 他の 2 地点よりも A 地点において高い傾向が見られた. オシダ, ヤマジノホトトギス, チゴユリおよびオオカニコウモリが自生する A および B 地点において, pH(H₂O)は B 地点で高く, 土壌 EC, 交換性カルシウムおよびカルシウム濃度は有意に A 地点で高く, 全炭素, 全窒素および交換性マグネシウム濃度は A 地点において高い傾向が見られた. 可給態リン酸濃度は B 地点において高かつた. 一方, B および C 地点において, 特にマイヅルソウの根圏土壌において, pH(H₂O)は C 地点で低く, 土壌 EC, 全炭素, 全窒素および交換性塩基濃度は B 地点よりも C 地点において高かつた. 本研究において調査した C 地点の各土壤特性の結果はヤマブキショウマ, イタドリ, ヨモギ, オオバコおよびミヤマカタバミが自生する根圏土壌の各土壤特性の結果(表 3-1)よりも高かつた.

オシダはシダ植物門に, ヤマジノホトトギスは被子植物綱の单子葉植物に, オオカニコウモリは被子植物綱の双子葉植物に属し, それら 3 種は A および B 地点にのみ自生している. オシダではカリウム以外の無機元素含有率が, ヤマジノホトトギスでは窒素およびカリウム含有率が, オオカニコウモリでは窒素含有率が 2 地点間で有意に異なつてゐた(表 4-2). オシダおよびオオカニコウモリは葉身カルシウムおよびマグネシウム含有率と土壤の同無機元素濃度間に有意な正の相関関係が見られたが, ヤマジノホトトギスでは全ての無機元素含有率で有意な関係は見られなかつた(表 4-3). 3 種とも葉身カルシウムおよびマグネシウム含有率と積算気温間に有意な正相関関係が見られ, オシダではマグネシウム含有率と積算地温間においても見られた(表 4-4(b)). また, オシダおよびオオカニコウモリではカリウム含有率が, ヤマジノホトトギスでは窒素, リンおよびカリウム含有率が日平均気温と有意な正相関関係が見られた(表 4-4(a)). これらのことから, それら 3 種の葉身無機元素集積は自生地に依存し, 土壌養分濃度, 気温あるいは地温の影響を強く受けることが考えられた. この種は A および B 地点にのみ自生していることから, 葉身無機元素集積が自生環境に強く影響を受け, 貧栄養耐性が弱いために, 土壌養分がより貧栄養であり, 気温およ

び地温が低い C 地点において自生することができないことが考えられた。

チゴユリは被子植物綱の单子葉植物に属し、A および B 地点にしか自生しないものの、他の種とは異なり全ての葉身無機元素集積が地点により変化しなかった(表 4-2)。葉身カルシウム含有率が土壤カルシウム濃度および積算気温および地温と有意な正の相関を示したが、その他の元素含有率は土壤養分濃度、気温および地温の影響を受けなかった(表 4-3 および 4-4)。それらのことからチゴユリでは葉身無機元素集積が自生地の影響を受けにくいものの、貧栄養耐性は低く、カルシウム含有率が土壤、気温あるいは地温の影響を強く受け、局所的に自生していることが考えられた。

マイヅルソウは被子植物綱の单子葉植物に属し、B および C 地点に自生し、カリウム含有率を除き、全ての葉身無機元素集積が地点により変化しなかった(表 4-2)。また、土壤養分濃度の影響も受けなかった(表 4-3)。葉身カルシウムおよびマグネシウム含有率が積算気温および地温と、窒素含有率が日平均気温および地温と、カリウム含有率が日平均気温と有意な正相関係にあった(表 4-4)。それらのことからマイヅルソウでは葉身無機元素が自生地および土壤養分濃度の影響を受けにくいものの、高養分濃度耐性が弱く、リン以外の元素含有率が気温あるいは地温の影響を受けることで標高の高い地点でのみ自生していることが考えられた。

チマキザサは被子植物綱の单子葉植物であり、A 地点においてのみ自生し、カルシウムおよびマグネシウム含有率が他植物種よりもかなり低かった(表 4-2)。单子葉植物は双子葉植物およびシダ植物よりもカルシウムおよびマグネシウム含有率は低い(高橋・三宅 1976c)。单子葉植物の中でもイネ科平均のカルシウムおよびマグネシウム含有率は他の科よりも低い(高橋・三宅 1976a)。また、ササ類はカルシウム含有率が非常に少なく、酸性土壤でカルシウム濃度が低い土壤に自生している(薄井 1988)。しかし本研究におけるこれら 2 元素含有率の値は他の種よりもかなり低かった。また、葉身カリウム含有率と土壤カリウム濃度、カルシウムおよびマグネシウム含有率と積算気温間に有意な正の相関関係が見られた(表 4-3 および 4-4)。それらのことからこの種では貧栄養耐性が著しく弱

く、カルシウムおよびマグネシウム集積が低く、気温の影響を強く受け、カリウム集積が土壤カリウム濃度の影響を受けることで A 地点にのみ自生しているのかもしれない。また、ササが自生する森林土壤は酸性であることから、より pH が低く酸性土壤である A 地点を選んで自生しているのかもしれない。

ショウジョウバカマは被子植物綱の单子葉植物であり、C 地点においてのみ自生し、窒素、リンおよびカリウム濃度は全ての種の中で最も低く、カルシウムは中程度で、マグネシウム含有率はチマキザサに次いで低かった(表 4-2)。葉身窒素含有率において日平均気温および地温と有意な正の相関関係が見られたが、葉身窒素、リンおよびカリウム含有率は土壤のそれら元素濃度と強い負の相関関係が見られた(表 4-3 および 4-4)。それらのことから、この種では無機元素集積が低く、高濃度の土壤窒素、リンおよびカリウムに対して耐性が低いために、最も貧栄養な C 地点を選んで自生しているのかもしれない。

今回調査した元素の中で、葉身カルシウムおよびマグネシウム含有率は多くの種で土壤、気温あるいは地温の影響を受けていた。カルシウムおよびマグネシウム含有率は单子葉植物よりも双子葉植物において高いことが考えられる。それら 2 元素含有率は单子葉植物であるヤマジノホトトギスおよびチゴユリでも双子葉植物であるオオカニコウモリと同程度に高く、チマキザサで低かった。マグネシウム含有率においてはマイヅルソウおよびショウジョウバカマでも低く、種間差も他の元素と比較して大きかった。含有率の変動係数の種間差はナトリウムで大きくカルシウムおよびマグネシウムでも大きいため(田中 1977), 今回の結果においても種間で大きく異なっていたのかもしれない。カルシウムおよびマグネシウム栄養は温帯、熱帯に関わらず一定であり、地域の影響が小さく、目ごとに生理的集積能が強く作用している。そのため適量のカルシウムおよびマグネシウムが供給されない土壤では成育が困難な植物目も存在する(大崎 2005)。カルシウムおよびマグネシウム吸収は土壤の乾燥および地温の影響を受けやすく(中野 2008; 中野ら 2008; 渡辺 2011), カルシウムイオンは低温に対する適応反応として重要である(White and Broadley 2003; Ruelland et al. 2009)。窒素およびリンは高山植物の成長を決定する重要な要素であるが、高山植物の分布

はカルシウム栄養の豊富さによっても強く影響されるという報告もある(Körner 2003). このように大山のような貧栄養の環境ではカルシウムおよびマグネシウム栄養も植物の成長を大きく制限していたことが考えられる.

以上のことから、大山に局所的に自生する草本植物 7 種の葉身元素集積特性は、門、綱および種により異なっており、以下のタイプに分類することができた. 1) シダ植物のオシダ、単子葉植物のヤマジノホトトギスおよびチゴユリおよび双子葉植物のオオカニコウモリは A および B 地点に自生しており、低養分耐性は弱いと考えられる. オシダ、ヤマジノホトトギスおよびオオカニコウモリは無機元素集積が自生地に依存し、土壤養分濃度、気温あるいは地温などの成育環境に影響されて無機元素吸収を行う、自律性の弱い無機元素吸収を行うタイプであった. それらのことから、土壤養分が貧栄養で、気温および地温が低い標高の高い地点において自生することができないのかもしれない. 一方、チゴユリはカルシウム含有率が土壤、気温あるいは地温の影響を強く受けるものの、他の葉身無機元素集積が自生地の影響を受けにくい、自律性の強い無機元素吸収を行うタイプであった. しかしこの種も局所的に自生していることから、カルシウム含有率が影響を受けやすいことあるいは無機元素吸収の自律性は強いが、成育できる元素濃度の幅が狭いことにより標高の高い地点では自生できないのかもしれない. 2) 単子葉植物のマイヅルソウは無機元素集積が土壤元素濃度に依存しないものの、気温および地温などの成育環境の影響を受けやすい自律性の弱い無機元素吸収を行うタイプであった. 貧栄養耐性は強いものの、高養分耐性が弱く、リン以外の元素含有率が気温あるいは地温の影響を受けるために標高の高い地点でのみ自生していることが考えられた. 3) 単子葉植物のチマキザサは A 地点においてのみ自生しており、葉身カルシウムおよびマグネシウム集積が低く、カリウム、カルシウムおよびマグネシウム含有率が土壤あるいは気温の影響を強く受けるタイプであった. 無機元素吸収が環境要因の影響を受けやすく、貧栄養耐性がかなり弱いため最も肥沃な A 地点を選び自生していることが考えられた. また pH が低くより酸性土壤である A 地点を選んでいるのかもしれない. 4) 単子葉植物のショウジョウバカマは標高の高い C

地点でのみ自生しており、全ての元素集積が低く、窒素、リンおよびカリウム集積が土壤養分に対し強い負の影響を受けるタイプであった。貧栄養耐性は強いものの、窒素、リンおよびカリウムが肥沃な土壤に対しては耐性が低いために、最も貧栄養な C 地点を選んで自生しているのかもしれない。

第4節 要約

大山に局所的に自生する草本植物における無機元素集積特性を把握するため、オシダ、チマキザサ、ヤマジノホトトギス、マイヅルソウ、チゴユリ、ショウジョウバカマおよびオオカニコウモリの葉身を採取し、無機元素含有率を測定した。各地点において、採取時の土壤化学的特性、および調査期間の気温および地温も測定した。その結果、それら 7 種の環境に対する適応戦略を以下のタイプに分類することができた。1) シダ植物のオシダ、単子葉植物のヤマジノホトトギスおよびチゴユリおよび双子葉植物のオオカニコウモリは A および B 地点に自生しており、低養分耐性は弱い。オシダ、ヤマジノホトトギスおよびオオカニコウモリは無機元素集積が自生地および土壤元素濃度に依存し、成育環境の影響も受けやすい無機元素吸収の自律性の弱いタイプであり、貧栄養、気温および地温が低い標高の高い地点では自生することができない。チゴユリはカルシウム集積が自生環境の影響を受けるものの、他の無機元素集積が自生地の影響を受けにくい、自律性の強い無機元素吸収を行うタイプで、成育できる元素濃度の幅が狭いことにより標高の高い地点では自生できない。2) 単子葉植物のマイヅルソウは B および C 地点でのみ自生しており、無機元素集積が土壤元素濃度を除く成育環境の影響を受けやすい自律性の弱い無機元素吸収を行うタイプで、貧栄養耐性は強いが、高養分耐性は比較的弱く、標高の高い地点でのみ自生していることが考えられた。3) 単子葉植物のチマキザサは A 地点にのみ自生しており、カリウム、カルシウムおよびマグネシウム含有率が成育環境に依存するタイプであった。貧栄養耐性がかなり弱く、より酸性土壤である A 地点を選んで自生していることが考えられた。4) 単子葉植物のショウジョウバカマは標高の高い C 地点でのみ自生しており、全ての元素集積が低く、窒素、

リンおよびカリウム集積が土壤養分濃度に依存するタイプであった。貧栄養耐性は強いが、窒素、リンおよびカリウム栄養が肥沃な土壤に対しては耐性が低いために、最も貧栄養な地点を選んで自生しているのかもしれない。

第 5 章

大山全域に自生するオクノカンスゲ, ヤマブキショウマおよび イタドリの成長戦略 : 無機元素集積特性および成長と窒素代謝の関係

第 3 章において、大山全域に自生する草本植物 7 種の土壤養分、気温、地温および標高といった環境に対する葉身無機元素集積の応答性を調査したところ、それらの成長戦略は異なっていた。その中で、オクノカンスゲ、ヤマブキショウマおよびイタドリでは土壤、気温、地温および標高の変化が葉身の元素集積におよぼす影響は異なっていた。それら 3 種の葉身の元素集積における成長戦略は、オクノカンスゲでは、カルシウムおよびマグネシウム含有率以外は土壤元素濃度に対する依存性は小さく、気温、地温および標高などの成育環境にも依存しない自律性の強い無機元素吸収を行うタイプであった。一方、ヤマブキショウマおよびイタドリは、土壤窒素濃度に対する依存性が大きいが、それら以外の土壤元素濃度および気温、地温および標高などの成育環境にも影響され、自律性の弱い無機元素吸収を行うタイプであった。本研究では大山自生植物においてこのような成長戦略の違いが生じる原因を明らかにすることを目的とした。

第 3 章での調査において、植物サイズに関わらず、大山全域に自生する 7 種の成長戦略を葉身の無機元素集積という観点からのみ調査した。葉の無機元素集積は茎や根のような他の器官への転流あるいは他の器官からの転流によって変化する。そのためそれらの成長戦略を全植物体における無機元素集積という観点から調査することが重要であると考えられる。そこでまずは第 1 節において、全植物体における環境変化に体する無機元素集積の応答性を葉身における結果と比較、検証した。

さらに、成長に影響をおよぼす環境要因の中でも土壤養分が最も影響をおよぼすと考えられ、特に培地窒素濃度による影響が大きいことが考えられた。し

かし自生植物、特に山地に自生する植物の培地養分濃度に対する植物栄養学的研究は行われてこなかった。そこで第2節において、3種の乾物生産機構を明らかにするため、培地養分濃度変化に着目し、培地窒素、リンおよびカリウム栄養を幅広い濃度に設定した水耕栽培を行った。

第1節 大山自生植物オクノカンスゲ、ヤマブキショウマおよびイタドリの全植物体における窒素、リン、カリウム、カルシウムおよびマグネシウム集積特性

1. 材料と方法

1) 調査地、供試植物および植物採取

調査地は第2章と同じ3地点とした。2004年の7月27日、9月3日および10月12日にA、BおよびCの3地点においてオクノカンスゲ、ヤマブキショウマおよびイタドリを採取した。スコップで地下部深さ約15cmを掘り、根部とともに地上部を採取した。ヤマブキショウマおよびイタドリにおいて、植物体を葉身、葉柄を含む茎および根に解体した。一方、オクノカンスゲにおいては茎および葉鞘割合が小さく、それらの部位を分けることができなかつたため、地上部と地下部に解体した。それぞれの試料を70°Cで72時間通風乾燥させ、乾物重を測定した後、粉碎し無機元素分析用試料とした。

2) 植物体の化学分析

植物における窒素、リン、カリウム、カルシウムおよびマグネシウムの測定は第2章に準じて行った。

3) 統計処理

統計解析を第3章に準じて行った。

2. 結果

1) 地上部/地下部比

オクノカンスゲ、ヤマブキショウマおよびイタドリの3種全てにおいて、地上部/地下部比に3地点間で有意差は見られず、地点による形態的な変化は見られなかった(表 5-1-1).

2) 全植物体における窒素、リン、カリウム、カルシウムおよびマグネシウム含有率

オクノカンスゲの窒素、リンおよびカリウム含有率において、根の窒素含有率を除き、全植物体を通して地点間で有意な変化は見られなかった(表 5-1-2).

一方、カルシウムおよびマグネシウム含有率は地上部、根および全植物体の全てにおいて標高の上昇とともに上昇した。ヤマブキショウマにおいて、窒素含有率は全植物体において、カリウム含有率は葉身および茎において、カルシウム含有率は茎、根および全植物体において、マグネシウム含有率は葉身において地点間で有意に異なっていた。リン含有率においては地点間で有意な変化は見られなかった。イタドリにおいて、窒素およびリン含有率の茎を除く全器官および植物体における全無機元素含有率は地点間で有意に異なっていた。また、全植物体において無機元素含有率はA地点で高い傾向が見られた。

Table 5-1-1 Shoot/root ratio in *C. foliosissima*, *A. dioicus* and *P. cuspidatum*

Species	Site A	Site B	Site C
<i>C. foliosissima</i>	1.98 a	1.25 a	1.87 a
<i>A. dioicus</i>	1.36 a	1.25 a	1.48 a
<i>P. cuspidatum</i>	1.11 a	1.67 a	1.29 a

Different letters indicate significant differences at $P < 0.05$ according to the least significant difference (LSD) test.

Table 5-1-2 Nitrogen (N), phosphorus (P), potassium (K), calcium (Ca) and magnesium (Mg) concentrations in shoot, root and whole plant in *A. dioicus* and *P. cuspidatum* at three sites
foliosissima and leafblade, stem, root and whole plant in *A. dioicus* and *P. cuspidatum* at three sites

		N concentration (mg g ⁻¹)			P concentration (mg g ⁻¹)			K concentration (mg g ⁻¹)			Ca concentration (mg g ⁻¹)			Mg concentration (mg g ⁻¹)			
		Site A		Site B	Site C			Site A		Site B	Site C	Site A		Site B	Site C	Site A	
<i>C. foliosissima</i>	Shoot	19.34a	19.40a	20.18a	3.30a	3.04a	3.11a	21.11a	21.68a	21.64a	4.65a	4.16a	2.09b	3.15a	2.70b	1.89c	
	Root	14.59ab	13.11b	16.11a	3.09a	2.63a	2.87a	7.49a	7.29a	7.10a	2.52a	1.84b	1.31c	2.18a	1.90b	1.54c	
	Total	17.68a	16.33a	18.53a	3.23a	2.81a	3.04a	16.16a	14.57a	15.37a	3.95a	3.00b	1.75c	2.81a	2.31b	1.73c	
<i>A. dioicus</i>	Leaf blade	33.16a	24.03b	18.93c	3.33a	3.40a	3.02a	16.67a	13.63a	6.55b	14.34a	19.65a	13.13a	7.74a	5.31b	4.63b	
	Stem	10.87a	6.86b	6.00b	2.60a	2.73a	1.88a	14.65a	14.01a	8.32b	4.41b	9.12a	8.49a	1.68a	1.94a	2.03a	
	Root	10.23a	8.05b	8.11b	2.42a	2.66a	2.58a	4.69a	5.44a	4.56a	5.85b	7.79ab	9.96a	1.33a	1.38a	1.26a	
<i>P. cuspidatum</i>	Total	14.29a	11.30b	10.05b	2.72a	2.79a	2.51a	10.24a	9.84a	7.18a	6.48b	10.97a	10.11ab	2.50a	2.39a	2.62a	
	Leaf blade	33.62a	33.89a	25.55b	4.70a	4.50a	3.29b	17.19a	17.30a	7.12b	22.68a	15.73ab	14.31b	7.59a	4.69b	5.21b	
	Stem	9.58a	9.01a	8.51a	2.11a	1.77a	1.86a	13.25a	16.28a	6.41b	12.43a	6.82b	8.45ab	2.30a	1.10b	2.69a	
	Root	10.06a	9.39a	7.58b	3.23a	2.78a	1.95b	5.99b	7.20a	4.79c	10.02a	5.18b	6.77ab	1.66a	0.97b	1.32ab	
	Total	16.13a	15.23a	12.38b	3.33a	2.98ab	2.35b	9.90a	12.21a	6.00b	14.16a	8.06b	9.38ab	3.23a	1.83b	2.74a	

Different letters indicate significant differences at $P < 0.05$ according to the least significant difference (LSD) test.

