

## 富士山山地帯に生育する常緑広葉樹ソヨゴの冬季の光合成特性と光阻害回避

山崎淳也<sup>1</sup>・木村一也<sup>1</sup>・丸田恵美子<sup>1</sup>・中野隆志<sup>2</sup>

(2013 年 9 月 30 日受付 2013 年 12 月 2 日受理)

Winter photosynthesis and photoprotection of *Ilex pedunculosa* growing in the mountain region on Mt. FujiJUN-YA YAMAZAKI<sup>1</sup>, KAZUYA KIMURA<sup>1</sup>, EMIKO MARUTA<sup>1</sup>, TAKASHI NAKANO<sup>2</sup>

## 要 旨

比較的低地の落葉広葉樹林の林床に生育する常緑広葉樹では、夏季は落葉広葉樹による被陰により光合成を十分に行えないため、冬季の光合成生産が生長や生存に重要であるといわれている。常緑広葉樹ソヨゴの一部は低地帯だけでなく、1000 m 以上の山地帯におけるアカマツ林などの林床で、落葉広葉樹と混交して生育している。このような場所では厳冬期に光合成生産はほとんど望めず、山地帯林床性常緑広葉樹は光合成を行える時期が非常に限られることが予測される。そこで、山地帯に生育するソヨゴが、どの時期に光合成を行い、また、冬季の低温・光ストレスに対し、どのように対処しているのかを検討した。秋季には林縁・林床ともに、日中高い光合成速度を示していたが、冬季にはほとんど光合成を行っていなかった。一方、光化学系Ⅱ活性の指標である Fv/Fm 値は秋季に林縁・林床ともに低下していたものの、暗所、10℃の条件下で約 10 時間処理した後に再び測定すると Fv/Fm 値は上昇し、系Ⅱ活性の回復を示した。冬季には両地点において Fv/Fm 値は 0.2 まで下がり、回復実験においても林縁では Fv/Fm 値の回復が全く見られなかったことから、系Ⅱの D1 タンパク質が光ストレスにより分解したものと考えられる。しかし、林床では林縁よりも Fv/Fm の急速な回復がみられたことから、D1 タンパク質の分解ではなく、系Ⅱ反応中心タンパク質のリン酸化によって系Ⅱが不活性化され、過剰な光エネルギー吸収を抑え越冬していることが示唆された。また冬季においては、林縁・林床ともにキサントフィルサイクルによる熱放散が過剰なエネルギーを処理するために有効であるが、特に 11 月には林床でアンテラキサナンチンとゼアキサナンチンの比が著しく高かった。これらの結果から、山地帯の林縁と林床に生育するソヨゴの冬季の光阻害回避システムは異なることが示唆された。

キーワード：富士山、光阻害、熱放散、光合成、キサントフィルサイクル

## 序 論

温帯に生育する常緑広葉樹は、低温のため光合成生産が十分に行われない冬季にも葉を付けている。常緑広葉樹のうち特に照葉樹の主な分布域は、冬温暖なヒマラヤの南斜面から中国の南西部、台湾の山地を通して日本の南西部、韓国南部に至る東アジアのモンスーン気候帯であり、最寒月平均気温が -1℃の地域に北限をもつといわれている（大沢 1993）。日本では九州、四国、中国地方などの南西部、関東の平地部、低山地にみられ、東北地方まで分布する種もあるが、寒さの厳しい内陸部には生育せず、比較的暖かい沿岸付近に限られている（大沢 1993）。しかし、一部例外もあり、日本の常緑広葉樹の中には山地帯や亜高山帯、高山帯など、高標高の寒冷地に生育するものがある。ソヨゴ (*Ilex pedunculosa*) やアセビ (*Pieris japonica*) は山地帯に、ハクサンシャクナゲ (*Rhododendron brachycarpum*) やキバナシャクナゲ (*Rhododendron aureum*)、コケモモ (*Vaccinium vitis-idaea*) などのツツジ科の植物は亜高山帯や高山帯に生育し

ている。

光は光合成を行うために必須な要因であるが、過剰な光は葉に損傷を与える (Osmond 1997; Demmig-Adams and Adams 2006)。光合成は、光化学反応系と炭酸固定系の 2 つの反応系から成り立っている。光化学反応系は光エネルギーが化学エネルギーに変換される物理化学的な過程であるため温度に依存しないが、炭酸固定系は多数の酵素反応により進行するため、低温下では活性が低下する。そのため、低温条件下で強光にさらされると、光化学系では光エネルギーの吸収に伴い、電子が多量に生成される一方で、炭酸固定系でそれらが消費できないため、電子伝達系内が過還元状態になり、行き場を失った過剰な電子は分子状酸素を還元し、活性酸素を生成する (Asada 1999; Öquist and Huner 2003)。活性酸素は反応性が非常に高く、光化学系Ⅱタンパク質の破壊 (Ottander et al. 1995; Yamazaki et al. 2003, 2007) や、光化学系Ⅰの不可逆的な破壊をおこし (Sonoike 1998)、光合成活性の低下、すなわち光阻害を引き起こす。

