

Leaf traits of mountain avens (*Dryas octopetala*) in Tateyama Mts., central Japan: A comparison between a mid-latitude alpine (*D. octopetala* var. *asiatica*) and arctic and subarctic tundra (*D. octopetala* var. *octopetala*)

メタデータ	言語: jpn 出版者: 公開日: 2017-10-03 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: メールアドレス: 所属:
URL	http://hdl.handle.net/2297/48524

和田直也^{1,2}・中井祐美^{1,4}・工藤 岳³：立山におけるチョウノスケソウの 個葉特性 —中緯度高山帯と寒帯・亜寒帯ツンドラとの比較—

¹〒930-8555 富山市五福3190 富山大学理学部生物圏環境科学科；²〒930-8555 富山市五福3190 富山大学極東地域研究センター；³〒060-0810 札幌市北区北10条西5丁目 北海道大学大学院地球環境科学研究科；⁴現住所 〒939-8253 富山市新保271 株野上緑化

Naoya Wada^{1,2}, Yumi Nakai^{1,4} and Gaku Kudo³: Leaf traits of mountain avens (*Dryas octopetala*) in Tateyama Mts., central Japan: A comparison between a mid-latitude alpine (*D. octopetala* var. *asiatica*) and arctic and subarctic tundra (*D. octopetala* var. *octopetala*)

¹Department of Biosphere Science, Faculty of Science, Toyama University, Gofuku 3190, Toyama 930-8555, Japan; ²Center for Far Eastern Studies, Toyama University, Gofuku 3190, Toyama 930-8555, Japan; ³Graduate School of Environmental Earth Science, Hokkaido University, Kita-ku, Kita 10-jo Nishi 5-chome, Sapporo 060-0810, Japan; ⁴Present address: Nogami Planting Co., Shinbo 271, Toyama 939-8253, Japan

Abstract

We examined leaf traits (i.e. leaf size and shape, leaf dry mass per area (LMA) and leaf nitrogen concentration (LNC)) of mountain avens (*Dryas octopetala* L.) growing at the southernmost extent of its geographical range (mid-latitude alpine), in Tateyama Mts., central Japan. We then compared leaf traits among a mid-latitude alpine population (*D. octopetala* L. var. *asiatica* (Nakai) Nakai) and high-latitude subarctic and arctic populations (*D. octopetala* L. var. *octopetala*), using data-set of four different populations already reported by Kudo et al. (2001). A mid-latitude population (Tateyama) had a rotunda-shaped lamina with larger leaf area, while a high-latitude arctic population (Ny-Ålesund in Svalbard) showed an elliptical lamina with smaller leaf area. LMA was remarkably lower but LNC was greatly higher in a mid-latitude population than in subarctic (northern Sweden) and high arctic populations. When all data (mean values in each population) were pooled, a negative relationship between LMA and LNC was detected significantly among populations ($r = -0.93$, $P = 0.02$). We discussed these geographical variations in leaf traits from mid-latitude alpine to high arctic tundra in relation to climate variables and water availability.

Key words: circumpolar plant, *Dryas octopetala*, geographical variation, leaf morphology, leaf traits.

はじめに

Dryas octopetala L. は、周北極植物 (circumpolar plants) の代表種であり、北緯 80° の高緯度ツンドラ帯から北緯 35° の中緯度高山帯にかけて、広い範囲に分布するバラ科の矮生木本植物である (Hultén 1968)。地球が寒冷だった第四紀更新世の氷期には、本植物を含む極地植物は現在よりも南方に分布していたが、最終氷期から現在に至る温暖期にかけて多くの個体群が北方へと移動していく中、

一部の極地植物群が高標高へと移動し、現在の中緯度高山帯に飛び石状に分布して高山植物フロラの一部を構成している (高橋 2000)。日本におけるチョウノスケソウ (*D. octopetala* L. var. *asiatica* (Nakai) Nakai) の分布は、北海道と中部山岳地域の主に高山帯風衝地に隔離的に見られる (清水 1982)。なお、本論文では、*D. octopetala* L. var. *asiatica* (Nakai) Nakai を“チョウノスケソウ”、*D. octopetala* L. var. *octopetala* を“ヨーロッパバチ

ョウノスケソウ”, 両変種を合わせて“オクトペターラ”と呼ぶことにする。オクトペターラは温帯域から寒帯域まで広い気候帯に跨って分布するため、個体群間の生育環境の違いに応じた地理的変異・生態的変異が大きいものと予想される。