第 2 節 大山自生植物オクノカンスゲ, ヤマブキショウマおよびイタドリの成長および窒素代謝におよぼす窒素, リンおよびカリウム栄養の影響

前説ではオクノカンスゲ, ヤマブキショウマおよびイタドリにおいて, 全植物体における環境変化に体する無機元素集積の応答性を調査した. 本説ではこれら 3 種の成長戦略の違いを詳しく調査するため, 培地養分として窒素, リンおよびカリウムを幅広く変化させた水耕栽培を行い, 成長の応答と成長量を説明する乾物生産機構を調査した. 成長の指標として, 相対成長速度, クロロフィル濃度, 比葉積および地上部/地下部比を調査した. また乾物生産機構として窒素代謝に着目し, 窒素化合物の分配, アミノ酸濃度および Rubisco 集積割合を調査した.

1. 材料と方法

1) 栽培方法

オクノカンスゲ, ヤマブキショウマおよびイタドリを 2008 年 6 月 6 日 ~ 8 月 19 日, 2009 年 5 月 20 日 ~ 7 月 14 日および 2009 年 7 月 30 日 ~ 10 月 7 日にそれぞれグリーンハウス条件下で水耕栽培した. オクノカンスゲの幼植物体を大山の標高 850m で採取し, ヤマブキショウマ(Yamashichi Co. Ltd., Nagano, Japan)およびイタドリ(Klein Garten Inc., Tottori, Japan)の幼植物体をそれぞれ購入した. 処理開始までに, 3 種の幼植物体を 1/2 標準培養液を含むプラスチックポット(体積 3.8L, 直径 16cm)でそれぞれ 17 日, 10 日間および 11 日間栽培した後, 標準培養液で 18 日, 11 日および 12 日間栽培した. 標準培養液組成は 3.3mM N (NH_4NO_3), 0.3mM P ($\text{NaH}_2\text{PO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$), 1mM K (K_2SO_4), 0.75mM Ca ($\text{CaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$), 1mM Mg ($\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$), 0.036mM Fe (FeEDTA), 0.019mM B (H_3BO_3), 9.1 μM Mn ($\text{MnSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$), 1.5 μM Zn ($\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$), 0.16 μM Cu ($\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$) and 0.52 μM Mo ($(\text{NH}_4)_5\text{Mo}_7\text{O}_{24} \cdot 4\text{H}_2\text{O}$)とした. 試験期間中の気温および湿度を小型温度測定器(Thermo Recorder RTR-53, T & D Co. Ltd, Nagano, Japan)で測定した. 栽培期

間中の平均気温(昼/夜)は2008年においては0.6°C / 25.4°Cであり、2009年においては30.4°C / 23.9°C ~ 30.2°C / 23.2°Cであった。相対湿度(昼/夜)は2008年においては62.1% / 80.2%であり、2009年においては60.6% / 82.2% ~ 64.0% / 86.6%であった。

2) 窒素、リンおよびカリウム処理

処理として、前栽培後もそのまま標準培養液で栽培した区を1N区、1P区および1K区とし、窒素、リンおよびカリウム栄養のいずれかのみを1/4(N(0.8mM), P(0.08mM)あるいはK(0.25mM))にした1/4N, 1/4Pおよび1/4K区、1/2(N(1.6mM), P(0.15mM)あるいはK(0.5mM))にした1/2N, 1/2Pおよび1/2K区、2倍(N(6.6mM), P(0.6mM)あるいはK(2mM))にした2N, 2Pおよび2K区とした。窒素、リンおよびカリウム以外の元素は上記の標準培養液と同じ濃度とした。培養液中のpHは5.5に調整し、1週間に1度培養液を交換した。

3) 植物採取

養分処理開始後、オクノカンスゲでは47日目、ヤマブキショウマでは41日目、イタドリでは48日目に植物体を採取した。採取期はどの種においても栄養成長後期であった。植物体をオクノカンスゲでは葉身、葉鞘を含む茎および根、ヤマブキショウマおよびイタドリでは葉身、葉柄を含む茎および根に解体した。植物体の各部位を凍結乾燥させ、乾物重を測定した後、粉碎し化学分析用の試料とした。採取日に葉面積計(LI-3000, LI-COR, Lincoln, Nebraska, USA)を用いて葉面積を測定し、比葉積を葉身の全乾物重(g)あたりの全葉面積(cm⁻²)として算出した。相対成長速度をKingsbury et al.の式(1984)により算出した。

4) 植物体の化学分析

クロロフィル濃度の測定のため、新鮮葉約500mgを精秤し、乳鉢と乳棒を用い95%(v/v⁻¹)エタノール1mLで摩碎・抽出した。抽出液を濾過した後エタノールで50mLに定容した。溶液における649nmおよび665nmの吸光度を分光光度

計(U-1800, HITACHI, Tokyo, Japan)で測定し, クロロフィル(a+b)含有率を Wintermans and Mots による式(1965)により算出した.

全窒素含有率はセミミクロケルダール法で測定した(分解部 : Kjeldahl digestion system, K-437, NIHON BUCHI K.K., Tokyo, Japan, 蒸留部: Kjeldahl distillation unit, K-355, NIHON BUCHI K.K.). リン, カリウム, カルシウムおよびマグネシウムは第2章の方法に準じて行った.

葉身における窒素化合物を低分子窒素化合物態窒素(LM-N), 可溶性タンパク質態窒素(SP-N), 膜結合型タンパク質態窒素(MB-N)および細胞壁結合型タンパク質態窒素(CW-N)の4つに分画した. LM-Nにはアンモニア, 硝酸, アミノ酸およびアマイドなどの低分子量の窒素化合物が含まれる. SP-Nには酵素タンパク質および貯蔵タンパク質が含まれる. MB-NおよびCW-Nは主に構造タンパク質である. 分析方法は Osaki et al.(1991)および Shinano et al.(1991)に準じて行った. LM-Nの抽出のため, 凍結乾燥試料約200mgを4°Cにて乳鉢と乳棒を用いて石英砂50mgとともに80%(v v⁻¹)エタノール20mlで摩碎し, 4°Cで一晩放置後, 4°Cで20分遠心分離(1,500g)し, 上澄みを得た. リン酸緩衝液可溶性窒素化合物(PB-N)の抽出のため, 凍結乾燥試料約200mgを4°Cで乳鉢と乳棒を用いて, 石英砂50mgとともに100mMリン酸ナトリウム緩衝液(pH7.5)中で摩碎し, 4°Cで一晩放置後, 4°Cで30分遠心分離(20,000g)し, 上澄みを回収した. PB-N画分はLM-NとSP-Nの合計である. CW-Nの抽出のため, リン酸緩衝液抽出後の沈殿を100°Cで1時間3%(v v⁻¹)SDS溶液で抽出し, 4°Cで15分間遠心分離(1,500g)した後, 上澄みを除去し, 残渣を得た. 80%(v v⁻¹)エタノールおよびリン酸緩衝液抽出液およびSDS残渣中に含まれる窒素は上記全窒素含有率の方法に準じて行った. SP-Nの窒素含量はPB-NからLM-Nの窒素量を差し引いて算出した.

SDS-PAGE電気泳動のため, 葉身凍結乾燥試料約250mgを4°Cで乳鉢と乳棒を用いて, 石英砂50mg, ポリビニルピロリドン50mgとともに100mMTris-HCl緩衝液(pH7.5)5mLで摩碎し, 4°Cで20分間遠心分離(12,000g)した後, 上澄みを得た. 上澄み液をLaemmliの方法(1970)で調整した後, SDS-PAGEに用いた. 泳動後, ゲルを銀染色(Oakley et al. 1980)した. 可溶性タンパク質中に含まれる

Rubisco 集積割合を算出するため, image J version 1.47(National Institutes of Health, USA)を用いてイメージ解析を行った. Rubisco 集積割合(%)は検出された可溶性タンパク質の全ピーク面積に対する Rubisco 大サブユニットおよび小サブユニットのピーク面積の割合として表した.

葉身における低分子化合物態窒素を遊離アミノ酸態窒素, 硝酸態窒素($\text{NO}_3\text{-N}$), アンモニウム態窒素($\text{NH}_3\text{-N}$)およびその他の窒素(others-N)の4つにさらに分画した. アミノ酸および NH_3 分析のため, 葉身凍結乾燥試料約 100mg に 5ml の蒸留水を加え, 100°Cで 30 分間抽出し, 4°Cで 10 分間遠心分離(3,000g)した後, 上澄みを得た. 得た溶液 200 μl にクエン酸リチウム緩衝液(pH2.98)200 μl を加え, アミノ酸自動分析計(JLC-500/V2, JEOL, Tokyo, Japan)で測定した. 遊離アミノ酸態窒素は検出された全アミノ酸含量の合計として算出した. 硝酸態窒素はカタルド法(Cataldo et al. 1975)で測定した. Others-N の窒素含量は全 LM-N 含量から遊離アミノ酸態窒素, $\text{NH}_3\text{-N}$ および $\text{NO}_3\text{-N}$ 含量を差し引いて算出した. Others-N はアマイド, ペプチド, 第 4 級窒素化合物およびプロラミンなどの窒素化合物を含む. 本研究においてアミノ酸分析は, 窒素, リンおよびカリウム処理の標準区, 1/4 区および 2 倍区においてのみ行った.

本研究において検出された遊離アミノ酸は, phosphoserine (P-Ser), phosphoethanolamine (PEA), aspartate (Asp), threonine (Thr), serine (Ser), asparagine (Asn), glutamate (Glu), glutamine (Gln), glycine (Gly), alanine (Ala), valine (Val), isoleucine (Ile), leucine (Leu), tyrosine (Tyr), phenylalanine (Phe), gamma aminobutyrate (GABA), histidine (His), lysine (Lys)および arginine (Arg)であった. その中で, P-Ser, PEA, Thr, Val, Ile, Leu, Tyr, Phe, His および Lys 濃度は他のアミノ酸濃度よりもかなり低かったので, “other”としてそれらをまとめて表した.

5) 統計処理

統計解析を SPSS statistical program version 19.0 (IBM, SPSS Inc., Tokyo, Japan)を用いて行った. 全てのデータにおいて, 1 元配置の分散分析(ANOVA)を行った後, フィッシャーの最小有意差(LSD)法($P < 0.05$)により解析を行った. ただし乾

物重の結果においてのみ $P < 0.10$ で解析を行った。

2. 結果

1) 成長

オクノカンスゲにおいて、全植物体および各器官の乾物重は、有意に高くなつた $1/4P$ 区の根を除き、全ての処理濃度間で有意な変化を示さなかつた(図 5-2-1(a)). 全植物体の相対成長速度は全ての処理において処理濃度間で有意な変化を示さなかつた(表 5-2-1). ヤマブキショウマにおいて、窒素処理においては有意に標準区で高くなり、 $1/2N$ 区で有意に低くなつた(図 5-2-1(b)). リンおよびカリウム処理においては標準区で高くなり、低および高処理濃度区で低くなつた。各器官の乾物重は、窒素処理における葉身および根では $1N > 2N \approx 1/4N \geq 1/2N$ の順に、リンおよびカリウム処理における葉身および根では 1 倍区 $\geq 1/2$ 区 ≈ 2 倍区 $\geq 1/4$ 区の順に高くなつた。全植物体の相対成長速度は、窒素処理では $1/2N$ 区で有意に低く、リンあるいはカリウム処理では有意差は認められないものの、標準区で最も高い傾向が見られた(表 5-2-1). イタドリにおいて、全植物体の乾物重は窒素およびリン処理においては標準区で最も高くなり、低および高処理濃度区で低かつた(図 5-2-1(c)). カリウム処理区においては $1/4$ 区で有意に低くなつた。各器官の乾物重は、窒素処理における葉身および茎では $1N \geq 2N \approx 1/2N \geq 1/4N$ 、リン処理における葉身では $1P \geq 1/2P \approx 1/4P \geq 2P$ 、カリウム処理の葉身では $1K \approx 1/2K \geq 2K \geq 1/4K$ 、茎では $1K \approx 1/2K \approx 2K \geq 1/4K$ の順に有意に高くなつた。全植物体の相対成長速度は、窒素あるいはリン処理では有意差は認められないものの、標準区で最も高い傾向が見られ、カリウム処理では $2K \geq 1K \approx 1/2K \geq 1/4K$ の順に有意に高かつた(表 5-2-1).

オクノカンスゲにおいて、クロロフィル濃度、地上部/地下部比および比葉積は、 $2N$ 区のクロロフィルおよび $1/4P$ 区の地上部/地下部比を除き全ての処理濃度間で有意な変化を示さなかつた(表 5-2-1). ヤマブキショウマにおいて、クロロフィル濃度および比葉積は全ての処理において処理濃度間で有意な変化を示さなかつた。一方、地上部/地下部比は窒素処理では処理濃度間で有意な変化が

見られなかったものの、リンおよびカリウム処理において標準区で有意に低くなつた。イタドリにおいて、クロロフィル濃度は窒素処理では処理濃度の上昇にともない上昇したが、その他の処理では処理濃度間に有意な変化は見られなかつた。地上部/地下部比および比葉積は全ての処理において処理濃度間に有意な変化は見られなかつた。

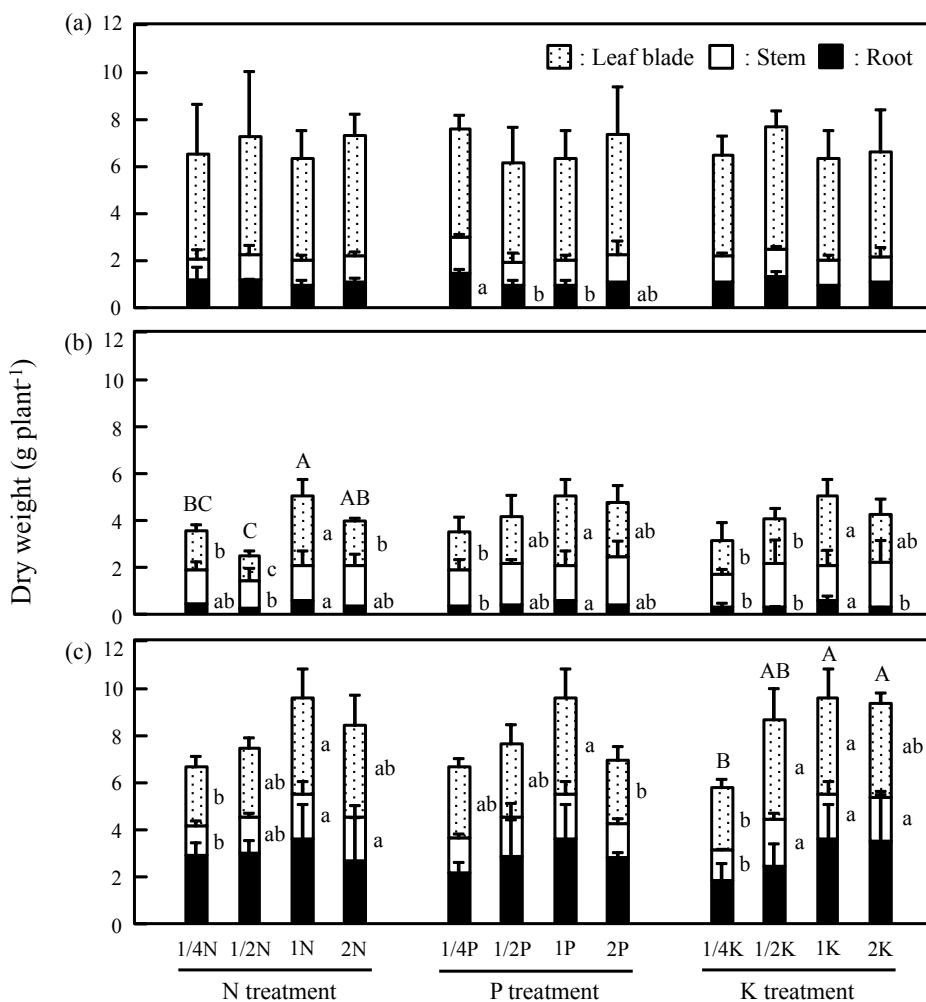


Figure 5-2-1 Dry weight in (a) *C. foliosissima*, (b) *A. dioicus* and (c) *P. cuspidatum* in response to various N, P and K concentrations in the culture solution. The bars represent the standard deviation of the mean of triplicates. Upper-case letters indicate significant differences in the whole plant and lower-case letters indicate significant differences in each organ among various treatment concentrations at $P < 0.10$ according to the least significant difference (LSD) test. Quarter, half, standard and double strength of each element treatment concentration are given as 1/4, 1/2, 1 and 2, respectively. N, nitrogen; P, phosphorus; K, potassium.