1 東邦大学理学部

2 山梨県環境科学研究所

Corresponding author : Jun-ya YAMAZAKI

E-mail : junya@bio.sci.toho-u.ac.jp

光合成電子伝達系が正常に機能している場合、たとえ系内を多量の電子が流れたとしてもカルビン・ベンソン回路や water-water サイクル、循環型電子伝達系などにより適切に処理される (Asada 1999)。しかし、冬季の低温下で酵素活性が低下している場合は、過剰なエネルギーは主として熱として放散される (Demmig-Adams 1990)。熱放散は光化学系Ⅱに結合するキサントフィルの可逆的な変換、すなわちキサントフィルサイクルがはたらくことで起きる (Demmig-Adams 1990)。キサントフィルサイクルは、キサントフィルの一種であるジオラキサンチンが、電子伝達に伴うチラコイド膜内腔の酸性化による脱エポキシ化によりゼアキサンチンに変換され、光化学系Ⅱ内でのエネルギー伝達効率を低下させ、過剰なエネルギーを熱として放散するものである。

高山帯・亜高山帯の常緑針葉樹では、冬季に光合成活性を停止させることが報告されている (Ottander et al. 1995; 丸田・中野 1999; Yamazaki et al. 2003, 2007)。一方、高山帯に生育する矮性低木のキバナシャクナゲやコケモモは、樹高が低いため、冬季は積雪の下で過し、低温・光ストレスを回避している (来間 2008)。また、亜高山帯に生育するハクサンシャクナゲは、葉を筒状に丸め、葉からの蒸散を防いだり、強光から保護することで冬季ストレスの作用を軽減しているものの、これらのストレスの影響により葉の寿命が約 1 年と短くなっていると考えられている (山崎ら 2011)。こうした高山帯や亜高山帯における研究は少ないながらもなされているが、中間の地点である山地帯において、ソヨゴやアセビなどの植物が山地帯にまで生育地を拡げるため、どのように生理的メカニズムを変動させ、厳冬期を過ごすのか、という問題についてはほとんど検討されていない。そこで、本研究では山地帯における常緑広葉樹ソヨゴの光合成能力の季節変化を調べ、冬季山地帯における光合成機能の調節メカニズムを検討することを目的とした。

## 材料と方法

### 1. 材料と調査地

本研究で使用したモチノキ科モチノキ属ソヨゴ (*Ilex pedunculosa*) は山梨県環境科学研究所内 (35° 27' N, 138° 45' E, 標高 1030 m) のアカマツ林に生育するものである。調査地において、林冠層はアカマツ、亜林冠層はソヨゴや落葉広葉樹であるミズナラ・コナラなどが混在し、低木層は主にソヨゴが優占している (大塚ら 2003)。冬季の光環境の違いによる光合成機能への影響を明らかにするため、明るい場所としてアカマツ林の南西側が開けた「林縁」と、暗い場所としてアカマツ林の「林床」の 2 地点を設けた。その中で樹高 2 ~ 4 m、胸高直径 10 cm 程度の若木を林縁・林床ともに 3 本ずつ任意に選び、2011 年に展開した葉を用いて、2011 年 10 月から 2012 年 8 月までは毎月測定を行った。ソヨゴの新葉は 6 月頃に開葉し始めるため、2011 年 10 月から 2012 年 5 月までを当年葉、それ以降は 1 年葉とした。

### 2. 気温の測定

林縁と林床のそれぞれの地点にサーモレコーダー (RS-13; ESPEC 社) を用いて気温の測定を行った。センサーの部分はシェルターで遮光して約 1.2 m の高さに設置し、10 分間隔で 2011 年 10 月 3 日から 2012 年 11 月 8 日まで記録した。

### 3. 光合成有効光量子束密度の測定

林縁と林床のそれぞれの地点において、高木などの幹による局所的な被陰の影響がほとんどない位置に光量子センサー (MQ-200; apogee 社) を水平に設置し、光合成有効光量子束密度 (Photosynthetically Photon Flux Density; PPFD) を 2011 年 10 月 3 日から 2012 年 11 月 8 日まで、データロガー (DL6; Delta-T Devices) に 10 分間隔で記録した。

### 4. 光合成速度の測定

光 - 光合成曲線は、携帯型光合成蒸散測定装置 (LI-6400; LI-COR 社) を使用し、野外の生木を対象に 2011 年 11 月 4 日と 2012 年 1 月 24 日に午前 10 時から午後 2 時まで測定を行った。CO<sub>2</sub> 濃度は大気中の CO<sub>2</sub> 濃度に近い 370 μmol mol<sup>-1</sup> に設定した。測定開始前に光阻害を起こさない 800 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> の光強度で安定するまで LED 光源 (6400-02 B; LI-COR 社) から照射を行った後、光強度を、林縁においては 1500 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> から 0 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> へ、林床においては 1200 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> から 0 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> へと 11 段階に変化させ、1 回ずつ 5 サンプルの測定を行った。その際、LED 照射装置内の温度は 11 月が約 18 °C、1 月は 2 - 10 °C に保ち、VPD は 1.5 kPa 以下となるようにした。得られた値を Johnson and Thornley (1984) の式で回帰させ、最大光合成速度 ( $A_{\max}$ ) を算出した。

### 5. クロロフィル蛍光による光化学系Ⅱ活性測定

光化学系Ⅱ (系Ⅱ) 活性の指標となる Fv/Fm の季節変化をパルス変調型クロロフィル蛍光測定装置 (MINI-PAM; Walz) を用いて、2011 年 10 月から 2012 年 8 月までのほぼ毎月 1 回、夜明け前に測定を行った。さらに回復実験として、Fv/Fm の測定で用いたサンプルを採取し、10 °C・暗所の条件で 10 時間処理し実験室内で再び Fv/Fm をパルス変調型クロロフィル蛍光測定装置 (PAM-2100; Walz) を用いて、2011 年 10 月から 2012 年 8 月までのほぼ毎月 1 回室温で測定を行った。