ツンドラ植物や高山植物の個葉特性は、様々な環境要因による影響を受け、同種内においても環境傾度に沿って葉の形質や機能が大きく異なることが知られている (Friend and Woodward 1990; Körner 1999; Kudo et al. 2001)。例えば、落葉性高山植物のチングルマ (*Sieversia pentapetala* (L.) Greene) では、標高が増すにつれて葉重量および葉面積が小さくなり、単位葉面積当たりの葉重量 (以下 LMA = leaf mass per area) が減少し、葉中の窒素濃度 (以下 LNC = leaf nitrogen concentration) が増加することが知られている (Taguchi and Wada 2001)。また、雪解け傾度、すなわち生育期間の長さに沿って個葉特性を比較した研究では、落葉性高山植物のチングルマ、ミヤマキンバイ (*Potentilla matsumurae* Th. Wolf) およびハクサンボウフウ (*Peucedanum multivittatum* Maxim.) は、雪解け時期の遅れに伴い生育期間が短くなるにつれて個葉の寿命が短くなり、LMA が低下し、LNC が増加することが報告されている (Kudo 1996)。それに対し、常緑性高山植物では個葉の寿命が長くなり、アオノツガザクラ (*Phyllodoce aleutica* (Spreng.) A. Heller) では LMA が増加することが報告されている (Kudo 1992)。このような同種内における個葉特性の変化は、スウェーデン北部の亜寒帯高山ツンドラ帯においても確認されており (Kudo et al. 1999)、さらに大きな環境スケールである緯度傾度に沿った個葉特性の変化も報告されている (Körner 1989; Kudo 1995; Kudo et al. 2001)。

LMA は、一定面積の葉を作るのに要する炭素量 (コスト) と関連すると考えられている (Chabot and Hicks 1982; Castro-Dies et al. 2000)。また、葉に含まれている窒素の多くは炭素固定酵素 (RuBP カルボキシラーゼ) に投資されており、LNC と最大光合成速度との間には高い正の相関があることが多くの植物で報告されている (Field and Mooney 1986)。温度の低下や生育期間の短縮は、光合成による炭素獲得量の低下を引き起こす。このような状況下で落葉性植物は、葉を作るコストを低く抑えると同時に高い光合成効率を可能にする葉を生産し、短い生育期間内に正の炭素獲得量を確保することが要求される (Kikuzawa and Kudo 1995; Kudo et al. 2001)。すなわち、生育期間の短縮等の環境ストレスの増加に対して、LMA を低下させ LNC を

増加させる応答が期待される。一方で常緑性植物では、個葉の寿命を延ばして数年間に渡り光合成を行うことにより葉を作るコスト当たりの炭素獲得量の増加が可能であり、そのため物理的に頑丈な葉、すなわち LMA の高い葉を生産することが期待される (Kikuzawa and Kudo 1995; Kudo et al. 2001)。

広い地理的分布を持つオクトペターラは、落葉性・半常緑性・常緑性と葉の性質が異なることが知られている。チョウノスケソウ (*D. octopetala* L. var. *asiatica* (Nakai) Nakai) は落葉性 (清水 1982) であるのに対し、寒帯域に属するスバルバル諸島のヨーロッパパチョウノスケソウ (*D. octopetala* L. var. *octopetala*) は常緑性 (Rønning 1996) であるという。しかし、これらの報告は個葉の寿命を実際に測定したかどうかは定かではない。また、亜寒帯域に属するスウェーデン北部に生育するヨーロッパパチョウノスケソウ (*D. octopetala* L. var. *octopetala*) は、生育期間中に生産された葉が越冬して翌年の初夏に落葉する半常緑性であることが報告されている (Jonasson 1989)。さらに、亜寒帯に属するアラスカにおいては、生態的二型が報告されており、風衝地に生育するオクトペターラの葉は小型で落葉性であるのに対して、雪田に生育するオクトペターラの葉は大型で常緑性であるという (McGraw and Antonovics 1983)。このように、オクトペターラは、葉の形質や寿命に関して多くの地理的変異を含んでおり、個葉特性が生育環境の違いによって多様に変化していると予想される。

本研究では、オクトペターラのほぼ地理的分布南限に相当する富山県立山の一ノ越風衝地に生育しているチョウノスケソウ (*D. octopetala* L. var. *asiatica* (Nakai) Nakai) を材料とし、葉の形態的特徴を明らかにし、地理的分布北限に相当するスバルバル諸島ニーオルスンでのサンプルデータ (*D. octopetala* L. var. *octopetala*) との比較を行い、両個体群間における葉形質の違いを明らかにすることを第一の目的とした。さらに、LMA や LNC 等の個葉特性を、すでに報告された亜寒帯におけるヨーロッパパチョウノスケソウ (*D. octopetala* L. var. *octopetala*) のデータ (Kudo et al. 2001) を含めて解析し、オクトペターラの緯度的環境傾度に沿った個葉特性の変異パターンを各生育地の気象条件の違いから解明することを第二の目的とした。

調査地と方法

立山の調査地 (TA) は、北緯 36°33'N、標高 2,700 m (一ノ越) に位置する高山帯である。2002 年の調査地の気象環境を Table 1 に示した。気温 (高さ 30 cm) は、温度センサー・データロガー (HOBO H8 Pro,

Onset Computer 社, MA) を用いて1時間間隔で測定し、2002年6月1日から2002年8月31日までのデータを用いた。日射量 (MJ m^{-2}) は、調査地付近の室堂平に設置した日射計データロガー (KADEC UP, コーナシステム社, 札幌) より得られた2001年7月1日から8月31日までのデータ (1時間間隔で測定した月積算値) を用いた。月降水量は、調査地付近に設置されている気象庁の立山アメダスデータより、2002年6月から8月のデータを用いた (気象庁2002: 電子閲覧室 <<http://www.data.kishou.go.jp/index.htm>>)。