Table 5-2-1 Relative growth rate (RGR) in the whole plant, chlorophyll concentration in the leaf blades, shoot/root ratio and specific leaf area (SLA) in *C. foliosissima*, *A. dioicus* and *P. cuspidatum*

	<i>C. foliosissima</i>				<i>A. dioicus</i>				<i>P. cuspidatum</i>			
	RGR (g g ⁻¹ day ⁻¹)	chlorophyll concentration (mg g ⁻¹)	shoot / root ratio	SLA (cm ² g ⁻¹)	RGR (g g ⁻¹ day ⁻¹)	chlorophyll concentration (mg g ⁻¹)	shoot / root ratio	SLA (cm ² g ⁻¹)	RGR (g g ⁻¹ day ⁻¹)	chlorophyll concentration (mg g ⁻¹)	shoot / root ratio	SLA (cm ² g ⁻¹)
1/4N	0.030a	7.53b	4.96a	185.22a	0.027a	8.09a	9.36a	302.46a	0.020a	8.49d	1.35a	189.51a
1/2N	0.031a	8.17b	5.47a	224.29a	0.020b	7.76a	12.38a	290.69a	0.022a	10.75c	1.55a	210.75a
IN	0.031a	8.61b	5.85a	220.10a	0.032a	8.37a	9.05a	336.82a	0.025a	11.87b	1.81a	189.59a
2N	0.032a	10.53a	5.85a	188.52a	0.029a	9.19a	13.07a	312.10a	0.023a	13.11a	3.03a	207.29a
1/4P	0.033a	7.52a	4.28b	206.45a	0.026a	9.70a	12.42ab	316.47a	0.020a	13.12a	2.21a	259.37a
1/2P	0.030a	9.82a	5.50a	206.53a	0.030a	9.92a	10.52ab	314.64a	0.021a	13.61a	2.13a	257.21a
IP	0.031a	8.61a	5.85a	220.10a	0.032a	8.37a	9.05b	336.82a	0.025a	11.87a	1.81a	189.59a
2P	0.032a	8.36a	5.82a	238.60a	0.031a	8.54a	13.75a	314.32a	0.021a	13.79a	1.52a	279.92a
1/4K	0.031a	7.80a	5.22a	173.10a	0.024a	7.05a	12.68ab	281.63a	0.018b	13.38a	2.50a	280.35a
1/2K	0.033a	9.79a	4.97a	193.67a	0.029a	9.51a	17.95a	338.13a	0.024ab	11.58a	2.89a	207.31a
1K	0.031a	8.61a	5.85a	220.10a	0.032a	8.37a	9.05b	336.82a	0.025ab	11.87a	1.81a	189.59a
2K	0.031a	8.80a	5.05a	197.72a	0.029a	7.30a	16.88ab	293.82a	0.025a	13.13a	1.96a	240.33a

Different letters indicate significant differences at $P < 0.05$ according to the least significant difference (LSD) test. Quarter, half, standard and double strengths of each element treatment concentration are given as 1/4, 1/2, 1 and 2, respectively. N, nitrogen; P, phosphorus; K, potassium.

2) 無機元素含有率

窒素処理における全植物体の窒素含有率は 3 種間で異なっていなかったが、異なる処理濃度に対する窒素含有率の変化はオクノカンスゲおよびヤマブキショウマよりもイタドリにおいて大きかった(表 5-2-2(a)). 一方で、全植物体のリンおよびカリウム含有率は、処理濃度に関わらずヤマブキショウマおよびイタドリよりもオクノカンスゲにおいて高かった。カルシウム含有率は処理濃度に関わらずオクノカンスゲおよびヤマブキショウマよりもイタドリにおいて高く、マグネシウム含有率は処理濃度に関わらず 3 種間で類似していた(表 5-2-2(b)).

オクノカンスゲの窒素処理において、全ての器官の窒素含有率、根のリンおよびマグネシウム含有率、葉身のカリウムおよびカルシウム含有率が培地窒素濃度の上昇にともない上昇した。リン処理において、リン含有率は 1/4P 区でどの器官でも有意に低かったが、窒素、カリウムおよびカルシウム含有率は全ての処理濃度間で有意差は見られなかった(表 5-2-2). カリウム処理において、カリウム含有率は葉身においては $2K \approx 1K > 1/2K \approx 1/4K$ の順に高く、茎および根においては培地カリウム濃度の上昇にともない上昇した。全ての器官の窒素含有率、葉身および茎のリン含有率、葉身のマグネシウム含有率は 1/4 区で他の処理濃度区よりも有意に高かった。葉身のカルシウム含有率および根のマグネシウム含有率は 2 倍区で有意に低かった。ヤマブキショウマの窒素処理において、葉身においては 1/4N 区で有意に低かったが、茎では 1N 区で低く、根では処理濃度間の変化は見られなかった。茎および根のリン含有率および全ての器官のカリウム、カルシウムおよびマグネシウム含有率は処理濃度間で有意な変化を示さなかった。リン処理において、リン含有率は処理濃度の上昇にともない上昇した。葉身および根の窒素およびカルシウム含有率および全ての器官のカリウムおよびマグネシウム含有率は処理濃度間で有意な変化を示さなかった。カリウム処理において、葉身のカリウム含有率は 1/4K 区で有意に低かったが、茎および根では処理濃度間で有意な変化を示さなかった。葉身および根の窒素およびカリウム含有率および葉身のカルシウム含有率は処理濃度間で有意な変化を示さず葉身および茎のマグネシウム含有率は 1/4K 区で有意に高かった。イタ

ドリの窒素処理において、全ての器官の窒素含有率、葉身および茎のリン含有率は培地窒素濃度の上昇にともない上昇した。葉身のカリウム含有率は $1N \geq 1/4N \geq 1/2N > 2N$ の順に高かった。葉身および茎のカルシウム含有率は2倍区において他の処理濃度区よりも有意に低かった。マグネシウム含有率は処理濃度間で変化しなかった。リン処理において、リン含有率は葉身および茎では $2P \geq 1/2P \geq 1P > 1/4P$ の順に有意に高く、根では2P区において高かった。葉身および

Table 5-2-2 (a) Nitrogen (N), phosphorus (P) and potassium (K) concentrations in *C. foliosissima*, *A. dioicus* and *P. cuspidatum*

		N treatment				P treatment				K treatment			
		1/4N	1/2N	1N	2N	1/4P	1/2P	1P	2P	1/4K	1/2K	1K	2K
<i>C. foliosissima</i>													
N concentration	leaf blade	13.05bc	12.84c	14.27b	16.90a	14.30a	14.64a	14.27a	14.72a	17.54a	15.98ab	14.27b	14.81b
	stem	9.20c	10.88c	13.14b	15.63a	11.77a	12.07a	13.14a	13.12a	15.62a	14.02ab	13.14b	14.14ab
	root	6.43c	7.45bc	10.05b	11.63a	8.28a	8.31a	10.05a	8.66a	11.41a	10.24ab	10.05b	8.52b
	total	11.50c	11.65c	13.46b	15.98a	12.65a	13.26a	13.46a	13.79a	16.38a	14.96ab	13.46b	13.65b
P concentration	leaf blade	10.50a	11.01a	13.57a	11.36a	6.78b	10.80ab	13.57a	14.29a	19.26a	14.94ab	13.57b	12.95b
	stem	9.34a	9.35a	10.92a	10.31a	6.77b	9.82a	10.92a	11.00a	12.72a	12.26ab	10.92ab	10.49b
	root	5.97b	6.44ab	9.03a	8.94a	3.21b	6.89a	9.03a	7.67a	8.04a	8.99a	9.03a	6.80a
	total	9.47a	10.02a	12.43a	10.89a	6.10b	10.10a	12.43a	12.90a	16.73a	13.69b	12.43b	11.53b
K concentration	leaf blade	45.65bc	45.55c	46.92b	50.05a	48.43a	47.99a	46.92a	44.38a	30.37b	34.37b	46.92a	48.71a
	stem	39.03a	38.32a	35.73a	37.54a	39.54a	38.94a	35.73a	39.84a	26.42c	33.32bc	35.73ab	42.49a
	root	24.51a	22.61a	24.73a	21.63a	24.53a	32.20a	24.73a	25.80a	8.07c	15.21bc	24.73ab	28.46a
	total	41.08ab	40.34b	41.76ab	44.05a	42.08a	44.83a	41.76a	41.56a	25.97b	30.98b	41.76a	44.28a
<i>A. dioicus</i>													
N concentration	leaf blade	9.96b	12.94a	12.69a	14.29a	13.45a	12.84a	12.69a	13.69a	12.61a	13.03a	12.69a	12.40a
	stem	8.61bc	10.38ab	6.94c	11.83a	11.65a	9.60ab	6.94c	11.09a	11.24a	10.27a	6.94b	8.96ab
	root	14.24a	16.02a	16.02a	16.59a	16.94a	16.58a	16.02a	16.58a	16.80a	15.73a	16.02a	15.45a
	total	9.88c	12.20ab	11.41b	13.44a	13.07a	11.66ab	11.41b	12.76ab	12.29a	11.50a	11.41a	11.13a
P concentration	leaf blade	7.17a	5.64ab	5.29b	4.14b	3.10c	4.11bc	5.29b	7.10a	4.44a	4.88a	5.29a	5.41a
	stem	6.56a	6.76a	5.26a	5.95a	4.41b	5.56b	5.26b	7.07a	6.74a	5.41ab	5.26ab	4.93b
	root	7.04a	7.16a	6.48a	5.55a	4.25b	7.07ab	6.48ab	8.61a	6.22a	4.94a	6.48a	5.57a
	total	6.81a	6.34ab	5.41ab	5.06b	3.79c	5.19b	5.41b	7.18a	5.72a	5.20a	5.41a	5.22a
K concentration	leaf blade	16.50a	14.41a	17.87a	17.88a	16.23a	16.82a	17.87a	17.86a	13.06b	18.08a	17.87a	20.13a
	stem	20.38a	18.53a	16.46a	19.15a	18.41a	16.19a	16.46a	19.21a	18.43a	16.11a	16.46a	18.05a
	root	11.45a	10.01a	9.10a	7.32a	6.61a	9.25a	9.10a	9.56a	6.39a	7.06a	9.10a	11.72a
	total	17.54a	16.60a	16.77a	17.48a	16.53a	16.76a	16.77a	17.86a	15.29b	16.26ab	16.77ab	18.93a
<i>P. cuspidatum</i>													
N concentration	leaf blade	10.99c	14.38b	13.90b	17.50a	16.49a	16.78a	13.90b	17.09a	16.03a	15.73a	13.90b	15.83a
	stem	4.52d	6.79c	10.35b	14.65a	11.89ab	13.17a	10.35b	11.99ab	13.14a	12.41a	10.35b	8.61b
	root	5.12c	7.43b	8.82ab	10.22a	7.97a	8.15a	8.82a	5.89a	7.43a	8.00a	8.82a	9.22a
	total	7.26d	10.03c	11.27b	14.74a	12.79a	12.91a	11.27a	11.52a	12.71a	12.82a	11.27a	12.04a
P concentration	leaf blade	2.28b	2.62ab	2.55ab	2.94a	2.41c	2.95ab	2.55bc	3.09a	3.36a	2.76b	2.55b	2.80b
	stem	4.88c	5.76b	5.66b	7.22a	3.74c	7.40ab	5.66b	8.07a	8.40a	6.06b	5.66b	6.71b
	root	3.82a	4.18a	4.22a	4.86a	3.39b	3.81b	4.22b	5.91a	5.33a	5.15a	4.22a	4.31a
	total	3.42b	3.91b	3.83b	4.53a	3.02c	4.31b	3.83bc	5.24a	5.06a	4.26ab	3.83b	4.14ab
K concentration	leaf blade	21.26ab	19.89bc	22.60a	18.28c	20.80a	20.24a	22.60a	20.84a	17.11b	18.09b	22.60a	22.37a
	stem	27.73a	26.63a	27.78a	22.76a	27.13a	27.82a	27.78a	30.35a	26.20b	23.08b	27.78ab	32.11a
	root	10.23a	8.07a	9.86a	8.02a	6.62ab	5.43b	9.86a	5.22b	4.87a	5.52a	9.86a	7.91a
	total	17.77ab	16.60ab	19.05a	16.26b	17.79a	16.73a	19.05a	16.44a	15.46b	15.83b	19.05ab	19.14a

Different letters indicate significant differences at $P < 0.05$ according to the least significant difference (LSD) test. Quarter, half, standard and double strengths of each element treatment concentration are given as 1/4, 1/2, 1 and 2, respectively.

茎の窒素含有率は有意に低く、根のカリウム含有率は1P区で高かった。茎および根のカルシウム含有率および全ての器官のマグネシウム含有率に処理濃度間で有意な変化は見られなかった。カリウム処理において、カリウム含有率は葉身および茎では $2K \approx 1K \geq 1/2K \approx 1/4K$ の順に高かった。窒素含有率は葉身では1K区で、茎では1Kおよび2K区で有意に低かった。葉身および茎のリン含有率は1/4区で有意に低く、カルシウムおよびマグネシウム含有率は同区で有意に高かった。

3) 葉身における窒素化合物組成

オクノカンスゲの窒素処理において、わずかに低かった1/4NのLM-Nおよび1/2NのSP-Nを除き、全ての窒素化合物に処理濃度間で有意な変化は見られなか

Table 5-2-2 (b) Calcium (Ca) and magnesium (Mg) concentrations in *C. foliosissima*, *A. dioicus* and *P. cuspidatum*

		N treatment				P treatment				K treatment			
		1/4N	1/2N	1N	2N	1/4P	1/2P	1P	2P	1/4K	1/2K	1K	2K
<i>C. foliosissima</i>													
Ca concentration	leaf blade	4.57b	4.65b	4.99ab	5.55a	4.60a	5.55a	4.99a	4.55a	5.54a	4.72ab	4.99a	3.68b
	stem	4.46a	4.60a	6.79a	6.46a	5.98a	5.86a	6.79a	4.90a	5.48ab	4.65b	6.79a	4.65b
	root	2.58ab	1.98bc	2.73a	1.72c	2.16a	2.19a	2.73a	2.12a	2.44a	2.23a	2.73a	2.37a
	total	4.27ab	4.16b	4.98a	5.18a	4.42a	4.95a	4.98a	4.24a	5.10a	4.25ab	4.98a	3.61b
Mg concentration	leaf blade	2.22a	2.27a	1.98a	2.24a	2.33a	2.18a	1.98a	2.11a	2.98a	2.61ab	1.98c	2.13bc
	stem	3.81a	3.63a	3.93a	3.96a	4.03a	4.31a	3.93a	3.52a	4.32a	3.98a	3.93a	3.91a
	root	4.05b	4.15b	4.46ab	5.57a	4.50a	4.69a	4.46a	3.94a	7.99a	7.71a	4.46b	3.45c
	total	2.78a	2.83a	2.68a	2.93a	3.09a	2.83b	2.68bc	2.56c	4.00a	3.68a	2.68b	2.63b
<i>A. dioicus</i>													
Ca concentration	leaf blade	6.35a	4.68a	4.87a	4.46a	5.06a	5.26a	4.87a	6.42a	6.78a	3.77a	4.87a	3.93a
	stem	4.22a	3.80a	3.81a	3.64a	3.50ab	2.99b	3.81a	3.50ab	3.56ab	2.62b	3.81ab	4.44a
	root	2.44a	2.82a	2.43a	2.79a	4.08a	3.22a	2.43a	3.47a	4.41a	3.27ab	2.43b	2.87ab
	total	5.03a	4.05a	4.31a	3.93a	4.19a	3.94a	4.31a	4.93a	4.87a	3.18b	4.31ab	4.08ab
Mg concentration	leaf blade	5.03a	3.45a	4.02a	4.01a	4.47a	4.52a	4.02a	4.57a	5.33a	4.01ab	4.02b	3.67b
	stem	2.57a	2.14a	1.82a	1.98a	2.19a	1.98a	1.82a	2.35a	2.46a	2.05a	1.82a	2.80a
	root	1.36a	1.40a	1.24a	1.36a	1.61a	1.44a	1.24a	1.52a	1.87a	1.50ab	1.24b	1.17b
	total	3.61a	2.88a	3.11a	2.94a	3.18a	3.04a	3.11a	3.39a	3.61a	2.80a	3.11a	3.16a
<i>P. cuspidatum</i>													
Ca concentration	leaf blade	11.42a	10.76a	8.77ab	7.48b	8.51b	10.20a	8.77b	9.12ab	10.84a	8.07b	8.77b	7.76b
	stem	8.87a	8.54a	7.37a	4.75b	5.11a	7.73a	7.37a	6.67a	6.99a	5.42b	7.37a	6.78ab
	root	3.42a	4.48a	3.35a	3.56a	4.00a	4.07a	3.35a	5.69a	5.92a	4.31a	3.35a	3.16a
	total	7.49a	7.83a	6.61a	5.89a	6.34a	7.38a	6.61a	7.21a	8.30a	6.47b	6.61b	5.92b
Mg concentration	leaf blade	3.45a	3.19a	2.49a	3.12a	2.68a	2.98a	2.49a	2.66a	4.46a	3.35ab	2.49b	2.57b
	stem	1.78a	1.90a	2.22a	2.28a	1.53a	1.72a	2.22a	1.57a	3.64a	2.48ab	2.22b	1.84b
	root	4.13a	4.37a	4.01a	4.08a	6.03a	6.46a	4.01a	8.81a	8.15a	6.43a	4.01a	4.82a
	total	3.41a	3.38a	3.13a	3.34a	3.46a	3.93a	3.13a	4.92a	5.37a	4.05ab	3.13b	3.35b

Different letters indicate significant differences at $P < 0.05$ according to the least significant difference (LSD) test. Quarter, half, standard and double strengths of each element treatment concentration are given as 1/4, 1/2, 1 and 2, respectively.

った(図 5-2-2(a)). リン処理においては全ての処理濃度間で窒素化合物に有意な変化は見られなかった. カリウム処理において, 1/4K 区で SP-N の割合は有意に低く LM-N の割合は高かった. SP-N と LM-N の合計である PB-N の割合は, 窒素およびリン処理濃度間に有意な変化が見られず, カリウム処理ではわずかではあるものの変化が見られた. ヤマブキショウマおよびイタドリにおいて, オクノカンスゲと比較して SP-N の割合はかなり低く, CW-N および MB-N の割合はかなり高かった(図 5-2-2). ヤマブキショウマにおいて, 窒素処理では SP-N および CW-N の割合が標準区で有意に低くなり, MB-N の割合が有意に高くなつた(図 5-2-2(b)). リン処理では 1/4P および 1P 区で, カリウム処理では 1K 区で SP-N の割合が低くなり, LM-N の割合が高くなつた. PB-N の割合は窒素処理では 2N 区で, リン処理では 1/4P および 1P 区で有意に高くなつた. カリウム処理では処理濃度間で有意な変化は見られなかった. イタドリにおいて, SP-N, LM-N および CW-N の割合は全ての処理で標準区において他の処理区よりも有意に高くなり, MB-N の割合は有意に低くなつた(図 5-2-2(c)). PB-N の割合は全ての処理において処理濃度間で有意に異なつており, 標準区で高くなつた.

4) 葉身におけるルビスコ集積割合

Rubisco 大サブユニットのバンドは 3 種全てにおいて他の可溶性タンパク質のバンドよりも濃く検出された. Rubisco 大サブユニットおよび小サブユニット集積割合の合計は 3 種とも培地養分濃度による影響を受けにくかつた(表 5-2-3). しかしながら, オクノカンスゲのカリウム処理, ヤマブキショウマの全 3 処理およびイタドリのリン処理における Rubisco 大サブユニット集積割合, イタドリのカリウム処理における Rubisco 大サブユニットおよび小サブユニット集積割合は養分濃度によって変化した.