電子伝達速度 ( $ETR$ ) の光応答曲線は PAM-2100 を用い、作用光の光強度を 0 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> から 1500 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> まで変化させて、それぞれの光強度で系Ⅱを通る電子伝達系の実効量子収率 (Yield) を求めたのち、次式により  $ETR$  を求めた。

$$ETR = Yield \times PPFD \times 0.5$$

ここで、係数の 0.5 は、葉に吸収された光のうち、系Ⅱに分配される光エネルギーの割合を示す。得られた  $ETR$  を Eilers and Peeters (1988) の式で回帰し、最大電子伝

達速度 ( $ETR_{max}$ ) を算出した。

## 6. 光合成色素の定量

Fv/Fm の測定後、葉を即座にコルクボーラー (直径 0.6 cm) で打ち抜き、使用するまで  $-80^{\circ}\text{C}$  に設定したディープフリーザーで保存した。高速液体クロマトグラフィー (HPLC) を用いてクロロフィルとカロテノイドの定量を行った。葉片をよく冷やした乳鉢に入れ、少量のケイ砂と 85 % (v/v) アセトンを加えてよくすりつぶした後、 $4^{\circ}\text{C}$ 、 $8000 \times g$  で 10 分間遠心分離を行った。上清を別の試験管に移し、沈殿に 100 % アセトンを加えてよく攪拌した後、再び同じ条件で遠心分離を行い、上清を 1 回目の遠心で得た上清と混合し、ミレックスフィルター (Millipore) でろ過して、抽出液とした。Waters 600 型マルチソルベントシステムを用い、流速は  $1.2 \text{ ml/min}$ 、カラム内温度は  $20^{\circ}\text{C}$  に設定した。また、Waters 2487 型検出器を使用し、検出波長を  $440 \text{ nm}$  に設定した。溶出プロフィールは、CDS Lite を介してコンピューターに記録し、各ピークの面積を算出させ、検量線をもとに各ピークの面積から色素を定量した。検量線作成に用いたクロロフィル a、クロロフィル b、 $\beta$  カロテンは和光純薬 (大阪) から、ルテインはシグマ・アルドリッチ社 (アメリカ) から、キサントフィルサイクル色素であるピオラキサナンチン (V)、アンテラキサナンチン (A)、ゼアキサナンチン (Z) は DHI 社 (デン

マーク) から購入した。キサントフィルサイクルには V・A・Z の 3 種類の色素が関与し (Yamamoto et al. 1962)、脱エポキシ化状態 ( $DPS=[A+Z]/[V+A+Z]$ ) が熱放散の指標として用いられ、DPS 値が高いほど熱放散を行っていることを示す。

## 7. 統計解析

夜明け前の Fv/Fm では各月の林縁と林床の比較を、Fv/Fm の回復実験では実験前と後の結果を、Wilcoxon の順位検定を用い、 $P < 0.05$  を有意水準として検定を行った。 $A_{max}$ 、 $ETR_{max}$ 、色素の季節間の検定については、林縁・林床それぞれにおいて、2011 年 11 月と 2012 年 2 月の結果を Scheffe 法による多重比較を用い、 $P < 0.05$  を有意水準とし検定を行った。

## 結果

2011 年 10 月から 2012 年 11 月までの気温は、林縁と林床では差がほとんどなく、11 月中旬から 4 月初旬までは夜間に  $0^{\circ}\text{C}$  以下まで低下し、2 月に最低気温 ( $-14^{\circ}\text{C}$ ) を記録した (図 1 A, B)。同期間の光合成有効光量子束密度 (PPFD) は、林縁においては、太陽高度の低い 12 月中旬から 1 月上旬に最も弱光となり、6~7 月に最高となったが、林床においては、2012 年 6 月から 11 月まで、継続して低い光量であった (図 1 C, D)。これは、落葉広