2002年8月28日、立山一ノ越のチョウノスケソウ (*D. octopetala* L. var. *asiatica* (Nakai) Nakai), イワウメ (*Diapensia lapponica* L. var. *obovata* F. Schmidt), ムカゴトラノオ (*Polygonum viviparum* L.), ミネズオウ (*Loiseleuria procumbens* (L.) Desv.) 及びウラシマツツジ (*Arctous alpinus* (L.) Nied.) が優占する風衝地群落内において、チョウノスケソウ20個体から、各個体につき1枚の葉を採取した ($n=20$)。採取した葉は、素早く研究室に持ち帰り、各葉毎にコピーをとり、その後80°Cで48時間乾燥させた。それぞれの葉について、乾燥重量を電子天秤 (Sartorius New MC 1, ギルトリウス東京社) で測定し、また各葉サンプルのコピーをスキャナーでパソコンに読み込み、NIH Image 1.62 ソフトウェアを用いて葉面積、葉長および葉幅を計測した。これらの値から、葉面積当たりの葉重量 (LMA, mg cm^{-2}) を算出した。葉の窒素濃度 (LNC, %) は、C-N コーダ (Yanaco MT-700, 柳本製作所, 京都) を用いて分析した。

北極・寒帯の調査地、スバルバル諸島スピッツベルゲン島ニーオルスン (HA) は、北緯78°56'N、標高100 mに位置するツンドラ帯である。1992年から1996年にかけての本調査地の気象環境は Table 1 に示した。ニーオルスンの気象データは、ノルウェー極地研究所の観測データを用いた (ノルウェー極地研究所 未発表)。1996年8月上旬、ヨーロッパチョウノスケソウ (*D. octopetala* L. var. *octopetala*)、ホッキョクヤナギ (*Salix polaris* Wahlenb.), ムカゴトラノオ (*Polygonum viviparum* L.), モス・チャンピオン (*Silene acaulis* (L.) Jacq.) 及びジンヨウスイバ (*Oxyria digyna* (L.) Hill) が優占する群落内より、ヨーロッパチョウノスケソウ10個体から、1個体につき3枚の当年葉を採取した。葉身長および葉身幅は、立山のサンプルと同様な方法で計測し、各個体の平均値を解析に用いた ($n=10$)。葉重量、葉面積、LMA および LNC は、Kudo et al. (2001) のデータを用いた。

亜寒帯の調査地 (Table 1) は、北緯68°21'N、標高400 mに位置するスウェーデン北部アビスコの亜高山帯ヒース (SA), そして北緯68°22'N、標高1,000 mに位置するラタンニャ (Latnjajure) の高山帯に雪解けの早い風衝地 (AE) と雪解けの遅い雪田地 (AL) の計3地点であり、SA→AE→ALの順に生育好適期間が短くなっている (Kudo et al. 2001 を参照)。各調査地点のヨーロッパチョウノスケソウ (*D. octopetala* L. var. *octopetala*) の個葉データ (葉重量, 葉面積, LMA および LNC) 及び気象データは、Kudo et al. (2001) を用いた。

これらのデータを用い、中緯度高山帯の立山 (TA), 亜寒帯 (SA, AE 及び AL) および寒帯のニーオルスン (HA) の個葉特性を比較解析した。個体群間の個葉特性の違いは、ノンパラメトリック法の Kruskal-Wallis test により同一の母集団とみなせるかどうかを検定し、統計的に有意に異なる場合には多重比較法の Steel-Dwass test を用いて各個体群間の有意差を $\alpha=0.05$ のレベルで検出を試みた。

各調査地における気象条件を総合的に評価するために、1) 6月から8月における月平均気温の積算値, 2) 7月および8月における日射量の積算値, 3) 6月から8月における月降水量の積算値をそれぞれ用いて、各気象変数についての主成分分析を行った。立山 (TA) における6月の日射量データが得られなかったために、その他の調査地についても6月を除いた日射量の積算値を解析に用いた。また、本解析には各気象変数の値を log 変換して用いた。主成分分析によって得られた第一主成分 (PC 1) および第二主成分 (PC 2) の固有値が調査地間における気象変数のバラツキを良く説明できた場合、これらのスコア値を用いて4つの個葉形質との関係をスペアマンの順位相関係数 (r_s) を算出することによって解析した。

結果及び考察

1. 各調査地の気候条件

夏の平均気温は、立山 (TA) の6月を除けば、すべて中緯度高山帯で高い値を示し、亜寒帯亜高山帯 (SA) から亜寒帯高山帯 (AE 及び AL), 寒帯 (HA) にかけて低い値を示した (Table 1)。日射量については、6月の TA のデータはないが、この月では調査地間における違いは僅かであった。7月では、TA から HA へと日射量が少なくなっており、その傾向は8月においてより顕著だった。8月の TA の日射量を1とすると、SA では平均で0.79, AE および AL では0.76, HA では0.58に過ぎなかった。立山 (TA) では7月上旬 (和田 未発表), ニーオルスン (HA) では7月中旬 (Wada 1999) と