5) 葉身における低分子化合物態窒素組成

オクノカンスゲにおいて, 遊離アミノ酸態窒素の割合は全ての処理濃度において約 60 ~ 80% と高かつた(図 5-2-3(a)). ヤマブキショウマにおいて, 遊離アミ

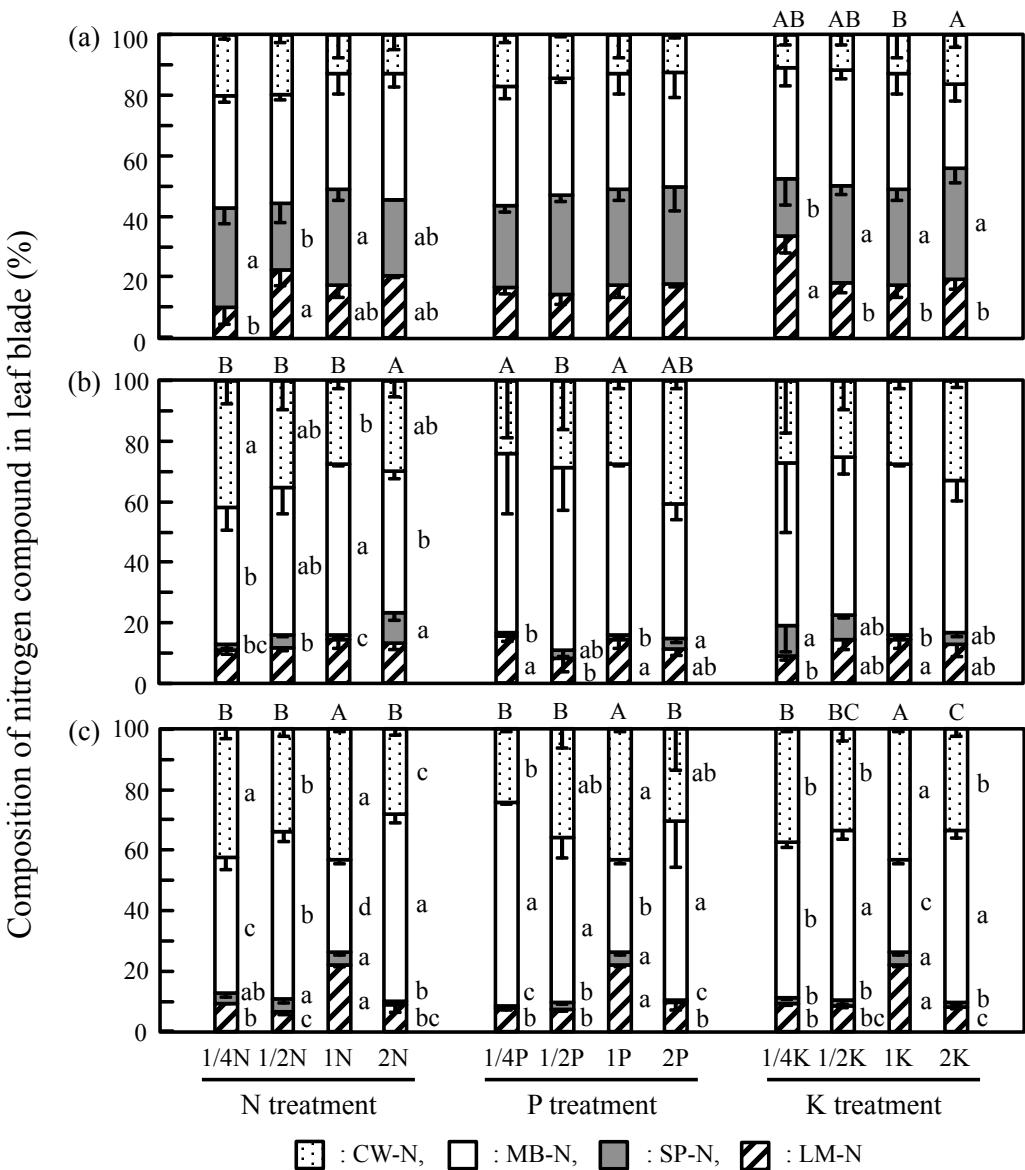


Figure 5-2-2 Composition of fractionated nitrogen compounds in the leaf blades of (a) *C. foliosissima*, (b) *A. dioicus* and (c) *P. cuspidatum*. The bars represent the standard deviation of the mean of triplicates. Lower-case letters indicate significant differences in each N compound and upper-case letters indicate significant differences in phosphate buffer-soluble N compounds (PB-N) at $P < 0.05$ according to the least significant difference (LSD) test. Quarter, half, standard and double strength of each element treatment concentration are given as 1/4, 1/2, 1 and 2, respectively. N, nitrogen; P, phosphorus; K, potassium. CW-N, cell wall-bound protein N compounds; MB-N, membrane-bound protein N compounds; SP-N, soluble protein N compounds; LM-N, low molecular weight N compounds; PB-N, the sum of SP-N and LM-N.

Table 5-2-3 Rubisco accumulation ratio (%) in the leaf blades in *C. foliosissima*, *A. dioicus* and *P. cuspidatum*

	N treatment				P treatment				K treatment			
	1/4N	1/2N	1N	2N	1/4P	1/2P	1P	2P	1/4K	1/2K	1K	2K
<i>C. foliosissima</i>												
Rubisco large subunit	12.11	10.01	11.04	11.10	10.44	9.63	11.04	11.08	11.16	12.19	11.04	15.11
small subunit	1.93	2.64	2.69	3.10	2.86	3.15	2.69	2.25	2.69	2.79	2.69	1.81
<i>A. dioicus</i>												
Rubisco large subunit	8.51	3.63	4.52	5.14	4.48	9.93	4.52	6.98	6.00	8.84	4.52	8.01
small subunit	1.51	2.36	2.46	2.75	2.52	4.82	2.46	3.07	3.03	3.66	2.46	3.68
<i>P. cuspidatum</i>												
Rubisco large subunit	12.27	13.69	11.01	12.96	16.86	13.66	11.01	15.36	15.45	16.98	11.01	18.34
small subunit	5.90	5.50	6.99	4.72	4.64	4.74	6.99	4.88	4.16	2.56	6.99	2.13

Quarter, half, standard and double strengths of each element treatment concentration are given as 1/4, 1/2, 1 and 2, respectively. N, nitrogen; P, phosphorus; K, potassium.

ノ酸態窒素および $\text{NO}_3\text{-N}$ の割合がオクノカансグよりも低く, $\text{NH}_3\text{-N}$ および others-N の割合が高かった(図 5-2-3(b)). イタドリにおいて, 遊離アミノ酸態窒素の割合はオクノカансグと比較して全ての処理濃度においてかなり低く, $\text{NO}_3\text{-N}$, $\text{NH}_3\text{-N}$ および others-N の割合は 80~90%であった(図 5-2-3(c)).

オクノカансグの窒素処理において, 培地養分濃度の上昇とともに遊離アミノ酸態窒素の割合は有意に上昇し, $\text{NO}_3\text{-N}$ および others-N の割合は有意に低下した(図 5-2-3(a)). リン処理において, 遊離アミノ酸態窒素の割合は培地リン濃度の上昇とともに低下する傾向にあり, $\text{NO}_3\text{-N}$ の割合は 2P 区で有意に高く, $\text{NH}_3\text{-N}$ および others-N の割合は標準区で高かった. カリウム処理において, 遊離アミノ酸態窒素および $\text{NO}_3\text{-N}$ の割合は標準区において他の処理濃度区よりも低く, $\text{NH}_3\text{-N}$ および others-N の割合は高かった. ヤマブキショウマの窒素処理において, 標準区で遊離アミノ酸態窒素の割合は有意に高く, $\text{NH}_3\text{-N}$ の割合は低く, others-N の割合は 1/4N 区で有意に高かった(図 5-2-3(b)). リンおよびカリウム処理において $\text{NH}_3\text{-N}$ の割合は標準区で others-N の割合は 2 倍区で有意に低く, カリウム処理において遊離アミノ酸態窒素の割合は 1/4K 区で有意に低かった. イタドリの全ての処理において, 標準区と比較して 1/4 区および 2 倍区で遊離アミノ酸態窒素, $\text{NO}_3\text{-N}$ および $\text{NH}_3\text{-N}$ の割合が高く, others-N の割合が低か

つた(5-2-3(c)).

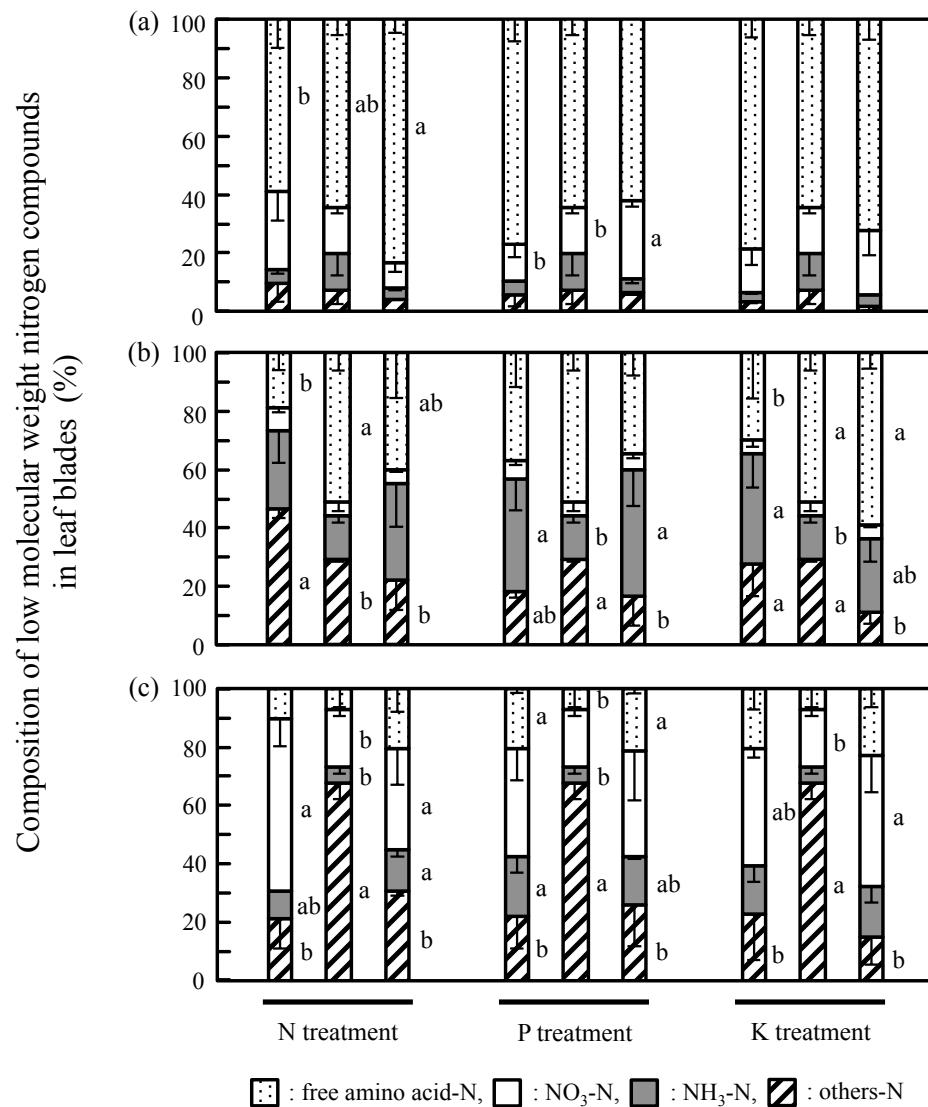


Figure 5-2-3 Composition of low molecular weight nitrogen compounds in the leaf blades of (a) *C. foliosissima*, (b) *A. dioicus* and (c) *P. cuspidatum*. The horizontal bars in each treatment from left to right show 1/4, 1X and 2X strength concentrations, respectively. The bars represent the standard deviation of the mean of triplicates. Letters indicate significant differences in each N compound at $P < 0.05$ according to the least significant difference (LSD) test. Others-N includes amide, peptide, quaternary N compounds and prolamin N compounds. N, nitrogen; P, phosphorus; K, potassium. NO₃-N, nitrate N compounds; NH₃-N, ammonium N compounds.

6) 葉身におけるアミノ酸濃度

全遊離アミノ酸濃度はヤマブキショウマおよびイタドリよりもオクノカンスゲにおいて著しく高かった(図 5-2-4). オクノカンスゲにおいて、Asn が主要アミノ酸であり、全アミノ酸濃度は全処理を通して 2N および 1/4K 区で高かった(図 5-2-4(a)). 窒素処理において、Asn 濃度は標準区と比較して 1/4N 区で低かった。しかしながら、Glu および GABA を除く全てのアミノ酸濃度は 2N 区で上昇した。リン処理においては処理濃度間に有意差は見られなかった。カリウム処理において、Asp, Glu および GABA を除く全てのアミノ酸濃度は上昇し、Asn 濃度は 1/4K 区で大きく上昇した。ヤマブキショウマおよびイタドリにおいて、オクノカンスゲと比較して、全ての処理濃度で Glu および Gln 濃度が高く、Asn 濃度がかなり低かったが、2 種間ではイタドリよりもヤマブキショウマにおいてアミノ酸、特に Asn 濃度は高かった(図 5-2-4). 培地中の窒素濃度の上昇とともに Ala を除く全てのアミノ酸濃度が両種ともに上昇した(図 5-2-4(b)および(c)).

リンおよびカリウム処理において、全遊離アミノ酸濃度は処理濃度間で変化しなかった。ヤマブキショウマのリン処理において、標準区と比較して 1/4P および 2P 区で Gln および GABA 濃度が上昇し、Arg および Ser 濃度が低下した。カリウム処理においては標準区と比較して Asn, Glu および GABA 濃度が上昇し、Arg 濃度が低下した。イタドリにおいて、リン処理では Asp, Glu, Gln, Ala, GABA および Arg 濃度が、カリウム処理では Asp, Ser, Glu, Gln および Arg 濃度が標準区と比較して 1/4 区および 2 倍区において上昇した。

第 3 節 考察

オクノカンスゲ、ヤマブキショウマおよびイタドリの自生地での調査において、地上部/地下部比は地点によって変化せず(表 5-1-1)，標高の違いによる形態的变化は小さいことが考えられた。オクノカンスゲでは葉身および全植物体における窒素、リンおよびカリウム含有率が 3 地点間で有意差がなく、カルシウムおよびマグネシウム含有率は地点間で有意に異なっていた(表 5-1-2)。一方、ヤマブキショウマおよびイタドリでは、ヤマブキショウマのリン含有率を除き

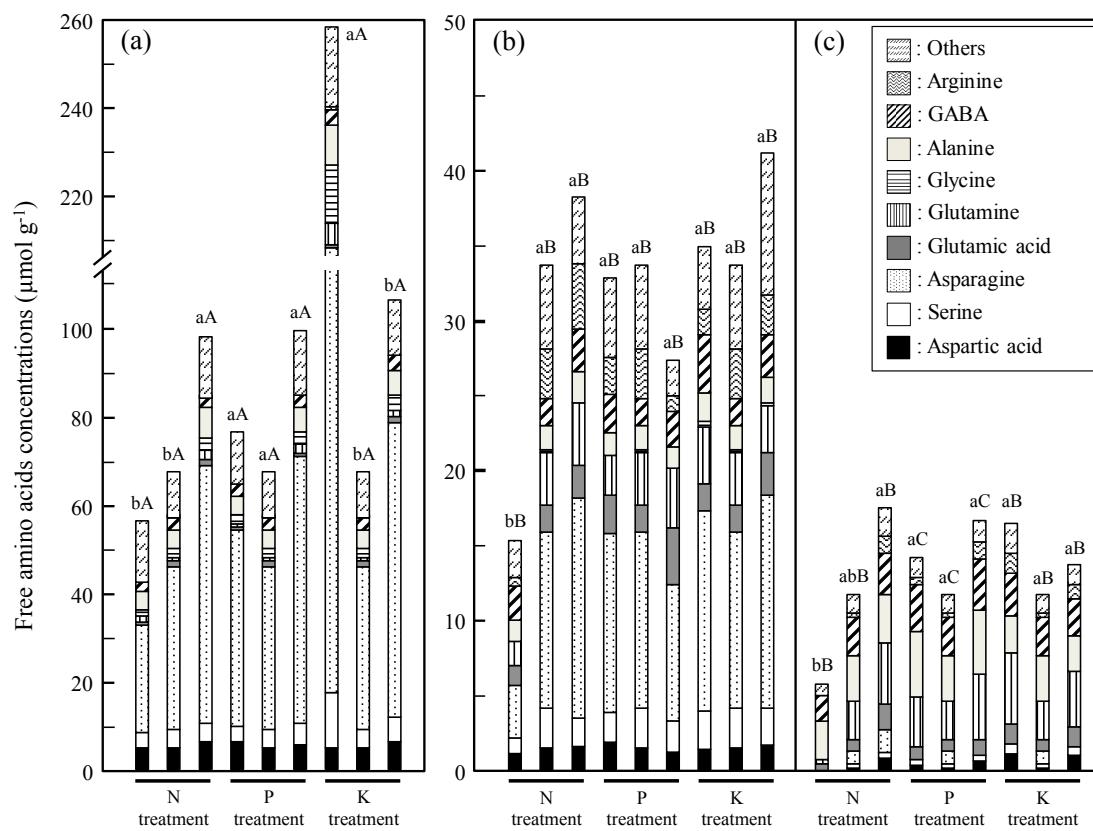


Figure 5-2-4 Free amino acid concentrations in the leaf blades of (a) *C. foliosissima*, (b) *A. dioicus* and (c) *P. cuspidatum*. The horizontal bars in each treatment from left to right show 1/4, 1X and 2X strength concentrations, respectively. Lower-case letters indicate significant differences among treatment concentrations and upper-case letters indicate significant differences among species at $P < 0.05$ according to the least significant difference (LSD) test. “Others” include phosphoserine, phosphoethanol amine, threonine, valine, isoleucine, leucine, tyrosine, phenylalanine, histidine and lysine. N, nitrogen; P, phosphorus; K, potassium.