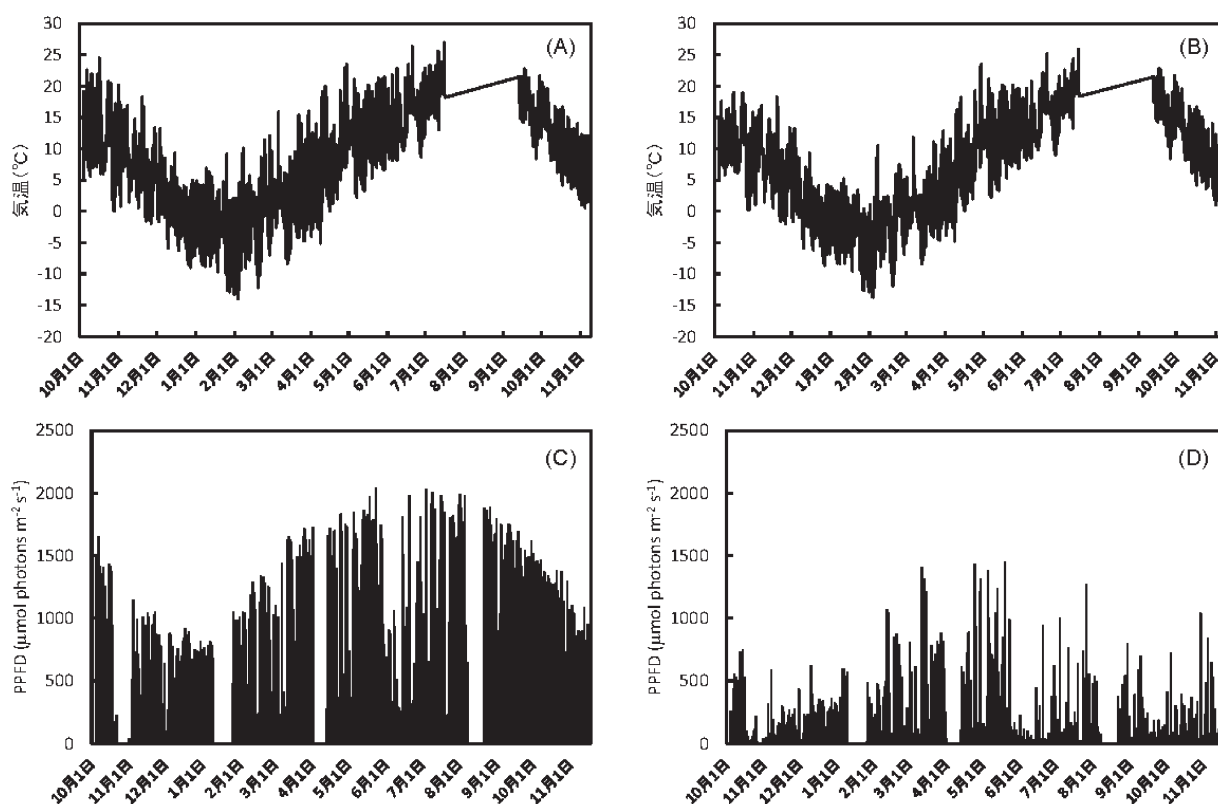


図 1 気温と光合成有効光量子束密度 (PPFD) の季節変化

2011 年 10 月から 2012 年 11 月までの林縁と林床の気温と PPFD の季節変化を示す。(A) 林縁の気温変化、(B) 林床の気温変化、(C) 林縁の PPFD、(D) 林床の PPFD。

葉樹の開葉によって林床では光が遮られたためであるが、陽斑による不規則な強光に短時間さらされることがあった。良く晴れた11月4日と1月24日に測定を行い、測定日における気温の日変化には、林縁と林床の間で違いはみられなかった(図2A, B)。一方、日最大PPFDは、林床は林縁の40%程度、11月と1月の間で違いはなかった(図2A, B)。したがって、林縁における1月のソヨゴは良く晴れた日には、低温下で直達光にさらされていることが示された(図2A)。

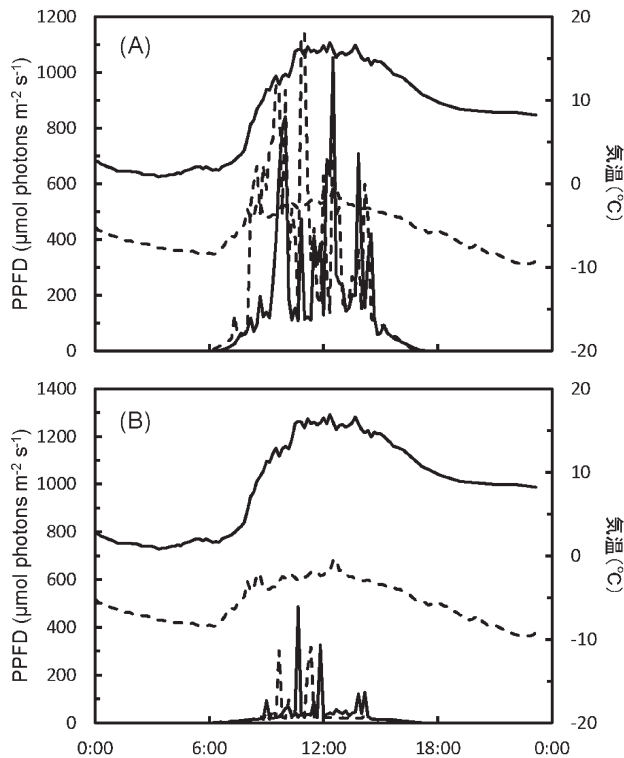


図2 気温とPPFDの日変化

林縁(A)と林床(B)における良く晴れた日の気温とPPFDの日変化を示す。実線は11月4日、破線は1月24日のデータである。

最大光合成速度( $A_{\max}$ )は、林縁・林床ともに冬季に著しい低下がみられた(図3A)。また11月には林縁の $A_{\max}$ は林床よりも約1.7倍高かったが、1月はどちらもほぼ $1 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 程度で、11月の10–20%程度に低下して、ほとんど光合成をしていなかった(図3A)。一方、最大電子伝達速度( $ETR_{\max}$ )は $A_{\max}$ と似た挙動を示したものの、1月でも11月の25–30%程度を維持していた(図3B)。

Fv/Fmで示される光化学系IIの活性の夜明け直前の値は、林縁では2011年10月の時点ですでにその値が0.6以下となっていたが、林床では10月にはまだ約0.8の値を維持し、11月から低下し始めた(図4)。12月には林縁ではFv/Fm値は0.2程度まで低下し、林床でも0.4程度に低下した。その後1月～3月上旬にかけて林縁と林床