Table 1. Description of study sites and weather conditions during the summer season. Monthly mean for air temperature and global solar radiation and monthly precipitation are shown. Values are given as means during 1992–96 (SD) in Abisko, Latnjaure and Ny-Ålesund. Weather conditions in Tateyama are available only in 2002 (temperature and precipitation) or 2001 (global radiation)

Study site	Tateyama TA	Abisko SA	Latnjaure AE & AL	Ny-Ålesund HA
Climate	Mid-latitude alpine	Subarctic subalpine	Subarctic alpine	High Arctic
Latitude	36° 33'N	68° 21'N	68° 22'N	78° 56'N
Altitude	2,700 m	400 m	1,000 m	100 m
Air temperature (°C)				
June	6.1	7.9±1.4	3.5±1.6	2.3±0.3
July	12.1	10.8±1.1	7.0±1.3	5.2±1.2
August	11.3	9.9±1.2	7.0±1.9	3.8±1.0
Global radiation (MJ m ⁻²)				
June	No data	539±61	582±74	568±67
July	504	478±47	481±26	375±75
August	434	341±32	328±43	253±30
Precipitation (mm)				
June	244*	30±12	51±26	16±10
July	568*	41±23	76±35	30±29
August	213*	48±24	73±40	43±24

*Data from Japan Meteorological Agency.

ほぼ同時期にオクトペタラが開花のピークを迎えるが、HA ではその後急激に気温の低下と日射量の減少が生じており、生育好適期間が極端に短いことが伺える。TA の月降水量は他の調査地に比べて顕著に多く、5 倍から 10 倍以上であった。以上の気象データの比較より、高緯度地域では、中緯度高山帯の立山に比べて 7 月から 8 月にかけての日射量の減少が顕著であり、日照時間が長いにもかかわらずエネルギー的に生育好適期間が短く、降水量が著しく少ないことが特徴としてあげられる。

2. 立山とニーオルスンにおける葉形態の比較

立山 (TA) とニーオルスン (HA) における、当年葉の葉身長、葉身幅、長幅比および葉面積の解析結果を Table 2 に示した。葉身の長さともども立山の個体群 (TA) の方がニーオルスンの個体群 (HA) よりも大きな値を示したが、葉身長よりも葉身幅の差が大きく、葉の形を表す長幅比は TA が平均で 1.38 だったのに対して HA は 2.00 であった。すなわち、立山はより円形に近く、ニーオルスはより長楕円形に近い葉であることを示している (Fig. 1)。Nakai (1916) は、次のような葉形態の特徴をあげ、日本のチョウノスケソウ (syn. *Dryas octopetala* L. f. *asiatica* Nakai) を高緯度地域のヨーロッパのチョウノスケソウ (syn. *D. octopetala* L. f. *octopetala*) から区別した：1) 葉が広く、基部が丸

く、先端が楕円形である；2) 葉柄が長い；3) 葉身は広楕円形～楕円形でやや園状である；4) 表面には光沢があり、裏面には白い綿毛があって突出した 5～10 の脈がある。この葉身形に関する記載は、長幅比に関する本研究の結果 (Table 2) および葉身形態についての観察結果 (Fig. 1) と一致している。また、立山の個体群 (TA) の葉身は扁平であり、ニーオルスンの個体群 (HA) の葉身は葉縁が裏側に向かって巻き込まれていた。葉の巻き込みは、気孔が風に直接さらされることを防ぎ、蒸発散量を制限することで耐乾性を高める葉形変化の一つとし



Fig. 1. A sketch of a leaf of *Dryas octopetala* L. var. *asiatica* (Nakai) Nakai, growing at a mid-latitude alpine (Tateyama, left figure), and that of *D. octopetala* L. var. *octopetala*, growing at a High Arctic tundra (Ny-Ålesund, right figure). A vertical line between the leaves shows a 1-cm scale.

Table 2. Comparisons of leaf size (length and width) and shape (length/width ratio) in *Dryas octopetala* between a mid-latitude alpine population (Tateyama, TA) and a High Arctic population (Ny-Ålesund, HA). Values are given as means with standard deviations. Coefficient of variation (CV%) is shown in parenthesis. All variables were significantly different among sites ($P < 0.0001$, Kolmogorov-Smirnov's test)

Site	Tateyama (TA) n = 20	Ny-Ålesund (HA) n = 10
Leaf length (mm)	15.8±2.6 (16.5%)	11.2±1.3 (11.8%)
Leaf width (mm)	11.4±1.5 (12.7%)	5.6±0.5 (9.7%)
Length/width ratio	1.38±0.11 (7.9%)	2.00±0.23 (11.6%)
Leaf area (mm ²)	130.2±36.8 (28.2%)	32.5±8.4 (25.9%)

て考えられている (柴田 1985)。従って、HA の葉の巻き込みは、高緯度地域での乾燥ストレスの強さを反映した現象の一つなのかもしれない。このことを明らかにするためには、葉温あるいは葉面上の飽差 (vapour deficit) 等、個葉スケールにおける環境要因を詳しく調べる必要がある。