葉身あるいは全植物体における無機元素含有率が地点間で大きく異なっていた。それらのことから、オクノカンスゲではカルシウムおよびマグネシウム含有率以外は成育環境に依存しない自律性の強い無機元素吸収を行い、ヤマブキショウマおよびイタドリでは無機元素吸収の自律性が弱いというこれまでの分類と同じ成長戦略であることが全植物体においても確認された。

培地濃度を幅広く変化させた水耕栽培試験において、処理濃度間における乾

物重および相対成長速度の変化は 3 種間で大きく異なっていた(図 5-2-1 および表 5-2-1)。オクノカンスゲはイタドリよりも葉身の乾物重が大きく、イタドリにおいて根の乾物重が大きかった。オクノカンスゲでは窒素、リンおよびカリウム全ての処理において乾物重および相対成長速度に処理濃度間で有意な差は見られなかった。しかしながらヤマブキショウマおよびイタドリにおいて、ヤマブキショウマの 1/2N 区を除き、どの処理においても培地濃度の上昇にともない特に葉身と茎の乾物重が増加し、標準区で最大となり、さらに濃度が高くなると減少した。相対成長速度においても有意差が見られたのはイタドリのカリウム処理においてのみであったが、全ての処理において両種とも乾物重の変化と同様の傾向が見られた。それらのことからオクノカンスゲでは培地養分濃度変化に対し乾物生産が影響されにくく、ヤマブキショウマおよびイタドリでは供給される養分量に応答して乾物を生産していることが考えられた。

この培地養分濃度に対する乾物生産の違いを明らかにするため、まずは葉身の光合成色素クロロフィル、形態の応答性として地上部/地下部比および比葉積を調査した。その結果、クロロフィル、地上部/地下部比および比葉積においては 3 種とも処理濃度間での変化が小さかった(表 5-2-1)。一般的の作物では培地窒素濃度上昇にともないクロロフィル含有率は高くなる。イタドリにおいて培地窒素濃度の上昇にともないクロロフィル濃度は上昇したが、最も高い窒素処理で成長速度は低下する傾向があった。一方、オクノカンスゲでは 2N 区でのみ有意に高くなり、ヤマブキショウマでは培地窒素濃度変化による変化は見られなかった。すなわち、3 種全てにおいて、クロロフィルよりも他に強く乾物生産を支配する要因があると考えられる。いくつかの種において、窒素およびリン欠乏条件下で地上部に対する根の割合が高まり(Abel et al. 2002; Hermans et al. 2006), カリウム欠乏下で根の割合が小さくなるといわれている(Hermans et al. 2006)。さらに窒素およびリンのような栄養添加により比葉積が高まる種も知られる(Shaver et al. 2001; Burns 2004)。本研究において、オクノカンスゲの低リン条件下およびヤマブキショウマの標準条件下で有意に地上部/地下部比が低下したが、その他の処理濃度間に有意差は見られなかった。これらのことから、3 種

は幅広い培地濃度変化に対し、あまり形態的応答を示さないことが考えられた。

次に乾物生産性を養分吸収の面から考察する。各処理の全植物体における当該元素含有率は 3 種ともに培地濃度の上昇にともない上昇した(表 5-2-2)。オクノカンスゲのリン処理において、培地濃度変化に対する当該元素以外の元素含有率変化は小さかったが、カリウム処理に対しては他の 2 処理とは異なる特徴的な応答を示した。培地低カリウム濃度においてカリウム以外の無機元素含有率が高くなり、4 元素とも窒素、リンおよびカリウムすべての処理の中で最も高い値を示した。一方、ヤマブキショウマおよびイタドリにおいて、ヤマブキショウマの窒素処理のリン含有率、リン処理の窒素含有率、カリウム処理のカルシウム含有率、イタドリのカリウム処理のリン含有率、カルシウムおよびマグネシウム含有率は低培地濃度で高くなっていた。それらのことから、オクノカンスゲでは培地低カリウム濃度に対し特異的に無機元素集積が高まり、ヤマブキショウマおよびイタドリでは培地濃度変化に対し順応的に無機元素を集積することが考えられた。また、オクノカンスゲにおいて、カリウム処理だけでなく窒素処理区のカルシウム含有率およびリン処理区のマグネシウム含有率でも処理濃度間で有意に異なっていた。これらカルシウムおよびマグネシウム含有率の変化は、自生地におけるオクノカンスゲのそれら含有率の変化を反映しているのかもしれない。

乾物生産機構において重要な葉身の窒素代謝が培地養分状態の影響をどのように受けたかについて議論する。本研究では窒素代謝の様子を理解することができる各種窒素化合物の分配を 3 種間で比較した。オクノカンスゲの葉身における窒素化合物分配において、ヤマブキショウマおよびイタドリよりも SP-N および LM-N と SP-N の合計である PB-N の割合が大きかった(図 5-3-2)。しかしながら、全ての種において全可溶性タンパク質に対する Rubisco 集積割合は培地養分濃度の影響を受けにくく、ヤマブキショウマで他の 2 種よりもやや低く、イタドリにおいて高かった(表 5-2-3)。SP-N は機能性酵素タンパク質、貯蔵タンパク質窒素、LM-N はタンパク質の基質であるアミノ酸や窒素代謝の初期段階の基質である NH_3 や NO_3^- などの形態窒素を意味するので、PB-N も乾物生

産機構に大きく影響をおよぼすと考えられる。オクノカンスゲでは 3 養分処理間および各処理濃度間において PB-N の割合はほぼ一定であった。培地低窒素濃度において、SP-N および LM-N の割合はあまり影響を受けなかった。一方、LM-N の割合は 1/4N 区でわずかに低かった。また、オクノカンスゲにおいて特異的に含有率が高かったアスパラギンは 1N 区の 55.0% から 1/4N 区の 43.0% に低下した。アスパラギンは窒素の貯蔵形態の一つであると考えられる(Lea et al. 2007)ので、培地窒素濃度が低い場合、アスパラギンを利用し、可溶性タンパク質の割合を維持し、窒素代謝を変化させ自律的な乾物生産を維持していたと考えられる。

オクノカンスゲの高窒素処理において、多量の窒素およびアスパラギン、グルタミン、グリシンおよびアラニンのような窒素：炭素比が高い窒素を豊富に含むアミノ酸を集積していたが(図 5-2-4 および表 5-2-2)，乾物重は増加しなかつた(図 5-2-1)。NO₃-N も過剰な窒素の貯蔵形態として重要であるが(Jackson and Volk 1981)，その割合はこの種において有意な変化は見られなかつた(図 5-2-3)。低養分環境に適応する種である湿地低木は、余剰の窒素を光合成過程へは分配せず有機化合物として貯蔵する(Bubier et al. 2011)。それらのことからオクノカンスゲにおいて、培地窒素濃度が高くなつても過剰な窒素を光合成には利用せず、NO₃-N としてよりもアスパラギンのような窒素が豊富なアミノ酸として貯蔵していたことが考えられた。

それらのことからオクノカンスゲは培地低窒素濃度に対し、PB-N の割合を高く維持しながら、LM-N および SP-N へ安定して窒素化合物を分配することで乾物生産機構を維持していたことが考えられた。培地高窒素濃度に対しては、遊離アミノ酸、特にアスパラギンを多量に集積することにより窒素貯蔵能を高め、乾物を維持していると考えられた。

培地低カリウム濃度に対して、オクノカンスゲは標準区と比較して PB-N の割合は変化させないものの、SP-N の割合が低下し、LM-N の割合が上昇した(図 5-2-2(a))。さらに、LM-N の中でも遊離アミノ酸の割合が大きく、ほとんどの各アミノ酸濃度、特にアスパラギン濃度が著しく上昇した(図 5-2-3(a)および 5-2-4(a))。カリウム欠乏下で窒素吸収が促進され、多量の遊離アミノ酸を集積し

たことにより葉身の窒素およびリン含有率が高くなり、すべての処理の中で最も高い値を示したことを説明するかもしれない(図 5-2-4(a)および表 5-2-2)。カリウム欠乏下で植物は可溶性の炭水化物、有機態窒素化合物、アミノ酸およびプロトレシン含有率を高め、硝酸、有機酸およびピルビン酸濃度を低下させる(Basso and Smith 1974; Koch and Mengel 1977; Houman et al. 1991; Armengaud et al. 2009)。カリウム欠乏植物に対しプロトレシンを供給すると成長が高まり、それはプロトレシンがカリウムにかわり pH を維持していたからであると考えられる(Murty et al. 1971; Tachimoto et al. 1992)。また、浸透圧調整に関わる溶質としてカリウムだけではなく、糖類(Jones et al. 1987; Wang et al. 1995)、プロリンおよびアスパラギンのようなアミノ酸類(Voetberg and Sharp 1991; Morgan 1992)が報告されている。さらに、カリウム欠乏に対して植物は糖だけでなくアミノ酸を増加させ浸透圧を高める(Itoh et al. 1997; Marschner 2012)。それらのことからこの種において培地低カリウム濃度に対しアミノ酸を蓄積することによりカリウムの重要な役割である pH の安定化あるいは浸透圧維持を補っていたと考えられる。一方、培地高カリウム濃度に対しては各窒素化合物の分配、遊離アミノ酸濃度および LM-N に含まれる遊離アミノ酸濃度の割合はほとんど変化しなかった(図 5-2-2(a), 5-2-3(a)および 5-2-4(a))。また、窒素およびリン含有率は標準区と比較して影響を受けなかった。植物は培地中に多量のカリウム栄養が存在するとカリウムを過剰に吸収する性質がある。この場合、過剰なカリウム栄養によりカルシウムおよびマグネシウムの吸収が抑えられ、タンパク質合成が低下する(高橋 2002)。一方で、カリウムの多量施与によるマグネシウム抑制力は弱いという報告もある(津高 1982; 渡辺 2011)。本研究では多量なカリウムによる他の元素の吸収抑制効果は見られなかった。それらのことからオクノカンスゲは培地低カリウム濃度に対して特異的に窒素およびリン蓄積を高め、アミノ酸含有率、特にアスパラギンを蓄積することにより乾物生産機構が円滑に機能する環境設定をしていたものと考えられる。また、培地のカリウム濃度が高かつた場合でも窒素吸収が安定し、窒素代謝が維持されていたことが考えられた。

オクノカンスゲのリン処理において、リン含有率は低リン処理区で低下した

ものの、すべての処理濃度でヤマブキショウマおよびイタドリよりもかなり高かった(表 5-2-2)。葉身の LM-N における $\text{NO}_3\text{-N}$ の割合に処理濃度間で変化が見られたものの、乾物重、窒素およびカリウム含有率、葉身における窒素化合物組成、Rubisco 集積割合およびアミノ酸濃度はリン処理の影響を受けなかった(図 5-2-1(a), 5-2-2(a), 5-2-3(a), 5-2-4(a)および表 5-2-2)。比較的に高いリン集積能に加え、安定した窒素およびカリウム集積が低および高リン条件下でのこの種の安定した窒素分配および成長を可能にしているのかもしれない。

一方、ヤマブキショウマおよびイタドリにおいて、無機元素集積および葉身の窒素化合物組成におよぼす培地養分濃度の影響は、イタドリにおいて Rubisco 集積割合は類似していたものの、オクノカンスゲと大きく異なっていた。これら 2 種において、どの器官においても培地濃度を変化させた当該元素だけではなく、それ以外の元素含有率も培地濃度変化に対する変化がオクノカンスゲよりも大きかった(表 5-2-2)。特に葉身および茎の無機元素集積が大きく影響を受け、リンおよびカリウム含有率はオクノカンスゲよりも低く、カルシウムおよびマグネシウム含有率もオクノカンスゲと類似していた。可溶性タンパク質中に含まれる Rubisco 含量は高く、特にイタドリにおいて Rubisco 集積割合はオクノカンスゲよりも高かったが、葉身における SP-N の割合は全ての低および高両処理条件下でかなり低かった(図 5-2-2)。これらのことから、ヤマブキショウマおよびイタドリにおいて、無機元素集積および窒素化合物の組成は培地低および高栄養濃度により影響を受け、そのため乾物生産のための窒素代謝が大きく搅乱されたと考えられた。

本研究においてヤマブキショウマおよびイタドリの葉身における細胞膜結合タンパク質および細胞壁構成タンパク質の割合が高かった(図 5-2-2(b)および(c))。その一方で可溶性タンパク質の割合が著しく少なかった。トウモロコシとイネの若い葉における葉の全 N に対する可溶性タンパク質への割合はそれぞれ 33 および 50% である(Makino et al. 2003)。その多くが Rubisco に分配され光合成を支えている(Evans 1989; Makino 2003)。また、ヤマブキショウマにおいては処理によって細胞膜結合タンパク質の割合が低下し、細胞壁構成タンパク質の割合が

上昇していた。一方、イタドリでは逆に細胞膜結合タンパク質が上昇し、細胞壁構成タンパク質の割合が低下していた。イタドリは環境変化に対し窒素を光合成系、すなわち Rubisco へ分配せず細胞壁構成窒素に分配する可能性を報告した(Onoda et al. 2004)。また、常緑種は落葉種よりも多くの窒素を光合成器官よりも細胞壁へ分配する(Takashima et al. 2004)。細胞壁により窒素を分配することは葉の強度を増進する(Reich et al. 1991; Wright and Cannon 2001; Onoda et al. 2008)。それらのことから、ヤマブキショウマおよびイタドリは成長よりも体を強固なものにするなど、生存のための防御機構を優先し窒素を分配していた可能性が考えられた。

葉身窒素化合物の組成およびアミノ酸濃度は、ヤマブキショウマよりもイタドリにおいて全ての処理区で標準区と比較して大きく異なっていた(図 5-2-2(b)および(c))。ヤマブキショウマにおいて、アスパラギン、グルタミンおよびGABA のような窒素が豊富なアミノ酸濃度が比較的高かった。窒素が豊富な全アミノ酸濃度はオクノカンスゲよりもかなり低かったが、窒素集積においてオクノカンスゲと類似する戦略を有していたのかもしれない。イタドリにおいて、葉身における全アミノ酸含有率はオクノカンスゲよりもかなり低く、特にアスパラギン含有率が低かった(図 5-2-2(b)および(c))。さらにオクノカンスゲとは異なり、アミノ酸の中でもグルタミンおよびグルタミン酸濃度の割合が高かった。各種アミノ酸はGS-GOGAT サイクルによりグルタミンおよびグルタミン酸が無機態窒素から合成され、その後その他アミノ酸へ変換されるが(Lam et al. 1996)，オクノカンスゲではアスパラギンを主としたアミノ酸への変換がすぐに行われていたと考えられる。一方イタドリにおいて、GS-GOGAT サイクルによるアンモニア同化以降のアミノ酸合成がオクノカンスゲよりも行われていないことが考えられた。また、窒素が豊富なアミノ酸含有率も極めて低く、他の 2 種のように窒素を蓄えることができず、培地養分濃度変化に対する窒素貯蔵能が低いことが考えられた。

以上のことから、オクノカンスゲは幅広い培地養分濃度変化に対し乾物重が影響を受けず、自律的に乾物生産を行っていた。一方、ヤマブキショウマおよ

びイタドリの乾物生産は培地低養分状態および高養分状態で減少した。オクノカンスゲにおいて、ヤマブキショウマおよびイタドリよりも可溶性タンパク質態窒素と低分子窒素の割合が高かった。乾物生産を直接的に制御する光合成酵素である Rubisco を含む可溶性タンパク質態窒素および低分子窒素の割合が窒素およびリン処理においては培地養分濃度の影響を受けにくかった。低カリウム条件下では、可溶性タンパク質態窒素の割合が低下し、低分子窒素の割合が補償的に高くなった。これらのことから、オクノカンスゲにおいて乾物生産機構に大きく影響を与える可溶性タンパク質の前駆体である遊離アミノ酸を利用あるいは多量に集積することにより自律的な乾物生産機構を維持していたと考えられた。ヤマブキショウマおよびイタドリでは可溶性タンパク質態窒素および低分子窒素の割合が極端に小さく、各窒素化合物画分の組成および各アミノ酸濃度が培地濃度変化により大きく変化した。またイタドリにおいてはグルタミンおよびグルタミン酸から出発する各種アミノ酸合成が不活発で、貯蔵アミノ酸量も少なかった。それらのことからそれら 2 種では培地低養分および高養分状態において乾物生産能が低下することが考えられた。

第 4 節 要約

オクノカンスゲ、ヤマブキショウマおよびイタドリは養分状態の異なる大山全域に自生し、異なる成長戦略を有している。それらの違いを調査するため、まずは自生環境に対する全植物体の無機元素集積を調査した。さらに様々な培地養分条件下における 3 種の乾物生産機構を理解することを目的とし、窒素代謝に焦点をあて、培地窒素、リンおよびカリウム濃度を幅広く変化させた水耕栽培を行い、以下の結果を得た。現地調査において、1) オクノカンスゲでは無機元素集積が環境に依存せず、カルシウムおよびマグネシウム含有率を除き無機元素吸収の自律性が高かった。一方、ヤマブキショウマおよびイタドリでは自律的な無機元素吸収が弱かった。水耕栽培試験における結果は以下の通りであった。2) 全乾物重および相対成長速度は、オクノカンスゲでは、培地養分状態に影響されることはなかったが、ヤマブキショウマおよびイタドリでは、低

養分および高養分状態で減少した。3) クロロフィル、地上部/地下部比および比葉積は3種とも処理濃度間での変化が小さかった。4) 葉身、茎および根の窒素含有率は、オクノカンスゲで他の2種よりもやや高く、培地窒素変化に従った変化は小さかったが、ヤマブキショウマおよびイタドリでは大きかった。各器官のリンおよびカリウム含有率は、それら培地濃度の変化に従い変化するが、それら値はオクノカンスゲで他の2種よりも大きかった。5) 葉身における可溶性タンパク質態窒素の割合は、オクノカンスゲでは窒素およびリン処理においては培地養分濃度の影響を受けにくく、低カリウム条件下では可溶性タンパク質態窒素の割合が低下し、低分子窒素の割合が補償的に高くなった。ヤマブキショウマおよびイタドリでは葉身可溶性タンパク質態窒素の割合が著しく小さく、低分子窒素の割合とともに、低養分および高養分状態とともに小さくなつた。6) Rubisco のバンドは3種全てにおいて他の可溶性タンパク質のバンドよりも濃く検出され、培地養分濃度による影響を受けにくかった。7) 葉身の遊離アミノ酸濃度は、オクノカンスゲではアスパラギン割合が圧倒的に高く、全遊離アミノ酸濃度としては、低窒素処理で低下、低カリウム処理で著しく上昇した。一方、ヤマブキショウマではアスパラギン、グルタミン、およびGABAのような窒素が豊富なアミノ酸濃度が比較的高かった。イタドリではグルタミンおよびグルタミン酸の割合が高く、全遊離アミノ酸濃度としては、低窒素処理でのみ低下した。

以上のことから、栄養状態変化に対し、オクノカンスゲでは、可溶性タンパク質および低分子窒素の割合を維持あるいは可溶性タンパク質態窒素を低分子窒素により補償することで自律的な乾物生産機構を維持できることが考えられた。一方で、ヤマブキショウマおよびイタドリでは、可溶性タンパク質態窒素および低分子窒素の割合が極端に小さく、窒素化合物の割合が大きく影響を受け、乾物生産機構が影響を受けやすいと考えられた。またイタドリでは、無機態窒素化合物をグルタミンおよびグルタミン酸に変換した後その他アミノ酸への変換が不活発であり、貯蔵アミノ酸量が少ないことも乾物生産能の低下につながったものと考えられた。