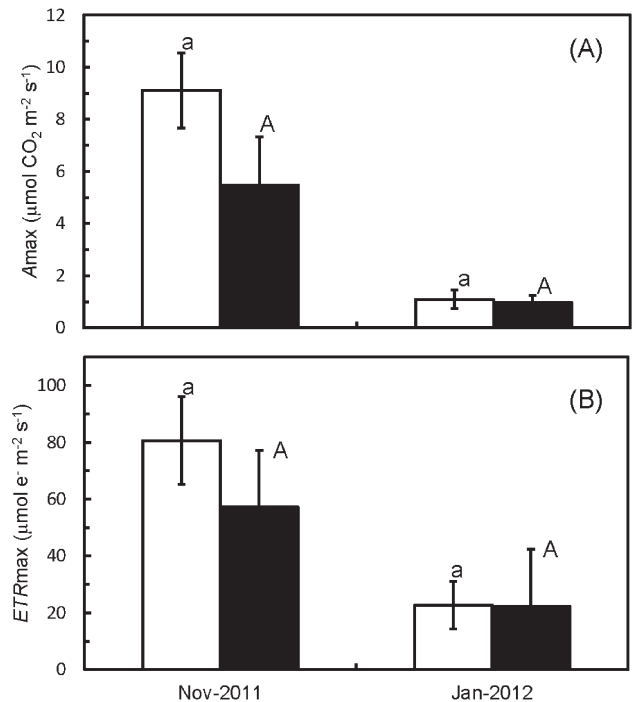


図3 11月と1月における最大光合成速度と電子伝達速度の比較  
良く晴れた11月4日と1月24日における最大光合成速度( $A_{\max}$ )と最大電子伝達速度( $ETR_{\max}$ )を示す。(A) 最大光合成速度、(B) 最大電子伝達速度。白は林縁、黒は林床を、バーは標準偏差( $n=6-7$ )を示す。異なる文字のアルファベットは多重比較による有意差( $P < 0.05$ )があることを示す。ただし、林縁(a・b)と、林床(A・B)はそれぞれの地点内での比較である。

ともに0.2まで低下していた。林床では3月中旬に急激な回復がみられたのに対し、林縁では3月から5月にかけて徐々に回復していった(図4)。

林縁・林床ともに12月までは、葉を暗所、 $10^\circ\text{C}$ の条件

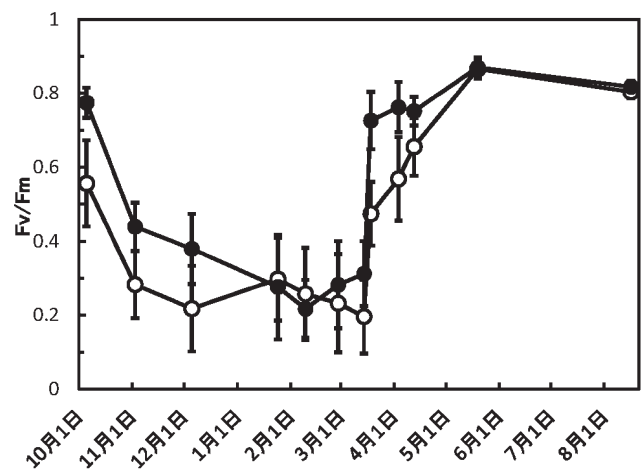
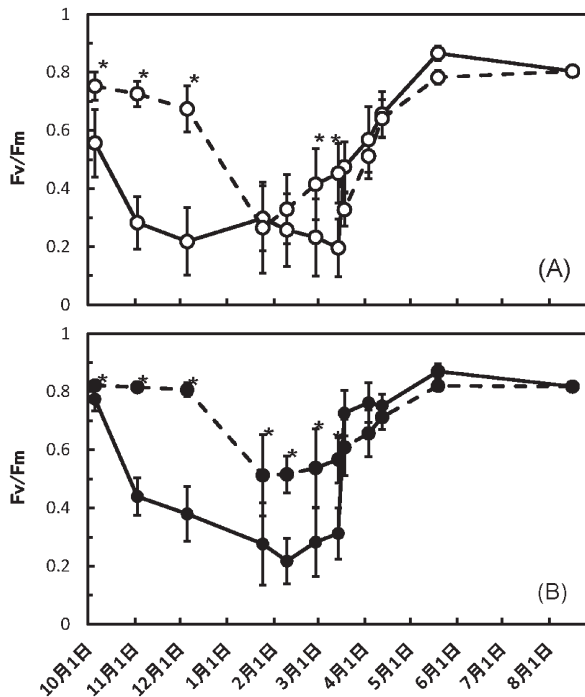


図4 系II活性(Fv/Fm)の季節変化

林縁と林床におけるFv/Fmの季節変化を示す。○は林縁、●は林床を、バーは標準偏差( $n=10$ )を示す。




 図5 系Ⅱ活性 ( $F_v/F_m$ ) の回復実験の結果

$F_v/F_m$  の夜明け前の測定 (実線) と、回復実験後の値 (破線) を示す。○は林縁、●は林床を、バーは標準偏差 ( $n=10$ ) を示す。Wilcoxon の順位検定を用いて回復前と回復後の有意差を  $P < 0.05$  を有意水準として求めた。有意差のある場合は、\*で示す。

下におくことで  $F_v/F_m$  は統計的に有意な回復がみられた (図5)。また林床では、1 - 3月も統計的に有意な回復を示すのに対し (図5B)、林縁で1月上旬から2月下旬に採取したサンプルでは統計的に有意な回復はみられなかった (図5A)。

クロロフィル量は11月と1月で変化は見られなかった (図6A)。また、クロロフィル  $a/b$  比も変化はみられなかった (図6B)。キサントフィルサイクル色素の総量は、林縁では冬季に増加していたが、林床では量的変化はほとんどみられなかった (図6C)。脱エポキシ化状態 (DPS) の値は林縁で冬季に上昇したが、林床ではほとんど変化はみられなかった (図6D)。アンテラキサニンとゼアキサニンの比を11月と2月で比べたところ、林床において11月にこの比が著しく高い値を示した (図6E)。