両個体群ともに、葉身長よりも葉身幅の方が変動係数が小さかった。葉面積は TA で大きく、平均値で HA の約 4 倍の値を示したが、変動係数は両個体群ともに大きかった。個葉形質は、温度条件や土壌条件および水分条件など様々な要因によって大きな影響を受けることが知られている (Friend and Woodward 1990; Körner 1999)。今後、緯度的傾度に沿った多くの個体群で、葉が置かれている微環境要因の測定と併せて個葉形態を比較検討することで、オクトペタラにおける葉の形態変異を環境に対する適応的側面から説明できるかもしれない。

3. 温帯から寒帯にかけての個葉特性の変異

個葉の乾燥重量 (L-mass)、葉面積 (L-area)、LMA および LNC の 4 形質について、地域間の比較を行った (Fig. 2)。4 つの形質は、それぞれ、地域間で統計的に有意に異なっていた (個葉重量、葉面積及び LMA についてはすべて $P < 0.0001$ ($n = 90$) ; LNC については $P < 0.0001$ ($n = 60$)、Kruskal Wallis test)。個葉重量および葉面積は、中緯度高山帯の立山 (TA) から高緯度寒帯のニールスン (HA) にかけて減少する傾向にあった。特に、葉面積については、立山の個体群 (TA) はその他の個体群に比べて顕著に大きな値を示しており、亜寒帯以北の個体群とは有意に異なっていた (Fig. 2 の上右図)。緯度的傾度に沿ったこれら重量およびサイズの変化パターンは、気象条件 (Table 1) から読みとれる気温の低下と日射量の減少に伴う生育好適期間の短縮の方向性と一致していた。

ところが LMA と LNC についてより詳しく見てみると、中緯度高山帯 (TA) から高緯度地域への変化パターンと、高緯度における亜寒帯高山帯

(SA) から寒帯 (HA) までの変化パターンは明らかに異なっている。TA では高緯度地域に比べ、顕著に LMA 値が低く (Fig. 2 の下左図)、LNC 値の高い (Fig. 2 の下右図) 大きなサイズの葉が生産されていた。一方で、SA から HA にかけての高緯度地域においては、緯度が増すにつれて LNC 値が増加し、LMA 値は SA から AL にかけて減少する傾向が見られた。

これは、年間の生育好適期間の違い以上に、気候帯に関連した環境条件の違いが関与していると思われる (後述)。以上のことから、両変種の個葉形態変異は、単に生育好適期間の長さだけで説明するのは難しいようである。一方で LMA (X) と LNC (Y) の関係を見ると、両者には地域間で高い負の相関関係が見出された ($Y = -0.21 X + 4.6$, $r^2 = 0.86$, $P = 0.02$) (Fig. 3)。同様の関係は、様々なバイオームに渡る種間比較でも見出されている (Reich 1993)。

各調査地における気象条件を総合的に評価する目的で、6 月から 8 月までの夏期生育期間における気温、日射量および降水量の各変数を用いて主成分分析を行った。その結果、第一主成分 (PC 1) の固有値 (Eigenvalue) は 0.734、第二主成分 (PC 2) の固有値は 0.07 となり、これらの主成分のみで各調査地間における気象条件のパラッキを 99.9% 説明した (Table 3)。PC 1 には降水量が、PC 2 には気温が、それぞれ大きく寄与していた (Table 3)。これら PC 1 および PC 2 の各調査地におけるスコア値と各個葉形質値との関係を順位相関係数 (r_s) を算出して解析した (Table 4)。PC 1 と LMA との間には統計的に有意な負の相関関係が検出され ($r_s = -0.61$, $P < 0.0001$, $n = 90$)、一方 LNC との間には正の相関関係が検出された ($r_s = 0.54$, $P < 0.0001$, $n = 60$)。しかしながら、PC 2 と両個葉特性との間には統計的に有意な関係は検出されなかった (LMA, $r_s = -0.01$, $P = 0.96$, $n = 90$; LNC, $r_s = 0.12$, $P = 0.90$, $n = 60$)。これらの結果は、LMA と LNC が温度条件よりも水分条件によって大きな影響を受け