第 6 章

総合考察

健全な自然生態系の永続的な存続のためには、健全な自然植生の成育が必要である。そのためにまずは自生植物の成長と自生地の環境要因との関連性を把握する必要がある。そこで本研究では大山自生植物の成長戦略すなわち乾物生産機構を明らかにすることを目的とした。植物の乾物生産は炭素および窒素の相互関係に強く支配されており、窒素を中心とした無機養分の集積と、吸収された各種無機元素の相互関係が乾物生産に大きな影響を与えると考えられる。また、大山における自生植物の属する門、綱、科、種は様々である。自生植物は自然条件下で様々な環境要因の影響を受けながら、無機元素を吸収し乾物を生産している。そこで無機元素集積特性および成長におよぼす環境要因の影響を調査した。さらにその結果をもとに葉身無機元素含有率と環境要因との関係が特徴的であった種について、乾物生産にとって重要な窒素代謝に着目し、成長と窒素化合物の集積および分配におよぼす培地窒素、リンおよびカリウム栄養の影響を解析した。それらの結果から、大山に自生する草本植物 14 種の成長戦略を 5 つの型に分類することができた(表 6-1)。それら 5 つの型の特徴は以下のようであった。I 型：無機元素吸収が自生地に依存し、土壤元素濃度に対する依存性は小さいものの、成育環境の影響を受ける。II 型：土壤元素濃度あるいは成育環境に依存せず、自律性が強い無機元素吸収を行う。III 型：無機元素集積が土壤元素濃度および成育環境に大きく影響され、自律性が弱い無機元素吸収を行う。IV 型：特にカルシウムおよびマグネシウム集積が土壤養分濃度に依存し、成育環境の影響を受け、自律性の弱い無機元素吸収を行う。V 型：土壤に対する依存性は小さいものの、成育環境の影響を受け、自律性が比較的弱い無機元素吸収を行う。

I 型にはシダ植物門のヤマイヌワラビ、被子植物綱、単子葉植物のヤマジノホトトギスが属する。それら 2 種は体内の窒素と乾物重、リンあるいはカリウム

表 6-1 無機元素集積特性および環境要因との関係による大山自生植物による大山の分類. 各分類型の特徴, 各種の土壤養分, 気温, 地温および標高に応答する元素および乾物生産と元素吸収の関係

分類 特 徴	土壤養分に 対し応答* する元素	成育環境に対し応答する元素			乾物生産と元素吸収の 関係性に与える影響		その他の 特徴	自生草本植物		
		気温	地温	標高	標高	年次		種	科	目
I型 無機元素吸収の自律性が自生地に依存し, 土壤元素濃度以外の成育環境の影響を受ける.										
II型 無機元素吸収の自律性が強く, カルシウムおよびマグネシウム含有率以外は土壤元素濃度に対する依存性が小さく, 成育環境にも依存しない.	N, Ca	N, Ca	—	大	大	—	貧栄養耐性 が低い,	ヤマジノ ワラビ	イワデンダ	シダ植物門
III型 無機元素吸収の自律性が弱く, 土壤窒素濃度に対する依存性は大きいが, 窒素以外の土壤元素濃度および成育環境にも影響される.	Ca, Mg	Ca, Mg	—	無	大	培地濃度変化に対し安定的な乾物生産機構を有する	オクノ グサ	カヤツリ	被子植物	
IV型 無機元素吸収の自律性が弱く, カルシウムおよびマグネシウム含有率が土壤養分濃度に対する依存性が比較的弱く, 土壤元素濃度に対する依存性は小さいが, 生育環境の影響を受ける.	N, K, Ca, Mg	N, K, Ca, Mg	—	—	大	Ca, Mg集積が低い, 貧栄養耐性が低い,	チマキザサ	イネ	単子葉植物	
V型 無機元素吸収の自律性が比較的弱く, カルシウムおよびマグネシウム含有率が土壤元素濃度に対する依存性は小さかった. 空欄: それぞれに有意な関係はなかった.	N, K, P, K	N, P, K	—	—	—	各元素集積が低い, 高養分耐生が低い,	ショウジョウ バカマ	ユリ	単子葉植物	

N: 窒素, P: リン, K: カリウム, Ca: カルシウム, Mg: マグネシウム. *: 土壤養分と葉身無機元素含有率間の関係に正の相関關係があつた元素. -: 1 地点のみに自生し, 関係がとれなかつた. 空欄: それぞれに有意な関係はなかつた.

含有率間の関係が環境に応答するように変化した(図 2-4, 2-5 および表 2-2, 2-3)。ヤマイヌワラビではリン以外の元素含有率が、ヤマジノホトトギスでは窒素およびカリウム含有率が標高によって異なっていた(表 3-2 および 4-2)。両種とも葉身無機元素含有率は土壤養分濃度の影響を受けなかった(表 3-3 および 4-3)。しかしながら、ヤマイヌワラビでは葉身窒素およびカルシウム含有率が気温および地温と、ヤマジノホトトギスでは全元素含有率が気温と有意な正の相関関係を示した(表 3-4 および 4-4)。また、ヤマジノホトトギスは A および B 地点でのみ自生し、貧栄養耐性が低いことが考えられた。A および B 地点と比較して C 地点では pH(H₂O) が高く、土壤 EC、全炭素、全窒素および交換性塩基濃度は最も低く(表 3-1 および 4-1)、地点間では最も貧栄養状態であった。それらのことからヤマイヌワラビおよびヤマジノホトトギスは葉身無機元素集積が自生地に依存し、土壤養分濃度ではなく、気温および地温のような成育環境の要因に影響を受けることが考えられた。

II 型には被子植物綱、単子葉植物のオクノカンスゲ、チマキザサおよびチゴユリが属する。オクノカンスゲおよびチゴユリは体内の窒素と乾物重、リンあるいはカリウム含有率間の関係が標高によっては変化せず、年次によってのみ変化した(図 2-4, 2-5 および表 2-2, 2-3)。さらにそれら 2 種は全ての元素含有率が標高によって変化しなかった(表 3-2 および 4-2)。3 種において、オクノカンスゲのカルシウムおよびマグネシウム含有率、チゴユリのカルシウム含有率を除き、全ての元素含有率が土壤養分の影響を受けなかった(表 3-3 および 4-3)。また、3 種ともカルシウムおよびマグネシウム含有率が気温と正の相関関係を示したが、それ以外の元素は気温および地温と有意な関係が見られなかった(表 3-4 および 4-4)。さらに、オクノカンスゲは幅広い培地養分濃度変化に対し乾物重が影響を受けず、自律的に乾物生産を行っていた(図 5-2-1)。可溶性タンパク質態窒素と低分子窒素の割合が高く、Rubisco を含む可溶性タンパク質態窒素および低分子窒素の割合が培地窒素およびリン濃度の影響を受けにくかった(図 5-2-2 および表 5-2-3)。培地低カリウム濃度下では、可溶性タンパク質態窒素の割合が低下し、低分子窒素の割合が補償的に高くなった。それらのことから、オクノカンスゲ

は、乾物生産にとって大切な可溶性タンパク質と低分子窒素を高く維持し、体内での窒素代謝のバランスを変化させながら安定的な乾物生産を行う機構を有しており、環境変化に関わらず自律的な安定型であることが考えられた。一方、チマキザサは A 地点のみ、チゴユリは A および B 地点にのみ自生しており、貧栄養耐性が低いことが考えられた。さらに、チマキザサにおいてはカルシウムおよびマグネシウム含有率が低い特徴が見られた。以上のことから、オクノカシスゲ、チマキザサおよびチゴユリの 3 種はカルシウムおよびマグネシウム吸収が土壤あるいは気温により促進されるものの、それ以外で重要な微量元素である窒素、リンおよびカリウム集積が自律的に行われていることが考えられた。

III 型には被子植物綱、双子葉植物のヤマブキショウマ、イタドリ、ヨモギ、オオバコおよびミヤマカタバミ、单子葉植物のショウジョウバカマが属する。双子葉植物 5 種は環境変化に対し、窒素と乾物重、リンあるいはカリウムの関係が敏感に応答し(図 2-4, 2-5 および表 2-2, 2-3)，葉身無機元素含有率も標高によって異なっていた(表 3-2)。それら 5 種は多くの葉身無機元素含有率が土壤無機元素濃度、気温および地温と有意な正の相関関係を示した。一方、ショウジョウバカマでは葉身窒素、リンおよびカリウム含有率が土壤養分濃度、気温および地温と有意な負の相関関係を示し、窒素およびリン含有率が最も低い特徴があった。ショウジョウバカマは標高の高い地点を選び自生しており、高養分耐性が低いことが考えられた。環境要因に影響を受けやすい III 型に属する双子葉植物 5 種の中で、ヤマブキショウマおよびイタドリは、幅広い培地養分濃度変化に対し乾物生産が培地低養分状態および高養分状態で減少した(図 5-2-1)。乾物生産を直接的に制御する光合成酵素である Rubisco 集積は 2 種で高かったが、可溶性タンパク質態窒素と低分子窒素の割合がかなり低く、各窒素化合物画分の組成および各アミノ酸濃度が培地濃度変化により大きく変化した(図 5-2-2, 5-2-3, 5-2-4 および表 5-2-3)。またイタドリにおいてはグルタミンおよびグルタミン酸から出発する各種アミノ酸合成が不活発で、貯蔵アミノ酸量も少なかつた(図 5-2-3 および 5-2-4)。それらの結果からヤマブキショウマおよびイタドリは環境変化に対し、形態や Rubisco 集積は変化させないものの(表 5-2-1 および 5-2-3)，

乾物生産にとって大切な窒素代謝および養分吸収能を変化させ、乾物重そのものを変化させながら大山全域に自生する順応型であると考えられた。またそれら 2 種において、影響の大きさに違いが見られるものの、類似する乾物生産機構を示したことから、ヨモギ、オオバコおよびミヤマカタバミでも環境変化に対し窒素代謝および養分吸収能を変化させ、乾物重そのものを変化させながら大山全域に自生する順応型であることが考えられる。以上のことから、ヤマブキショウマ、イタドリ、ヨモギ、オオバコ、ミヤマカタバミおよびショウジョウバカマは葉身無機元素集積が自生地の影響を受けやすく、成長および窒素代謝が土壤および成育環境に強く支配されていることが考えられた。

IV 型にはシダ植物門のオシダ、被子植物綱、双子葉植物のオオカニコウモリが属する。それら 2 種は体内の窒素と乾物重、リンあるいはカリウム含有率間の関係が標高および年次によって敏感に変化した(図 2-4, 2-5 および表 2-2, 2-3)。オシダではカリウム含有率以外の葉身元素含有率が、オオカニコウモリでは窒素含有率が標高によって変化した(表 4-2)。2 種ともに葉身カルシウムおよびマグネシウム含有率と土壤のそれら元素濃度間に正の相関関係が見られ(表 4-3)，オシダでは窒素およびマグネシウム含有率と地温間に、オオカニコウモリではカリウム、カルシウムおよびマグネシウム含有率と気温間に有意な正の相関関係が見られた(表 4-4)。また、2 種ともに A および B 地点に自生しており、貧栄養耐性が低いことが考えられた。それらのことから、オシダおよびオオカニコウモリは葉身無機元素集積が自生地に依存し、窒素、リンおよびカリウム含有率は土壤養分濃度の影響を受けないものの、カルシウムおよびマグネシウム含有率が影響を受け、気温あるいは地温といった成育環境の影響も受けることが考えられた。

V 型には被子植物綱、单子葉植物のマイヅルソウが属する。窒素とリン含有率間の関係は標高により変化することがなかったが、窒素と乾物およびカリウム含有率間の関係は環境に応答するように変化した(図 2-4, 2-5 および表 2-2, 2-3)。カリウム含有率を除き各無機元素吸収が標高によって変化せず、葉身無機元素含有率は土壤養分濃度の影響を受けなかった(表 4-2 および 4-3)。一方、葉

身窒素，カリウム，カルシウムおよびマグネシウム含有率が気温と，窒素，カルシウムおよびマグネシウム含有率が地温と有意な正の相関関係を示した(表4-4). また，この種はBおよびC地点にのみ自生しており，高養分耐性が低いことが考えられた. それのことから，マイヅルソウは，葉身無機元素集積が自生地の影響を受けにくく，土壤の影響は小さいものの，気温あるいは地温といった成育環境の影響を受けることが考えられた.

本研究において，自生植物の成長におよぼす環境要因として，無機元素集積に強く影響をおよぼすと考えられる土壤の化学特性および温度に着目し調査を行った. 土壤養分濃度は植物体内の元素の主なソースが土壤溶液中の元素であり，植物の無機元素含有率に影響をおよぼす. 気温および地温も土壤の発達，栄養サイクルあるいは植物の光合成などを通して植物の成長および葉身無機元素含有率に直接的，間接的に影響を与える. しかしながら，本研究では調査していないものの，自生植物の成長に影響をおよぼす他の要因として，降水量，風，地形，土壤の物理性などがあげられる. それらの自生植物におよぼした影響について考察する.

降水量は重要な要因の一つであり，植物の無機元素吸収に間接的に影響をおよぼすと考えられる. 標高約850mにおいて2007年の年降水量は2516mmであり，調査期間中の降水量は1164mmであった(Japan Meteorological Agency 2007). 降水量は標高の上昇とともに増加するので(Flohn 1974; Takahara and Matsumoto 2002; Körner 2003)，降水量はA地点<B地点<C地点の順に少ないと考えられる. これらのことから土壤養分の溶脱がA地点よりもBおよびC地点においてより起こっていると考えられ，その結果としてA地点においてより肥沃であるのかもしれない.

風および地形も特に植物の分布に影響をおよぼすと考えられる. 山地の環境として強風は特徴的であり，時には植物に破壊的な影響を与える(増沢 1997). 風速10m越える強風になると，葉が植物体から強制的に離脱してしまったり，枝や幹が折れたりする. そのため地上部の形態に多大な影響を与えていると考えられる. ハイマツは風の強い稜線上で最も小さくなると言われている(Okitsu

and Ito 1984; Kajimoto 1993). また、その他に風は気孔開度や蒸散にも大きな影響を与えていた(増沢 1997). それらのことから風が植物の分布に影響をおよぼしていることが考えられる。地形も植物の分布に影響をおよぼすと考えられる。山地の地形は尾根、斜面、凹地、凸地あるいは平地など様々である。それら各地形にそれぞれ特徴的な土壤型と植物群落が認められる(大角・熊田 1971a・b)。一般に傾斜が大きい高山地域では地表面の安定性が低いことが多く、根茎の伸長方向と砂礫層の移動方向とを対応させる特定の植物群落のみが成立でき、多くの植物は根切れをおこし成育できない(中条 1983; 渡辺 2000)。したがって地形および地表面の安定性は植物群落の成立を制限する重要な要因であると考えられる。

土壤物理性の劣化が植物の成育に直接的あるいは間接的に影響を与える場合がある(長野間 2002)。直接的に影響する物理性には土壤硬度、通気性および保水性がある。一方間接的には排水不良による土壤の強還元などがあげられる。土壤硬度が増すと根の伸長が抑制され、土壤水分の低下は水分ストレスを与え、成育を抑制する。また酸素の供給には通気性が重要であるが、酸素不足は根の呼吸を阻害し、養水分の吸収を低下させる。それらのことから、本研究において調査はしていない環境要因もそれらが各々に影響するだけでなく、複合的に作用することにより自生植物の成長、養分吸収あるいは分布に影響をおよぼす可能性が十分にありうることが考えられた。

本研究において、自生植物の成長戦略に影響をおよぼす要因として培地養分濃度に着目して水耕栽培試験を行った。自生植物の成長戦略を理解するために、まずは培地養分濃度に応答する乾物生産の栄養生理機構を明らかにすることが重要であるが、これまでに自生植物に関する植物栄養学的研究はほとんど行われてこなかった。そこでまずは培地養分濃度を幅広く設定した試験を行い、大山自生植物の成長応答を調査することが必要であると考えた。水耕栽培試験は、栄養状態および根の養水分との接触状態が土壤とは異なっていると考えられ、水耕栽培試験の結果を現地における実際の戦略として位置づけることは難しいかもしれない。しかし、培地養分濃度を幅広く設定し試験を行うために有用で

あり、乾物生産機構そのものは同じであると考える。また、本研究では窒素代謝の指標として葉身の窒素化合物の分配を調査したが、2008年に大山に自生するオクノカンスゲ、ヤマブキショウマおよびイタドリ3種の各地点における窒素化合物の分配を調査したところ、各化合物の集積および分配パターンは水耕栽培試験の結果と類似していた。そのことからも、水耕栽培試験の結果から自生植物の成長戦略における一つの要因を解明することができたと考える。

以上の結果をもとに、自生植物種、自生地域を含めて成長戦略を分類すると以下のようになる。1) 無機元素吸収が自生地に依存し、気温、地温あるいは標高などの成育環境の影響を受けるが、土壤元素濃度に対する依存性は小さいI型（全域自生；シダ植物門、ヤマイヌワラビ、局所自生；被子植物綱、単子葉植物、ヤマジノホトトギス）。2) カルシウムおよびマグネシウム含有率以外は土壤元素濃度に対する依存性が小さく、気温、地温および標高などの成育環境にも依存しない自律性の強い無機元素吸収を行うII型（全域自生；被子植物綱、単子葉植物、オクノカンスゲ、局所自生；被子植物綱、単子葉植物、チマキザサおよびチゴユリ）。3) 土壤窒素濃度に対する依存性が大きいが、それ以外の土壤元素濃度および気温、地温および標高などの成育環境にも影響されて無機元素吸収を行う、自律性の弱い無機元素吸収を行うIII型（全域自生；被子植物綱、双子葉植物、ヤマブキショウマ、イタドリ、ヨモギ、オオバコおよびミヤマカタバミ、局所自生；被子植物綱、単子葉植物、ショウジョウバカマ）。4) 気温、地温あるいは標高などの成育環境の影響を受け、葉身窒素、リンおよびカリウム含有率は土壤養分濃度の影響を受けないものの、カルシウムおよびマグネシウム含有率が土壤養分濃度の影響を受け、自律性の弱い無機元素吸収を行うIV型（局所自生；シダ植物門、オシダ、被子植物綱、双子葉植物、オオカニコウモリ）。5) 自生地の影響を受けにくく、土壤養分濃度に対する依存性は小さいものの、気温あるいは地温の影響を受け、自律性の比較的弱い無機元素吸収を行うV型（局所自生；被子植物綱、単子葉植物、マイヅルソウ）。また、II型のオクノカンスゲは、乾物生産にとって重要な可溶性タンパク質と低分子窒素を高く維持し、体内での窒素代謝のバランスを変化させながら安定的な乾物生産を