### 考 察

冬季も比較的暖かい暖温帯では、常緑広葉樹は冬季でも光合成を行うことが報告されているが (Oberhuber and Bauer 1991; Logan et al. 1998; Verhoeven et al. 1999; Yamazaki et al. 2011)、寒帯や高山帯、亜高山帯の常緑樹木は冬季にほとんど光合成をしていない (Ottander et al. 1995; Ebbert et al. 2005; Yamazaki et al. 2003, 2007)。本研究においても山地帯のソゴは林縁・林床ともに厳冬期はほとんど光合成を行っていない (図3A)。温度に依存しない電子伝達系における光合成電子伝達速度は厳冬

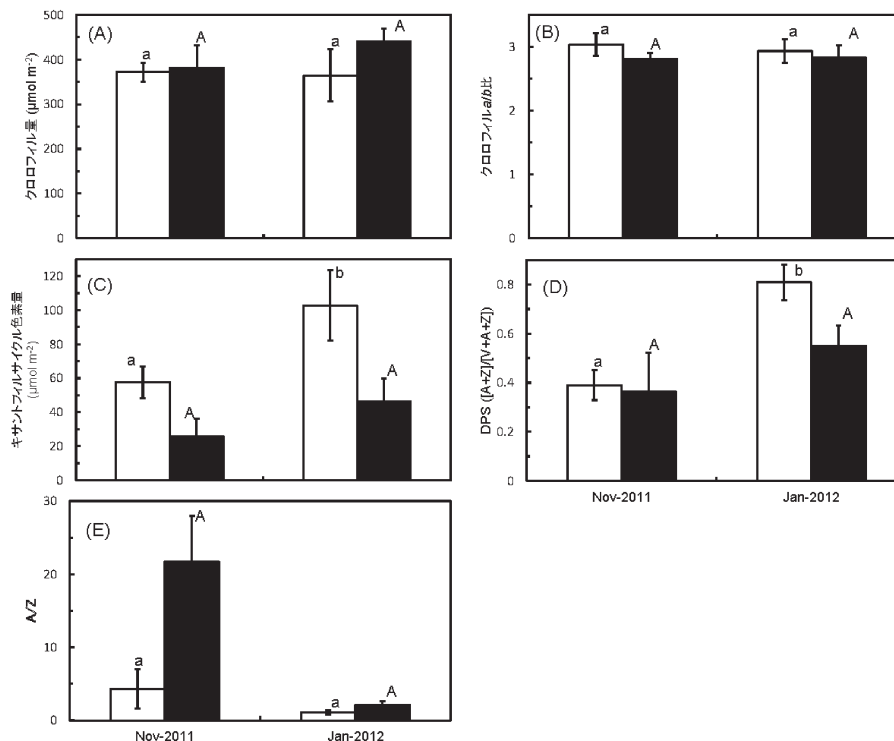


図6 色素量の季節変化

葉面積当たりのクロロフィル量 (A)、クロロフィル  $a/b$  比 (B)、キサントフィル総量 (C)、DPS (D)、A/Z 比 (E) を示す。白は林縁、黒は林床の値を、バーは標準偏差 ( $n=4$ ) を示す。異なる文字のアルファベットは多重比較による有意差 ( $P < 0.05$ ) があることを示す。ただし、林縁 (a・b) と、林床 (A・B) はそれぞれの地点内での比較である。

期の1月においても活性は残っていたことから(図3B), 低温のため, 酵素反応が主体となる炭酸固定系が光合成の律速要因となり, 光合成反応が抑制されていたと考えられる。

林縁での1月の光強度は, 光合成を十分に行っていた11月と同程度であった(図2A)。しかし, 林縁におけるFv/Fm値の回復実験では系II活性の回復がみられない(図5A)。一方林床では, 厳冬期の葉でも10℃の条件であれば系II活性がある程度回復することが示された(図5B)。林縁と林床では気温差がほとんどないので(図2), 林縁では低温下で強光を受けたことにより, 吸収した光エネルギーを光化学系や熱放散で処理する能力を上回った結果, 活性酸素の生成により系II反応中心タンパク質であるD1タンパク質の分解が引き起こされたと考えられる(Mulkey and Pearcy 1992; Kitao et al. 2000)。D1タンパク質の分解が原因でFv/Fm値が低下している場合, その活性が回復するまでにある程度の時間が必要であるため(Ottander et al. 1995; 丸田・中野 1999), 本研究で行った10時間程度の回復実験では活性が回復しないと考えられる(図5)。しかしこの応答は, D1タンパク質の分解により系II活性を低下させ, 光エネルギーの流入を軽減していることが知られており(Yamazaki et al. 2003; Ebbert et al. 2005), 冬季ストレスに対し, クロロフィルの分解がおこるような, より深刻な光阻害を回避する(図6A)順化と考えることができるだろう。

林床のFv/Fmにおいて, 3月18日の測定で0.7程度へ急速な上昇を示したが, 3月14日の測定では0.3程度であった(図4, 図5B)。しかし, 夜間の気温は3月17日から18日にかけてのみ0-1℃の範囲で高めだったが, それ以外の日は夜間0℃以下を示していた。そのため, 夜間の気温の影響があったとは言い難い。比較的温和な気候条件に生育する常緑樹ではD1タンパク質のリン酸化により一時的に系II活性を低下させている(Demmig-Adams et al. 2006)。この場合, D1タンパク質の新規合成を伴わないため, 短時間に脱リン酸化により活性が回復する(Verhoeven et al. 1998; Ebbert et al. 2001; Demmig-Adams and Adams 2006)。したがって, 林床の場合も, D1タンパク質のリン酸化がおきていると推察されるが, これらはさらなる検討を要する。