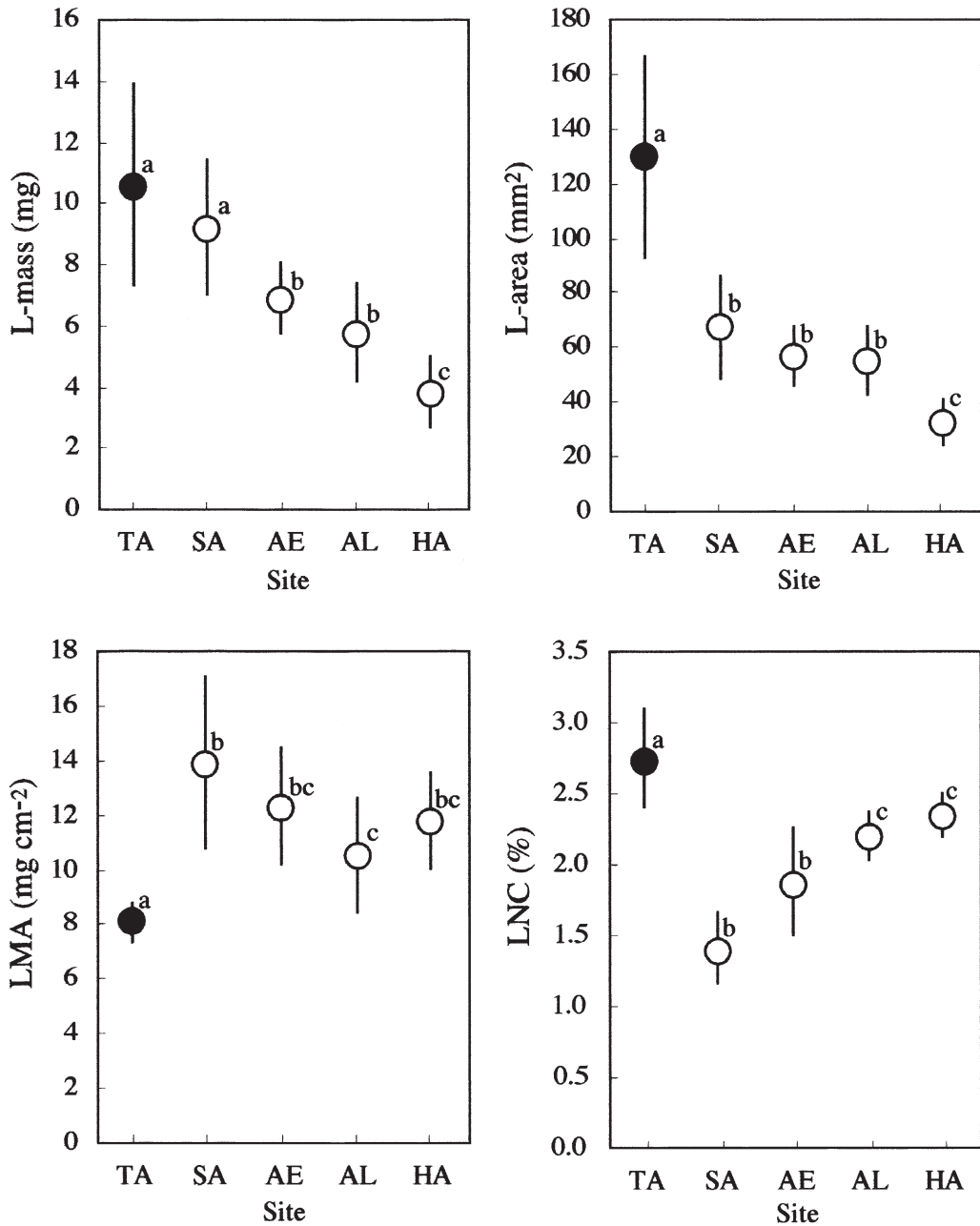


Fig. 2. Comparisons of leaf traits of *Dryas octopetala* among five populations: TA, mid-latitude alpine at Tateyama; SA, subarctic subalpine at Abisko; AE, subarctic alpine fellfield with early snowmelt at Latnjajaure; HA, high arctic at Ny-Ålesund. Circles are shown as means (closed circles, TA; open circles, SA, AE, AL and HA) with standard deviations (vertical lines). L-mass, individual leaf dry mass (left top); L-area, individual leaf area (right top); LMA, leaf dry mass per area (left bottom); LNC, leaf nitrogen concentration (right bottom). Sample size of each population is twenty in L-mass, L-area and LMA except for HA (n = 10), and ten in LNC except for TA (n = 20). Different letters on the circles show significant differences at P < 0.05 level (Steel-Dwass test).

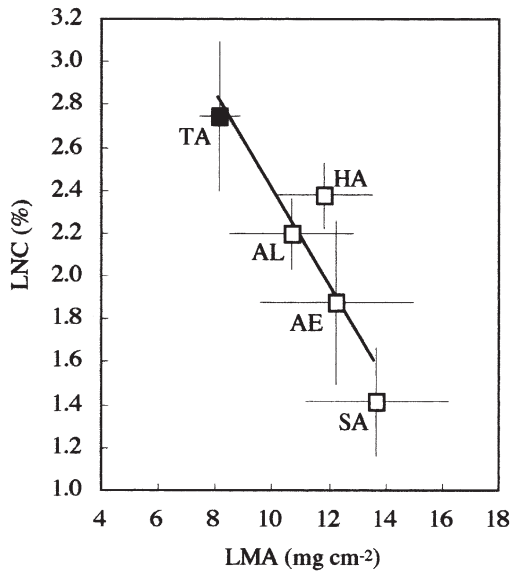


Fig. 3. The relationship between LMA (leaf dry mass per area) and LNC (leaf nitrogen concentration). Squares are shown as means of each population (see Fig. 2 for sample size of each leaf trait). Vertical and horizontal lines show standard deviations of LNC and those of LMA, respectively. A negative correlation between LMA and LNC was found ($r = -0.93$, $P = 0.02$, $n = 5$). Refer Table 1 for abbreviations in this figure.