行う機構を有しており、環境変化に関わらず自律的な安定型であった。III型のヤマブキショウマおよびイタドリは環境変化に対し、形態や Rubisco 集積は変化させないものの、乾物生産にとって重要である窒素代謝および養分吸収能を変化させ、乾物重そのものを変化させながら大山全域に自生する順応型であった。

第7章

摘要

自然植生の適切な成長を確保するために、自生植物の環境要因に対する成長適応戦略を理解することが重要である。植物の乾物生産は炭素および窒素の相互関係に強く支配されており、窒素を中心とした無機養分の吸収と、吸収された各種無機元素の相互関係が乾物生産に大きな影響を与える。自生植物は自然条件下で様々な環境要因の影響を受けながら無機元素を吸収し、乾物を生産していると考えられ、環境変化に対し適応戦略を有していると考えられるが、それらは門、綱、科および種によって様々であると考えられる。さらに、成長および乾物生産機構には窒素化合物の集積および分配のような窒素代謝が大きく関わっている。自生地における植物の成長と無機元素吸収に関する基礎的知見を収集することは必要不可欠であるが、これまでに自生植物の成長戦略に関する植物栄養学的研究はほとんど行われてこなかった。そこで本研究は、大山自生植物の成長戦略すなわち乾物生産機構を明らかにすることを目的として実施した。得られた結果は以下の通りである。

1. 自生環境として、気温および地温は A 地点 > B 地点 > C 地点の順に高かった。日平均気温は生育期後半までは 2006 年と 2007 年で類似していたが、2006 年では調査期間後期にむけ緩やかに低下し、2007 年では急激に低下した。土壤の理化学的特性は、 $\text{pH}(\text{H}_2\text{O})$ は A 地点 < B 地点 < C 地点の順に低く、電気伝導度、全炭素、全窒素および交換性塩基濃度は他の 2 地点よりも A 地点において高かった。また各地点におけるポジション間でも土壤の各要因に差が見られ、その差は特に A および C 地点で大きかった。
2. 14 種の葉身における無機元素集積と乾物集積の関係において、乾物重と窒素集積量の関係は、単子葉植物のオクノカンスゲおよびチゴユリでは標高によって変化せず一定であり、シダ植物 2 種、単子葉植物のヤマジノホトトギスおよびマイヅルソウおよび双子葉植物 6 種ではそれらの関係が標高によって変化

した。窒素とリンあるいはカリウム含有率間の関係において、単子葉植物のオクノカンスゲおよびチゴユリではそれら 3 元素間の関係が地点によって変化せず、マイヅルソウは窒素とカリウム含有率間の関係が、その他の種では 3 元素間の関係が標高によって大きく変化した。

3. 大山に自生する草本植物の成長戦略を葉身無機元素含有率と環境要因との関係により以下の型に分けることができた。1) 無機元素吸収が自生地に依存し、気温、地温あるいは標高などの成育環境の影響を受けるが、土壤元素濃度に対する依存性は小さい I 型（全域自生；シダ植物門、ヤマイヌワラビ、局所自生；被子植物綱、単子葉植物、ヤマジノホトトギス）。2) カルシウムおよびマグネシウム含有率以外は土壤元素濃度に対する依存性が小さく、気温、地温および標高などの成育環境にも依存しない自律性の強い無機元素吸収を行う II 型（全域自生；被子植物綱、単子葉植物、オクノカンスゲ、局所自生；被子植物綱、単子葉植物、チマキザサおよびチゴユリ）。3) 土壤窒素濃度に対する依存性が大きいが、それら以外の土壤元素濃度および気温、地温および標高などの成育環境にも影響されて無機元素吸収を行う、自律性の弱い無機元素吸収を行う III 型（全域自生；被子植物綱、双子葉植物、ヤマブキショウマ、イタドリ、ヨモギ、オオバコおよびミヤマカタバミ、局所自生；被子植物綱、単子葉植物、ショウジョウバカマ）。4) 気温、地温あるいは標高などの成育環境の影響を受け、葉身窒素、リンおよびカリウム含有率は土壤養分濃度の影響を受けないものの、カルシウムおよびマグネシウム含有率が土壤養分濃度の影響を受け、自律性の弱い無機元素吸収を行う IV 型（局所自生；シダ植物門、オシダ、被子植物綱、双子葉植物、オオカニコウモリ）。5) 自生地の影響を受けにくく、土壤養分濃度に対する依存性は小さいものの、気温あるいは地温の影響を受け、自律性の比較的弱い無機元素吸収を行う V 型（局所自生；被子植物綱、単子葉植物、マイヅルソウ）。

4. 培地養分濃度変化に対する大山自生植物オクノカンスゲ、ヤマブキショウマおよびイタドリの成長と窒素代謝の応答性は 3 種間で異なっていた。II 型のオクノカンスゲは、乾物生産にとって重要である可溶性タンパク質と低分子窒素を維持あるいは可溶性タンパク質態窒素を低分子窒素により補償することで環

境変化に対し自律的な乾物生産機構を維持できることが考えられた。III型のヤマブキショウマおよびイタドリでは、可溶性タンパク質態窒素および低分子窒素の割合が極端に小さく、窒素化合物の割合が大きく影響を受け、乾物生産機構が影響を受けやすいと考えられた。またイタドリでは、無機態窒素化合物をグルタミンおよびグルタミン酸に変換した後、その他アミノ酸への変換が不活性であり、貯蔵アミノ酸量が少ないことも乾物生産能の低下につながったものと考えられた。それらのことからヤマブキショウマおよびイタドリは環境変化に対し、乾物生産にとって重要である窒素代謝および養分吸収能を変化させ、乾物重そのものを変化させながら大山全域に自生する順応型であった。

以上のことから、大山に自生する草本植物の成長戦略を無機元素集積特性および無機元素吸収と環境要因との関係により5つの型に分類することができた。

第8章

Summary

To ensure appropriate growth of natural vegetation, it is necessary to understand the adaptive strategies of native species to differences in the habitat. Dry matter production for plant is strongly controlled by the correlation between carbon (C) and nitrogen (N). Also, mineral nutrient, especially N absorption and the correlation among each mineral element absorbed considerably affect on dry matter production. It could be considered that native plant absorb mineral elements and produce the dry matter under natural conditions, while affected by various environmental factors. Therefore, native plant must have strategies to adapt to changes in the environment and it could be considered that they would be different depending on division, class, family and species. Additionally, N metabolisms such as accumulation and distribution of N compounds are involved in the growth and mechanisms of dry matter production. While it is necessary to collect the basic information about plant growth and mineral uptake in the habitat, few plant-nutritional studies have been devoted to the growth strategies in native plant species. Thus, we performed aiming at revealing the growth strategies, the mechanisms of dry matter production in native species growing in Mt. Daisen. The results obtained were as follows.

1. At the habitat, the air and soil temperature ($^{\circ}\text{C}$) were higher in the order of site A > site B > site C. Although mean daily air temperature was similar in 2006 and 2007 until the late growth period, then, it decreased gradually in 2006 and decreased rapidly in 2007. The soil pH (H_2O) was significantly lower in the order of site A < site B < site C and electric conductivity, total C, total N and exchangeable cation concentration were higher at site A than those at sites B and C. Also, even within the same site, especially at sites A and C, there was a significant difference in soil chemical properties among positions.

2. In the relationships between mineral accumulations and dry matter accumulations in leaves of 14 species, the relationships between dry weight and the amount of N accumulation were less affected by altitude and were stable in monocotyledon, *Carex foliosissima* and *Disporum smilacinum*. These relationships, however, were fluctuated sensitively by the altitude in the other species. In monocotyledon, *C. foliosissima* and *D. smilacinum*, the relationships between N and phosphorus (P) or potassium (K) concentrations were less changed by sites. While, the relationship between N and K concentrations in *Maianthemum dilatatum* and the relationships among three elements in the other species were sensitively affected by altitude.

3. We could classify adaptive strategies for native herbaceous species into 5 types according to the relationships between mineral concentrations in leaves and environmental factors as follows; 1) Type I: mineral accumulation in leaves depends on the habitat and is affected by growing environment factors such as air and soil temperatures and altitude with the exception of soil mineral concentrations (whole-region ranging species; pteridophyta, *Athyrium vidalii*, limited-region species; magnoliophyta, monocotyledon, *Tricyrtis affinis*). 2) Type II: mineral accumulation in leaves hardly depends on the habitat and the autonomy of mineral absorption is high, although calcium (Ca) and magnesium (Mg) concentrations in leaves are affected by soil mineral concentrations and cumulative air temperature (whole-region ranging species; magnoliophyta, monocotyledon, *C. foliosissima*, limited-region species; magnoliophyta, monocotyledon, *Sasa palmata* and *D. smilacinum*). 3) Type III: mineral accumulation in leaves strongly depends on the habitat and soil N concentration, but is also affected by the growing environment such as air and soil temperatures and altitude, and the autonomy of mineral absorption is weak (whole-region ranging species; magnoliophyta, dicotyledon, *Aruncus dioicus*, *Polygonum cuspidatum*, *Artemisia princeps*, *Plantago asiatica* and *Oxalis griffithii*, limited-region species; magnoliophyta, monocotyledon, *Heloniopsis orientalis*). 4) Type IV: mineral accumulation in leaves is affected by growing environment factors such as soil mineral concentrations, air and

soil temperatures and altitude with the exception of soil N, P and K concentrations, and the autonomy of mineral absorption is weak (limited-region species; pteridophyta, *Dryopteris crassirhizoma*, magnoliophyta, dicotyledon, *Cacalia nikomontana*). 5) Type V: mineral accumulation in leaves hardly depends on the habitat, but is affected by growing environment factors such as air and soil temperatures and altitude with the exception of soil mineral concentrations, and the autonomy of mineral absorption is weak (limited-region species; magnoliophyta, monocotyledon, *M. dilatatum*).

4. The responses of growth and N metabolism to varied nutrient concentrations in the medium in *C. foliosissima*, *A. dioicus* and *P. cuspidatum* growing over the whole region of Mt. Daisen differed among three species. In *C. foliosissima* (Type II), to the change in nutrient concentration in the medium, the mechanism of dry matter production was maintained by maintaining the soluble protein-N (SP-N) and low molecular weight-N (LM-N) which are important for dry matter production or compensating the SP-N by the LM-N. In *A. dioicus* and *P. cuspidatum* (Type III), the ratios of SP-N and LM-N were markedly lower, and the composition of N compound and amino acid concentration were considerably affected by the change of nutrient concentration in the medium. Additionally, in *P. cuspidatum*, the conversion pathways from glutamine and glutamic acid to other amino acids were inactive and the amount of stored amino acids was considerably reduced. As a result, to the environmental change, it could be considered that those two species were the varing type that grow over the whole region of Mt. Daisen with changing N metabolism and mineral uptake capacity which were important for dry matter production.

From these results, we could classify adaptive strategies for the native herbaceous plants growing in Mt. Daisen into five types according to the characteristics of mineral accumulation and the relationships between mineral uptake and environmental factors.

謝 辞

本研究の計画から本論文をとりまとめるに至るまで親切に御指導を賜り、本研究の学位論文審査に推薦いただき、また御校閲いただきました鳥取大学農学部 藤山英保教授に心から感謝致します。本論文を御校閲いただきました鳥取大学農学部 山本定博教授、山口大学 進藤晴夫名誉教授に心から感謝致します。また、本研究の計画、遂行にあたり大変多くの有益な御指摘と御助言を賜り、本論文を御校閲いただきました島根大学生物資源科学部 増永二之教授に心から感謝致します。

本論文の計画から、全ての実験の計画、遂行にあたり直接御指導頂き、とりまとめに際しましては有益な御指摘と御助言を賜り、本論文を御校閲いただきました鳥取大学農学部 山田 智准教授には心から感謝致します。

本研究の遂行にあたり極めて重要な植物採取におきまして大変多くの有益な御指摘と御助言を賜りました前鳥取大学農学部 本名俊正教授、鳥取大学農学部 日置佳之教授に心から感謝致します。本論文作成にあたり重要な実験データの統計解析におきまして適切な御指導を賜りました鳥取大学農学部 松田敏信教授に心から感謝致します。本論文作成にあたり重要な植物体分析におきまして適切な御指導を賜りました鳥取大学生命機能研究支援センター 北 実助教に心から感謝致します。また、本論文作成にあたり貴重な実験データを提供して下さいました島根大学生物資源科学部 2007 年度卒業 岩成美雪様に心から感謝致します。また、多大なる御助言を頂きました、前鳥取大学農学部 山内益夫教授、真鍋 久教授に心から感謝致します。

本研究の遂行にあたり極めて重要である植物採取におきまして許可を頂きました環境省自然環境局に心から御礼申し上げます。

13 年半もの長い年月の間、実験室およびガラス室での仕事、大山に登っての作業の他に、研究生活を有意義なものにしてくださいました植物栄養学研究室の大学院生、学部生、既に卒業されました皆様に厚く御礼申し上げます。また、研究生活を有意義なものにしてくださいました鳥取大学の事務官の皆様、農学

部の先生の皆様、農学部の大学院生、学部生、既に卒業されました皆様、私の学生生活に関わって頂きました全ての皆様に厚く御礼申し上げます。

13年半もの長い年月にわたり、至らぬ学生でありました私を常に叱咤激励し、公私ともに研究生活を支えてくださいり、また人生の師としましても私を指導してくださいました山田 智准教授に心から感謝致します。

最後に永年にわたり学生としての研究生活を支援してくださいました、父義之、母 澄子に心から感謝致します。また、離れた地より応援し続けてくださいました家族の皆様に心から感謝致します。

本当にありがとうございました。

引用文献

- Abel S, Ticconi CA, Delatorre CA 2002: Phosphate sensing in higher plants. *Physiol. Plant.*, **115**, 1-8.
- Aerts R, Chapin FS 2000: The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Adv. Ecol. Res.*, **30**, 1-67.
- Amir S, Reinhold L 1971: Interaction between K-deficiency and light in ¹⁴C-sucrose translocation in bean plants. *Plant Physiol.*, **24**, 226-231.
- Armengaud P, Sulpice R, Miller AJ, Stitt M, Amtmann A, Gibon Y 2009: Multilevel analysis of primary metabolism provides new insights into the role of potassium nutrition for glycolysis and nitrogen assimilation in *Arabidopsis* roots. *Plant Physiol.*, **150**, 772-785.
- Aurisano N, Bertani A, Mattana M, Reggiani R 1993: Abscisic acid induced stress like polyamine pattern in wheat seedlings, and its reversal by potassium ions. *Physiologia Plantarum*, **89**, 687-692.
- 畔上能力 1996: 山に咲く花 (山溪ハンディ図鑑 2). pp. 19, 235, 257, 438, 442, 473, 475, 516. 山と渓谷社, 東京.
- Bailey JP, Conolly AP 2000: Prize-winners to pariahs-a history of Japanese knotweed s.l. (*Polygonaceae*) in the British Isles. *Watsonia*, **23**, 93-110.
- Basso LC, Smith TA 1974: Effect of mineral deficiency on amine formation in higher plants. *Phytochemistry*, **13**, 875-883.
- Beerling DJ 1991: The effect of Riparian land use on the occurrence and abundance of Japanese knotweed *Reynoutria japonica* on selected rivers in South Wales. *Biol. Conserv.*, **55**, 329-337.
- Beerling DJ, Bailey JP, Conolly AP 1994: *Fallopia japonica* (Houtt.) Ronse Decraene (Reynoutria japonica Houtt.; *Polygonum cuspidatum* Sieb. & Zucc.). *J. Ecol.*, **82**, 959-979.
- Berry JA, Bjorkman O 1980: Photosynthetic response and adaptation to temperature in

- higher plants. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, **31**, 491-543.
- Bowman WD, Bilbrough CJ 2001: Influence of a pulsed nitrogen supply on growth and nitrogen uptake in alpine graminoids. *Plant and Soil*, **233**, 283-290.
- Bray RH, Kurtz LT 1945: Determination of total organic and available forms of phosphorus in soil. *Soil Sci.*, **59**, 39-45.
- Bremner JM, Mulvaney CS 1982: Nitrogen-Total. In Methods of Soil Analysis. Agronomy Monograph 9, vol. 2, 2nd ed., pp. 595-624. American Society of Agronomy, Madison.
- Bubier JL, Smith R, Juutinen S, Moore TR, Minocha R, Long S, Minocha S 2011: Effects of nutrient addition on leaf chemistry, morphology, and photosynthetic capacity of three bog shrubs. *Oecologia*, **167**, 355-368.
- Burns KC 2004: Patterns in specific leaf area and the structure of a temperate heath community. *Diversity Distrib.*, **10**, 105-112.
- Cakmak I, Hengeler C, Marschner H 1994a: Partitioning of shoot and root dry matter and carbohydrates in bean plants suffering from phosphorus, potassium and magnesium deficiency. *J. Exp. Bot.*, **45**, 1245-1250.
- Cakmak I, Hengeler C, Marschner H 1994b: Changes in phloem export of sucrose in leaves in response to phosphorus, potassium and magnesium deficiency in bean plants. *J. Exp. Bot.*, **45**, 1251-1257.
- Cataldo DA, Haroon M, Schrader LE, Youngs VL 1975: Rapid colorimetric determination of nitrate in plant tissue by nitration of salicylic acid. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.*, **6**, 71-86.
- Chapin FS 1980: The mineral nutrition of wild plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **11**, 233-260.
- Chapin FS, Bloom AJ, Field C, Waring RH 1987: Plant responses to multiple environmental factors. *BioScience*, **37**, 49-57.
- 中条広義 1983: 木曽御嶽山高山帯における表面礫の移動と植生-ミヤマタネツケバナ群落の成立要因について. 日本生態学会誌, **33**, 461-472.