キサントフィルサイクルはバイオラキサンチンからアンテラキサンチンを経てゼアキサンチンへ脱エポキシ化がおきる反応である(Yamamoto et al. 1962)。このうち, アンテラキサンチンとゼアキサンチンは吸収した光エネルギーを反応中心に伝達する効率を低下させるため, 過剰なエネルギーは熱として放散される。そのため, DPSの値が高ければ過剰なエネルギーが熱放散されていることを示す(Demming-Adams et al. 1996)。

林縁・林床ともに11月には吸収した光エネルギーを効率よく利用できていたが, 1月は低温により炭酸固定が出来なくなった分を, キサントフィルサイクルによる熱放散により過剰エネルギーの電子伝達系内への流入を回避して

いた(図6D)。林床では, 落葉広葉樹の落葉後, 光が当たるとなっても, 林縁と比較すると光強度は低い(図1, 図2)。そのため林床では, キサントフィルサイクルのエポキシ化に伴う光合成機能の回復は林縁より速やかに行われると考えられる。

これまでの研究では, ゼアキサンチンが重視されており, 中間生成物であるアンテラキサンチンの意義については一部で議論されているのみである(Katahata et al. 2005)。山地帯のソヨゴでは11月にアンテラキサンチンとゼアキサンチンの比が上昇する傾向がみられたが, 特に林床で顕著であった(図6E)。季節の変わり目には一時的な気温の低下がみられるが, 11月と1月で光強度は変わらないため光阻害が起こりやすい。林床における11月のキサントフィルサイクル色素量が少なく, 約60%はバイオラキサンチンで占められている(図6C, D)。この色素組成であれば集光部から反応中心への光エネルギーの伝達は効率よく行われていると考えられる。林縁における11月のキサントフィルサイクル色素は林床よりも多く, したがってアンテラキサンチン量も林縁で多い(図6C-E)。しかし, 脱エポキシ化された色素であるアンテラキサンチンとゼアキサンチンの比は林床で顕著に高いことから(図6E), 落葉に伴う急激な光環境の変化にも対応するため, キサントフィルサイクルの中間生成物であるアンテラキサンチンとして保持していると推測される。これらの結果は, 林縁と林床のソヨゴでは, 低温・光ストレスに対して異なるメカニズムで応答していることを示唆するものである。

主に落葉広葉樹で構成される雑木林などの混交林では夏季は林床に光が届かないため, 林床に生育する植物は光合成を行えず, 上層木の落葉広葉樹の落葉後, 林床が明るくなった晩秋から早春の光合成生産が樹木の生存や生長に重要であるという報告がある(Yamamura 1984; Miyazawa and Kikuzawa 2004; Katahata et al. 2005)。山地帯の優占種は主にブナ・ミズナラなどの落葉広葉樹であるが, 本研究で用いたソヨゴのように例外的に常緑広葉樹が存在する。落葉樹と異なり常緑葉を維持するためにコストがかかるが, 山地帯では, 冬季は低温のため, また夏季は上層木の落葉広葉樹が開葉しているため, 十分に光合成を行うことができない。したがって, 山地帯の森林で常緑広葉樹が生育するためには, 落葉樹の落葉後から12月初旬まで, 3月中旬から落葉樹が開葉する5月中旬までの林床が明るく十分な期間に光合成を行うことで, 夏季と冬季の生産量の低下分と冬季のコストを補償しなくてはならないと考えられる。そのため, 林床のソヨゴで観測された早春(3月中旬)における光合成能力の急速な回復は, 短い光合成可能期間で効率よく光合成生産を行うメカニズムとして, 山地帯における常緑広葉樹の重要な性質といえるだろう。

## 引用文献

Asada K (1999) The water-water cycle in chloroplasts; scavenging of active oxygens and dissipation of excess