ていることを示唆している。個葉重量 (L-mass) および葉面積 (L-area) については、いずれも PC 1 および PC 2 との間に有意な相関関係が検出されたが、葉重量に関しては PC 1 よりも PC 2 との間により強い関係が見られ (Table 4)、温度条件による影響をより強く受けていることが示唆された。以上のように、LMA と LNC は個葉重量および葉面積とは異なり、水分条件による影響をより受けやすい特性であることが考えられた。

LMA は生育環境の水分条件に影響され、乾燥ストレスが強まると LMA が増加することが知られている (Woodward 1983; Friend and Woodward 1990; Körner 1999; Niinemets 2001)。これは、植物が乾燥ストレスにさらされると、葉の細胞内における膨圧や水の浸透性が変化し、葉の体積当たりの重量が増え、その結果として LMA が増加するためと考えられている (Niinemets 2001)。オクトペターラの LMA については、気温や日射量から予想される生育最適期間の長短よりも生育期間中の水利用効率の違いの方がより大きな影響を及ぼしている可能性が高い。立山個体群 (TA) で LMA 値が顕著に低かったのは湿潤な気候帯の影響、亜寒帯亜高山帯のアビスコ個体群 (SA) で LMA 値がもっと

Table 3. Eigenvectors for three climate variables during the summer seasons on each of the first two principal components (PC 1 and PC 2)

	PC 1	PC 2
Temperature	0.273	-0.933
Global radiation	0.127	-0.207
Precipitation	0.954	0.295
Variance explained (cumulative%)	91.0	99.9

Table 4. Spearman rank correlation coefficients (r_s) between scores of study sites in PC 1 and PC 2 and leaf traits. L-mass, individual leaf dry mass; L-area, individual leaf area; LMA, leaf dry mass per area; LNC, leaf nitrogen concentration

	PC 1	PC 2
L-mass (n = 90)	0.33**	-0.70***
L-area (n = 90)	0.61***	-0.58***
LMA (n = 90)	-0.61***	-0.01 ^{ns}
LNC (n = 60)	0.54***	0.12 ^{ns}

** $P < 0.0001$; *** $P < 0.01$; ns, non-significant.

も高かったのは乾燥した気候帯による影響と考えられる。しかし、最も降水量が少なかった寒帯のニールスン個体群 (HA) においては、SA よりも低い LMA 値を示しており (Fig. 2 及び Fig. 3)、各調査地の降水量だけでは十分な説明が出来ない。寒帯の HA では、気温が低く日射量が少ないため蒸発散量が少ないこと、土壤に凍土層があること、および周辺の氷河やフィヨルドから水蒸気が運ばれやすいことなどを考慮すると、亜寒帯地域に比べて必ずしも水利用効率が低くないケースも考えられる。各調査個体群における本植物の水利用効率を把握するためには、降水量だけでは不十分であり、葉内の水ポテンシャルに影響を及ぼす要因、すなわち葉温や地温、湿度および土壤水分量など、葉の置かれている空間スケールに見合った環境因子を測定して評価する必要があるだろう。いずれにせよ、各調査地に生育している本植物・オクトペターラについて、水分ストレスの程度を明らかにすることが今後の課題である。

オクトペターラは中緯度高山帯の日本では落葉性 (清水 1982)、亜寒帯のスウェーデンでは半常緑性 (Jonasson 1989)、寒帯のスパールバル諸島では常緑性 (Rønning 1996) とされている。LMA と LNC

の関係 (Fig. 3) からは、中緯度高山帯の落葉性個体群 (TA) から亜寒帯の半常緑性個体群 (AL, AE および SA) までは直線的に LMA が増加して LNC が減少する傾向にあるが、寒帯の個体群 (HA) に関しては常緑性から期待される高い LMA 値を示しておらず、また LNC 値が亜寒帯個体群よりも高い値を示している。このパターンは、生育期間の減少に伴う個葉特性の応答様式から考えれば (Kudo 1992, 1996; Kudo et al. 2001)、落葉的な葉の性質への変異とも解釈可能であり、常緑性とされる報告 (Rønning 1996) とは矛盾する。なぜこのような結果となったかについては現在のところ不明である。高山帯の3つの個体群 (TA, AE および AL) は LMA-LNC の回帰直線上にほぼプロットされているが、亜高山帯の亜寒帯個体群 (SA) と低標高帯の寒帯個体群 (HA) については回帰直線からやや離れたところにプロットされている。緯度的環境傾度に沿った生育好適期間の長短だけでなく、前述した水分条件に加えて標高傾度に沿った微環境条件の違いが関係しているかもしれない。

温帯、亜寒帯、寒帯といった気候帯間には、生育好適期間の長短や太陽エネルギー量の違いだけでなく、利用可能な栄養塩類や水分条件など様々な環境要因の違いが存在する。それにもかかわらず、LMA-LNC の密接な負の相関関係 (Fig. 3) は、環境要因の複合的な選択圧に対する個葉特性の変化パターンが生理的なトレード・オフに強い制約を受けていることを示唆していると思われる (Reich 1993)。