- Clement CR, Hopper MJ, Jones LHP, Leaf E 1978: The uptake of nitrate by Lolium perenne from flowing nutrient solution. II. Effect of light defoliation, and relationship to CO₂ flux. *J. Exp. Bot.*, **29**, 1173-1183.
- Coley PD, Bryant JP, Chapin FS 1985: Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science*, **230**, 895-899.
- Cronk QCB, Fuller JL 2001: Plant invaders: the threat to natural ecosystems. Earthscan Publications, London.
- Engels C, Marschner H 1992: Adaptation of potassium translocation into the shoot of maize (*Zea mays*) to shoot demand: evidence for xylem loading as a regulating step. *Physiol. Plant.*, **86**, 263-268.
- Evans JR 1989: Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C₃ plants. *Oecologia*, **78**, 9-19.
- Evans JR, Seemann JR 1989: The allocation of protein nitrogen in the photosynthetic apparatus: Cost, consequences, and control. In Briggs WR (ed) Photosynthesis, pp. 183-205. Alan R. Liss, New York.
- Field C, Mooney HA 1986: The photosynthesis nitrogen relationship in wild plants. In Givnish TJ (ed) On the Economy of Form and Function, pp. 25-55. Cambridge University Press, London.
- Fischer JD, Hausen D, Hodges TK 1970: Correlation between ion fluxes and ion stimulated adenosine triphosphatase activity of plant roots. *Plant Physiol.*, **46**, 812-814.
- Flohn H 1974: Contribution to a comparative meteorology of mountain areas. In Ives JD, Barry RG (eds) Arctic and alpine environments, pp. 55-71. Methuen, London.
- Fredeen AL, Rao IM, Terry N 1989: Influence of phosphorus nutrition on growth and carbon partitioning in *Glycine max*. *Plant physiol.*, **89**, 225-230.
- Giaquinta RT, Quebedeaux B 1980: Phosphate-induced changes in assimilate partitioning in soybean leaves during pod filling. *Plant Physiol.*, **5**, 119.
- Goetghebeur P 1998: Cyperaceae. In Kubitzki K, Huber H, Rudall PJ, Stevens PS,

- Stützel T (eds) The families and genera of vascular plants, pp. 141-190. Springer-Verlag, Berlin.
- Haeder HE, Mengel K, Forster H 1973: The effect of potassium on translocation of photosynthates and yield pattern of potato plants. *J. Sci. Fd. Agric.*, **24**, 1479-1487.
- 林 弥栄 2002: 野に咲く花 (山渓ハンディ図鑑 1). pp. 26, 134, 382. 山と渓谷社, 東京.
- Heldt HW, Chon CJ, Maronde D, Herold A, Stankovic ZS, Walter DA, Kraminer A, Kirk MR, Heber U 1977: Role of orthophosphate and other factors in the regulation of starch formation in leaves and isolated chloroplasts. *Plant Physiol.*, **59**, 1146-1155.
- Hermans C, Hammond JP, White PJ, Verbruggen N 2006: How do plants respond to nutrient shortage by biomass allocation? *Trends in Plant Sci.*, **11**, 610-617.
- 彦坂幸毅 2005: 光合成過程の生態学. 植物生態学, pp. 42-80. 朝倉書店, 東京.
- 本名俊正 1985: 中国地方に分布する火山灰土壤の理化学的特性およびその生成に関する研究. 東京大学博士論文.
- Houman F, Godbold DL, Majcherczyk A, Shasheng W, Hüttermann A 1991: Polyamines in leaves and roots of *Populus maximoviczii* grown in differing levels of potassium and phosphorus. *Can. J. For. Res.*, **21**, 1748-1751.
- Huber SC 1985: Role of potassium in photosynthesis and respiration. In Bishop WD, Ellis BG, Holt DA, Murphy LS, Nelson WL, Sample EC, Sumner ME, Munson RD (eds) Potassium in agriculture, pp. 369-390. American society of agronomy, Madison.
- Humble GD, Raschke K 1971: Stomatal opening quantitatively related to potassium transport. *Plant physiol.*, **48**, 447-453.
- Ishikawa SI, Furukawa A, Oikawa T 1991: Photosynthetic Responses to Drought Conditions in Three Coastal Dune Plants in Relation to Their Zonal Distribution. *Australian J. Botany*, **44**, 381-391.
- ISSG: Global invasive species database, <http://www.issg.org/database/welcom/> (2010)

- Itoh R, Yamagishi J, Ishii R 1997: Effects of potassium deficiency on leaf growth, related water relations and accumulation of solutes in leaves of soybean plants. *Jpn. J. Crop Sci.*, **66**, 691-697.
- Jackson WA, Volk RJ 1981: Nitrate transport processes and compartmentation in root systems. In Lyons JM, Valinitine RC, Phillips DA, Rains DW, Huffaker RC (eds) Genetic engineering of symbiotic nitrogen fixation and conversion of fixed nitrogen, pp. 517-532. Plenum Press, New York.
- Japan Meteorological Agency 2007: Climate data of Daisen, Tottori, Japan. <http://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/index.php> (June, 2012) (in Japanese).
- Jeschke WD, Pate JS 1991: Cation and chloride partitioning through xylem and phloem within the whole plant of *Ricinus communis* L. under conditions of salt stress. *J. Exp. Bot.*, **42**, 1105-1116.
- Jones H, Leigh RA, Tomos AD, Jones RGW 1987: The effect of abscisic acid on cell turgor pressures, solute content and growth of wheat roots. *Planta*, **170**, 257-262.
- Kajimoto T 1993: Shoot dynamics of *Pinus pumila* in relation to altitudinal and wind exposure gradients on the Kiso mountain range, central Japan. *Tree Physiol.*, **13**, 41-53.
- Kingsbury RW, Epstein E, Peary RW 1984: Physiological responses to salinity in selected lines of wheat. *Plant Physiol.*, **74**, 417-423.
- Koch K, Mengel K 1977: The effect of K on N utilization by spring wheat during grain formation. *Agron J.*, **69**, 477-480.
- Konings H, Koot E, Tijman-de Wolf A 1989: Growth characteristics, nutrient allocation and photosynthesis of *Carex* species from floating fens. *Oecologia*, **80**, 111-121.
- Konings H, Verhoeven JTA, Groot RD 1992: Growth characteristics and seasonal allocation patterns of biomass and nutrients in *Carex* species growing in floating fens. *Plant and Soil*, **147**, 183-196.
- Körner CH 1989: The nutritional status of plants from high altitudes. A worldwide comparison. *Oecologia*, **81**, 379-391.

- Körner CH 2003: Alpine Plant Life. 2nd ed., Springer, Berlin.
- Laemmli UK 1970: Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T₄. *Nature*, **227**, 680.
- Lam HM, Coschigano KT, Oliveira IC, Melo-Oliveira R, Coruzzi GM 1996: The molecular-genetics of nitrogen assimilation into amino acids in higher plants. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, **47**, 569-593.
- Lambers H, Chapin FS, Pons TL 1998: Plant Physiological Ecology. Springer, Berlin.
- Larcher W 2003: Physiological Plant Ecology. Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups, 4th ed., Springer, Berlin.
- Le Bot J, Kirkby EA 1992: Diurnal uptake of nitrate and potassium during the vegetation growth of tomato plants. *J. Plant Nutr.*, **15**, 247-264.
- Lea PJ, Sodek L, Parry MAJ, Shewry PR, Halford NG 2007: Asparagine in plants. *Ann. Appl. Biol.*, **150**, 1-26.
- Lowe S, Browne M, Boudjelas S, De Poorter M 2000: 100 of the World's Worst Invasive Alien Species. A Selection from the Global Invasive Species Database, ISSG, SSC and IUCN.
- Mabberley DJ 2005: The Plant Book: A portable dictionary of vascular plants. 2nd ed., Cambridge University Press, London.
- MAFF 2008: Annual report of soil conservation survey. Ministry of Agriculture, Forestry and Fisheries, Agricultural Production Bureau, Tokyo (in Japanese).
- Makino A 2003: Rubisco and nitrogen relationships in rice: Leaf photosynthesis and plant growth. *Soil Sci. Plant Nutr.*, **49**, 319-327.
- Makino A and Osmond B 1991: Effects of nitrogen nutrition on nitrogen partitioning between chloroplasts and mitochondria in pea and wheat. *Plant Physiol.*, **96**, 355-362.
- 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**, 952-956.

- 牧野富太郎 1997: 原色牧野植物大図鑑. 離弁花・單子葉植物編. 小野幹雄・大場秀章・邑田 仁・西田 誠編, pp. 686. 北隆館, 東京.
- Marschner P 2012: Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants. 3rd ed., Academic Press, San Diego.
- 増沢武弘 1997: 高山の環境要因. 高山植物の生態学, pp. 6-29. 東京大学出版会, 東京.
- 長野間 宏 2002: 土壌物理性の劣化と植物. 植物栄養・肥料の辞典編集委員会 植物栄養・肥料の辞典, pp. 614-615. 朝倉書店, 東京.
- 水野一晴 1999: 高山植物と「お花畠」の科学. 古今書院, 東京.
- Morgan JM 1992: Osmotic component and properties associated with genotype difference in osmoregulation in wheat. *Aust. J. Plant Physiol.*, **19**, 67-76.
- 村田威夫・谷城勝弘 2006: シダ植物 (野外観察ハンドブック). pp. 76, 88. 全農教, 東京.
- Murty KS, Smith TA, Bould C 1971: The relation between the putrescine content and potassium status of black current leaves. *Ann. Bot.*, **35**, 687-695.
- 中野明正・河崎 靖・佐々木英和・中野有加・安場健一郎・鈴木克己・高市益行 2008: トマトの根域加温はマグネシウムの吸収を促進することにより葉の黄化を抑制する. 根の研究, **17**, 41-44.
- 中野明正 2008: トマトの根域の加温はマグネシウム吸収の促進により葉の黄化を改善する. 施設と園芸, **142**, 36-39.
- 西宗 昭・今野隆光・斎藤元也・藤田 勇 1983: 十勝地方の主要畑土壤に栽培された豆類の窒素固定量と子実収量. 北海道農試研報, 81-106.
- Oakley BR, Kirsch DR, Morris NR 1980: A simplified ultrasensitive silver stain for detecting proteins in polyamide gels. *Anal. Biochem.*, **105**, 361-363.
- Okitsu S, Ito K 1984: Vegetation dynamics of Siberian dwarf pine (*Pinus pumila*) in the Taisetsu mountain range, Hokkaido Japan. *Vegetatio*, **58**, 105-113.
- Onoda Y, Hikosaka K, Hirose T 2004: Allocation of nitrogen to cell walls decreases photosynthetic nitrogen-use efficiency. *Func. Ecol.*, **18**, 419-425.

- Onoda Y, Schieving F, Anten NPR 2008: Effects of light and nutrient availability on leaf mechanical properties of *Plantago major*: a conceptual approach. *Ann. Bot.*, **101**, 727-736.
- Osaki M 1995a: Ontogenetic changes of N, P, and K contents in individual leaves of field crops. *Soil Sci. Plant Nutr.*, **41**, 429-438.
- Osaki M 1995b: Ontogenetic changes of N, P, K, Ca, and Mg contents in individual leaves and tubers of potato plant. *Soil Sci. Plant Nutr.*, **41**, 417-428.
- 大崎 満 2005: 植物の栄養生態. 植物生態学, pp. 114-155. 朝倉書店, 東京.
- Osaki M, Shinano T, Tadano T 1991: Redistribution of carbon and nitrogen compounds from the shoot to the harvesting organs during maturation in field crops. *Soil Sci. Plant Nutr.*, **37**, 117-128.
- Osaki M, Shinano T, Tadano T 1992: Carbon-nitrogen interaction in field crop production. *Soil Sci. Plant Nutr.*, **38**, 553-564.
- Osaki M, Zheng T, Konno K, Okumura M, Tadano T 1996: Carbon-nitrogen interaction related to P, K, Ca, and Mg nutrients in field crops. *Soil Sci. Plant Nutr.*, **42**, 539-552.
- 大角泰夫・熊田恭一 1971a: 高山土壤に関する研究(第1報). 高山土壤の形態的ならびに理科学的特性. 日本土壤肥料学雑誌, **42**, 45-51.
- 大角泰夫・熊田恭一 1971b: 高山土壤に関する研究(第2報). 高山土壤の分布と分布を規定する要因. 日本土壤肥料学雑誌, **42**, 183-188.
- Peoples TR, Koch DW 1979: Role of potassium in carbon dioxide assimilation in *Medicago sativa* L. *Plant Physiol.*, **63**, 878-881.
- Rao IM, Terry N 1989: Leaf phosphate status, photosynthesis, and carbon partitioning in sugar beet. I. Changes in growth, gas exchange, Calvin cycle enzymes. *Plant physiol.*, **90**, 814-819.
- Reich PB, Oleksyn J 2004: Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proc. Natl. Acad. Sci., USA*, **101**, 11001-11006.
- Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS 1991: Leaf lifespan as a determinant of leaf

- structure and function among 23 Amazonian tree species. *Oecologia*, **86**, 16-24.
- Rodin L, Bazilevich NI 1968: Production and mineral cycling in terrestrial vegetation. Oliver and Boyd, Edinburgh.
- Ruelland E, Vaultier MN, Zachowski A, Hurry V 2009: Cold signaling and cold acclimation in plants. *Adv. Bot. Res.*, **49**, 35-150.
- Seiger LA 1993: The ecology and control of *Polygonum cuspidatum*. George Washington University, USA.
- Shaver GR, Bret-Harte MS, Jones MH, Johnstone J, Gough L, Laundre J, Chapin FS 2001: Species composition interacts with fertilizer to control long-term change in tundra productivity. *Ecology*, **82**, 3163-3181.
- Shear CB 1975: Calcium related disorders of fruits and vegetables. *HortScience*, **10**, 361-365.
- Shinano T, Osaki M, Tadano T 1990: The effect of nitrogen, phosphorus, and potassium deficiency on nitrogen use efficiency and nitrogen metabolism in several crops. *Jpn. J. Soil Sci. Plant Nutr.*, **61**, 439-446 (in Japanese with English summary).
- Shinano T, Osaki M, Tadano T 1991: Effect of nitrogen application on reconstruction of nitrogen compounds during the maturation stage in several field crops. *Soil Sci. Plant Nutr.*, **37**, 259-270.
- Shinano T, Osaki M, Yamada S, Tadano T 1994: Comparison of root growth and nitrogen absorbing ability between gramineae and leguminosae during the vegetative stage. *Soil Sci. Plant Nutr.*, **40**, 485-495.
- Smith TA 1973: Amine levels in mineral deficient *Hordeum vulgare* leaves. *Phytochemistry*, **12**, 2093-2100.
- Suelter CH 1970: Enzymes activated by monovalent cations. *Science*, **168**, 789-795.
- Tachimoto M, Fukutomi M, Matsushiro H, Kobayashi M, Takahasi E 1992: Role of putrescine in *Lemna* plants under potassium deficiency. *Soil Sci. Plant Nutr.*, **38**, 307-313.
- Takahara H, Matsumoto J 2002: Climatological study of precipitation distribution in

Yaku-shima Island, Southern Japan. Journal of Geography, **111**, 726-746 (in Japanese with English summary).

高橋栄一 2002: 元素の生理機能. カリウム. 植物栄養・肥料の辞典編集委員会 植物栄養・肥料の辞典, pp. 81-85. 朝倉書店, 東京.

高橋栄一・三宅靖人 1976a: ケイ酸の比較植物栄養学的研究(第 5 報). 植物界におけるケイ酸植物の分布について(その 1). 単子葉綱における分布. 日本土壤肥料学雑誌, **47**, 296-300.

高橋栄一・三宅靖人 1976b: ケイ酸の比較植物栄養学的研究(第 6 報). 植物界におけるケイ酸植物の分布について(その 2). 双子葉綱における分布. 日本土壤肥料学雑誌, **47**, 301-306.

高橋栄一・三宅靖人 1976c: ケイ酸の比較植物栄養学的研究(第 7 報). 植物界におけるケイ酸植物の分布について(その 3). 裸子植物, 羊歯植物, 蘚苔植物における分布. 日本土壤肥料学雑誌, **47**, 333-337.

Takashima T, Hikosaka K, Hirose T 2004: Photosynthesis or persistence: nitrogen allocation in leaves of evergreen and deciduous *Quercus* species. *Plant Cell Environ.*, **27**, 1047-1054.

田中 明 1977: 塩基適応性の作物種間差(第 7 報): 塩基選択性および濃度反応生の作物間差: 比較植物栄養に関する研究. 日本土壤肥料学雑誌, **48**, 352-361.

津高寿和 1982: プリンスメロンの葉枯れ症の原因と対策. 農及園, **57**, 1162-1166.

Usuda H, Shimogawara K 1991: Phosphate deficiency in Maize. II. Enzyme activities. *Plant Cell Physiol.*, **32**, 1313-1317.

薄井 宏 1988: 栃木県の植生の概説. 第 3 回自然環境保全基礎調査. 環境省 植生調査報告書, pp. 3-15.

Voetberg GS, Sharp RE 1991: Growth of the maize primary root at low water potentials. III. Role of increased proline deposition in osmotic adjustment. *Plant Physiol.*, **96**, 1125-1130.

Wang Z, Queedoeaux B, Stute G 1995: Osmotic adjustment: Effect of water stress on carbohydrates in leaves, stems, and roots of apple. *Aust. J. Plant Physiol.*, **22**, 747-754.

渡辺和彦 2011: ミネラルの働きと作物の健康: 要素障害対策から病害虫防除まで, pp. 38-60. 農文協, 東京.

渡辺悌二 2000: 高山植物群落と立地環境. 工藤 岳編 高山植物の自然史. pp. 67-83, 北海道大学図書刊行会, 北海道.

Watanabe T, Osaki M, Tadano T 1998: Effects of nitrogen source and aluminum on growth of tropical tree seedlings adapted to low pH soils. *Soil Sci. Plant Nutr.*, **44**, 655-666.

Weih M, Karlsson PS 1999: Growth response of altitudinal ecotypes of mountain birch to temperature and fertilization. *Oecologia*, **119**, 16-23.

White PJ, Broadley MR 2003: Calcium in plants. *Ann. Bot.*, **92**, 487-511.

Wintermans JF, Mots A 1965: Spectrophotometric characteristics of chlorophyll a and b and their pheophytins in ethanol. *Biochem. Biophys. Acta*, **109**, 448-453.

Wright IJ, Cannon K 2001: Relationships between leaf lifespan and structural defenses in a low-nutrient, sclerophyll flora. *Funct. Ecol.*, **15**, 351-359.

山田 智 1996: 各種作物における光合成, 炭素・窒素代謝および光合成産物の転流・分配・集積におよぼすカリウム栄養の影響. 北海道大学農学部博士論文.

Yuen SH, Pollard AG 1952: Determination of nitrogen in agricultural materials by the Nessler reagent. II Micro-determinations in Plant Tissue and in Soil Extracts. *J. Sci. Food Agric.*, **5**, 364-369.

財団法人 自然公園美化管理財団 1991: 大山 新・美しい自然公園 9. pp. 24-25.

公表論文

1. Yasuyuki UOZUMI, Satoshi YAMADA, Tsugiyuki MASUNAGA, Yoshiyuki HIOKI and Hideyasu FUJIYAMA 2012: Adaptive strategy of six native herbaceous species growing over the whole region of Mt. Daisen: characteristics of N, P, K, Ca, and Mg accumulation in leaves. *Soil Science and Plant Nutrition*, 58, 583-594 (第3章).
2. Yasuyuki UOZUMI, Satoshi YAMADA, Tsugiyuki MASUNAGA, Yoshiyuki HIOKI and Hideyasu FUJIYAMA 2014: Effect of N, P and K levels in the medium on growth and N metabolisms in *Carex foliosissima* and *Polygonum cuspidatum*. *日本砂丘学会誌*, 60(3), 2014 年 2 月掲載予定 (第 5 章).