- photons. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 50 : 601 - 639 .
- Demmig-Adams B (1990) Carotenoids and photoprotection in plants: A role for the xanthophyll zeaxanthin. *Biochim Biophys Acta* 1020 : 1 - 24 .
- Demmig-Adams B, Adams WWIII, Baker DH, Logan BA, Bowling DR, Verhoeven AS (1996) Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation. *Physiol Plant* 98 : 253 - 264 .
- Demmig-Adams B, Ebbert V, Mellman DL, Mueh KE, Schaffer L, Funk C, Zarter CR, Adamska I, Jansson S, Adams WWIII (2006) Modulation of PsbS and flexible vs sustained energy dissipation by light environment in different species. *Physiol Plant* 127 : 670 - 680 .
- Demmig-Adams B, Adams WWIII (2006) Photoprotection in an ecological context: the remarkable complexity of thermal energy dissipation. *New Phytol* 172 : 11 - 21 .
- Ebbert V, Demmig-Adams B, Adams WWIII, Mueh KE, Staehelin LA (2001) Correlation between persistent forms of zeaxanthin-dependent energy dissipation and thylakoid protein phosphorylation. *Photosynth Res* 67 : 63 - 78 .
- Ebbert V, Adams WWIII, Mattoo AK, Sokolenko A, Demmig-Adams B (2005) Up-regulation of a photosystem II core protein phosphatase inhibitor and sustained D1 phosphorylation in zeaxanthin-retaining, photoinhibited needles of overwintering Douglas fir. *Plant Cell Environ* 28 : 232 - 240 .
- Eilers PHC, Peeters JCH (1988) A model for the relationship between light intensity and the rate of photosynthesis in phytoplankton. *Ecol Model* 42 : 199 - 215 .
- Johnson IR, Thornley JHM (1984) A model of instantaneous and daily canopy photosynthesis. *J Theor Biol* 107 : 531 - 545 .
- Katahata S, Naramoto M, Kakubari Y, Mukai Y (2005) Photosynthetic acclimation to dynamic changes in environmental conditions associated with deciduous overstory phenology in *Daphniphyllum humile*, an evergreen understory shrub. *Tree Physiol* 25 : 437 - 445 .
- Kitao M, Lei TT, Koike T, Tobita H, Maruyama Y (2000) Susceptibility to photoinhibition of three deciduous broadleaf tree species with different successional traits raised under various light regimes. *Plant Cell Environ* 23 : 81 - 89 .
- 来間直也 (2008) 高山帯・亜高山帯におけるシャクナゲ亜属の葉寿命と光合成. 平成 20 年度, 東邦大学卒業研究報告書 .
- Logan BA, Grace SC, Adams WW, Demmig-Adams B (1998) Seasonal differences in xanthophyll cycle characteristics and antioxidants in *Mahonia repens* growing in different light environments. *Oecologia* 116 : 9 - 17 .
- Miyazawa Y, Kikuzawa K (2005) Winter photosynthesis by saplings of evergreen broadleaved trees in a deciduous temperate forest. *New Phytol* 165 : 857 - 866 .
- Mulkey SS, Pearcy RW (1992) Interactions between acclimation and photoinhibition of photosynthesis of a tropical forest understory herb, *Alocasia macrorrhiza*, during simulated canopy gap formation. *Funct Ecol* 6 : 719 - 729 .
- 丸田恵美子, 中野隆志 (1999) 中部山岳地域の亜高山帯針葉樹と環境ストレス. *日本生態学会誌* 49 : 293 - 305 .
- Oberhuber W, Bauer H (1991) Photoinhibition of photosynthesis under natural conditions in ivy (*Hedera-Helix* L.) growing in an understory of deciduous trees. *Planta* 185 : 545 - 553 .
- 大沢雅彦 (1993) 東アジアの植生と気候. *科学* 63 : 664 - 672 .
- 大塚俊之, 後藤巖寛, 杉田幹夫, 中島崇文, 池田仁 (2003) 富士北麓剣丸尾溶岩流上のアカマツ林の起源. *植生学会誌* 20 : 43 - 54 .
- Öquist G, Huner NPA (2003) Photosynthesis of overwintering evergreen plants. *Annu Rev Plant Biol* 54 : 329 - 355 .
- Osmond CB (1997) Too many photons: photorespiration, photoinhibition and photooxidation. *Trends Plant Sci* 2 : 118 - 121 .
- Ottander C, Campbell D, Öquist G (1995) Seasonal change in photosystem II organization and pigment composition in *Pinus sylvestris*. *Planta* 197 : 176 - 183 .
- Sonoike K (1998) Various aspects of inhibition of photosynthesis under light/chilling stress: "Photoinhibition at chilling temperatures" versus "Chilling damage in the light". *J Plant Res* 111 : 121 - 129 .
- Verhoeven AS, Adams WWIII, Demmig-Adams B (1998) Two forms of sustained xanthophylls cycle-dependent energy dissipation in overwintering *Euonymus kiautschovicus*. *Plant Cell Environ* 21 : 893 - 903 .
- Verhoeven AS, Adams WWIII, Demmig-Adams B (1999) The xanthophyll cycle and acclimation of *Pinus ponderosa* and *Malva neglecta* to winter stress. *Oecologia* 118 : 277 - 287 .
- Yamamoto HY, Nakayama TOM, Chichester CO (1962) Studies on the light and dark interconversions of leaf xanthophylls. *Arch Biochem Biophys* 97 : 168 - 173 .
- Yamamura Y (1984) Matter production processes of *Reineckia carnea* Kunth, an evergreen forest floor herb in the warm-temperate region of Japan. *Bot Mag Tokyo* 97 : 179 - 191 .
- Yamazaki J, Ohashi A, Hashimoto Y, Negishi E, Kumagai S, Kubo T, Oikawa T, Maruta E, Kamimura Y (2003) Effects of high light and low temperature during harsh winter on needle photodamage of *Abies mariesii* growing at the forest limit on Mt. Norikura in Central Japan. *Plant Sci* 165 : 257 - 264 .
- Yamazaki J, Tsuchiya S, Nagano S, Maruta E (2007) Photoprotective mechanisms against winter stresses in the needles of *Abies mariesii* grown at the tree line on Mt.

- Norikura in Central Japan. *Photosynthetica* 45 : 547 - 554 .
- Yamazaki J, Kamata K, Maruta E (2011) Seasonal changes in the excess energy dissipation from Photosystem II antennae in overwintering evergreen broad-leaved trees *Quercus myrsinaefolia* and *Machilus thunbergii*. *J Photochem Photobiol B-Biol* 104 : 348 - 356 .
- 山崎淳也, 丸田恵美子, 中野隆志 (2011) 富士山に生育するハクサンシャクナゲの多様な環境への順化 . 富士山研究 5 : 25 - 32 .