謝 辞

国立極地研究所の神田啓史博士には、北極・スバル諸島ニーオルスンの調査において様々な便宜を図って頂きました。また、本稿をまとめるにあたり、環境科学技術研究所の鈴木静男博士には、有益なコメントを頂きました。ここに感謝の意を表します。本研究の一部は、文部科学省の科学研究費補助金 (No. 13740438 及び No. 13440226) による援助を受けて行いました。

引用文献

Castro-Dies, P., Puyravaud, J. P. and Cornelissen, J. H. 2000. Leaf structure and anatomy as related to leaf mass per area variation in seedlings of a wide range of woody plant species and types. *Oecologia* **124**: 476-486.

Chabot, B. F. and Hicks, D. J. 1982. The ecology of leaf life spans. *Ann. Rev. Ecol. System.* **13**: 229-259.

Field, C. and Mooney, H. A. 1986. The photosynthesis-

nitrogen relationship in wild plants. Givnish, T. J. (ed.). *On the economy of plant form and function*, pp. 25-55. Cambridge University Press, Cambridge.

- Friend, A. D. and Woodward, F. I. 1990. Evolutionary and ecophysiological responses of mountain plants to the growing season environment. *Adv. Ecol. Res.* **20**: 59-124.
- Hultén, E. 1968. *Flora of Alaska and neighboring territories*. p. 630. Stanford University Press, Stanford.
- Jonasson, S. 1989. Implications of leaf longevity, leaf nutrient re-absorption and translocation for the resource economy of five evergreen plant species. *Oikos* **56**: 121-131.
- Kikuzawa, K. and Kudo, G. 1995. Effects of the length of the snow-free period on leaf longevity in alpine shrubs: a cost-benefit model. *Oikos* **73**: 214-220.
- Körner, Ch. 1989. The nutrient status of plants from high altitudes. *Oecologia* **81**: 379-391.
- Körner, Ch. 1999. *Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems*. 338 pp. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- Kudo, G. 1992. Effect of snow-free duration on leaf life-span of four alpine plant species. *Can. J. Bot.* **70**: 1684-1688.
- Kudo, G. 1995. Leaf traits and shoot performance of an evergreen shrub, *Ledum palustre* ssp. *decumbens*, in accordance with latitudinal change. *Can. J. Bot.* **73**: 1451-1456.
- Kudo, G. 1996. Intraspecific variation of leaf traits in several deciduous species in relation to length of growing season. *Ècoscience* **3**: 483-489.
- Kudo, G., Nordenhäll, U. and Molau, U. 1999. Effects of snowmelt timing on leaf traits, leaf production, and shoot growth of alpine plants: comparisons along a snowmelt gradient in northern Sweden. *Ècoscience* **6**: 439-450.
- Kudo, G., Molau, U. and Wada, N. 2001. Leaf-trait variation of tundra plants along a climatic gradient: an integration of responses in evergreen and deciduous species. *Arc. Antarct. Alp. Res.* **33**: 181-190.
- McGraw, J. B. and Antonovics, J. A. 1983. Experimental ecology of *Dryas octopetala* ecotypes. I. Ecotypic differentiation and life-cycle

- stages of selection. *J. Ecol.* **71** : 879–897.
- Nakai, T. 1916. *Flora Sylvatica Coreana VII.* (Rosaceae). *Bot. Mag. Tokyo* **30** : 217–242.
- Niinemets, U. 2001. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology* **82** : 453–469.
- Reich, P. B. 1993. Reconciling apparent discrepancies among studies relating life-span, structure and function of leaves in contrasting plant life forms and climates : ‘the blind men and the elephant retold’. *Funct. Ecol.* **7** : 721–725.
- Rønning, O. I. 1996. *The flora of Svalbard.* pp.66–67. Norwegian Polar Institute, Oslo.
- 柴田 治. 1985. 高地植物学. pp. 148–153. 内田老鶴圃, 東京.
- 清水建美. 1982. 原色新日本高山植物図鑑 (I). p. 227. 保育社, 大阪.
- 高橋英樹. 2000. 極地植物と高山植物の類縁関係 : ユーラシア東部と北米を中心にして. 工藤岳(編). 高山植物の自然史—お花畑の生態学—, pp. 21–36. 北海道大学図書刊行会, 札幌.
- Taguchi, Y. and Wada, N. 2001. Variations of leaf traits of an alpine shrub *Sieversia pentapetala* along an altitudinal gradient and under a simulated environmental change. *Polar Biosci.* **14** : 79–87.
- Wada, N. 1999. Factors affecting the seed-setting success of *Dryas octopetala* in front of Brøggerbreen (Brøgger Glacier) in the high Arctic, Ny-Ålesund, Svalbard. *Polar Res.* **18** : 261–268.
- Woodward, F. I. 1983. The significance of interspecific differences in specific leaf area to the growth of selected herbaceous species from different altitudes. *New Phytol.* **95** : 313–323.

(Received April 5, 2003 ; accepted May 6, 2003)